

JOSÉ EDUARDO TEIXEIRA FALCON

**QUAIS OS PAPÉIS DE AVES E FORMIGAS NA REGENERAÇÃO DE UMA
ÁRVORE ORNITOCÓRICA?**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2017

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

F181q
2017 Falcon, José Eduardo Teixeira, 1992-
Quais os papéis de aves e formigas na regeneração de uma
árvore ornitocórica? / José Eduardo Teixeira Falcon. – Viçosa,
MG, 2017.
vii, 52f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui anexos.

Orientador: José Henrique Schoereder.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f.40-47.

1. Formigas. 2. Aves. 3. Sementes - Dispersão. 4. Ecologia
vegetal. 5. Recuperação ecológica. I. Universidade Federal de
Viçosa. Departamento de Biologia Geral. Programa de
Pós-Graduação em Ecologia. II. Título.

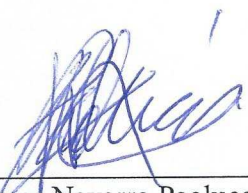
CDD 22 ed. 595.796

JOSÉ EDUARDO TEIXEIRA FALCON


**QUAIS OS PAPÉIS DE AVES E FORMIGAS NA REGENERAÇÃO DE UMA
ÁRVORE ORNITOCÓRICA?**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

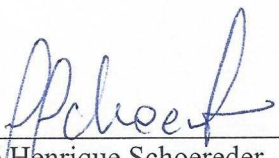
APROVADA: 11 de agosto de 2017.



Lucas Navarro Paolucci



Alexander Vicente Christianini
(Coorientador)



José Henrique Schoeder
(Orientador)

AGRADECIMENTOS

A minha família, especialmente aos meus pais, Zé Domingos e Ediana, que sempre me motivaram e apoiaram minhas escolhas. Por todo amor, confiança e zelo por mim, muito obrigado! Amo vocês!

À Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Ecologia que me ofereceram a chance de desenvolver meu mestrado com a melhor formação possível.

À Capes pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Prof. José Henrique Schoereder, por ter me recebido tão bem aqui Viçosa, por ter compartilhado humildemente comigo seu conhecimento. Por ter me dado liberdade para trabalhar com o que eu queria. Por me ensinar que ecologia não é só sobre aves, formigas ou interações. Agradeço também por servir de modelo de ética, profissionalismo e caráter para mim. Muito obrigado, Zhé!

Ao Prof. Alexander Christianini, por ter aceitado me coorientar, por ter sido sempre tão solícito e mesmo a distância conseguiu me passar tanto de seu conhecimento. Muito obrigado pela calma, pelos conselhos e pela orientação!

Ao Paulo Camargo, que me ajudou muito durante o desenvolvimento deste trabalho, com conselhos, ideias e experiências de campo. Sem essa ajuda o trabalho seria muito mais difícil.

Ao Rodrigo, vulgo Rodrigão, por ter identificado as formigas para mim com a maior boa vontade e responsabilidade. Sem sua ajuda o trabalho não seria possível. Muito obrigado!

Ao Júlio e a Scarlett que entre uma piada ruim e outra auxiliaram na identificação das formigas.

À Prof^ª. Flávia Maria, à Silvia e especialmente ao Tiago por terem me ajudado muito nas análises de viabilidade.

À Prof^ª. Terezinha Della Lucia e à equipe do Laboratório de Formigas Cortadeiras que gentilmente emprestaram suas colônias de formigas para meus experimentos.

Ao Francisko, ou Chikão, por ter revisado o inglês no abstract e por ter garimpado nos confins da Finlândia uma cópia do Connell (1971) para auxiliar no meu trabalho.

Ao Felipe e ao Reinaldo pela ajuda em campo.

À toda equipe da Mata do Paraíso pelo apoio.

A todos os amigos do LabEcol que me receberam muito bem em seu ciclo de amizades. Da maneira deles, é verdade, mas muito bem! Pelas boas discussões sobre ciência e pelas inúteis e não menos saudáveis discussões sobre assuntos aleatórios. Vocês são demais!

Aos amigos do LabCol, que além de terem identificado as larvas de besouros para mim, proporcionaram bons momentos aqui em Viçosa.

Aos amigos de Alegre e da Ufes pela amizade que parece não diminuir com o passar dos anos.

Ao Mateus, Arthur e Herval pela amizade.

À Paula, minha companheira desde os tempos de graduação, por todo o carinho e atenção, por sempre me acalmar nos meus momentos de desespero e sempre estar comigo nos momentos de alegria. Muito obrigado por tudo!

Por fim, agradeço a todos que de alguma maneira contribuíram para esta realização.

Muito obrigado!

RESUMO

FALCON, José Eduardo Teixeira, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, agosto de 2017. **Quais os papéis de aves e formigas na regeneração de uma árvore ornitocórica?**. Orientador: José Henrique Schoereder. Coorientador: Alexander Vicente Christianini.

O processo de dispersão de sementes é um importante passo no ciclo reprodutivo das plantas. Geralmente uma semente dispersa por um vetor primário, como uma ave, passa por eventos subsequentes que podem alterar sua probabilidade de estabelecimento, por exemplo a dispersão secundária por formigas. O objetivo deste trabalho foi avaliar a contribuição relativa de dispersores primários (aves) e secundários (formigas) para a regeneração de *Xylopia sericea*, uma planta ornitocórica amplamente distribuída pelo Brasil. O estudo foi conduzido em um fragmento de floresta semidecídua de Mata Atlântica em Viçosa (MG) entre fevereiro/2016 e março/2017. Foi estimada a produção de diásporos disponíveis para a dispersão utilizando coletores de diásporos alocados abaixo da copa de sete plantas de *X. sericea*. Foram realizados levantamentos de dispersores primários e secundários por meio de observações diretas da copa e de estações de amostragens utilizando diásporos como iscas, respectivamente. Por fim, entre julho/2016 e março/2017 foi acompanhada em campo a sobrevivência e distribuição de plântulas de *X. sericea* produzidas por cada agente dispersor. A produção média de diásporos/árvore foi de 820 e a maioria (67,2%) caiu viável abaixo da copa. As 12 espécies de aves observadas removeram 17,4% dos diásporos na copa, sendo 60% consumidos por dispersores legítimos que dispersaram em média por 6,6 m de distância. Aves predadoras consumiram 30% dos diásporos removidos por aves, representando um custo para a dispersão, no entanto ainda com estes custos, aves podem produzir potencialmente 8,6 plântulas ao final do processo. No solo, formigas removeram 46,5% dos diásporos e foram mais importantes quantitativamente para a dispersão que aves. Foram registradas 34 espécies de formigas e 181 interações com diásporos, sendo 37,6% remoções a uma distância média de 0,33 m. Destes, a metade foi realizada por formigas potencialmente granívoras que também podem prejudicar a regeneração de plântulas. No entanto o resultado geral encontrado demonstrou que plântulas próximas a ninhos sobreviveram mais que as distantes e a dispersão secundária incorporou praticamente o dobro de plântulas ao saldo final de plântulas produzidas por dispersores (15,9). Assim, embora

possa haver grande variação e custos relacionados às interações com aves e com formigas, no processo de dispersão de *X. sericea*, a dispersão em duas fases é bastante vantajosa para espécie.

ABSTRACT

FALCON, José Eduardo Teixeira, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, August, 2017. **What are the role of birds and ants in regeneration of the ornithochoric tree?** Adviser: José Henrique Schoereder. Co-adviser: Alexander Vicente Christianini.

The seed dispersal process is an important step in the plants' life cycle. Generally, a seed dispersed by a primary vector like birds undergoes subsequent events that may alter its establishment probability, for example, secondary dispersal by ants. The aim of this study was to evaluate the relative contribution of primary and secondary seed dispersal by birds and ants to *Xylopia sericea* regeneration. This tree is an ornithochorous plant widely distributed in Brazil. This project was conducted between February/2016 and March/2017, in a semideciduous atlantic forest fragment, located at Viçosa – MG. The available seeds production to dispersal was estimated using seeds collectors placed under seven *X. sericea* plants in 2016. Surveys about primary and secondary dispersers were made through focal observations and seed stations using seed baits, respectively. *X. sericea* seedlings survival and distribution by each disperser was monitored in the field between July/2016 and March/2017 the. The average seed production was 820 and most of the produced seeds (67.2%) available were dropped under the canopy. From all canopy seeds, 17.4% were removed by 12 observed bird species, where 60% were eaten by legitimate seed dispersers and they dispersed an average distance of 6,6 m. Predator birds consumed 30% of seeds removed by birds, representing a cost to dispersion. However, even with these costs, birds can potentially produce 8.6% seedlings at the end of the process. In the soil, ants removed 46.6% of seeds and in general were quantitatively more important than birds. About ants, was registered 34 species and 181 seeds interactions, where 37,6% were removals at an average distance of 0,33 m. Of these, a half was accomplished by potentially granivorous ants that may impair the seedlings regeneration. Despite this, general results demonstrated that seedlings found close to ant nests have survived more than seedlings found further from said nests. Furthermore, the secondary dispersion incorporated practically twice as many seedlings into the final balance of seedlings produced by dispersers (15.9%). Although there may be great variation and costs related to interactions with birds and ants in the *X. sericea* dispersion process, both dispersion phases are quite advantageous for this trees species.

Sumário

Introdução	1
Métodos.....	7
Área de estudo	7
A espécie vegetal.....	8
Produção e o destino de diásporos	9
Interações na copa com dispersores primários	11
Interações no solo com dispersores secundários e predação de diásporos.....	12
Avaliação da viabilidade de diásporos	16
Distribuição e sobrevivência de plântulas	18
Contribuição relativa de aves e formigas para efetividade de dispersão.....	19
Análise de dados.....	20
Resultados	23
Produção e o destino de diásporos	23
Interações na copa com dispersores primários.....	24
Interações no solo com dispersores secundários e predação de diásporos.....	26
Avaliação da viabilidade de diásporos	31
Distribuição e sobrevivência de plântulas	32
Contribuição de aves e formigas para efetividade de dispersão.....	33
Discussão	34
Referências.....	40
Tabelas e Figuras.....	48

Introdução

A dispersão de um organismo consiste em seu movimento para um local diferente de sua origem (TRAVERSE; RODRIGUEZ-PEREZ, 2008), sendo que em plantas fanerógamas cabe às sementes esta função. A dispersão de sementes funciona como uma ligação entre o fim de seu ciclo reprodutivo até o estabelecimento de novos indivíduos (WANG; SMITH, 2002). Por esta característica, ela exerce um profundo efeito na colonização de novos habitats e na sucessão e regeneração ecológica, além de manter a diversidade da comunidade (WANG; SMITH, 2002).

As plantas podem se beneficiar do processo de dispersão por três maneiras: (1) alcançando novos habitats disponíveis para colonização (hipótese da colonização); (2) chegando a habitats com condições propícias para seu estabelecimentos, quando a deposição da semente é sucessiva e não é aleatória em um local específico (hipótese da dispersão direcionada); e, (3) escapando das proximidades da planta mãe, onde a mortalidade de sementes e plântulas é elevada (hipótese do escape) (HOWE; SMALLWOOD, 1982; WENNY; LEVEY, 1998).

A hipótese do escape (HOWE; SMALLWOOD, 1982) reúne em uma só ideia os trabalhos desenvolvidos por Janzen (1970) e Connell (1971). Ambos autores, de modo independente, propuseram que a progênie (sementes e plântulas) possui maiores taxas de mortalidade próxima a plantas adultas coespecíficas. Tal mortalidade pode ser ocasionada por herbívoros, predadores e/ou patógenos, que respondem a condições de dependência (CLARK; CLARK, 1984). Este modelo, por vezes também chamado de Hipótese de Janzen-Connell, já foi testado muitas vezes ao longo de seus quase cinquenta anos de existência (COMITA et al., 2014). Seus resultados são compilados de modo prático em revisões como as de Clark e Clark (1984), Carson et al. (2008) e Terborgh (2012), e mais recentemente na meta-análise de Comita et al. (2014), todos em geral corroborando a hipótese de Janzen-Connell.

As plantas evoluíram diferentes maneiras de dispersar seus diásporos (i.e. unidade de dispersão). Devido a tal diferenciação, Van der Pijl (1982), classificou os diferentes meios de dispersão em síndromes, bióticas e abióticas. As abióticas são aquelas realizadas pelo vento (anemocoria), água (hidrocoria), e pela gravidade (barocoria). Já as síndromes

bióticas são desempenhadas pela própria planta (autocoria) ou por animais (zoocoria) (VANDER PIJL, 1982). Van Der Pijl (1982) ainda subdivide a zoocoria em três partições distintas. A primeira é a endozoocoria, quando o diásporo é ingerido pelo agente dispersor. Nesta subdivisão, cada síndrome recebe um nome distinto dependendo do vetor: ictiocoria (peixes), saurocoria (répteis), ornitocoria (aves) e mamaliocoria (mamíferos). A segunda subdivisão é a sinzoocoria, e ocorre quando os diásporos são transportados intencionalmente, sem ocorrer ingestão. Esta síndrome é característica de roedores como cutias (*Dasyprocta* sp.) além de todas as formigas (mirmecocoria) (Formicidae). Por fim, a terceira subdivisão é a epizoocoria, aqui os diásporos são acidentalmente transportados fora do corpo do animal, como por exemplo no caso do picão (*Bidens pilosa* L.).

Embora estas síndromes sejam reconhecidas, a dispersão de sementes é um processo complexo (VANDER WALL; LONGLAND, 2004; WANG; SMITH, 2002) e as relações mutualísticas estabelecidas entre plantas e agentes dispersores, usualmente são difusas (CALVIÑO-CANCELA; MARTÍN-HERRERO, 2009). Nestas relações, geralmente a interdependência entre os mutualistas é fraca (CALVIÑO-CANCELA; MARTÍN-HERRERO, 2009; JORDANO, 1987). Isto quer dizer que cada espécie de frugívoro em uma comunidade consome muitas espécies de plantas, que por sua vez, são consumidas por várias espécies de frugívoros (CALVIÑO-CANCELA; MARTÍN-HERRERO, 2009; GOVE; MAJER; DUNN, 2007; ZAMORA, 2000). Apesar da dispersão ser classificada em diferentes síndromes como apresentadas anteriormente, ela não ocorre de forma restrita a uma dessas, já que uma planta categorizada anteriormente em uma síndrome específica, pode também ser dispersa por diferentes agentes (e.g. CAMARGO et al., 2016; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010; GONZÁLEZ-CASTRO; CALVIÑO-CANCELA; NOGALES, 2015; JORDANO; SCHUPP, 2000; PIZO; OLIVEIRA, 1998).

No contexto difuso do processo de dispersão de sementes, as plantas podem competir pela atração dos dispersores. Um dos modelos que tenta explicar essa competição é a hipótese do *fruit crop size*. Nela é predito que as plantas que produzem mais frutos são capazes de atrair mais vetores de dispersão do que plantas com uma produção menor de frutos. Isto pode resultar em mais sementes sendo dispersas e conseqüentemente (HOWE; ESTABROOK, 1977; HOWE; SMALLWOOD, 1982). No entanto o aumento no número de diásporos atrai mais espécies de frugívoros que atuam principalmente

como consumidores de polpa (JORDANO; SCHUPP, 2000). Estes frugívoros alimentam-se apenas da polpa dos diásporos e descartam as sementes abaixo da copa parental (JORDANO; SCHUPP, 2000), o que pode levar a um baixo sucesso de dispersão. Contrapondo os consumidores de polpa, existem os dispersores legítimos. Estes frugívoros tratam os diásporos com mais qualidade que os primeiros, pois engolem os diásporos inteiros e os eliminam intactos nas fezes ou regurgito (JORDANO; SCHUPP, 2000). Frugívoros não são somente categorizados entre consumidores de polpa e dispersores legítimos. Ainda é possível definir os consumidores de polpa-dispersores, aqueles que ocasionalmente carregam diásporos para fora da árvore e os consomem em outros locais, e os predadores de sementes, que sempre danificam as sementes durante sua alimentação (JORDANO; SCHUPP, 2000; ver LEVEY, 1987). Desta forma, é de se esperar que eles não atuem da mesma maneira como dispersores. Na verdade, do ponto de vista das plantas, a quantidade de sementes dispersas e qualidade do tratamento dado a cada semente, tende a ser diferente para cada organismo dispersor (SCHUPP; JORDANO; GÓMEZ, 2010).

