

**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Padrões geográficos das síndromes de dispersão e características
dos frutos de espécies arbustivo-arbóreas em comunidades vegetais
da Mata Atlântica**

Flavia Campassi

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestre em Ecologia de Agroecossistemas.

**Piracicaba
2006**

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Flavia Campassi
Ecóloga

Padrões geográficos das síndromes de dispersão e características dos frutos de espécies arbustivo-arbóreas em comunidades vegetais da Mata Atlântica

Orientador:
Prof. Dr. **MAURO GALETTI RODRIGUES**

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Ecologia de Agroecossistemas.

**Piracicaba
2006**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP**

Campassi, Flavia

Padrões geográficos das síndromes de dispersão e características dos frutos de espécies arbustivo-arbóreas em comunidades vegetais da Mata Atlântica / Flavia Campassi. - - Piracicaba, 2006.

84 p. : il.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2006.

1. Comunidades vegetais 2. Dispersão de sementes 3. Ecologia florestal 4. Florestas
5. Fruto I. Título

CDD 634.94

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

Agradecimentos

Começarei meus agradecimentos, não da forma como gostaria, em ordem de importância, mas da forma que a formalidade do presente trabalho exige.

Agradeço primeiramente ao Programa de Pós-Graduação Interunidades - Ecologia de Agroecossistemas pela oportunidade de realizar o mestrado junto à ESALQ, suas instalações, estrutura e funcionários. Com um destaque para a secretária do programa Regina Freitas, sempre preocupada com os alunos. Agradeço também à CAPES pela bolsa de mestrado concedida e a FAPESP por apoiar integralmente as atividades do Laboratório de Biologia da Conservação (LaBiC).

Agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. Mauro Galetti, pela orientação no trabalho e mais do que isso, pela motivação sempre oferecida, pela agradável convivência e pelo oferecimento de excelentes condições de trabalho no LaBiC.

Faço um agradecimento especial ao Dr. Ary de Oliveira-Filho da Universidade Federal de Lavras – MG, por ter fornecido sua base de dados tão preciosa, que foi o ponto de partida para o meu trabalho de conclusão de curso na graduação e possibilitou sua continuação neste trabalho.

Agradeço a todos que de alguma forma contribuíram intelectualmente para este trabalho, com destaque para o Ms. Mário de Almeida Neto da Unicamp que tem enorme conhecimento e curiosidade, além de paciência para ajudar, sem a qual não seria possível completar este trabalho e foi responsável pela orientação do segundo capítulo. Muitas outras ajudas intelectuais foram importantes e gostaria de agradecer então ao Dr. Pedro Jordano por me receber em seu laboratório na Espanha e dar idéias valiosas, sempre com delicadeza. Ao Dr. Martín da Alemanha que ajudou com meus dados de cores de frutos. A dupla Paulo Guimarães Jr (Miúdo) - Unicamp e Rafael Fonseca – Conservação Internacional, pelo apoio e ajuda. Ao Dr. S. Pião da Unesp – Rio Claro pela ajuda inicial e ao Mateus Vidotti da Unesp – Rio Claro, que ajudou com os mapas do trabalho.

Faz-se fundamental meu agradecimento a todos os curadores de herbários que visitei durante essas anos, começando com o HRCB – Herbário Rioclarense, SP - Instituto de Botânica, RB – Jardim Botânico do Rio de Janeiro, NY – New York Botanical Garden, INPA – Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia e K – Royal Botanic Gardens. Foi muito importantes a hospitalidade, o acesso e as instalações que os curadores e funcionários me permitiram, em diferentes níveis.

Também agradeço à UNESP de Rio Claro por utilizar suas instalações e a biblioteca. Em especial agradeço o Departamento de Ecologia e seus funcionários por estarem sempre disponíveis para ajudar e, mais importante ainda, estarem sempre alegrando os corredores. Obrigada ao Sérgio, Sueli, Marilene, Bete e Carlinhos. Agradeço também a todos os colegas e amigos do LaBiC pela harmonia no trabalho: Eliana, Ariane, Julieta, Vanessa, Rodrigo, Marinha, Marinão, Camila, Goião, Rodrigão, Débora e também aqueles que passaram por aqui e seguiram outros rumos.

Os últimos agradecimentos ficam para aqueles que possuem a maior parte, na verdade, da minha gratidão, pelo o que cada um deles representa na minha vida e por isso mesmo são a melhor parte dela: meu pai Eugênio, minha mãe Cecília, meus irmãos Bruna, Lolô, Fabinho, minha avó Yvone, meu avô Armando, meus já falecidos nonnos Paola e Sergio, meu namorado Michel, sua família, e meus amigos Marcel, Pedro Henrique, Joana, Ariane, Julieta e Raquel. São todos queridíssimos, e estão no meu coração!

SUMÁRIO

RESUMO.....	5
ABSTRACT	6
1 INTRODUÇÃO	7
Referências	10
2 SÍNDROMES DE DISPERSÃO DE ESPÉCIES ARBUSTIVO-ARBÓREAS NA MATA ATLÂNTICA: DIFERENÇAS ENTRE FLORESTAS OMBROFILAS, SEMIDECIDUAS E DECÍDUAS	11
Resumo	11
Abstract	11
2.1 Introdução.....	12
2.2 Revisão Bibliográfica	13
2.3 Métodos.....	19
2.4 Resultados.....	23
2.5 Discussão	29
2.6 Conclusões.....	35
Referências	36
3 PADRÕES DE VARIAÇÃO NA PROPORÇÃO DE ZOOCORIA EM COMUNIDADES DE MATA ATLÂNTICA	42
Resumo	42
Abstract	42
3.1 Introdução.....	43
3.2 Revisão Bibliográfica	44
3.3 Métodos.....	47
3.4 Resultados.....	53
3.5 Discussão	70
3.6 Conclusões.....	75
Referências	76
APÊNDICE	82

RESUMO

Padrões geográficos das síndromes de dispersão e características dos frutos de espécies arbustivo-arbóreas em comunidades vegetais da Mata Atlântica

Frutos com sementes que são dispersas por vertebrados são muito freqüentes em florestas tropicais. Porém há uma grande variação na proporção de frutos zoocóricos quando se comparam diferentes comunidades. A Mata Atlântica deve possuir entre suas espécies, semelhante proporção de dispersão biótica com outras comunidades de floresta tropical mas deve apresentar diferenças entre as comunidades que a compõe caso sejam consideradas suas diferenças vegetacionais. No primeiro capítulo desta dissertação as síndromes de dispersão de sementes de espécies arbustivo-arbóreas foram quantificadas de forma geral para o domínio da Mata Atlântica e suas comunidades foram comparadas entre os três tipos de vegetações florestais que a compõe. As florestas ombrófila, estacional semidecidual e estacional decidual também foram comparadas quanto a variáveis relacionadas aos frutos zoocóricos como o tipo de dispersor (aves, mamíferos ou misto), tamanho do diásporo (diâmetro e comprimento) e cor do fruto. Para isso foram compiladas informações para mais de 2000 espécies de plantas, pertencentes a 188 comunidades no domínio da Mata Atlântica. As florestas que compões seu domínio diferem entre si. As comunidades da floresta ombrófila, que é a mais úmida, possuem maior proporção de frutos zoocóricos, maior proporção de frutos ornitocóricos, média dos diâmetros dos diásporos menores e maior proporção de cores preferencialmente relacionadas à dispersão por aves. O segundo capítulo, considerando que as espécies dispersas por animais aumentam das florestas temperadas para as florestas mais úmidas e variam de acordo com outros fatores ambientais como altitude, aridez, tipo de solo, disponibilidade de oxigênio, nutrientes, luz, e disponibilidade de dispersores, verifica quais variáveis climáticas e espaciais influenciam os modos de dispersão e as características dos frutos em comunidades do domínio da Mata Atlântica. As análises efetuadas envolveram correlações de Spearman e modelos de regressão linear entre as variáveis explanatórias (temperatura, precipitação, distância do oceano, latitude, longitude, entre outras). Os resultados principais encontrados foram: (a) comunidades vegetais com maior proporção de zoocoria entre suas espécies possuem mais frutos dispersos por aves do que por mamíferos, e também possuem frutos menores; (b) a altitude é um gradiente onde comunidades vegetais mais elevadas e com menores temperaturas, apresentam maior proporção de espécies ornitocóricas, com diásporos de menor diâmetro.

Palavras-chave: Mata Atlântica, floresta ombrófila, floresta estacional semidecidual, floresta estacional decidual, síndromes de dispersão de sementes, frutos, gradientes, autocorrelação espacial.

ABSTRACT

Geographic patterns of the fruit traits from Atlantic forest: environmental and ecological relationships of the dispersal modes.

Fruits with seeds dispersed by vertebrates are very frequent in tropical forests. However, there is a great variation in the proportion of zoochoric fruits when different communities are compared. Atlantic forest might have between its species, similar proportion of biotic dispersal modes comparing with other tropical forest communities but, its communities might show differences between if vegetational differences are considered. In the first chapter of this dissertation, the seed dispersal syndromes of shrub and tree species had been quantified for the domain of Atlantic forests and its communities had been compared between the three types of forest vegetations types that compose it. The forests humid forest, the stational semideciduous and the stational deciduous forest had been also compared in relation to others zoochoric fruit variables related as the type of disperser (birds, mammals or mixed), size of diaspore (diameter and length) and color of the fruit. Information has been taken for more than 2000 species of plants, compiled for 188 communities in the domain of Atlantic forest. The forests differs from each other. The communities of the humid forest have higher proportions of zoochory, higher proportion of bird dispersed fruits, smaller diameter means and higher mean of preferential colors related to bird dispersion. In the second chapter, considering that vertebrate dispersed species increase from temperate forests to the most humid forests and varies according to other environmental factors as altitude, dryness, soil type, oxygen availability, nutrients, light, and availability of dispersers, we verified which climatic and special variable influence the dispersal modes and the fruit traits in communities at the domain of Atlantic forest. The analyses had involved Spearman rank correlations and regression linear models between explanatory variables (temperature, precipitation, distance from the ocean, latitude, longitude, and others). The main results found are: (a) vegetal communities with higher proportion of zoochory have more bird dispersed fruits between its species than mammals fruits, and have also smaller fruits; (b) the altitude is a gradient where higher vegetal communities with lower temperatures show higher proportions of ornithochoric species, with smaller diameter diaspores.

Keywords: Atlantic forest, tropical rain forest, stationary semideciduous forest, stationary deciduous forest, seed dispersal syndromes, fruits, gradients, spatial autocorrelation.

1 INTRODUÇÃO

Alguns dos temas que são hoje objetos de estudo da biogeografia têm estado presentes no pensamento humano desde suas origens (ZUNINO; ZULLINI, 2003). Na segunda metade do século XVIII, o naturalista sueco Carl von Linné formulou a teoria do “paraíso terreno” para explicar as causas dos limites de distribuição geográfica das espécies. De acordo com essa teoria, todas as espécies teriam habitado uma única ilha tropical até que outras terras emergissem do mar, quando os animais e as plantas teriam migrado e ocupado as áreas onde são encontradas hoje (CRISCI; MORRONE, 1990). Segundo Linné, as espécies das áreas de maior altitude (ex. o cume de uma elevada montanha) daquela primeira ilha seriam as espécies encontradas em regiões de clima frio, enquanto as espécies das terras mais baixas daquela ilha original, seriam aquelas características de clima quente (CRISCI; MORRONE, 1990). Essa explicação pré-darwiniana demonstra a preocupação de Linné com as diferentes necessidades das espécies e seus gradientes de distribuição.

Alexander von Humboldt (1769 a 1859) é considerado um dos primeiros biogeógrafos autênticos com suas obras “Ansichten der Natur” (1808) e “De distributio geographica plantarum” (1817) (ZUNINO; ZULLINI, 2003). Através de suas viagens pelos diversos continentes, Humboldt comparou, analisou e procurou explicar os aspectos fisionômicos da vegetação (HUMBOLT, 1808, 1817). As obras de Charles Darwin (1809 a 1882) também influenciaram toda a explicação teórica dos padrões biogeográficos. Já para a zoogeografia, a obra “Distribuição Geográfica dos Animais” (1976) de Alfred Russel Wallace (1823 a 1913) foi e ainda é fundamental para todos os estudos modernos sobre a distribuição das faunas. Wallace, por ter se aventurado inclusive na Amazônia brasileira e trabalhar depois nas ilhas da Malásia, acabou chegando basicamente às mesmas conclusões sobre a evolução e diferenciação das espécies quase ao mesmo tempo em que Darwin. Enquanto Darwin e Wallace influenciaram especialmente a zoogeografia, as obras de Humboldt são o pilar da fitogeografia (TROPPEMAIR, 2004).

Mas porquê houve e ainda há tanto interesse nos padrões de distribuição geográfica das espécies? Padrões definidos por distribuições geográficas congruentes sugerem que condições atuais ou eventos prévios, ou os dois, tiveram influência no

estabelecimento e na migração das espécies (OLIVEIRA; DAILY, 1999). E o estudo das condições do passado, das condições atuais e das estruturas e dinâmicas existentes hoje, fazem parte do estudo da ecologia e outras importantes ciências recentes como a biologia da conservação.

A biogeografia estuda as interações, a organização e os processos espaciais do presente e do passado, dando ênfase às espécies que habitam determinado local (TROPPEMAIR, 2004). Seu objetivo é estudar os seres vivos, suas participações nas estruturas, nas inter-relações e nos processos dos geossistemas, numa visão espaço-temporal. Existem várias subdivisões dentro da biogeografia, uma delas é a biogeografia ecológica que estuda as inter-relações das espécies com as condições geológicas do meio ambiente em determinado espaço (TROPPEMAIR, 2004). Em qualquer livro sobre biogeografia fica claro que, além dos fatores físicos possuírem importante papel na determinação dos limites de distribuição de muitas plantas e animais, os próprios organismos, ao interagirem uns com os outros, podem limitar distribuições geográficas (COX; MOORE, 1993). No entanto, a interação entre os organismos, quando tratada sob o ponto de vista biogeográfico, se restringe principalmente ao funcionamento e efeitos da exclusão competitiva entre espécies. Este trabalho irá entrar no mundo da biogeografia ao tentar caracterizar e entender padrões da dispersão das sementes de espécies arbustivo-arbóreas da Mata Atlântica.

Foram coletadas informações sobre os modos de dispersão, cor e morfologia dos frutos das espécies da Mata Atlântica, “garimpadas” de diversas fontes, como “Árvores brasileiras” de Harri Lorenzi (2002), que durante 10 anos trabalhou em todos os ecossistemas brasileiros identificando as árvores, coletando sementes, material para herbário e fotografando. Outra fonte importante foi a Flora Neotropica, que já publicou através de diversos autores, 98 monografias dos inventários de grupos de plantas e famílias neotropicais. A “Flora Brasiliensis” (MARTIUS; EICHLER, 1906) também foi fundamental para o levantamento. Essa é uma das maiores obras botânicas de todos os tempos, com tratamentos taxonômicos de 22.767 espécies de angiospermas distribuídas em 15 volumes. A Flora Brasiliensis teve origem na viagem de Spix e Von Martius pelo Brasil, quando percorreram 10.000 km em três anos. Imagens digitalizadas

em grande resolução de suas incríveis pranchas podem ser visualizadas na internet (CRIA, 2006).

