

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

Paulo Henrique Santos Araujo Camargo

IMPORTÂNCIA RELATIVA DA DISPERSÃO PRIMÁRIA E
SECUNDÁRIA DE SEMENTES

Sorocaba, 2014

PAULO HENRIQUE SANTOS ARAUJO CAMARGO

**IMPORTÂNCIA RELATIVA DA DISPERSÃO PRIMÁRIA E
SECUNDÁRIA DE SEMENTES**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós Graduação em Diversidade Biológica e Conservação da Universidade Federal de São Carlos para obtenção do título de mestre.

Orientador: Prof. Dr. Alexander Vicente Christianini

Sorocaba, 2014

Camargo, Paulo Henrique Santos Araújo.
C172i Importância relativa da dispersão primária e secundária de sementes /
Paulo Henrique Santos Araújo Camargo. -- 2014.
66 f. : 28 cm.

Dissertação (mestrado)-Universidade Federal de São Carlos, *Campus*
Sorocaba, Sorocaba, 2014
Orientador: Alexander Vicente Christianini
Banca examinadora: Augusto João Piratelli, Marco Aurélio Pizo Ferreira
Bibliografia

1. Sementes - dispersão. 2. Plantas - reprodução. 3. Ecologia florestal. I.
Título. II. Sorocaba-Universidade Federal de São Carlos.

CDD 581.467

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do *Campus* de Sorocaba.

PAULO HENRIQUE SANTOS ARAUJO CAMARGO

**IMPORTÂNCIA RELATIVA DE DISPERSÃO PRIMÁRIA E
SECUNDÁRIA DE SEMENTES**

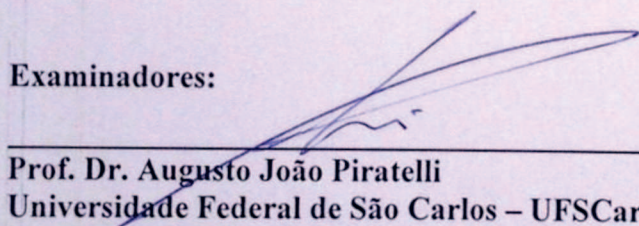
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação para obtenção do título de
mestre em Diversidade Biológica e Conservação.
Universidade Federal de São Carlos.
Sorocaba, 04 de junho de 2014.

Orientador:

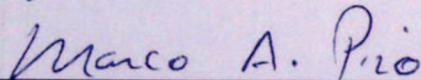


Prof. Dr. Alexander Vicente Christianini
Universidade Federal de São Carlos – UFSCar *Campus* Sorocaba

Examinadores:



Prof. Dr. Augusto João Piratelli
Universidade Federal de São Carlos – UFSCar *Campus* Sorocaba



Dr. Marco Aurélio Pizo Ferreira
Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho – UNESP Rio Claro

*Aos pais mais maravilhosos do mundo,
Sidney e Ofélia, e aos melhores irmãos
que já nasceram, José Eduardo e
Matheus.*

“Do Senhor é a terra e a sua plenitude; o mundo e aqueles que nele habitam.”

Salmo 24,1

Agradecimentos

Muitas pessoas me ajudaram e me apoiaram durante estes anos de mestrado. Desta forma, gostaria de deixar aqui meus agradecimentos a todos vocês que contribuíram com esta dissertação. Sem vocês seria tudo mais difícil.

Embora uma dissertação tenha caráter científico e racional, não poderia deixar de agradecer a Deus que em sua infinita misericórdia, me permitiu chegar até aqui. Obrigado por me guiar, me inspirar, me dar forças e me proteger.

Agradeço aos meus pais Sidney e Ofélia, por tantas lutas durante todos os anos de minha formação. Obrigado por serem exemplos de pais, pelo amor, carinho, compreensão e orações. Pai, obrigado pelo empréstimo do carro e pelos longos quilômetros para me levar para campo. Obrigado por tudo, vocês foram fundamentais para a conclusão de mais esta etapa da minha vida. Esta conquista também é de vocês! Amo vocês!

Ao meu orientador Alexander Vicente Christianini, por ter acreditado em mim e por ter me orientado de maneira clara e objetiva. Pela sua sabedoria e pela forma humilde em que transmite o conhecimento. Sua orientação me permitiu um amadurecimento científico e profissional. Obrigado pelos conselhos, paciência e suporte durante todos esses meses de convivência.

Aos meus irmãos Zédu e Matheus, pela amizade, pelo carinho, incentivo e pelos conselhos. Por muitas vezes abrirem mão de coisas em função da minha formação. Zé, obrigado por sempre me mostrar o lado positivo das coisas, me aconselhando sempre. Matheus, obrigado por ir a campo comigo. Amo vocês!

Às minhas sobrinhas Ana Clara e Maria Teresa, por serem motivos de minha alegria e por sempre me fazerem sorrir mesmo em dias de cansaço.

À Daniele Janina Moreno, por ser minha namorada e amiga, estando ao meu lado e sempre me apoiando em tudo. Por suportar minhas ausências (mesmo eu estando presente fisicamente). Pelas caronas e companhias em campo. Pelas críticas, sugestões e ajuda em tantos aspectos deste trabalho. Simplesmente, por me dar carinho e amor. Te amo!

Aos Professores Doutores Marco Aurélio Pizo, Augusto João Piratelli, Mercival Roberto Francisco, Fátima Piña-Rodrigues e Fernando Rodrigues da Silva, membros da banca de qualificação/defesa, além de Milene Moura Martins pela leitura crítica e sugestões para melhoria deste trabalho.

À Universidade Federal de São Carlos e ao Programa de Pós Graduação em Diversidade Biológica e Conservação, que mesmo com tantas dificuldades, ofereceram suporte em diversas áreas para minha pesquisa. Da mesma forma, gostaria de agradecer a todos os professores do programa pela inestimável contribuição à minha formação.

À Luciana Missae Kawamura, secretária da Pós Graduação em Diversidade Biológica e Conservação pela dedicação e eficiência com que sempre faz o seu trabalho.

À Fundação Florestal de São Paulo e ao gestor José Luiz Camargo Maia, por me permitir trabalhar no Parque Estadual Carlos Botelho. Agradeço também aos funcionários do parque, em especial à dona Gracy pelas conversas em noites solitárias no alojamento e seu Natanael pelo resgate de um carro atolado.

À Rosana F. Mantezi e Anita Sanni F. da Silva, por gentilmente terem cedidos seus sabiás para o experimento de germinação. Da mesma forma, gostaria de agradecer ao Parque Zoológico Municipal “Quinzinho de Barros” de Sorocaba e à bióloga responsável Cecília Pessutti.

Ao Prof. Armando José Raszl (ETEC Rubens de Faria e Souza) pela gentileza em realizar as análises da polpa do fruto. À Profª. Dra. Fiorella F. Mazine Capelo (UFSCar) pela identificação das plantas e ao Prof. Dr. Rodrigo Feitosa (UFPR) pela identificação das formigas.

À Curadora do Herbário do CCTS-UFSCar, Profª. Dra. Ingrid Koch e à estagiária Daniela por permitirem a inclusão do material testemunho da dissertação à coleção do herbário.

À Suelen Moraes e ao Prof. Dr. Augusto Piratelli, por terem cedido as filmagens das câmeras-trap. À Associação Pró-Muriqui pelo fornecimento dos dados meteorológicos do Parque Carlos Botelho.

Aos colegas que muito me ajudaram em campo, enfrentando a subida do “Braço” e os terríveis pernilongos e mutucas, Janaína P. Line, Joice de Lima, Samuel “Beluga” Amância, Beatriz Lopes e Vanessa M. da Silva. Aos colegas que comigo dividiram o alojamento no Botelho: Cesar, Daniel, Carlos, Laís, Paulo, Bruna e Suelen. E a todos os demais colegas de mestrado.

À Capes, por ter concedido a bolsa de estudo e ao CNPq (Processo 47898/2011-0), pelo financiamento do projeto

Resumo

A dispersão de sementes é um processo fundamental no ciclo reprodutivo das plantas. Diplocoria é o sistema em que a dispersão de sementes é realizada por uma sequência de duas ou mais etapas nas quais, muitas vezes, vertebrados atuam como dispersores primários e formigas como dispersores secundários. Neste trabalho investigamos a contribuição relativa da dispersão primária e secundária de sementes por aves e formigas, respectivamente, para a regeneração de *Erythroxylum ambiguum*, um arbusto da mata atlântica que produz frutos ornitocóricos. O estudo foi realizado em uma área de Mata Atlântica ombrófila densa no Parque Estadual Carlos Botelho, SP de agosto/2012 a abril/2014. Após 4163,2 horas de observações focais em 21 indivíduos com frutos maduros, registramos 12 espécies de aves se alimentando dos frutos (duração média de 36 seg/visita). Durante as visitas cerca de 90% dos frutos foram engolidos inteiros e a distância estimada de dispersão foi $11,4 \pm 6,8$ m (média \pm DP da distância até o primeiro pouso após a visita). Experimentos comparativos mostraram maior velocidade e porcentagem final de germinação nas sementes removidas das fezes das aves *Turdus albicollis* e *T. leucomelas* e de lixeiras de colônias da formiga *Pachycondyla striata* em comparação a controles, indicando que o tratamento dado às sementes por estes animais afeta positivamente a germinação. Em média cada planta (n=11) produziu 381 ± 329 frutos. Aves removeram em média 26% dos frutos produzidos, e 74% dos frutos atingiu o solo abaixo da copa da planta (57% como fruto maduro). A maioria dos diásporos caídos ao solo foi removida por vertebrados predadores de sementes, enquanto as formigas removeram 27% da produção total. Embora 20 espécies de formigas tenham interagido com os diásporos no solo, apenas cinco removeram as sementes a uma distância média de $0,91 \pm 0,93$ m (n = 24). Além disso, 60% das sementes presentes em fezes de aves foram removidas por formigas. Plântulas de *Erythroxylum* foram encontradas com maior frequência em formigueiros do que em controles. Desta forma, o sistema de dispersão de sementes de *E. ambiguum* é diplocórico. Embora não tenhamos encontrado diferença na importância relativa de aves e formigas em termos quantitativos, estes animais atuam complementarmente na dispersão de sementes, removendo a semente das imediações da planta-mãe e redistribuindo as sementes para locais favoráveis ao recrutamento de plântulas, respectivamente. Além disso, nossos resultados sugerem que apesar da maioria dos frutos da Mata Atlântica ser adaptados à dispersão por vertebrados, neste bioma as formigas podem ser tão importantes na dispersão dessas sementes e na regeneração de plantas quanto os vertebrados.

Palavras-chave: Aves, Formigas, Mata Atlântica, *Erythroxylum ambiguum*, Diplocoria

Abstract

Seed dispersal is a key process in the reproductive cycle of plants. Diplochory is the system in which the seed dispersal is performed by a sequence of two or more stages in which often vertebrates act as primary dispersers and ants as secondary dispersers. In this work, we investigated the relative contribution of primary and secondary seed dispersal by birds and ants, respectively, for the regeneration of *Erythroxylum ambiguum*, a shrub of the Atlantic Forest that produces ornithochorous fruits. The study was carried out in an Atlantic rain forest in the Parque Estadual Carlos Botelho (SP) from August 2012 to April 2014. After 4163.2 hours of focal observations on 21 individuals with ripe fruit, we recorded 12 species of birds feeding on fruits (average duration of 36 s/visit). During visits about 90% of the fruits were swallowed whole and the estimated dispersal distance was 11.4 ± 6.8 m (mean \pm SD of distance until the first landing perch after the visit). Comparative experiments showed greater speed and final germination percentage in the seeds removed from the bird droppings *Turdus albicollis* and *T. leucomelas* and from refuse dumps of colonies of the ant *Pachycondyla striata* compared to controls, indicating that these birds and ants positively affect seed germination. On average, each plant ($n = 11$) produced 381 ± 329 fruits. Birds removed a mean of 26% of the fruits produced, and 74% of the fruits reached the ground below plant crown (57% as ripe fruit). Most of the diaspores fallen to the ground were removed by vertebrate seed predators, while ants removed 27% of total production. Although 20 species of ants interacted with the diaspores in the soil, only five species removed the seed to a distance of 0.91 ± 0.93 m ($n = 24$). In addition, 60% of the seeds presented in bird feces were removed by ants. Seedlings of *Erythroxylum* were found more frequently in ant nests compared to controls. Thus, the system of seed dispersal of *E. ambiguum* is diplochorous. Although we did not found a difference in the quantitative importance between birds and ants, these animals act complementarily in seed dispersal by removing the seed from the vicinity of the parent plant and redistributing the seeds to favorable locations for seedling recruitment, respectively. Furthermore, our results suggest that although most of the fruits of the Atlantic forest are adapted to dispersal by vertebrates, ants may be as important in the dispersal of the seeds and in plant regeneration as vertebrates.

Keywords: Birds, Ants, Atlantic forest, *Erythroxylum ambiguum*, Diplochory

Sumário

1 Introdução	11
2 Métodos	13
2.1 Área de estudo	13
2.2 A espécie de planta	14
2.3 Coleta de dados	15
2.3.1 Produção de frutos e destino das sementes.....	15
2.3.2 Interações entre frugívoros e frutos na copa: dispersão primária	16
2.3.3 Interações entre animais e diásporos no solo: dispersão secundária e predação de sementes	17
2.3.4 Experimentos de germinação.....	18
2.3.5 Distribuição e sobrevivência de plântulas	19
2.3.6 Importância relativa da dispersão primária versus dispersão secundária: componente quantitativo da dispersão	20
3 Resultados	21
3.1 Produção de frutos e destino das sementes	21
3.2 Interações entre frugívoros e frutos na copa: dispersão primária.....	22
3.3 Interações entre animais e sementes no solo: dispersão secundária e predação de sementes.....	22
3.4 Experimentos de germinação	24
3.5 Distribuição e sobrevivência de plântulas.....	24
3.6 Importância relativa da dispersão primária versus dispersão secundária: componente quantitativo da dispersão	25
4 Discussão	25
Referências	30
Tabelas e Figuras	37
Apêndice	57

1 Introdução

A dispersão de sementes é um processo fundamental no ciclo reprodutivo de plantas, tendo papel importante na dinâmica populacional de inúmeras espécies (Nathan et al. 2001; Muller-Landau et al. 2001). A dispersão de sementes pode reduzir o risco de mortalidade das sementes e plântulas nas imediações da planta-mãe, onde são maiores as taxas de predação e competição (Janzen 1970; Connell 1971), permitir a colonização de novos habitats e locais que oferecem condições adequadas para a germinação e estabelecimento (Howe & Smallwood 1982). Neste último caso, a dispersão de sementes pode ser considerada como dispersão direcionada, isto é, quando ocorre a deposição das sementes de forma não aleatória por um vetor que deposita consistentemente as sementes em locais específicos que conferem uma maior sobrevivência das sementes e plântulas (Howe e Smallwood 1982).

A dispersão de sementes pode ser realizada primariamente por vários agentes abióticos, como o vento (Marimon e Felfili 2006), e bióticos, como aves (Watson 2013) e mamíferos (O’Farrill et al. 2013). Acredita-se que entre 70% a 90% das plantas lenhosas tropicais sejam dispersas por animais, sendo aves e mamíferos os principais agentes (Jordano 2000 e referências aí indicadas). Neste sentido, tais espécies de plantas podem competir na atração de frugívoros (Howe e Estabrook 1977). Plantas com grande produção de frutos tendem a atrair um maior número e variedade de frugívoros, alcançando maior sucesso na dispersão de sementes, comparadas às plantas que produzem menor quantidade de frutos, como proposto pela hipótese do tamanho da produção de frutos (*fruit crop size hypothesis*) (Howe e Estabrook 1977). Por outro lado, uma grande produção de frutos, também pode levar a uma maior queda de frutos (Jordano e Schupp 2000), o que até recentemente era encarado como perda na produção e um custo na atração de mais dispersores (Wang e Smith 2002).

De fato, até pouco tempo atrás se pensava em um sistema de dispersão de sementes como composto por apenas uma fase (i.e. apenas dispersão primária), na qual a semente removida diretamente da copa da planta-mãe (e.g. por uma ave) seria depositada a alguma distância sobre o solo e ali poderia germinar e recrutar um novo indivíduo ou morrer (Wang e Smith 2002). Contudo, estudos recentes têm mostrado que os sistemas de dispersão de sementes são muitas vezes mais complexos do que se pensava (Vander Wall e Longland 2004) e que grande parte das sementes caídas espontaneamente sob a copa da planta-mãe, derrubadas por vertebrados ou nas fezes ou regurgitos de dispersores primários, podem sofrer uma remoção por dispersores secundários, tais como roedores (Shepherd e Ditgen 2013), besouros (Andresen e Levey 2004) e formigas (Christianini e Oliveira 2009), que podem proporcionar uma segunda etapa da dispersão. Tais sistemas são conhecidos como

diplocóricos, cuja dispersão de sementes é realizada por uma sequência de duas ou mais etapas, cada uma envolvendo um agente de dispersão diferente. Atualmente, sistemas diplocóricos têm sua importância cada vez mais reconhecida nos estudos sobre ecologia da dispersão de sementes (Vander Wall e Longland 2004).

Neste contexto, as formigas, por sua grande biomassa e variedade de hábitos alimentares, têm ganhado destaque como dispersores secundários (e.g. Christianini e Oliveira 2010 e referências aí indicadas). Vander Wall e Longland (2004) apontam como a maior vantagem da dispersão secundária por formigas a deposição das sementes em locais favoráveis ao estabelecimento das plantas (e.g. dispersão direcionada para os formigueiros), possibilitando assim, uma maior probabilidade de recrutamento de novos indivíduos. Inúmeros trabalhos têm demonstrado a capacidade de formigas em influenciar o recrutamento de plantas adaptadas ou não à mirmecocoria (Passos e Oliveira 2002; Christianini e Oliveira 2010; Beaumont et al. 2011; Santana et al. 2013). Entretanto, apesar do progresso de conhecimento recente sobre estes sistemas de dispersão em várias fases, ainda precisamos de abordagens que nos permitam compreender a estrutura de cada etapa da diplocoria e a importância quantitativa e qualitativa de cada agente da dispersão de sementes (Vander Wall e Longland 2004).