Assim, a efetividade da dispersão de cada planta pode ser variável em decorrência do grupo de frugívoros que a consome (CALVIÑO-CANCELA; MARTÍN-HERRERO, 2009; CAMARGO et al., 2016; GONZÁLEZ-CASTRO; CALVIÑO-CANCELA; NOGALES, 2015). O termo efetividade de dispersão se refere ao número de novos indivíduos de plantas produzidos graças à atividade de um dispersor (SCHUPP, 1993). Este número é obtido pela multiplicação dos componentes quantitativos (número de sementes dispersas por agente de dispersão) pelo componente qualitativo (probabilidade da semente dispersa se tornar um novo adulto após o manuseio pelo agente) de cada dispersor ou grupos de dispersores (SCHUPP; JORDANO; GÓMEZ, 2010). Para ser mais preciso, o cálculo de efetividade de dispersão deve levar em consideração todos os múltiplos passos do processo de regeneração de plantas, partindo da dispersão de sementes, ao recrutamento, crescimento e sobrevivência (CULOT; HUYNEN; HEYMANN, 2015). Pode-se incluir nestes os eventos de dispersão em sequência em duas ou mais fases (diplocoria) e que frequentemente são despenhados por diferentes agentes (VANDER WALL; LONGLAND, 2004). Embora isto seja o ideal, até recentemente a maior parte dos estudos eram voltados a investigar e responder somente questões relacionadas a uma das fases

de dispersão, geralmente a primeira (fase 1 ou dispersão primária) (CAMARGO et al., 2016). Nesta fase as sementes tanto podem ser ejetadas da copa parental por eventos de dispersão balística, quanto podem ser removidas por vetores primários de dispersão, como vento e vertebrados (e.g. aves) (TRAVESET; RODRIGUEZ-PEREZ, 2008; VANDER WALL; LONGLAND, 2004; WANG; SMITH, 2002). Com exceção da dispersão autocórica, frequentemente a fase 1 deposita sementes a grandes distâncias da planta-mãe. Por exemplo, frugívoros vertebrados podem levar sementes em seus tratos digestivos até por quilômetros, favorecendo diretamente a colonização de novos locais (VANDER WALL; LONGLAND, 2004). A distância do deslocamento realizado pelo dispersor mais o tamanho das sementes, por vezes muito pequenas, dificulta o seu rastreamento no solo ou na serapilheira (BECK; VANDER WALL, 2011). Por esta dificuldade os movimentos subsequentes à dispersão primária permanecem pouco estudados (BECK; VANDER WALL, 2011).

Após a dispersão primária, as sementes podem passar por uma segunda fase de dispersão (fase 2 ou dispersão secundária) (BÖHNING-GAESE; GAESE; RABEMANANTSOA, 1999; CAMARGO et al., 2016; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2009, 2010; CULOT; HUYNEN; HEYMANN, 2015; PASSOS; OLIVEIRA, 2002; WEHNCKE; DALLING, 2005). A fase 2 de dispersão oferece como benefício um incremento na distância de dispersão e a dispersão direcionada para micro-sítios propícios à germinação e estabelecimento das plântulas (VANDER WALL; LONGLAND, 2004). Além do mais, o rearranjo no padrão de deposição das sementes promovido por dispersores secundários, pode mudar as probabilidades de recrutamento de novos indivíduos de plantas (CAMARGO et al., 2016).

Entre os organismos que atuam frequentemente como dispersores secundários estão roedores (BECK; VANDER WALL, 2011; SHEPHERD; DITGEN, 2013), besouros rola-bosta (ANDRESEN; LEVEY, 2004; CULOT; HUYNEN; HEYMANN, 2015; WEHNCKE; DALLING, 2005) e formigas (CAMARGO et al., 2016; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2009, 2010; PASSOS; OLIVEIRA, 2002; PIZO; PASSOS; OLIVEIRA, 2005). Especialmente as formigas possuem grande probabilidade de atuarem como dispersoras secundárias, devido à sua grande abundância e a diversidade de itens alimenta-

res que exploram (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010; CHRISTIANINI; MAYHÉ-NUNES; OLIVEIRA, 2012). O papel de formigas como dispersores na região Neotropical a representatividade das formigas na fase 1 de dispersão é menor. Apenas cerca de 0,2% das plantas fanerógamas são adaptados a este modo de dispersão primária no neotrópico (revisado por RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007). Em contrapartida, de 70% a 94% das plantas lenhosas de toda a região neotropical são dispersas por vertebrados (JORDANO, 2000). Na Mata Atlântica até cerca de 91% das espécies de árvores são dependentes de um vetor vertebrado para sua dispersão (ALMEIDA-NETO et al., 2008).

Ainda que a mirmecocoria propriamente dita não seja comum no neotrópico, a escassez de sementes adaptadas a tal modo de dispersão não impede que formigas interajam com diásporos (CHRISTIANINI; MAYHÉ-NUNES; OLIVEIRA, 2012). Formigas podem transportar frutos não mirmecocóricos caídos naturalmente (PIZO; OLIVEIRA, 1998), derrubados por ação de dispersor primário (PASSOS; OLIVEIRA, 2002) ou remover sementes contidas em fezes de vertebrados (CAMARGO et al., 2016; KASPARI, 1993). Os benefícios da interação entre formigas e diásporos incluem a dispersão direta para locais favoráveis à germinação (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2007), a escarificação da semente (HORVITZ, 1981) que pode facilitar a germinação e a diminuição de infecções por fungos (OHKAWARA; AKINO, 2005) proporcionadas pelo consumo da polpa. Além dos benefícios, pode haver também predação de sementes e plântulas por formigas, o que representa um custo para as plantas (COSTA; VASCONCELOS; BRUNA, 2017). Por exemplo, *Xylopia sericea* A. St. Hill. (Annonaceae) é uma espécie de árvore pioneira, ornitocórica e comum nas regiões montanhosas de Minas Gerais (LORENZI, 2002). Para a espécie também há indícios de dispersão por formigas, como a observação de lixeiras de formigueiros com muitos diásporos (GONÇALVES et al., 2014) e plântulas crescendo em cima de ninhos (MADUREIRA, 2012). Além disso, há relatos para espécies congêneras como a *Xylopia longsdorfiana* St. Hillaire & Tulasne (PASSOS; OLIVEIRA, 2003) e *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010), cujos diásporos também são utilizados por formigas.

Embora haja um recente crescimento no número de trabalhos publicados acerca de sistemas diplocóricos (e.g. BECK; VANDER WALL, 2011; CAMARGO et al., 2016; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2009, 2010; NOGALES et al., 2007), ainda é investida

pouca atenção sobre suas consequências para a efetividade de dispersão, principalmente discriminando a contribuição relativa que é atribuída a cada fase do processo (CULOT; HUYNEN; HEYMANN, 2015). De acordo com Camargo et al. (2016), a falta de maior embasamento teórico explicando as consequências da fase 1 e da fase 2 na regeneração de plantas, conduz a conclusões equivocadas acerca de cada fase no ciclo de dispersão.

Deste modo, afim de esclarecer quais as consequências de cada fase de dispersão no processo de regeneração de plantas, este trabalho buscou avaliar a contribuição relativa de aves (fase 1) e formigas (fase 2) para a eficiência de dispersão de *Xylopia sericea*. Foram levantadas quatro hipóteses para explicar o processo de dispersão:

- I) Aves serão mais atraídas por árvores que investem mais em frutos, seguindo assim o padrão predito pela hipótese *fruit crop size*. É esperado por isso que haja uma relação positiva entre o número de diásporos produzidos e o número de diásporos removidos por aves nas copas (sucesso absoluto de dispersão). Espera-se também uma relação positiva entre a proporção de diásporos produzidos e a proporção de diásporos removidos (sucesso relativo de dispersão).
- II) Aves são capazes de dispersar relativamente mais diásporos que formigas. É esperado que as aves, por possuírem maior porte consumam mais diásporos. Deste modo sejam relativamente mais efetivas quantitativamente que as formigas.
- III) A eficiência da dispersão será maior ao se incorporar mais uma agente de dispersão ao processo. Espera-se que a dispersão secundária realizada por formigas incorpore maior qualidade ao sistema de dispersão, aumentando assim o número de plântulas sobreviventes em locais sobre influência de formigueiros.
- IV) O padrão de sobrevivência de plântulas seguirá o modelo proposto pela hipótese de Janzen-Connell. É esperado maior taxa de predação de sementes abaixo da copa da planta-mãe e maior taxa de sobrevivência de plântulas com o aumento da distanciam de coespecíficas adultas.

Métodos

Área de estudo

Este estudo foi realizado na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso (tratada daqui em diante apenas como Mata do Paraíso), Viçosa, Minas Gerais, Brasil (20°41'07'' S, 42°51'31'' W, 650–800 metros de altitude) (Figura 1). Localizada no domínio da Mata Atlântica, a Mata do Paraíso é um fragmento florestal com aproximadamente 200 hectares em estágios de sucessão médio e avançado (DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL - UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA, 2017). Sua vegetação é caracterizada como a de floresta estacional semidecidual, de acordo com as definições de Veloso, Rangel Filho e Lima (1991). O clima da região é do tipo Cwb segundo a classificação climática de Köopen, com verões quentes e úmidos (outubro a março) contrapondo invernos frios e secos (abril a setembro) (SILVA; VIEIRA; AMARAL, 2010; PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2006). A precipitação média anual é de 1300 a 1400 mm, enquanto que a temperatura média varia em torno de 19°C ao ano (SILVA; VIEIRA; AMARAL, 2010). O solo predominante na região é do tipo latossolo (SARCINELLI et al., 2009).

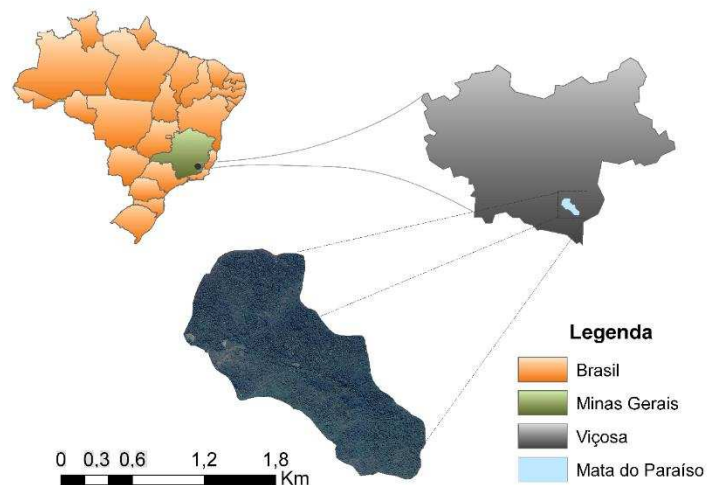


Figura 1. Localização da Mata do Paraíso em Viçosa, Minas Gerais, Brasil. A escala faz referência a mata, imagem mais aproximada.

A espécie vegetal

Foi selecionada a espécie *Xylopia sericea* (tratada daqui adiante apenas por *Xylopia*), conhecida na região de Viçosa como pimenteira ou pindaíba (Figura 2). Esta planta é uma árvore nativa do Brasil, perenifólia, xerófita, com altura variável entre seis a oito metros (LORENZI, 2002). As copas de *Xylopia* possuem o raio médio 1,44 metros (0,51 m, desvio padrão, N= 56) e área de copa com amplitude entre 3,2 a 10,4 metros e área média de 6,70 metros (2,61 m, desvio padrão, N= 7), com distribuição agregada onde ocorre naturalmente (LORENZI, 2002; J.E. Falcon, obs pessoal). Os frutos são do tipo apocárpico, formados por subunidades chamadas carpídios, os quais são deiscentes (LOBÃO; ARAÚJO; KURTZ, 2005). De acordo com Lorenzi (2002), o amadurecimento dos frutos se dá entre os meses de setembro e outubro. No entanto, esta informação não se confirma para a região de Viçosa, onde os frutos amadurecem entre fevereiro e maio (J.E. Falcon, obs pessoal). Os frutos são de coloração verde quando imaturos, já maduros apresentam o endocarpo rosa-avermelhado e o epicarpo verde-avermelhado (CASTELLANI; DAMIÃO-FILHO; AGUIAR, 2001) (FIGURA 2B e 2C).

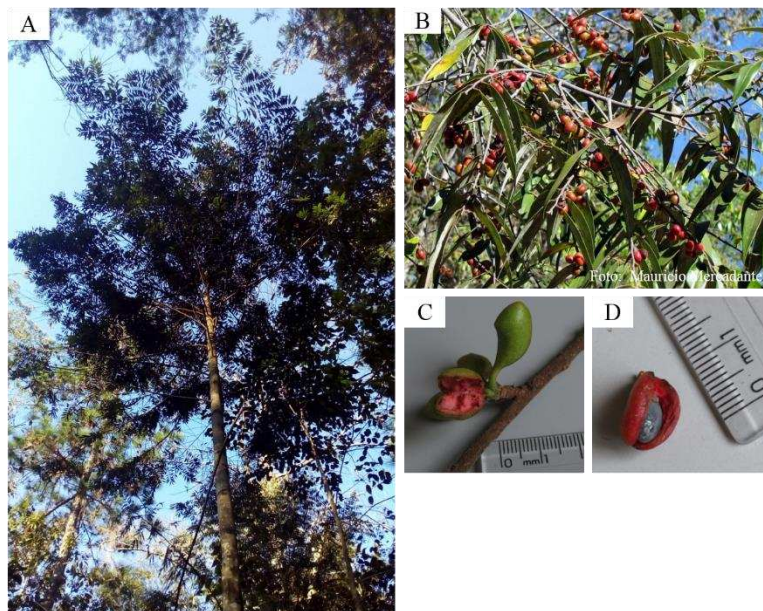


Figura 2. Espécie de estudo (A) planta adulta de *Xylopia sericea*, (B) frutificação nos galhos, (C) carpídios, na foto um carpídio aberto expondo o endocarpo rosado e outros três imaturos ainda fechados, e (D) carpídio maduro contendo uma semente.

Normalmente cada carpídio pode conter entre uma e quatro sementes (LORENZI, 2002), porém é possível encontrar carpídios com até oito sementes (CASTELLANI; DAMIÃO-FILHO; AGUIAR, 2001). Cada semente é recoberta por uma película cerosa de cor acinzentada chamada de sarcotesta e possui dois arilos, carnosos de cor esbranquiçada (CASTELLANI; DAMIÃO-FILHO; AGUIAR, 2001) (FIGURA 2D). As sementes possuem em média $7.09 \pm 0,47$ mm de comprimento, $4,72 \pm 0,29$ de largura e $3,39 \pm 0,25$ de espessura. O peso médio da semente é de $63,16 \pm 8,00$ mg para sementes com arilo e $50,00 \pm 7,00$ mg para sementes sem arilo (N= 50 para todas as medidas). As sementes germinam de dois a três meses após o fim da frutificação e apresentam baixa taxa de germinação (BORGES, 1987; LORENZI, 2002).

As medidas de tamanho foram obtidas nos eixos de maior largura, comprimento e espessura de cada semente com auxílio de um paquímetro eletrônico. O peso de cada semente foi mensurado com auxílio uma balança de precisão. Foi depositado espécime-testemunho no Herbário VIC da Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal (VIC/UFV/DBV).

Produção e o destino de diásporos

Para estimar a produção de diásporos de *Xylopia* foram selecionados sete indivíduos da espécie, separados ao menos cinco metros de outros indivíduos frutificantes coespecíficos. Isto visou garantir que as produções de frutos de árvores diferentes não interferissem entre si. Abaixo de cada indivíduo selecionado foram posicionados entre quatro e nove coletores de diásporos durante a estação de frutificação de 2016. O número de coletores que cada planta recebeu variou em função do tamanho da copa, com mais coletores para copas maiores e menos para copas menores. Cada coletor consistiu de quadrantes de tela de polietileno (tipo tela-mosquiteiro) com 0,2 mm de abertura e emoldurados em uma estrutura de arame de 0,16 m² (40 x 40 cm). Os coletores foram postos diretamente no solo por meio de estacas de madeira a uma altura mínima de 20 cm. Cada estaca recebeu uma camada circundante de graxa que impediu o acesso de formigas aos diásporos coletados (adaptado de CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010). Os coletores cobriram uma faixa entre 13% e 17% da área de projeção da copa. Para calcular a área de

projeção da copa primeiramente foram mensurados oito raios de cada árvore, cada raio partindo de seu caule até o limite externo da copa. O sentido dos raios seguiu a rosa dos ventos. Posteriormente, para cada árvore foi calculada a média dos raios obtidos e esta medida foi aplicada a fórmula do círculo ($\text{área} = \pi \times \text{raio}^2$, onde raio é igual a média de oito raios tomados de cada copa). O resultado desta equação foi considerado a área de projeção da copa (adaptado de PEEK, 1970; SANQUETTA et al., 2014).

Os coletores foram limpos uma vez por semana durante todo o período de frutificação e seus conteúdos foram contados e classificados em quatro diferentes categorias: (1) diásporo maduro (com arilo esbranquiçado e ainda acoplado ao carpídio) (Figura 3A); (2) diásporo imaturo (carpídio ainda fechado, estes foram abertos e os diásporos contados) (Figura 3B); (3) diásporo predado (com indícios de predação pré-dispersão, ex: frutos quebrados e/ou furados por insetos) (Figura 3C); (4) derrubado por dispersor primário (frutos derrubados com indícios de manipulação por aves, i.e. fezes ou regurgito) (Figura 3D) (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010).



Figura 3. Exemplos de diásporos de *Xylopia sericea* coletados durante a estação de frutificação de 2016. (A) diásporo maduro e ainda acoplados ao carpídio; (B) diásporos imaturos com os carpídios ainda fechados, na foto são os três superiores e desconsidera-se o ramo; (C) diásporos predados pré-dispersão, as setas vermelhas indicam os furos feitos por larvas de insetos; e (D) diásporos contidos em fezes de aves.