Muitos outros livros também foram utilizados, porém, a grande maioria dos dados foi coletada em herbários. Tentou-se encontrar os frutos de mais de 2.500 espécies de espécies arbustivo-arbóreas em 6 herbários diferentes: HRCB – Herbário Rioclarense; SP - Instituto de Botânica; RB - Jardim Botânico do Rio de Janeiro; INPA – Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia; NY – New York Botanical Garden e K – Royal Botanic Gardens. Todas as exsicatas de uma mesma espécie foram abertas e, quando estas continham frutos, a ficha de coleta era observada. O cuidado dos coletores em descrever se o fruto estava ou não maduro no momento da coleta da amostra, a sua coloração quando maduro, se o fruto era ou não comestível e até observações sobre a o tipo de fauna que o consome, foram fundamentais para este trabalho. Porém, nem todos os coletores, antigos e famosos naturalistas ou pesquisadores de hoje em dia, estão atentos para detalhes desse tipo, o que impossibilitou, muitas vezes, de o fruto ser medido com o paquímetro.

As carpotecas teriam sido o melhor meio de coletar as informações necessárias, mas no entanto muitos herbários não possuem essas coleções bem organizadas, e dificilmente estão completas, talvez até pela falta de coleta de frutos exclusivamente para serem deixados nelas. De qualquer forma, nos herbários que possuem uma carpoteca, geralmente lá foram encontrados os maiores frutos. Seria interessante que a mesma importância dada às coletas e aos herbários, fosse dada no momento de preenchimento da ficha por parte dos pesquisadores e coletores, completando-as da melhor forma possível, com informações ecológicas do tipo das utilizadas aqui, assim como cuidados para coletar frutos destinados às carpotecas.

Já houve uma época em que o mapa mundi ainda estava inacabado; onde terras, ilhas e continentes estavam sendo “descobertos”; as explicações, quando havia, eram divinas; os naturalistas se aventuravam e descobriam uma infinidade de espécies novas (criaturas e seres estranhos não eram apenas fábulas, eram reais); o mundo parecia mais cheio de aventuras. Hoje, uso de satélites orbitais que possibilitam a compreensão do macro, ou de microscópios avançadíssimos que possibilitam a visão do mínimo, faz com que muitas vezes, o pesquisador atual de ciências naturais não

tenha nem que sair de seu escritório. O desafio então, está provavelmente em utilizar a tecnologia e o conhecimento atual, com a mesma beleza e curiosidade de antigamente.

Referências

COX, C.B.; MOORE, P.D. **Biogeography**: an ecological and evolutionary approach. 5th ed. Oxford: Blackwell Science. 1993. 326 p.

CENTRO DE REFERÊNCIA EM INFORMAÇÃO AMBIENTAL. Disponível em: <<http://florabrasiliensis.cria.org.br>>. Acesso em: 10 maio 2006.

CRISCI, J.V.; MORRONE, J.J. Em busca del paraíso perdido: la biogeografía histórica. **Ciencia Hoy**, Buenos Aires, v.1, n. 5, p. 26-34, 1990.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas nativas arbóreas do Brasil. Nova odessa: Ed. Plantarum, 2002. 2 v.

MARTIUS, C.F.P. von; EICHLER, A.W. **Flora brasiliensis**. Berlin, 1906. 15 v.

MEYER, J. **Botanische geographie**. Philadelphia: Hildburghausen Bibliographischen Instituts, 1860. 27 x 37 cm. Escala 1:32.000.

OLIVEIRA, A.A. de; DAILY, D.C. Geographic distribution of tree species occurring in the region of Manaus, Brazil: implications for regional diversity and conservation. **Biodiversity and Conservation**, Dordrecht, v. 8, n. 9, p. 1245-1259, 1999.

TILMAN, D.; KAREIVA, P. **Spatial ecology**: the role of space in population dynamics and interspecific interactions. New Jersey: Princeton University Press, 1997. 203 p.

TROPPEMAIR, H. **Biogeografia e meio ambiente**. 6.ed. Rio Claro: Divisa, 2004. 205 p.

ZUNINO, M.; ZULLINI, A. **Biogeografía**: la dimensión espacial de la evolución, México: Fondo de Cultura Económica México, 2003. 359 p.

2 SÍNDROMES DE DISPERSÃO DE ESPÉCIES ARBUSTIVO-ARBÓREAS NA MATA ATLÂNTICA: DIFERENÇAS ENTRE FLORESTAS OMBROFILAS, SEMIDECIDUAS E DECÍDUAS

Resumo

Frutos com sementes que são dispersas por vertebrados são muito freqüentes em florestas tropicais. Porém há uma grande variação na proporção de frutos zoocóricos quando se comparam diferentes comunidades. A Mata Atlântica deve possuir entre suas espécies, semelhante proporção de dispersão biótica com outras comunidades de floresta tropical. Mas pode apresentar diferenças entre as comunidades que a compõe caso sejam consideradas suas diferenças vegetacionais. Neste capítulo, as síndromes de dispersão de sementes de espécies arbustivo-arbóreas foram quantificadas de forma geral para o domínio da Mata Atlântica e suas comunidades foram comparadas entre os três tipos de vegetações florestais que a compõe. As florestas ombrófila, estacional semidecidual e estacional decidual também foram comparadas quanto a variáveis relacionadas aos frutos zoocóricos como o tipo de dispersor (aves, mamíferos ou misto), tamanho do diásporo (diâmetro e comprimento) e cor do fruto. Para isso foram compiladas informações para mais de 2000 espécies de plantas, pertencentes a 188 comunidades no domínio da Mata Atlântica. Para testar se existe diferença entre a proporção das variáveis estudadas nas florestas foi aplicado ANOVA e teste *a posteriori* de Tukey-Kramer. A proporção de espécies zoocóricas entre as espécies do domínio da Mata Atlântica é alto, semelhante a outras florestas tropicais. Porém, as florestas que compões seu domínio diferem entre si. As comunidades da floresta ombrófila, que é a mais úmida, possuem maior proporção de frutos zoocóricos, maior proporção de frutos ornitocóricos, média dos diâmetros dos diásporos menores e maior proporção de cores preferencialmente relacionadas à dispersão por aves. Já as comunidades da floresta estacional decidual parecem estar em outro extremo, com maiores proporções de dispersão abiótica, maior proporção de frutos mamaliocóricos, maiores diâmetros e menores proporções de frutos dispersos preferencialmente por aves. As comunidades de floresta estacional semidecidual ocupariam uma posição intermediária entre essas duas florestas. As diferenças encontradas devem refletir provavelmente padrões de diferenciação florística entre as comunidades das distintas florestas, bem como a disponibilidade de dispersores em cada uma delas.

Palavras-chave: Mata Atlântica, florestas tropicais, síndromes de dispersão, zoocoria, tamanho de fruto, cores.

Abstract

Dispersal syndromes of shrub and tree species from Atlantic Forest: differences between rain forests, semideciduous and deciduous forests

Fruits with seeds dispersed by vertebrates are very frequent in tropical forests. However there is a great variation in the proportion of zoochoric fruits when different communities are compared. Atlantic forest might have between its species, similar

proportion of biotic dispersal modes comparing with other tropical forest communities, but, its communities might show differences between if vegetational differences are considered. In this chapter, the seed dispersal syndromes shrub and tree species had been quantified for the domain of Atlantic forest, and its communities had been compared between the three types of forest vegetations types that compose it. The forests humid forest, the stational semidecidual and the stacional decidual forest had been also compared in relation to others zoochoric fruit variables related as the type of disperser (birds, mammals or mixed), size of diaspore (diameter and length) and color of the fruit. Information has been taken for more than 2000 species of plants, compiled for 188 communities in the domain of Atlantic forest. The humid forest communities have higher proportions of zoochory, To test difference between forests we applied an ANOVA and the Tukey-Kramer test *a posteriori*. The zoochoric proportion between species from the Atlantic forest domain is high, similar to other tropical forests. However, the forests that compose it differ between each other. The communities of the humid forest have higher zoochoric fruits proportions, higher ornitochoric fruits proportions, smaller mean diaspore diameters and higher proportions of bird dispersion related colors. The communities from decidual stacional forest seem to be in another extremity, with higher proportions of abiotic dispersal modes, higher mammaliochory dispersal proportions, higher mean diaspore diameters and less proportions of bird dispersed fruits colors. The communities from semidecidual stacional forest seems to occupy an intermediate position between the other two forests. The differences found may reflect probably floristic patterns of differentiation between communities of different forests, as well as the availability of dispersers in each one of them.

Keywords: Atlantic forest, tropical forests, dispersal syndromes, zoochory, fruit size, colors.

2.1 Introdução

As fontes de frutos mais importantes nos ambientes contemporâneos são, desde o Terciário, as angiospermas (FLEMING, 1991). Elas são o grupo vegetal de maior sucesso em termos de diversidade, abundância e dominância, perfazendo 250.000 a 300.000 espécies e tendo evoluído diversos sistemas de dispersão de sementes durante o Paleoceno e o Neo Eoceno (ERIKSSON; FRIIS; LOFGREN, 2000). Durante o ciclo de vida de uma planta, a fase da dispersão de sementes é uma das etapas mais críticas (WILLSON, 1992; HERRERA, 2002) e o sucesso reprodutivo das espécies que dependem de vertebrados para terem suas sementes dispersas é afetado diretamente por diferentes critérios utilizados na seleção de frutos (JANSON, 1983; WHEELWRIGHT; JANSON, 1985).

A interação entre as planta e seus dispersores tem então um papel muito importante na caracterização do ambiente onde essa troca ocorre e sua manutenção e

ela pode ser medida, de certa forma, através da quantidade de plantas que possuem essa forma de dispersão de sementes. Embora estudos pontuais sejam capazes de revelar particularidades do funcionamento de uma comunidade vegetal em determinado local, a Mata Atlântica com toda a sua diversidade de espécies e ambientes, não possui, até então, um estudo de larga escala que enfoque em suas principais florestas.

Este estudo irá primeiramente quantificar a proporção dos modos de dispersão de espécies arbustivo-arbóreas no domínio da Mata Atlântica; comparar a proporção dos modos de dispersão entre os principais tipos de florestas e verificar como algumas variáveis (tipo de dispersor, tamanho dos diásporos e cores) relacionadas às características dos frutos das espécies da Mata Atlântica variam entre as florestas.

A hipótese trabalhada neste capítulo será de que as variáveis estudadas devem apresentar diferenças entre os tipos florestais que formam o domínio da Mata Atlântica, a partir das comunidades vegetais da floresta mais úmida para as da floresta mais seca.

2.2 Revisão Bibliográfica

Síndromes são respostas às histórias de vida e são compartilhadas por um grupo de espécies (STEBBINS, 1974). A síndrome de dispersão de uma planta é o conjunto de características que permite diagnosticar qual a estratégia utilizada pela planta para obter sucesso na fase de dispersão de suas sementes. Ridley (1930) e van der Pijl (1972) realizaram estudos clássicos que mostraram a existência de diferentes meios de dispersão de sementes e que podem ser inferidos através da morfologia de frutos e sementes das plantas. As síndromes de dispersão de sementes geralmente são classificadas em duas formas principais: (1) a dispersão biótica ou zoocoria, que utiliza os animais como agentes dispersores, atraindo-os através de uma polpa carnosa rica em nutrientes, atrativos químicos, estruturas aderentes e mimetismo e (2) a dispersão abiótica, através da água, vento, ou dispersão própria (autocoria) (HOWE; SMALLWOOD, 1982; PIJL, 1972).

A quantificação das síndromes associadas à grupos particulares de dispersores começou nos anos 80 com os trabalhos de Janson (1983), Knight e Siegfried (1983), Gautier-Hion (1985) e Willson; Irvine e Walsh (1989). Ainda nos dias de hoje, estudos e quantificações sobre síndromes de dispersão em diferentes partes do mundo vêm

sendo realizados (ver CARPENTER; READ; JAFFRÉ, 2003; GRIZ; MACHADO, 2001; LINK; STEVENSON, 2004). As diferenças interespecíficas dos meios de dispersão podem ser integradas dentro e entre comunidades vegetais. Uma abordagem deste tipo é quantificação da proporção dos potenciais vetores dispersores (OZINGA et al., 2004). Quando a importância relativa dos mecanismos de dispersão é comparada entre florestas neotropicais e florestas paleotropicais (HOWE; SMALLWOOD, 1982) e entre florestas ombrófilas e florestas decíduas (GENTRY, 1995) nota-se grandes diferenças dos modos de dispersão. Os primeiros estudos voltados para as diferenças dos modos de dispersão entre habitats foram Gentry (1983); Hughes et al. (1994); Willson; Irvine e Walsh (1989) e Willson (1990), mas são poucos e apresentam limitações metodológicas quanto à fraca definição utilizada tanto para os modos de dispersão como para as características dos habitats (OZINGA et al., 2004).

A zoocoria é o modo de dispersão dominante em florestas tropicais (FLEMING, 1979; HOWE; SMALLWOOD, 1982; JANSON, 1983; JORDANO, 2000) e a proporção de espécies lenhosas zoocóricas varia de 70 a 95% (JORDANO, 2000; PERES; ROOSMALEN, 2002). Entre florestas tropicais, a proporção de zoocoria diminui das áreas úmidas em direção às áreas secas devido a uma forte associação existente entre a pluviosidade e a frequência de frutos carnosos (GENTRY, 1982; WILLSON; IRVINE; WALSH, 1989).

A anemocoria é mais comum nas fisionomias abertas do que nas formações florestais (OLIVEIRA; MOREIRA, 1992), existindo uma correlação negativa significativa entre a porcentagem de árvores de dossel dispersas pelo vento e a precipitação anual (HOWE; SMALLWOOD, 1982). Em um estudo comparativo entre nove áreas distintas de vegetação de cerrado *sensu strictu* no Brasil, VIEIRA et al. (2002) encontraram proporções de anemocoria variando entre 26,7 a 46,6%. Essas proporções encontradas em vegetação savânica são muito maiores se comparadas às taxas de dispersão abiótica encontradas por diversos estudos realizados em comunidades de florestas (tabela 1). As espécies dispersas pelo vento são favorecidas pela falta de um dossel contínuo das fisionomias abertas (HOWE; SMALLWOOD, 1982). Esta hipótese é reforçada por alguns estudos que mostraram maior proporção de espécies anemocóricas frutificando em período do ano caracterizado por ventos mais fortes e

ausência de chuvas (SPINA et al., 2001). Também já foi verificado que a deiscência e a dispersão das espécies anemocóricas é facilitada pela desidratação do pericarpo e pela perda de folhas durante a época seca (MANTOVANI; MARTINS, 1993).