Neste sentido, a aplicação do conceito de eficácia da dispersão de sementes (*sensu* Schupp 1993) que considera tanto os componentes quantitativos e qualitativos da dispersão, pode nos ajudar a compreender o papel de cada agente na dispersão de sementes e os mecanismos envolvidos, e ainda, as consequências da dispersão de sementes para a planta (Schupp et al. 2010). O componente quantitativo da dispersão pode ser determinado por exemplo, pelo número de sementes dispersas, obtido pela multiplicação entre o número de visitas de um agente de dispersão à planta e o número de sementes dispersas por visita. O componente qualitativo, por sua vez, pode ser obtido pela probabilidade de que uma semente sobreviva depois da manipulação pelo agente de dispersão (qualidade do tratamento na boca e/ou intestino) multiplicada pela probabilidade de uma semente dispersa sobreviver e produzir um novo adulto (qualidade de deposição) (Schupp et al. 2010).

Além disso, é importante verificar a contribuição relativa da dispersão primária e secundária no mesmo sistema de estudo, uma vez que só assim é possível se estabelecer a importância de cada etapa da interação. Tal acompanhamento permitiria amostrar quando e onde dois dispersores de sementes são melhores do que um e ainda, permitiria o acompanhamento da mortalidade de sementes e os benefícios para a planta entre a dispersão primária e secundária (Bohning-Gaese et al. 1999; Schupp et al. 2010).

Na Mata Atlântica, cerca de 75% das plantas lenhosas produzem frutos carnosos, os quais atraem muitos vertebrados frugívoros que removem as sementes da copa, promovendo a dispersão das mesmas (Almeida-Neto et al. 2008). Entre essas plantas temos *Erythroxylum ambiguum* Peyr., uma espécie arbustiva cujos frutos pequenos (< 1 cm) do tipo drupa esférica, de cor vermelha, com semente única e polpa carnosa, indicam sua exploração por aves (Lima et al. 2011; Kuhlmann 2012). Todavia, como indicado por alguns trabalhos em florestas tropicais (e.g. Pizo e Oliveira 1999; Passos e Oliveira 2004; Santana et al. 2013), mesmo com a maioria das espécies de plantas da Mata Atlântica apresentando frutos carnosos adaptados à dispersão de sementes por vertebrados, uma parte considerável dos diásporos (i.e. unidade de dispersão, e.g. frutos) caídos (os menores que 1 g) sob a copa pode ser resgatada por formigas. O resgate é a remoção de sementes desperdiçadas sob a copa da planta-mãe, que pode afetar o recrutamento dessas plantas, seja pela redistribuição das sementes sobre o solo ou sua deposição em locais mais adequados ao recrutamento (Passos e Oliveira 2002, 2004). Desta forma, este trabalho procurou investigar a contribuição relativa da dispersão primária e secundária de sementes por vertebrados e formigas, respectivamente, para a regeneração de *Erythroxylum ambiguum*. Como objetivos específicos procuramos responder as seguintes perguntas: 1) Plantas com maior produção de frutos têm maiores taxas de remoção, de acordo com as previsões da *fruit crop size hypothesis* (Howe e Estabrook 1977)? 2) Quem são os agentes de dispersão primária e secundária de sementes de *E. ambiguum*? 3) Qual o papel relativo da dispersão primária e secundária de sementes na regeneração de plântulas de *E. ambiguum*? 4) Qual o componente quantitativo da dispersão primária e secundária de sementes por diferentes agentes?

2 Métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi desenvolvido entre agosto de 2012 e abril de 2014 no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB) (24°00'–24°15' S, 47° 45'– 48°10'O), localizado no sudeste do estado de São Paulo, Brasil, entre os municípios de São Miguel Arcanjo, Capão Bonito, Sete Barras e Tapiraí (Figuras 1a, 1b e 1c). O PECB possui uma área de 37.644 ha formada principalmente por Floresta Ombrófila Densa (Mata Atlântica *stricto sensu*), além de áreas restritas de estepe (campo montano arbustivo) e trechos muito pequenos de reflorestamento com *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Lima et al. 2011). O clima é do tipo *Cfb* de Koeppen, mesotérmico úmido, sem um inverno seco. Não há sazonalidade de chuvas, porém, ocorre um período mais úmido, de outubro a março e uma estação mais seca, de abril a

setembro. A pluviosidade anual média está entre 1.475 e 2.582 mm e a temperatura média anual varia de 18 a 20°C, com mínima de 3°C e máxima de 29°C (Beisiegel 2006). No período deste estudo, a precipitação anual foi de 1.558 mm e a temperatura média anual 19,1°C (Figura 2) (ONG Pró-Muriqui, dados não publicados).

O PECB está inserido no *Continuum* Florestal da Serra do Paranapiacaba (Figura 1c), um dos maiores áreas remanescentes de Mata Atlântica com aproximadamente 460.000 ha, que além de conter o PECB, ainda abriga o Parque Estadual Intervales, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), Estação Ecológica de Xitué e outras áreas particulares (Ribeiro et al. 2009; Brocardo et al. 2012). O *Continuum* do Paranapiacaba faz parte de um grande bloco florestal de mais de um milhão de hectares, formado pela Serra do Mar que se estende do Rio de Janeiro até Santa Catarina (Ribeiro et al. 2009; Figura 1b).

Na área do PECB ocorrem os solos do tipo Cambissolos Háplicos Tb distróficos de textura média (rasos e/ou pouco profundos), Neossolos e Gleissolos Háplicos (Fundação Florestal 2008). O PECB abrange um relevo montanhoso e escarpado, com amplitude altitudinal entre 30 e 1.000 m (Lima et al. 2011). A coleta de dados foi realizada em duas trilhas denominadas Canela e Braço do Rio Taquaral com 1.920 e 10.000 m de comprimento respectivamente, localizadas na parte alta do parque (Sede de São Miguel Arcanjo, Figuras 1d e 1e), com altitude variando de 720 a 850 m (Brocardo et al. 2012).

O PECB apresenta grande diversidade biológica, com 1143 espécies de plantas vasculares nativas (Lima et al. 2011), muitas ameaçadas de extinção (e.g. *Euterpe edulis*, palmito-juçara), 35 espécies de mamíferos de médio a grande porte, sendo 20 ameaçadas (e.g. *Brachyteles arachnoides*, muriqui) e 342 espécies de aves, sendo 29 ameaçadas (e.g. *Aburria jacutinga*, jacutinga) (Fundação Florestal 2008). No entanto, apesar do local do estudo (sede São Miguel Arcanjo) ser bem preservado, infelizmente, evidências de caça e de extração ilegal de *Euterpe edulis* são comuns em várias áreas do PECB (Fundação Florestal 2008; Lima et al. 2011).

2.2 A espécie de planta

Erythroxylum ambiguum Peyr. (Erythroxylaceae), é uma planta arbustiva (Figura 3) com indivíduos de $3,2 \pm 1,1$ m de altura e $1,2 \pm 0,3$ m de diâmetro de copa (média \pm DP, n=11) no local de estudo (PHSA Camargo e AV Christianini, observação pessoal). Distribuiu-se entre Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro e Minas Gerais (Mendonça et al. 1998). No local de estudo, plantas adultas apresentam distribuição agregada (PHSA Camargo e AV Christianini, observação pessoal). Floresce de agosto a novembro, sendo o período de

frutificação de setembro a dezembro (Mendonça et al. 1998). Produz flores brancas que são polinizadas por abelhas e vespas (Barros 1998; Figura 3b) e frutos pequenos (< 1 cm; Figura 3c) e com semente única, que da mesma forma que frutos de outras plantas do gênero *Erythroxylum*, possuem características ornitocóricas: cor vermelha, com drupa esférica e polpa carnosa (Kuhlmann 2012; PHSA Camargo e AV Christianini, observação pessoal). A polpa do fruto é rica em lipídios (88,2% da massa seca), apresentando ainda, 3,8% de carboidratos, 0,8% de proteínas, 5,3% de fibras e 1,9% de cinzas. Espécimes-testemunho das plantas foram depositados no herbário do Centro de Ciências e Tecnologia para Sustentabilidade, Universidade Federal de São Carlos, Campus Sorocaba.

2.3 Coleta de dados

2.3.1 Produção de frutos e destino das sementes

Visando caracterizar a fenologia reprodutiva para a espécie estudada foi realizada uma amostragem ao longo das trilhas pré-existentes nas quais foram marcados 36 indivíduos adultos com diâmetro à altura do solo maior que 1,5 cm. Os indivíduos foram acompanhados quinzenalmente durante 21 meses (agosto de 2012 a abril de 2014), sendo registrado a cada observação as fenofases floração e frutificação (dividida em frutos verdes e frutos maduros).

A fim de estimar a produção de frutos e sementes, foram selecionados aleatoriamente 11 indivíduos de *E. ambiguum* em frutificação no local de estudo, separados por pelo menos 10 m de outro indivíduo da mesma espécie. A produção de frutos foi estimada por contagem direta dos frutos nas copas (Chapman et al. 1992). Coletores de frutos e sementes foram colocados sob a copa destes indivíduos para avaliar as taxas de dispersão por dispersores primários e a queda de sementes no solo (Figura 4). Os coletores consistiram em caixas plásticas de 0,15 m² forradas com malha de *voal* de nylon de 0,2 mm (Figura 4b) colocados aleatoriamente abaixo da copa das árvores focais (no mínimo dois e no máximo cinco, correspondendo a cerca de 18% a 100% da área projetada da copa). Os coletores foram mantidos a 20 cm do solo por quatro bases de madeira revestidas por uma camada de Tanglefoot® (Figura 4c) para evitar o acesso de formigas aos frutos e sementes caídos nos coletores (Christianini e Oliveira 2010). Além disso, para evitar a remoção dos frutos caídos no interior dos coletores por vertebrados, colocamos sobre os mesmos uma tela de arame de 2,5 cm de diâmetro (Figura 4b). Os coletores foram visitados semanalmente durante o período de frutificação e seus conteúdos removidos e separados em: 1) sementes em frutos maduros; 2) sementes em frutos imaturos ou abortados; 3) sementes com sinais de predação pré-dispersão; 4) sementes em frutos manipulados e derrubados por vertebrados sob a copa (e.g.

frutos parcialmente comidos ou com marcas de bicadas ou mordidas); 5) sementes em fezes de dispersores primários ou regurgitos (Christianini e Oliveira 2009). A última categoria pode incluir um número desconhecido de diásporos trazidos por dispersores legítimos de outras plantas da mesma espécie. O número de sementes não dispersas foi obtido pela razão entre o número de frutos caídos nos coletores (considerando todas as categorias acima) pela fração da área projetada da copa ocupada pelos coletores sobre o solo (Jordano 1995). Para estimar o número de sementes removidas da copa pelos dispersores primários realizamos a subtração da produção total, obtida por contagem direta na copa, pelo número de sementes não dispersas. Para investigar a influência do tamanho da produção de frutos no número e na proporção de sementes removidas para fora da copa por dispersores primários (*fruit crop size hypothesis*) (Howe e Estabrook 1977), aplicaram-se regressões lineares.

2.3.2 Interações entre frugívoros e frutos na copa: dispersão primária

Para conhecermos os possíveis dispersores e obtermos informações sobre o processo de dispersão primária, realizamos 148,5 horas de observações focais em 19 indivíduos adultos de *Erythroxylum ambiguum* com frutos maduros. As sessões de observação foram realizadas de dia, sendo iniciadas ao amanhecer e paralisadas por volta do horário do almoço (entre 06h00 às 11h00), hora mais quente dia, e retomadas ao entardecer e finalizadas com o por do sol (entre 15h30 e 18h30) entre os meses de novembro de 2012 a fevereiro de 2013, e em um segundo período, entre dezembro de 2013 e fevereiro de 2014. Durante cada período de observação, utilizamos o método focal com auxílio de binóculo 10x42 e registramos para cada visitante o tempo de visita, número de frutos consumidos e o tratamento dado ao fruto. O tratamento dado aos frutos foi classificado como engolido inteiro, consumido só a polpa, ou mandibulado e deixado cair. Quando a semente foi engolida pelo visitante, a mesma foi considerada como dispersa e uma estimativa da distância de dispersão foi obtida com base na distância do primeiro pouso após o fim da visita na planta focal (Christianini e Oliveira 2009). Procuramos classificar as distâncias em categorias: 0-1,9; 2-4,9; 5-9,9; 10-19,9; 20-39,9 e > 40 m a partir da planta-mãe. Não foi possível seguir as aves até distâncias mais longas, uma vez que a vegetação densa impedia a visualização. Dado o tempo de passagem de sementes pelo trato digestório de aves frugívoras entre 3,8 e 60 minutos (Gasperin e Pizo 2012), provavelmente as distâncias de dispersão foram subestimadas. Para aumentar o esforço amostral, utilizamos dados de filmagem obtidos secundariamente de SM Rodrigues e AJ Piratelli (dados não publicados). Sete câmeras-trap foram instaladas em sete indivíduos em frutificação entre dezembro de 2013 e fevereiro de 2014. Cada câmera permaneceu ligada 24

horas por dia, perfazendo um total de 4.014,7 horas de filmagem. No caso de uma visita, cada período de gravação, durava 30 segundos e foi possível identificar as espécies visitantes, o tempo da visita, o tratamento dado ao fruto e o número de diásporos engolidos inteiros ou descartados.

2.3.3 Interações entre animais e diásporos no solo: dispersão secundária e predação de sementes

Para verificar a interação entre as formigas e os diásporos caídos, dispusemos cinco diásporos de *Erythroxylum* marcados com *Enamel paint* (não interfere nas taxas de visitação por formigas; Christianini e Oliveira 2010) (Figura 5a) sobre papel de filtro branco (4 x 4 cm) para facilitar a visualização das formigas, constituindo uma estação. Nove estações foram colocadas em cada um de 31 transectos entre 8h e 18h na área de estudo, sendo separadas a cada 10 m a fim de aumentar a independência das observações. A cada 15 min, durante duas horas, registramos as interações, as espécies, bem como o comportamento das formigas em relação aos diásporos: a) se removem diásporo (>5 cm); b) se removem a porção carnosa do diásporo no local, sem remoção do diásporo; c) se inspecionam ou manipulam o diásporo, mas sem removê-lo. Além disso, seguimos as formigas carregando diásporos até seus ninhos ou até que desaparecessem sob as folhas, e medimos esta distância como uma estimativa da distância de remoção (Christianini e Oliveira 2010). Espécimes-testemunho de formigas foram depositados na coleção de insetos “Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure” (DZUP) da Universidade Federal do Paraná (UFPR).

Procuramos avaliar o destino de diásporos caídos ao solo, observando os padrões de dispersão secundária e predação na superfície do solo, por meio de experimentos de remoção com o uso de exclusões seletivas (Figura 5b), de maneira a verificar a contribuição de formigas e vertebrados nas taxas de remoção. Assim, estabelecemos dois tratamentos pareados: exclusão de vertebrados (acesso exclusivo aos invertebrados) e controle (acesso a todos animais) (Figura 5b). Vertebrados foram excluídos do acesso aos diásporos por meio de uma gaiola metálica (15 x 15 x 10 cm) fixada ao solo e vedada com malha de arame 1,5 cm, permitindo o acesso apenas de invertebrados. O tratamento controle consistiu de diásporos dispostos sobre o solo, sem o uso de gaiolas de exclusão, permitindo o acesso a todos animais (Passos e Oliveira 2002). Para verificar o impacto de dispersores e predadores de sementes na remoção de diásporos no solo, em cada tratamento de cada estação de remoção foram colocados um diásporo inteiro (i.e. contendo a porção carnosa do fruto) e uma semente com a porção carnosa removida manualmente. Marcamos os diásporos com *Enamel paint* (Figura

5a) para diferenciá-los dos que caem naturalmente das plantas e os dispusemos radialmente no solo sob a copa das plantas no início da manhã ($n = 5$ estações por planta). Para testar a variabilidade espacial no destino dos diásporos, colocamos estações de remoção em duas localidades pareadas: sob a copa da planta-mãe e fora da copa, distante a 20 m do indivíduo adulto em frutificação ou de qualquer outro indivíduo de *Erythroxylum*. No total, colocamos 26 pares. Verificamos as estações após 24 h, período suficiente para capturar a maior parte da variação nas taxas de remoção por formigas (Christianini e Oliveira 2010), considerando o diásporo marcado como removido quando não encontrado em um raio de 30 cm do seu local original. Analisamos os dados de remoção por meio de análise de variância fatorial em blocos (Gotelli e Ellison 2011), utilizando o programa estatístico R versão 3.0.0 (R Development Core Team 2013). A variável dependente foi o número de diásporos removidos por planta (total para as cinco estações), enquanto as variáveis independentes foram o tratamento (exclusão ou controle), localidade (sob a copa ou fora da copa) e tipo de diásporo (diásporo inteiro ou semente sem a porção carnosa), todos considerados efeitos fixos. Cada planta em frutificação foi utilizada como um bloco (efeito ao acaso).

Para avaliar a capacidade das formigas em rearranjar a sombra de sementes fornecidas pela dispersão primária registramos a remoção de sementes de fezes de aves em janeiro de 2014. As fezes foram coletadas de indivíduos cativos de *Turdus albicollis* ($n=4$) e *T. leucomelas* ($n=5$, Figura 6a). Foi oferecido a esses animais de cativeiro, que normalmente são alimentados com ração e frutas, cerca de dez diásporos de *Erythroxylum* e esperado até que eles defecassem ($11,3 \pm 5,9$ min; $n=27$; Figura 6b). Porções de fezes frescas ($n=21$, Figura 6c) coletadas a menos de 24h e contendo uma semente de *E. ambiguum* foram colocadas às 8h00 na área de estudo sobre a serapilheira e protegidas por gaiolas de arame (Figura 6d). Registramos a cada 15 min por duas horas, as espécies de formigas atraídas às fezes, bem como seu comportamento em relação às sementes. Após 24h, anotamos o número de sementes remanescentes.

2.3.4 Experimentos de germinação

Para examinar a qualidade da dispersão propiciada por agentes de dispersão primária e secundária, investigamos se a germinação é afetada pela ingestão dos diásporos pelas aves e pelo tratamento dado às sementes no interior dos ninhos das formigas, respectivamente, por meio de experimentos comparativos de germinação. Utilizamos sementes viáveis removidas de frutos da copa, contendo a porção carnosa (controle 1; $n=32$) e com a porção carnosa removida manualmente (controle 2; $n=32$), além de sementes removida das fezes de

indivíduos cativos de *Turdus albicollis* e *T leucomelas* (n=32, ver seção anterior), e sementes removidas da lixeira de ninhos de formigas cativas de *Pachycondyla striata* (n=32). Colônias de *Pachycondyla striata* foram mantidas e alimentadas em ninhos artificiais em laboratório e providas com diásporos de *Erythroxyllum*. O tratamento dado às sementes no interior dos ninhos foi acompanhado diariamente, sendo as sementes retiradas do ninho ao serem descartadas nas lixeiras.

