

A PRIMATOLOGIA NO BRASIL - 9

Lopes, M.A. 2008. O estudo da dispersão de sementes e de seus efeitos na estrutura de populações e comunidades vegetais – avanços recentes e perspectivas futuras pp. 94-108. *In: A Primatologia no Brasil - 9* (S.F. Ferrari & J. Rímoli, Eds.) Aracaju, Sociedade Brasileira de Primatologia, Biologia Geral e Experimental – UFS.

O ESTUDO DA DISPERSÃO DE SEMENTES E DE SEUS EFEITOS NA ESTRUTURA DE POPULAÇÕES E COMUNIDADES VEGETAIS – AVANÇOS RECENTES E PERSPECTIVAS FUTURAS

M. Aparecida Lopes¹

Resumo. A importância da dispersão de sementes na estruturação da vegetação é reconhecida há tempos. O modelo Janzen-Connell postula que, através da dispersão, sementes e plântulas podem escapar da alta mortalidade que ocorre debaixo de plantas-mães e que esta alta mortalidade da prole facilita a coexistência de espécies arbóreas em florestas tropicais. Muitos estudos já demonstraram este efeito negativo na prole, mas confirmá-lo e quantificá-lo como um mecanismo facilitador da coexistência de espécies tem sido bem mais difícil. As limitações das abordagens usadas nos estudos explicam parcialmente esta dificuldade. No caso dos estudos de interações entre primatas e frutos consumidos, apenas um ou dois dos processos envolvidos na dispersão costumam ser examinados, e por isso estes estudos falham em demonstrar a efetiva contribuição dos primatas para as plantas consumidas. A dispersão de sementes pode afetar a vegetação, determinando as condições para o recrutamento de plântulas, mas esta influência se dá de maneira complexa, envolvendo vários estádios e processos. Estudos mais recentes estão ampliando suas abordagens e examinando todo o ciclo de vida das plantas, desde a produção de sementes até a estrutura de populações. Novas técnicas como isótopos estáveis e marcadores genéticos permitem a identificação da origem de sementes e plântulas. Estudos demográficos revelam padrões possivelmente relacionados com a dispersão de sementes. A ampliação da abordagem, o uso de modelos de simulação e a soma de esforços devem nos colocar mais próximos de demonstrar e de prever o efeito da dispersão de sementes na estrutura e dinâmica da vegetação.

Palavras-chave: dispersão de sementes, populações, demografia, recrutamento, modelos, primatas.

Abstract. The importance of seed dispersal for the structuring of plant populations has long been recognized. The Janzen-Connell model proposes that dispersal helps seeds and seedlings escape the high mortality under the mother tree, and that this high mortality of offspring facilitates the co-existence of tree species in tropical forests. Many studies have demonstrated this negative effect on a plant's offspring, although confirming and quantifying this effect as a mechanism facilitating the coexistence of species has been much more difficult. This difficulty is partly explained by the limitations of the approaches used in most studies. In the case of studies involving primates, normally only one or two aspects of the dispersion process are examined, which limits the potential for the evaluation of the effective contribution of the dispersers for the plants involved. Seed dispersal may affect the vegetation, determining conditions for the recruitment of seedlings, but the effects are complex, involving a series of stages and processes. More recent studies have adopted a wider approach, examining the whole life cycle of the plant, from the production of seeds to population structure. New techniques such as stable isotopes and genetic markers permit the identification of the origin of seeds and seedlings. Demographic studies reveal patterns possibly related to seed dispersal. The adoption of a wider approach, the use of simulation models, and the accumulation of data have increased considerably the possibility of demonstrating and predicting the effects of seed dispersal on the structure and dynamics of the forest vegetation.

Key words: seed dispersal, populations, demography, recruitment, models, primates.

¹Departamento de Biologia, Universidade Federal do Pará, 66.075-900 Belém – PA. E-mail: maria@ufpa.br.

O Estudo de Dispersão de Sementes

Há muito tempo biólogos reconhecem o papel da dispersão de sementes na estruturação de populações e comunidades vegetais (Darwin, 1859; Nathan & Muller-Landau, 2000; Wang & Smith, 2002). As vantagens da dispersão de sementes incluem: 1) a invasão de ambientes abertos, isto é, de áreas disponíveis à colonização (hipótese de colonização), 2) o alcance de habitats específicos necessários ou pelo menos mais favoráveis para o estabelecimento e/ou sobrevivência de certas plantas (hipótese de dispersão direcionada), e 3) a evasão das proximidades de plantas-mães, onde a mortalidade de sementes e plântulas é muito alta (hipótese de escape) (Howe & Smallwood, 1982).

Esta última foi modelada há por Janzen (1970) e Connell (1971, 1974) separadamente e mais tarde fundida em um só modelo que passou a ser conhecido como o modelo Janzen-Connell (Figura 1, Clark & Clark, 1984; Schupp, 1992; Wright, 2002). O modelo postula que através da dispersão, sementes e plântulas podem escapar da alta mortalidade - causada por patógenos, predadores de sementes e/ou herbívoros - que ocorre debaixo de plantas-mães. Os efeitos de distância de adultos e de densidade da prole na mortalidade são difíceis de separar já que a densidade é maior debaixo de plantas-mães e diminui com a distância das mesmas. De acordo com o modelo, a alta mortalidade nas proximidades de plantas-mães facilitaria, e por isso ajudaria a explicar, a coexistência das inúmeras espécies de árvores nas florestas tropicais.