A autocoria é uma estratégia de dispersão também encontrada em poucas espécies. Em áreas de cerrado, Vieira et al. (2002) encontraram entre 1,4 a 5% de espécies arbustivo-arbóreas autocóricas e não registraram nenhuma espécie autocórica em áreas de savanas amazônicas. Esta baixa representatividade de espécies autocóricas também parece ser a regra em comunidades vegetais da Mata Atlântica (TALORA; MORELLATO, 2000; GRIZ; MACHADO, 1998).

Tabela 1 - Proporção de zoocoria encontrada em diversos estudos de comunidades em diferentes tipos de vegetação da Mata Atlântica brasileira

Bioma	Tipo de vegetação	Região do estudo e estado	Hábito e total de espécies estudadas	Espécies zoocóricas (%)	Referências bibliográficas*
Mata Atlântica	Floresta Tropical Úmida	Nordeste (PE)	arbustivo-arbóreas (67)	96	(1)
	Floresta Tropical Úmida	Sudeste (SP)	arbóreas (169)	87	(2)
	Floresta Tropical Úmida	Nordeste (diversos)	arbóreas (427)	71	(3)
	Floresta Tropical Semidecidual de altitude e mesófila	Sudeste (SP)	arbustivo-arbóreas (182)	69	(4)
	Floresta Tropical Semidecidual	Sudeste (SP)	arbóreas (265)	49	(5)
	Floresta de Restinga	Sudeste (SP)	arbóreas (46)	87	(6)
	Floresta de Brejo	Sudeste (SP)	arbóreas (65)	75	(7)
Caatinga	Caatinga	Nordeste (PE)	arbustivo-arbóreas (26)	31	(8)
	Dunas	Nordeste (BA)	arbóreas (21)	50	(9)
Amazônia	Campina Amazônica	Norte (AM)	arbóreas (37)	74	(10)
	Savanas Amazônicas ^a	Norte (AM, RR, PA, AP)	arbustivo-arbóreas (48)	42 a 67	(11)
Cerrado	Cerrado	Sudeste (SP)	arbustivo-arbóreas (108)	62	(12)
	Cerrado <i>sensu strictu</i>	Nordeste (CE)	arbustivo-arbóreas (60)	70	(13)
	Cerrado <i>sensu strictu</i>	Sudeste (SP)	arbustivo-arbóreas (70)	64	(14)
	Cerrado <i>sensu strictu</i>	Sudeste (SP)	arbóreas (271)	52	(15)
	Cerrado <i>sensu strictu</i> ^b	Centro-Oeste (MT, DF e GO)	arbustivo-arbóreas (177)	51 a 68	(11)
	Cerrado ^c	Nordeste (PI)	arbóreas (83)	57	(16)

Notas: *Referências Bibliográficas: (1) Griz e Machado (1998); (2) Galetti (1996); (3) Silva e Tabarelli (2000); (4) Morelato e Leitão (1992); (5) Galetti (1992); (6) Talora e Morelato (2000); (7) Spina, Ferreira e Leitão-Filho (2001); (8) Griz e Machado (2001); (9) Rocha, Queiroz e Pirani (2004); (10) Macedo (1977); (11) Vieira et al. (2002); (12) Batalha e Mantovani (2000); (13) Costa, Araujo e Lima-Verde (2004); (14) Weiser e Godoy (2001); (15) Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger (1983); (16) Ribeiro e Tabarelli (2002).

^aEstudo realizado com a listagem de plantas de 5 áreas de savana amazônica.

^bEstudo realizado com a listagem de plantas de 9 áreas de cerrado *sensu strictu*.

^cEstudo realizado em quatro tipos estruturais de cerrado.

Do ponto de vista do frugívoro, o tamanho, a cor e a composição química dos frutos são alguns dos critérios utilizados para selecionar os frutos, que podem inclusive estar correlacionados a determinados grupos de animais dispersores (RIDLEY, 1930). Além das características morfológicas e fisiológicas, há também características fenológicas associadas ao agente dispersor (PIJL, 1982; JORDANO, 1995).

As características gerais do tamanho de frutos são explicadas como, basicamente, um reflexo da mudança no tamanho das sementes (ERIKSSON; FRIIS; LÖFGREN, 2000), no entanto, este estudo utilizará o tamanho do fruto, que é a unidade de dispersão capaz de ser engolida pelos menores dispersores. Willson; Irvine e Walsh (1989) definiram que os frutos pequenos (< 2 cm) são consumidos por aves, e os demais são consumidos por mamíferos. Mesmo ocorrendo alguma sobreposição entre essas categorias, a classificação usada pelos autores baseou-se nas aparentes adaptações morfológicas dos frutos para essa categorização de seus principais consumidores. Isso porque o tamanho de fruto e o tipo de consumidor são dependentes estatisticamente entre si (KNIGHT; SIEGFRIED, 1983).

A coloração é uma das características importantes no processo de atração da fauna e também depende do tipo de consumidor, porém as influências do tamanho e do tipo de consumidor sobre a cor do fruto seriam independentes entre si (KNIGHT; SIEGFRIED, 1983). As cores podem diferir dependendo de quando os frutos são consumidos preferencialmente por mamíferos ou aves – espécies com frutos amarelos, laranja e verde tendem a serem selecionadas por mamíferos, enquanto aves escolheriam as cores preta e vermelha (KNIGHT; SIEGFRIED, 1983).

O bioma Mata Atlântica abrange originalmente uma grande extensão territorial e é composto por pelo menos cinco diferentes tipos de formações florestais (figura 1), com mais de 3.300 km ao longo da costa do Brasil, com latitudes que variam entre 6° e 30°S (SOS MATA ATLÂNTICA & INPE, 1993). Os sistemas atlânticos apresentam alta heterogeneidade e um caráter naturalmente muito perturbado (BROWN & BROWN, 1992) e dos quais fazem parte 5 diferentes tipos de formações florestais – florestas ombrófilas densa, aberta e mista, florestas estacionais semidecidual e decidual – além de outras formas de vegetação como restingas, mangues e outros (figura 1).

Com exceção de Vicente; Santos e Tabarelli (2003), os outros estudos sobre os modos de dispersão de sementes em comunidades de Mata Atlântica são apenas pontuais (GALETTI, 1992, 1996; GRIZ; MACHADO, 1998; MORELLATO; LEITÃO, 1992). Este estudo é a primeira quantificação dos modos de dispersão na Mata Atlântica em grande escala e trabalha com a hipótese de que as síndromes de dispersão, os dispersores, tamanho e cor dos frutos consumidos por vertebrados, variem da floresta com maior umidade para a floresta mais seca, de forma que espera-se encontrar mais frutos zoocóricos entre as comunidades da floresta ombrófila, assim como maior proporção de espécies ornitocóricas, frutos menores e cores freqüentemente associadas à seleção por aves, quando comparada às florestas semidecíduais e decíduais. Nossos objetivos foram: (1) quantificar a proporção dos modos de dispersão de espécies arbustivo-arbóreas para o domínio da Mata Atlântica; (2) comparar a proporção dos modos de dispersão entre os diferentes tipos de floresta; (3) verificar como variáveis relacionadas às características dos frutos (proporção dos tipos de dispersores, tamanho do diásporo e cor dos frutos) variam entre as três florestas e (4) testar se cores típicas de frutos dispersos por aves e por mamíferos variam nas comunidades de acordo com o tipo de floresta.

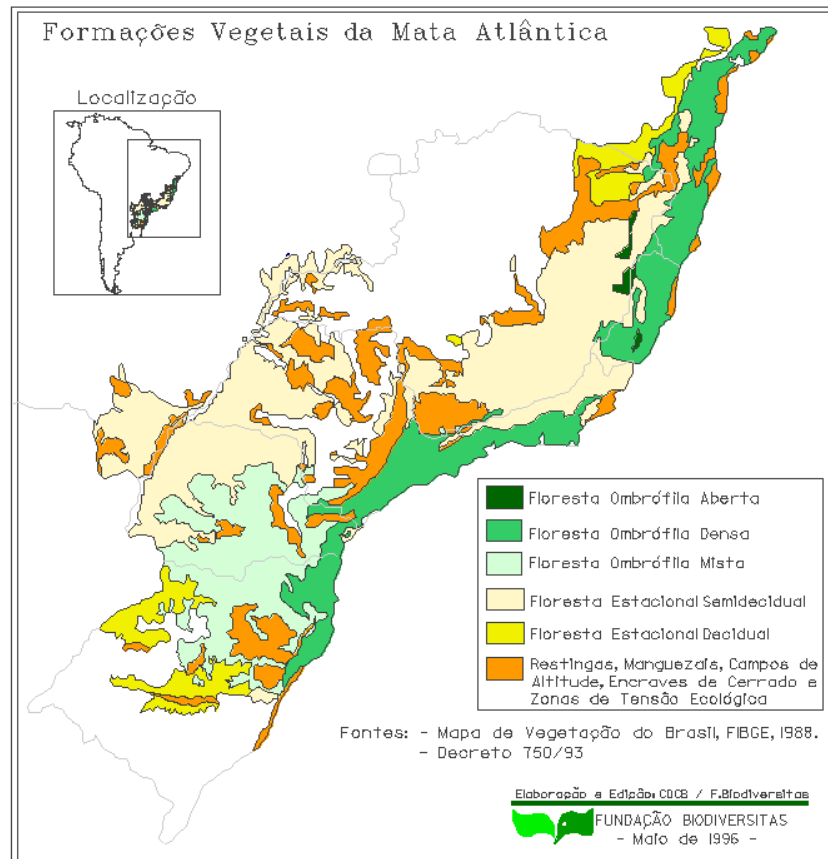


Figura 1 – Formações vegetais da Mata Atlântica incluem cinco tipos de florestas, além de outras vegetações

2.3 Métodos

a) Classificação das síndromes de dispersão e morfologia das espécies

As espécies de arbustos e árvores do domínio da Mata Atlântica brasileira tiveram informações coletadas sobre as síndromes de dispersão de suas sementes. A classificação das síndromes foi baseada em características do fruto como tipo (seco ou carnoso), presença de mesocarpo, tamanho do diásporo e outras estruturas como elaiossomas e asas (PIJL, 1982). As espécies foram classificadas como zoocóricas, anemocóricas, autocóricas ou dispersão abiótica (quando não foi feita distinção entre a auto e a anemocoria para sementes de frutos deiscientes e secos). Os frutos autocóricos não foram diferenciados entre dispersão balística e barocoria (dispersão através da gravidade).

Para os frutos zoocóricos, foi determinada uma sub-síndrome específica, como dispersão por aves (ornitocoria), mamíferos (mamaliocoria) ou mista (quando os dois tipos de vertebrados consomem e dispersam o fruto), segundo Jordano (1995). Dados de literatura, observações pessoais, estudos de dispersão de sementes e sobre dieta de vertebrados foram especialmente úteis na determinação das sub-síndromes (as referências completas podem ser obtidas com o autor).

Foram coletadas duas variáveis relacionadas ao tamanho do diásporo: diâmetro e comprimento. Essas medidas foram feitas com um paquímetro, coletadas para a maioria das espécies em carpotecas e exsicatas de herbários com frutos não danificados (só foram medidos frutos com sua morfologia bem preservada e frutos muito desidratados, achatados ou deformados foram ignorados), e identificados pelos respectivos coletores nas fichas das exsicatas como estando maduros no momento da coleta. Exsicatas com frutos descritos como verdes, assim como aquelas sem qualquer informação sobre o estado do fruto, não foram utilizadas. Dados complementares sobre os frutos foram coletados da Flora Neotropica, Flora Brasiliensis, entre outros.

Informação sobre a cor de frutos foi adicionada e dividida de acordo com categorias estipuladas com base em outros estudos (KNIGHT; SIEGFRIED, 1983; NAKANISHI, 1996; WILLSON; THOMPSON, 1982): branca, vermelha, laranja, amarela, verde, marrom e azul/preta. Incluiu-se nessas categorias os displays multicoloridos que englobam os diásporos com duas ou mais cores diferentes da do fundo contrastante das árvores com acessórios estruturais conspícuos como pedúnculos, cálices persistentes e endocarpos deiscentes. Frutos com cores brilhantes tendem a serem dispersos por aves (SKUTCH, 1980), mas brilho dos frutos não foi uma variável medida neste trabalho.

b) Comunidades vegetais da Mata Atlântica

A morfologia e síndromes de dispersão das espécies pertencentes ao domínio da Mata Atlântica *sensu* “latíssimo” foram “cruzadas” com informações florísticas de comunidades vegetais pertencentes ao domínio da Mata Atlântica já utilizadas anteriormente por Oliveira-Filho e Fontes (2000).

Todas as comunidades vegetais ocorrem entre as latitudes 10°25' – 26°30' S e longitudes 38°57' – 57°40' W e foram classificadas em um dos três tipos de formação

florestal encontrados no domínio da Mata Atlântica: floresta ombrófila, floresta estacional semidecidual e floresta estacional decidual. Devido à grande amplitude espacial na qual se distribuem, quase todas essas comunidades estão inseridas em uma matriz de mosaicos que pode incluir outras formas de vegetação como áreas de cerrado e áreas antropizadas (IBGE, 1992) (ver tabela 2). Diversos tipos de solo estão presentes nos pontos estudados, com predominância de latossolos, cambissolos e chernossolos (IBGE, 2001).

Tabela 2 – Resumo das características espaciais e físicas das comunidades de plantas arbustivo-arbóreas provenientes de estudos florísticos utilizados na formulação da lista de espécies da Mata Atlântica, por tipo de floresta

Características Gerais	Tipo de Floresta		
	Floresta Ombrófila (58 localidades)	Floresta Estacional Semidecidual (104 localidades)	Floresta Estacional Decidual (26 localidades)
Amplitude latitudinal	14°48' a 25°30' S	12°34' a 26°30' S	10°25' a 21°15' S
Amplitude longitudinal	38°57' a 50°25' W	40°35' a 56°57' W	43°28' a 57°40' W
Amplitude altitudinal (m)	4 – 1900	25 – 1480	85 – 1050
Amplitude da temperatura média anual (C)	12,9 – 24,5	14,8 – 25,3	21,5 – 26,8
Amplitude da precipitação média anual (mm)	1027 – 3591	771 – 2374	916 – 2374
Número de espécies arbustivo-arbóreas	1939	1597	451

Cada floresta obviamente apresenta diferenças florísticas em suas comunidades vegetais. Algumas espécies, *Casearia sylvestris* Swartz (Flacourtiaceae) e *Anadenanthera colubrine* (Vell.) Brenan (Fabaceae), por exemplo, ocorrem nos três tipos de florestas e estão presentes em grande parte das comunidades (figura 2). Por outro lado, existem espécies presentes em apenas um dos tipos de florestas como a *Aspidosperma pyrifolium* Mart. (Apocynaceae) e *Talisia esculenta* (A. St.-Hil.) Radlk. (Sapindaceae) que ocorrem em comunidades vegetais da floresta estacional decidual;

Parkia pendula (Willd.) Benth. ex Walp. (Fabaceae) e *Virola officinalis* Warb. (Myristicaceae) que são exclusivas da floresta ombrófila e *Ilex brasiliensis* (Sprengel) Loesen (Aquifoliaceae) e *Attalea speciosa* Martt. (Arecaceae), espécies presentes em comunidades da floresta estacional semidecidual.