As sementes de cada tratamento foram mergulhadas em água, sendo eliminadas as que flutuaram, pois poderiam estar danificadas e inviáveis. Após este teste, as sementes foram esterilizadas em solução de hipoclorito de sódio a 0,5% para reduzir o ataque de fungos e semeadas na superfície em vermiculita de forma intercalada. Mantivemos as sementes à temperatura ambiente, sob luz natural e regamo-las periodicamente, por 45 dias. Acompanhamos a germinação das sementes diariamente e comparamos a velocidade e porcentagem final da germinação entre grupos por teste de Kolmogorov-Smirnov e teste-G, respectivamente (Christianini et al. 2007). Para o teste de Kolmogorov-Smirnov foi realizada a correção do alfa pelo método de Dunn-Sidak (Gotelli e Ellison 2011), sendo este ajustado em 0,0085, na tentativa de diminuir a probabilidade de erro Tipo I (i.e. rejeitar a H_0 quando ela é verdadeira), a qual é aumentada em testes com comparações múltiplas.

2.3.5 Distribuição e sobrevivência de plântulas

Para verificar se há associação entre plântulas de *E. ambiguum* e formigueiros marcamos uma parcela de 0,5 x 0,5 m sobre cada formigueiro (n = 23; *Pachycondyla striata* = 21 ninhos, *Ectatomma edentatum* = 1 ninho, *Atta sexdens* = 1 ninho) e estabelecemos uma parcela controle em uma direção ao acaso, distante de 1 a 5 m do ninho. Para localizar os ninhos de formigas, seguimos as formigas atraídas para iscas de atum colocadas ao longo de um transecto (Horvitz 1981). Medimos a distância do ninho e dos controles até a planta adulta mais próxima. As plântulas encontradas nas parcelas sobre os ninhos e na parcela controle tiveram registrados sua altura e número de folhas. As plântulas de *E. ambiguum* foram distinguidas dos jovens (com mais de um ano) por apresentarem um único caule verde, enquanto os jovens apresentavam caule marrom, muitas vezes ramificado. Comparamos a abundância de plântulas nesses dois locais por teste pareado de Wilcoxon. Para aumentar o número de registros traçamos três transectos de 100 m na área de estudo, separados por 100 m. Nestes, marcamos todas as plântulas localizadas até 1 m de cada lado do transecto e realizamos as medidas conforme acima, estimando-se ainda suas distâncias até a planta adulta mais próxima (Böhning-Gaese et al. 1999). Acompanhamos todas as plântulas mensalmente,

e ao fim de um ano, comparamos a sobrevivência das mesmas nos ninhos e fora pelo teste Wilcoxon generalizado de Peto e Peto, uma vez que os dados não apresentaram normalidade (Pyke e Thompson 1986). Para testar a variabilidade espacial na taxa de sobrevivência das plântulas realizamos um teste logrank de Peto e Peto (Pyke e Thompson 1986) comparando as taxas de sobrevivência das plântulas sob a copa e fora da copa da planta-mãe. Além disso, verificamos a relação entre a probabilidade de sobrevivência e a distância da planta-mãe por meio de uma regressão logística.

Uma vez que a atividades das formigas pode alterar as propriedades físicas e químicas do solo (Frouz e Jilková 2008), e consequentemente a performance das plântulas, comparamos também o solo entre formigueiros e controles. Desta forma, analisamos a penetrabilidade, pH, matéria orgânica, macronutrientes, micronutrientes e nitrogênio total do solo obtido em parcelas sobre ninhos de *Pachycondyla striata* e em parcelas controle (n= 5 para cada). A penetrabilidade do solo foi avaliada por meio de um vergalhão de ferro lançado do topo dentro um tubo de PVC de 1,2 m de comprimento. A profundidade alcançada pelo vergalhão no chão foi considerada como estimativa de penetração do solo para esse local (Passos & Oliveira, 2004). As variáveis de solo foram comparadas entre as parcelas nos ninho e nos controles com teste- t pareado ou teste pareado de Wilcoxon para dados não normais.

2.3.6 Importância relativa da dispersão primária versus dispersão secundária: componente quantitativo da dispersão

A proporção de frutos removidos para fora da copa pelos dispersores primários foi obtida conforme descrito acima na subseção “2.3.1 Produção de frutos e destino das sementes”. A proporção da produção de frutos que pode ser influenciada por formigas via resgate de diásporos viáveis caídos sob a copa foi obtida pela multiplicação entre a proporção de diásporos inteiros (contendo a porção carnosa) deslocados por formigas em experimentos de remoção (proporção média = 0,16) e a proporção de diásporos viáveis que cai sob a planta-mãe. A proporção de diásporos removidos por formigas em fezes de vertebrados foi obtida pela multiplicação entre a proporção das sementes removidas das fezes de aves nos experimentos de remoção (proporção = 0,62) e a proporção de diásporos removidos para fora da copa por dispersores primários. O total da contribuição relativa da dispersão secundária foi calculada pela proporção da produção de frutos que pode ser influenciada por formigas via resgate de diásporos viáveis caídos sob a copa somada à proporção de diásporos removidos por formigas das fezes de vertebrados. Para comparar o componente quantitativo da dispersão de sementes entre dispersores primários (ave) e secundários (formigas) realizamos um teste-t

com a proporção de frutos removidos para fora da copa pelos dispersores primários e com a contribuição relativa da dispersão por dispersores secundários numa mesma planta.

3 Resultados

3.1 Produção de frutos e destino das sementes

O período de floração ocorreu de agosto a dezembro entre 2012-2013, com um pico no mês de outubro e de setembro a janeiro entre 2013-2014, com pico no mês de novembro. Já a frutificação iniciou em outubro e finalizou em março, atingindo cerca de 80% dos indivíduos amostrados entre os anos de 2012 e 2013. Entre 2013 e 2014, a frutificação iniciou em novembro e finalizou em março, atingindo quase 60% dos indivíduos amostrados (Figura 7). Entre 2012 e 2013, cada planta produziu 381 ± 329 frutos (média \pm DP, $n= 11$, Tabela 1).

A maioria das sementes não foi dispersa primariamente, caindo ao solo debaixo da planta-mãe. Agentes de dispersão primária (entende-se aqui apenas aves, ver abaixo), removeram $25,9 \pm 12,3\%$ dos frutos produzidos, enquanto os outros $74,1 \pm 12,3\%$ caíram sob a copa da planta-mãe espontaneamente ou derrubados por aves, e, portanto, não foram dispersos primariamente (Tabela 1). Do total de diásporos produzidos e que caíram sob a copa da planta-mãe, $66,9 \pm 17,5\%$ foram considerados viáveis (soma das categorias “diásporo maduro” mais “derrubados por dispersores primários” – Figura 8a), e assim, estão disponíveis para serem resgatados por dispersores secundários, permitindo uma nova etapa de dispersão. Por outro lado, apesar da grande variação, em média $5,0 \pm 11,2\%$ dos diásporos foram perdidos como diásporos imaturos e $2,2 \pm 2,7\%$ foram predados pré-dispersão (Figura 8b, Tabela 1).

Observamos que a remoção por aves foi positivamente relacionada com a produção de frutos por planta, ou seja, as plantas que produziram mais frutos obtiveram maior sucesso na dispersão (medida pelo número de frutos removidos da copa) ($y = 0,21x + 5,73$; $r^2 = 0,75$; $n = 11$; $p = 0,0006$), o que corrobora a *fruit crop size hypothesis*. No entanto, a queda dos frutos também está positivamente correlacionada com a produção de frutos por planta, ou seja, uma grande produção também aumentou o número total de frutos que caíram sob a planta-mãe, levando a um aumento no fracasso na dispersão absoluta (o número de frutos que caem sob a planta-mãe) ($y = 0,79x - 5,73$; $r^2 = 0,98$; $n = 11$; $p < 0,0001$). Desta forma, grande produção de frutos também aumenta o número de frutos disponíveis para a dispersão secundária sob a planta-mãe. Do mesmo modo, uma grande produção de frutos também atraiu mais dispersores pouco eficientes que derrubaram as sementes sob a copa da planta-mãe, como demonstrado pela relação entre a produção de frutos e o número de frutos parcialmente comidos ou com

marcas de bicada caídos sob a copa ($y = 0,06x + 8,46$; $r^2 = 0,56$; $n=11$; $p = 0,0084$). Não obstante, não houve relação entre o tamanho da produção e a proporção de frutos removidos da copa ($p=0,29$), nem entre o tamanho da produção de frutos e a proporção de frutos caídos sob a planta-mãe ($p = 0,30$).

3.2 Interações entre frugívoros e frutos na copa: dispersão primária

Diásporos de *Erythroxylum ambiguum* foram removidos apenas por aves (12 espécies) (Figura 9, Tabela 2). No entanto, a taxa de visitação para *E. ambiguum* foi baixa, cerca de 0,06 visitas/10h. Aves de diferentes tamanhos, como por exemplo, desde *Ilicura militaris* (13 g), *Turdus albicollis* (67 g) *Celeus flavescens* (166 g, Figura 8d e 8e) até *Ramphastos dicolorus* (500 g), atuaram como dispersores legítimos pela ingestão do fruto inteiro, posteriormente, defecando ou regurgitando as sementes (massas corporais foram tiradas de Pizo 1997; Bugoni et al. 2002; Faria e Paula 2008). Os visitantes chegaram sozinhos à planta ou em pares, permanecendo por 36 ± 42 seg (média \pm DP; $n = 25$). A distância estimada de dispersão foi $11,4 \pm 6,8$ m ($n = 18$; Figura 10). Em média, a cada visita, um indivíduo se alimentou de $3,6 \pm 2,3$ frutos ($n = 25$), sendo a espécie *Turdus rufiventris* (73 g), a que mais ingeriu diásporos ($n = 10$ frutos em uma única visita). Mais de 90% dos frutos foram engolidos inteiros, no entanto, alguns diásporos também foram derrubados sob a planta-mãe por aves que atuaram apenas como consumidores da polpa, não realizando dispersão para fora da copa (dispersores pouco eficientes) (e.g. *Lanio melanops*, 23 g).

3.3 Interações entre animais e sementes no solo: dispersão secundária e predação de sementes

Um total de 20 espécies de formigas em 12 gêneros foram atraídas aos diásporos de *E. ambiguum* no solo da floresta (Figura 11). As espécies mais frequentes registradas interagindo com os diásporos no chão foram *Pheidole* sp. 01 (Myrmicinae), seguido de *Pachycondyla striata* (Ponerinae) que juntas responderam por 24,4% das observações (Figura 11). Observamos também, de forma ocasional, moscas do gênero *Drosophila* e algumas espécies não identificadas de baratas (Insecta, Blattaria), gafanhotos (Insecta, Caelifera) e opiliões (Arthropoda, Opiliones) em interação com os diásporos caídos, mas eles nunca foram vistos removendo os diásporos.

As formigas trataram os diásporos no solo de quatro formas diferentes: a) removeram individualmente o diásporo para o ninho (>5 cm) (*Pachycondyla striata*, *Ectatomma edentatum*, *Odontomachus meinerti* e *Atta sexdens*); b) recrutaram cinco operárias e

removeram o diásporo para o ninho (>5 cm) (*Gnamptogenys striatula*); c) recrutaram operárias (n = 1 a 5) e consumiram a polpa no local, sem remoção do diásporo (e.g. *Pheidole* sp. 01, *Solenopsis* sp. 01, *Pheidole* sp. 02); d) apenas inspecionaram ou manipularam o diásporo, também sem removê-lo (e.g. *Oxyepoecus rosai*, *Cyphomyrmex* (gr. *rimosus*) sp. 01) (Figura 11). As espécies *Pachycondyla striata* (Figura 8g), *Ectatomma edentatum*, *Odontomachus meinerti*, *Gnamptogenys striatula* e *Atta sexdens* (Figura 8h), as quais foram responsáveis por 22,7% das interações, foram as únicas observadas removendo os diásporos. A distância média de remoção foi de $0,91 \pm 0,93$ m (n = 24) (Figura 10). Estes números, no entanto, representam estimativas mínimas de distância, uma vez que espécies como *P. striata* desapareceram rapidamente sob as folhas, dificultando uma estimativa exata. Um total de 50% das distâncias de remoção foram parciais. *P. striata* e *E. edentatum* foram observadas removendo sementes também das fezes de aves, indicando que estas formigas podem remodelar a sombra de sementes geradas por dispersores primários. No total, 61,9% das sementes presentes nas fezes das aves foram removidas após 24h no chão da floresta.

Por meio dos experimentos de remoção, observamos que não houve diferença na remoção de diásporos inteiros e sementes sem a porção carnosa. Esses dados, porém variaram significativamente entre locais (efeito do bloco, Tabela 3). Além disso, no tratamento controle houve maiores taxas de remoção comparadas ao tratamento de exclusão (Figura 12), indicando que vertebrados contribuem significativamente para as remoções de diásporos caídos. Por outro lado, as taxas de remoção de diásporos não foram afetadas pela distância das plantas focais (sob a copa e longe da copa) (Tabela 3, Figura 12). Observamos interação entre a localidade e o tratamento (exclusão e controle). Pela Figura 12, verificamos que a diferença na remoção entre os tratamentos controle e exclusão é acentuada longe da planta-mãe. Da mesma forma, observamos que a remoção dos diásporos depende do tipo de tratamento, uma vez que encontramos interação entre as variáveis tratamento e diásporo (Tabela 3). A remoção da semente limpa foi maior no tratamento controle, enquanto a remoção de diásporos inteiros foi maior no tratamento de exclusão (Figura 12). Houve também interação entre localidade e diásporo. A diferença entre a remoção de sementes limpas e diásporos inteiros foi acentuada longe da planta-mãe. Contudo, não encontramos interação entre localidade, tratamento e diásporo. Independente da localidade (sob a copa ou longe da copa), as taxas de remoção de semente limpas foram maiores no tratamento controle e a remoção de diásporo inteiro foi sempre maior no tratamento de exclusão. Em conjunto, estes resultados sugerem que alguns vertebrados interessados na semente propriamente dita (Figura 8c), e, portanto, que provavelmente atuaram como granívoros em vez de dispersores, fizeram grande parte das

remoções principalmente longe da planta-mãe. Do mesmo modo, uma parcela das sementes pode ter sido removida por formigas predadoras de sementes.

3.4 Experimentos de germinação

O tratamento dado pelas formigas ao fruto e a passagem do mesmo pelo trato digestório das aves aumentaram a germinação das sementes em relação aos controles 1 e 2 ($G=59,97$; $gl= 3$; $p<0,001$; Figura 13). Tanto as sementes removidas das lixeiras de colônias de formigas cativas como as sementes retiradas das fezes das aves germinaram 100% contra 50% do controle 1 e 43,8% do controle 2. Estas porcentagens de germinação dos controles 1 e 2 não são diferentes ($G= 0,25$; $gl=1$; $p=0,616$).

A germinação das sementes retiradas das lixeiras de colônias de formigas cativas foi mais rápida tanto em relação ao controle 1 (Teste de Kolmogorov-Smirnov: $D= 0,87$; $p < 0,001$) quanto em relação ao controle 2 ($D= 0,87$; $p < 0,001$). Da mesma forma, a germinação das sementes retiradas das fezes das aves foi mais rápida tanto em relação ao controle 1 ($D= 0,85$; $p < 0,001$) quanto em relação ao controle 2 ($D= 0,85$; $p < 0,001$). As velocidades de germinação das sementes retiradas das lixeiras de colônias de formigas cativas e das sementes retiradas das fezes das aves não diferiram ($D= 0,02$; $p =0,98$). As velocidades de germinação das sementes controle 1 e controle 2 também não diferiram ($D= 0,22$; $p =0,23$).

3.5 Distribuição e sobrevivência de plântulas

As plântulas de *Erythroxylum ambiguum* foram encontradas crescendo apenas em parcelas estabelecidas sobre ninhos de formigas, mas em baixa densidade ($0,57 \pm 0,87$ plântulas/ $0,25 \text{ m}^2$; $n=23$), não sendo localizadas sobre as parcelas fora dos ninhos ($W = 28$; $p = 0,0199$). Além disso, a sobrevivência das plântulas de *Erythroxylum ambiguum* crescendo sobre ninhos de formigas foi maior (83%) do que a sobrevivência de plântulas crescendo longe dos mesmos (i.e. plântulas nos transectos, $n= 105$) (63%) (Teste de Wilcoxon generalizado de Peto e Peto: $\chi^2 = 4$, $p = 0,046$). No entanto, não houve diferença entre a quantidade de nutrientes no solo dos ninhos de *Pachycondyla striata* e dos controles, com exceção da quantidade de cálcio e penetrabilidade que foi maior no solo dos controles e dos ninhos, respectivamente (Tabela 4). Dentre as 105 plântulas amostradas nos transectos, 50 encontravam-se sob copa das plantas adultas e apresentaram sobrevivência menor (44%) do que plântulas ($n=55$) fora da copa (78%) (Teste logrank de Peto e Peto: $\chi^2 = 14,8$; $gl = 1$; $p<0,001$). Quanto maior a distância da planta-mãe maior a probabilidade de sobrevivência das

plântulas ($\chi^2 = 6$; $gl = 1$; $p = 0,02$; Probabilidade de sobrevivência = $[(\exp(0,1554+0.3442*x))]/\{1+[\exp(0.1554+0.3442*x)]\}$; Figura 14).

3.6 Importância relativa da dispersão primária versus dispersão secundária: componente quantitativo da dispersão

Não verificamos diferença entre a importância relativa das aves e formigas na quantidade de sementes dispersas ($t = 0,007$; $gl = 14,671$; $p = 0,949$). A Figura 15 traz de maneira resumida a importância percentual de vertebrados e formigas em diferentes etapas do processo de dispersão de sementes *Erythroxylum ambiguum*.

4 Discussão

O sistema de dispersão de sementes de *E. ambiguum* trata-se de uma complexa rede de interações entre a planta, aves frugívoras e formigas que atuam como dispersores primários e secundários, respectivamente. Ou seja, trate-se de um sistema diplocórico, no qual estão envolvidos vários agentes em uma sequência de etapas de dispersão, o que maximizaria os benefícios da dispersão (Vander Wall e Longland 2004). No sistema de dispersão de sementes de *E. ambiguum* as aves possibilitam o escape da predação e da competição próximos à planta mãe e permitem a colonização de habitats mais distantes. Já formigas, dispersores secundários, possibilitam a dispersão das sementes para locais específicos (i.e. formigueiros) com grande probabilidade de estabelecimento de plântulas. Em um sistema de dispersão envolvendo apenas uma fase dificilmente seria possível fornecer esses três benefícios simultaneamente.