Como relatado por Christianini e Oliveira (2010) para *Xylopia aromatica* e também observado para *X. sericea* (obs. pessoal), os diásporos não se desacoplam dos carpídios sozinhos, ao menos que tenham sido manipulados por algum organismo. Então, uma vez removido, o diásporo deixa uma cicatriz na parede interna do mesmo (Figura 3B, veja no carpídio aberto a cicatriz deixada pelos diásporos desacoplados). Assim, os carpídios nos coletores forneceram uma medida da quantidade de frutos produzidos pela contagem direta das cicatrizes e dos diásporos ainda acoplados aos mesmos. A estimativa de produção total de diásporos para cada árvore foi obtida durante a estação de frutificação de 2016 pela contagem da capacidade de todos os carpídios recolhidos nos coletores ao final da estação (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010).

Para calcular a quantidade de diásporos que as aves removeram da copa de cada árvore subtraiu-se a quantidade de diásporos nos coletores (soma das categorias 1-4) da estimativa de produção total de cada árvore. Sabe-se que a categoria 4 (diásporos manipulados, regurgitados ou defecados) podem conter uma parcela de diásporos provindos de outras árvores coespecíficas, bem como da própria árvore em questão. Deste modo, esta estimativa pode ser ligeiramente superestimada (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010).

Interações na copa com dispersores primários

Para determinar quais aves interagiram com diásporos de *Xylopia*, foram realizadas observações focais sobre 15 indivíduos da espécie durante as estações de frutificação de 2016 e 2017. As observações transcorreram ao longo do dia, com início às 06:00 e término às 18:00 horas. Todas as espécies de aves que interagiram com diásporos na copa dos indivíduos focalizados foram observadas com o auxílio de um binóculo (8 x 42). Durante cada interação foram registradas as seguintes informações: a espécie, o número de indivíduos, o tempo de duração da visita, número de frutos manipulados e distância do voo pós alimentação. Os frutos manipulados foram classificados em: engolidos inteiros, mandibulados e deixados cair (frutos manuseados no bico para retirada de polpa), carregados no bico e predados (frutos quebrados pelo manuseio no bico). Em casos que a árvore foi

visitada por um grupo de aves ao mesmo tempo, foi escolhido arbitrariamente um deles para coleta de dados. Neste caso, quando possível, foram anotadas todas as espécies que compunham o grupo e o número de indivíduos visitantes por espécie. A medida estimada de distância de dispersão realizada por aves foi obtida pela estimativa da distância entre o local de alimentação até o primeiro poleiro que a ave pousou após a alimentação (JORDANO; SCHUPP, 2000). Foram estabelecidos os seguintes intervalos de distâncias: 0-1,9; 2-4,9; 5-9,9; 10-19,9; > 20 m. Distâncias superiores a 20 metros foram difíceis de serem estimadas em virtude de a vista ser obstruída pela vegetação. Observações casuais de interações entre aves e diásporos de *Xylopia* sobre indivíduos não focais e/ou fora do período de focalização também foram anotadas, com o intuito de aumentar o tamanho da amostra (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2009). Para estas observações, seguiu-se os mesmos métodos descritos acima.

Interações no solo com dispersores secundários e predação de diásporos

Para determinar quais espécies de formigas interagiram com diásporos de *Xylopia* no solo da mata, foram registradas todas as interações de formigas com diásporos durante as estações de frutificação de 2016 e 2017. Foram realizadas amostragens sistemáticas dez transectos paralelos às trilhas já existentes do local de estudo. Cada transecto era afastado ao menos 50 metros de outro e a cerca de um metro do caminho da trilha principal. Em cada transecto foram dispostas 20 estações de amostragem diretamente no solo, onde cada estação consistia de um pedaço de papel branco (4x4 cm) afastados dez metros uns dos outros (PASSOS; OLIVEIRA, 2002). Sobre cada estação foram postos dois diásporos de *Xylopia* com polpa íntegra e marcados com um ponto de tinta esmalte (Enamel Paint, Tamiya®) para diferenciá-los de outros diásporos (Figura 4A). As estações foram postas em campo às 08:00 horas e às 17:00 horas e checadas continuamente por um período de duas horas. Durante a checagem das estações, foram coletados espécimes de formigas que interagiram com os diásporos e anotadas informações acerca do número de indivíduos e do comportamento observado em cada registro. O comportamento foi classificado como: 1) remoção (remoção do diásporo para o ninho, > 5 cm); 2) remoção de

polpa e/ou consumo de líquido no local (interação sem remoção); e, 3) inspeção ou manipulação do diásporo (sem remoção, < 5 cm). Todas as formigas removendo diásporos foram seguidas até seus ninhos ou até se perderem na serapilheira, a distância de remoção foi mensurada e admita como medida estimada de distância de dispersão por formigas (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010). Por não medir a distância de todas as remoções até o destino final, é reconhecido que esta estimativa possa ter sido subestimada. Espécimes-testemunhos das formigas coletadas foram depositados na coleção entomológica do Laboratório de Ecologia de Comunidades da Universidade Federal de Viçosa.



Figura 4. Diásporos de *Xylopia sericea* marcados com tinta esmalte para diferenciá-los dos que caíram naturalmente. Diásporos como A eram íntegros, com a parte carnosa ainda aderida, e foram utilizados para experimentos de exclusão e amostragem em estações. Diásporos como B foram limpos manualmente e não tinham porção carnosa aderida, foram utilizados para experimentos de exclusão.

Para determinar o destino dos diásporos caídos no solo abaixo de plantas de *Xylopia*, se foram predados ou dispersos secundariamente, foram realizados experimentos de exclusão seletiva em dois tratamentos pareados. Para os dois tratamentos foram utilizados

pares de diásporos marcados com tinta esmalte (Figura 4A e 4B), um com polpa íntegra e outra com polpa removida manualmente afim de avaliar a influência de dispersores e predadores de sementes, respectivamente. Para o primeiro tratamento, o de exclusão, foi utilizada uma gaiola (15 x 15 x 10 cm) construída em armação de madeira e coberta nas laterais e no topo por uma tela plástica de abertura igual a 1,5 cm. Esta gaiola foi posta sobre um par de diásporos e preveniu o acesso de vertebrados aos mesmos. O controle, foi conduzido ao lado do tratamento de exclusão (distante cerca de 20 cm), porém para este não foram utilizadas gaiolas, deste modo, todos os organismos tinham livre acesso aos diásporos no solo (CAMARGO et al., 2016; PASSOS; OLIVEIRA, 2002) (Figura 5). Foram postas radialmente cinco réplicas deste experimento por planta de *Xylopia* às 08:00 horas e deixadas em campo por 24 horas. Ao final deste período foram anotados quantos e quais diásporos foram removidos (CAMARGO et al., 2016; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010). Foi possível amostrar 30 plantas de *Xylopia* durante as estações de frutificação de 2016 e 2017.

Para simular os diásporos dispersos primariamente e para verificar uma possível variabilidade espacial na taxa de remoção e predação de diásporos, foi conduzido sob o mesmo método um experimento de exclusão em localidades pareadas. Estes pares, por sua vez, consistiam de um experimento de exclusão disposto abaixo da copa de *Xylopia* e um segundo experimento disposto abaixo da copa de qualquer outra árvore não coespecífica, distante ao menos 20 metros de seu par e de qualquer *Xylopia* frutificante (CAMARGO et al., 2016).

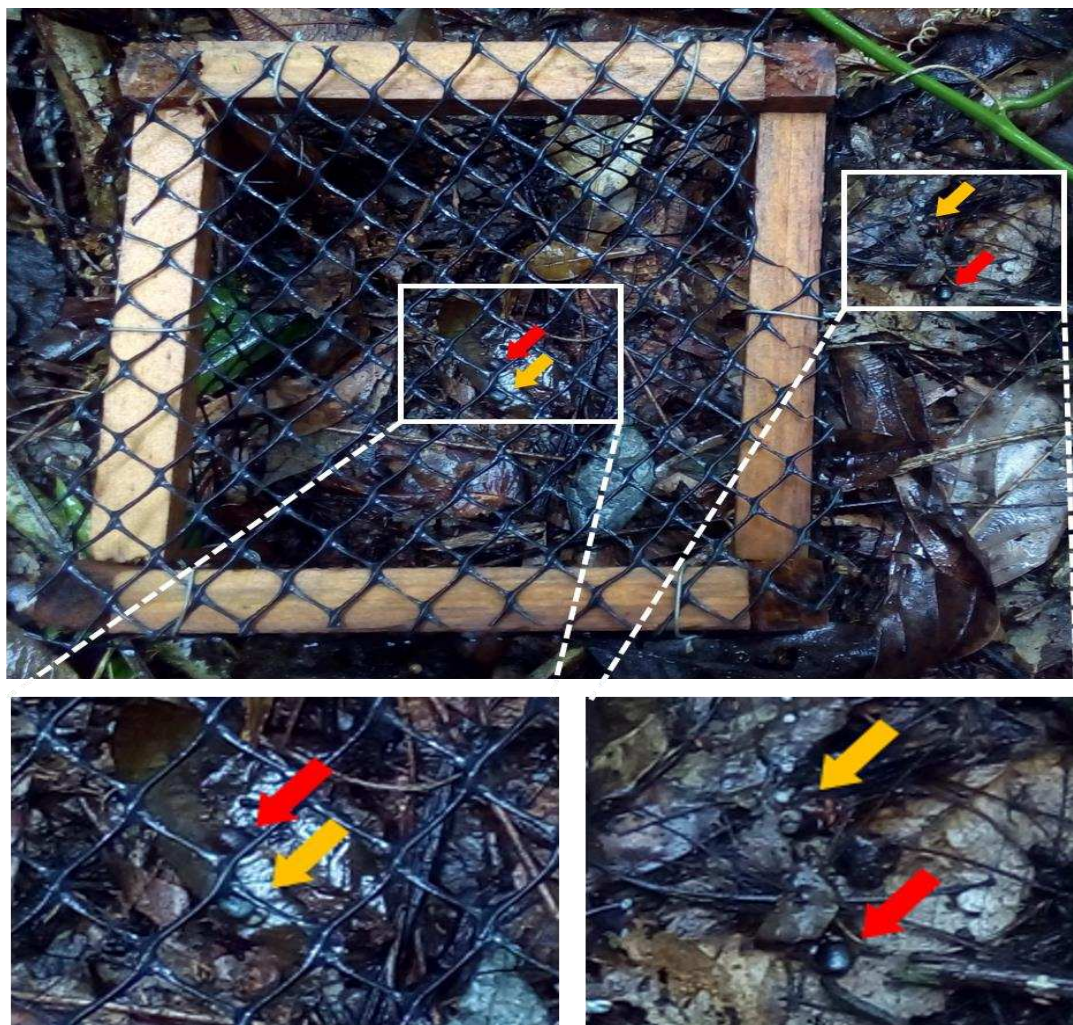


Figura 5. Experimento de exclusão conduzido com diásporos de *Xylopia sericea*. As setas amarelas indicam os diásporos íntegros, enquanto que as setas vermelhas indicam os diásporos com porção carnosa removida. Abaixo da gaiola um par de diásporos representando a exclusão, e fora da gaiola, um par de diásporos, sendo este o controle.

Para avaliar a capacidade de formigas como dispersoras secundárias, em abril de 2017, foram coletados diásporos de *Xylopia* contidos em fezes de dois tucanos-toco (*Ramphastos toco*) mantidos em cativeiro. Os tucanos eram provenientes de apreensões da Polícia Militar Ambiental de Minas Gerais (PMA-MG) e estavam sob custódia do órgão. Os animais eram tratados normalmente com ração para aves e frutas. Os diásporos foram oferecidos aos tucanos pela manhã e as fezes foram coletadas em suas gaiolas ao final do dia. No dia seguinte à coleta das fezes, porções de fezes frescas contendo uma semente foram (N= 35) postas em campo diretamente no solo. As porções foram dispostas em

transecto linear e distantes dez metros umas das outras. O transecto foi estabelecido distante ao menos um metro da trilha principal e paralela a ela. Todas as porções foram cobertas por uma gaiola de exclusão para não permitir o acesso de predadores de diásporos. O experimento foi vistoriado ininterruptamente por duas horas, atentando-se para a coleta das formigas interagindo com as fezes a anotando seus comportamentos. Os comportamentos foram classificados como: 1) remoção e 2) limpeza. Depois das duas horas de acompanhamento, o experimento foi deixado em campo por 24 horas, após este período foram anotados os diásporos removidos (CAMARGO et al., 2016).

Avaliação da viabilidade de diásporos

Para avaliar se o comportamento de manipulação de aves e formigas altera a viabilidade dos diásporos de *Xylopia* foi realizada uma análise de viabilidade de sementes. A princípio foram coletadas no mesmo dia 300 diásporos ainda com polpa acoplada e dentro dos carpídios, de dez árvores diferentes de *Xylopia* (30/árvore). Este montante inicial de diásporos compôs uma amostra que foi submersa em água para separação dos diásporos danificados que eventualmente boiaram. Uma vez que os diásporos danificados foram separados e descartados, da amostra restante foram retirados aleatoriamente 180 diásporos que foram separados em quatro tratamentos: 1) diásporos sem manipulação (controle 1, N= 45), 2) diásporos com polpa removida manualmente (controle 2, N= 45), 3) diásporos passados pelo trato digestivo de aves (coletadas das fezes dos tucanos-toco, N= 45); e, 4) diásporos manipulados por formigas (N= 45). Para o tratamento 4 foram fornecidos diásporos de *Xylopia* para seis colônias de *Acromyrmex subterraneus*, mantidas *ex situ* no Laboratório de Formigas Cortadeiras do Departamento de Biologia Animal da UFV. Os diásporos para os tratamentos 2, 3 e 4 foram manipulados no mesmo dia, sendo que para os tratamentos 3 e 4 foram fornecidos para os animais pela manhã e coletados após o manuseio no dia seguinte.

Após estes passos, os diásporos já separados entre os tratamentos foram submetidos a um teste de viabilidade de sementes com sal de tetrazólio (2, 3, 5 trifetil cloreto de tetrazólio) (chamado apenas de teste de tetrazólio). O teste do tetrazólio é recomendado para avaliar a viabilidade de diásporos que são de difícil germinação em testes de rotina,

por ser capaz de oferecer um resultado rápido para a viabilidade e o vigor do embrião (BRASIL, 2009).

Posteriormente os diásporos de todos os tratamentos foram lavados em água corrente e postos em embebição em placas de petri com água destilada em uma incubadora tipo B.O.D. a 25°C por 24 horas. Passada a embebição, os diásporos foram cortados longitudinalmente e postos em recipientes individuais, arranjados em suportes para tubos de ensaio (*racks*). Os diásporos cortados foram imersos em aproximadamente 1 ml de solução de tetrazólio a 0,5% de concentração. Após encobrir todos os diásporos com solução, os suportes foram envoltos em papel alumínio para evitar a entrada de luz. A seguir os suportes foram postos de volta na B.O.D. a 25°C e deixados por cinco horas no escuro para que ocorresse a reação entre os diásporos e o reagente. Após as cinco horas, os diásporos foram lavados em água corrente um a um para retirar o excesso de solução de tetrazólio e assim evitar resultados positivos falsos. Por fim, o embrião de cada diásporo foi avaliado em estereomicroscópio. Foram considerados viáveis os diásporos que apresentaram ao menos 80% dos tecidos vitais (i.e. embrião e endosperma) corados em rosa/avermelhado (Figura 6A e 6C). Este método foi adaptado de Socolowski, Cicero e Vieira (2012) que avaliaram a viabilidade de diásporos de *Xylopiya aromatica*, uma espécie congênica da *Xylopiya sericea*, complementando informações com o livro de Regras Para Análises de Sementes (BRASIL, 2009).