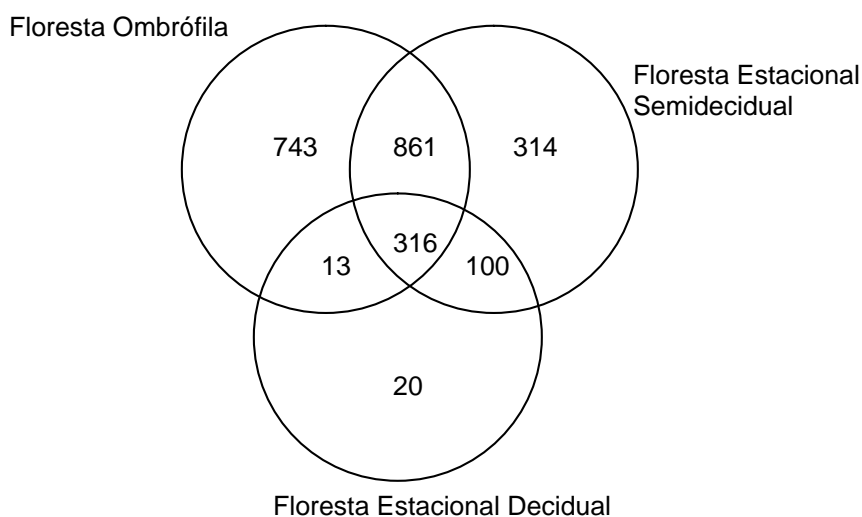


Figura 2 – Espécies arbustivo-arbóreas das comunidades vegetais por tipo de floresta da Mata Atlântica

Para testar a existência de diferença entre florestas quanto ao modo de dispersão entre os três tipos de florestas da Mata Atlântica, foram utilizadas as proporções dos modos de dispersão das espécies de cada comunidade, divididos entre frutos com dispersão biótica e frutos abióticos. Foi aplicada ANOVA e Tukey-Kramer, como teste *a posteriori*. Os mesmos testes estatísticos foram utilizados para verificar se existe diferença entre as três florestas quanto à proporção de espécies ornitocóricas, mamaliocóricas e mistas nas comunidades, assim como quanto ao tamanho dos diásporos. As variáveis foram todas testadas previamente quanto à sua normalidade e homocedasticidade.

Histogramas de frequência das categorias de cores foram feitos para as espécies do domínio da Mata Atlântica e separadamente para as espécies de cada tipo de floresta. A proporção relativa da contribuição de cada sub-síndrome nas categorias de cores foi analisada, separando as cores em dois grupos de acordo com o tipo de dispersor: as cores multicolorida, branca, vermelha e preta foram estabelecidas como sendo consumidas preferencialmente por aves e, as categorias amarela, laranja, verde e

marrom foram estabelecidas como sendo consumidas preferencialmente por mamíferos (PIJL, 1972).

Para testar se grupos de cores encontradas tipicamente em frutos dispersos por mamíferos e grupos de cores encontradas em frutos dispersos por aves variam de acordo com o tipo de floresta, foram calculadas as proporções entre as cores de dois grupos para as 188 comunidades: o primeiro grupo reuniu duas cores de mamíferos (frutos marrons e verdes) e o outro reuniu as cores de aves (frutos pretos e vermelhos). A proporção de cada grupo de cor foi comparada entre florestas através de ANOVA e teste *a posteriori* de Tukey-Kramer.

2.4 Resultados

Das espécies arbustivo-arbóreas levantadas por Oliveira-Filho e Fontes (2000), foi possível obter informação sobre a síndrome de dispersão para 2292 delas. O modo de dispersão mais comum no domínio da Mata Atlântica é a zoocoria com 75,4% das espécies (N = 1728), seguida pela anemocoria com 17,3% (N = 397), autocoria com 6,3% (N = 145) e abióticos com 1% (N = 22).

O tipo florestal que apresentou maior proporção de zoocoria entre suas espécies foi a floresta ombrófila, com 78% de dispersão por vertebrados. Depois vem a floresta semidecidual com 74% das espécies e a floresta decidual, com apenas 62% (figura 3). À medida que há uma diminuição na frequência de espécies zoocóricas da floresta ombrófila para a floresta decidual, os frutos anemocóricos e autocóricos aumentam em igual proporção de 1,7 vezes mais espécies na floresta decidual.

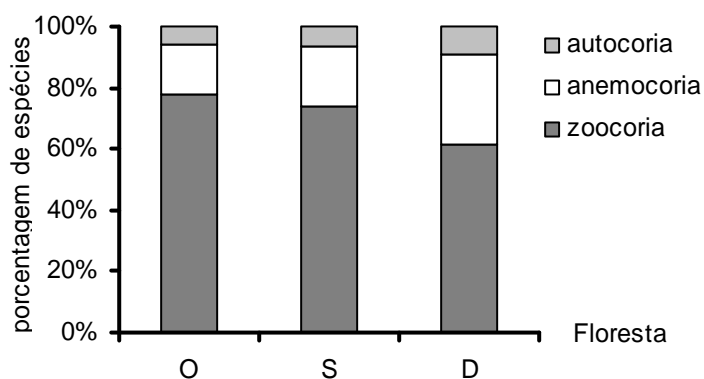


Figura 3 – Porcentagem das síndromes de dispersão das espécies para os três tipos vegetacionais do domínio da Mata Atlântica. O: floresta ombrófila; S: floresta semidecidual; D: floresta decidual

As comunidades da floresta ombrófila parecem possuir, na sua maioria, um padrão semelhante de alta proporção de zoocoria entre suas espécies (figura 4). As comunidades vegetais da floresta estacional semidecidual possuem proporções menores de zoocoria do que às encontradas na ombrófila, porém maiores do que as comunidades da floresta estacional decidual.

As diferenças entre as médias de proporção de espécies zoocóricas nas comunidades das três florestas são significativas (ANOVA, $F = 96,43$; $p < 0,0001$), onde comunidades vegetais de floresta ombrófila possuem maior proporção de zoocoria, seguidas pelas comunidades da floresta semidecidual e com menores proporções estão as florestas deciduais (tabela 3). Como os dados trabalhados foram em calculados em proporção, o inverso pode ser assumido para as formas abióticas de dispersão: maiores proporções serão encontradas nas florestas deciduais e menores na ombrófila.

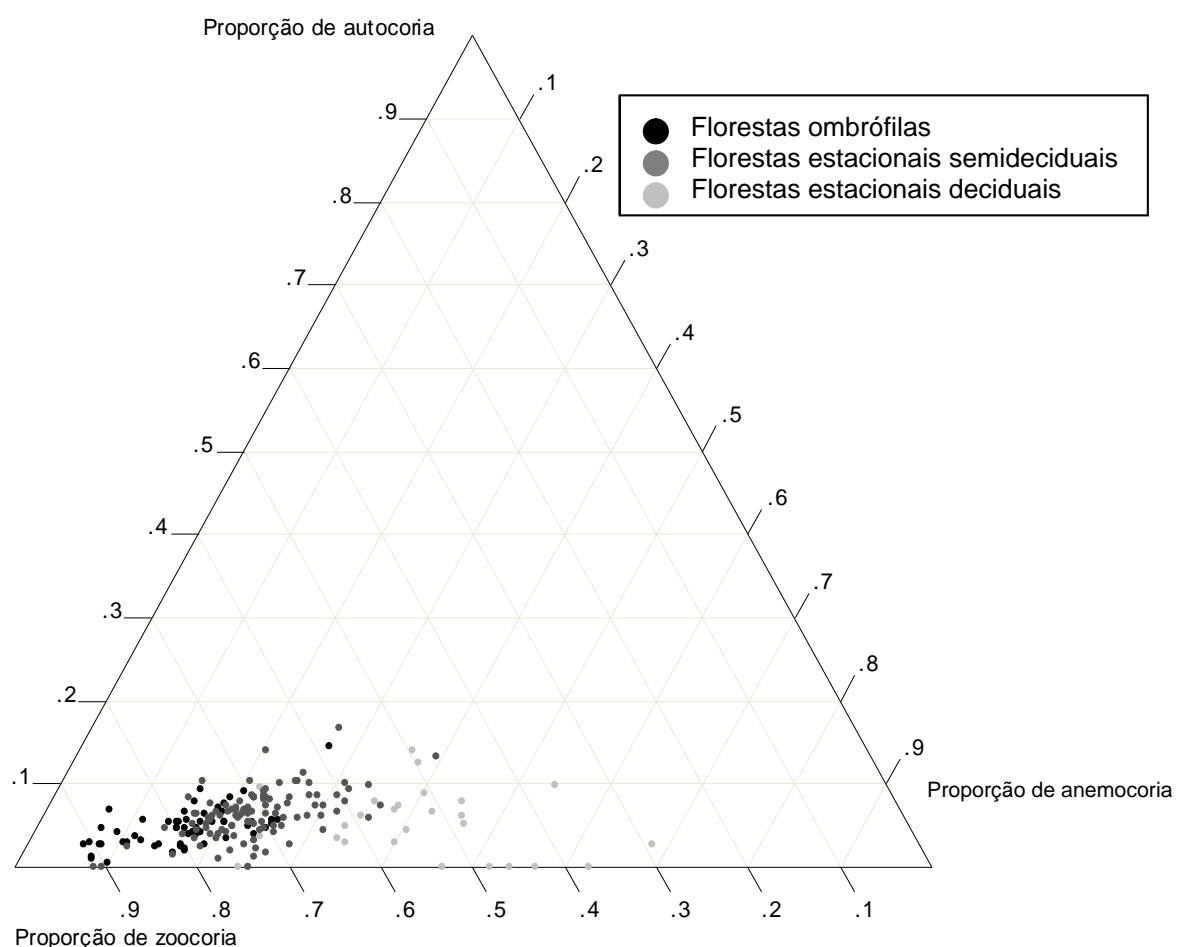


Figura 4 – Proporções de zoocoria, anemocoria e autocoria entre as espécies arbustivo-arbóreas de 188 comunidades da Mata Atlântica por tipo florestal

As informações sobre sub-síndrome foram coletadas para 59% (N = 1344) das espécies zoocóricas que ocorrem no domínio da Mata Atlântica. As principais sub-síndromes são a ornitocoria com 65,5% (N = 880), a mamaliocoria com 25,2% (N = 338) e mista com 9,4% (N = 126). Frutos dispersos por aves são 2.6 vezes mais frequentes que frutos dispersos por mamíferos. Os frutos mistos foram provavelmente subestimados devido à falta de estudos de dieta de vertebrados e informações sobre dispersão de sementes.

Nos três tipos de floresta estudados, as espécies dispersas por aves são sempre muito mais comuns do que as dispersas por mamíferos (figura 5). Nas florestas ombrófilas e semidecíduais a proporção de espécies dispersas por aves é 2,5 vezes maior do que a por mamíferos. Na floresta estacional decidual essa proporção diminui para 1,7. A frequência de espécies com frutos ornitocóricos diminui quando se compara a floresta ombrófila (64,1%) com a decídua (52,7%). A frequência de espécies com frutos mamaliocóricos possui comportamento inverso: é maior na floresta decidual (30,5%) em comparação com a ombrófila (25,8%). A frequência de frutos mistos também tende a aumentar da floresta ombrófila para a decidual, variando de 10,1% a 16,8%.

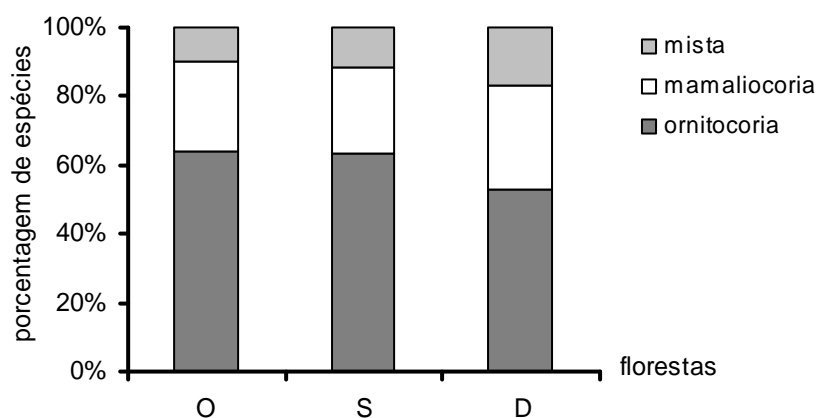


Figura 8 – Porcentagem das sub-síndromes de dispersão das espécies zoocóricas para os três tipos vegetacionais do domínio da Mata Atlântica. O: floresta ombrófila; S: floresta semidecidual; D: floresta

As florestas apresentam diferenças significativas quanto ao número de espécies ornitocóricas em suas comunidades (ANOVA, $F = 14,85$; $p < 0,0001$) (tabela 3). As

comunidades da floresta ombrófila apresentam proporção de espécies ornitocóricas (55%) maior do que a floresta semidecidual (52%) e a floresta decidual (44%).

A proporção de espécies dispersas por mamíferos nas comunidades analisadas também apresenta diferenças significativas entre florestas (ANOVA, $F = 17,10$; $p < 0,0001$). As florestas ombrófila e semidecidual apresentam médias similares (26% e 25%, respectivamente) porém menores do que a proporção de espécies mamaliocóricas em nas comunidades da floresta estacional decidual (34%).

O número de espécies mistas nas comunidades também diferiu significativamente quanto ao tipo de floresta (ANOVA, $F = 7,54$; $p = 0,0007$) (tabela 3). As florestas ombrófila apresentou a menor média (19%) e a semidecidual a maior (23%). A floresta decidual é semelhante a ambas (22%).

A média dos diâmetros para as espécies com frutos zoocóricos no domínio da Mata Atlântica é de $12,66 \pm 12,88$ mm ($N = 1232$) e o comprimento médio é de $16,89 \pm 21,18$ mm ($N = 992$). As florestas apresentaram diferenças significativas quanto ao diâmetro médio das comunidades (ANOVA, $F = 71,97$; $p < 0,0001$), que é maior na floresta estacional decidual ($18,73 \pm 4,08$) comparado ao das comunidades nas outras florestas ($12,72 \pm 2,75$ mm na ombrófila e $12,14 \pm 1,82$ mm na semidecidual). As florestas não diferem entre si quanto à média de comprimento das comunidades (ANOVA, $F = 1,4986$; $p = 0,2261$) (tabela 3).