No que diz respeito a uma mortalidade *per capita* menor entre sementes/plântulas dispersadas que entre aquelas que ficam nas proximidades de plantas-mães, o modelo foi confirmado para muitas espécies, embora não funcione para todas, como por exemplo, para plantas especializadas em certo tipo de habitat que ocorre em pequenas manchas altamente espalhadas na paisagem (Howe & Smallwood, 1982; Augspurger, 1984; Clark & Clark, 1984; Schupp, 1988; Hammond & Brown, 1998; Wright, 2002). Depois de mais de 30 anos testando o modelo Janzen-Connell, creio que podemos ter confiança em sua validade e generalidade, em termos das vantagens da dispersão para a sobrevivência de sementes e plântulas. Howe & Miriti (2000), com base principalmente no estudo de Harms *et al.* (2000), já consideram o modelo axiomático.

Baseados numa enorme amostragem, Harms e colegas demonstraram inquestionavelmente a ocorrência de mortalidade dependente de densidade para 53 espécies de árvores estudadas na Ilha de Barro Colorado, no Panamá. Entretanto, para mim, restaram dúvidas quanto à efetividade da mortalidade dependente de densidade como um mecanismo determinante da diversidade de florestas tropicais, por causa do método amostral usado.

MODELO JANZEN-CONNELL

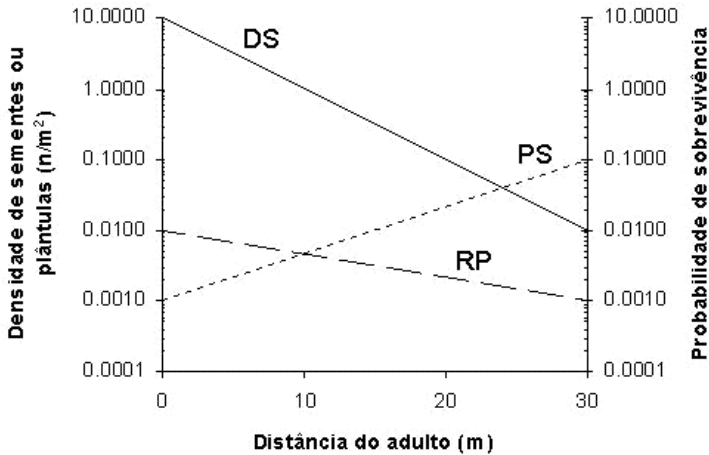


Figura 1. O modelo Janzen-Connell como apresentado por Wright & Duber (2000). A densidade de sementes (DS) diminui, a probabilidade de sobrevivência (PS) aumenta e a densidade de plântulas (RP) diminui com a distância do adulto conspecifico mais próximo.

O estudo provou, outrossim, a importância da dispersão de sementes por si mesma, a importância do transporte de sementes para áreas onde espécies não estavam presentes até então, ou para áreas onde espécies estavam presentes porém em baixas densidades (veja também Webb & Peart, 2001).

Armadilhas para amostrar a chuva de sementes, como as que foram usadas por Harms *et al.* (2000) ou por Hubbell *et al.* (1999), são melhores para amostrar sementes dispersadas por vento, e são menos eficientes para registrar padrões mais agregados e imprevisíveis, como ocorrem com sementes dispersadas por animais (Clark *et al.*, 1999). Pior ainda, elas não registram movimentos secundários de sementes. Recentemente, estudos têm demonstrado que a dispersão secundária de sementes por vários agentes, como roedores, pequenos marsupiais, formigas e besouros rola-bosta, é um fenômeno comum e

potencialmente bastante influente na estruturação da vegetação (Levey & Byrne, 1993; Forget, 1996; Kestell, 1998; Feer, 1999; Forget & Vander Wall, 2001).

A dispersão de sementes afeta a estrutura e a dinâmica de populações e comunidades, com implicações tanto para a sobrevivência, como para a evolução de espécies e comunidades vegetais (Clark *et al.*, 1999; Nathan & Muller-Landau, 2000). A influência no recrutamento de populações se dá de maneira complexa, através da determinação das condições para o recrutamento de plântulas. Primeiro, ela depende da densidade, do padrão de distribuição e da fecundidade de adultos e do ritmo - da intensidade e frequência - da produção de sementes. Depois, a influência ocorre em vários estádios e através de vários processos: 1) durante a aterrissagem das sementes que, por seu turno, envolve vários aspectos como distância da origem, quantidade de sementes dispersadas, padrão de deposição (e.g., intensidade de agregação, se em fezes ou não, se junto a sementes de outras espécies) e qualidade do local de deposição (e.g., disponibilidade de luz, umidade, presença de patógenos e/ou predadores); 2) através da ocorrência ou não de movimentos secundários ou de ordem maior; 3) afetando a germinação; 4) afetando a sobrevivência de sementes e plântulas ou de estádios de vida posteriores.