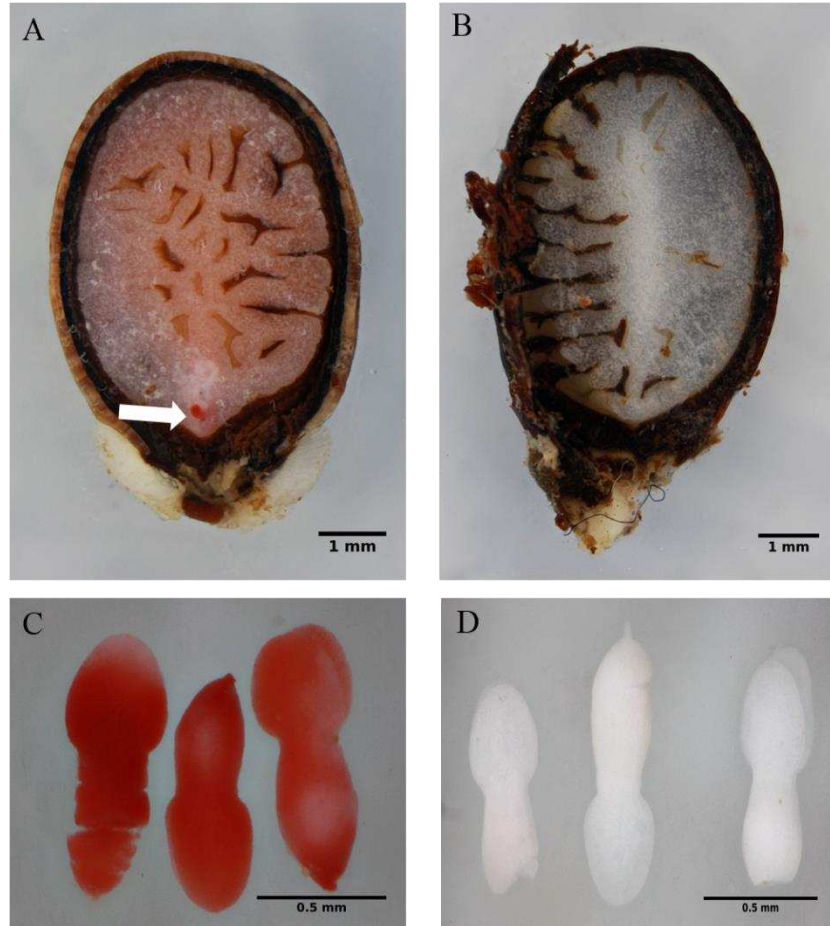


Figura 6. Aspecto dos diásporos de *Xylopia sericea* após o teste de tetrazólio. (A) diásporo viável com endosperma e embrião corados. A seta branca indica o embrião corado em rosa mais forte, todo o restante do diásporo corado em rosa é o endosperma. (B) diásporo inviável, sem desenvolver coloração. (C) três embriões viáveis e (D) três embriões inviáveis.

Distribuição e sobrevivência de plântulas

Para testar a associação de plântulas de *Xylopia* com ninhos de formigas, foram acompanhados 27 ninhos (1 *Camponotus rufipes*, 1 *Atta sexdens*, 5 *Ectatomma* spp., 8 *Pachycondyla striata*, 12 *Pheidole* spp.) e seus respectivos controles. Os formigueiros foram localizados utilizando isca de sardinha no solo em cima de um pedaço de papel, então as formigas atraídas por estas iscas foram seguidas até seus respectivos ninhos (adaptado de HORVITZ, 1981). Utilizando a entrada do ninho como centro, foi estabelecida uma parcela circular de 0,5 metro de raio sobre cada formigueiro e uma parcela

controle de mesma dimensão distante de dois a cinco metros do ninho em uma direção aleatória (adaptado de CAMARGO et al., 2016), foi verificada a ausência de ninhos para cada controle. Tanto para as parcelas com ninhos quanto para os controles, foram anotadas mensalmente entre julho de 2016 e março de 2017, a germinação, a presença e sobrevivência de plântulas de *Xylopia*. Embora os últimos indivíduos em frutificação tenham sido observados em maio de 2016, as plântulas só foram encontradas em campo a partir de julho do mesmo ano. Como sugere Lorenzi (2002) a germinação de sementes de *Xylopia sericea* é baixa e ocorre entre 60 e 90 dias após o fim da frutificação. Foi definida como plântula os indivíduos não ramificados e de até 10 cm de altura (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010). Foram anotadas as distâncias das parcelas com ninhos e dos controles para a árvore de *Xylopia* adulta mais próxima e também foi anotado se as parcelas (ninho e controle) se encontravam abaixo ou fora da copa de *Xylopia* adultas.

Para aumentar o número de plântulas amostradas, em julho de 2016 foram estabelecidos três transectos de 100 x 2 metros na área. Os transectos eram distantes ao menos 200 metros uns dos outros, onde foram marcadas todas as plântulas encontradas. Para cada plântula marcada foram anotadas as distâncias para a adulta coespecífica mais próxima e para o ninho de formiga mais próximo, sendo considerado próximas a ninhos plântulas com até 0,5 metro de distância. A distância entre essas plântulas e os formigueiros foi medida pondo abaixo de cada plântula uma isca de sardinha, então foram seguidas as formigas atraídas pela isca até seus respectivos ninhos. Foram anotadas também para cada plântula se elas se encontravam abaixo ou fora da copa de adultas coespecíficas (BÖHNING-GAESE; GAESE; RABEMANANTSOA, 1999; CAMARGO et al., 2016). A sobrevivência destas plântulas foi acompanhando pelo mesmo período que as plântulas acompanhadas em ninhos e controles (julho de 2016 a março de 2017).

Contribuição relativa de aves e formigas para efetividade de dispersão

Foi feito um fluxograma de probabilidades de transição (ver em CAMARGO et al., 2016; CULOT; HUYNEN; HEYMANN, 2015) onde são incorporados todos os eventos transicionais de sementes para plântulas de até dez meses. Especificou-se os efeitos de ambas as fases de dispersão separadamente e combinadas, sobre o processo de

regeneração e estabelecimento. Levou-se em consideração a probabilidade de sobrevivência no local de deposição da semente, probabilidade de predação pré e pós dispersão e o efeito do manuseio sobre a viabilidade de diásporos.

Análise de dados

Para testar a hipótese de que aves removeriam mais diásporos das copas mais produtivas, seguindo o padrão proposto pela hipótese *fruit crop size*, foram ajustados modelos lineares generalizados (GLM's). Primeiramente foi testada se a queda e a remoção absoluta de diásporos (sucesso absoluto de dispersão) nas copas aumentam com a produção total de diásporos. Para isso foram utilizados dois GLM's, um utilizando o número absoluto de diásporos não dispersos primariamente como variável resposta. Já o segundo utilizou o número estimado de diásporos removidos por dispersores primários como variável resposta. Para ambos se utilizou a produção total estimada como variável preditora. O modelo foi feito com a distribuição de erros Poisson, com correção "quasi" para sobredispersão (CRAWLEY, 2015). Foi testada também a relação entre o tamanho da produção de diásporos e a proporção de diásporos removidos (sucesso relativo de dispersão). Para isto também foram ajustados GLM's, uma para a proporção de diásporos caídos abaixo da copa parental e outra com a proporção de diásporos removidos como variáveis resposta. Para ambos a produção total estimada de diásporos foi tomada como variável preditora. O modelo foi ajustado utilizando distribuição de erros Binomial para dados de proporção, com correção "quasi" para sobredispersão (CRAWLEY, 2015).

Para testar a hipótese de que aves removem relativamente mais diásporos que formigas, foi realizado um teste de Wilcoxon pareado. Foi testada a diferença entre a proporção estimada de diásporos removidos por dispersores primários e a contribuição relativa de dispersores secundários numa mesma planta. Estas duas proporções são os componentes quantitativos de dispersão de aves e formigas, respectivamente. Os cálculos para se obter a estimativa de diásporos removidos por dispersores primários são explicados na seção "quantificando a produção e o destino de diásporos". Para a contribuição relativa de dispersores secundários por planta somou-se (I) a proporção de

diásporos viáveis caídos abaixo da copa disponíveis para dispersores secundários com (II) a proporção de diásporos removidos por formigas em fezes de aves. A medida de (I) foi obtida multiplicando a proporção média de diásporos removidos por formigas em experimentos de exclusão (0,56) pela proporção de diásporos viáveis caídos abaixo de cada planta. Por sua vez, para se obter (II) multiplicou-se a proporção de frutos removidos em experimentos de remoção de fezes (0,51) pela proporção de diásporos removidos por dispersores primários.

Foi testada a hipótese de que a eficiência de dispersão será maior ao se incorporar mais um agente de dispersão, com base no resultado do cálculo de eficiência da dispersão para cada caminho possível do processo estudado. Visualmente, este processo foi resumido em um fluxograma de transição de probabilidades (como explicado brevemente na seção “Contribuição relativa de aves e formigas para a eficiência de dispersão”). Este fluxograma incorpora os dados quantitativos e qualitativos de cada agente de dispersão. Quantitativamente, calculou-se o número relativo estimado de diásporos dispersos por aves e formigas foi explicado no parágrafo anterior. Já o componente qualitativo foi dividido em dois subcomponentes, (III) a probabilidade do diásporo permanecer viável após o manuseio por um dispersor e (IV) a probabilidade de sobrevivência em função do local de deposição do diásporo (PÉREZ-RAMOS et al., 2013). Para se obter (III), utilizou-se as proporções de diásporos viáveis após o teste de tetrazólio de cada tratamento (descrito na seção “Avaliando a viabilidade de diásporos manipulados”). Estas proporções foram comparadas entre si através de um teste de Qui-Quadrado. Já para se obter (IV) a probabilidade de sobrevivência em função do local de deposição, foram realizadas análises de sobrevivência descritas a seguir. Para isso foram utilizadas todas as plântulas encontradas sobre ninhos e plântulas encontradas em transectos. As plântulas foram então separadas em grupos em função da sua proximidade de ninhos (próximas x distantes de ninhos) e localização referente à copa de uma *Xylopia* adulta (abaixo x fora da copa). A sobrevivência de plântulas próximas a ninhos e distantes de ninhos foi comparada por meio de uma análise de sobrevivência de Wilcoxon generalizada de Peto e Peto (CAMARGO et al., 2016; PYKE; THOMPSON, 1986). A comparação entre os grupos de plântulas sobrevivendo abaixo e fora da copa coespecífica foi realizada por meio de uma análise de sobrevivência logrank de Peto e Peto (PYKE; THOMPSON, 1986). Após este

último teste, foram retiradas da amostra as plântulas próximas a ninhos e o teste foi repetido, excluindo assim o efeito dos formigueiros na sobrevivência de plântulas. Além disso, foi realizado um teste de Wilcoxon pareado para verificar se a abundância de plântulas em ninhos diferiu de seus controles.

Para avaliar as taxas de predação por vertebrados (e.g. roedores), presumiu-se que todos os diásporos removidos do tratamento controle foram predados. A probabilidade de predação por roedores foi calculada como sendo a diferença média entre os diásporos removidos nos tratamentos de exclusão (efetuados por formigas) e controle (aberto a todos organismos). Utilizou-se os dados dos experimentos conduzidos tanto abaixo das copas de *Xylopia* quanto distante delas. A probabilidade de predação de diásporos por roedores em fezes de aves foi estimada como sendo a média da remoção de diásporos em controles de experimentos de exclusão conduzidos distantes de *Xylopia* (CAMARGO et al., 2016).

A contribuição potencial da fase 1 para a eficiência de dispersão foi obtida através da estimativa do número de plântulas produzidas após o período de acompanhamento sem a ocorrência da fase 2 de dispersão (presumindo que a probabilidade de ocorrência de fase 2 seja 0). Enquanto que para calcular a contribuição potencial da fase 2 para a eficiência de dispersão subtraiu-se o número total de plântulas do número de plântulas geradas por dispersores primários, ou seja, apenas pela fase 1 (CAMARGO et al., 2016; CULOT; HUYNEN; HEYMANN, 2015).

A hipótese de Janzen-Connell foi testada por meio de uma regressão logística, onde a variável preditora contínua foi a distância da plântula para a árvore adulta mais próxima e a variável resposta foi a sobrevivência da plântula após o período de acompanhamento. Adicionalmente, para testar os efeitos da dispersão e da predação de diásporos no solo, foram utilizados os dados gerados do experimento de exclusão. Foi realizada uma análise de variância fatorial em blocos (ANOVA fatorial) onde a variável dependente foi número de diásporos removidos por planta, contando as cinco repetições para cada planta, enquanto que as variáveis independentes foram o tratamento (exclusão ou controle), localidade (abaixo ou fora da copa de *Xylopia*) e o tipo do diásporo (polpa íntegra ou polpa removida). As variáveis independentes foram consideradas como efeitos fixos e cada planta em frutificação e sua correspondente não coespecífica foi utilizada como um bloco (efeito ao acaso) (CAMARGO et al., 2016).

Todas as análises foram realizadas no *software* R (R CORE TEAM, 2017) a um nível de significância de 0,05. Para as análises de sobrevivência foi utilizado o pacote *survival* (THERNEU, 2015).

Resultados

Produção e o destino de diásporos

A produção de diásporos durante a estação de 2016 variou bastante entre as plantas amostradas. Os indivíduos de *Xylopia* produziram 820 ± 858 (média \pm desvio padrão) diásporos por área média amostrada por árvore (N= 7) (Tabela 1). Ao final da estação de frutificação estimou-se que $60,9\% \pm 11,9\%$ dos diásporos caíram sob a planta parental maduros e sem indícios de manipulação ou predação, ficando assim disponíveis para dispersão secundária. Poucos diásporos imaturos foram coletados, apenas $13,3\% \pm 8,3\%$. A predação de sementes pré-dispersão foi $2,1\% \pm 1,7\%$ dos diásporos contados ao final da amostragem. Observou-se larvas de besouros da família Curculionidae (Coleoptera) como os únicos predadores de diásporos de *Xylopia* durante o período amostral.

As aves removeram para além da copa da planta-mãe uma parcela de $17,4\% \pm 16,6\%$ da estimativa de produção total de diásporos. Ainda em relação à estimativa de produção total diásporos, foram contados apenas $6,4\% \pm 4,2\%$ de diásporos com indícios de manipulação (fezes, regurgitados e bicados) (Tabela 1). Tanto a queda dos diásporos ($R^2= 0,86$; $F_{1,5}= 31,12$; $P= 0,002$) quanto a remoção deles por aves ($R^2= 0,76$; $F_{1,5}= 13,03$; $P= 0,01$) foram positivamente relacionadas com a produção total de diásporos por árvore. A relação entre a queda e a produção indica que mais diásporos caem no solo quanto maior for a produção, assim estes diásporos ficam disponíveis para a dispersão secundária. De maneira oposta, a maior produção de diásporos por árvore pode atrair mais aves a suas copas aumentando a dispersão primária, corroborando com a hipótese de *fruit crop size*. No entanto, a quantidade de diásporos com indícios de manuseio por aves abaixo da copa não teve qualquer relação com a produção total de diásporos ($R^2= 0,03$; $F_{1,5}= 0,22$; $P= 0,65$).

A proporção de diásporos caídos no solo não teve relação com a produção total de diásporos ($R^2= 0,18$; $F_{1,5}= 1,02$; $P= 0,35$). Do mesmo modo, a relação entre a proporção de diásporos removidos e a produção total de diásporos não foi significativa ($R^2= 0,18$; $F_{1,5}= 1,02$; $P= 0,35$). A proporção de frutos com indícios de manipulação também não teve relação com o tamanho da produção de diásporos ($R^2= 0,15$; $F_{1,5}= 1,44$; $P= 0,28$).

Interações na copa com dispersores primários

Foram registrados 60 eventos de consumo de diásporos, que foram realizados por 22 espécies de aves registradas ao longo de 69 horas de observações focais (Figura 7, Tabela 2). Ao todo foram contados 250 diásporos manipulados, sendo em sua maioria (59,6%) consumidos inteiros por aves que atuaram como dispersoras legítimas (e.g. *Dacnis cayana* e *Vireo chivi*). Muitos diásporos (29,6%) foram consumidos por aves predadoras de sementes (e.g. *Pionus maximiliani* e *Psittacara leucophthalmus*). O restante dos diásporos manipulados foi derrubado por aves que os mandibularam e deixaram cair posteriormente (10%) (e.g. *Tangara cayana*) ou por aves que carregaram o diásporo no bico para fora da árvore (0,8%) (e.g. *Tangara cyanoventris*). Vale ressaltar que os comportamentos de manuseio citados anteriormente não são excludentes e um mesmo indivíduo, às vezes em uma mesma visita, pode desempenhar mais que um destes comportamentos (e.g. *Conirostrum speciosum* e *Tangara cyanoventris*) (Figura 7).