O padrão observado para a remoção de diásporos na copa pelas aves em termos absolutos corrobora a *fruit crop size hypothesis* (Howe e Estabrook 1977). Em plantas que apresentam dispersão por espécies de aves generalistas, caso do *E. ambiguum*, que apresentam sementes pequenas e com produção de frutos em períodos sazonais (Howe e Estabrook 1977, Moermond e Denslow 1985), a dispersão é favorecida diretamente pelo número de visitas, voos para longe da copa e, conseqüentemente, pelo número de sementes dispersas (Howe e Estabrook 1977). Esta relação nos fornece um correlato da aptidão da planta-mãe (Jordano e Schupp 2000) e já foi observada em muitos estudos (e.g. Howe e Estabrook 1977; Jordano e Schupp 2000; Renne et al. 2000). Neste trabalho, não encontramos, porém, relação entre o sucesso relativo de dispersão (proporção de frutos removidos; Jordano e Schupp 2000) e o tamanho da produção de frutos. A proporção de frutos removidos dá uma indicação aproximada da eficiência de dispersão de plantas com tamanhos diferentes (Howe 1980;

Jordano e Schupp 2000). Todavia, tal relação é conflitante em vários trabalhos (ver Ortiz-Pullido e Rico-Gray 2000) e tem suporte empírico apenas parcial (Laska e Stiles 1994), sendo corroborada para algumas espécies de planta (e.g. Blendinger et al. 2000; Morales et al. 2012), mas não para outras (e.g. Laska e Stiles 1994; Jordano e Schupp 2000; Renne et al. 2000). Além disso, o sucesso relativo de dispersão pode variar não apenas em função do tamanho da produção de frutos, mas também de acordo com fatores externos, que variam no espaço e tempo (Ortiz-Pullido e Rico-Gray 2000) como a densidade de indivíduos coespecíficos e produção de frutos nas imediações (Morales et al. 2012). No entanto, tanto a dispersão de um maior número ou proporção de sementes de uma planta pode aumentar seu sucesso reprodutivo e, portanto, a sua aptidão (Howe e Smallwood 1982). Desta forma, observamos que é vantajoso para os indivíduos de *Erythroxylum* investirem mais na produção de frutos, porque assim podem dispersar um maior número absoluto de sementes, mesmo que, por exemplo, eles tenham um baixo sucesso relativo de dispersão.

Por outro lado, uma grande produção de frutos também pode atrair dispersores de sementes pouco eficientes e provocar a queda de mais frutos sob a planta-mãe, sendo esta queda, muitas vezes considerada como um custo inerente a se pagar por uma dispersão eficiente (Jordano e Schupp 2000). De fato, houve alta concentração de diásporos sob as plantas de *Erythroxylum* (Tabela 1). No entanto, da mesma forma que para outras espécies de planta (e.g. Christianini e Oliveira 2009, 2010), os diásporos de *Erythroxylum* caídos sob a copa da planta-mãe, não podem ser considerados como desperdício, dadas às elevadas chances de serem removidos por formigas, dispersores secundários. Além disso, a atração de dispersores primários pouco eficientes mesmo não sendo vantajoso para planta em termos de sucesso de dispersão, pode aumentar as chances das sementes serem removidas por formigas através do resgate, uma vez que ao serem manipulados previamente por frugívoros, os frutos podem se tornar mais atrativos para formigas (Bieber et al. 2013).

A maioria das espécies de aves visitantes atuou como dispersores eficientes, engolindo os frutos inteiros e permanecendo pouco tempo na planta (< 1 min; ver Gasperin e Pizo 2012). Além disso, a passagem de sementes pelo trato digestório das aves melhora as performances de germinação, como já indicado em outros trabalhos (Traveset 1998). As aves visitantes forneceram uma distância de dispersão quase 13 vezes maior do que as formigas (Figura 10), e, portanto, são mais eficazes na remoção das sementes para fora da zona de mortalidade (i.e. próximo à planta-mãe) e na colonização de novos habitats. No entanto, tais distâncias podem ser consideradas curtas (Jordano e Schupp 2000), possivelmente reflexo da remoção por aves de pequeno porte em sua maioria (Jordano et al. 2007) e do método empregado para estimar a

distância. Considerando-se a dispersão a distâncias curtas, alta taxa de consumo por parte das aves e alta eficiência do sistema digestório desses animais, temos como resultado a ocorrência de sombra de sementes agregadas nas imediações das plantas-mãe e em longo prazo, padrões altamente agregados dos indivíduos adultos (Jordano et al. 2006), como já observamos no local (PHSA Camargo e AV Christianini, observação pessoal). Ainda assim, mesmo a dispersão a uma distância pequena da planta-mãe pode aumentar as chances de sobrevivência das plântulas (Figura 14).

Uma grande diversidade de espécies de formigas pode interagir com os diásporos caídos no solo, inclusive com diásporos não-mirmecocóricos (i.e. que não possuem adaptações para a dispersão por formigas), como é o caso dos diásporos de *Erythroxylum* (Pizo e Oliveira 1998, 2000). Nós observamos categorias de interação de formigas com diásporos semelhantes ao já observados em outras florestas tropicais (Pizo e Oliveira 1998). Algumas formigas apenas inspecionam ou manipulam o diásporo, sem removê-lo. Grandes formigas, como *Pachycondyla striata* e *Odontomachus meinerti*, por exemplo, removem individualmente o diásporo, enquanto espécies menores recrutam operárias e consomem a polpa no local. Embora a remoção do arilo possa aumentar a germinação (e.g. Christianini et al. 2007), observamos nos experimentos de remoção, que diásporos de *Erythroxylum* sem a porção carnosa foram menos removidos por formigas dispersoras, como já indicado em Christianini e Oliveira 2013 e Gallegos et al. 2014. Neste caso, a remoção de sementes limpas se deu, possivelmente, por formigas granívoras, interessadas no endosperma (Levey e Byrne 1993).

Apesar das grandes diferenças encontradas na escala de deslocamento de sementes entre as aves e formigas, algumas distâncias de remoção mostram que as formigas podem remover os diásporos além da projeção da copa da planta materna sobre o solo (Figura 10), e embora seja uma distância pequena, pode aumentar as chances recrutamento das plântulas (Gallegos et al. 2014). Além disso, as formigas podem oferecer uma dispersão complementar à realizada pelas aves (Christianini e Oliveira 2010), inclusive removendo sementes incorporadas nas fezes de vertebrados, como observado neste trabalho e relatado na literatura (e.g. Pizo e Oliveira 1999), podendo melhorar a aptidão da planta. Convém ressaltar que a atratividade dos frutos para algumas espécies de formigas pode depender de manipulação prévia por frugívoros, sendo algumas formigas mais atraídas para sementes em fezes de vertebrados do que para o próprio diásporo inteiro (Bieber et al. 2013). No nosso estudo, observamos uma maior remoção das sementes em fezes de aves comparadas à remoção de

diásporos inteiros, embora os experimentos de remoção de diásporos inteiros e de sementes presentes em fezes de aves tenham sido realizados em anos diferentes.

Não há diferença na importância relativa entre aves e formigas em termos quantitativos. Além do mais, a eficácia de um dispersor não é dada apenas pelo componente quantitativo, mas também pela qualidade do tratamento dado à semente e do local de deposição da semente (Schupp 1993). Não encontramos diferença entre o tratamento dado à semente pelas formigas e aves, sendo que ambas podem melhorar as performances de germinação. Além da limpeza da semente, aves e formigas provavelmente forneceram também uma escarificação às sementes, uma vez que apenas a remoção da polpa feita manualmente não foi suficiente para aumentar a velocidade e porcentagem final de germinação.

Embora outros trabalhos já tenham indicado resultados semelhantes para aves (ver Traveset 1998) e formigas (e.g. Leal et al. 2007; Lima et al. 2013), não há evidências de experimentos comparativos de germinação com resultados positivos para ambos os grupos em um mesmo sistema de estudo. Portanto, nosso trabalho evidencia que aves e formigas podem atuar como dispersores redundantes, ou seja, podem fornecer aproximadamente a mesma eficácia de dispersão, pelo menos em relação ao tratamento dado à semente pela manipulação, um dos elementos do componente qualitativo da eficácia de dispersão (Loiselle et al. 2007).

Ainda que não tenhamos encontrado diferenças entre aves e formigas em termos quantitativos e no tratamento dado à semente, e mesmo aves oferecendo uma maior distância de dispersão, a dispersão secundária oferecida pelas formigas pode ser direcionada (Howe e Smallwood 1982), removendo as sementes para um local seguro (e.g. ninhos de formigas) onde costuma haver chances desproporcionalmente altas de recrutamento (Passos e Oliveira 2002). Por outro lado, nosso desenho experimental não nos permitiu acompanhar o destino dos diásporos dispersos pelas aves. Desta forma, é possível que a importância desses animais em termos qualitativos esteja subestimada. Não encontramos maior quantidade de nutrientes nos solos dos ninhos de formigas comparada aos controles, contrastando com outros trabalhos (e.g. Passos e Oliveira 2002, 2004) os quais observaram maior quantidade de nutriente nos ninhos. No entanto, formigueiros comparados ao solo local podem ter maior penetrabilidade (Passos e Oliveira 2004; Leal et al. 2007), como encontrado para os ninhos de *Pachycondyla striata* neste trabalho, e umidade (Coenen-Stass et al. 1980), o que pode responder pelo melhor desenvolvimento das raízes das plântulas (Bulmer e Simpson 2005). As formigas podem ainda oferecer proteção contra herbivoria nas imediações dos ninhos (Passos e Oliveira 2004). Com efeito, observamos que as formigas podem ser responsáveis pelo destino

em média de 26,7% das sementes (Tabela 1). Além disso, encontramos maior abundância de plântulas sobre os formigueiros do que nos controles e também uma maior taxa de sobrevivência, sugerindo que as formigas podem atuar como dispersores de sementes legítimos e direcionais para *Erythroxylum* (Passos e Oliveira 2002, Christianini e Oliveira 2013).

Por outro lado, observamos que grande parte das sementes caídas sobre o solo da floresta é removida por vertebrados (< 24 h), possivelmente roedores, interessados no endosperma da semente (Tabela 3), desta forma, atuando como predadores. Todavia, tais roedores podem, mesmo que minimamente, atuarem também como dispersores secundários por meio do comportamento de estocagem (Vander Wall e Longland 2004; Iob e Vieira 2008). Neste sentido, assumimos que tais agentes também devem contribuir com uma parcela incerta da dispersão e recrutamento de *Erythroxylum*. Além disso, verificamos também que uma pequena parcela dos diásporos foi removida por formigas interessadas no endosperma, atuando, provavelmente, como predadores de sementes (mas ver Levey e Byrne 1993). Cabe ressaltar, porém, que a composição química do fruto pode atrair grupos específicos de formigas que podem proporcionar diferentes qualidades de dispersão (Giladi 2006, Christianini et al. 2012). Frutos ricos em lipídios como é o caso do *Erythroxylum*, atraem geralmente formigas da subfamília Ponerinae (Pizo e Oliveira 2001), como *Pachycondyla* sp. e *Odontomachus* sp. que oferecem uma dispersão de alta qualidade, removendo o diásporo a longas distâncias e depositando-os nos ninhos onde as sementes podem germinar. Com relação à atividade de predação de sementes pelas formigas, apesar de reduzida, pode ser considerada como custo da interação entre diásporos e formigas (Giladi 2006).

Adicionalmente, não encontramos variação espacial da remoção e predação de diásporos dispostos sob a copa da planta-mãe e distantes da copa (Tabela 3). Tal resultado contradiz o modelo de Janzen-Connell, que sugere maiores taxas de remoção e predação nas imediações da planta-mãe (Janzen 1970; Connell 1971). Esta relação foi encontrada em vários trabalhos (e.g. Norghauer et al. 2006), no entanto, não foi observada neste, pelo menos no estágio de semente. Bartimachi et al. (2008) também não encontraram este modelo de recrutamento e sugerem que a abundância de removedores (e.g formigas) possa estar ligada a este padrão. Nossas observações sugerem que os predadores de sementes de *Erythroxylum* no local de estudo não são especializados nesta espécie, o que aumenta as chances da predação se dar por eventos de encontros oportunistas a diferentes distâncias da planta-mãe. Assim, dada a grande abundância de formigas e roedores generalistas no PECB, possivelmente estes não tiveram dificuldades para encontrar as sementes, independente da distância em relação à

planta-mãe, pelo menos na escala em que realizamos nossos experimentos de remoção no PECB (até 20 m da planta-mãe). No estágio de plântulas, entretanto, o modelo de Janzen-Connell foi corroborado, uma vez que a taxa de sobrevivência de plântulas respondeu à densidade e à distância em relação à planta-mãe, ocorrendo maior probabilidade de recrutamento com o aumento da distancia da planta-mãe (Figura 14).

Em conclusão, há grandes chances de uma semente caída sob a copa da planta-mãe ser removida secundariamente, tendo as formigas um papel muito importante neste processo. O resultado de nosso estudo indica que as formigas podem alterar os padrões de recrutamento deste arbusto da Mata Atlântica disperso a longas distâncias por aves, embora ele não possua adaptações aparentes à mirmecocoria. Por outro lado, um complexo sistema de dispersão por aves e formigas coloca a questão se os frutos de *E. ambiguum* são adaptados para ambos os grupos de dispersores, fato que não observamos em campo, pelo menos com relação à morfologia. Assim, este sistema de dispersão de sementes em duas fases (i.e diplocoria) sugere que aves e formigas atuam complementarmente na dispersão de sementes, removendo a semente das imediações da planta-mãe e redistribuindo as mesmas para locais favoráveis ao recrutamento de plântulas, respectivamente. Neste sentido, apesar das aves apresentarem grande importância por levar as sementes a distâncias mais longas da planta-mãe, formigas oferecem uma dispersão direcionada melhorando a qualidade da dispersão. Além disso, ainda que este trabalho tenha sido desenvolvido utilizando apenas uma espécie de planta modelo, um sistema de dispersão em mais de uma fase pode ser esperado para outras espécies de plantas da Mata Atlântica que apresentam sementes pequenas (menores que 1 g; 68% das plantas zoocóricas; ver Galetti et al. 2011). Formigas podem interagir com uma ampla variedade de diásporos não-mirmecocóricos no solo desse bioma (Pizo e Oliveira 2000). Desta forma, nossos resultados sugerem que, embora cerca de 75% das plantas lenhosas da Mata Atlântica produzam frutos carnosos adaptados à dispersão por vertebrados (Almeida-Neto et al. 2008), neste bioma, as formigas podem ser tão importantes na dispersão dessas sementes e no recrutamento de novos indivíduos quanto os vertebrados.

Referências

- Almeida-Neto M, Campassi F, Galetti M, Jordano P, Oliveira-Filho A (2008) Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic forest: broad-scale patterns and macroecological correlates. **Global Ecol. Biogeogr** 17:503-513
- Andresen E, Levey D (2004) Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. **Oecologia** 139:45-54

- Barros MG (1998) Sistemas reprodutivos e polinização em espécies simpátricas de *Erythroxylum* P. Br. (Erythroxylaceae) do Brasil. **Rev. bras. Bot.** 2:158-166
- Bartimachi A, Neves J, Pedroni F (2008) Predação pós-dispersão de sementes do angico *Anadenanthera falcata* (Benth.) Speg. (Leguminosae-Mimosoideae) em mata de galeria em Barra do Garças, MT. **Rev. bras. Bot.** 31:215-225
- Beaumont KP, Mackay DA, Whalen MA (2011) Interactions between ants and seeds of two myrmecochorous plant species in recently burnt and long-unburnt forest sites. **Austral Ecol.** 36:767-778
- Beisiegel BM (2006) Shelter availability and use by mammals and birds in an Atlantic forest area. **Biota Neotrop.** 6:1-6
- Bieber AGD, Silva PSD, Oliveira PS (2013) Attractiveness of fallen fleshy fruits to ants depends on previous handling by frugivores. **Écoscience** 20:85-89
- Blendinger PG, Loiselle BA, Blake JG (2008) Crop size, plant aggregation, and microhabitat type affect fruit removal by birds from individual melastome plants in the Upper Amazon. **Oecologia** 158:273-283
- Böhning-Gaese K, Gaese BH, Rabemanantsoa, SB (1999) Importance of primary and secondary seed dispersal in the Malagasy tree *Commiphora guillaumini*. **Ecology** 80:821-832
- Brocardo RC, Rodarte R, Bueno RS, Culot L, Galetti M (2012) Mamíferos não voadores do Parque Estadual Carlos Botelho, *Continuum* florestal do Paranapiacaba. **Biota Neotrop.** 12: 1-11
- Bulmer CE, Simpson DG (2005) Soil compaction and water content as factors affecting the growth of lodgepole pine seedlings on sandy clay loam soil. **Can. J. Soil Sci.** 85:667-679
- Bugoni L, Mohr LV, Scherer A, Efe MA, Scherer SB (2002) Biometry, molt and brood patch parameters of birds in southern Brazil. **Ararajuba** 10:85-94
- Chapman CA, Chapman LJ, Wingham R, Hunt K, Gebo D, Gardner L (1992) Estimators of fruit abundance of tropical trees. **Biotropica** 24:527-531
- Christianini AV, Mayhé-Nunes AJ, Oliveira PS (2012) Exploitation of fallen diaspores by ants: Are there ant-plant partner choices? **Biotropica** 44:360-367
- Christianini AV, Mayhé-Nunes AJ, Oliveira PS (2007) The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a Neotropical savanna. **J. Trop. Ecol.** 23:343-351

