

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação Centro de Ciências Biológicas e da Saúde Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Remoção Secundária de Diásporos de Jatobá-do-cerrado *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne (Caesalpinioideae)

Irídia Maria Leme Barbosa



Campo Grande, MS Maio, 2017 Remoção Secundária de Diásporos de Jatobá-do-cerrado Hymenaea

stigonocarpa Mart. ex Hayne (Caesalpinioideae)

Irídia Maria Leme Barbosa

Dissertação apresentada como requisito para a

obtenção do título de Mestre em Ecologia, pelo

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e

Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso

do Sul.

Orientador: Dr. José Ragusa-Netto

Banca avaliadora





Agradecimentos

A presente pesquisa não seria possível sem ajuda de Deus, que todos os dias, me deu forças para nunca desistir. Além de uma série de pessoas que contribuíram diretamente ou indiretamente na realização do meu trabalho. Listo abaixo algumas dessas pessoas e instituições que me apoiaram durante esses dois anos de mestrado.

Aos meus pais, Lucinede e Nivaldo, pelos esforços imensuráveis, pelo incentivo e todo amor e dedicação. Aos meus irmãos Tiago e Iriana, pelo apoio e incentivo. Aos meus Tios Jorge e Marcela por todo carinho e suporte. Obrigada por estarem sempre ao meu lado

Ao meu orientador, Dr. José Ragusa-Netto, pela oportunidade de trabalhar ao seu lado e pela dedicação e a disposição em ensinar.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da UFMS, pelo apoio a minha formação.

À Rosilene Bejarano, pela paciência e ajuda nas questões burocráticas.

As amigas da PPGEC, em especial a Alessandra Venturini, Carolina Garcia e Juliana Saraiva, pela amizade e companheirismo.

Ao meu amigo Bruno Henrique pela amizade, pelos cafés e pelas criticas.

Aos membros da banca, por aceitarem o convite pelos criticas e sugestões.

À direção e coordenação do campus de Três Lagoas pelo apoio logístico.

Ao CNPq pela concessão da bolsa que permitiu que eu me dedicasse integralmente à pesquisa.

A minha sogra Inês Neves por toda ajuda e apoio.

Ao meu noivo e amigo, Jacyara Cortez, que não mediu esforços pra que eu pudesse realizar essa pós-graduação. A ele, por todo amor e compreensão.

Índice

Resumo	7
Abstract	8
Introdução	10
Métodos	16
Local de estudo	16
Espécie de estudo	18
Coleta de dados	18
Análise de dados	21
Resultados	22
Distância de dispersão	22
Destinos dos diásporos	27
Discussão	33
Distância de dispersão	34
Destino dos diásporos	36
Literatura citada	39

Resumo

A predação e dispersão de sementes moldam a dinâmica populacional e a distribuição das plantas. A dispersão é a remoção de propágulos para distâncias variadas cujo tipo mais representativo nos trópicos é a zoocoria, por contribuir para a diversidade de plantas nos ecossistemas. O Jatobá-do-cerrado (Hymenaea stigonocarpa) é uma espécie arbórea proeminente e seus diásporos são primariamente dispersos pela gravidade e se acumulam de forma variada sob a copa da árvore. O objetivo desse estudo foi avaliar a distância de dispersão e o destino dos diferentes diásporos em relação ao tamanho do diásporo (vagem grande e pequena) e quantidade de recursos presentes (semente com e sem arilo). Além disso, foi avaliada a distância de dispersão entre período de seca e chuva, bem como em área onde Jatobá-do-cerrado é comum ou rara. O estudo foi realizado no Parque Natural Municipal do Pombo, município de Três Lagoas, MS, nos meses de setembro e novembro de 2015, antes e após a queda dos frutos (dispersão primária). O experimento consistiu em 24 unidades experimentais, 12 árvores adultas de Jatobá-do-cerrado no cerrado sentido restrito denso e 12 pontos em campo sujo, em que quatro tipos de diásporos foram posicionados e marcados para acessar o respectivo destino. Após 30 dias da montagem do experimento para cada estação realizamos a coleta dos dados sobre o destino dos diásporos. Em princípio, na estação seca, as vagens tiveram maiores distâncias (≥ 15 metros) e 100% das vagens foram removidas do local de origem na área de cerrado sentido restrito, enquanto na estação chuvosa, a maioria dos diásporos permaneceu intacto. Na área de campo sujo, tanto a estação seca como chuvosa, as sementes tiveram 78% de remoção, embora tenha ocorrido um aumento de manipulação das vagens na estação chuvosa. A two-way NPMANOVA indicou o efeito significativo dos habitats, tipos de diásporo e a interação dos fatores sobre o destino das vagens e sementes. As vagens por representarem recursos rentáveis percorreram maiores distâncias, processo que reduz os níveis de mortalidade densidade-dependente. Depois de manipuladas a longas distâncias, e se abertas, e parte das sementes estocadas ou não consumidas podem elevar consideravelmente as chances de germinação e estabelecimento de novos indivíduos.

Abstract

Seed predation and seed dispersal direct the population dynamics and the distribution of the plants. Seed dispersal is the removal of propagules for varied distances whose most representative type in the tropical is zoocory, because it contributes to the diversity of plants in the ecosystems. Jatobá-do-cerrado (Hymenaea stigonocarpa) is a prominent tree's species and its diaspores are primarily dispersed by gravity and accumulate in varying forms under the tree canopy. Therefore, the goal of this work was to evaluate the dispersal distance and the fate of the different diaspores in relation to the size of the diaspore (large and small pod) and quantity of resources present (seed with and without aryl) In addition, it was evaluated the removal distance between dry and rainy periods, as well as in an area where Jatobá-do-cerrado is common or rare. The study was carried out in the Pombo Municipal Natural Park, Três Lagoas, MS, in the months of September and November 2015, before and after the fruits fall (primary seed dispersal). We used 24 experimental units, 12 adult Jatobá-do-cerrado trees in "Cerrado sentido restrito" and 12 spots in "Cerrado campo sujo", in which four types of diaspores were positioned and marked to access the respective destination. After 30 days of the experiment for each station, we collected the data about the distance and diaspore fate of the diaspora. In principle, in the dry season, the pods had greater distances (≥ 15 m) and 100% of the pods were removed from the place of origin in the Cerrado sentido restrito, while in the rainy season most of the diaspores remained intact. In the Cerrado campo sujo, both dry and rainy season, the seeds had 78% removal, although there was an increase in the manipulation of the pods in the rainy season. Two-way NPMANOVA indicated the significant effect of habitats, diaspore types and the interaction of factors on the fate of pods and seeds. Pods representing cost-effective resources have traveled over distances, a process that reduces the levels of density-dependent mortality. After being manipulated at long distances, and if opened, some of the stored or unconsumed seeds can considerably increase the chances of germination and establishment of new individuals.

Introdução

A predação de sementes e a dispersão são os principais fatores que podem moldar a dinâmica populacional e distribuição espacial das plantas, bem como o respectivo padrão de recrutamento de plântulas (Janzen 1970, 1971, Schupp 1995, Hulme 1998). Portanto esses são processos fundamentais para a persistência das populações vegetais nas comunidades biológicas (Schupp 1995).

A predação pode ser classificada em predação pré-dispersão ou pós-dispersão. A predação pré-dispersão é quando a predação ocorre antes da semente ter sido manipulada por um agente dispersor. Vertebrados dispersores podem gerar uma deposição de sementes viáveis sob a copa de uma planta e quando o predador atua sobre essas sementes disponíveis, chamamos de predação pós-dispersão (Janzen 1971). Logo, a predação age como um filtro, reduzindo o número de semente disponíveis e portanto, pode modificar a densidade e a distribuição das sementes que por fim afeta os padrões demográficos e diversidade das plantas (Janzen 1971, Pizo 1997, Bartimachi et al. 2008, Deminicis et al. 2009).

A dispersão é o processo no qual os propágulos vegetais são removidos para distâncias variadas (Jordano et al. 2006), cujo o tipo mais representativo nos trópicos é a zoocoria, por contribuir para a diversidade de plantas nos ecossistemas (Jordano 2000). A dispersão fornece o escape dos inimigos, colonização e dispersão direcionada (Howe & Smallwood 1982, Howe & Miriti 2004).

A hipótese do escape proposta por Janzen (1970) e Connell (1971) afirma que em ambientes tropicais, sementes e plântulas próximas à planta-mãe sofrem mortalidade densidade-dependente, seja por causa da predação de invertebrados e vertebrados que concentram as suas atividades onde os recursos são abundantes. Deste modo, o escape é benéfico, pois aumentam a aptidão das sementes dispersas e as chances de

sobrevivência. A hipótese da colonização assume que os ambientes se alteram com o tempo, e a dispersão permite aos diásporos, vantagens em habitats não competitivos quando estes são abertos, com condições favoráveis ao seu estabelecimento. Por exemplo, uma clareira, fogo ou qualquer distúrbio que permita o estabelecimento e crescimento da plântula (Janzen 1970, 1971, Pizo 1997, Howe & Smallwood 1982, Howe & Miriti 2004).