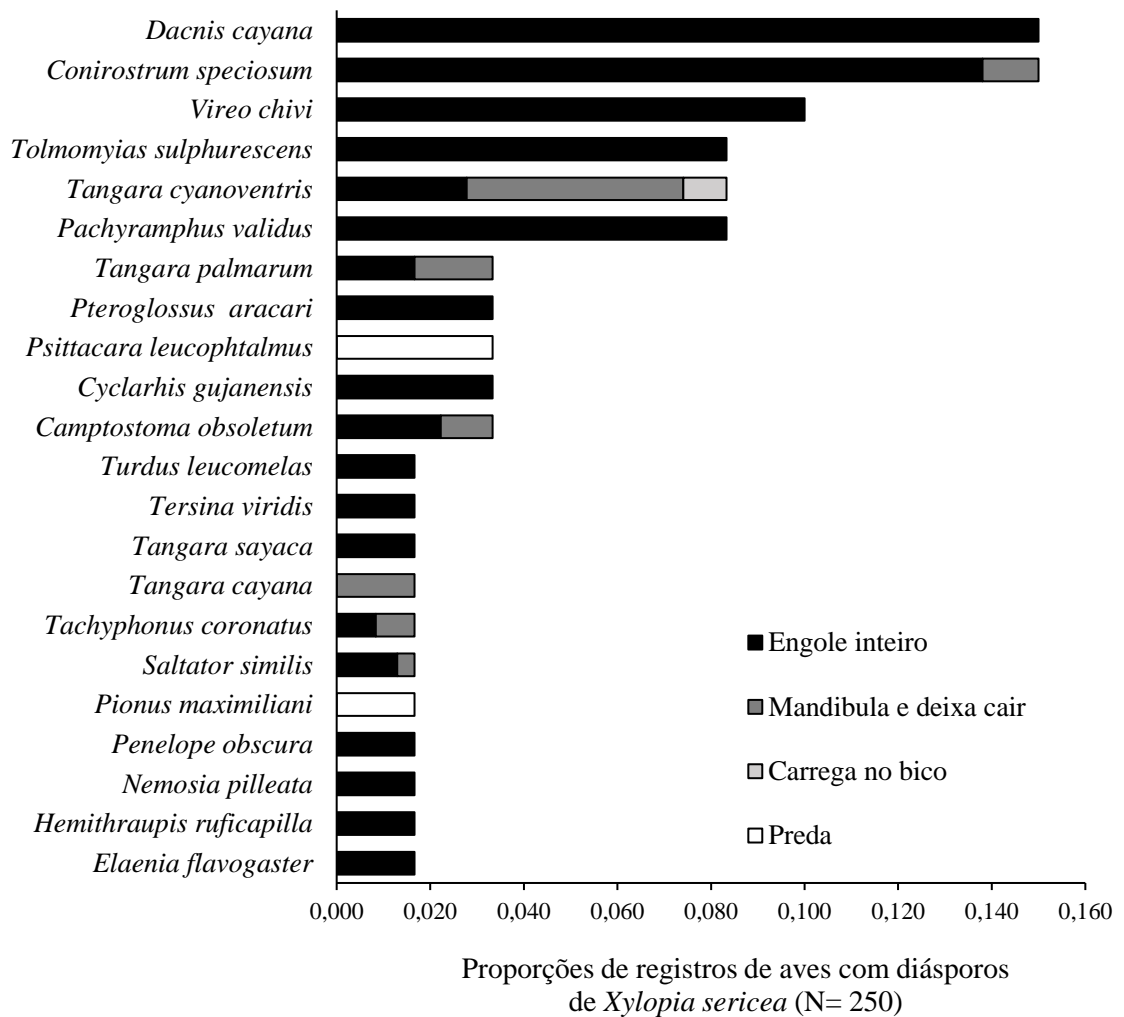


Figura 7. Contribuição relativa de cada espécie de ave registrada interagindo com diásporos de *Xylopiia sericea* durante as estações de frutificação de 2016 e 2017.

As visitas às árvores de *Xylopiia* foram realizadas por aves solitárias ou por grupo formados de até seis indivíduos, mono ou heteroespecíficos (Tabela 2). As aves permaneceram na árvore em média 95 ± 100 segundos e consumiram em média $4,2 \pm 11,9$ diásporos por visita (N= 60 visitas), o voo após as visitas alcançou em média $6,6 \pm 6,7$ metros (Figura 8, Tabela 2).

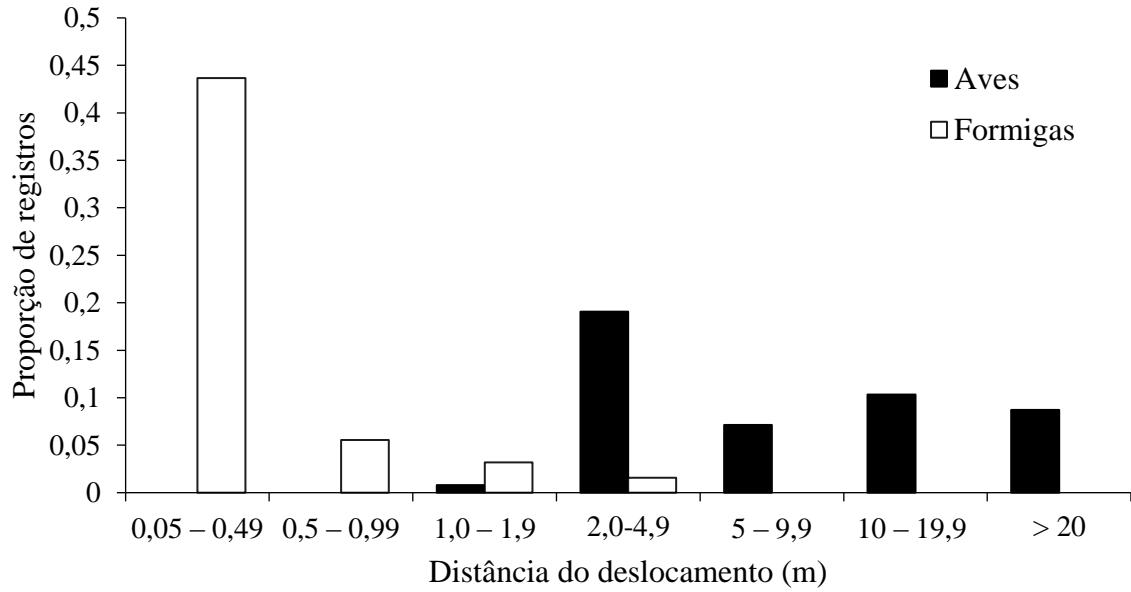


Figura 8. Distância em que aves e formigas removem diásporos de *Xylopi* *sericea* (N= 59 para aves; N= 68 para formigas).

Interações no solo com dispersores secundários e predação de diásporos

Ao final das estações de frutificação de 2016 e 2017, foram contabilizadas 181 interações entre formigas e diásporos de *Xylopi*, que por sua vez, foram realizadas por 34 espécies de formigas, pertencentes a 14 gêneros diferentes (Figura 9). A maior parte das interações foram caracterizadas por comportamentos sem remoção de diásporos, como remoção de polpa e coleta de líquidos no local (46,4%, N= 84) e inspeção do diásporo (16,0%, N= 29). O comportamento de remoção do diásporo somou 37,6% (N= 68) restantes de registros.

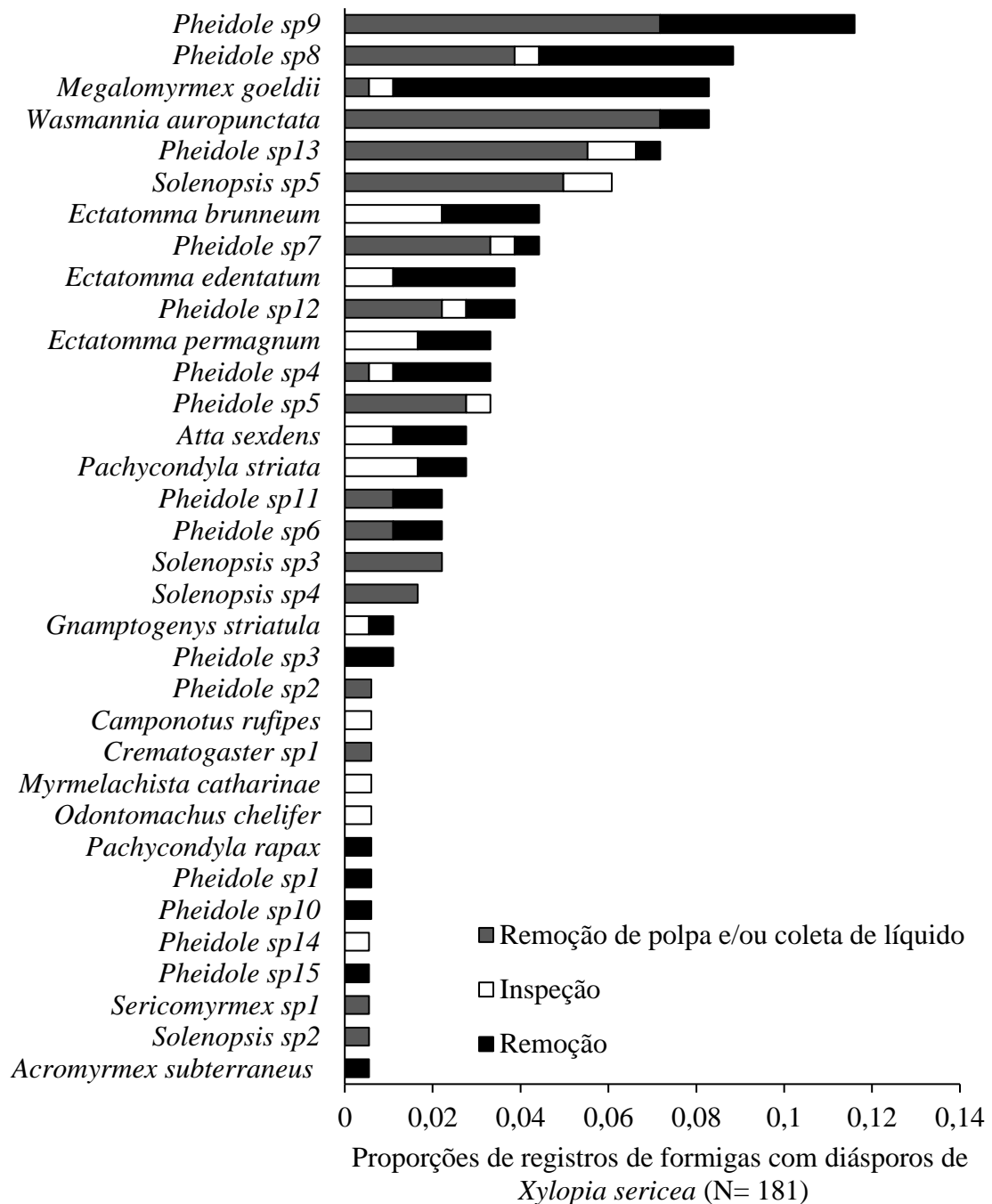


Figura 9. Interações entre formigas e diásporos de *Xylopia sericea* registradas durante a estações de frutificação de 2016 e 2017.

O comportamento de remoção de polpa e coleta de líquidos foi principalmente realizado por formigas da subfamília Myrmicinae. As espécies *Megalomyrmex goeldii*, *Wasmannia auropunctata* e espécies dos gêneros *Pheidole* e *Solenopsis*, tiveram por

característica recrutar entre dois e 43 indivíduos para desempenharem a interação. Juntas, estas espécies compuseram 77,9% de todas as interações registradas e 97,6% de todas as interações registradas para este comportamento específico (Figura 9).

A remoção de diásporos atingiu em média $0,33 \pm 0,48$ metros (Figura 8) e foi realizada em grande parte por espécies de formigas da subfamília Myrmicinae (e.g. *M. goldii*, *Pheidole* sp. 9 e *Pheidole* sp. 8), que por recrutarem indivíduos, conseguiram deslocar os diásporos em 42,6% dos registros de remoção. As espécies do gênero *Pheidole* foram as que mais removeram diásporos (49%), no entanto a remoção por este gênero pode representar um custo para a planta, pois *Pheidole* é potencialmente granívora. As espécies do gênero *Ectatomma* (Ectatomminae) removeram 17,6% dos diásporos. Espécies que são reconhecidas por removerem diásporos, como as Ponerinae, *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer*, não um grande número de remoção neste estudo, sendo que a primeira contabilizou apenas 2,9% dos registros e a segunda sequer removeu algum diásporo. A espécie *Odontomachus chelifer* inclusive, assim como as espécies da subfamília Formicinae, *Componotus rufipes* e *Myrmelachysta chatharinae* apenas desempenharam o comportamento de inspeção (Figura 9, Figura 10).



Figura 10. Interações de formigas com diásporos de *Xylopi sericea*. (A) Inspeção de diásporo por *Odontomachus chelifer*; (B) remoção de um carpídio com três diásporos por *Atta sexdens*; (C) Remoção de polpa por *Pheidole* sp.; (D) remoção de diásporo por *Ectatomma* sp.; e, (E) remoção de dois diásporos por *Pheidole* sp. Observa-se em C e E o recrutamento de indivíduos. Os diásporos de *X. sericea* possuem $7.09 \pm 0,47$ mm de comprimento.

Durante a avaliação dos experimentos de remoção com fezes, não foi possível registrar nenhuma espécie de formiga, porém após as 24 horas foi constatado que 51% diásporos foram removidos, indicando dispersão secundária. Um fato que vale o registro, durante as amostragens em campo foram encontradas nas trilhas fezes de aves ainda frescas. Ao examinar as fezes foram coletadas duas espécies de formigas, a *Linepithema* sp.1 e *Mycocephurus goeldii*. Estas espécies não estavam removendo as sementes das fezes no momento do encontro, porém reforça a ideia de que formigas podem utilizar fezes de aves eventualmente.

Os resultados dos experimentos de exclusão variaram em função da localização de onde foram realizados (efeito do bloco, Tabela 3). As maiores taxas de remoção de diásporos foram observadas abaixo da copa de *Xylopia* que fora dela (Figura 11, Tabela 3). O local onde o experimento foi conduzido (abaixo ou distante da copa de *Xylopia*) também foi importante para a remoção de diásporos, com maiores taxas de remoção abaixo da copa de *Xylopia* (Figura 11, Tabela 3). Não foram observadas diferenças nas taxas de remoção em função do tratamento (exclusão ou controle) (Figura 11, Tabela 3). A interação entre local e tratamento não foi significativa, dando indício que não há remoção diferenciada de diásporos por formigas ou vertebrados dependendo do local onde o experimento foi realizado (abaixo ou distante da copa de *Xylopia*) (Tabela 3). Não houve significância na interação entre local e tipo de diásporo, mostrando que não preferência na remoção de diásporos íntegro ou limpo dependendo do local do experimento (Tabela 3). Também não houve significância na interação entre tratamento e tipo de diásporos, indicando que não há remoção diferenciada de diásporos íntegros e limpos dentro ou fora das gaiolas de exclusão (Tabela 3). Por fim, a interação entre local, tratamento e tipo de diásporo não foi significativa para a remoção dos diásporos (Tabela 3).

Por estes resultados a hipótese de Janzen-Connell foi parcialmente rejeitada, visto que era esperado pela segunda de suas predições, maiores taxas de predação de diásporos abaixo da copa de *Xylopia*. Embora as maiores taxas de remoção tenham sido relatadas abaixo da copa, o tratamento exclusão não teve efeito sobre a remoção de diásporos. De modo similar, a interação entre tratamento e local não foi significativa, o que indica que tanto formigas quanto predadores de sementes, removem diásporos em taxas similares, independentemente do local de deposição (Figura 11).

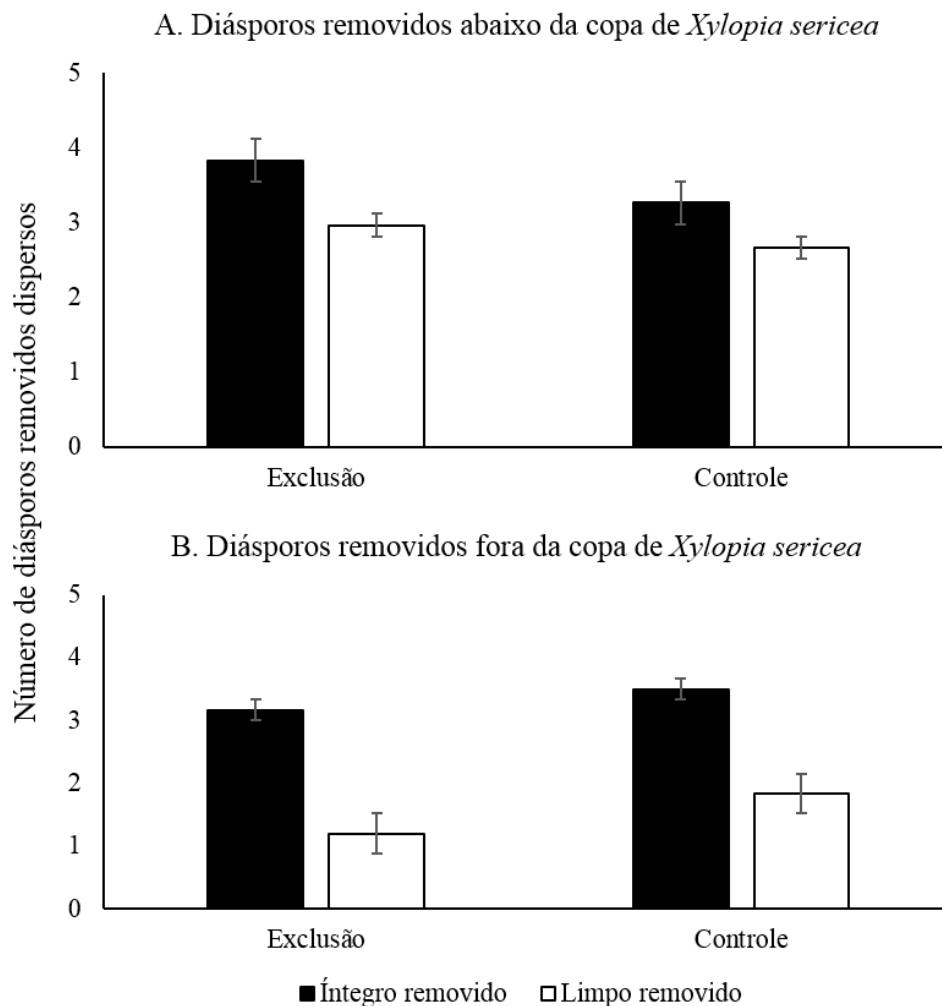


Figura 11. Números médios e erro padrão dos diásporos de *Xylopia sericea* removidos dos experimentos de exclusão por local (abaixo ou distante da copa de *X. sericea*), tratamento (exclusão ou controle) e tipo de diásporo ofertado (íntegro ou limpo manualmente). O local de deposição e o tipo de diásporo ofertado foram importantes para a remoção de diásporos. A remoção de diásporos entre tratamento não diferiu estatisticamente. Os dados são resultantes de experimentos conduzidos abaixo de 30 *X. sericea* adultas e frutificantes e 30 árvores de outras espécies distantes de *X. sericea*.