Tabela 3 – Comparação entre a proporção de zoocoria, sub-síndromes e tamanho dos diásporos em comunidades arbustivo-arbóreas da Mata Atlântica

Variáveis	Média (\pm DP)			F	p
	Ombrófila	Semidecidual	Decidual		
Proporção de zoocoria	77,10 ($\pm 6,71$) ^a	69,63 ($\pm 7,02$) ^b	52,58 ($\pm 10,42$) ^c	96,43	< 0,0001
Proporção de ornitocoria	55,37 ($\pm 8,38$) ^a	51,71 ($\pm 8,47$) ^b	43,89 ($\pm 11,59$) ^c	14,85	< 0,0001
Proporção de mamaliocoria	26,10 ($\pm 7,26$) ^a	25,53 ($\pm 5,69$) ^a	34,03 ($\pm 9,08$) ^b	17,10	< 0,0001
Proporção de mistos	18,54 ($\pm 4,41$) ^a	22,76 ($\pm 6,75$) ^b	22,09 ($\pm 10,09$) ^{ab}	7,54	0,0007
Média dos diâmetros (mm)	12,72 ($\pm 2,75$) ^a	12,14 ($\pm 1,82$) ^a	18,73 ($\pm 4,08$) ^b	71,97	< 0,0001
Média dos comprimentos (mm)	17,63 ($\pm 3,93$)	17,25 ($\pm 4,19$)	18,77 ($\pm 3,34$)	1,50	0,2261

^{a, b e c}: letras distintas representam diferença entre as médias para o teste *a posteriori* de Tukey-Kramer e letras semelhantes representam médias semelhantes

Para as espécies arbustivo-arbóreas do domínio da Mata Atlântica, os frutos mais comuns são os multicoloridos, com 34,85% do total, seguidos pelos os frutos pretos (26,08%) e vermelhos (12,84%) (figura 6). Juntas, essas três cores perfazem mais de 73% de todos as espécies com frutos zoocóricos. Basicamente, o mesmo padrão se mantém quando as espécies do domínio são separadas pelo tipo de floresta (figura 7). A única mudança que ocorre é a porcentagem de espécies de cor amarela, que passa da quarta cor mais comum nas florestas ombrófila e semidecidual (7,9% e 8,4%, respectivamente) para a terceira mais freqüente (11,2%) na floresta decidual (figura 7).

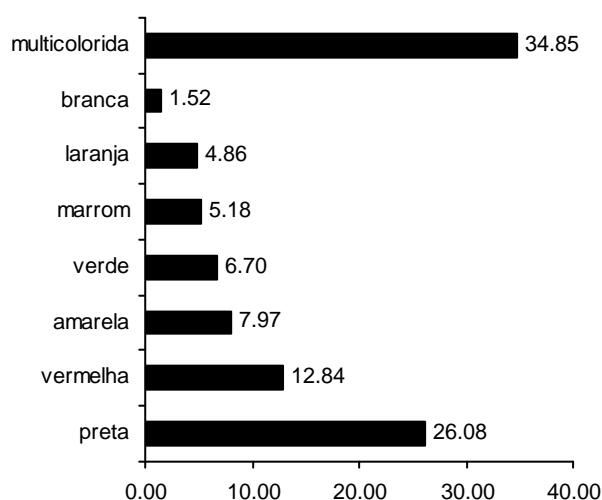


Figura 6 – Porcentagem de frutos pertencentes a cada uma das categorias de cores para as espécies da Mata Atlântica

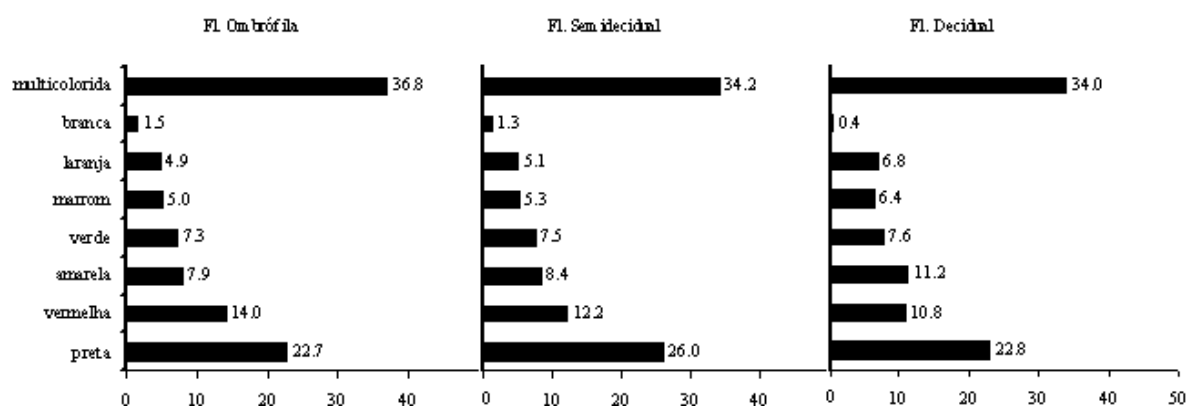


Figura 7 – Porcentagem de frutos pertencentes a cada uma das categorias de cores das espécies da Mata Atlântica, por tipo de floresta

A contribuição relativa de cada dispersor dentro das categorias de cores foi considerada, e entre as cores que são consideradas tipicamente preferidas pelas aves (preta, vermelha, multicolor e branca), mais de 70% das espécies das quatro categorias são realmente frutos cuja sub-síndrome é a ornitocoria (figura 8). Entre as cores marrom, verde, laranja e amarela que são tipicamente consumidas por mamíferos, a maioria das espécies é classificada como mamaliocórica (figura 8).

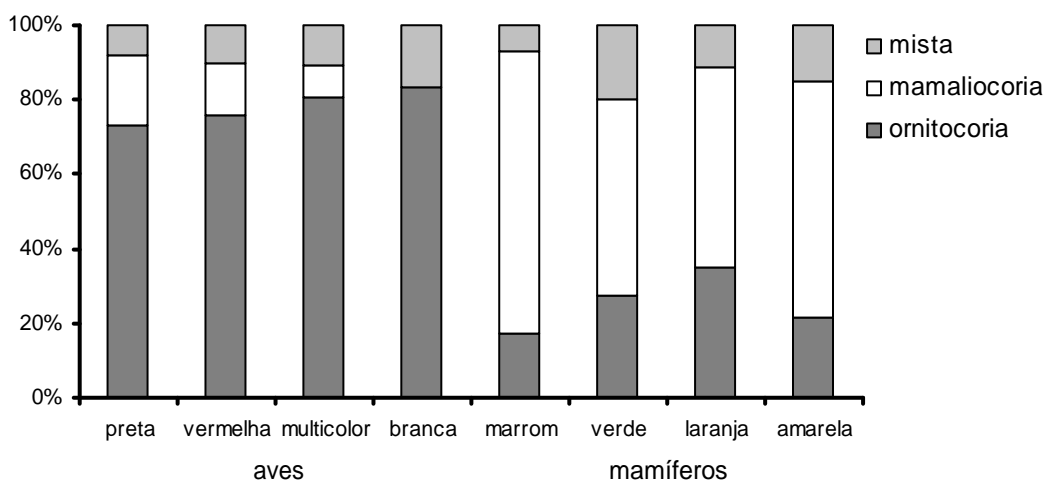


Figura 8 – Contribuição relativa do tipo de dispersor em cada uma das categorias de cores. As quatro primeiras são em sua maioria espécies preferencialmente consumidas por aves enquanto que as quatro últimas são espécies preferencialmente consumidas por mamíferos

A proporção de frutos preferencialmente consumidos por aves, os vermelhos e pretos, nas comunidades da Mata Atlântica, diferem significativamente entre as florestas ($F = 20,64$; $p < 0,0001$) (tabela 4). A floresta ombrófila possui maior proporção desses frutos, seguida pela floresta estacional semidecidual e depois a floresta estacional decidual. Não foi detectada diferença estatística entre a proporção de cores preferencialmente consumidas por mamíferos, marrom e verde (tabela 4).

Tabela 4 – Comparação entre a proporção de grupos de cores entre comunidades arbustivo-arbóreas de florestas da Mata Atlântica.

Variáveis	Média (\pm DP)			F	p
	Ombrófila	Semidecidual	Decidual		
Proporção de frutos vermelhos/pretos	28,76 (\pm 7,44) ^a	25,46 (\pm 6,20) ^b	18,67 (\pm 6,57) ^c	20,64	< 0,0001
Proporção de frutos marrons/verdes	20,73 (\pm 5,57)	19,88 (\pm 4,74)	19,95 (\pm 7,68)	0,47	0,6368

^{a, b} e ^c: letras distintas representam diferença entre as médias para o teste *a posteriori* de Tukey-Kramer e letras semelhantes representam médias semelhantes

2.5 Discussão

A quantificação das síndromes de dispersão encontrada para o domínio da Mata Atlântica, onde a grande maioria das espécies é zoocórica, seguidas pelas anemocóricas e pouquíssimas são autocóricas, é o mesmo encontrado em diversos estudos que já foram feitos em florestas tropicais, em diversas partes do mundo: floresta tropical úmida no Peru – 84% (WILLSON; IRVINE; WALSH, 1989); 72% na Nova Caledônia (CARPENTER; READ; JAFFRÉ, 2003); 88% em uma planície de inundação no Peru (FOSTER; ARCE; WACHTER, 1986); 79,8% em floresta úmida do nordeste (VICENTE; SANTOS; TABARELLI, 2003). Assim, a frequência de 75,4% de espécies com frutos zoocóricos encontrada para a Mata Atlântica encontra-se, de forma geral, dentro da variação esperada para as florestas tropicais, que é de 70 a 94% (JORDANO, 2000).

Entre as florestas que formam o domínio da Mata Atlântica, parece existir um mudança das comunidades de floresta úmida com maior quantidade de espécies zoocóricas em direção às comunidades de florestas mais secas, onde as espécies zoocóricas parecem ir perdendo representatividade por espécies com formas de dispersão abióticas.

Gentry (1983) sugere que o aumento na diversidade em comunidades de florestas úmidas ocorre à adição de espécies dispersas por vertebrados e que o número absoluto de espécies dispersas abioticamente (principalmente as anemocóricas) permanece relativamente constante. Assim, as espécies com dispersão abiótica de suas sementes não decrescem em importância, mas a utilização dessa estratégia como meio de dispersão torna-se proporcionalmente menos frequente, por causa do aumento na

diversidade de espécies dispersas por vertebrados (VICENTE; SANTOS; TABARELLI, 2003).

Existem diversas explicações para o desenvolvimento da dispersão de sementes por vertebrados nas comunidades, que é quase sempre dependente de contexto (HERRERA, 2002). A primeira questão que pode ser levantada é sobre a filogenia das plantas que formam essas comunidades. A dispersão por vertebrados pode caracterizar algumas ordens inteiras de plantas (e.g. Cycadales nas Gimnospermas) e também algumas grandes famílias quase que de forma homogênea (e.g. Asteraceae e Poaceae), embora geralmente a zoocoria ocorra em subgrupos de famílias, gêneros ou até pequenos grupos de espécies dentro de um gênero (HERRERA, 2002). O efeito filogenético portanto deve fazer parte das diferenças encontradas no que diz respeito principalmente às síndromes de dispersão e suas variações entre comunidades.

Existem também diferenças quanto às distribuições ecológicas, onde a dispersão por vertebrados está previsivelmente associada com a forma de crescimento, tamanho da semente, tipo de habitat e a localização geográfica da planta (HERRERA, 2002). Entre árvores ou arbustos, a proporção de espécies zoocóricas é maior do que as outras formas de crescimento e como consequência dessa correlação entre forma de crescimento e modo de dispersão, a importância relativa de plantas dispersas por vertebrados difere entre tipos de comunidades de plantas, diminuindo das florestas para as vegetações arbustivas, e para formações puramente herbáceas (HERRERA, 2002). Assim, comunidades cuja vegetação possui menos espécies de árvores teriam menor dispersão por vertebrados, como foi o caso das comunidades de floresta estacional decidual estudadas aqui. E uma vez que tamanho de semente também está relacionado com a forma de crescimento, isso moldaria a distribuição do tamanho das sementes e, conseqüentemente, a proporção dos modos de dispersão das comunidades de plantas (HUGHES et al., 1994).

Entre os fatores abióticos que controlam o número relativo de espécies zoocóricas, o estresse hídrico é um pois influencia nos custos metabólicos de construção e na manutenção desses frutos (WILLSON; IRVINE; WALSH, 1989). Por isso existe forte associação entre a proporção de espécies zoocóricas e a pluviosidade

do ambiente, principalmente a precipitação anual nos neotrópicos (GENTRY, 1982; VICENTE; SANTOS; TABARELLI, 2003; WILLSON; IRVINE; WALSH, 1989).

Seguindo-se então o modelo proposto por Vicente, Santos e Tabarelli (2003) onde há uma “constante e previsível variação no modo de dispersão em relação ao gradiente de precipitação média anual, com as espécies dispersas por vertebrados se tornando mais importantes nas áreas mais úmidas”, as florestas estudadas neste trabalho fazem parte desse gradiente de proporção de modos de dispersão. Em um dos lados estão as comunidades de florestas ombrófilas, com comunidades de árvores e arbustos quase que exclusivamente com dispersão biótica de suas sementes, 78% das espécies encontradas neste estudo, e chegando a casos extremos como o estudo feito por Griz e Machado (1998) no Pernambuco, onde 96% das espécies estudadas são zoocóricas. Essa floresta abrange de baixa a médias elevações (= 1000 m elev.), no lado leste da cadeia de montanhas que vai do sudeste ao nordeste do Brasil. Em seguida encontram-se as florestas estacionais semidecíduais (74% das espécies) que se estendem por áreas de platô geralmente maiores que 600 m de elevação que possuem uma estação seca relativamente severa. Depois viriam as florestas estacionais decíduais com 62% de todas as espécies das comunidades estudadas aqui, embora também possa haver variação nelas, como a proporção de 52% de espécies lenhosas encontrada por Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger (1983). Muito próximas das florestas estacionais decíduais estão as áreas com vegetação de cerrado que normalmente variam de 50 a 70% das espécies arbustivas e ou arbóreas. Até chegar ao outro extremo desse gradiente, encontrado nas áreas de caatinga, onde as proporções de espécies dispersas por vertebrados são baixíssimas (GRIZ; MACHADO, 2001; MACHADO; BARROS; SAMPAIO, 1997), chegando a inverter o padrão encontrado para todas as outras vegetações citadas acima, com as formas abióticas de dispersão predominando entre as espécies.