- Christianini AV, Oliveira PS (2010) Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. **J. Ecol.** 98:573-582
- Christianini AV, Oliveira PS (2013) Edge effects decrease ant-derived benefits to seedlings in a neotropical savanna. **Arthropod-Plant Interact** 7:191-199
- Christianini AV, Oliveira PS (2009) The relevance of ants as seed rescuers of a primarily bird-dispersed tree in Neotropical cerrado savanna. **Oecologia** 160:735-745
- Coenen-Stass D, Schaarschmidt B, Lamprecht I (1980) Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ants *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). **Ecology** 61:238-244
- Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animal and in rain Forest trees. In: Den Boen PJ, Gradwell PR (eds) **Dynamics of populations**. Pudoc, Wageningen, pp 298-312
- Faria IP, Paula WS (2008) Body masses of birds from Atlantic Forest region, southeastern Brazil. **Ornitol. Neotrop.** 19:599-606
- Frouz J, Jilková V (2008) The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecol. News** 11:191-199
- Fundação Florestal (2008) **Parque Estadual Carlos Botelho**: plano de manejo. Fundação Florestal, São Paulo.
<http://www.ambiente.sp.gov.br/fundacaoflorestal/files/2012/01/PECarlosBotelho/1VolumePrincipal/1.1VolumePrincipalCompleto.pdf>. Acesso 20 jun. 2012
- Gallegos SC, Hensen I, Schleuning M (2014) Secondary dispersal by ants promotes forest regeneration after deforestation. **J. Ecol.** 102:659-666
- Galetti M, Pizo MA, Morellato LPC (2011) Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species-rich Atlantic rain forest. **Biota Neotrop.** 11:181-194
- Gasperin G, Pizo MA (2012) Passage time of seeds through the guts of frugivorous birds, a first assessment in Brazil. **Rev. Bras. Ornitol.** 20:48-51
- Giladi I (2006) Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. **Oikos** 112:481-492
- Gotelli NJ, Ellison AM (2011) **Princípios de estatística em ecologia**, 1st edn. Artmed, Porto Alegre
- Horvitz CC (1981) Analysis of how ant behavior affects germination in a tropical myrmecochore *Calathea microcephala* (P. & E.) Koernicke (Marantaceae): microsite selection and aril removal by neotropical ants, *Odontomachus*, *Pachycondyla*, and *Solenopsis* (Formicidae). **Oecologia** 51:47-52

- Howe HF (1980) Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. **Ecology** 61:944-959
- Howe HF, Estabrook GF (1977) On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. **Amer. Natur.** 111:817-832
- Howe HF, Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 13:201-228
- Iob G, Vieira EM (2008) Seed predation of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) in the Brazilian Araucaria Forest: influence of deposition site and comparative role of small and 'large' mammals. **Plant Ecol.** 198:185–196
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of trees species in tropical forests. **Amer. Natur.** 104:501-528
- Jordano P (1995) Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. **Ecology** 76:2627-2639
- Jordano P, Galetti M, Pizo MA, Silva WR (2006) Ligando Frugivoria e Dispersão de sementes à biologia da conservação. In: Rocha CFD, Bergallo HG, Alves MAS, Van Sluys M (eds) **Biologia da conservação**: essências. Editorial Rima, São Carlos, pp 411-436
- Jordano P, García C, Godoy JA, García-Castaño JL (2007) Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. **Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.** 104:3278-3282
- Jordano P, Schupp EW (2000) Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. **Ecol. Monogr.** 70:591-615
- Kuhlmann M (2012) **Frutos e sementes do cerrado atrativos para a fauna**: guia de campo, Rede de sementes do cerrado, Brasília
- Laska MS, Stiles EW (1994) Effects of fruit crop size on intensity of fruit removal in *Viburnum prunifolium* (Caprifoliaceae) **Oikos** 69:199-202
- Leal IR, Wirth R, Tabarelli M (2007) Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of North-east Brazil. **Ann. Bot.** 99:885-894
- Levey DJ, Byrne MM (1993) Complex ant–plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. **Ecology** 74:1802–1812
- Lima MHC, Oliveira EG, Silveira FAO (2013) Interactions between ants and non-myrmecochorous fruits in *Miconia* (Melastomataceae) in a neotropical savanna. **Biotropica** 45:217-223
- Lima RAF, Dittrich VAO, Souza VC, Salino A, Breier TB, Aguiar OT (2011) Flora vascular do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. **Biota Neotrop.** 11:173-214

- Loiselle BA, Blendinger PG, Blake JG, Ryder TB (2007) Ecological redundancy in seed dispersal system: a comparison between Manakins (Aves: Pipridae) in two tropical forests. In: Dennis JA, Green RJ, Westcott DA (eds) **Seed dispersal: theory and its application in a changing world**, CAB International, Oxford, pp 178-195
- Marimon BS, Felfili JM (2006) Chuva de sementes em uma floresta monodominante de *Brosimum rubescens* Taub. e em uma floresta mista adjacente no Vale do Araguaia, MT, Brasil. **Acta Bot. Bras.** 20:423-432
- Mendonça JO, Cervi AC, Guimarães AO (1998) O Gênero *Erythroxylum* P. Browne (Erythroxylaceae) do Estado do Paraná, Brasil. **Braz. Arch. Biol. Techn.** 41:349-359
- Moermond TC, Denslow JS (1985) Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. **Ornith. Monog.** 36:865-897
- Morales JM, Rivarola MD, Amico G, Carlo TA (2012) Neighborhood effects on seed dispersal by frugivores: testing theory with a mistletoe–marsupial system in Patagonia. **Ecology** 93:741-748
- Muller-Landau HC, Wright SJ, Calderón O, Hubbell SP, Foster RB (2001) Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In: Levey DJ, Silva WR, Galetti M (eds) **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation**. CABI Publishing, Nova York, pp 35-53
- Nathan R, Horn HS, Chave J, Levin SA (2001) Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. In: Levey DJ, Silva WR, Galetti M (eds) **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation**. CABI Publishing, Nova York, pp 69-82
- Norghauer JM, Malcolm JR, Zimmerman BL, Felfili JM (2006) An experimental test of density and distant-dependent recruitment of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia. **Oecologia** 148:437-446
- O’Farrill G, Galetti M, Campos-Arceiz A (2013) Frugivory and seed dispersal by tapirs: an insight on their ecological role. **Integr. Zool.** 8:4-17
- Ortíz-Pulido R, Rico-Gray V (2000) The effect of spatio-temporal variation in understanding the fruit crop size hypothesis. **Oikos** 91:523-527
- Passos L, Oliveira PS (2002) Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rain forest tree. **J. Ecol.** 90:517–528.

- Passos L, Oliveira PS (2004) Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on seeds and seedlings. **Oecologia** 139:376-382
- Pizo MA (1997) Seed dispersal and predation in two populations of *Cabranea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic forest of southeastern Brazil. **J. Trop. Ecol.** 13: 559-577
- Pizo MA, Oliveira PS (1998) Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabranea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. **Am. J. Bot.** 85:669-674
- Pizo MA, Oliveira PS (1999) Removal of seeds from vertebrate faeces by ants: effects of seed species and deposition site. **Can. J. Zool.** 77:1595-1602
- Pizo MA, Oliveira PS (2001) Size and lipid content of nonmyrmecochorous diaspores: effects on the interaction with litter-foraging ants in the Atlantic rain forest of Brazil. **Plant Ecol.** 157:37-52
- Pizo MA, Oliveira PS (2000) The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic forest of southeast Brazil. **Biotropica** 32:851-861
- Pyke DA, Thompson JN (1986) Statistical analysis of survival and removal rate experiments. **Ecology** 67:240-245
- R Development Core Team (2013) **R**: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org/> Acesso 4 mai. 2013
- Renne IJ, Gauthreaux Jr SA, Gresham CA (2000) Seed dispersal of the Chinese tallow tree (*Sapium sebiferum* (L.) Roxb.) by birds in coastal South Carolina. **Am. Midl. Nat.** 144: 202-215
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biol. Cons.** 142:1141-1153
- Santana FD, Cazetta E, Delabie JHC (2013) Interactions between ants and nonmyrmecochorous diaspores in a tropical wet forest in southern Bahia, Brazil. **J. Trop. Ecol.** 29:71-80
- Schupp EW (1993) Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. **Vegetatio** 107/108:15-29
- Schupp EW, Jordano P, Gómez JM (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. **New Phytol.** 188:333-353

- Shepherd JD, Ditzgen RS (2013) Rodent handling of *Araucaria araucana* seeds. **Austral Ecol.** 38:23-32
- Traveset A (1998) Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. **Persp. Pl. Ecol. Evol. Syst.** 1:151-190
- Vander Wall SB, Longland WS (2004) Diplochory: are two seed dispersers better than one? **Trends Ecol. Evol.** 19:155-161
- Wang BC, Smith TB (2002) Closing the seed dispersal loop. **Trends Ecol. Evol.** 17: 379-385
- Watson DM (2013) The relative contribution of specialists and generalists to mistletoe dispersal: insights from a Neotropical Rain Forest. **Biotropica** 45:195-202

Tabelas e Figuras

Tabela 1 – Produção e dispersão dos diásporos de plantas de *Erythroxylum ambiguum* em uma área de mata atlântica no sudeste do Brasil. Plantas são representadas em colunas organizadas no sentido de aumento do tamanho da produção. Categorias do destino dos diásporos mostram a proporção de cada destino em relação ao tamanho da produção por planta.

	Produção e a dispersão dos diásporos para plantas individuais (n = 11)											Média ± DP
	12	62	111	247	347	375	378	449	472	509	1232	
Produção estimada de frutos (nº. de frutos)	12	62	111	247	347	375	378	449	472	509	1232	381 ± 329
Destino dos diásporos												
Removido para fora da copa por aves	0,333	0,459	0,290	0,150	0,124	0,357	0,373	0,158	0,315	0,067	0,222	0,259 ± 0,123
Caído sobre a copa												
Maduro	0,416	0,511	0,558	0,575	0,796	0,599	0,437	0,659	0,279	0,815	0,674	0,574 ± 0,161
Imaturo	0,000	0,000	0,000	0,067	0,000	0,000	0,035	0,000	0,382	0,027	0,036	0,050 ± 0,112
Predado pré-dispersão	0,083	0,000	0,051	0,025	0,000	0,009	0,045	0,018	0,000	0,005	0,005	0,022 ± 0,027
Derrubado por dispersores primários ¹	0,167	0,030	0,101	0,183	0,080	0,035	0,110	0,165	0,024	0,086	0,063	0,095 ± 0,057
Proporção de diásporos viáveis sob a planta-mãe ²	0,583	0,541	0,659	0,759	0,876	0,634	0,547	0,823	0,303	0,901	0,738	0,669 ± 0,175
Contribuição relativa da dispersão por formigas ³	0,299	0,371	0,285	0,214	0,217	0,322	0,318	0,230	0,243	0,186	0,255	0,267 ± 0,056

¹ Pode incluir diásporos derrubados por aves que atuaram apenas como consumidores da polpa carnosa e diásporos oriundos de fezes ou regurgitos de dispersores legítimos.

² Soma das categorias “diásporo maduro mais “derrubados por dispersores primários”.

³ Expressa como a proporção da produção de frutos que pode ser influenciada pelo resgate de diásporos viáveis caídos sob a copa por formigas somada à proporção de diásporos removidos por formigas em fezes de vertebrados. A proporção da produção de frutos que pode ser influenciada pelo resgate de diásporos viáveis caídos sob a copa por formigas foi obtida pela multiplicação entre a proporção de diásporos inteiros (contendo a porção carnosa) deslocados por formigas em experimentos de remoção (proporção média = 0,16) e a proporção de diásporos viáveis que cai sob a planta-mãe. A proporção de diásporos removidos por formigas em fezes de vertebrados foi obtida pela multiplicação entre a proporção das sementes removidas das fezes de aves nos experimentos de remoção (proporção = 0,62) e a proporção de diásporos removidos para fora da copa por aves.

Tabela 2 – Interação entre aves frugívoras e frutos na copa de *Erythroxylum ambiguum* em uma área de mata atlântica no sudeste do Brasil. Os dados baseiam-se em 4163,2 horas de observação. Ver texto para mais detalhes.

Espécie	n° de indivíduos		tempo da visita em		n° de frutos		Tratamento dado ao fruto
	visitas	por visita (média (amplitude))	segundos (média (amplitude))	consumidos por visita (média (amplitude))			
<i>Attila phoenicurus</i>	1	2	5,5 (5-6); n=2	2 (1-3)	Engoliu inteiro		
<i>Carpornis cucullata</i>	1	1	42; n=1	4	Engoliu inteiro		
<i>Celeus flavescens</i>	1	1	180; n=1	8	Engoliu inteiro		
<i>Chiroxiphia caudata</i>	4	1	26,3 (15-32); n=4	2,75 (2-3)	Engoliu inteiro		
<i>Ilicura militaris</i>	1	1	10; n=1	4	Engoliu inteiro/Apenas removeu a polpa		
<i>Lanio melanops</i>	1	1	5; n=1	1	Apenas removeu a polpa		
<i>Ramphastos dicolorus</i>	1	1	30; n=1	8	Engoliu inteiro		
<i>Tachyphonus coronatus</i>	2	1,5 (1-2)	87 (21-120); n=3	3,3 (2-6)	Engoliu inteiro/Apenas removeu a polpa		
<i>Turdus albicollis</i>	3	1	19 (10-27); n=3	3 (2-5)	Engoliu inteiro		
<i>Turdus flavipes</i>	3	1	12,7 (3-8); n=3	3 (1-6)	Engoliu inteiro		
<i>Turdus leucomelas</i>	2	1	19,2 (9-30); n=2	2,5 (2-3)	Engoliu inteiro		
<i>Turdus rufiventris</i>	5	1,2 (1-2)	33 (10-81); n=6	5 (2-10)	Engoliu inteiro		

Tabela 3 – Análise de variância fatorial em blocos dos experimentos de remoção de diásporos de *Erythroxylum ambiguum* em uma área de mata atlântica no sudeste do Brasil. A análise considerou cada planta em frutificação como um bloco e os tratamentos de exclusão, localidade (sob a copa ou fora da copa) e tipo de diásporo (fruto ou semente limpa) como variáveis independentes. As diferenças significativas estão em negrito ($P < 0,05$). Para mais detalhes, veja a Figura 12.

Fator	SS	Df	MS	F	P
Bloco	102,58	25	4,10	2,82	< 0,001
Localidade	4,92	1	4,92	3,38	0,068
Tratamento	94,23	1	94,23	64,74	< 0,001
Diásporo	1,56	1	1,56	1,07	0,302
Localidade*Tratamento	12,02	1	12,02	10,02	0,002
Localidade*Diásporo	9,31	1	9,31	7,76	0,006
Tratamento*Diásporo	24,92	1	24,92	20,77	< 0,001
Localidade*Tratamento*Diásporo	4,33	1	3,33	3,61	0,059
Erro	209,96	175	1,46		
Total da Soma dos Quadrados	463,83	207			

Tabela 4 - Comparação das variáveis de solo entre os ninhos de *Pachycondyla striata* e os controles (n = 5 para cada grupo). Os valores médios de penetração do solo são dados em mm; K, Ca, Mg, H + Al, Al, soma de bases e CTC (Capacidade troca de cátions) são dados em mmolc/dm³, P, S, B, Cu, Fe, Mn, Zn, em mg/dm³; matéria orgânica em g/dm³, saturação por bases, saturação por alumínio, N em %. As diferenças significativas estão em negrito (p <0,05).

	Ninho	Controle	P
Penetrabilidade	91,0	52,1	< 0,001
pH	3,58	3,78	0,326
Matéria Orgânica	48,4	59,2	0,189
Fósforo	4,4	4,4	1,000
Potássio	2,02	2,16	0,698
Cálcio	11,6	14,6	0,005
Magnésio	5,6	5,4	0,799
Hidrogênio + Alumínio	107,4	103,6	0,236
Alumínio	12,8	12,2	0,749
Enxofre	4,4	5	0,575
Soma de Bases	19,2	19,6	0,855
CTC	126,6	123,2	0,487
Saturação por bases	15	15,8	0,855
Saturação por alumínio	40	39,4	0,938
Boro	0,208	0,212	0,477
Cobre	0,16	0,32	0,975
Ferro	148,2	144,6	0,603
Manganês	3,72	5,92	0,079
Zinco	1,84	2,74	0,056
Nitrogênio total	0,36	0,456	0,165

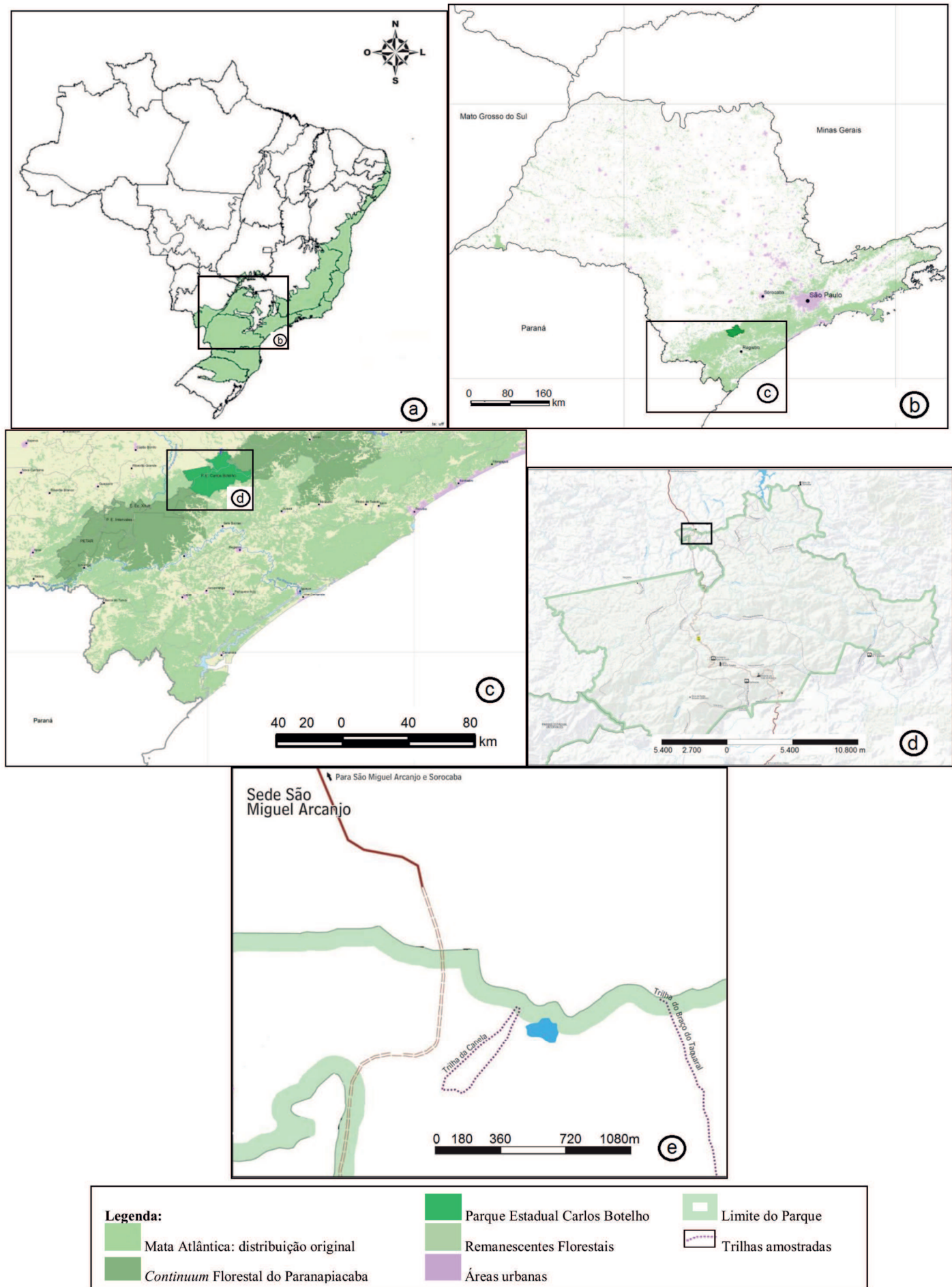


Figura 1 - Localização do Parque Estadual Carlos Botelho (PECB) na porção sul da Mata Atlântica brasileira (a, b); destaque para a localização do PECB no *Continuum* Florestal do Paranapiacaba, estado de São Paulo (c); área do PECB (d); trilhas amostradas (e). Adaptado do Plano de Manejo do PECB (Fundação Florestal 2008).