Avaliação da viabilidade de diásporos

O teste do tetrazólio indicou que a manipulação dos diásporos pelos diferentes agentes de dispersão não alterou a viabilidade do embrião dos mesmos ($\chi^2_3 = 2,32$; $P = 0,50$). O tratamento “aves” teve viabilidade de 73,3%, seguido pelo tratamento “formigas”

com 64,4% de embriões viáveis e controles com proporção de embriões viáveis com 60% cada.

Distribuição e sobrevivência de plântulas

Foram encontradas apenas oito plântulas crescendo sobre todos os ninhos acompanhados (N= 27), sendo que destas, cinco plântulas cresceram sobre ninhos de *Pheidole* spp. e três sobre *Pachycondyla striata*. Não foram encontradas plântulas crescendo nas parcelas controle durante o período de acompanhamento. Deste modo, embora sobre baixa densidade ($0,30 \pm 0,54$ plântulas/78,5 cm²), a abundância de plântulas diferiu significativamente entre parcelas de ninhos e controles (Teste de Wilcoxon: V= 36, P= 0,008).

Foram adicionadas às oito plântulas acompanhadas sobre ninhos mais 56 plântulas encontradas em transectos. Destas 17 plântulas encontravam-se distantes dos ninhos (> 0,50 m) e 39 próximas (< 0,50 m). Portanto, o total de plântulas acompanhadas foi igual a 64, sendo 17 distantes e 47 próximas a ninhos. As plântulas próximas a ninhos sobreviveram mais (100%) que as plântulas que cresceram distantes de ninhos (70,6%) ($\chi^2_1= 15,3$; P= <0,001).

Dentre as plântulas amostradas, 47 cresceram fora da copa de uma *Xylopi*a adulta e tiveram sobrevivência maior (97,9%) que 17 plântulas que cresceram abaixo da copa (76,5%) ($\chi^2_1= 8,2$; P= 0,004). Analisando apenas as plântulas que cresceram distantes de ninhos (N= 17), a estimativa de sobrevivência foi menor para as que estavam abaixo da copa (20%, N= 5) que para as que cresceram distantes de uma copa de *Xylopi*a adulta (91,6%, N= 12) ($\chi^2_1= 9,9$; P= 0,001).

A probabilidade de sobrevivência das plântulas não foi maior em função da distância da planta-mãe ($F_{1,62}= 3,58$, P= 0,06, Probabilidade de sobrevivência= $[\exp(1.2595+0.4510*x)]/\{1+[\exp(1.2595+0.4510*x)]\}$) (Figura 12). Isto contrasta com a análise de sobrevivência descrita acima para plântulas fora da copa de *Xylopi*a. Porém, vale informar que *Xylopi*a não possui uma copa regular e deste modo, uma plântula pode estar próxima da árvore adulta, porém fora da copa por exemplo. Com isso a predição da hipótese de Janzen-Connell que espera maior sobrevivência com o aumento da distância para plantas coespecíficas, não se confirmou. Assim a hipótese IV não foi corroborada.

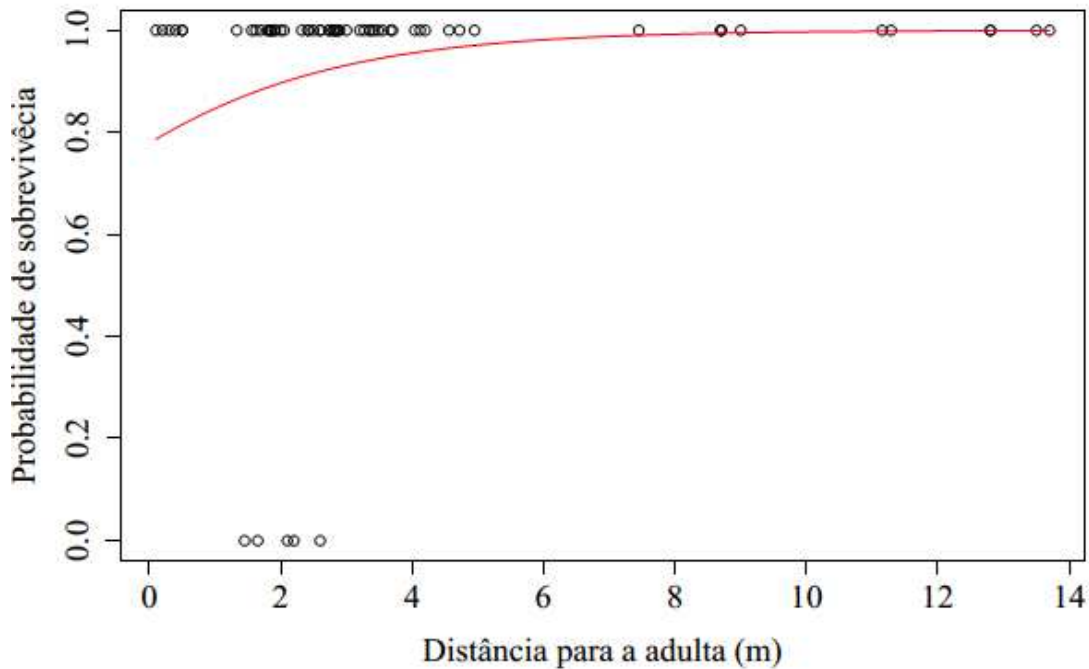


Figura 12. Probabilidade de sobrevivência de plântulas de *Xylopia sericea* em relação a sua distância para uma planta coespecífica adulta em metros. Os pontos no gráfico representam cada plântula amostrada, probabilidade de sobrevivência de igual a 1 representa plântula viva e igual a 0 plântula morta ($F_{1,62} = 3,58$, $P = 0,06$, Probabilidade de sobrevivência = $[\exp(1.2595+0.4510*x)]/\{1+[\exp(1.2595+0.4510*x)]\}$).

Contribuição de aves e formigas para efetividade de dispersão

Quantitativamente aves e formigas diferiram em importância relativa para a dispersão (Teste de Wilcoxon: $V = 28$; $P = 0,01$), no entanto ocorreu o contrário do que era esperado pela segunda hipótese. Por ela foi previsto que aves atuariam como os principais dispersores em termos quantitativo, no entanto foram as formigas com maior relevância, dispersando potencialmente mais diásporos que aves.

A hipótese de que ao se incorporar formigas como agentes de dispersão secundária aumentaria a eficiência de dispersão foi corroborada. Considerando uma produção estimada em 100 diásporos em uma árvore de *Xylopia* (Figura 13), potencialmente são produzidas ao final de dez meses, 15,90 plântulas por atividade de dispersores. Destas,

considerando apenas aves, ou seja, igualando a probabilidade de dispersão secundária a zero, potencialmente há produção de 8,60 plântulas, sendo 6,05 plântulas distantes de ninhos e da planta-mãe e 2,55 próximas a planta-mãe, porém longe de ninhos. Ao se incorporar as formigas como dispersoras secundárias, há um acréscimo de 1,84 plântulas vivas distantes de copas adultas. Há também a adição de mais 1,06 plântulas abaixo da copa da planta-mãe, provindas de sementes derrubadas por aves. Porém a grande contribuição dada pelas formigas é no resgate de diásporos caídos naturalmente abaixo da copa parental. Esta atividade acrescenta 10,07 plântulas ao montante de plântulas geradas. Portanto, a dispersão secundária aumenta em aproximadamente duas vezes o número de plântulas que a somente dispersão primária produz.

Discussão

Embora a *Xylopia sericea* seja uma espécie primariamente dispersa por aves (LORENZI, 2002), os resultados do presente estudo demonstram que não são elas as únicas responsáveis por este serviço. O processo de dispersão de *Xylopia* se mostrou diplocórico onde tanto aves quanto formigas são importantes para a dispersão de sementes em estágios subsequentes. Mais que isso, a inclusão dos dois agentes no ciclo de dispersão aumenta o sucesso de dispersão de *Xylopia*, demonstrado que a diplocoria é de fato benéfica para esta planta.

O padrão de remoção de diásporos observado para *Xylopia sericea* foi parcialmente condizente com a hipótese *fruit crop size*. Por um lado houve relação significativa entre produção e a remoção absoluta de diásporos (sucesso absoluto de dispersão), como esperado primariamente pela hipótese I (e.g. BLENDINGER; LOISELLE; BLAKE, 2008; DAVIDAR; MORTON, 1986). Por outro lado, não foi observada significância entre a produção e a remoção proporcional de diásporos (sucesso relativo de dispersão), como esperado posteriormente pela mesma hipótese (e.g. CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010; DAVIDAR; MORTON, 1986; LASKA; STILES, 1994). Tanto a medida absoluta quanto a relativa são importantes métricas para o entendimento do sistema de dispersão (JORDANO; SCHUPP, 2000), pois o sucesso reprodutivo de plantas é associado com o

número e a proporção de diásporos dispersos (JORDANO; SCHUPP, 2000; ORTIZ-PULIDO; ALBORES-BARAJAS; DÍAZ, 2007). O sucesso absoluto de dispersão fornece uma medida do *fitness* da planta-mãe (JORDANO; SCHUPP, 2000) e o sucesso relativo de dispersão oferece uma medida comparativa entre plantas de tamanhos diferentes (JORDANO; SCHUPP, 2000; HOWE, 1980). A falta de significância para o sucesso relativo de dispersão pode ser devida a fatores externos às plantas (PARCIAK, 2002) e que não foram avaliados pelo presente estudo, como o adensamento de árvores frutificantes na vizinhança (SARACCO et al., 2005) e a disponibilidade de dispersores (ORTIZ-PULIDO; RICO-GRAY, 2000). Ressalta-se ainda que o sucesso relativo de dispersão possui evidências conflitantes em outros estudos (ver ORTIZ-PULLIDO; RICO-GRAY, 2000), com resultados favoráveis em alguns (e.g. BLENDINGER; LOISELLE; BLAKE, 2008; ORTIZ-PULIDO; RICO-GRAY, 2000) e desfavoráveis em outros (e.g. DAVIDAR; MORTON, 1986; LASKA; STILES, 1994).

É importante frisar que quanto maior atratividade de plantas em termos absolutos, maiores as chances da atração de dispersores pouco eficientes, ou seja, aqueles que não dispersam sementes para longe da copa ou as predam no local (JORDANO; SCHUPP, 2000). Neste estudo, os dispersores que mandibularam os frutos e deixaram cair representaram apenas 10% dos removidos da copa, representando poucos custos para a dispersão de *Xylopia*. No entanto, a predação de sementes por psitacídeos não foi negligenciável e atingiu uma grande parcela da produção de diásporos (30%), o que é um custo real para a dispersão (BONTE et al., 2012). Mas o resultado deve ser interpretado com cautela, pois alguns Psittaciformes tem papel de dispersores reconhecidos para algumas espécies de plantas (e.g. BLANCO et al., 2016; BÖHNING-GAESE; GAESE; RABEMANANTSOA, 1999) e predadores para outras (e.g. GALETTI, 1993; PIZO, 1997). Portanto, classificá-los como predadores ou não depende de análises sistemáticas de suas funções no ambiente. Além disso, muitos diásporos são derrubados abaixo da copa-mãe por psitacídeos principalmente, mas também por outras aves que mandibularam diásporos, deixando-os disponíveis para dispersão secundária. Assim, o comportamento destes frugívoros não é totalmente desprezável.

Pela hipótese II foi predito que as aves removeriam relativamente mais diásporos que formigas, no entanto os resultados indicaram o contrário do que foi esperado. As aves

não foram quantitativamente mais importantes que as formigas na remoção de diásporos. No tamanho corpóreo, as aves são claramente maiores que formigas e esperava-se por isso que elas removessem mais diásporos, visto que geralmente a quantidade de frutos consumidos varia em função do tamanho corpóreo, com tendência para maior consumo entre organismos maiores (JORDANO, 2000; JORDANO; SCHUPP, 2000; LEVEY, 1987; WHEELWRIGHT, 1985). No entanto, o que pode ter levado à inversão do resultado esperado foi o fato de *Xylopia* ser uma espécie de dispersão generalistas. De acordo com Howe e Estabrook (1977) plantas generalistas possuem por características serem pioneiras, com grande produção de frutos, curto período de frutificação e frutos pequenos. Estas plantas investem na alta produção de diásporos para atração de dispersores. Entretanto, com a grande quantidade de diásporos produzidos muitos caem no solo mesmo sem manipulação (JORDANO; SHUPP, 2000). Esta relação pode ser verificada pela significância entre a produção e a quantidade absoluta de diásporos caídos. Embora grande parcela da produção de diásporos tenha caído abaixo da copa da planta-mãe, encarar estes diásporos como perdidos (como em Howe, 1980) pode ser um erro. Há de se considerar que formigas são abundantes em ecossistemas terrestres e interagem com muitas espécies de animais e plantas (CHRISTIANINI et al., 2014), por estes motivos são elevadas as chances de formigas atuarem como dispersoras secundárias e resgatarem estas sementes sob a copa (ver também CAMARGO et al., 2016; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2009, 2010). Deste modo, a contribuição quantitativa de formigas para a dispersão de *Xylopia* pode ser decorrente da grande quantidade de diásporos caídos no solo, à abundância delas no ambiente e à variabilidade de itens alimentares consumidos por formigas.

Adicionalmente, embora o recente aumento do conhecimento acerca do papel de formigas na dispersão secundário de frutos não mirmecocóricos (e.g. CAMARGO et al., 2016; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2009, 2010; PASSOS; OLIVEIRA, 2002), ainda não temos conhecimento pleno do quanto formigas atuam na dispersão destes diásporos. Portanto resultados como os apresentados aqui demonstram a grande importância do papel que formigas possuem na dispersão diásporos não adaptados a mirmecocoria.

Os resultados obtidos corroboraram a hipótese III, em que a eficiência de dispersão seria maior ao se incorporar mais uma fase de dispersão ao processo. Por ela esperava-se maior eficiência de dispersão ao se incorporar formigas como dispersoras secundárias. De

fato, como o esperado, foi observado que formigas podem praticamente dobrar a quantidade de plântulas geradas somente por aves (Figura 13). Este efeito é demonstrado pela maior quantidade de plântulas vivas encontradas sobre ou próximas a formigueiros que distantes deles. De modo similar, estudos no Cerrado (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010, 2013), na Caatinga (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2007), e na Mata Atlântica em floresta ombrófila (CAMARGO et al., 2016) e em restinga (PASSOS; OLIVEIRA, 2002), encontraram mais plântulas de espécies selecionadas crescendo sobre ninhos de formigas que em áreas controle. Isto pode ser decorrente de que no geral os ninhos de formigas são locais com solos mais férteis quando comparados com seu entorno (FARJI-BRENER; WERENKRAUT, 2017). Os solos de ninhos também são mais úmidos, profundos e menos compactos, o que pode promover maior germinação e sobrevivência de sementes e plântulas (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2007). Assim os resultados sugerem que formigas incorporam mais qualidade à dispersão de sementes, o que pode beneficiar a germinação de sementes e o estabelecimento de plântulas.

Além do local de deposição, o próprio comportamento de formigas para com os diásporos pode ter beneficiado a germinação, uma vez que ao remover a porção carnosa de sementes, as formigas podem diminuir o ataque de fungos (OHKAWARA; AKINO, 2005; OLIVEIRA et al., 1995) e escarificar as sementes (HORVITZ, 1981). Ainda, como sugerido por Passos e Oliveira (2002), a remoção de diásporos contidos em fezes de aves por formigas pode influenciar positivamente a germinação de sementes. Isso pode afetar o estabelecimento de plântulas, reduzir a competição intraespecífica e/ou rearranjar a sombra de sementes gerada por dispersores primários (PASSOS; OLIVEIRA, 2002; ROBERTS; HEITHAUS, 1986), ajudando assim a explicar o porquê que a ocorrência e sobrevivência de plântulas em ninhos ter sido maior que seu entorno.

Ainda que formigas tenham removido sementes a distâncias cerca de 20 vezes menores que aves, os resultados indicam maior sobrevivência de plântulas a curtas distâncias da planta adulta. Isto sugere que mesmo em distâncias reduzidas, o rearranjo da sombra de sementes proporcionado pelas formigas pode ser benéfico para as plantas (e.g. CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010; GALLEGOS; HENSEN; SCHLEUNING, 2014). De acordo com Gallegos, Hensen e Schleuning (2014), o rearranjo da sombra de sementes pelas formigas pode surtir efeitos positivos na germinação e recrutamento de plântulas.