Por fim a hipótese de dispersão direcionada, que assume que alguns animais levam as sementes para habitats determinados, não aleatórios, onde as condições de estabelecimentos e crescimentos são melhores (Howe & Smallwood 1982, Howe & Miriti 2004). Um bom exemplo são os animais que estocam as sementes, e quando esquecidas, as condições do solo seriam adequadas ao estabelecimento da plântula (Vander Wall 1990).

Muitas espécies de plantas evoluíram no sentido de produzirem recursos alimentares atrativos à fauna dispersora, como por exemplo, frutos coloridos com odor intenso e valor nutricional elevado (Van der Pijl 1982, Heithaus et al. 1980, Heithaus 1981, Vander Wall 2010). De fato, para muitas plantas o recrutamento é mediado por mamíferos frugívoros, onde sua atividade pode variar ao longo do ano (Van Schaik et al. 1993, Bartimachi et al. 2008). A diversidade de espécies vegetais frutificando, a disponibilidade relativa de recursos e suas características podem influenciar o comportamento dos animais, determinando o papel deles como um dispersor ou como predador (Janzen 1971, Cintra & Horna 1997, Jansen et al. 2004, Vander Wall 2010, Shepherd & Ditgen 2013). Por exemplo, os roedores sofrem influência da sazonalidade, quando há abundância de frutos eles tendem a dispersar e estocar e sementes como fontes alternativas para períodos de escassez (Vander Wall 2010). Contudo, quando as

concentrações de recursos são menores esses animais tendem a predar as sementes com maior frequência (Jansen et al. 2002, 2004, Haugaasen et al. 2010, Vander Wall 2010).

A estocagem é um processo de dispersão no qual animais transportam as sementes para áreas de baixa densidade de árvores coespecífica (Brodin 2010). Eles enterram sementes intactas em esconderijos rasos ou sob a serrapilheira para consumo em um período de escassez de frutos (Smythe 1978, Hallwachs 1986, Forget 1992, 1996, Dubost & Henry 2006). Os animais estocadores enterram mais alimentos do que possam consumir ou requerem para sobreviver devido à imprevisibilidade de oferta futura de alimentos (Hallwachs 1986, Jansen et al. 2004, Vander Wall 2010). Esse mecanismo comportamental reduz o furto de alimento por granívoros competidores, cuja consequência pode ser a mitigação do efeito Janzen-Connell (Brodin 2010, Hirsch et al. 2012).

Certas espécies de roedores realizam a dispersão por estocagem (Hallwachs 1986, Howe & Miriti 2004). Esse comportamento é encontrado em roedores como *Dasyprocta* spp. (Smythe 1989, Jansen et al. 2004), *Myoprocta* spp. (Morris, 1962) e *Proechimys* spp. (Forget 1991). As cutias (*Dasyprocta spp.*) consomem vários tipos de frutos e sementes nas florestas e savanas neotropicais (Hallwachs 1986). De acordo como o modo de armazenamento do alimento, estas espécies de animais podem ser classificadas dicotomicamente em *scatterhoarders* e *larderhoarders* (Brodin 2010). *Scatterhoarding* é quando os animais dispersores estocam em muitas localizações diferentes, geralmente com um único item alimentar em cada local. Por outro lado, *larderhoarding* é quando todo o alimento é estocado no centro de um local e usualmente é empregado por animais que são aptos a defender tal recurso contra os inimigos (Brodin 2010). Roedores *scatterhoaders* possuem uma característica peculiar: após o primeiro armazenamento, o fruto pode ser consumido, realocado ou "esquecido"

(Jansen et al. 2002, Vander Wall 2002). Quando realocado, este procedimento resulta numa distribuição menos agregada das sementes e aumenta a distância ao local original (Vander Wall 2002). Quando as sementes são estocadas em locais difusos, há a redução do risco de outros predadores encontrarem e predarem as sementes, aumentando assim as chances de germinação (Vander Wall 1990).

Outro fator que aumenta as chances de germinação é a dispersão a longas distâncias. Quanto maior a distância de dispersão maior as chances de germinação da semente por reduzir o efeito Janzen-Connell. A distância de dispersão de semente é uma relação complexa do tempo de retenção das sementes no sistema digestivo, da capacidade locomotora do animal e do seu comportamento (Ruxton & Schaefer 2012). Assumindo que os frugívoros possuem padrões de movimento constante e linear enquanto as sementes estão no intestino do dispersor, espera-se que distâncias de dispersão longas sejam alcançadas quando os dispersores têm tempos de retenção prolongados e longos percursos diários (Jordano 2017). A importância relativa das diferentes taxas de retenção para a distância de dispersão a longas distâncias também pode variar de acordo com o tipo de habitat (Jordano et al. 2007). As longas distâncias de dispersão podem conectar populações, aumentar fluxo gênico, a colonização do habitat vago e a expansão de paisagens em mudança, e conservação de área perturbada (Jordano 2017).

Hymenaea stigonocarpa (Leguminosae: Caesalpinioideae), popularmente conhecida como Jatobá-do-cerrado, é uma espécie arbórea com copa frondosa (Ratter et al. 1996). O seu fruto é um legume seco, indeiscente, com pericarpo duro e com resina, popularmente chamado de vagem. Os diásporos dessa espécie são primariamente dispersos pela gravidade, a partir de meados da estação da seca (junho-julho) (Lorenzi 2009). Sob as copas das árvores acumulam-se vagens com tamanhos variáveis, bem

como sementes com e sem arilo. Isso pode decorrer da abertura das vagens por predadores de sementes arbóreos (*e. g. Ara ararauna*, J. Ragusa-Netto, observações pessoais). As formigas podem remover o arilo, deixando muitas sementes limpas, enquanto outras permanecem na condição inicial (Oliveira et al. 1995). Os frutos cuja polpa é removida por animais podem ter redução no ataque de patógenos sobre a semente e possuem maior potencial de germinação (Oliveira et al. 1995).

Espécie vegetal como o Jatobá depende de mamíferos para dispersar suas sementes (Asquith et al. 1999). E a ausência desses roedores impõe fortes restrições nesse processo ecológico, podendo causar extinção local do Jatobá. Por exemplo, em áreas onde cutias estão presentes, frutos e sementes de *Hymenaea* spp. são removidas das proximidades da planta-mãe e algumas são enterradas. Por outro lado, na ausência de cutias, muitos frutos e sementes permanecem sob a planta-mãe e nenhuma semente é enterrada, e consequentemente poucas plântulas se estabelecem, reduzindo as chances de recrutamento (Hallwachs 1986).

No início da dispersão primária de Jatobá-do-cerrado, os seus frutos e sementes estão praticamente ausentes sob a copa da planta-mãe, enquanto no final da maturação, novembro – auge da estação chuvosa, os frutos encontram-se em altas concentrações. Essa diferença na disponibilidade de recursos pode influenciar a dispersão de sementes (Vander Wall 2010). Outro fator que pode influenciar a dispersão de sementes é a qualidade do recurso a ser explorado. O tamanho da semente pode influenciar a preferência de forrageamento de roedores (Wang et al. 2010). A maioria dos propágulos estocados por animais são relativamente grandes e nutritivos (Vander Wall 2010).

A polpa de frutos é um tecido macio que envolve as sementes, é um recurso alimentar primário para muitos frugívoros, principalmente mamíferos e pássaros (Howe 1986). Frutos com polpa contem altos níveis energéticos e valor nutricional, indicando

uma especialização por interagir com frugívoros especializados provendo uma alta qualidade de dispersão. Sementes envoltas com polpas suculentas, aquosas e ricas em carboidratos apresentam uma maior chance de ser dispersar por frugívoros oportunistas (Howe and Smallwood 1982, Jordano 2000). E as sementes envoltas por arilo também teriam maiores chances de serem estocadas quando comparadas às limpas (Jansen et al. 2004). Os frutos são itens alimentares disponíveis em um conjunto extremamente diverso de configuração espacial e temporal de disponibilidade. Diversas características definem essa configuração, como a sazonalidade, que pode influenciar a abundância de frugívoros em habitats e os padrões de movimento de frugívoros que buscam frutos em um mosaico de habitats, ou seja, o forrageio (Jordano 2000).