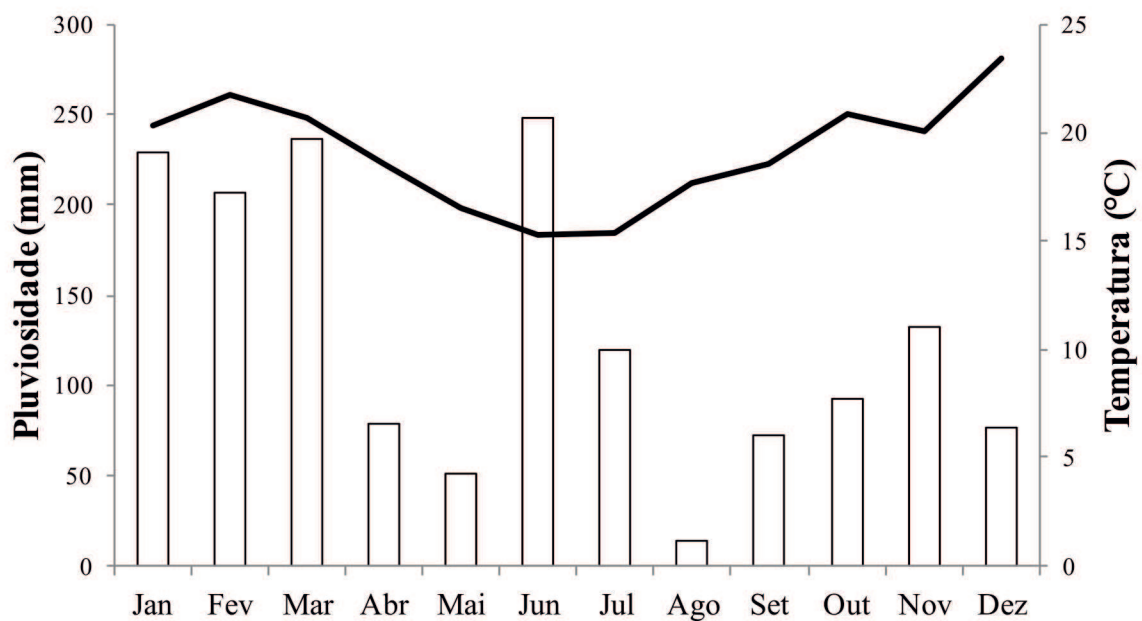


Figura 2 – Climadiagrama do Parque Estadual Carlos Botelho (PECB). Os valores correspondem às médias mensais de cada variável, pluviosidade (coluna) e temperatura (linha) para o período de 2012-2013 (a partir de dados não publicados da ONG Pró-Muriqui).



Figura 3 – Espécie de estudo, *Erythroxylum ambiguum* (a); detalhes da flor (b) e do fruto (c).



Figura 4 – Coletores de frutos dispostos sob a copa de um indivíduo adulto de *Erythroxylum ambiguu* em frutificação (a); coletor de frutos, uma caixa plástica de 0,15 m² (0,5x0,3 m) forrada com malha de *voal* de nylon de 0,2 mm, coberto com tela de arame 2,5 cm e mantidos a 20 cm do solo por quatro bases de madeira (b); detalhe de uma base de madeira revestida por uma camada de resina Tanglefoot (c).

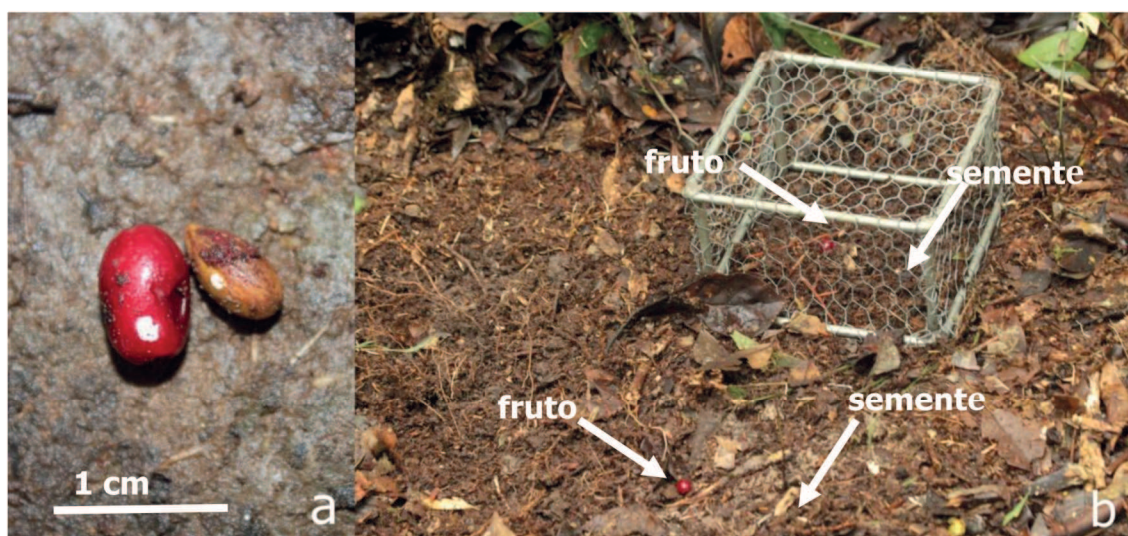


Figura 5 – Diásporos (Fruto e semente) de *Erythroxylum ambiguum* marcados com Enamel paint para diferenciá-los dos que caem naturalmente das copas (a) os quais foram utilizados em experimentos de remoção na área de estudo; estação de remoção contendo dois tratamentos pareados: exclusão (gaiola de exclusão) e controle (b).

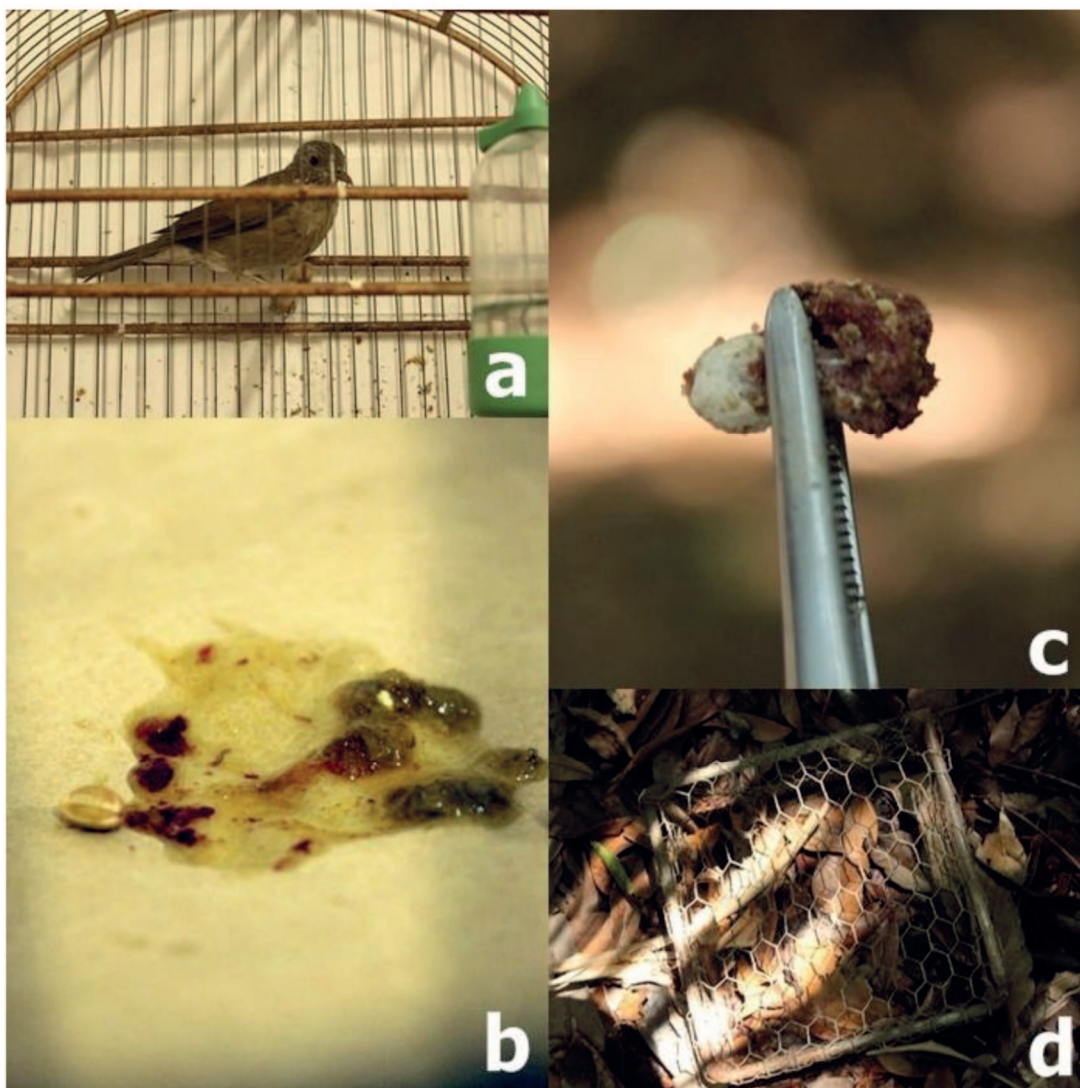


Figura 6 – Experimento de remoção por formigas de sementes nas fezes de aves. Indivíduo cativo de *Turdus leucomelas* para o qual foi oferecido frutos de *Erythroxylum ambiguum* (a), esperando-se até que regurgitasse ou defecasse (b). Porções de fezes frescas contendo sementes (c) foram colocadas na área de estudo sobre a serapilheira e protegidas por gaiolas de arame (d). Após 24h, anotamos o número de sementes remanescentes.

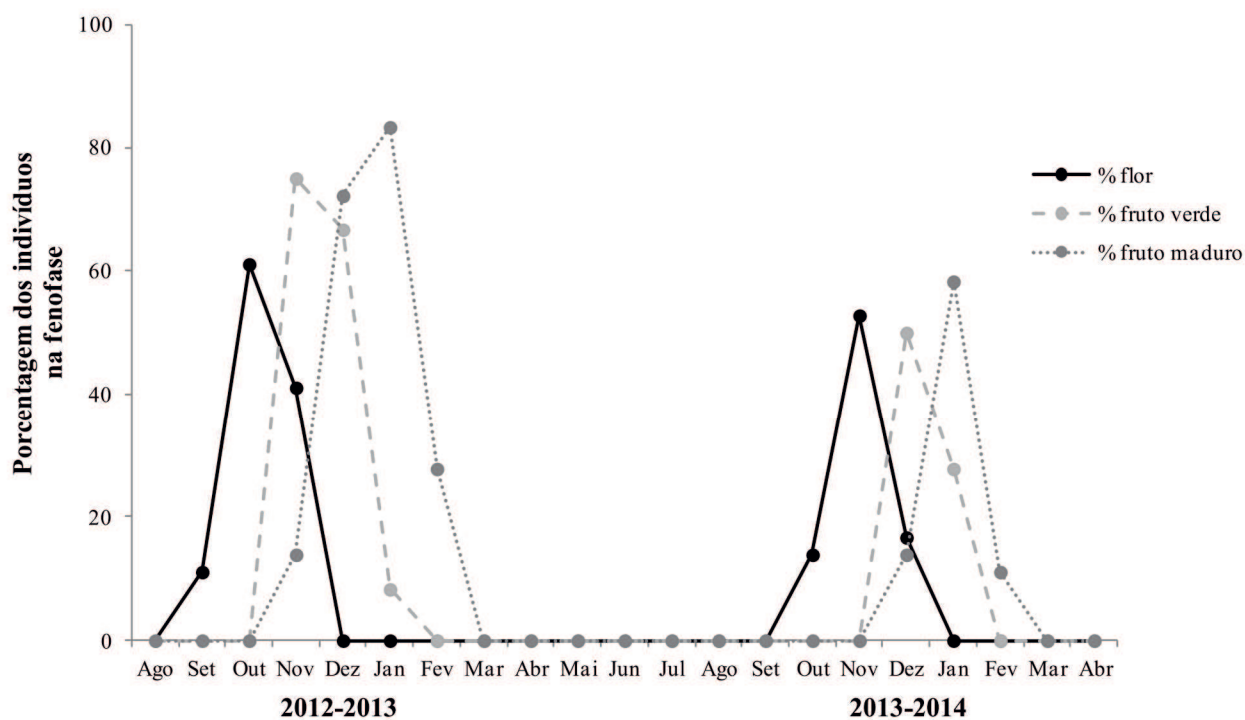


Figura 7 - Fenologia reprodutiva de *Erythroxylum ambiguuum* (n= 36) em uma área de Mata Atlântica no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil entre agosto de 2012 e abril de 2014.

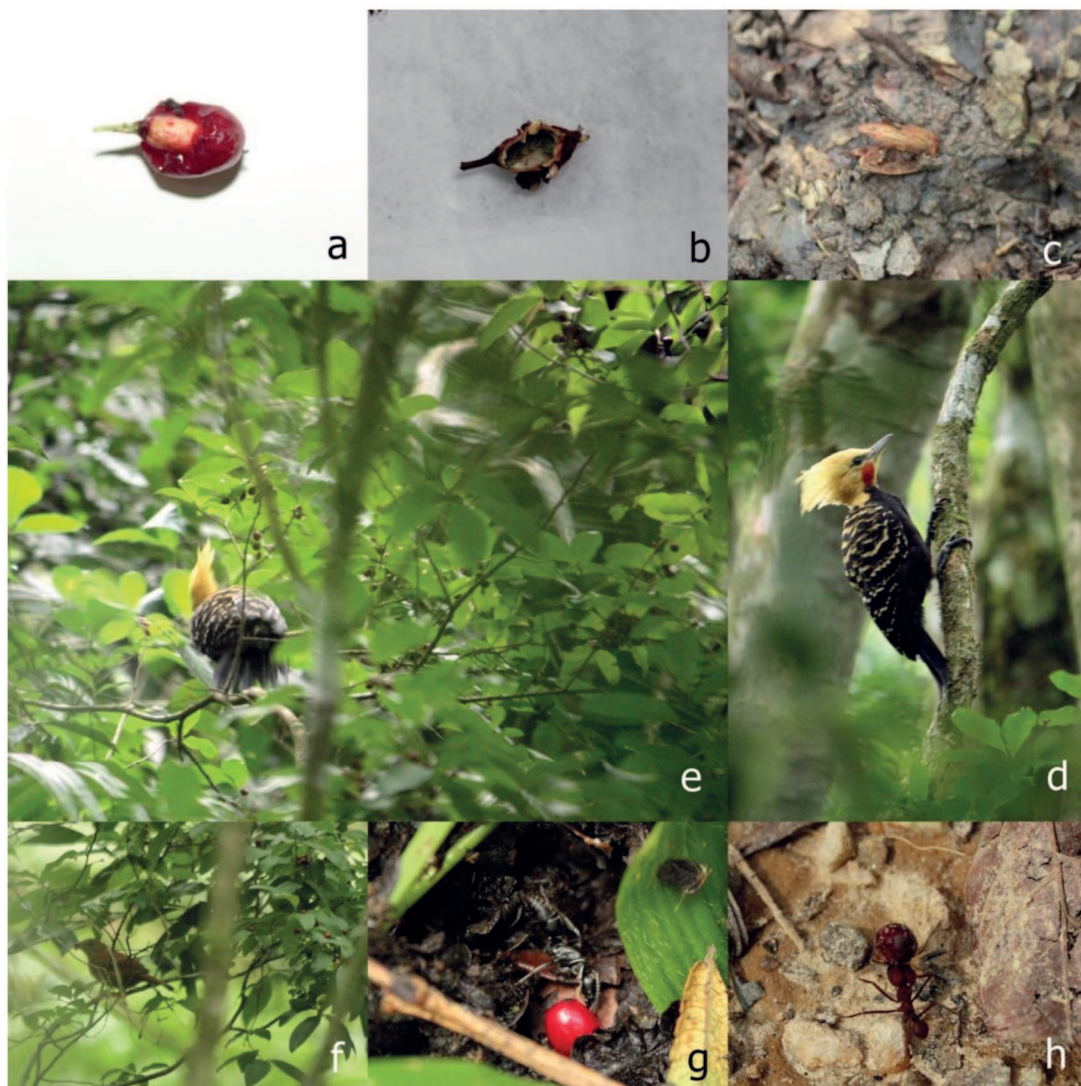


Figura 8 – Destinos da semente de *Erythroxylum ambiguum* no Parque Estadual Carlos Botelho, mata atlântica no sudeste do Brasil. Diásporos caídos nos coletores (a,b); observamos um fruto parcialmente consumido por *Tachyphonus coronatus* (a); uma semente predada pré-dispersão (b); semente encontrada predada no experimento de remoção no solo (c); registros de aves visitando e consumindo frutos na copa: *Celeus flavescens* (d; e); *Tachyphonus coronatus* (f); formigas agentes da dispersão secundária removendo o diásporo, *Pachycondyla striata* (g) e *Atta sexdens* (h).