Segundo os autores, os maiores benefícios deste rearranjo estão provavelmente ligados à remoção de diásporos para os ninhos, onde as condições para a regeneração são melhores. Gallegos, Hensen e Schleuning (2014) ainda concluem que a dispersão secundária por formigas produz resultados positivos principalmente em habitats degradados. Vale ressaltar aqui que *Xylopia* é uma planta pioneira, indicada para plantio em áreas degradadas (LORENZI, 2002) e que por isso pode se beneficiar ainda mais da dispersão por formigas.

No entanto, tendo vista que algumas formigas predam sementes, o que representa determinado custo para a planta, não se pode afirmar que as interações com formigas tenham sido somente vantajosas para *Xylopia*. O comportamento de remoção dos diásporos, o qual resulta nos maiores benefícios para as plantas (GILADI, 2006; WARREN II; GILADI, 2014), compôs 37,6% de todas as interações. Destas interações, cerca de metade foi desempenhada por formigas granívoras (e.g. *Pheidole* spp., *Acromyrmex subterraneus* e *Atta sexdens*), que nem sempre promovem o “resgate real” de diásporos (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010). Embora consideradas como granívoras em diversos estudos, estas formigas podem promover o estabelecimento de diásporos que porventura escaparam da predação sendo derrubados pelo caminho, por exemplo, ou descartados intactos na lixeira dos ninhos (LEAL; OLIVEIRA, 1998; LEVEY; BYRNE, 1993).

Outro custo potencial relacionado ao comportamento de formigas para com os diásporos é relacionado à interação de remoção de polpa e/ou coleta de líquidos. Este comportamento comum entre diásporos e frutos não mirmecocóricos (CAMARGO et al., 2016) pode surtir tanto efeitos positivos quanto negativos. A remoção de polpa de diásporos pode diminuir o tempo de germinação e o ataque de patógenos, como mencionado anteriormente, beneficiando a planta. Por outro lado, a remoção da polpa torna o diásporo menos atrativo para outros dispersores secundários, diminuindo os benefícios associados a distância de dispersão (CHRISTIANINI; MAYHÉ-NUNES; OLIVEIRA, 2012; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010; GILADI, 2006).

A hipótese IV, previa que *Xylopia* seguiria o padrão de sobrevivência do modelo de Janzen-Connell, com maiores taxas de predação abaixo da copa coespecífica adulta e maior sobrevivência com o aumento da distância para uma coespecífica adulta. Porém os resultados indicaram o contrário. Pela primeira previsão da hipótese era esperado maiores

taxas de predação de diásporos abaixo de copas coespecíficas do que distantes delas. No entanto não foi encontrado este padrão no presente estudo, onde os diásporos foram removidos em taxas muito similares tanto por formigas quanto por predadores, abaixo ou distante de *Xylopia*. Isto pode indicar que houve um efeito denso-dependente negativo sobre a predação de diásporos explicado pela redução da probabilidade de predação individual em maiores densidades de diásporos (BURKEY, 1994). Estes resultados podem ajudar a compreender o padrão agregado de recrutamento observado para a espécie quando levadas em consideração a grande quantidade de diásporos caídos abaixo da copa-mãe e que podem passar por baixas taxas de predação. E assim, permanecem disponíveis para dispersores secundários.

A hipótese IV previa também uma maior sobrevivência de plântulas com o aumento da distância para uma planta coespecífica adulta. As plântulas não obtiveram maior probabilidade de sobrevivência com o aumento da distância para a copa da parental. Então assim como a previsão anterior, os resultados também não corroboraram. Este resultado pode ser explicado pelo recrutamento observado para *Xylopia*. Muitas plântulas sobreviveram próximas à copa-mãe, demonstrando padrão agregado de recrutamento próximos a planta-parental (entre 1,5-4 m, Figura 11). Estes resultados são compatíveis com a grande quantidade voos curtos realizados por aves e com as distâncias em que formigas podem redistribuir a sombra de sementes. Como explicado como Christianini e Oliveira (2010) para *Xylopia aromatica* no Cerrado, o pico de recrutamento próxima a planta-parental pode estar relacionado a redistribuição de diásporos após a dispersão por aves e ao resgate de diásporos caídos naturalmente abaixo da copa-mãe. Nestas situações as formigas podem promover a dispersão direta para locais com melhores condições para o estabelecimento. Deste modo, favorecem o recrutamento e sobrevivência de plântulas mesmo em uma escala espacial pequena em relação a planta-mãe (CAMARGO et al., 2016; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010; WENNY, 2001).

Em conclusão, tanto aves quanto formigas atuam na dispersão *Xylopia sericea* e são importantes em sua regeneração. Especificamente, aves são relevantes para dispersão em maiores distâncias beneficiando a colonização de novos habitats. Por sua vez, formigas tem grande probabilidade de removerem diásporos no solo secundariamente e depositá-los em locais propícios ao recrutamento e sobrevivência. A ação complementar dos vetores

favorece o recrutamento de *Xylopia*, de modo que a ausência de algum deles no sistema pode gerar efeitos negativos sobre o padrão de dispersão e recrutamento das plantas. Além disso, sobre um ponto de vista conservacionista, atualmente as atividades humanas como caça e a fragmentação de áreas naturais causam o empobrecimento de fauna, sendo animais de grande porte, frequentemente dispersores primários de sementes, os organismos mais prejudicados (DIRZO et al., 2014). Assim a importância de formigas nesse sistema de dispersão, sugere que este vetor pode atenuar os impactos negativos gerados pelo empobrecimento da fauna de dispersores primários (CHRISTIANINI et al., 2014).

Referências

- ALCÁNTARA, J. M.; REY, P. J.; VALERA, F.; SÁNCHEZ-LAFUENTE, A.; GUTIÉRREZ, J. Habitat alteration and plant intra-specific competition for seed dispersers. An example with *Olea europaea* var. *sylvestris*. **Oikos**, v. 79, n. 2, p. 291–300, 1997.
- ALMEIDA-NETO, M.; CAMPASSI, F.; GALETTI, M.; JORDANO, P.; OLIVEIRA-FILHO, A. Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic forest: broad-scale patterns and macroecological correlates. **Global Ecology and Biogeography**, v. 17, n. 4, p. 503–513, 2008.
- ANDRESEN, E.; LEVEY, D. J. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. **Oecologia**, v. 139, n. 1, p. 45–54, 2004.
- BECK, M. J.; VANDER WALL, S. B. Diplochory in western chokecherry: You can't judge a fruit by its mesocarp. **Oecologia**, v. 165, n. 1, p. 131–141, 2011.
- BLANCO, G.; BRAVO, C.; PACIFICO, E. C.; et al. Internal seed dispersal by parrots: an overview of a neglected mutualism. **PeerJ**, v. 4, p. e1688, 2016.
- BLENDINGER, P. G.; LOISELLE, B. A.; BLAKE, J. G. Crop size, plant aggregation, and microhabitat type affect fruit removal by birds from individual melastome plants in the Upper Amazon. **Oecologia**, v. 158, n. 2, p. 273–283, 2008.
- BÖHNING-GAESE, K.; GAESE, B. H.; RABEMANANTSOA, S. B. Importance of primary and secondary seed dispersal in the malagasy tree *Commiphora guillaumini*. **Ecology**, v. 80, n. 3, p. 821–832, 1999.
- BONTE, D.; VAN DYCK, H.; BULLOCK, J. M.; et al. Costs of dispersal. **Biological Reviews**, v. 87, n. 2, p. 290–312, 2012.

- BORGES, E. Avaliação de substância inibidora em sementes de pimenteira (*Xylopia sericea* St. Hill.). **Revista Brasileira de Sementes**, v. 9, n. 3, p. 1–8, 1987.
- BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Regras para análise de sementes**. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de Defesa Agropecuária. Brasília, DF: Mapa/ACS, 2009, p 395.
- BURKEY, T. V. Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. **Oecologia**, v. 97, n. 1993, p. 533–540, 1994.
- CALVIÑO-CANCELA, M.; MARTÍN-HERRERO, J. Effectiveness of a varied assemblage of seed dispersers of a fleshy-fruited plant. **Ecology**, v. 90, n. 12, p. 3503–3515, 2009.
- CAMARGO, P. H. S. A.; MARTINS, M. M.; FEITOSA, R. M.; CHRISTIANINI, A. V. Bird and ant synergy increases the seed dispersal effectiveness of an ornithochoric shrub. **Oecologia**, v. 181, n. 2, p. 507–518, 2016.
- CARSON, W. P.; ANDERSON, J. T.; LEIGH, E. G.; SCHNITZER, S. A.; SCHWARZ, E. Challenges associated with testing and falsifying the Janzen – Connell hypothesis : a review and critique. In: W. P. Carson; S. A. Schnitzer (Orgs.); **Tropical Forest Community Ecology** (eds. 1º ed, p.210–241, 2008.
- CASTELLANI, E. D.; DAMIÃO-FILHO, C. F.; AGUIAR, I. B. Caracterização morfológica de frutos e sementes de espécies arbóreas do gênero *Xylopia* (Annonaceae). **Revista Brasileira de Sementes**, v. 23, n. 1, p. 205–211, 2001.
- CHRISTIANINI, A. V.; MAYHÉ-NUNES, A. J.; OLIVEIRA, P. S. Exploitation of Fallen Diapores by Ants: Are there Ant-Plant Partner Choices? **Biotropica**, v. 44, n. 3, p. 360–367, 2012.
- CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P. S. The relevance of ants as seed rescuers of a primarily bird-dispersed tree in the Neotropical cerrado savanna. **Oecologia**, v. 160, n. 4, p. 735–745, 2009.
- CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P. S. Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 3, p. 573–582, 2010.
- CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P. S. Edge effects decrease ant-derived benefits to seedlings in a neotropical savanna. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 7, n. 2, p. 191–199, 2013.
- CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P. S.; BRUNA, E. M.; VASCONCELOS, H. L. Fauna in decline: Meek shall inherit. **Science**, v. 345, n. 6201, p. 1129–1129, 2014.
- CLARK, D. A.; CLARK, D. B. Spacing dynamics of tropical rain forest tree : evaluation of the Janzen-Connell model. **The American Naturalist**, v. 124, n. 6, p. 769–788, 1984.

- COMITA, L. S.; QUEENBOROUGH, S. A.; MURPHY, S. J.; et al. Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: A meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 4, p. 845–856, 2014.
- CONNELL, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: P. J. de Boer; G. R. Grandwell (Orgs.); **Dynamics of populations**. p.298–310, 1971. Wageningen, The Neth: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- COSTA, A. N.; VASCONCELOS, H. L.; BRUNA, E. M. Biotic drivers of seedling establishment in Neotropical savannas: selective granivory and seedling herbivory by leaf-cutter ants as an ecological filter. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 1, p. 132–141, 2017.
- CRAWLEY, M. J. **Statistics: An introduction using R**. 2 ed. London: Wiley, 2015, p 357.
- CULOT, L.; HUYNEN, M.-C.; HEYMANN, E. W. Partitioning the relative contribution of one-phase and two-phase seed dispersal when evaluating seed dispersal effectiveness. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 6, n. 2, p. 178–186, 2015.
- DAVIDAR, P.; MORTON, E. S. The Relationship Between Fruit Crop Sizes and Fruit Removal Rates by Birds. **Ecology**, v. 67, n. 1, p. 262–265, 1986.
- DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL – UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA. **Mata do Paraíso**. Disponível em: <http://www.def.ufv.br/?page_id=589> Acesso em: 25 de abril de 2017.
- DIRZO, R.; YOUNG, H. S.; GALETTI, M.; CEBALLOS, G. Defaunation in the Anthropocene. **Science**, v. 401, n. 6195, p. 401–406, 2014.
- FARJI-BRENER, A. G.; WERENKRAUT, V. The effects of ant nests on soil fertility and plant performance: a meta-analysis. **Journal of Animal Ecology**, v. 86, n. 4, p. 866–877, 2017.
- GALETTI, M. Diet of the Scaly-Headed Parrot (*Pionus maximiliani*) in a Semideciduous Forest in Southeastern Brazil. **Biotropica**, v. 25, n. 4, p. 419–425, 1993.
- GALLEGOS, S. C.; HENSEN, I.; SCHLEUNING, M. Secondary dispersal by ants promotes forest regeneration after deforestation. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 3, p. 659–666, 2014.
- GILADI, I. Choosing benefits or partners: A review of the evidence for the evolution of myrmecochory. **Oikos**, v. 112, n. 3, p. 481–492, 2006.
- GONÇALVES, W. DOS S.; TOSTA, V. F.; PIGOZZO, C. M.; NEVES, E. L. DAS. Dispersão de sementes de *Xylopia sericea* A. St. Hill. (Annonaceae) em um fragmento

- urbano de Mata Atlântica, Salvador – Ba. **Candombá**, v. 10, n. 1, p. 93–103, 2014.
- GONZÁLEZ-CASTRO, A.; CALVIÑO-CANCELA, M.; NOGALES, M. Comparing seed dispersal effectiveness by frugivores at the community level. **Ecology**, v. 96, n. 3, p. 808–818, 2015.
- GOVE, A. D.; MAJER, J. D.; DUNN, R. R. A keystone ant species promotes seed dispersal in a “diffuse” mutualism. **Oecologia**, v. 153, n. 3, p. 687–697, 2007.
- HORVITZ, C. C. Analysis of how ant behaviors affect germination in a tropical myrmecochore *Calathea microcephala* (P. & E.) Koernicke (Marantaceae): Microsite selection and aril removal by neotropical ants, *Odontomachus*, *Pachycondyla*, and *Solenopsis* (Formicidae). **Oecologia**, v. 51, n. 1, p. 47–52, 1981.
- HOWE, H. F. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. **Ecology**, v. 61, n. 4, p. 944–959, 1980.
- HOWE, H. F.; ESTABROOK, G. F. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. **The American Naturalist**, v. 111, n. 981, p. 817–832, 1977.
- HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, n. 1, p. 201–228, 1982.
- JANZEN, D. H. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. **The American Naturalist**, v. 104, n. 940, p. 501–528, 1970.
- JORDANO, P. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. **The American Naturalist**, v. 129, n. 5, p. 657–677, 1987.
- JORDANO, P. Fruits and frugivory. In: Fenner, M. (ed.). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**, 2nd edition. CABI Publ., Wallingford, UK. Pages 125-166. , p. 125–166, 2000.
- JORDANO, P.; SCHUPP, E. E. W. Seed disperser effectiveness: The quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. **Ecological Monographs**, v. 70, n. 4, p. 591–615, 2000.
- KASPARI, M. Removal of seeds from Neotropical frugivore droppings. **Oecologia**, v. 95, n. 1, p. 81–88, 1993.
- LASKA, M. S.; STILES, E. W. Effects of fruit crop size on intensity of fruit removal in *Viburnum prunifolium* (Caprifoliaceae). **Oikos**, v. 69, n. 2, p. 199, 1994.
- LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between Fungus-Growing Ants (Attini), Fruits and Seeds in Cerrado Vegetation in Southeast Brazil. **Biotropica**, v. 30, n. 2, p. 170–178, 1998.

- LEAL, I. R.; WIRTH, R.; TABARELLI, M. Seed dispersal by ants in the semi-arid caatinga of north-east Brazil. **Annals of Botany**, v. 99, n. 5, p. 885–894, 2007.
- LEVEY, D. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. **The American Naturalist**, v. 129, n. 4, p. 471–485, 1987.
- LEVEY, D. J.; BYRNE, M. M. Complex ant-plant interactions: rain-forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. **Ecological Society of America**, v. 74, n. 6, p. 1802–1812, 1993.
- LOBÃO, A. Q.; ARAÚJO, D. S. D.; KURTZ, B. C. Annonaceae das restingas do estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia**, v. 56, n. 87, p. 85–86, 2005.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. 2. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2002, p. 368.
- MADUREIRA, M. S. **O papel de *Atta robusta* Bormeier, 1939 (Hymenoptera: Formicidae) na ciclagem de nutrientes e estrutura da comunidade de plantas em Restinga**. 2012. 45 f. Tese (Doutorado em Entomologia) – Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, MG, 2012.
- NOGALES, M.; PADILLA, D. P.; NIEVES, C.; ILLERA, J. C.; TRAVESET, A. Secondary seed dispersal systems, frugivorous lizards and predatory birds in insular volcanic badlands. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 6, p. 1394–1403, 2007.
- OHKAWARA, K.; AKINO, T. Seed cleaning behavior by tropical ants and its anti-fungal effect. **Journal of Ethology**, v. 23, n. 2, p. 93–98, 2005.
- OLIVEIRA, P. S.; GALETTI, M.; PEDRONI, F.; MORELLATO, L. P. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea coubaril* (Caesalpinaceae). **Biotropica**, v. 27, n. 4, p. 518–522, 1995.
- ORTIZ-PULIDO, R.; ALBORES-BARAJAS, Y. V.; DÍAZ, S. A. Fruit removal efficiency and success: Influence of crop size in a neotropical treelet. **Plant Ecology**, v. 189, n. 1, p. 147–154, 2007.
- ORTIZ-PULIDO, R.; RICO-GRAY, V. The effect of spatio-temporal variation in understanding the fruit crop size hypothesis. **Oikos**, v. 91, n. 3, p. 523–527, 2000.
- PARCIAK, W. Environmental variation in seed number, size, and dispersal of a fleshy-fruited plant. **Ecology**, v. 83, n. 3, p. 780–793, 2002.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Ants affect the distribution *Clusia criuva*, a primarily rain forest tree. **Journal of Ecology**, v. 90, n. 3, p. 517–528, 2002.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, n. 3, p. 261–270, 2003.