Desta maneira os diferentes tipos de diásporos presentes no Jatobá-do-cerrado, como vagens grandes, pequenas, sementes com e sem arilo ficam expostos à agentes secundários, configurando-se um modelo adequado para avaliar o efeitos dos diásporos sobre a remoção das sementes (dispersão, estocagem e predação).

Objetivos gerais

Avaliar a remoção de vagens e sementes do Jatobá-do-Cerrado conforme a sazonalidades em condições contrastantes de habitat e oferta de frutos.

Objetivos específicos

Comparar as distâncias de dispersão de vagens e sementes (vagens grandes, vagens pequenas, sementes com arilo e sementes sem arilo) do Jatobá-do-cerrado, conforme a sazonalidade e habitat.

Comparar as proporções dos destinos dos diásporos (intactos, dispersão, estocagem e predação) do Jatobá-do-cerrado (vagens grandes, vagens pequenas, sementes com e sem arilo), conforme o hábitat (áreas com distinta abundância de indivíduos de *H. stigonocarpa*), bem como a estação do ano.

Para isso testamos as seguintes hipóteses:

- (1) As distâncias de dispersão são proporcionais à quantidade de recursos presentes nos diásporos;
- (2) Quanto maior a disponibilidade de frutos, maior a proporção de estocagem e menor a de predação;

Métodos

Local de estudo

O estudo foi desenvolvido no Parque Natural Municipal do Pombo (PNMP), localizado nas coordenadas 20°22'S e 52°37'W, no município de Três Lagoas - Mato Grosso do Sul (Figura 1 A). O PNMP possui área de aproximadamente 9.000 hectares formada por vegetação, como formações savânicas, campestres, cerradão, florestas ciliares, mata de galeria, campo úmido e brejo. A precipitação anual é aproximadamente 1400 milímetros (INMET 2015). A temperatura média anual é de 23,7°C. A temperatura de dezembro registra o mês mais quente com 35,8°C enquanto a de Junho registra o mês mais frio, é de 5,0°C (INMET 2015). Segundo a classificação de Köppen o clima da região é do tipo Aw, com estações bem definidas, sendo que a estação seca ocorre de abril a outubro e a estação chuvosa em novembro a março.

A área possui gradiente de vegetação desde campo limpo a cerrado sentido restrito. Há algumas subdivisões fisionômicas para o Cerrado sentido restrito: cerrado denso, com predominância da vegetação arbórea em 50 a 70 %; cerrado típico, com predominância do estrato arbóreo-arbustivo, onde a cobertura arbórea fica entre 20 a 50 %; e campo sujo, onde a cobertura arbórea fica entre 5 e 20% (Ribeiro & Walter 1998).

Dentro da área de estudo nós estabelecemos duas áreas, sendo uma área de campo sujo (Figura 1B) e a outra de sentido restrito denso (Figura 1C). O campo sujo é um tipo fisionômico exclusivamente arbustivo-herbáceo, com arbustos e subarbustos

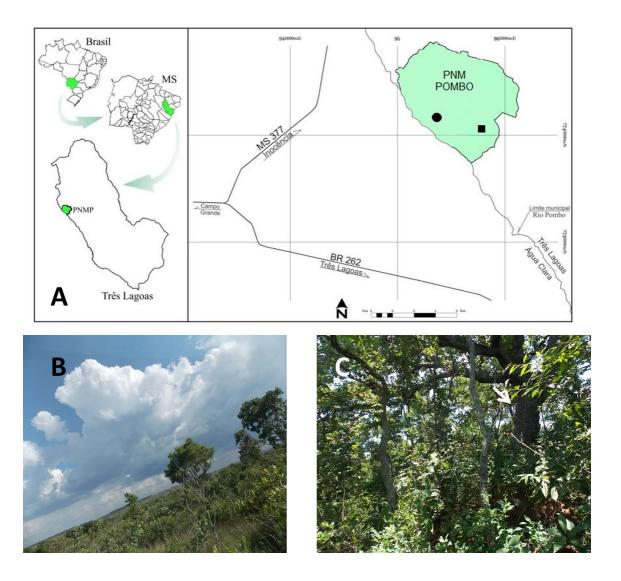


Figura 1. Localização do Parque Natural Municipal do Pombo (PNMP). A - localização dos pontos de amostragem no PNMP. O símbolo redondo representa a área de cerrado campo sujo e o quadrado representa cerrado sentido restrito denso. (Fonte: Diagnóstico Ambiental da Unidade de Conservação Parque do Pombo - modificado). B - Área de campo sujo sem a presença do Jatobá-do-cerrado (Foto: Irídia Barbosa, 2015). C - Área de cerrado sentido restrito, a seta branca indica uma árvore de Jatobá-do-cerrado (Foto: Irídia Barbosa, 2015).

esparsos, cujas plantas, muitas vezes, são indivíduos menos desenvolvidos de espécies arbóreas comumente encontradas no cerrado sentido restrito (Ribeiro & Walter 1998). Na área estudada, no cerrado sentido restrito as espécies que destacam-se são: Anadenanthera falcata, Qualea grandiflora, Qualea parviflora, Hymenaea stigonocarpa, Annona coriacea, Vochysia cinnamomea, Andira cuyabensis, Couepia grandiflora, Hancornia speciosae, Caryocar brasiliense, Hymenaea stigonocarpa (J. Ragusa-Netto, observações pessoais).

Espécie de estudo

Hymenaea stigonocarpa Mart. ex Hayne (Caesalpinioideae), Jatobá-do-cerrado, uma árvore decídua que pode atingir cerca de 20 metros de altura e 50 centímetros de diâmetro (Lorenzi 2009). Seu tronco é tortuoso, com fuste curto e ramificações dicotômicas. Seu fruto é um legume seco indeiscente (vagem), composto geralmente de uma a oito sementes, com pericarpo lenhoso e endurecido. Sua semente é globosa medindo 17,8 mm a 28,4 mm de comprimento e 9,3 mm a 19,7 mm de espessura, as sementes são envoltas por um arilo fibroso e farinháceo com cheiro forte e sabor doce (Carvalho 2007).

Coleta de dados

Realizamos uma prévia seleção nos frutos de *H. stigonocarpa* maduros que coletamos, para descartar aqueles atacados por fungos ou insetos (Brewer & Rejmanek 1999, Forget 1990). Em seguida agrupamos os frutos em duas classes de tamanho, vagens grandes (com pelo menos cinco sementes, igual ou maior que 13 centímetros) e vagens pequenas (com até três sementes, medindo até sete centímetros). Selecionamos também frutos adicionais para obtenção de sementes, que serão divididas em dois grupos, com arilo e sem arilo (Figura 2).



Figura 2. Os diferentes tipos de diásporos do Jatobá-do-cerrado utilizados no estudo: vagem grande (≥ 13 cm), vagem pequena (≤ 7 cm), semente envolta por arilo amarelo e semente com arilo removido manualmente (Foto: Irídia Barbosa, 2015).

Para o rastreamento das vagens e sementes utilizamos uma adaptação da técnica de Forget (2006). Fizemos um furo de 1 mm de diâmetro na extremidade dos diásporos. Nesse furo prendemos um fio de aço inox com 0,45 mm de espessura e 15 cm de comprimento, ao qual prendemos 30 metros de fio de nylon ligado a um carretel fixado no chão com um cano PVC. Para evitar possíveis deslocamentos ocasionados pelas chuyas, depositamos os diásporos em solo plano no interior de suaves depressões. Na área de cerrado sentido restrito onde o Jatobá-do-cerrado era abundante marcamos 12 unidades experimentais, ou seja, 12 indivíduos de Jatobá-do-cerrado espaçados por pelo menos 100 metros, distância suficiente para obter independência entre as amostras (Forget et al. 1998, Vieira et al. 2011). Selecionamos árvores que possuíam diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou superior a 40 centímetros, o que representa árvores grandes e reprodutivamente maduras. Sob a copa de cada árvore posicionamos uma vagem grande, uma vagem pequena, cinco sementes com polpa e cinco sementes sem polpa. Repetimos o protocolo acima na área de campo sujo, área caracterizada por raros indivíduos de Jatobá-do-cerrado frutificando. Colocamos as unidades experimentais em pontos georreferenciados e espaçados por 100 metros em meio às gramíneas e marcamos com estacas.

Considerando a influência da sazonalidade sobre a disponibilidade de recursos e consequentemente sobre as taxas de remoção dos diásporos, realizamos o experimento em períodos contrastantes do ano quanto à abundância de recursos alimentares. Os índices pluviométricos referentes aos períodos dos experimentos foram obtidos no site do Instituto Nacional de Meteorologia disponível no ano de 2015.