A mudança gradual observada neste capítulo pelas síndromes de dispersão também existe para outros atributos dos frutos zoocóricos: entra as comunidades de floresta ombrófila há maior proporção de frutos dispersos por aves, os frutos são menores e há maior proporção de frutos com cores relacionadas a esse tipo de dispersor. Nas comunidades de floresta estacional decidual, há maior proporção de

espécies dispersas por mamíferos, com frutos maiores e menor proporção de cores de frutos relacionadas à dispersão por aves. Características ambientais que influenciam as vegetações parecem explicar as diferenças com relação às síndromes de dispersão. Para as diferenças entre tipos de dispersores, por exemplo, também existem algumas explicações ambientais. A fertilidade do solo é um fator correlacionado à frequência de ornitocoria de uma comunidade (WILLSON; IRVINE; WALSH, 1989). Além disso, a riqueza de espécies de aves pode variar entre climas mais úmidos (com vegetação perene) e climas sazonais (com vegetação decídua), sendo mais alta na primeira e menor na segunda (LEVEY; STILES, 1994) (VICENTE; SANTOS; TABARELLI, 2003).

Porém, os frutos zoocóricos, seus atributos e as diferenças encontradas entre as florestas parecem possuir outra forte explicação. A disponibilidade de agentes dispersores adequados, característica que varia tanto regionalmente como entre comunidades de uma mesma região, como também pode depender da eficiência relativa da dispersão das sementes por esses vertebrados (WILLSON; IRVINE; WALSH, 1989).

A importância de aves e mamíferos como agentes dispersores de espécies cujos frutos são zoocóricos também é muito desigual de forma geral (HERRERA, 2002) e entre as espécies tropicais haveriam duas vezes o número de espécies consumidas por aves para cada espécie consumida por mamíferos (GENTRY, 1982). No domínio da Mata Atlântica, a grande maioria das espécies tem suas sementes dispersas por aves, e em menor quantidade por mamíferos. As diferenças entre as florestas ficou evidente.

Diferentes locais podem apresentar diferenças então quanto ao tipo de animal dispersor dos frutos. Por exemplo, na África do Sul, a proporção de frutos dispersos por aves (23% das 307 árvores Angiospermas estudadas) é muito menor do que frutos dispersos por mamíferos, com uma diferença de seis vezes (KNIGHT; SIEGFRIED, 1983).

Os frugívoros podem ser classificados quanto às conseqüências potenciais que exercem na dispersão de sementes e sua massa corporal é um dos principais determinantes da intensidade da frugivoria, à medida que estabelece o limite para o número máximo potencial de sementes que um determinado frugívoro pode dispersar após um evento de alimentação (JORDANO, 2000). No Pantanal brasileiro, a prevalência de dispersão por mamíferos está associada a frutos carnosos grandes,

marrons ou verdes, com cheiro adocicado e seus frutos se assemelham mais com os de comunidades africanas (cuja biomassa de mamíferos é similar ao Pantanal), do que assembléias da floresta ombrófila da Mata Atlântica (DONATTI et al., 2006). Como geograficamente e florísticamente, a floresta estacional decidual está mais próxima do Pantanal do que as outras florestas atlânticas, parece razoável supor que a disponibilidade de dispersores nessas comunidades contribui para as diferenças encontradas entre as florestas mais úmidas que elas.

Com relação ao tamanho dos frutos, os habitats tropicais apresentam uma maior variedade quando comparados aos habitats temperados (FLEMING, 1991). O tamanho é um atributo importante da morfologia dos frutos, porque é capaz de restringir o número de indivíduos e espécies de frugívoros que conseguem se alimentar e dispersar com sucesso uma planta (WHELLWRIGHT, 1993), limitando a ingestão por dispersores de pequeno porte que engolem frutos inteiros, como é o caso das aves (HERRERA, 2002). Frutos muito grandes para a abertura do bico das aves ou muito redondos são mais difíceis de serem engolidos do que os alongados, e seriam evitados ou descartados por elas (MAZER; WHELLWRIGHT, 1993). Frutos consumidos por mamíferos tendem a ser maiores do que os consumidos por aves (JANSON, 1983; HERRERA, 1989).

Padrões geográficos de tamanho de frutos podem estar relacionados com variações no tamanho corporal de seus dispersores, porém é difícil dizer até onde esses padrões refletem adaptações das plantas aos seus dispersores porque assim como o tamanho dos frutos pôde evoluir pra se adequar às variações na distribuição dos dispersores, assembléias de dispersores com diferentes tamanhos podem responder a variações regionais do tamanho do fruto (HERRERA, 2002). O tamanho do fruto, assim como outras características, também está correlacionado com a filogenia da planta (JORDANO, 1995), e assim, diferenças na composição taxonômica de plantas zocóricas de diferentes locais podem ser parcialmente responsáveis por padrões de variação na média do tamanho dos frutos (HERRERA, 2002).

As cores de frutos preta e vermelha e os frutos multicoloridos, que são preferencialmente consumidas por aves, são as mais comuns entre as espécies da Mata Atlântica e são também as cores mais conspícuas para a visão das aves, sendo que os

animais frugívoros podem selecionar algumas cores de frutos por consistentemente detectar essa cor mais facilmente (SHAEFER; SCHMIDT, 2004).

A grande maioria de frutos multicoloridos, pretos e vermelhos no domínio da Mata Atlântica é igualmente encontrada em diversos estudos já feitos em diferentes regiões do mundo (WILLSON; IRVINE; WALSH, 1989). Essa dominância de cores se manteve mesmo quando foram consideradas as três florestas separadamente. Uma comparação feita por Herrera (2002) com dados seus e de Wheelwright e Janson (1985) com duas áreas neotropicais e duas européias, mostrou que as cores preta e vermelha, predominantes entre frutos de plantas dispersas por aves, são os mais freqüentes nas duas regiões, e assim o espectro de cores dos frutos possui mínima variação geográfica.

Na Europa, a menor incidência de frutos brancos, laranja, amarelo e verde em comparação com a África do Sul refletiria presumivelmente uma influencia desproporcional de mamíferos, particularmente devido a abundância de primatas e morcegos consumidores de frutos na África (KNIGHT; SIEGFRIED, 1983). Variações geográficas entre vermelho e preto, assim como a freqüência relativa de frutos multicoloridos, podem estar relacionadas com a capacidade visual dos frugívoros de cada lugar (WILLSON; IRVINE; WALSH, 1989). A maior proporção de cores relacionadas à dispersão por aves na floresta ombrófila e menor proporção na floresta decidual deve refletir, junto com as outras características dos frutos, a diferença de frugívoros.

Parte dos padrões encontrados aqui para as síndromes de dispersão das comunidades, seus dispersores vertebrados, tamanho e cores dos frutos provavelmente refletem uma diferenciação de formação e evolução das florestas da Mata Atlântica. No estado de São Paulo, por exemplo, a diversidade da mata tropical está intimamente ligada às flutuações climáticas quaternárias (VIADANA, 2002). O quadro vegetacional encontrado pelos colonizadores portugueses a partir do século XVI foi, de acordo com a teoria dos refúgios florestais, conseqüente à retomada da umidificação holocênica, que possibilitou a expansão das matas tropicais, provavelmente, a partir de centros dispersores que conseguiram manter a umidade durante o Pleistoceno terminal (13.000 a 18.000 anos antes do presente) (VIADANA, 2002).

A importância dos dispersores de sementes animais para populações de plantas e para a dinâmica das comunidades é um problema a mais para as “florestas vazias” (REDFORD, 1992), onde as interações essenciais entre espécies são perdidas através do processo histórico recente de caça, fragmentação de florestas e coleta de frutos por humanos (FUENTES, 2000).

2.6 Conclusões

Este capítulo foi capaz de mostrar que o domínio da Mata Atlântica, mesmo possuindo vegetações mais secas entre suas comunidades vegetais, apresenta uma elevada quantidade de espécies com sementes dispersas por vertebrados. A maioria da dispersão de sementes das espécies ocorre através das aves. A média de diâmetro e cores dos frutos da Mata Atlântica refletem a grande importância das aves como dispersoras nesse domínio, que se assemelha com outras florestas tropicais do mundo.

Embora as características gerais apresentadas pelo domínio corroboram com os padrões globais esperados, as diferenças entre as florestas que formam esse domínio, quanto às síndromes de dispersão e características dos frutos zoocóricos, são muito claras. Há uma mudança das florestas ombrófilas para as florestas decíduais, passando pelas semidecíduais. Enquanto a floresta semidecidual não se diferencia da floresta ombrófila em todas as variáveis estudadas, a floresta decidual se diferencia de ambas.

A importância dos meios bióticos de dispersão e das aves como dispersoras é maior nas comunidades vegetais da floresta ombrófila do que nas comunidades da floresta estacional decidual. Essa diferença deve ser efeito do tipo de vegetação que compõe cada uma das florestas. O tamanho dos frutos das florestas ombrófilas e suas cores também se diferenciam das demais florestas, o que provavelmente reflete a disponibilidade de dispersores nessas comunidades. As florestas estacionais decíduais provavelmente possuem maior semelhança com os ambientes de cerrado e do Pantanal, quanto à disponibilidade de dispersores.

Referências

BATALHA, M.A.; MANTOVANI, W. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. **Revista Brasileira de Biologia**, São Paulo, v. 60, n. 1, p. 129-145, 2000.

BROWN, K.S. JR.; BROWN, G.G. Habitat alteration and species loss in brazilian forests. In: WHITMORE, F.C.; SAYER, J.A. (Ed.). **Tropical deforestation and species extinction**. London: Chapman and Hall, 1992. chap.6, p. 119-142.

CARPENTER, R.J.; READ, J.; JAFFRÉ, T. Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 19, p. 351-365, 2003.

COSTA, I.R.; ARAÚJO, F.S; LIMA-VERDE, L.W. Flora e aspectos auto-ecológicos de um enclave de cerrado na chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, Porto Alegre, v. 18, n. 4, p. 759-770, 2004.

ERIKSSON, O.; FRIIS, E.M.; LÖFGREN, P. Seed size, fruit size, and dispersal systems in angiosperms from the early cretaceous to the late tertiary. **American Naturalist**, Chicago, v. 156, n. 1, p. 47-58, 2000.

FLEMING, T.H. Do tropical frugivores compete for food? **American Zoologist**, Lawrence, v. 19, n. 4, p. 1157-1172, 1979.

_____. Frutiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. In: PRICE, P.W.; LEWINSOHN, T.M.; FERNANDES, G.W.; BENSON, W.W. (Ed.). **Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. New York: John Wiley, 1991. p. 119-144.

_____. Plant-visiting bats. **American Scientist**, Res Triangle, v. 81, n. 5, p. 460-467, 1993.

FOSTER, R.B.; ARCE, B.J.; WACHTER, T.S. Dispersal and the sequential plant communities in amazonian Peru floodplain. In: ESTRADA, A.; FLEMING, T.H. (Ed.). **Frugivores and seed dispersal**. Dordrecht: Dr. W. Junk, 1986. chapter 27, p 357-370.

FUENTES, M. Frugivory, seed dispersal and plant community ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 15, n. 12, p. 487-488, 2000.

FUNDAÇÃO BIODIVERSITAS. **Formações vegetais da Mata Atlântica**. Disponível em: <<http://www.bdt.fat.org.br/images/bdt/workmatasud/isa.gif>> Acesso em: 20 maio 2006.

GALETTI, M. **Sazonalidade na dieta de vertebrados frugívoros em uma floresta semidecídua no Brasil**. 1992. 104 p. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1992.

_____. **Fruits and frugivores in a Brazilian Atlantic forest**. 1996. 243 p. (Ph.D) Thesis – University of Cambridge, Cambridge, 1996.

GAUTIER-HION, A.; DUPLANTIER, J.M.; QURIS, R.; FEER, F.; SOURD, C.; DECOUX, J.P.; DUBOST, B.; EMMONS, L.; ERARD, C.; HECKETSWEILER, P.; MOUNGAZE, A.; ROUSSILHON, C.; THIOLLAY, J.M. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical wet forest vertebrate community. **Oecologia**, New York, v. 65, n. 3, p. 324-337, 1985.

GENTRY, A. H. Patterns of neotropical plant species diversity. **Evolutionary Biology**, New York, v. 15, p. 1-84, 1982.

_____. Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. **Senderbänd des Naturwissenschaftlichen Verein Hamburg**, Hamburg, v. 7, p. 303-314, 1983

_____. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 75, n. 1, p. 1-34, 1988.

_____. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: BULLOCK, H.; MOONEY, H.A.; MEDINA, E. (Ed.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. p. 146-194.

GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. **Senderbänd des Naturwissenschaftlichen Verein Hamburg**, v. 7, p. 315-352, 1983.

GRIZ, L.M.S.; MACHADO, I.C.S. Aspectos morfológicos e síndromes de dispersão de frutos e sementes na reserva ecológica Dois Irmãos. In: MACHADO, I.C.; LOPES, A.V.; PORTO, K.C. (Org.). **Reserva Ecológica de Dois Irmãos: estudo em um remanescente de Mata Atlântica em uma área urbana**. Recife: Editora Universitária, 1998. p. 197-224.

_____. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 17, p. 303-321, 2001.

HERRERA, C.M. Study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in mediterranean scrublands. **Ecological Monographs**, Washington, DC, v. 54, n. 1, p. 1-23, 1984.

_____. 1989. Seed dispersal by animals: a role in Angiosperm diversification. **American Naturalist**, Chicago, v. 133, n. 3, p. 309-322, 1989.

_____. Seed dispersal by vertebrates. In: HERRERA, C.M.; PELLMYR, O. (Eds.). **Plant-animal interactions: an evolutionary approach**. Malden: Blackwell Science, 2002. chap. 7, p. 185 – 208.

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

HUGHES, L.; DUNLOP, M.; FRENCH, K.; LEISHMAN, M.R.; RICE, B.; RODGERSON, L.; WESTOBY, M. Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. **Journal of Ecology**, Oxon, v. 82, n. 4, p. 933-950, 1994.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Mapa de solos do Brasil**. Rio de Janeiro: Ministério do Planejamento, Orçamento e Gestão. 2001. Escala 1: 5.000.000.

_____. **Atlas nacional do Brasil**. Rio de Janeiro: IBGE, 1992.

JANSON, C.H. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. **Science**, Washington, DC, v. 219, n. 4581, p. 187-189, 1983.

JORDANO, P. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. **American Naturalist**, Chicago, v. 145, p. 163-191, 1995.

_____. Fruits and frugivory. In: FENNER, M. (Ed.). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. Wallingford: Commonwealth Agricultural Bureau International, 2000. chap. 6. p. 105-156.