Apesar do reconhecimento de toda esta complexidade e de suas implicações, as conseqüências reais de padrões de dispersão de sementes permanecem pouco compreendidas. O entendimento dos efeitos da dispersão de sementes requer a descrição dos processos e interações envolvidos, e a elaboração de modelos que permitam estimar e avaliar suas conseqüências. Tal conhecimento tem enorme valor teórico e aplicação direta na conservação e manejo de sistemas naturais.

Em florestas tropicais, a dispersão de sementes por animais é normalmente o mecanismo mais importante de disseminação de propágulos (Tabarelli & Peres, 2002). No caso das plantas lenhosas, 87-90% das espécies são dispersadas por vertebrados (Peres & van Roosmalen, 2002). Primatas constituem de 25 a 40% da biomassa de frugívoros em florestas tropicais (Terborgh, 1983), consumindo grande parte dos recursos disponíveis para os frugívoros em geral, e cuspidos ou ingerindo e depois defecando sementes intactas em grandes quantidades. Por isso há muito tempo primatas são considerados potencialmente importantes dispersores de sementes. Este importante papel como dispersores tem levado muitos pesquisadores a afirmar que a manutenção de populações de primatas é crítica para a regeneração e manutenção de espécies arbóreas de florestas tropicais (Chapman, 1995; Chapman & Chapman, 1995; Pacheco & Simonetti, 2000).

Desde os anos 70 mas particularmente a partir dos anos 80, muitos estudos sobre a interação de primatas e espécies de frutos consumidos têm produzido informações

principalmente sobre o uso da planta como recurso alimentar: identificação de consumidores, determinação de sua importância relativa em termos de como os frutos são manipulados, taxas de visitação e consumo, tempo de passagem, distância de dispersão, efeitos de passagem pelo trato digestivo na velocidade e taxa de germinação (Howe, 1980; Estrada & Coates-Estrada, 1986; Janson *et al.*, 1986; Gautier-Hion *et al.*, 1993; Zhang & Wang, 1995; Julliot, 1996; Knogge *et al.*, 1998). Outros estudos investigam o que acontece com sementes colocadas experimentalmente sob tratamentos que simulam diferentes padrões de dispersão (Howe *et al.*, 1985; Sork, 1985; 1987). Estes estudos examinam importantes aspectos da dispersão de sementes, mas não são capazes de estabelecer uma ligação entre dispersão das sementes por determinada espécie ou espécies de primatas e a estrutura de populações e comunidades vegetais, porque se limitam a examinar apenas parte dos processos envolvidos.

Estes estudos sugerem que primatas são potencialmente importantes dispersores de sementes, mas não podem afirmar que eles sejam efetivamente importantes para as plantas, porque não mostram o que realmente acontece com as sementes dispersadas. No final das contas, o que precisamos saber é se a dispersão aumenta a aptidão, ou seja, o sucesso reprodutivo das plantas-mães, aumentando a possibilidade de seus descendentes sobreviverem até a maturidade para então se reproduzirem.

Sementes podem ser acompanhadas de suas origens até seus locais de deposição, e a partir daí monitoradas para se determinar o que então acontece com elas. Na prática isto não é fácil. Eventos de dispersão a longa distância são particularmente difíceis de serem acompanhados e por isso são pouco compreendidos. Apesar de serem relativamente raros, estes eventos são essenciais para a colonização de novas áreas, particularmente para espécies cujos habitats ocorram em manchas naturais, ou que tenham sido criadas pelo homem pela fragmentação de habitats anteriormente contínuos (Ouborg *et al.*, 1999).

Técnicas de marcação, incluindo marcadores químicos ou físicos como a radiotelemetria podem facilitar este trabalho (Turchin, 1998 *apud* Nathan & Muller-Landau, 2000). Sementes podem ser marcadas com radiação γ e depois detectadas com contadores Geiger. A radiação emitida não faz mal aos animais que as manuseiam e/ou ingerem (Vander Wall, 1994). Micro-esferas fluorescentes podem ser grudadas a frutos e mais tarde recuperadas em fezes depositadas no ambiente. As esferas permanecem detectáveis até 30 dias depois da deposição, mesmo sob a luz direta do sol e em condições de alta temperatura (Levey & Sargent, 2000). Wang & Smith (2002) sugerem o uso de análises de isótopos estáveis para inferir sobre o local de origem de sementes e plântulas, servindo portanto para a detecção de eventos de dispersão a longa distância. No caso particular de dispersão

a longa distância, marcadores genéticos estão começando a ser usados (Ouborg *et al.*, 1999; Sork *et al.*, 1999; Provan *et al.*, 2001; Jackson *et al.*, 2002). Estes marcadores permitem apontar a origem de sementes e plântulas, possibilitam a detecção e a medição de eventos de dispersão (frequência e distâncias de dispersão), a distinção entre a contribuição de pólen e dispersão de sementes no fluxo gênico e na estrutura genética de populações, e a determinação de relações de parentesco.