Na estação seca — época que inicia a dispersão primária e a maioria dos frutos maduros ainda está na copa — a montagem do experimento em campo na área de cerrado sentido restrito e campo sujo foi realizada no dia 14/08/2015. Na estação

chuvosa — época que já ocorreu a dispersão primária, ou seja, queda dos frutos — a montagem do experimento na área de cerrado sentido restrito e campo sujo foi realizada no dia 13/11/2015. Em cada área o destino das vagens e sementes foi conferido 30 dias após a montagem do experimento. A distância dos diásporos em relação ao local de origem foi mensurada em metros com trena. Foi considerada removida quando qualquer diásporo foi deslocado do local original, seja com finalidade de predação ou dispersão. O destino dos diásporos foi classificado em: a) predação: frutos ou sementes não encontrados ou cujos fios estavam livres de vagens ou sementes, bem como junto de restos de sementes ou vagens; b) dispersão: os frutos e sementes encontrados intactos, mas deslocados do local de origem; c) estocagem: diásporos encontrados enterrados no solo ou na serapilheira.

Análise dos dados

As proporções de remoção dos diásporos foram analisadas separadamente para cada estação (seca e chuvosa) através de Análise de Variância Multivariada não paramétrica com dois fatores de classificação (Two-way NPMANOVA). O primeiro fator fixo teve dois níveis (área: cerrado sentido restrito e campo sujo), enquanto o segundo fator fixo teve quatros níveis (semente com e sem arilo, vagens grandes e pequenas). As variáveis respostas que estavam relacionadas eram as proporções de predação, dispersão e estocagem dos diásporos. As distâncias de remoção dos frutos e sementes foram comparadas através de Análise de Variância de dois fatores (two-way ANOVA), com os mesmos fatores fixos. As proporções de cada destino foram transformadas em arco-seno da raiz quadrada e as distâncias transformadas em log para reduzir a heterocedasticidade dos dados. As distâncias de dispersão serão comparadas através de MANOVA, assim como os destinos das vagens grandes, vagens pequenas, sementes com arilo e sem arilo.

Resultados

Houve uma marcante sazonalidade no regime de chuvas na região estudada. No período da seca não houve registro de chuvas, enquanto no período chuvoso o índice alcançou 205,00 mm³ (INMET 2015).

Dos 576 diásporos experimentais 339 foram removidas. No cerrado campo sujo 33% das vagens grandes foram removidas na estação seca, enquanto o mesmo ocorreu com 83% dessas vagens durante a estação chuvosa, 78% das vagens pequenas foram removidas na estação seca e 97% durante a chuva. 78% das sementes com arilo foram removidas na seca e 97% na chuva. 73% das sementes sem arilo foram removidas na estação seca e 97% removidas na estação chuvosa.

No Cerrado sentido restrito denso, 100% das vagens grandes foram removidas na estação seca, e 42% foram removidas na estação chuvosa. 100% das vagens pequenas foram removidas na estação seca enquanto 50% foram removidas na estação chuvosa. Para as sementes com arilo 40% foram removidas na seca e 23% foram removidas na chuva. 28% das sementes sem arilo foram removidas na seca e 20% foram removidas na chuva (Figura 3).

Distância de Remoção

No campo sujo, as vagens grandes percorreram distâncias de até 5 metros $(1,04 \pm 1,76)$ na estação seca, enquanto na estação chuvosa a distância máxima foi de 11 metros $(4,19 \pm 3,87)$. As vagens pequenas alcançaram até 8 metros $(1,33 \pm 2,81)$ na seca e 7 metros $(2,35 \pm 2,62)$ na chuva. As sementes com arilo alcançaram até 12 metros $(1,44 \pm 2,52)$ na estação seca e até 2 metros $(0,125 \pm 0,39)$ na estação chuvosa. Já as sementes sem arilo percorreram na seca até 7,4 metros $(1,01 \pm 1,85)$ e na chuva 2,5 metros $(0,33 \pm 0,74)$; Tabela 1).

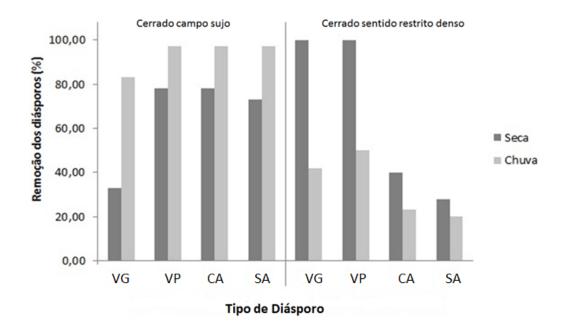


Figura 3. Proporção de diásporos de Jatobá-do-cerrado removidos no cerrado campo limpo e cerrado sentido restrito, no PNM do Pombo, na estação seca e chuvosa (Legenda: VG-vagem grande, VP-vagem pequena, CA-semente com arilo e SA-semente sem arilo).

Tabela 1 — Distâncias de remoção dos diferentes tipos de diásporos nos diferentes habitats durante a estação seca e chuvosa no Parque Natural Municipal do Pombo, Três Lagoas — MS.

	Nº	Nº total de diásporos removidos	Distância média de remoção (m)	Distância mínima (m)	Distância máxima (m)	Total da distância percorrida pelos diásporos (m)		
Cerrado campo sujo – Seca								
VG	12	4	1,04	0	5	12,5		
VP	12	4	1,33	0	8	16		
CA	60	48	1,44	0	12	86,5		
AS	60	40	1,01	0	7,4	60,7		
Cerrado campo sujo - Chuva								
VG	12	10	4,19	0	11	50,3		
VP	12	9	2,35	0	7	28,2		
CA	60	43	0,125	0	2	7,5		
AS	60	49	0,33	0	2,5	20		
Cerrado sentido restrito denso – Seca								
VG	12	12	25,25	15	30	303		
VP	12	12	5,20	1	15	62,5		
CA	60	12	0,04	0	1	2,97		
AS	60	7	0,05	0	1,5	3,3		
Cerrado sentido restrito denso – Chuva								
VG	12	5	4,12	0	29	49,5		
VP	12	4	3,29	0	30	39,5		
CA	60	10	0,105	0	3	6,3		
AS	60	12	0,05	0	2,5	3,3		

Legenda: N: número total de diásporo utilizados no experimento, VG – vagem grande; VP- vagem pequena; CA – semente com arilo; SA- semente sem arilo.

No Cerrado sentido restrito denso, na estação seca, as vagens grandes percorreram distâncias de até 30 metros ($25,25 \pm 6,32$), enquanto na estação chuvosa a distância máxima alcança foi de 29 metros ($4,125 \pm 8,58$). As vagens pequenas percorreram até 15 metros ($5,20 \pm 4,41$) na seca e até 30 metros ($3,29 \pm 8,59$) na chuva. As sementes com arilo alcançaram 1 metro ($0,04 \pm 0,16$) na seca enquanto na estação chuvosa atingiu até 3 metros ($0,105 \pm 0,508$). As sementes sem arilo percorreram na estação seca até 1.5 metros ($0,05 \pm 0,23$) enquanto na estação chuvosa alcançaram 2,5 metros ($0,055 \pm 0,33$) (Tabela 1).

A comparação entre as distâncias de dispersão percorrida pelos diásporos na estação seca foi significativamente diferente entre habitat (two-way ANOVA F= 17,67; P= 0,00001), o tipo de diásporo (F= 19,91; P= 0,00001), bem como a interação entre os fatores (F=43,02; P=0,00001; Figura 4). Na estação chuvosa as distâncias de dispersão dos diásporos foi significativamente diferente entre o habitat (F=5,289; P= 0,02383) e diásporos (F=5,42; P= 0,001813), mas não ocorreu interação entre os fatores (F=0,1041; P=0,9575; Figura 4).