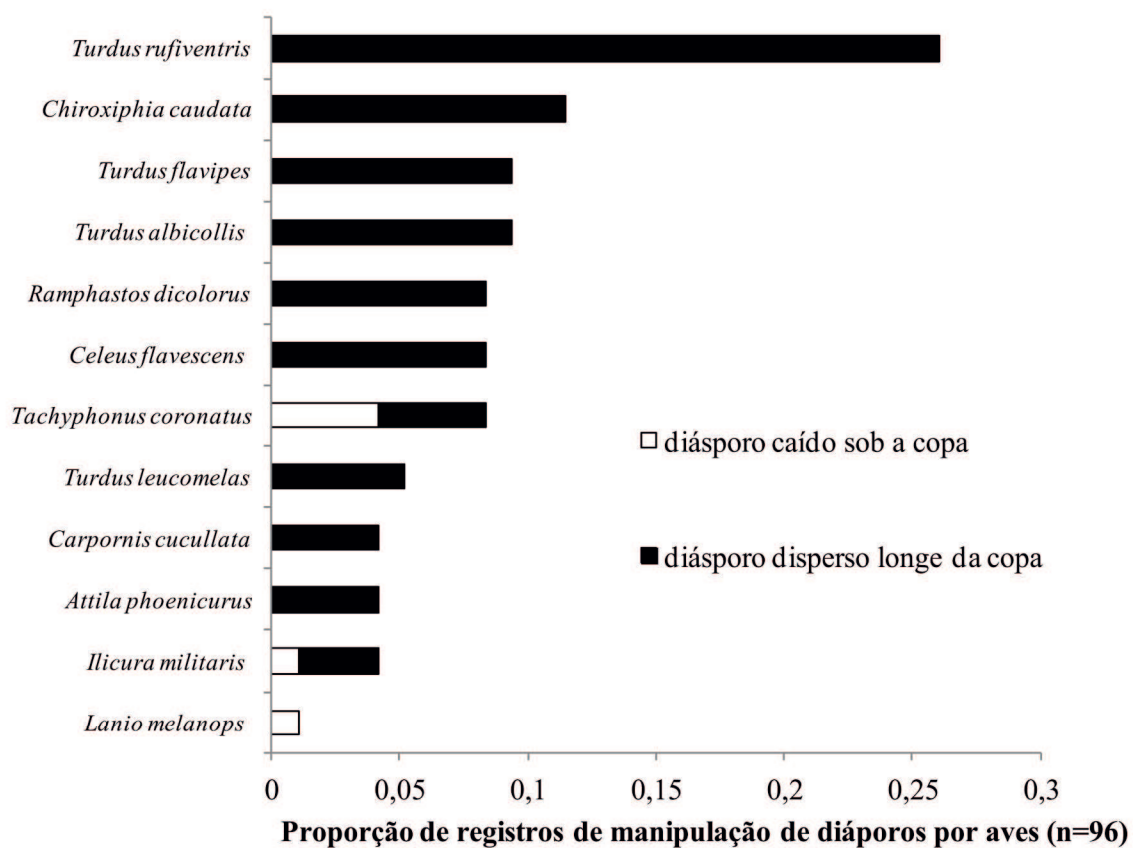


Figura 9 – Interação de aves frugívoras com os diáporos na copa das plantas de *Erythroxylum ambiguum* em uma área de mata atlântica no sudeste do Brasil. Veja a Tabela 2 para maiores detalhes das interações.

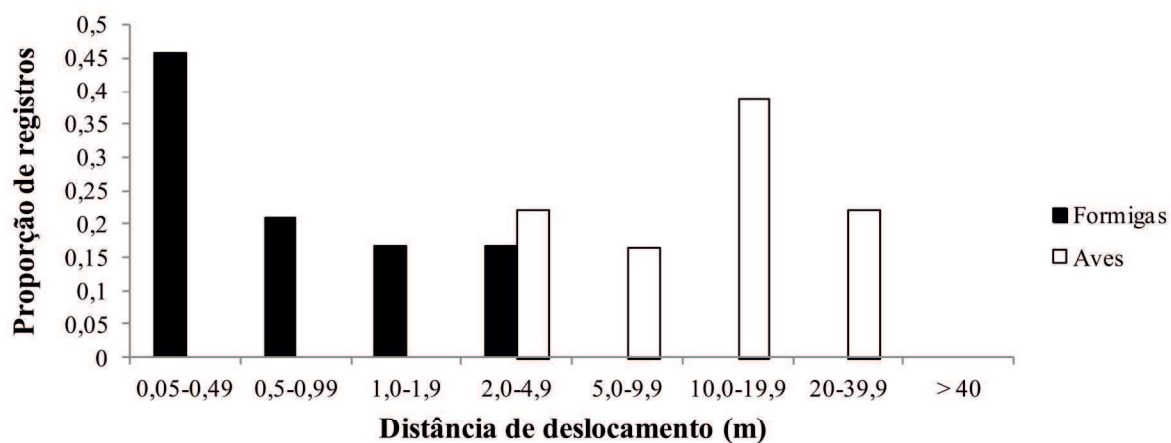


Figura 10 – Distâncias complementares de deslocamento de sementes de *Erythroxylum ambiguuum* por formigas e aves, em uma área de mata atlântica do sudeste do Brasil. Distâncias comparativas de remoção obtidas a partir da distância até o primeiro pouso após a ave ingerir o diásporo ($11,4 \pm 6,8$ m, média \pm DP, $n = 18$) ou por formigas, após os diásporos atingirem o chão ($0,91 \pm 0,93$ m, $n = 24$).

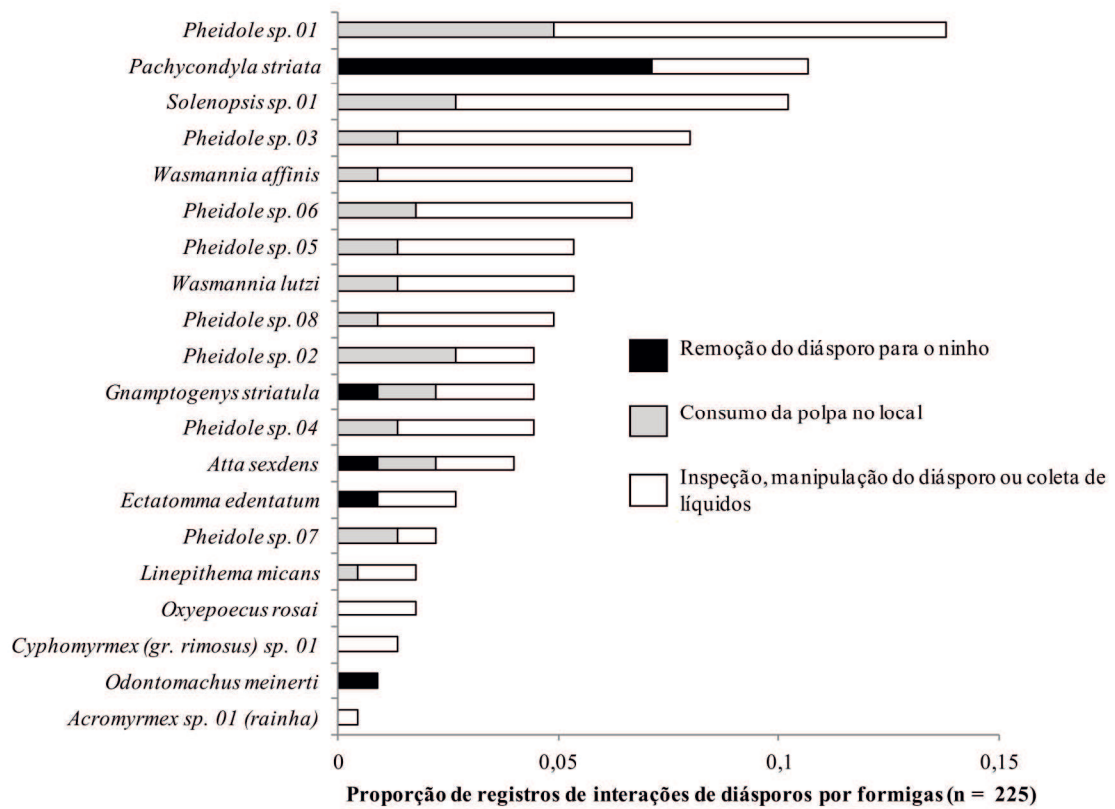


Figura 11 – Importância relativa de diferentes espécies de formigas (n=20) interagindo com diásporos de *Erythroxyllum ambiguum* no chão, em uma área de mata atlântica no sudeste do Brasil.

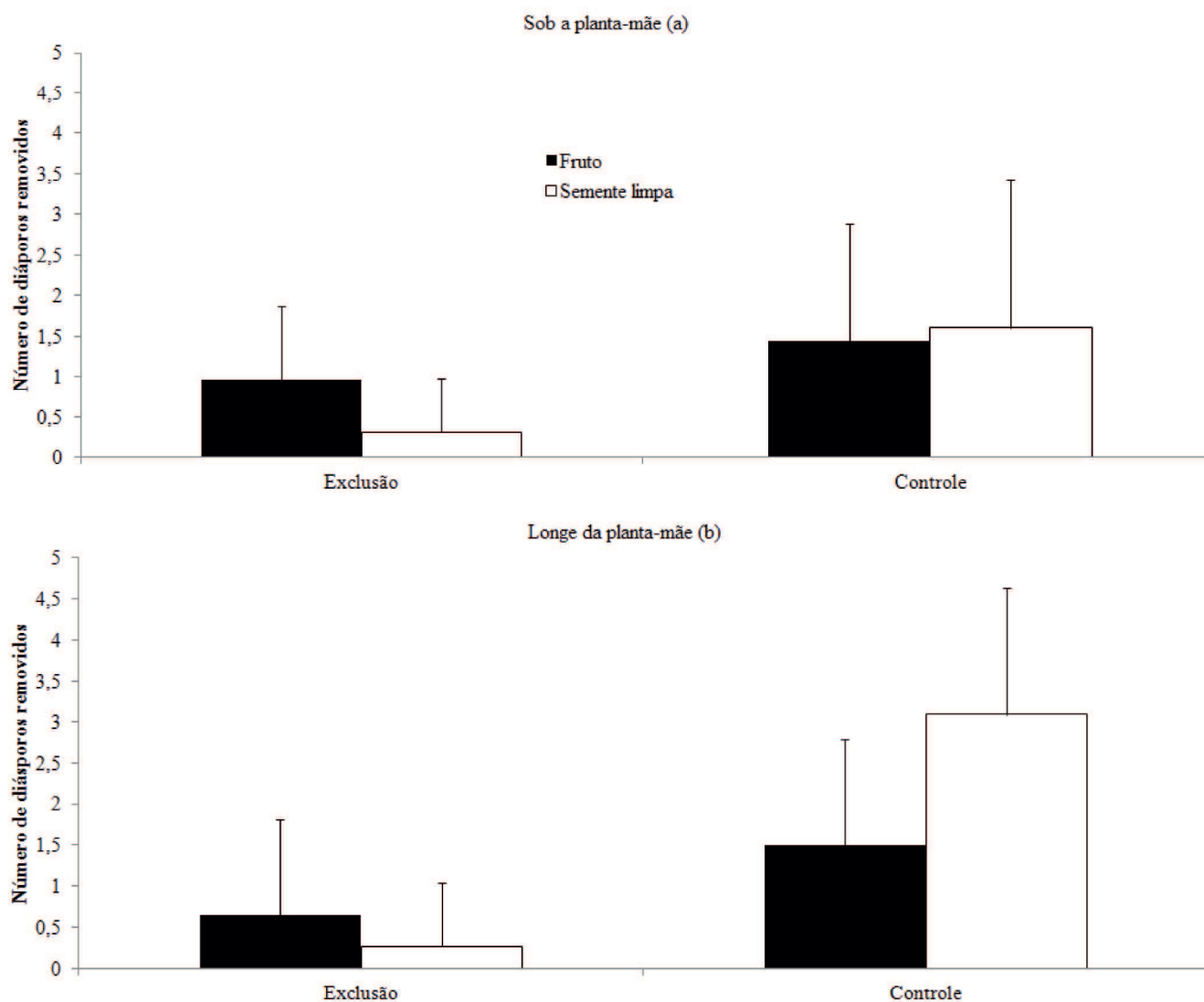


Figura 12 - Remoção de diásporos de *Erythroxylum ambiguuum* por vertebrados e formigas em uma área de mata atlântica no sudeste do Brasil. Tratamento de exclusão permitiu o acesso apenas de formigas, enquanto o controle aberto era acessível a formigas e vertebrados. Os dois tipos de diásporos usados foram frutos (barras pretas) e semente limpa, sem a porção carnosa (barras brancas). Os dados são médias \pm DP de diásporos removidos em um total de cinco colocados sob a planta-mãe (a) e longe da planta-mãe (b) ($n= 26$ estações), entre 2012 e 2013, no período da frutificação.

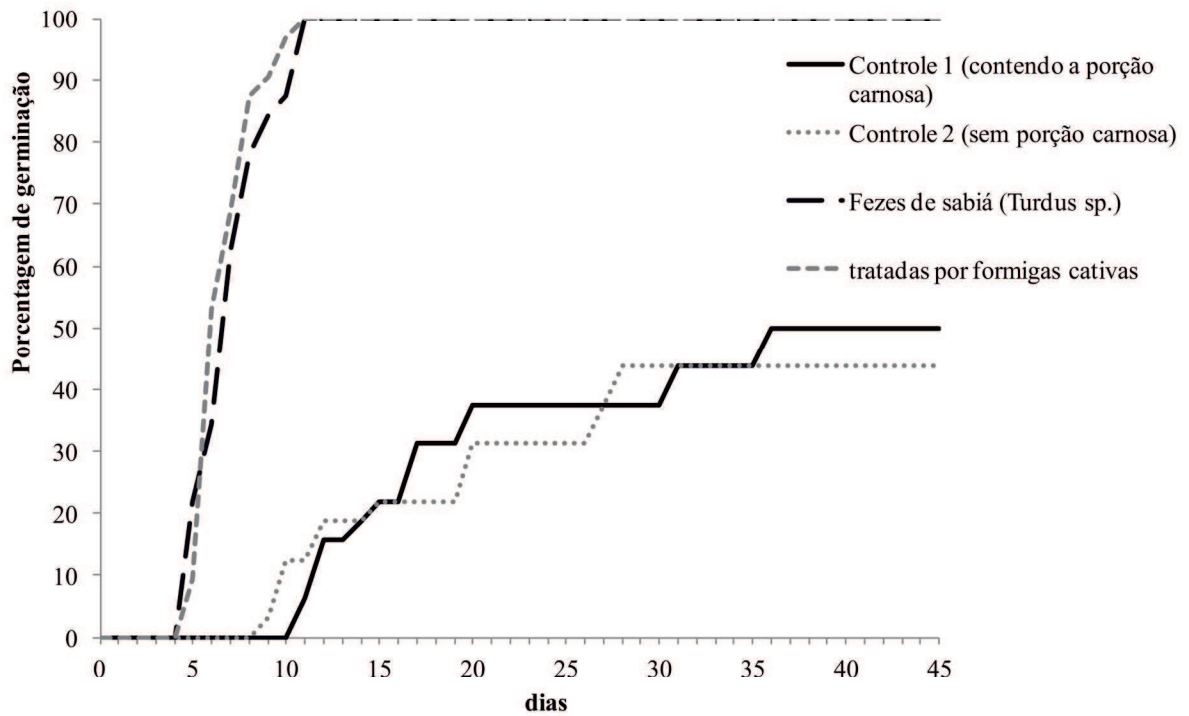


Figura 13 – Experimentos comparativos de germinação de sementes viáveis de *Erythroxylum ambiguum* removidas de frutos da copa, contendo a porção carnosa (controle 1, n= 32) e com a porção carnosa removida manualmente (controle 2, n=32), sementes removida das fezes de nove indivíduos cativos de *Turdus albicollis* e *T leucomelas*, e sementes removidas da lixeira de ninhos de formigas cativas de *Pachycondyla striata*.

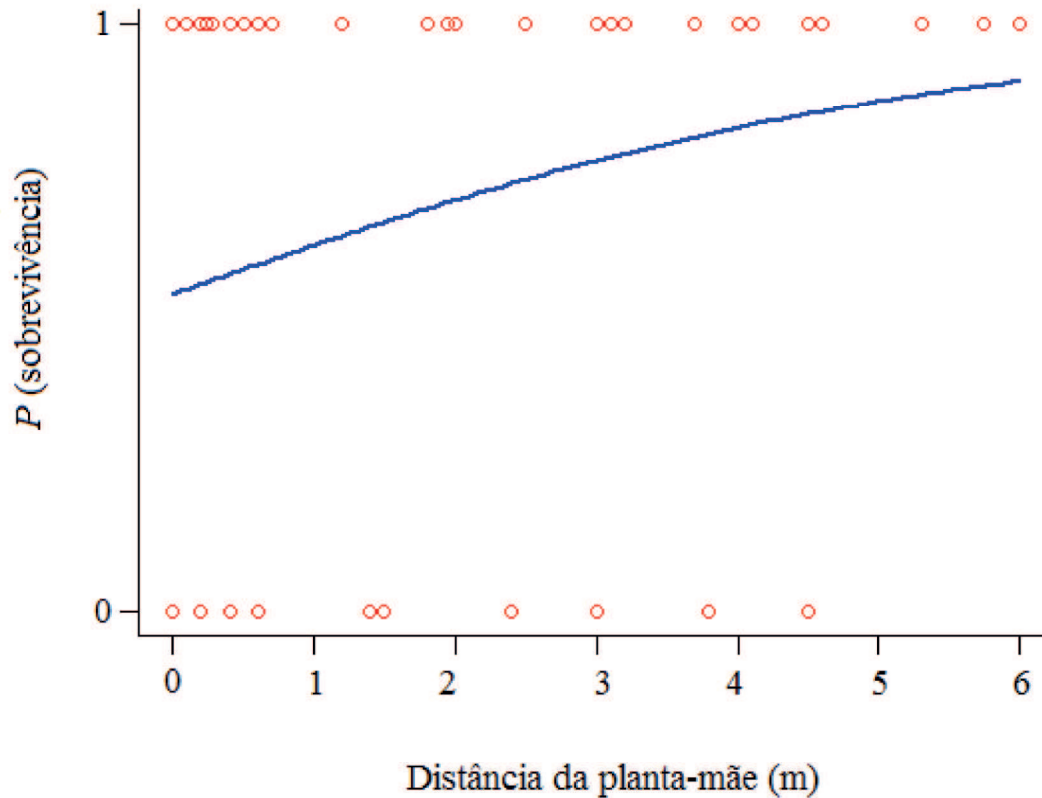


Figura 14 – Relação entre distância da planta-mãe e a sobrevivência de plântulas de *Erythroxylum ambiguum* (n=105) em uma área de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Cada ponto representa uma plântula. O eixo x representa a distância da planta-mãe, o eixo y é a probabilidade de sobrevivência das plântulas, sendo 1 para a plântula viva e 0 para a plântula morta. A regressão logística ajusta uma curva a esses dados. A equação de probabilidade de sobrevivência é dada por $P = [\exp(0,1554+0.3442*x)] / \{1+[\exp(0.1554+0.3442*x)]\}$.