Outro enfoque que tem sido usado é o exame do problema de “trás para frente”. Visto que a dispersão de sementes afeta a estrutura de populações e comunidades, é possível entender esta relação através do exame da demografia de plantas. Através de análises comparativas da distribuição espacial de jovens e adultos, pode-se avaliar a importância da dispersão no recrutamento de novos indivíduos em populações e de novas espécies em comunidades e, a partir daí, prever quanto da diversidade de plantas seria perdida no caso da remoção de dispersores (Webb & Peart, 2001).

Outro problema com os estudos de dispersão de sementes é que eles são, na maioria, de curta duração e restringem-se a apenas uma área de estudo. Fenômenos biológicos como a produção de sementes ou o tamanho de populações de plantas e animais variam em diversas escalas espaciais e temporais que precisam ser examinadas (Herrera *et al.*, 1998a; b; Levey & Benkman, 1999). A síntese de resultados de Herrera (1998) após 12 anos do estudo mostra bem como variações supra-anuais sobrepõem-se a padrões encontrados em estudos de curta duração. Lopes (2002) ilustra como uma espécie de planta pode se comportar ao mesmo tempo de maneira diversa em diferentes locais e como estas diferenças podem influenciar suas interações com consumidores que, por sua vez, podem levar a diferentes padrões de abundância e distribuição de populações.

O desenvolvimento de modelos matemáticos e de métodos estatísticos para testar sua validade complementa as deficiências e limitações das abordagens empíricas. Informações obtidas no campo devem ser combinadas em modelos de simulação de computador, onde a importância relativa de cada fator envolvido pode ser testada. O uso de modelos de simulação é particularmente profícuo no estudo de organismos de vida longa, como as árvores em florestas tropicais. Modelos matemáticos, testes estatísticos e simulações de computador podem ser usados na previsão de resultados de estratégias de manejo de populações, ou na análise dos impactos de perturbações humanas nos ecossistemas (Clark *et al.*, 1999; Nathan & Muller-Landau, 2000; Wang & Smith, 2002).

Em suma, o que devemos e podemos fazer para fechar o ciclo e realmente podermos apontar e prever os efeitos da dispersão de sementes na estrutura da vegetação? Devemos continuar com estudos de dispersão de sementes dentro de uma abordagem mais

abrangente, isto é, examinando todos os processos e estádios envolvidos no ciclo de vida das plantas; Desenvolver estudos de longo termo, já que padrões observados em ciclos anuais podem ser sobrepujados por ritmos fenológicos supra-anuais, como ocorre na produção de sementes da maioria das plantas lenhosas; Acrescentar novos sítios de estudo para ganhar perspectiva geográfica da qual podemos inferir, por exemplo, a importância de fatores climáticos na determinação dos padrões fenológicos observados; Continuar e ampliar estudos demográficos, onde o exame da estrutura de populações nos ajuda a entender os processos envolvidos na dispersão de sementes e a avaliar sua importância da determinação desta estrutura; Incorporar novas técnicas, como a análise de isótopos estáveis e de marcadores genéticos, sempre que elas aumentarem nossa capacidade de análise e/ou diminuam os custos da pesquisa (frequentemente pesquisadores não têm recursos para acompanhar grandes quantidades de sementes e seus dispersores, principalmente por longos períodos e por longas distâncias).

Uma direção de suma importância: nós precisamos unir forças. Ecossistemas funcionam de maneira complexa, principalmente ecossistemas tão diversos como as florestas tropicais. Precisamos trabalhar juntos, ecólogos de plantas, de animais, geneticistas, ecofisiologistas. Esta seria a maneira de conseguir cobrir todos os estádios e processos, abordando o problema de diferentes ângulos, integrando sub-áreas das ciências biológicas que procuram explicar os mesmos fenômenos, cada uma de uma perspectiva diferente, mas igualmente relevante. Só quando conhecermos todas as partes do ciclo de vida de algumas espécies de plantas em alguns sítios diferentes, poderemos entender como os processos interagem, como cada um impacta o ciclo como um todo e em última instância, considerada toda a variação espacial, temporal, intra- e interespecífica que existe, poderemos detectar e prever como os processos envolvidos na dispersão de sementes influenciam populações e comunidades vegetais ao longo de repetidos ciclos. Os resultados de estudos de dispersão de sementes têm implicações teóricas e práticas, podendo ser usados em estratégias de conservação de comunidades e populações naturais.

Por último, estudos de organismos de vida longa como árvores tropicais, com ciclos de vida que duram o mesmo que dezenas de gerações de seres humanos, devem ser completados com o uso de modelos de simulação de computador que integrem as variáveis ecológicas pertinentes, gerando discernimento para um melhor entendimento teórico da dispersão de sementes, e informações que possam ser aplicadas na conservação e no manejo de sistemas naturais. O desenvolvimento de modelos matemáticos e de métodos estatísticos para testá-los são indispensáveis à consolidação da ecologia como uma ciência madura (hard science).