As vagens grandes percorreram distâncias significativamente maiores no cerrado sentido restrito do que no campo sujo (Figura 4). A MANOVA (F= 7,34; P < 0,0001) também indicou que as diferenças entre as distâncias percorridas pelos diásporos se deram devido às grandes distâncias percorridas pelas vagens grandes em relação às percorridas pelos outros diásporos (Figura 4; C). As distâncias percorridas pelas sementes com arilo no campo sujo, na estação seca foram significativamente diferentes das vagens grandes, das vagens pequenas e sementes sem arilo (F=5,70; P<0,05). Na estação seca as distâncias percorridas pelas vagens grandes no campo sujo foram significativamente diferentes entre as distâncias percorridas pelas sementes com e sem arilo (F= 5,70; P<0,05). As distâncias percorridas pelas vagens na estação chuvosa no

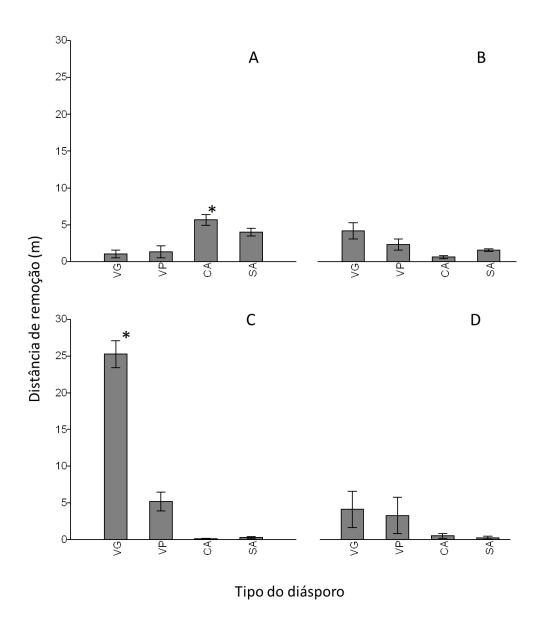


Figura 4. Distância média de remoção para cada tipo de diásporos de Jatobá-do-cerrado. Legenda: A - cerrado campo sujo na estação seca; B - cerrado campo sujo na estação chuvosa; C- cerrado sentido restrito na estação seca; D - cerrado sentido restrito na estação chuvosa; VG - vagem grande; VP- vagem pequena; CA - semente com arilo; SA- semente sem arilo; *A MANOVA indicou que as diferenças entre as distâncias percorridas pelos diásporos se deram devido às grandes distâncias percorridas pelas vagens grandes em relação às percorridas pelos outros diásporos (F= 5,70; P<0,0001).

cerrado sentido restrito foram significativamente diferentes entre as distâncias percorridas pelas sementes (F=5,70; P<0,05).

Destinos dos diásporos

No cerrado campo sujo 8,3% das vagens grandes foram dispersas na estação seca, enquanto o mesmo ocorreu com 17% dessas vagens durante a estação chuvosa. 25% dessas vagens foram predadas na seca e 66% tiveram o mesmo destino na estação chuvosa. 67% dessas vagens permaneceram intactas na seca e 17% permaneceram intactas na estação chuvosa. No cerrado sentido restrito 8,3% das vagens grandes foram dispersas tanto na estação seca quanto para estação chuvosa. 91,7% das vagens grandes foram predadas na seca 41,7% predadas na chuva. Nenhuma vagem grande permaneceu intacta na seca, porém 50 % permaneceram intactas na estação chuvosa (figura 5).

No cerrado campo sujo 8,3% das vagens pequenas foram dispersas na estação seca, enquanto o mesmo ocorreu com e 25% dessas vagens pequenas na estação chuvosa. 25% foram predadas na seca e 58,3% tiveram o mesmo destino na estação chuvosa. 50% das vagens pequenas permaneceram intactas na seca enquanto 17% teve o mesmo destino na estação chuvosa. Enquanto no cerrado sentido restrito todas as vagens foram predadas na estação seca. Na estação chuvosa, 8,3 % das vagens pequenas foram dispersas. 41,7% de mesmo diásporo foram predados e 50% permaneceram intactas (figura 6).

No campo sujo, 5,7% das sementes com arilo foram dispersas na seca e 3,4% dessas sementes foram dispersas na chuva. 50% foram predadas na estação seca e 93,4% foram predadas na chuva. 21,3% das sementes com arilo permaneceram intactas na seca e 3,4% permaneceram intactas na chuva. Do total das sementes intactas, 1,7% foram contaminadas por patógenos na estação chuvosa. No cerrado sentido restrito, 5% das sementes com arilo foram dispersas na seca e 1,7% foram dispersas na chuva. 35%

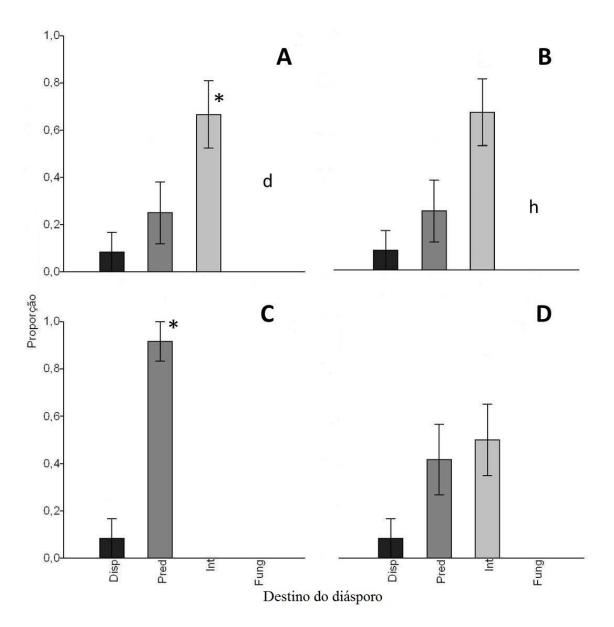


Figura 5. Proporções do destino das vagens grandes de Jatobá-do-cerrado em diferentes áreas e estações. Legenda: A- campo sujo na estação seca; B- campo sujo na estação chuvosa; C- cerrado sentido restrito na estação seca; D –cerrado sentido restrito na estação chuvosa; Disp- vagem grande encontrada dispersa; Pred- vagem grande encontrada predada; Int- vagem grande encontrada intacta; Fung- vagem grande encontrada fungada. *A MANOVA indicou que as diferenças significativas entre o destino dos diásporos nos habitats comparados se deram devido às grandes proporções de vagens grandes predadas no cerrado sentido restrito em comparação aos demais destinos (F= 2,90; P<0,05).

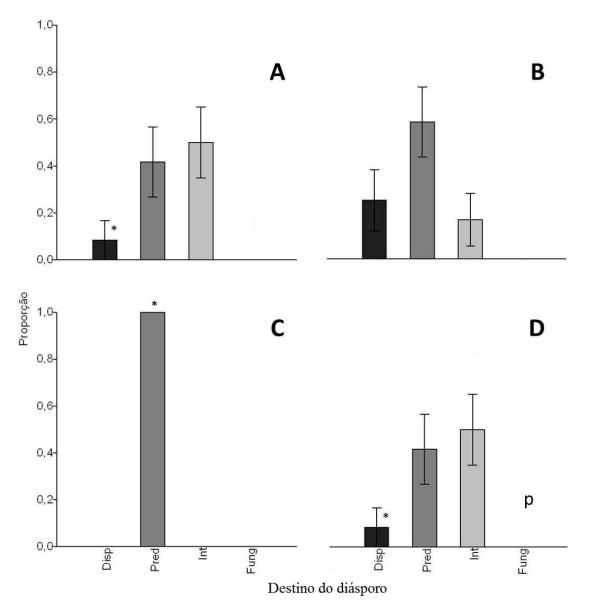


Figura 6. Proporções do destino das vagens pequenas de Jatobá-do-cerrado em diferentes áreas e estações. Legenda: A- campo sujo na estação seca; B- campo sujo na estação chuvosa; C- cerrado sentido restrito na estação seca; D –cerrado sentido restrito na estação chuvosa; Disp- vagem grande encontrada dispersa; Pred- vagem grande encontrada predada; Int- vagem grande encontrada intacta; Fung- vagem grande encontrada fungada. *A MANOVA indicou que as diferenças significativas entre o destino dos diásporos nos habitats comparados se deram devido às grandes proporções de vagens pequenas predadas no cerrado sentido restrito em comparação aos demais destinos (F= 3,71; P<0,05).

foram predadas na seca e 21,7% predadas na chuva. 60% dessas sementes permaneceram intactas na seca e 78,3% permaneceram intactas na estação chuvosa, sendo que 30% dessas sementes foram fungadas (figura 7).

Por fim, no campo sujo, 45% das sementes sem arilo foram predadas na seca e 82% foram predadas na chuva. 28% dessas sementes foram dispersas na seca e 15% tiveram o mesmo destino na chuva. 27% das sementes sem arilo permaneceram intactas na seca e 3% permaneceram intactas na estação chuvosa. No cerrado sentido restrito, 21% das sementes sem arilo foram predadas na seca e 18% foram predadas na chuva. 6% dessas sementes foram dispersas na seca e 1,5% foram dispersas na estação chuvosa. 72% permaneceram intactas na seca e 80% permaneceram intactas na estação chuvosa. Dos 80% das sementes intactas na chuva, 21% foram contaminadas por patógenos (figura 8).