KNIGHT, R.S.; SIEGFRIED, W.R. Inter-relationship between type, size and colour of fruits and dispersal in Southern African Trees. **Oecologia**, New York, v. 56, n. 2/3, p. 405-412, 1983.

LEVEY, D.J.; STILES, F.G. Birds: ecology, behavior, and taxonomic affinities. In: McDADE, L.A.; BAWA, K.S.; HESPENHEIDE, H.A.; HARTSHORN, G.S. (Eds.). **La Selva: ecology and natural history of neotropical rain forest**. Chicago: The University of Chicago Press, 1994. p. 217-228.

LINK, A.; STEVENSON, P.R. Fruit dispersal syndromes in animal disseminated plants at Tinigua National Park, Colômbia. **Revista Chilena de Historia Natural**, Santiago, v. 77, n. 2, p. 319-334, 2004.

MACEDO, M. Dispersão de plantas lenhosas de uma campina amazônica. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 7, n. 1, p. 1-69, 1977. Suplemento.

MACHADO, I.C.S.; BARROS, L.M.; SAMPAIO, E.V.S.B. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. **Biotropica**, Oxon, v. 29, n. 1, p. 57-68, 1997.

MACK, A.L. The sizes of vertebrate-dispersed fruits: a neotropical-paleotropical comparison. **American Naturalist**, Chicago, v. 142, n. 5, p. 840-856. 1993.

MANTOVANI, W.; MARTINS, F.R. Florística do cerrado na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. **Acta Botânica Brasilica**, São Paulo, v.7, n. 1, p. 33-60, 1993.

MAZER, S.J.; WHEELWRIGHT, N.T. Fruit size and shape: allometry at different taxonomic levels in bird-dispersed plants. **Evolutionary Ecology**, London, v. 7, n. 6, p. 556-575, 1993.

MORELLATO, L.P.C.; LEITÃO-FILHO, H.F. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: MORELLATO, L.P.C. (Org.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas: Ed. Unicamp, Fapesp, 1992. p.112-140.

NAKANISHI, H. Fruit color and size of bird-disseminated plants in Japan. **Vegetatio**, Belgium, v. 123, n. , p. 207-218. 1996.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. Patterns of floristic differentiation among atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, Malden, Ma, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.

OLIVEIRA, P.E.A.M.; MOREIRA, A.G. Anemocoria em espécies do cerrado e mata de galeria de Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 15, p. 163-174, 1992.

OZINGA, W.A.; BEKKER, R.M.; SCHAMINÉE, J.H.J.; GROENENDAEL, J.M.V. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. **Journal of Ecology**, Oxon, v. 92, n. 5, p. 767-777. 2004.

PERES, C.A; ROOSMALEN, M.G.M. van. Patterns of primate frugivory in Amazonian and the Guianan shield: implications to the demography of large-seeded plants in overhunted forests. In: LEVEY, D.; GALETTI, M.; SILVA, W. (Ed.). **Frugivory and seed dispersal: ecological, evolutionary and conservation issues**. Oxford, UK: CABI Publishing, 2002. p. 407-423.

PIJL, L. van der. **Principles of dispersal in higher plants**. 3rd ed. New York: Springer-Verlag, 1982. 402 p.

REDFORD, K.H. The empty forest. **Bioscience**, Washington, v. 42, p. 412-422, 1992.

RIBEIRO, L.F.; TABARELLI, M. A structural gradient in cerrado vegetation of Brazil: changes in woody plant density, species richness, life history and plant composition. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 18, p. 775-794, 2002.

RIDLEY, H. N. **The dispersal of plants throughout the world**. Reeve: Ashford, 1930. 745 p.

ROCHA, P.L.B.; QUEIROZ, L.P. de; PIRANI, R. Plant species and habitat structure in a sand dune field in the brazilian Caatinga: a homogeneous habitat harbouring an endemic biota. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 4, p. 739-755, 2004.

SHAEFER; H.M.; SCHMIDT, V. Detectability and content as opposing signal characteristics in fruits. **Proceedings Royal Society London B**, London, v. 271, p. 370-373, 2004. suplemento.

SILVA, J.M.C.; TABARELLI, M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. **Nature**, London, v. 404, n. 6773, p. 72-74. 2000.

SKUTCH, A.F. Arils as food of tropical American birds. **Condor**, Albuquerque, v. 82, n. 1, p. 31-42, 1980.

SOS MATA ATLÂNTICA; INPE. **Evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados do domínio da Mata Atlântica**. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, 1993.

SPINA, A.P.; FERREIRA, W.M.; LEITÃO-FILHO, H.F. Floração, frutificação e síndromes de dispersão de uma comunidade de floresta de brejo na região de Campinas (SP). **Acta Botânica Brasilica**, São Paulo, v. 15, n. 3, p. 349-368, 2001.

STEBINS, 1974 OLHAR: KEELEY, J. E. 1991. Seed germination and life history syndromes in the California chaparral. **Botanical Review**, Bronx, v. 57, n. 2, p. 81-116, 1991.

TALORA, D.C.; MORELATTO, P.C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 23, n. 1, p. 13-26, 2000.

VIADANA, A.G. **A teoria dos refúgios florestais aplicada ao estado de São Paulo**. Rio Claro: A.G. Viadana, 2002. 76 p.

VICENTE, A.; SANTOS, A.M.M.; TABARELLI, M. Variação no modo de dispersão de espécies lenhosas em um gradiente de precipitação entre floresta seca e úmida no nordeste do Brasil. In: LEAL, I.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. (Ed.). **Ecologia e conservação da caatinga**. Recife: Ed. Universitária da UFPE, 2003. 822 p.

VIEIRA, D.L.M.; AQUINO, F.G.; BRITO, M.A.; FERNANDES-BULHÃO, C.; HENRIQUES, R.P.B. Síndromes de dispersão de espécies arbustivo-arbóreas em cerrado *sensu stricto* do Brasil Central e savanas amazônicas. **Revista Brasileira de Botânica**. São Paulo, v. 25, n. 2, p. 215-220, 2002.

WEISER, V.L.; GODOY, S.A.P. Florística em um hectare de cerrado *strictu sensu* na ARIE – Cerrado Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. **Acta Botânica Brasilica**, São Paulo, v. 15, n. 2, p. 201-212, 2001.

WHEELWRIGHT, N.T. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. **Vegetatio**, Belgium, v. 107/108, n. , p. 163-174. 1993.

WHEELWRIGHT, N.T.; JANSON, C. H. Colors of fruit display of bird-dispersed plants in two tropical forests. **American Naturalist**, Chicago, v. 126, n. 6, p. 777-799, 1985.

WILKANDER, T. Mecanismos de dispersion de diásporos de una selva deciduas en Venezuela. **Biotropica**, Lawrence, KS, v. 16, p. 276-283. 1984.

WILLSON, M. F. The ecology of seed dispersal. In: FENNER, M. (Ed.). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. Wallingford: CAB International. 1992. p. 61- 85.

WILLSON, M. F.; THOMPSON, J.N. Phenology and ecology of color in bird-dispersed fruit, or why some fruit are red when they are “green”. **Canadian Journal of Botany**, Canada, v. 60, p. 701-713, 1982.

WILLSON, M. F.; IRVINE, A.K.; WALSH, N.G. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. **Biotropica**, Lawrence, v. 21, n. 2, p.133-147, 1989.

WILLSON, M. F.; RICE, B.L.; WESTOBY, M. Seed dispersal spectra: a comparison of temperate communities. *Journal of Vegetation Science*, Grangarde, v. 1, p. 547-560, 1990.

3 PADRÕES DE VARIAÇÃO NA PROPORÇÃO DE ZOOCORIA EM COMUNIDADES DE MATA ATLÂNTICA

Resumo

As síndromes de dispersão de sementes das plantas possuem proporções entre as espécies que variam em comunidades distintas, mesmo quando são consideradas apenas comunidades de florestas tropicais. Há uma tendência das espécies dispersas por animais aumentarem das florestas temperadas para as florestas mais úmidas. Porém outros fatores ambientais influenciam essa proporção: altitude, aridez, tipo de solo, disponibilidade de oxigênio, nutrientes, luz, e a disponibilidade de dispersores. Quais são as variáveis climáticas e espaciais que se correlacionam com os modos de dispersão e com as características dos frutos em comunidades do domínio da Mata Atlântica? Detalhando mais a escala, quais dessas variáveis podem explicar tanto os modos de dispersão quanto as características dos frutos das comunidades em cada um dos tipos de floresta que compõe a Mata Atlântica? O objetivo deste capítulo é responder a essas perguntas, identificando a contribuição das variáveis climáticas e espaciais separadamente. As variáveis explanatórias utilizadas foram divididas em climáticas (variáveis relacionadas à temperatura e à precipitação das comunidades) e espaciais (latitude, longitude, altitude e distância da costa). Foram feitas correlações de Spearman entre todas as variáveis. Algumas correlações que surgiram na análise geral não se mantiveram após as mesmas correlações serem efetuadas dividindo-se as comunidades por tipo de floresta. Modelos de regressão múltipla foram criados para cada uma das variáveis dependentes divididos por floresta. Os resultados principais encontrados foram: (a) comunidades vegetais com maior proporção de zoocoria entre suas espécies possuem mais frutos dispersos por aves do que por mamíferos, e também possuem frutos menores; (b) a altitude é um gradiente onde comunidades vegetais mais elevadas e com menores temperaturas, apresentam maior proporção de espécies ornitocóricas, com diásporos de menor diâmetro.

Palavras-chave: Mata Atlântica, dispersão de sementes, frutos, gradientes, autocorrelação espacial

Abstract

Variation patterns of zoochoric proportion in Atlantic forest communities

Plants seed dispersal syndromes have different proportions of species that varies within communities, even when we consider only tropical forest communities. There is a tendency of increasing vertebrate dispersal from temperate to more humid forests. Other factor that influence these proportions are: altitude, dryness, soil type, oxygen, nutrients, light, and dispersers availability. What climatic and spatial variables correlate with dispersal modes and fruit traits in Atlantic forest dominium? In a more detailed scale, which of these variables can explain dispersal modes and fruit traits in the forest types that compound the Atlantic forest? The aim of this chapter is to answer these questions

and identify the contribution of each climatic and spatial variables separately. The explanatory variables used were divided into climatic (temperature and precipitation related variables from communities) and spatial ones (latitude, longitude, altitude and ocean's distance). Spearman rank correlations were calculated for all variables. Some correlations that had emerged in the general analysis were not sustained after dividing the same correlations between types of forests. Multiple regression models were made for the dependent variables divided by forest types. The main results obtained were: (a) communities that have more zoochoric dispersed species have also more bird dispersed fruits than mammals dispersed fruits, and have also smaller fruit sizes; (b) altitude is a gradient where higher vegetal communities with lower temperatures show higher proportions of bird dispersed species, with smaller diameter diaspores.

Keywords: Atlantic Forest, seed dispersal, fruits, gradients, spatial autocorrelation

3.1 Introdução

A dispersão de sementes por vertebrados é o modo de dispersão dominante nas florestas tropicais (FLEMING, 1979; HOWE; SMALLWOOD, 1982; JANSON, 1983; PERES; ROOSMALEN, 2002). A dispersão de sementes por vertebrados nas florestas tropicais é geralmente maior que 70% entre as espécies lenhosas (JORDANO, 2000).

Entretanto, verificou-se no capítulo anterior que em comunidades da Mata Atlântica, a proporção dos modos de dispersão e algumas características dos frutos dispersos por vertebrados, variam entre as três florestas que compõe seu domínio.

A proporção de zoocoria pode diminuir de áreas úmidas em direção às áreas secas devido a uma forte associação existente entre a pluviosidade e a frequência de frutos carnosos (GENTRY, 1982; WILLSON; IRVINE; WALSH, 1989). Herrera (1984) chamou a atenção para o efeito inversamente proporcional da latitude sobre a aumento da frequência de dispersão por vertebrados. Outros fatores como altitude, aridez e fertilidade do solo (BULLOCK, 1995; GENTRY, 1983; WESTOBY et al., 1990; WILLSON; IRVINE; WALSH, 1989; WILLSON, 1990) devem possuir efeito sobre proporção de zoocoria em distintas comunidades vegetais.

A hipótese deste capítulo é de que tanto o clima quanto a localização geográfica dessas comunidades devem possuir um efeito sobre as proporções das síndromes de dispersão e características dos frutos zoocóricos.

Este capítulo tem como objetivo conhecer as causa de padrões de distribuição das síndromes de dispersão, dos tipos de dispersores zoocóricos e do diâmetro dos frutos encontrados nas comunidades vegetais ao longo da Mata Atlântica. Para atingir

tal objetivo foram utilizadas variáveis que estão relacionadas à vegetação das comunidades como temperatura, precipitação, altitude, latitude e longitude, entre outras. Foram utilizadas 188 comunidades vegetais para as análises, feitas para duas escalas. A primeira escala abrangeu o domínio da Mata Atlântica e a segunda escala subdividiu as comunidades por tipo de floresta a qual pertencem.

3.2 Revisão Bibliográfica

Estudos que quantificam a proporção de espécies zoocóricas realizados em diferentes florestas tropicais mostram grande variação entre as comunidades: Carpenter; Read e Jaffré (2003) registraram 72% de espécies zoocóricas na Nova Caledônia enquanto Willson; Irvine e Walsh (1989) registraram 84% na Austrália e Griz e Machado (1998) encontraram 96% de espécies em um remanescente de floresta de Mata Atlântica em Recife, no Brasil. Gradientes geográficos, climáticos e de perturbação antrópica podem estar relacionados com a variação encontrada quando se comparam diferentes comunidades (HOWE; SMALLWOOD, 1982; TABARELLI; PERES, 2002). A porcentagem de espécies dispersas por animais tende a aumentar em florestas mais úmidas, tanto na escala continental quanto em escala regional, bem como entre espécies arbóreas simpátricas perenes em comparação com as decíduas (BULLOCK, 1995; GENTRY, 1995; HOWE; SMALLWOOD, 1982). As espécies com dispersão por vertebrados pode aumentar também das regiões temperadas para as tropicais (FLEMING, 1993), e de baixas para altas altitudes (VÁSQUEZ; GIVNISH, 1998). As diferenças na proporção de zoocoria em distintas comunidades vegetais seriam então inversamente proporcionais à latitude, à altitude e à aridez e diretamente proporcionais à fertilidade do solo (BULLOCK, 1995; GENTRY, 1983; HERRERA, 1984; WESTOBY et al., 1990; WILLSON; IRVINE; WALSH, 1989; WILLSON, 1990). A disponibilidade de dispersores em determinado local também pode caracterizar a quantidade de frutos zoocóricos de uma comunidade vegetal (DONATTI et al., 2006; WILLSON; TRAVESET, 2000).