A dispersão de sementes e a estrutura de populações de matamatá branco (*Eschweilera coriacea*, Lecythidaceae) na Amazônia oriental - um estudo de caso

De novembro de 1998 a novembro de 2000, eu examinei a estrutura e alguns aspectos da dinâmica de populações de uma árvore de dossel muito comum na Amazônia oriental, o matamatá branco (Lopes, 2002; 2008). Três áreas de estudo foram incluídas: Fazenda Monte Verde (FMV), Fazenda Amanda (FAM) e Fazenda São Marcos (FSM) (Figura 2). Duas parcelas amostrais de 1 hectare por área de estudo foram implantadas, onde todos os indivíduos de matamatá com pelo menos 1 m de altura foram marcados, medidos e mapeados. Indivíduos menores que 1 m foram amostrados em transecções de 200 m², sobrepostas às parcelas (ao todo, 4400 m² por área de estudo). A fenologia reprodutiva (incluindo 399 árvores com DAP \geq 10 cm) e o recrutamento de plântulas (novas coortes dentro das transecções) foram monitorados em duas das populações (FMV e FAM) por dois anos e a terceira população (FSM) foi incluída apenas durante o segundo ano do estudo. Cinco eventos de frutificação e recrutamento foram então monitorados.

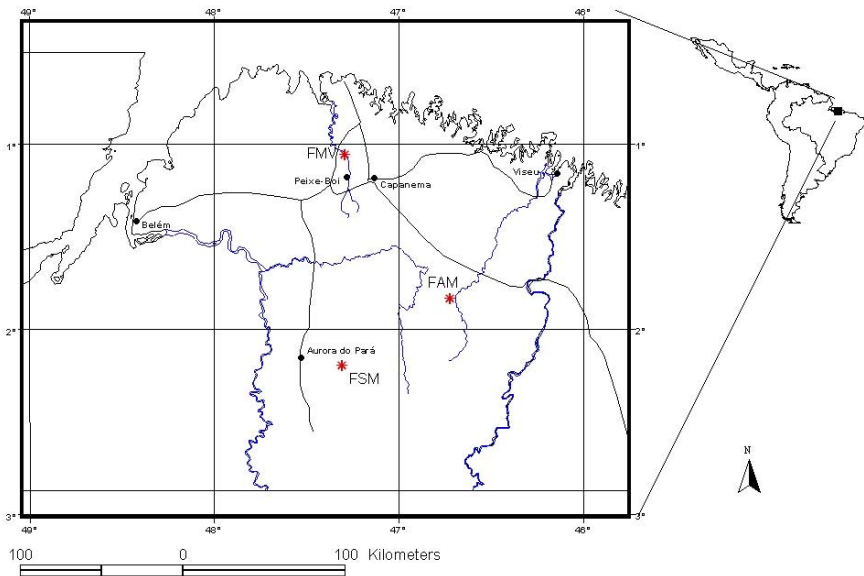


Figura 2. Localização das áreas de estudo, no leste da Amazônia brasileira, estado do Pará. FMV = Fazenda Monte Verde, Peixe-Boi; FAM = Fazenda Amanda, Viseu; FSM = Fazenda São Marcos, Aurora do Pará.

Em todos eles, a taxa de sobrevivência de sementes e plântulas fora da zona de projeção da copa dos adultos foi bem maior que daquelas debaixo dos adultos, dando suporte à primeira parte do modelo Janzen-Connell. Mas esta diferença foi bastante reduzida durante um dos eventos.

O total de frutos produzidos durante o estudo não foi muito diferente entre as duas populações que foram monitoradas durante os dois anos (7.359 frutos/ha na FMV vs. 9.281 frutos/ha na FAM), mas a quantidade produzida por ano foi bem diferente. Na FMV, 68% destes frutos foram produzidos em 1999 e 32% em 2000, enquanto na FAM, <1% foi produzido em 1999 e os outros 99% em 2000. As duas áreas apresentaram variação interanual, mas se dúvida, a variação na FAM foi muito mais drástica (Tabela 1).

Na FAM, em 2000, no ano que a planta produziu muitas sementes, a taxa de sobrevivência de sementes e plântulas foi significativamente maior que de todas os eventos de frutificação monitorados; isto porque a sobrevivência das sementes e plântulas debaixo dos adultos aumentou consideravelmente (Tabela 2). Este resultado sugere que a produção neste evento de frutificação superou a capacidade dos predadores de sementes de consumi-las, isto é, os predadores foram saciados e o resultado foi um recrutamento de plântulas consideravelmente maior que durante os outros eventos. Embora o total de sementes produzidas na FMV e na FAM não tenha sido muito diferente durante o estudo, o recrutamento de plântulas na FAM foi mais que duas vezes maior (Tabela 3). Seis meses depois do pico de frutificação, o número de plântulas ainda vivas dentro das transecções amostradas era de 972 plântulas na FMV e 1.973 na FAM. A distribuição destas plântulas sobreviventes com relação aos adultos também foi muito diferente nas duas áreas: 541 (56%) na FMV e 1704 (86%) na FAM estavam debaixo de adultos.