A comparação quanto às proporções dos destinos dos diásporos na estação seca indicou diferenças significativas entre os habitats (two-way NPMANOVA, F=4,5243; P=0.0224), o tipo de diásporo (F=2,8282; P=0,0274), bem como a interação entre os fatores (F=9,6689; P=0,0001). As diferenças significativas quanto ao destino dos diásporos entre as áreas resultaram das diferenças nas proporções de diásporos predados. A MANOVA indicou que no cerrado campo sujo, as vagens grandes foram menos predadas do que as do cerrado sentido restrito (F=2,90 P <0,05). O teste também indicou diferenças entre as proporções de intactos, predados e dispersos. No cerrado campo sujo a maioria das vagens permaneceu intacta e poucas predadas, enquanto na área de cerrado sentido restrito a maioria foi predada (F=2,90 P<0,05). Ocorreu uma grande diferença entre as proporções de vagens pequenas predada, na estação seca, no cerrado sentido restrito em comparação às vagens pequenas predadas, no cerrado campo sujo (F= 3,71; P=0,026). As vagens pequenas dispersas, no campo, na estação seca

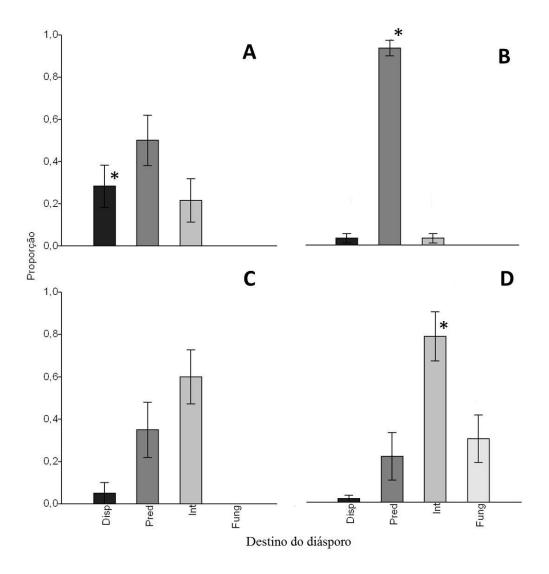


Figura 7. Proporções do destino das sementes com arilo de Jatobá-do-cerrado em diferentes áreas e estações. Legenda: A- campo sujo na estação seca; B- campo sujo na estação chuvosa; C- cerrado sentido restrito na estação seca; D –cerrado sentido restrito na estação chuvosa; Disp- vagem grande encontrada dispersa; Pred- vagem grande encontrada predada; Int- vagem grande encontrada intacta; Fung- vagem grande encontrada fungada. *A MANOVA indicou que as diferenças significativas entre o destino dos diásporos nos habitats comparados se deram devido às grandes proporções das sementes com arilo dispersa no cerrado campo sujo, na seca em comparação aos demais destinos (F= 2,73; P<0,05). Assim como as sementes com arilo predadas no campo sujo na estação chuvosa (F=2,73; P<0,05).

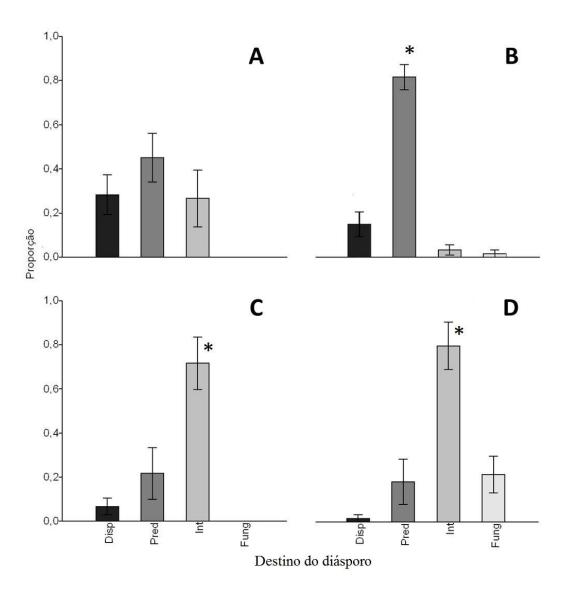


Figura 8. Proporções do destino das sementes sem arilo de Jatobá-do-cerrado em diferentes áreas e estações. Legenda: A- campo sujo na estação seca; B- campo sujo na estação chuvosa; C- cerrado sentido restrito na estação seca; D –cerrado sentido restrito na estação chuvosa; Disp- vagem grande encontrada dispersa; Pred- vagem grande encontrada predada; Int- vagem grande encontrada intacta; Fung- vagem grande encontrada fungada. *A MANOVA indicou que as diferenças significativas entre os destinos nos habitats comparados se deram devido às grandes proporções de sementes sem arilo intactas no cerrado sentido restrito e as grandes proporções de predação no campo sujo na estação chuvosa (F= 2,70; P<0,05).

apresentaram diferenças significativas em relação aos demais destinos (F=3,71; P<0,05). As sementes com arilo dispersa no cerrado campo sujo, na seca apresentaram diferenças significativas em comparação aos demais destinos (F= 2,73; P<0,05). Assim como as sementes sem arilo intactas, no cerrado sentido restrito e as grandes proporções de predação no campo sujo na estação chuvosa (F= 2,70; P<0,05).

Na estação chuvosa, as proporções dos destinos dos diásporos foram significativamente diferentes entre os habitats (two-way NPMANOVA, F=28,772; P=0,0001), mas não ocorreu efeito do diásporo (F= 0,80425; P=0,5374) nem a interação dos fatores (F= 2,1457; P= 0,0669). As diferenças entre hábitats foram consequência das proporções de vagens grandes predadas e intactas na área de campo sujo, enquanto na área de cerrado sentido restrito as diferenças se deram entre intactas e dispersas (Figura 5).

DISCUSSÃO

A taxa de remoção de diásporos de Jatobá-do-cerrado na área de estudo ao longo de 30 dias variou de 30-100%. Esse nível de interação com agentes secundários de remoção é semelhante ao encontrado em florestas Neotropicais (Guiana Francesa de 10-96% das sementes de *Vouacapoua americana*, [Forget 1990], Amazônia Central 34,5% - 64,3% das sementes de *Bertholletia excelsa* [Haugaasen et al. 2012], Panamá 85,5% das sementes de *Gustavia superba* [Forget 1992]).

A remoção de sementes disponíveis para os roedores é influenciada por fatores como comportamento de forrageamento, territorialidade, preferência de micro-habitat, risco de predação, competição e disponibilidade de outros recursos (Hulme 1994, Hammond et al. 1999). No presente estudo, o Cerrado campo sujo apresentou uma baixa remoção de vagens comparada ao Cerrado sentido restrito. Segundo o pressuposto que a abundância e a atividade dos roedores dependem das variações anuais de

disponibilidade de sementes, os padrões de remoção distintos entre os habitats seriam consequência das diferenças de oferta de recursos (Smallwood e Peters 1986). O custo de manipulação e transporte das sementes está positivamente relacionado com o tamanho corpóreo dos roedores com o tamanho das sementes (Brewer 2001, Muñoz & Bonal 2008). Portanto é improvável que pequenos roedores, que são típicos de áreas abertas de cerrado (Vieira 1997), interajam com grandes diásporos, sendo que o custo de manipulação aumente com o declínio do tamanho corpóreo dos roedores (Muñoz & Bonal 2008).

Distância dos diásporos

A distância de dispersão mostrou diferenças significativas entre os tipos de diásporos. No geral, no campo sujo, apenas as sementes tanto com, quanto sem arilo na estação seca foram removidas. As sementes removidas e encontradas estavam a uma distância curta, a maioria num raio de até 5 metros da unidade experimental, concordando com outros estudos com espécies de sementes grandes. Essas curtas distâncias foram semelhantes às relatadas para a dispersão de *H. courbaril* por cutias na Venezuela (Asquith et al. 1999) e na Costa Rica durante a estação seca (Hallwachs 1986). Outros estudos também relataram distâncias curtas de remoção de sementes dispersas por roedores (Forget 1990, 1992). Os grandes diásporos, com exceção da estação seca, percorreram grandes distâncias, no cerrado campo sujo. Isso indica que apenas nesta estação os consumidores capazes de manipular grandes diásporos não estavam ativos (Emmons 1982). A maioria das vagens permaneceu intacta, o que sugere que nesse hábitat e período do ano os diásporos com maiores distância de remoção, sementes com e sem arilo, eram mais suscetíveis de serem consumidos, por serem recursos de fácil acesso (Brewer 2001).