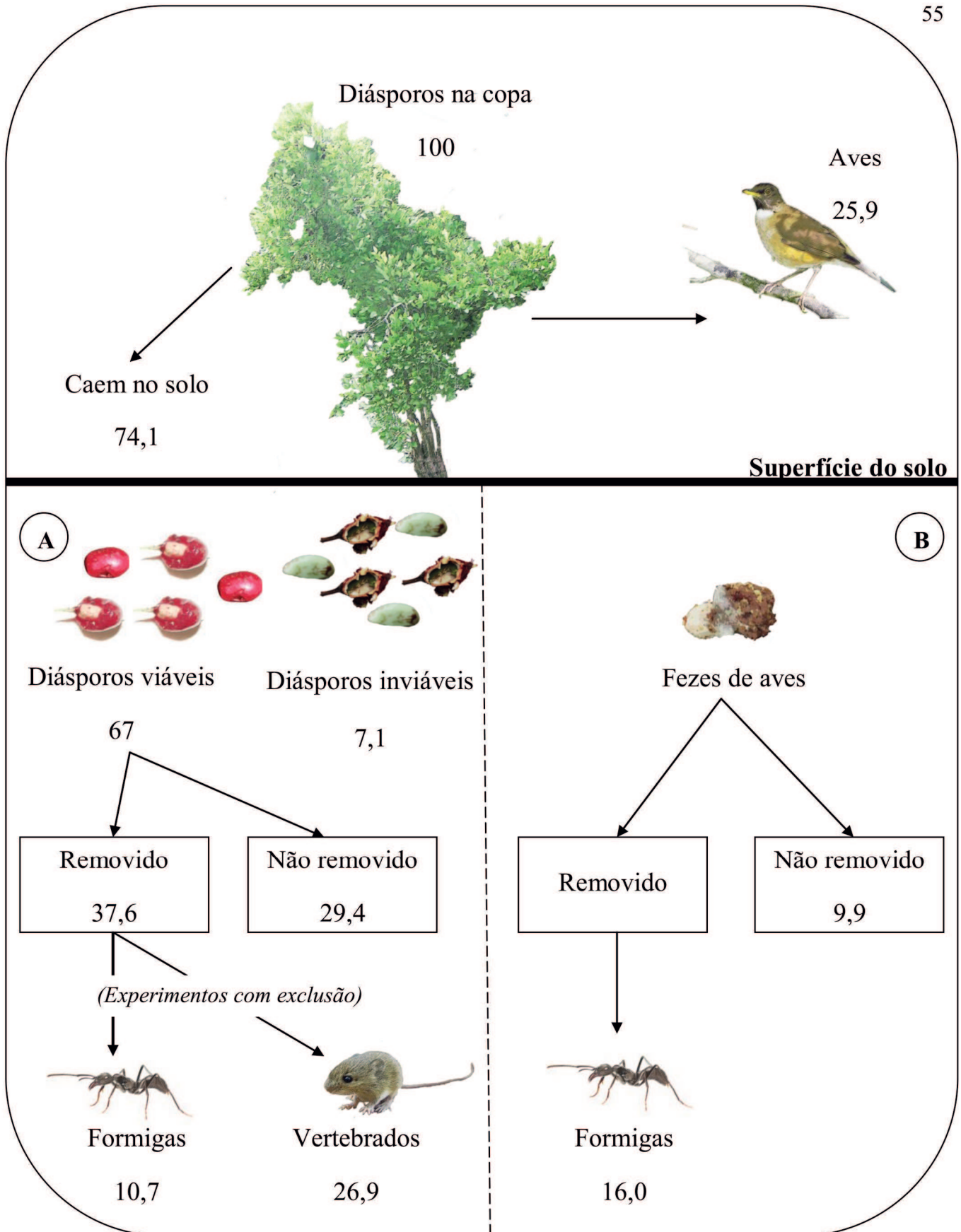


Figura 15 – Esquema do processo de dispersão de sementes para *Erythroxylum ambiguum* em uma área de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. O ponto de partida é 100% dos diásporos produzidos na copa, dos quais, em média, 25,9% são removidos por aves e 74,1% caem no chão. Desta forma,

as sementes podem chegar ao solo da floresta em diásporos (A) ou em fezes de aves (B). Dentre os que chegam como diásporos, 67% do total produzido é viável (maduro ou derrubado por dispersores primários) e 7,1% são inviáveis (imaturo ou predado pré-dispersão). Cerca de 37% dos diásporos sobre a superfície do solo são removidos em 24 horas, sendo as formigas responsáveis por 10,7% da remoção e vertebrados por 26,9%. No entanto, em média, 16% das sementes incorporados nas fezes também são removidos por formigas em 24 h. Desta forma, as formigas são responsáveis pelo destino final de 26,7% da produção de frutos. Ver Tabela 1 e texto para mais detalhes.

Apêndice – Scripts utilizados para a realização das análises no software R Versão 3.0.0

RELAÇÃO ENTRE A PRODUÇÃO DE FRUTOS E A QUEDA DE FRUTOS

fruit crop size hypothesis

```
#####
## REGRESSÃO SIMPLES
#####
```

Minimum Start

rm(list=ls()) # Removes all variables in memory

ls()

Regr.data <- read.csv(file.choose(), header = T) ## abrir o arquivo

Regressao_Producao_frutos_x_quedaabsoluta.csv

Regr.data

Teste <- lm(Quedaabsoluta ~ Producao, data = Regr.data)

summary(Teste) ## Resultados detalhados

anova(Teste) ## Resultados como a tabela da ANOVA

CHECAR AS PREMISSAS VISUALMENTE

plot(Teste)

GRAFICO COM OS DADOS

plot(Regr.data\$Producao, Regr.data\$Quedaabsoluta, pch = 16, xlab = "Variavel Resposta",
ylab = "Variável Independente")

abline(Teste, lwd = 2, lty = 2) ## Insere a reta com os valores preditos

RELAÇÃO ENTRE A PRODUÇÃO DE FRUTOS E A PROPORÇÃO DE QUEDA DE FRUTOS

```
#####
## REGRESSÃO SIMPLES
#####
```

rm(list=ls())

Regr.data <- read.csv(file.choose(), header = T) ## abrir o arquivo

Regressao_Producao_frutos_x_quedaproporcao.csv

Regr.data

Teste <- lm(Quedaproporcao ~ Producao, data = Regr.data)

summary(Teste) ## Resultados detalhados

anova(Teste) ## Resultados como a tabela da ANOVA

```
## CHECAR AS PREMISSAS VISUALMENTE
```

```
plot(Teste)
```

```
## GRAFICO COM OS DADOS
```

```
plot(Regr.data$Producao, Regr.data$Quedaproporcao, pch = 16, xlab = "Variavel Resposta",
     ylab = "Variável Independente")
```

```
abline(Teste, lwd = 2, lty = 2) ## Insere a reta com os valores preditos
```

```
##### RELAÇÃO ENTRE A PRODUÇÃO DE FRUTOS E A REMOÇÃO DE FRUTOS
```

```
#####
```

```
## REGRESSÃO SIMPLES
```

```
#####
```

```
rm(list=ls()) # Removes all variables in memory
```

```
ls()
```

```
Regr.data <- read.csv(file.choose(), header = T) ## abrir o arquivo
```

```
Regressao_Producao_frutos_x_remocaoabsoluta.csv
```

```
Regr.data
```

```
Teste <- lm(Remocaoabsoluta ~ Producao, data = Regr.data)
```

```
summary(Teste) ## Resultados detalhados
```

```
anova(Teste) ## Resultados como a tabela da ANOVA
```

```
## CHECAR AS PREMISSAS VISUALMENTE
```

```
plot(Teste)
```

```
## GRAFICO COM OS DADOS
```

```
plot(Regr.data$Producao, Regr.data$Remocaoabsoluta, pch = 16, xlab = "Variavel Resposta",
     ylab = "Variável Independente")
```

```
abline(Teste, lwd = 2, lty = 2) ## Insere a reta com os valores preditos
```

```
##### RELAÇÃO ENTRE A PRODUÇÃO DE FRUTOS E A PROPORÇÃO DE REMOÇÃO DE FRUTOS
```

```
#####
```

```
## REGRESSÃO SIMPLES
```

```
#####
```

```
rm(list=ls())
ls()
```

```
Regr.data <- read.csv(file.choose(), header = T) ## abrir o arquivo
Regressao_Producao_frutos_x_remocaproporcao.csv
Regr.data
```

```
Teste <- lm(Remocaproporcao ~ Producao, data = Regr.data)
```

```
summary(Teste) ## Resultados detalhados
anova(Teste) ## Resultados como a tabela da ANOVA
```

```
## CHECAR AS PREMISSAS VISUALMENTE
```

```
plot(Teste)
```

```
## GRAFICO COM OS DADOS
```

```
plot(Regr.data$Producao, Regr.data$Remocaproporcao, pch = 16, xlab = "Variavel
Resposta",
      ylab = "Variável Independente")
abline(Teste, lwd = 2, lty = 2) ## Insere a reta com os valores preditos
```

```
#####
```

```
#### RELAÇÃO ENTRE A PRODUÇÃO DE FRUTOS E O NÚMERO DE FRUTOS
DERRUBADOS POR DISPERSORES PRIMÁRIOS SOB A COPA
```

```
## REGRESSÃO SIMPLES
```

```
#####
```

```
rm(list=ls())
ls()
```

```
Regr.data <- read.csv(file.choose(), header = T)
Regressao_Producao_frutos_x_quedaproporcabizada.csv
Regr.data
```

```
Teste <- lm(Quedabicada ~ Producao, data = Regr.data)
```

```
summary(Teste) ## Resultados detalhados
anova(Teste) ## Resultados como a tabela da ANOVA
```

```
## CHECAR AS PREMISSAS VISUALMENTE
```

```
plot(Teste)
```

```
plot(Regr.data$Producao, Regr.data$Quedabricada, pch = 16, xlab = "Variável Resposta",
     ylab = "Variável Independente")
abline(Teste, lwd = 2, lty = 2) ## Insere a reta com os valores preditos
```

```
#####EXPERIMENTOS DE REMOÇÃO
#####
### ANOVA FATORIAL EM BLOCOS
#####
```

```
rm(list=ls()) # Removes all variables in memory
ls()
```

```
Anovabloco <- read.table(file.choose(), header = T, sep=";") ## abrir o arquivo Dados.txt
Anovabloco
head(Anovabloco)
```

```
Anovabloco$local<-as.factor(Anovabloco$local)
Anovabloco$tratamento<-as.factor(Anovabloco$tratamento)
Anovabloco$diasporo<-as.factor(Anovabloco$diasporo)
Anovabloco$blocos<-as.factor(Anovabloco$blocos)
```

```
hist(Anovabloco$remocao)
boxplot(Anovabloco$remocao~Anovabloco$local)
boxplot(Anovabloco$remocao~Anovabloco$tratamento)
boxplot(Anovabloco$remocao~Anovabloco$diasporo)
```

```
modbloco <- lm(remocao~blocos+local+tratamento+diasporo+local*tratamento+
              local*diasporo+tratamento*diasporo+local*tratamento*diasporo,
              data=Anovabloco)
summary(modbloco)
anova(modbloco)
plot(modbloco)
```

```
#####
## ABUNDÂNCIA PLANTULAS --> NINHOS
#####
###TESTE PAREADO DE WILCOXON
rm(list=ls()) # Removes all variables in memory
ls()
```

```
ninho <- c(0, 0, 0, 0, 2, 0, 0, 1, 0, 0, 1, 0, 0, 0, 0, 3, 0, 1, 2, 0, 1, 1)
controle <- c(0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0)
```

```
wilcox.test(ninho,controle, paired=TRUE)
```

```
#### IMPORTÂNCIA RELATIVA FORMIGAS E AVES
### COMPONENTE QUANTITATIVO
#### Teste T
aves <- c(0.333, 0.459, 0.290, 0.150, 0.124, 0.357, 0.373, 0.315, 0.158, 0.067, 0.222)
```

```
formigas <- c(0.301, 0.360, 0.230, 0.224, 0.199, 0.231, 0.326, 0.305, 0.233, 0.151, 0.259)
```

```
t.test(aves, formigas)
```

```
##### ANÁLISE DE SOLO
```

```
solo <- read.table("analisesolo.csv", header=T, dec=".", sep=";")
head(solo)
```

```
#### Variáveis com normalidade
```

```
## Teste t pareado
```

```
# Penetrabilidade
```

```
t.test(pen.ninho, pen.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# pH
```

```
t.test(ph.ninho, pH.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# Mat. Organica
```

```
t.test(MO.ninho, MO.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# Fósforo
```

```
t.test(P.ninho, P.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# Potássio
```

```
t.test(K.ninho, K.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# Cálcio
```

```
t.test(Ca.ninho, ca.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# Magnésio
```

```
t.test(Mg.ninho, Mg.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# Hidrogênio + Alumínio
```

```
t.test(HAl.ninho, Hal.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# Alumínio
```

```
t.test(Al.ninho, Al.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# Capacidade de troca de cátions
```

```
t.test(CTC.ninho, CTC.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# saturação por alumínio
```

```
t.test(m.ninho, m.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# Boro
```

```
t.test(B.ninho, B.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# Ferro
```

```
t.test(Fe.ninho, Fe.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# Manganês
```

```
t.test(Mn.ninho, Mn.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# Zinco
```

```
t.test(Zn.ninho, Zn.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
## % K na CTC
```

```
t.test(KCTC.ninho, KCTC.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
## % Ca na CTC
```

```
t.test(CaCTC.ninho, CaCTC.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
## % Mg na CTC
```

```
t.test(MgCTC.ninho, MgCTC.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
# Nitrogênio total
```

```
t.test(N.ninho, N.cont, paired = TRUE, data=solo)
```

```
### variáveis com dados não-normais
```

```

##Wilcoxon
##Enxofre
wilcox.test(S.ninho,S.cont, paired=TRUE)
##Soma das bases
wilcox.test(SB.ninho,SB.cont, paired=TRUE)
#Saturação por bases
wilcox.test(V.ninho,V.cont, paired=TRUE)
#Cobre
wilcox.test(Cu.ninho,Cu.cont, paired=TRUE)

#####
#EXPERIMENTOS DE GERMINAÇÃO
##PORCENTAGEM FINAL
#Teste G
rm(list=ls())
ls()
library(Deducer) # Pacote Deducer

test.g <-read.table("TesteG.germinação.csv", header=TRUE, sep=";")
test.g
y = likelihood.test(test.g$Dados,test.g$Tratamento)
y
y$observed
##Teste G entre Controle1 e Controle2
test.g2 <-read.table("TesteG.germinação2.csv", header=TRUE, sep=";")
test.g2
y = likelihood.test(test.g2$Dados,test.g2$Tratamento)
y
##Teste G entre Aves e formigas
test.g3 <-read.table("TesteG.germinação3.csv", header=TRUE, sep=";")
test.g3
y = likelihood.test(test.g3$Dados,test.g3$Tratamento)
y

#####VELOCIDADE DE GERMINAÇÃO
require(graphics)
#Kolmogorov-Smirnov
##controle1 e controle2
velocidade <-read.table("velocidade.germinação.csv", header=TRUE, sep=";")
head(velocidade)
ks.test (velocidade$Controle1, velocidade$Controle2)
plot(velocidade$Controle1)
points(velocidade$Controle2)

##controle1 e Aves
ks.test (velocidade$Controle1, velocidade$Aves)
#controle1 e Formigas
ks.test (velocidade$Controle1, velocidade$Formigas)
##controle2 e Aves
ks.test (velocidade$Controle2, velocidade$Aves)

```



```

#controle2 e Formigas
ks.test (velocidade$Controle2, velocidade$Formigas)
#controle2 e Formigas
ks.test (velocidade$Aves, velocidade$Formigas, alternative="l")

#####
##Análise de sobrevivência
##Ninho e fora do ninho
library(survival)
Sobrevivência2 <-read.table("sobrevivencia_ninho.csv", header=TRUE, sep=";")
Sobrevivência2

S <- survdiff(Surv(idade,status)~ Local,data=Sobrevivência2, rho = 1)
S

KM <- survfit(Surv(idade,status) ~ Local, data = Sobrevivência2) ## Kaplan Meier
summary(KM)
plot(KM, xlab = "Dias", ylab = "Probabilidade de sobrevivência", col=1:2, lty=1:2)
legend("bottomleft",c("Controle","Ninho"), col=1:2, lty=1:2, bty = "n")

###Análise de sobrevivencia
##Copa e fora da copa
library(survival)
Sobrevivência1 <-read.table("Analise_Sobrevivencia_Fora_sob.csv", header=TRUE, sep=";")
Sobrevivência1

S <- survdiff(Surv(idade,status)~ Local,data=Sobrevivência1)
S

KM <- survfit(Surv(idade,status) ~ Local, data = Sobrevivência1) ## Kaplan Meier
summary(KM)
plot(KM, xlab = "Dias", ylab = "Probabilidade de sobrevivência", col=1:2, lty=1:2)
legend("bottomleft",c("Fora da copa","Sob a copa"), col=1:2, lty=1:2, bty = "n")

#####
##Regressão logística
Reglog <-read.table("Regressao_logistica_sobrev.csv", header=TRUE, dec=".", sep=";")
head(Reglog)
plot(Reglog$Distância,Reglog$Sobrevivência,xlab="Distância da planta-
mãe",ylab="Sobrevivência (0 e 1)",col="red")
modelo <-glm(Sobrevivência~Distância,data=Reglog,family=binomial)
summary(modelo)

Probabilidade<-((exp(0.1554+0.3442*x))/(1+(exp(0.1554+0.3442*x))))
Probabilidade
plot(Reglog$Distância,Reglog$Sobrevivência,xlab="Distância da planta-
mãe",ylab="Sobrevivência (0 e 1)",col="black", method = "jitter")
curve((exp(0.1554+0.3442*x))/(1+(exp(0.1554+0.3442*x))),add=T,col="black",lwd=2)

X2 = 139.55-133.55

```

```
X2  
p = 1-pchisq(139.55-133.55,1)  
p
```