Por outro lado, a dispersão de sementes na FMV foi significativamente maior que na FAM (Tabela 4), o que explica em parte (outros fatores são também importantes como, por exemplo, diferenças entre as duas populações nas taxas de sobrevivência de sementes dispersadas), o número de plântulas sobreviventes fora da zona de projeção de copas de plantas-mães maior na FMV que na FAM. A comparação do padrão de distribuição espacial de jovens < 1 m de altura mostrou a mesma tendência, com os jovens na FMV mais espaçados entre si que os jovens na FAM (Figura 3).

Estes resultados ilustram a complexidade das interações de processos ecológicos em florestas tropicais, e embasam o argumento que desenvolvi aqui, sobre a necessidade de estudos que integrem os diferentes estádios e processos do ciclo de vida das plantas e que incluam suas variações temporais acima dos ciclos anuais e suas variações espaciais em escala geográfica.

Table 1. Produção estimada de frutos e sementes por hectare de *E. coriacea* em cada área de estudo por evento de frutificação.

	FMV		1999	FAM		FSM
	1999	2000		1º/2000 ¹	2º/2000 ¹	2000
	5011,3	2347,8	84,5	389,2	8807,0	912,5
Frutos						
Sementes	8101,4	3927,2	161,8	668,5	15553,9	1417,9

¹ Primeiro e segundo pulsos de produção de frutos na FAM em 2000.

Table 2. Sobrevivência de sementes seis meses depois do pico de frutificação. Apenas sementes viáveis dentro daquelas que ainda não haviam germinado quando encontradas foram incluídas (n = 741).

	FMV		1999	FAM		FSM
	1999	2000		1º/2000 ¹	2º/2000 ¹	2000
No. de sementes	119	76	12	21	501	12
Debaixo de adultos	99	62	12	21	465	10
Vivas	20 (20,2) ²	18 (29,0)	3 (25,0)	5 (23,8)	184 (39,6)	1 (10,0)
Não debaixo de adultos	20	14	0	0	36	2
Vivas	14 (70,0) ²	8 (57,1)	-	-	24 (66,7)	1 (50,0)

¹ Primeiro e segundo pulsos de produção de frutos na FAM em 2000.

² Entre parênteses estão porcentagens das sementes encontradas debaixo e não debaixo de adultos.

Table 3. Novos recrutas que ainda estavam vivos dentro das transecções 6 meses depois do pico de frutificação, incluindo indivíduos encontrados já germinados. A mesma área total (4400 m²) foi amostrada em cada evento de frutificação.

	FMV		1999	FAM		FSM
	1999	2000		1º/2000 ¹	2º/2000 ¹	2000
Total de recrutas	551	421	35	53	1885	71
Debaixo de adultos	296 (53,7) ²	245 (58,2)	24 (68,6)	45 (84,9)	1635 (86,7)	40 (56,3)
Não debaixo de adultos	255 (46,3) ²	176 (41,8)	11 (31,4)	8 (15,1)	250 (13,3)	31 (43,7)

¹ Primeiro e segundo pulsos de produção de frutos na FAM em 2000.

² Entre parênteses estão porcentagens do total de recrutas por área.

Table 4. Dispersão de sementes. Apenas sementes viáveis que ainda não haviam germinado quando encontradas foram incluídas (n = 741).

	FMV		1999	FAM		FSM
	1999	2000		1º/2000 ¹	2º/2000 ¹	2000
No. de sementes	119	76	12	21	501	12
Debaixo de adultos	99 (83,2) ²	62 (81,6)	12 (100,0)	21 (100,0)	465 (92,8)	10 (83,3)
Não debaixo de adultos	20 (16,8) ²	14 (18,4)	0	0	36 (7,2)	2 (16,7)

¹ Primeiro e segundo pulsos de produção de frutos na FAM em 2000.

² Entre parênteses estão porcentagens do total de sementes viáveis por área.

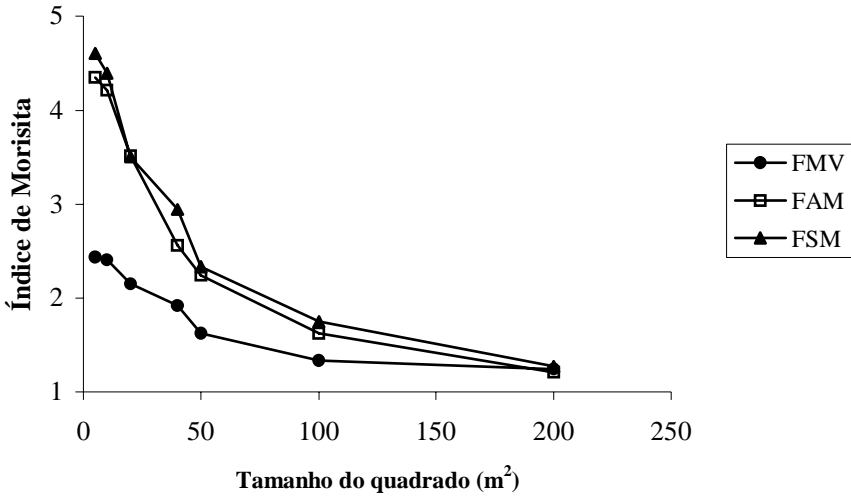


Figura 3. Padrão de distribuição espacial de jovens < 1 m de altura nas três áreas de estudo.