Com exceção do observado no campo sujo durante a estação seca, as sementes, sob a copa dos jatobás ou em meio às gramíneas do campo sujo foram dispersas a distâncias significativamente mais curtas. No geral, os resultados demonstram que os agentes que realizam remoção secundária tenderam a mover frutos, sobretudo as vagens grandes, a grandes distâncias antes de serem consumidas. Comportamento que foi observado em estudos anteriores (Ortiz 1995, Baider 2000, Haugaasen et al. 2012). É comum que grandes roedores, os quais exploram esses diásporos, movimentam frutos grandes e mais pesados para longe da árvore mãe a distâncias desproporcionalmente maiores que as observadas para sementes (Haugaasen et al 2012). O tempo de manipulação de frutos e sementes é diferente, sendo mais curtos para as sementes desprotegidas. Dessa forma, rapidamente os consumidores depositariam as sementes em local seguro para consumo posterior ou seriam ingeridas nas proximidades dos pontos em que foram detectadas. Em princípio, o tempo necessário para processar as vagens maiores pode ter contribuído para aumentar as distâncias de dispersão. É improvável que um grande roedor gaste o tempo necessário para remover o pericarpo espesso e acessar as sementes em um local em que os riscos de predação sejam mais altos. De fato, as vagens grandes foram encontradas regularmente longe do raio da copa dos jatobás, que, presumivelmente, não seriam áreas seguras em comparação com locais particulares em que grandes roedores ativos tendem a forragear por mais tempo (Emmons 1982). Este comportamento anti-predatório pode ser altamente vantajoso para o jatobá, pois poderia resultar em sementes dispersas para áreas distantes da copa onde a competição com a planta mãe e os riscos de mortalidade dependente da densidade são altos (Janzen 1970, Connell 1971). Além disso, os diásporos estariam em micro-habitats de localização mais difícil para outros consumidores de sementes (Haugaasen et al. 2012).

Destinos dos diásporos

No cerrado campo sujo, na estação seca, as vagens tiveram menores proporções de predação e dispersão do que as sementes. Uma possível explicação pode estar relacionada à população de roedores da área, relação custo-benefício entre tamanho corpóreo do animal e valor nutritivo do diásporo (Brewer 2001). Roedores como *Clyomys* sp., *Proechumys* sp. *e Oryzomys* sp. são encontrados em área de cerrado aberto (Vieira 1997, Bergallo 2005). Esses pequenos roedores tendem a consumir sementes menores, já que recursos maiores exige maior esforço de manipulação (Muñoz & Bonal 2008). O Cerrado campo sujo é um habitat aberto que, possivelmente, foi evitado por predadores de sementes, durante a estação seca, quando a vegetação se torna ainda mais esparsa (J. Ragusa-Netto, observação pessoal). O aumento da proporção de dispersão/predação das vagens na estação chuvosa poderia ser consequência de uma vegetação mais densa que possibilitaria o aumento da densidade de grandes roedores, como *Dasyprocta azarae* que está presente na área de estudo (Wellington Hannibal, informação pessoal).

No cerrado sentido restrito denso, na estação seca, houve diferença significativa entre o tipo de diásporo e o destino (predação, dispersão e diásporos intactos). As vagens apresentaram maiores chances de serem predadas após serem dispersas do que permanecerem intactas. Isso sugere uma resposta dos roedores à baixa disponibilidade de sementes e a predação de recursos mais rentáveis (Vander Wall 2010). Jansen et al. (2002) observou uma diferença entre tamanho e destino na estação seca, em que sementes maiores de *Carapa procera* (Meliaceae) apresentaram maiores chances de serem consumidas após dispersas a grandes distâncias. Por outro lado, as sementes pequenas tenderam a ser consumidas junto à fonte, ou dispersas a pequenas distâncias. O consumo de diásporos grandes e com alto valor nutricional após dispersão a grandes

distâncias é interpretado como vantajoso em razão da redução das chances de roubo por competidores. Além disso, é comum que os grandes frutos sejam transportados para locais seguros em que possam ser manipulados sob baixo risco de predação (Jansen et al. 2002). Esse seria também o caso das vagens grandes, um recurso vantajoso que compensaria os esforços de dispersão e manipulação uma vez que eram mais pesadas e apresentavam tegumento resistente (Asquith et al. 1999, Vander Wall 2010). De fato, a maioria das sementes foi predada sob os jatobás ou movidas à curtas distâncias.

Durante o experimento na estação chuvosa, no cerrado sentido restrito, grande quantidade das vagens e sementes experimentais permaneceu nas suas localizações originais. A variação sazonal na frutificação influencia a disponibilidade de recursos à fauna frugívora. Em ambientes tropicais tem se observado um pico de produção de frutos zoocóricos durante a estação chuvosa, enquanto na seca as espécies dispersas pelo vento são dominantes entre as espécies em frutificação, o que salienta a sazonalidade de recursos para os frugívoros (Gentry 1982, van Schaik et al. 1993, Pirani et al. 2009). Apenas como exemplo, Pouteria torta frutifica no início das chuvas e produz grande quantidade de frutos com grandes sementes. É uma espécie abundante no cerrado sentido restrito no PMNP, cujos frutos são bastante apreciados pela fauna (J. Ragusa-Netto, obs. per.). Em um estudo sob a remoção de sementes de Syagrus flexusa sob a copa de P. torta antes e durante a frutificação, foram obtidos resultados contrastantes em que elevados níveis de remoção foram sucedidos por baixas taxas de remoção quando o chão sob as copas estavam repletos de frutos de P. torta (Ragusa-Netto, J., dados não publicados). Nesse sentido, tanto a disponibilidade de frutos à nível de comunidade, quanto a frutificação do Jatobá-do-cerrado limitar a predação das vagens explicando a grande quantidade de diásporos intactos do experimento.

Na área de cerrado sentido restrito, as vagens foram levadas a grandes distâncias e há o potencial que após abertas algumas sementes não predadas sobrevivam, elevando o potencial de regeneração nesse habitat. Já na área do campo sujo, poucas vagens foram manipuladas e o acúmulo de vagens de Jatobá-do-cerrado configura-se à baixa densidade de potenciais dispersores. Essa baixa densidade pode gerar uma maior mortalidade densidade-dependente ocasionada por invertebrados e patógenos nas sementes acumuladas, principalmente por besouros de bruquídeos (Galetti et al. 2006). Particularmente, as árvores com grandes sementes que dependentes de roedores para a sua regeneração, frequentemente enfrentam extinção local quando há um colapso mutualístico devido à ausência desses roedores (Asquith et al. 1999, Jansen et al., 2012).

Literatura citada

- Asquith NM, Terborgh J, Arnold AE & Riveros CM. 1999. The fruits the agouti ate: Hymenaea courbaril seed fate when its disperser is absent. Journal of Tropical Ecology. 15:229-235.
- Baider C. 2000. Demografia e ecologia de dispersão de frutos de Bertholletia excelsa Humb. & Bonpl. (Lecythidaceae) em castanhais silvestres da Amazônia Oriental. PhD Dissertation, University of São Paulo, São Paulo.
- Bartimachi A, Neves J & Pedroni F. 2008. Predação pós-dispersão de sementes do angico *Anadenanthera falcata* (Benth.) Speg. (Leguminosae-Mimosoideae) em mata galeria em Barra do Garças, MT. Revista Brasileira de Botânica. 31:215-225.
- Bergallo HG, Luz JL, Raíces DS, Hatano FH & Martins-Hatano F. 2005. Habitat use by *Oryzomys subflavus* (Rodentia) in an open shrubland formation in Restinga de Jurubatiba National Park, RJ, Brazil. Brazilian Journal of Biology, 65:583-588.
- Brewer SW. 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. Oikos, 92(2):245-255.
- Brewer SW & Rejmanek M. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest, Journal of Vegetation Science. 10:165-174.
- Brodin A. 2010. The history of scatter hoarding studies. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences. 365:869-881.
- Carvalho PER. 2007. Jatobá-do-Cerrado (*Hymenaea stigonocarpa*). Circular Técnica-Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária.
- Cintra R & Horna V. 1997. Seed and seedling survival of the palm *Astrocarym murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology. 13:257-277.
- Chauvet S, Feer F & Forget PM. 2004. Seed fate of two Sapotaceae species in a Guianan rain forest in the context of escape and satiation hypotheses. Journal of Tropical Ecology, 20:1-9.
- Connell JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Dynamics Populations. Proceedings of Adavanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations (Eds: PJ Den Beler & GR Gradwell). pp. 298-310. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Oosterbeek.