- PEEK, J. M. Relation of canopy Area and volume to production of three woody species. **Ecology**, v. 51, n. 6, p. 1098–1101, 1970.
- PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 15, n. 3, p. 259–263, 2006.
- PÉREZ-RAMOS, I. M.; VERDÚ, J. R.; NUMA, C.; MARAÑÓN, T.; LOBO, J. M. The comparative effectiveness of rodents and dung beetles as local seed dispersers in mediterranean oak forests. **PLoS ONE**, v. 8, n. 10, 2013.
- PIZO, M. A. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, n. 4, p. 559–578, 1997.
- PIZO, M.; OLIVEIRA, P. Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. **American Journal of Botany**, v. 85, n. 5, p. 669–674, 1998.
- PIZO, M.; PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. Ants as seed dispersers of fleshy diaspores in Brazilian Atlantic forests. **Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment**, n. August, p. 315–329, 2005. Wallingford: CABI.
- PYKE, D. A.; THOMPSON, J. N. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. **Ecology**, v. 67, n. 1, p. 240–245, 1986.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2017.
- ROBERTS, J. T.; HEITHAUS, E. R. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. **Ecology**, v. 67, n. 4, p. 1046–1051, 1986.
- SANQUETTA, C. R.; BEHLING, A.; CORTE, A. P. D.; et al. Equações para estimativa do diâmetro de copa para acácia-negra. **Floresta e Ambiente**, v. 21, p. 1–10, 2014.
- SARACCO, J. F.; COLLAZO, J. A.; GROOM, M. J.; CARLO, T. A. Crop size and fruit neighborhood effects on bird visitation to fruiting schefflera morototoni trees in puerto rico. **Biotropica**, v. 37, n. 1, p. 81–87, 2005.
- SARCINELLI, T. S.; SCHAEFER, C. E. G. R.; LYNCH, L. DE S.; et al. Chemical, physical and micromorphological properties of termite mounds and adjacent soils along a toposequence in Zona da Mata, Minas Gerais State, Brazil. **Catena**, v. 76, n. 2, p. 107–113, 2009.
- SCHUPP, E. W. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. **Vegetatio**, v. 107–108, n. 1, p. 15–29, 1993.
- SCHUPP, E. W.; JORDANO, P.; GÓMEZ, J. M. Seed dispersal effectiveness revisited: a

- conceptual review. **New Phytologist**, v. 188, n. 2, p. 333–353, 2010.
- SHEPHERD, J. D.; DITGEN, R. S. Rodent handling of *Araucaria araucana* seeds. **Austral Ecology**, v. 38, n. 1, p. 23–32, 2013.
- SILVA, C. A.; VIEIRA, M. F.; AMARAL, C. H. DO. Floral attributes, ornithophily and reproductive success of *Palicourea longepedunculata* (Rubiaceae), a distylous shrub in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 33, n. 2, p. 207–213, 2010.
- SOCOLOWSKI, F.; CICERO, S. M.; VIEIRA, D. C. M. Viability of recently harvested and stored *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae) seeds. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 34, n. 3, p. 408–415, 2012.
- TERBORGH, J. Enemies maintain hyperdiverse tropical forests. **The American Naturalist**, v. 179, n. 3, p. 303–314, 2012.
- THERNEAU, T. M.; GRAMBSCH, P. M. **A package for survival analysis in S**. version 2.38, 2015.
- TRAVESSET, A.; RODRIGUEZ-PEREZ, J. Seed Dispersal. In: S. E. Jorgensen; B. D. Fath (Orgs.); **Encyclopedia of Ecology**. v. 4, p.3188–3194, 2008. Oxford: Elsevier.
- VAN DER PIJL, L. **Principles of Dispersal in Higher Plants**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1982.
- VANDER WALL, S. B.; LONGLAND, W. S. Diplochory: Are two seed dispersers better than one? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, n. 3, p. 155–161, 2004.
- VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de recursos naturais e estudos ambientais, p 124, 1991.
- WANG, B. C.; SMITH, T. B. Closing the seed dispersal loop. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 17, n. 8, p. 379–385, 2002.
- WARREN II, R. J.; GILADI, I. Ant-mediated seed dispersal: A few ant species (Hymenoptera: Formicidae) benefit many plants. **Myrmecol. News**, v. 20, n. May, p. 129–140, 2014.
- WEHNCKE, E. V; DALLING, J. W. Post-dispersal seed removal and germination selected tree species dispersed by *Cebus capucinus* on barro colorado island, Panama. **Biotropica**, v. 37, n. 1, p. 73–80, 2005.
- WENNY, D. G. Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. **Evolutionary Ecology Research**, v. 3, n. 2001, p. 51–74, 2001.
- WHEELWRIGHT, N. T. Fruit-size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. **Ecology**, v. 66, n. 3, p. 808–818, 1985.

ZAMORA, R. Functional equivalence in plant-animal interactions: ecological and evolutionary consequences. **Oikos**, v. 88, n. 2, p. 442–447, 2000.

Tabelas e Figuras

Tabela 1. Produção e destino dos diásporos de *Xylopia sericea* durante a estação de frutificação de 2016. Os indivíduos amostrados (N= 7) foram organizados em ordem crescente de acordo com a produção. Os destinos dos diásporos especificados são dados proporcionais à produção total de diásporos.

	Produção e destino de diásporos para cada árvore							Média ± DP
Produção total de diásporos (em números absolutos)	234	257	267	689	719	909	2667	820 ± 858
Destino dos diásporos								
Removidos para fora da copa	0,051	0,191	0,049	0,033	0,469	0,100	0,322	0,174 ± 0,166
Caídos abaixo da copa								
Maduros	0,722	0,658	0,663	0,586	0,406	0,724	0,501	0,609 ± 0,119
Imaturos	0,064	0,144	0,187	0,270	0,033	0,069	0,163	0,133 ± 0,083
Predados	0,047	0,008	0,034	0,029	0,004	0,024	0,001	0,021 ± 0,017
Derrubados por dispersores primários	0,115	0,000	0,067	0,081	0,088	0,083	0,013	0,064 ± 0,042
Proporção de diásporos viáveis caídos abaixo da planta parental ¹	0,837	0,658	0,730	0,667	0,494	0,807	0,514	0,672 ± 0,133
Contribuição relativa de formigas para a dispersão ²	0,495	0,466	0,434	0,390	0,516	0,503	0,452	0,465 ± 0,044

¹Proporção de diásporos viáveis caídos abaixo da planta parental, foi obtida a partir da soma da soma das categorias “Maduros” mais “Derrubados por dispersores primários”. ²A contribuição relativa de formigas para a dispersão é o resultado da soma da proporção de diásporos viáveis que podem ser dispersos por formigas mais a proporção de diásporos em fezes de aves que podem ser dispersos por formigas. A proporção de diásporos viáveis que podem ser dispersos por formigas é resultado da multiplicação entre proporção média de diásporos íntegros removidos por formigas em experimento de exclusão (0,70) vezes a proporção de diásporos viáveis caídos abaixo de cada planta amostrada. A proporção de diásporos em fezes de aves que podem ser dispersos por formigas foi obtida pela multiplicação entre a proporção de diásporos removidos por formigas em fezes (0,51) de aves vezes a proporção de diásporos removidos por aves da copa de cada planta amostrada.

Tabela 2. Espécies de aves registradas ao longo de 70,5 horas de observações consumindo diásporos de *Xylopia sericea* durante as estações de frutificação de 2016 e 2017. EI = engole inteiro, CP = consome polpa, CB = carrega (diásporo) no bico; PD = preda diásporo.

Ordem/Família/Espécie	Nome Popular	Nº de visitas	Nº de indivíduos (média – amplitude)	Tempo de visita/segundos (média-amplitude)	Nº de diásporos consumidos	Distância voo pós alimentação em metros (amplitude)	Comportamento de ingestão
Galliformes							
Cracidae							
<i>Penelope obscura</i>	jacuaçu	1	4	136	14	3	EI
Piciformes							
Ramphastidae							
<i>Pteroglossus aracari</i>	araçari-de-bico-branco	2	5 (5)	58 (47 – 69)	13 (3 - 23)	3 - > 20	EI
Psittaciformes							
Psittacidae							
<i>Pionus maximiliani</i>	maitaca-verde	1	2	62	2	> 20	PD
<i>Psittacara leucophthalmus</i>	periquitão-maracanã	2	5 (5)	359 (67 – 651)	36 (9 – 72)	2 - > 20	PD
Passeriformes							
Tityridae							
<i>Pachyramphus validus</i>	caneleiro	5	2 (1-3)	139,4 (54 – 289)	2,8 (1 – 5)	2 - > 20	EI
Rynchocyclidae							
<i>Tolmomyias sulphureus</i>	bico-chato-de-orelha-preta	5	8 (1 – 3)	52,2 (15 – 97)	1,6 (1 – 3)	2 - > 20	EI
Tyrannidae							
<i>Elaenia flavogaster</i>	guaracava-de-barriga-amarela	1	1	19	3	10	EI

Continuação

<i>Camptostoma obsoletum</i>	risadinha	2	1	33,5 (29 – 38)	3 (2 – 4)	6 - > 20	EI
Vireonidae							
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	pitiguari	2	1	46,5 (31 – 62)	2,5 (1 – 4)	3 – 5	EI
Vireo chivi	juruviara	6	2,3 (1 – 5)	44,1 (19 – 76)	1,83 (1 – 3)	1 – 5	EI
Turdidae							
<i>Turdus leucomelas</i>	sabia-bar-ranco	1	1	10	1	10	EI
Thraupidae							
<i>Saltator similis</i>	trinca-ferro	1	1	122	9	10	EI/CP
<i>Nemosia pilleata</i>	saíra-de-cha-péu-preto	1	2	23	1	> 20	EI
<i>Tachyphonus coronatus</i>	tie-preto	1	1	15	2	2	EI/CP
<i>Tangara cyanoven-tris</i>	saíra-douradi-nha	5	2,2 (1 – 7)	55,4 (18 – 130)	3,6 (1 – 5)	3,4 (2 – 5)	EI/CP/CB
<i>Tangara cayana</i>	saíra-amarela	1	1	36	7	4	CP
<i>Tangara palmarum</i>	sanhaço-do-coqueiro	2	2(1 – 3)	122 (38 – 206)	1	2 – 10	EI/CP
<i>Tangara sayaca</i>	sanhaço-cin-zento	1	2	120	1	2	EI
<i>Tersina viridis</i>	saí-andorinha	1	2	33	2	10	EI
<i>Dacnis cayana</i>	sai-azul	9	2,1 (1 – 4)	81,7 (38 – 221)	2,22 (1 – 4)	2 - > 20	EI
<i>Hemithraupis rufi-capilla</i>	saira-ferru-gem	1	1	55	1	> 20	CP
<i>Conirostrum speci-osum</i>	figuinha-de-rabo-castanho	9	2,3 (1 – 6)	118,55 (17 – 247)	2,77 (1 – 8)	2 - > 20	EI/CP

Tabela 3. Análise de variância fatorial em blocos dos experimentos de remoção de diásporos conduzidos na Mata do Paraíso.

Análise de variância fatorial

Resposta: diasp_remo

	GL	SQ	Média	F	<i>P</i>
bloco	29	158,92	5,48	2,8982	<0,001
local	1	34,5	34,504	18,248	<0,001
tratamento	1	0,04	0,037	0,0198	0,8881
tipo_diasp	1	48,28	48,281	25,5338	<0,001
local:tratamento	1	1,35	1,353	0,7157	0,3985
local:tipo_diasp	1	2,17	2,167	1,1462	0,2856
tratamento:tipo_diasp	1	0,68	0,684	0,3615	0,5483
local:tratamento:tipo_diasp	1	0,01	0,006	0,0033	0,954
Resíduos	203	383,84	1,891		

Nota 1. A análise considerou cada planta frutificante e seu par não coespecífico com um bloco. As variáveis independentes foram o local de deposição do diásporo (abaixo ou fora da copa de *X. sericea*), o tratamento (exclusão ou controle) e o tipo de diásporo (polpa íntegra ou polpa removida). As diferenças significativas estão em negrito ($P < 0,05$).

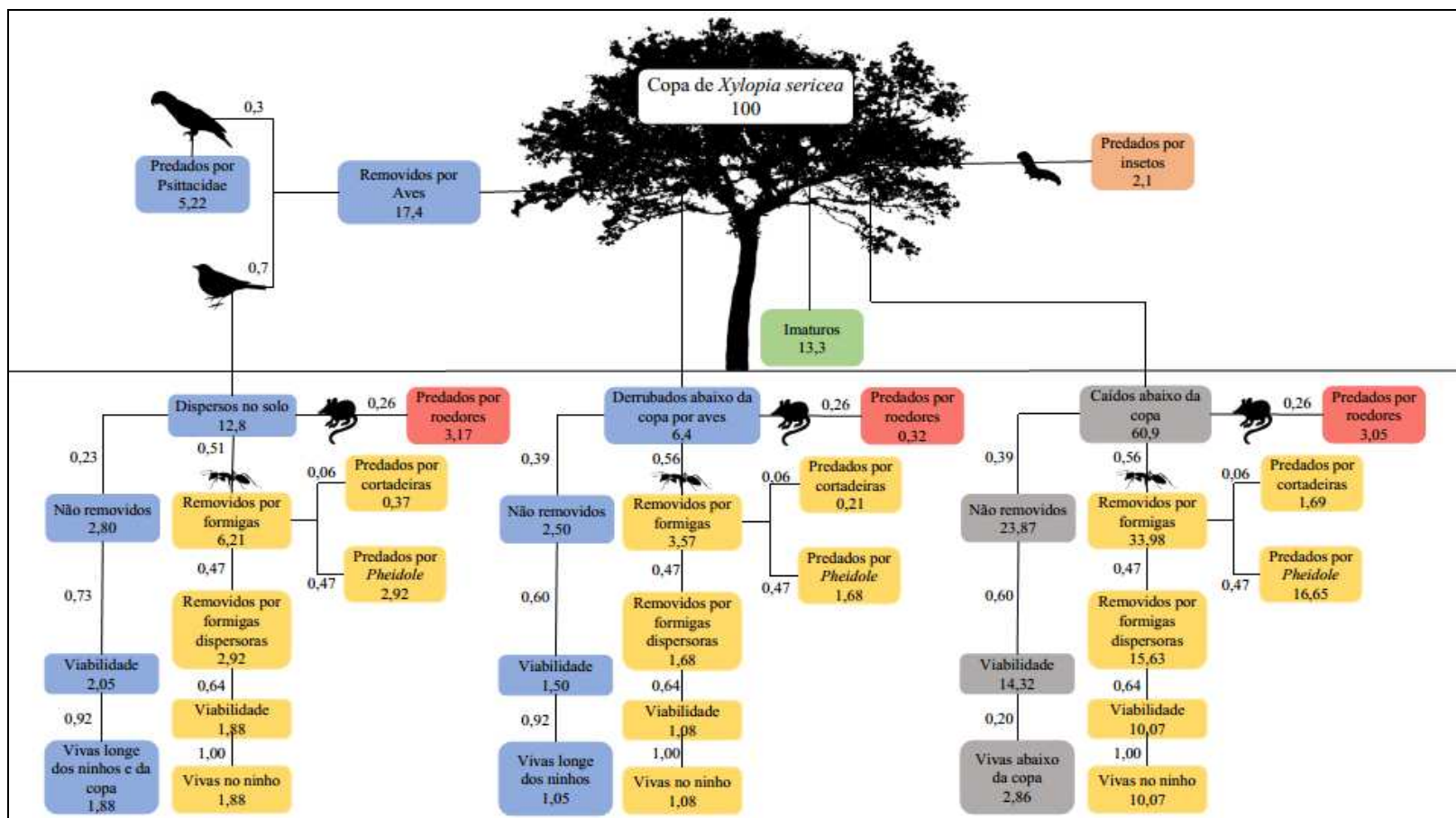


Figura 13. Fluxograma de transição de probabilidades de diásporos para plântulas de *Xylopia sericea* de até dez meses de idade em uma área de Mata Atlântica semidecidual de Viçosa, Minas Gerais. O fluxograma segue um caminho unidirecional iniciando o processo de dispersão na copa da árvore com uma produção hipotética de 100 diásporos (100%), os valores dentro das caixas representam a porcentagem de diásporos que chegam até determinado passo, os valores nas linhas são as probabilidades de transição do passo anterior para o subsequente. As figuras de animais nos caminhos, bem como as cores das caixas, indicam quem interage com diásporos, com: caixas azuis para aves, amarelas para formigas, vermelhas para roedores, bege para insetos predadores, verdes para imaturos caídos e cinza para maduros caídos abaixo da copa. Na caixa amarela “predados por cortadeiras” entende diásporo predados por *Atta sexdens* e *Acromyrmex subterraneus*.