Sem dúvidas, dispersão aumenta a taxa de sobrevivência de sementes e plântulas do matamatá e de muitas espécies de árvores em florestas tropicais, mas uma outra questão importante é qual a contribuição para a estrutura e dinâmica de populações - para variações ou para a manutenção do tamanho de populações - das plântulas que são dispersadas para longe dos adultos *vs.* aquelas que ficam debaixo dos mesmos?

No meu estudo, por exemplo, a população de matamatá na FAM – a que alternou um ano de baixa com um de alta produção de sementes – apresentou uma taxa de dispersão de sementes menor que a da FMV e também maiores níveis de agregação entre os indivíduos, mas era a população de maior densidade (Tabela 5). É possível que nesta área as plântulas debaixo dos adultos estejam contribuindo mais para a formação das populações que as plântulas dispersadas para além da zona de projeção da copa dos adultos. De qualquer maneira, com as altas taxas de sobrevivência observadas sementes, dispersadas devem contribuir para a formação de populações e em áreas onde a taxa de dispersão de sementes é maior, como na FMV, esta contribuição pode ser relativamente mais importante. Além disso, sementes dispersadas são obviamente os indivíduos colonizadores de áreas até então não ocupadas pela espécie.

Table 5. Estrutura de população de *E. coriacea* nas três áreas de estudo: densidade populacional e índice de agregação (veja Lopes[2008] para maiores detalhes).

	FMV	FAM	FSM
Densidade (ind./ha)	4.212	9.611	2.512
Omega (0-5 m) ¹	1,25	1,60	1,30

¹ Índice de agregação de Condit *et al.* (2000)

REFERÊNCIAS

- Auguspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. **Ecology** 65: 1705-1712.
- Boucher, D.H. 1981. The “real” disperser of *Swartzia cubensis*. **Biotropica** 13 (supl.): 77-78.
- Chapman, C.A. 1995. Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. **Evolutionary Anthropology** 4: 73-110.
- Chapman, C.A. & L.J. Chapman, 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. **Conservation Biology** 9: 675-678.
- Clark, D.A. & D.B. Clark, 1984. Spacing dynamics of a tropical forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. **American Naturalist** 124: 769-788.
- Clark, J.S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin & J. HilleRisLambers, 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. **Ecology** 80: 1475-1494.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees pp.298-312. *In: Dynamics of Number in Populations* (P.J. den Boer & G.R. Gradwell, Eds.) Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Connell, J.H., J.G. Tracey & L.J. Webb, 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. **Ecological Monographs** 54: 141-164.
- Darwin, C. 1859. **A origem das Espécies**. Ediouro, Rio de Janeiro.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada, 1986. Frugivory by howling monkeys (*Aloatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico: dispersal and fate of seeds pp.93-104. *In: Frugivores and Seed Dispersal* (A. Estrada & T.H. Fleming, Eds.) Dr W. Junk Publishers, The Hague.
- Feer, F. 1999. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. **Journal of Tropical Ecology** 15: 129-142.
- Forget, P.-M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology** 12: 751-761.
- Forget, P.-M & S.B. Vander Wall, 2001. Scatter-hoarding rodents and marsupials: convergent evolution on divergent continents. **Trends in Ecology and Evolution** 16: 65-67.

- Gautier-Hion, A., J.-P. Gautier & F. Maisels, 1993. Seed dispersal versus seed predation: an inter-site comparison of two related African monkeys pp.237-244. *In: Frugivory and Seed Dispersal: ecological and evolutionary Aspects* (T.H. Fleming & A. Estrada, Eds.) Kluwer Academic Publishers, Bélgica.
- Hammond, D.S. & V.K. Brown, 1998. Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings pp.51-78. *In: Dynamics of tropical Communities* (D.M. Newbery, H.H.T. Prins & N.D. Brown, Eds.) Blackwell, Oxford.
- Harms, K.E., S.J. Wright, O. Calderón, A. Hernández & E.A. Herre, 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. **Nature** 404: 493-495.
- Herrera, C.M. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. **Ecological Monographs** 68: 511-538.
- Herrera, C.M. 1998a. Population-level estimates of interannual variability in seed production: what do they actually tell us? **Oikos** 82: 612-616.
- Herrera, C.M., P. Jordano, J. Guitián, & A. Traveset, 1998b. Annual variability in seed production by wood plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. **American Naturalist** 152: 576-594.
- Horvitz, C.C. & A.J. Beattie, 1980. Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. **American Journal of Botany** 67: 321-326.
- Howe, H.F. 1980. Monkey dispersal and waste of a Neotropical fruit. **Ecology** 61: 944-959.
- Howe, H.F., E.W. Schupp & L.C. Westley, 1985. Early consequences of seed dispersal for a Neotropical tree (*Virola surinamensis*). **Ecology** 66: 781-791.
- Howe, H.F. & J. Smallwood, 1982. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics** 13: 201-228.
- Howe, H.F. & M.N. Miriti, 2000. No question: seed dispersal matters. **Trends in Ecology and Evolution** 15: 434-436.
- Hubbell, S.P., R.B. Foster, S.T. O'Brien, K.E. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S.J. Wright & S. Loo de Lao, 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. **Science** 283: 554-557.
- Jackson, R.B., C.R. Linder, M. Lynch, M. Purugganan, S. Somerville & S.S. Thayer, 2002. Linking molecular insight and ecological research. **Trends in Ecology and Evolution** 17: 409-414.
- Janson, C.H., E.W. Stiles & D.W. White, 1986. Selection on plant fruiting traits by brown capuchin monkeys: a multivariate approach pp.83-92. *In: Frugivory and Seed Dispersal: ecological and evolutionary Aspects* (T.H. Fleming & A. Estrada, Eds.) Kluwer Academic Publishers, Bélgica.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. **American Naturalist** 104: 501-528.
- Julliot, C. 1996. Seed dispersal by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest, at the Nourague station in French Guiana. **International Journal of Primatology** 17: 239-258.