- Cousens R, Dytham C & Law R. 2008. Dispersal in plants: a population perspective. Oxford: Oxford University Press.
- Deminicis BB, Vieira HD, Araújo SAC, Jardim JG, Pádua FT & Chambela Neto A. 2009. Dispersão natural de sementes: Importância, classificação e sua dinâmica nas pastagens tropicais. Archivos de Zootecnia. 58:35-58.
- Dubost G & Henry O. 2006. Comparison of diets of the acouchi, agouti and paca, the three largest terrestrial rodents of French Guianan forests. Journal of Tropical Ecology, 22:641-651.
- Emmons LH. 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia, Echimydae) in southeastern Peru. Tropical Ecology. 23:280-290.
- Forget PM. 1990. Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. Journal of Tropical Ecology 6:459-468.
- Forget PM. 1991. Scatterhoarding of *Astrocaryum paramaca* by *Proechimys* in French Guiana: Comparision with *Myoprocta exilis*. Journal of Tropical Ecology. 32:155-161.
- Forget PM. 1992. Seed removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecythidaceae). Biotropica. 24:408-414.
- Forget PM. 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 PM, Milleron T & Feer F. 1998. Patterns in post-dispersal seed removal by neotropical rodents and seed fate relation to seed size. In: Dynamics of tropical communities: 37th Symposium of the British Ecological Society. (Eds DM Newbery, HHT Prins & ND Brown). pp. 25-49. Cambrigde University Press.
- Fenner M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. Perspectives in Plants Ecology, Evolution and Systematics, 1:78-91.
- Galetti M, Donati CI, Pires AS, Guimarães PR & Jordano P. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: The combined effects of defaunation and fragmentation. Botanical Journal of the Linnean Society. 151:141-149.
- Gentry AH. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. Springer US. 1-84.
- Hallwachs W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*): The inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae). In: Frugivores and seed dispersal. (Eds. A Estrada & TH Fleming). pp. 285-304. Springer Netherlands.

- Hammond DS, Brown V & Zagt R. 1999. Spatial and temporal patterns of seed attack and germination in a largeseeded neotropical tree species. Oecologia. 119: 208-218.
- Haugaasen JMT, Haugaasen T, Peres CA, Gribel R & Wegge P. 2010. Seed dispersal of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) by scatter-hoarding rodents in a central Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology. 26:251-262.
- Haugaasen JMT, Haugaasen T, Peres CA, Gribel R & Wegge P. 2012. Fruit removal and natural seed dispersal of the Brazil nut tree (*Bertholletia excels*) in Central Amazonia, Brazil. Biotropica. 44:205-210.
- Heithaus ER. 1981. Seed predation by rodents on three ant-dispersed plants. Ecology. 62:136-145.
- Heithaus ER, Culver DC &Beattie AJ. 1980. Models of some ant-plant mutualisms. The American Naturalist. 116:347-361.
- Hirsch BT, Kays R, Pererira VE & Jansen PA. 2012. Directed seed dispersal towards area with low conspecific tree density by a scatter-hoarding rodent. Ecology Letters. 15:1423-1429.
- Howe HF & Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics. 13:201-228.
- Howe HF 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In: Seed dispersal. (Ed. DR Murray). pp. 123-190. Academic Press, Sydney, Australia.
- Howe HF & Miriti MN. 2004. When seed dispersal matters. BioScience. 54:651-660.
- Howe HF & Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics. 13:201-228.
- Hulme PE. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. Journal of Ecology. 82:645-652.
- Hulme PE. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 1:32-46.
- INMET. 2015. Instituto Nacional de Meteorologia. Disponível em http://www.inmet.gov.br, acessado em 15/11/2015
- Jansen PA, Bartholomeus M, Bongers F, Elzinga JA, den Ouden J & Van Wieren SE. 2002. 14 The role of seed size in dispersal by a scatter-hoarding rodent. In: Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation. (Eds.: DJ Levey, WR Silva & M Galetti). pp. 209. CABI

- Jansen PA, Bongers F & Hemerik L. 2004. Seed mass and mast seedling enhance dispersal by a neotropical scatter-hoarding rodent. Ecological Monographs. 74:569-589.
- Jansen PA, Hirsch BT, Emsens WJ, Zamoragutierrez V, Wikelski M & Kays R. 2012. Thieving rodents as substitute dispersers of megafaunal seeds. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 109:12610-12615.
- Janzen DH. 1970. Hebivores and the number of tree species in tropical forests. The American Naturalist. 104:501-528.
- Janzen DH. 1971. Seed predation by animals. Annual Review of Ecology and Systematics. 2:465-492.
- Jordano P. 2000. Fruits and frugivory. In: Seeds: the ecology of regeneration in plant communities (Ed. M Fenner). pp. 125- 166. 2nd edition. CABI Publi., Wallingford, UK.
- Jordano P. 2017. Dispersal process driving plant movement: range shifts in a changing world What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events. Journal of Ecology. 105:75-84.
- Jordano P, Galetti M, Pizo MA & Silva WR. 2006. Ligando Frugivoria e Dispersão de sementes à biologia da conservação. In: Biologia da conservação essências (Eds: CF Duarte, HG Bergallo, MA Dos Santos & AE Va). pp. 41 1-436, Editorial Rima, São Paulo, Brasil.
- Jordano P, Garcia C, Godoy JA, Garcia-Castano JL. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. Proceedings of the National Academy of Sciences. 104:3278-3282.
- Lorenzi H. 2009. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa, SP: Plantarum. Volume 1. 3ª edição.
- Morris D. 1962. The behaviour of the green acouchi (*Myoprocta pratti*) with special reference to scatter hoarding. Proceedings of Zoological Society of London. 139: 701-732.
- Muñoz A. & Bonal R. 2008. Are you Strong enough to carry that seed? Seed size/body size ratios influene seed choices by rodents. Animal Behaviour 76:709-715.
- Oliveira PS, Galetti M, Pedroni F & Morellato LPC. 1995. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpiniaceae). Biotropica. 10:518-522.

- Ortiz E. 1995. Survival in a nutshell. Americas 47: 7–12.
- Pirani FR, Sanchez M & Pedroni F. 2009. Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. Acta Botânica Brasilica. 23:1096-1109.
- Pizo MA. 1997. Seed dispersal and predation two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. Journal of Tropical Ecology. 13:559-578.
- Price MV. 1978. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. Ecology. 59:910-921.
- Rathcke B & Lacey EP. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 16:79-214.
- Ratter JA, Bridgewater S, Atkinson R & Ribeiro JF. 1996. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation II: Comparison of the woody vegetation of 98 areas. Edinburgh Journal of Botany. 53:153-180.
- Ribeiro JF & Walter BMT. Fitofisionomias do bioma cerrado. 1998. In: Cerrado: ambiente e flora. (Eds. SM Sano & SP Almeida. pp. 89-166. Planaltina: EMBRAPA-CPAC.
- Rocha CR, Ribeiro R, Takahashi FSC & Marinho-Filho J. 2011. Microhabitat use by rodents species in a central Brazilian cerrado. Mammalian Biology. 76:651-653.
- Ruxton GD & Schaefer HM. 2012. The conservation physiology of seed dispersal. Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biology Sciences. 367:1708-1718.
- Schupp EW. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. American Journal of Botany. 82:399-409.
- Shepherd JD & Ditgen RS. 2013. Rodent handling of *Araucaria araucana* seeds. Austral Ecology. 38:23-32.
- Smallwood PD & Peters WD. 1986. Grey squirrel food preferences: The effects of tannin and fat concentration. Ecology. 67(1): 168-174.
- Smythe N. 1978. The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). Smithsonian Contributions to Zoology. 257:1-52.
- Smythe N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: Evidence for dependence upon its seed dispersers. Biotropica. 21:50-56.
- Strauss SY & Zangerl AR. 2002. Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems. In: Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach. (Eds. C Herrera & O

- Pellmyr). Pp. 77-106. Oxford:Blackwell Publishing.
- Van der Pijl L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Third Revised and Expanded Edition. Springer-Velag: Berlin Heidelberg.
- van Schaik CP, Terborgh JW & Wright SJ. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. Annual Review of Ecology and Systematics. 24:353-377.
- Vander Wall SB. 1990. Food hoarding in animals. University of Chicago Press, Chicago. 445 pp.
- Vander Wall SB. 2002. Secondary dispersal of Jeffrey pine seeds by rodent scatter hoarders: the roles of pilfering, recaching, and a variable environment. In: Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. (Eds. DJ Levey, WR Silva & M Galetti). pp.193-208. CABI.
- Vander Wall SB. 2010. How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. 365:989-997.
- Vieira EM, Ribeiro JF & Iob G. 2011. Seed predation of *Araucaria angustifólia* (Araucariaceae) by small rodents in two areas with contrasting seed densities in the Brazilian Araucaria forest. Journal of Natural History. 45:843-854.
- Vieira MV. 1997. Dynamics of a rodent assemblage in a cerrado of southeast Brazil. Revista Brasileira de Biologia. 57:99-107.
- Wang B, Wang G & Chen J. 2012. Scatter-hoarding rodents use different foraging strategies for seeds from different plant species. Plant Ecology. 213:1329-1336.