- Kestell, D.W. 1998. Fates of Neotropical tree seeds influenced by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). **Biotropica** 30: 677-681.
- Knogge, C., E.W. Heymann & E.R.T. Herrera, 1998. Seed dispersal of *Asplundia peruviana* (Cyclanthaceae) by the primate *Saguinus fuscicollis*. **Journal of Tropical Ecology** 14: 99-102.
- Levey, D.J. & C.W. Benkman, 1999. Fruit-seed disperser interactions: timely insights from a long-term perspective. **Trends in Ecology and Evolution** 14: 41-43.
- Levey, D.J. & M.M. Byrne, 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. **Ecology** 74: 1802-1812.
- Levey, D.J. & S. Sargent, 2000. A simple method for tracking vertebrate dispersed seeds. **Ecology** 81: 267-274.
- Lopes, M.A. 2002. **Effects of Forest Fragmentation on Populations of a common Canopy Tree in eastern Brazilian Amazonia**. Tese de doutorado, Universidade de Miami, EUA.
- Lopes, M.A. 2008. Population structure of *Eschweilera coriacea* (DC.) S. A. Mori in forest fragments in eastern Brazilian Amazonia. **Revista Brasileira de Botânica** 30: 509-519.
- Nathan, R & H.C. Muller-Landau, 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology and Evolution** 15: 278-285.
- Ouborg, N.J., Y Piquot & J.M. van Groenendael, 1999. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. **Journal of Ecology** 87: 551-568.
- Pacheco, L.F. & J.A. Simonetti, 2000. Genetic Structure of a mimosoid tree deprived of its seed disperser, the spider monkey. **Conservation Biology** 14: 1766-1775.
- Peres, C.A. & M.G.M. van Roosmalen, 2002. Pattern of primate frugivory in Amazonia and the Guianan shield: implications to the demography of large-seeded plants in overhunted forests pp.407-421. *In: Frugivory and Seed Dispersal: ecological, evolutionary and Conservation Issues* (D. Levey, M. Galetti & W. Silva, Eds.) CABI Publishing, Oxford.
- Provan, J, W. Powell & P.M. Hollingsworth, 2001. Chloroplast microsatellites: new tools for studies in plant ecology and evolution. **Trends in Ecology and Evolution** 16: 142-147.
- Schupp, E.W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and on treefall gaps. **Oikos** 51: 71-78.
- Schupp, E.W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical trees diversity: population implications and the importance of spatial scale. **American Naturalist** 140: 526-530.
- Sork, V.L. 1985. Germination response in a large-seeded Neotropical tree species, *Gustavia superba* (Lecythidaceae). **Biotropica** 17: 130-136.
- Sork, V.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. **Ecology** 68: 1341-1350.
- Sork, V.L., J. Nason, D.R. Campbell & J.F. Fernandez, 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. **Trends in Ecology and Evolution** 14: 219-224.
- Tabarelli, M. & C.A. Peres, 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. **Biological Conservation** 106: 165-176.
- Terborgh, J. 1983. **Five New World Primates: a Study in comparative Ecology**. Princeton University Press, Princeton.

- Turchin, P. 1998. **Quantitative analysis of Movement**. Sinauer, Sunderland, EUA.
- Vander Wall, S.B. 1994. Seed fate pathways of antelope bitterbrush: dispersal by seed-caching yellow pine chipmunks. **Ecology** 75: 1911-1926.
- Wang, B.C. & T.B. Smith, 2002. Closing the seed dispersal loop. **Trends in Ecology and Evolution** 17: 379-385.
- Webb, C.O. & D.R. Peart, 2001. High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. **Ecology Letters** 4: 491-499.
- Wenny, D.C. 2000. Seed dispersal, seed predation and seedling recruitment of a Neotropical montane tree. **Ecological Monographs** 70: 331-351.
- Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia** 130: 1-14.
- Wright, S.J. & H.C. Duber, 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. **Biotropica** 33: 583-595.
- Zhang, S.-Y. & L.-X. Wang, 1995. Fruit consumption and seed dispersal of *Ziziphus cinnamomum* (Rhamnaceae) by two sympatric primates (*Cebus apella* and *Ateles paniscus*) in French Guiana. **Biotropica** 27: 397-401.