Enquanto a zoocoria é bastante comum em comunidades vegetais, outras formas de dispersão como a autocoria, é geralmente pouco encontrada entre estudos dos modos de dispersão das espécies brasileiras: seja em uma planície litorânea com

apenas 2% das espécies (TALORA; MORELLATO, 2000) ou em uma savana amazônica, onde nenhuma espécie apresenta tal modo de dispersão (VIEIRA et al., 2002). Quando se discute neste capítulo vetores abióticos de dispersão, está se falando principalmente então das espécies que possuem sementes anemocóricas, uma vez que a autocoria possui baixíssimas representações (mas veja BATALHA; MANTOVANI, 2000). Como se trabalhou com a proporção do total das espécies, o padrão encontrado para espécies zoocóricas neste trabalho deve ser semelhante para as espécies anemocóricas, porém inverso.

Outra questão interessante relacionada à dispersão de sementes é se características específicas dos frutos também apresentam tendências climáticas e ou geográficas previsíveis. O diâmetro do fruto, por exemplo, parece ser, entre outras, uma importante característica mediando o número de potenciais dispersores animais, devido à limitação do consumo do fruto por certas espécies de frugívoros (WHEELWRIGHT, 1985) e é também a única medida correlacionada com o tipo de frugívoro através de filogenia (JORDANO, 1995).

Em um estudo no nordeste brasileiro, Vicente, Santos e Tabarelli (2003), verificaram mudanças gradativas na porcentagem de espécies zoocóricas em um gradiente de precipitação da Floresta Atlântica até a Caatinga. A Caatinga apresentou a maior porcentagem de frutos médios (46,7%, entre 6 e 15 mm) e grandes (25,2%, entre 16 e 30 mm de largura). Já a Floresta Atlântica foi mais bem representada pelos frutos pequenos (25,4% eram espécies menores que 6 mm de largura) e médios (37,8%, entre 6 e 15 mm de largura). Desses, apenas os frutos pequenos, menores que 6 mm de largura, apresentaram correlação significativa com a precipitação (VICENTE; SANTOS, TABARELLI, 2003).

O diâmetro do fruto está relacionado diretamente com tamanho do fruto, o que é, em parte, determinado pelo tamanho da semente (ERIKSSON; FRIIS; LÖFGREN, 2000). Essa correlação acontece porque espécies com sementes pequenas podem produzir tanto pequenos quanto grandes frutos, mas espécies com sementes grandes estão restritas a produzir frutos grandes. Alguns autores têm postulado que a massa de semente é maior em florestas mais fechadas porque essas espécies precisariam produzir plântulas com áreas foliares maiores antes de se tornarem auto-suficientes com

menores intensidades de luz (HARPER et al., 1970; SALISBURY, 1942). Outra hipótese é que a produção de sementes maiores seria uma forma de adaptação para germinar através de serapilheira densa (GRUBB; METCALFE, 1996). Se a massa das sementes está relacionada com a luz disponível no ambiente para a germinação da planta, pode-se supor que o tamanho médio dos frutos, e conseqüentemente o diâmetro médio dos frutos de espécies de florestas densas são maiores que aqueles de florestas com maior disponibilidade de luz.

A descrição de tendências nos modos de dispersão das plantas e suas características relacionadas entre diferentes escalas espaciais é um importante passo para melhorar o conhecimento da estrutura e funcionamento das comunidades florestais. No entanto, estudos puramente descritivos não conseguem dizer muito sobre como componentes geográficos contribuem para os padrões observados. Além disso, sabe-se que conjuntos de dados ecológicos incluindo grandes distâncias geográficas freqüentemente apresentam autocorrelação espacial devido à estruturação espacial de fatores extrínsecos (e.g. clima, solo, topografia) e fatores intrínsecos (e.g. dinâmica metapopulacional, sobreposição da distribuição das espécies) operando em diferentes escalas espaciais (DINIZ-FILHO; BINI; HAWKINS, 2003; LEGENDRE, 1993). Assim, um passo fundamental na procura por uma explicação para os gradientes geográficos é a separação dos efeitos puramente espaciais dos efeitos puramente ambientais, e subseqüentemente, a avaliação da contribuição individual de cada fator sobre o padrão observado (BORCARD; LEGENDRE; DRAPEAU, 1992; KIVINEN et al., 2006). Em um estudo sobre gradientes geográficos na variação de massa de sementes, Murray et al. (2004) mostraram que os padrões geográficos são explicados pela estrutura espacial na temperatura e na radiação solar. Freqüentemente, variáveis climáticas sozinhas não explicam toda estrutura espacial em escala mais “fina” porque lugares próximos podem partilhar alguns componentes ambientais não medidos e podem apresentar efeitos de contágio não avaliados.

Quais são as variáveis climáticas e espaciais que se correlacionam com os modos de dispersão e com as características dos frutos em comunidades do domínio da Mata Atlântica? Detalhando mais a escala, quais dessas variáveis podem explicar tanto os modos de dispersão quanto as características dos frutos das comunidades em cada

um dos tipos de floresta que compõe a Mata Atlântica? O objetivo deste capítulo é responder a essas perguntas, identificando a contribuição das variáveis climáticas e espaciais separadamente.

3.3 Métodos

a) Área de estudo e coleta de dados

A Mata Atlântica possui a maior amplitude latitudinal entre as florestas tropicais, distribuindo-se no Brasil desde o Estado do Rio Grande do Norte (6° N) até o Estado do Rio Grande do Sul (30° S) (SOS MATA ATLÂNTICA; INPE, 1993), ocorrendo também em outros países sul-americanos. Nessa região podemos encontrar diversas formações de solo, topografia, diferenças altitudinais e pluviométricas além de diferentes formações vegetais (floresta ombrófila aberta, densa e mista; floresta estacional semidecidual e estacional decidual; restingas; mangues e outras).

As unidades de estudo trabalhadas foram as comunidades vegetais de espécies arbustivo-arbóreas da Mata Atlântica com trabalhos florísticos publicados (suas localizações podem ser vistas no Apêndice). Cada uma dessas comunidades possui sua própria lista de espécies, que serviu de ponto de partida para a coleta de dados.

As informações coletadas para cada espécie foram a sua síndrome de dispersão, o tipo de dispersor vertebrado e o diâmetro (mm) dos diásporos zoocóricos.

A síndrome de dispersão das espécies baseou-se em características dos frutos já descritas no capítulo 1 desta dissertação. Neste capítulo, as síndromes de dispersão usadas foram a zoocoria, a anemocoria e a autocoria. A síndrome de dispersão zoocórica foi subdividida pelo tipo de dispersor: aves (ornitocoria) ou por mamíferos (mamaliocoria). As medidas dos diâmetros dos diásporos (mm) foram coletadas da mesma forma descrita no capítulo 1.

A figura 9 representa a montagem das várias planilhas que serviram para a construção da planilha final “matriz das comunidades”, utilizada nas análises e que reuniu as variáveis explanatórias fornecidas por Oliveira-Filho (tabela 5) e as variáveis dependentes: proporção de zoocoria entre as espécies de cada comunidade, proporção de anemocoria, proporção de autocoria, proporção de ornitocoria, proporção de mamaliocoria e média do diâmetro dos diásporos dispersos por vertebrados.

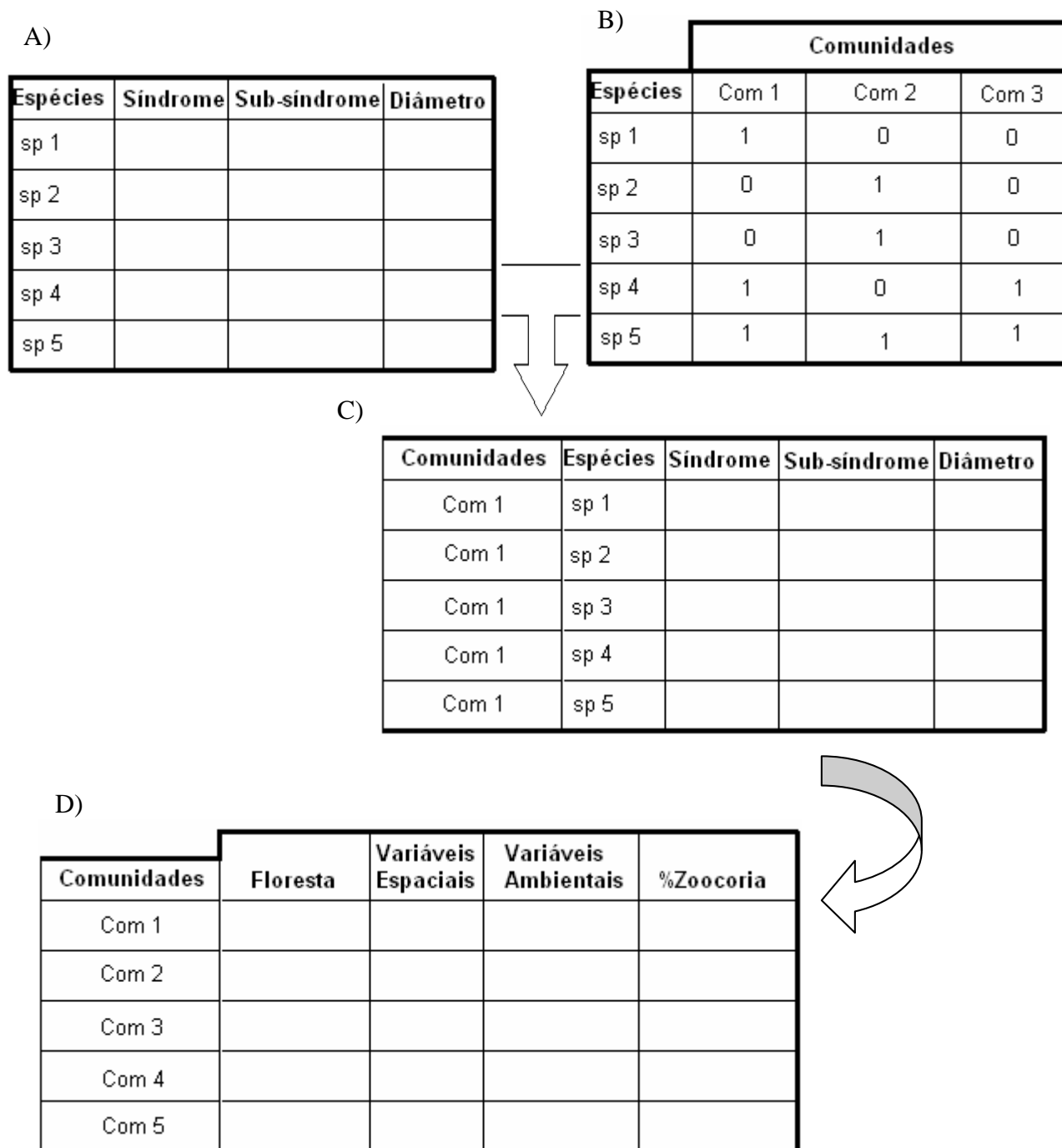


Figura 9 – Esquema dos passos seguidos para obtenção da matriz final D - matriz das comunidades. As informações das espécies arbustivo-arbóreas da Mata Atlântica coletadas em herbários e na literatura compuseram a matriz A “características das espécies”; a matriz B “presença e ausência” continha as espécies presentes nas 188 comunidades e foi cruzada com a matriz A, obtendo-se então a matriz C “espécies e suas características por comunidade”. A matriz C foi utilizada para o cálculo das variáveis dependentes utilizadas neste estudo para cada uma das comunidades (proporção de zoocoria, proporção de dispersão abiótica, proporção de espécies dispersas por aves e por mamíferos e média dos diâmetros dos frutos zoocóricos). Cada variável dependente foi acrescida à na matriz D, junto com as variáveis explanatórias

Tabela 5 – Caracterização das variáveis utilizadas neste estudo

Variáveis explanatórias	
Espaciais	
Latitude	Coordenada geográfica em números decimais
Longitude	Coordenada geográfica em números decimais
ALT	Altitude aproximada (m)
DCL	Distância da costa litorânea (km)
Climáticas	
TMA	Temperatura média anual (°C)
TMMF	Temperatura média no mês mais frio (°C)
RT	Temperatura média do mês mais quente, menos a temperatura média do mês mais frio
PPT	Precipitação média anual (mm y ⁻¹)
PPTS	Precipitação média no mês mais seco (mm)
RP	Precipitação média do mês mais úmido, menos a precipitação média do mês mais seco (mm)
Variáveis dependentes	
Dispersão	
Zoo	Proporção de espécies com frutos zoocóricos
Anemo	Proporção de espécies com frutos anemocóricos
Auto	Proporção de espécies com frutos autocóricos
Frutos	
Mam	Proporção de espécies com frutos zoocóricos dispersos por mamíferos
Aves	Proporção de espécies com frutos zoocóricos dispersos por aves
Diam	Média do logaritmo do diâmetro do diásporo de espécies zoocóricas (mm)

Após a conclusão da matriz D, e considerando somente as variáveis espaciais latitude e longitude, foi realizada uma seleção onde comunidades com latitudes e longitudes muito próximas umas das outras (menos de 1° de diferença), foram descartadas das análises. Após essa seleção, restaram 188 comunidades vegetais para serem utilizadas nas análises. Todas elas ocorrem entre as latitudes 10°25' – 26°30' S e longitudes 38°57' – 57°40' W. As comunidades usadas possuem grande variação biológica entre si, um exemplo é o número de espécies arbustivo-arbóreas em cada uma: duas comunidades de floresta estacional decidual possuem em suas listas apenas 26

espécies enquanto outras possuem muito mais (uma comunidade no estado da Bahia possui 551 espécies). Diferenças ambientais também existem: a altitude das áreas varia de 4 a 1900m, a média de temperatura anual varia entre 12,9°C e 26,8°C e a precipitação média entre 771 mm a 3591 mm.

b) Análises dos dados

Para saber quais variáveis climáticas e espaciais relacionam-se com os modos de dispersão de sementes e características dos frutos zoocóricos de 188 comunidades vegetais da Mata Atlântica, primeiro procurou-se por correlações gerais. Muitas das variáveis não são normalmente distribuídas nem tão pouco apresentam homogeneidade de variâncias e por isso aplicou-se a correlação de Spearman para todos os pares de variáveis dependentes e independentes, que possibilita comparações entre os coeficientes de correlação entre duas variáveis. Um conjunto adicional de correlações entre variáveis dependentes e independentes foi realizado separando-se os três tipos de floresta Atlântica. Dessa forma pôde-se verificar se o padrão global da Mata Atlântica é também válido para os três tipos de floresta que a compõe. Neste contexto, a autocorrelação espacial pode, nos dois tipos de variáveis, enviesar a significância das correlações ao mudar o número de graus de liberdade, e por isso aplicamos a correção de Dutilleul (1993), usando o software Mod t test (LEGENDRE, 2000).

As correlações simples não separam o efeito espacial do efeito climático nem elucidam a contribuição individual de cada variável quando os efeitos das outras variáveis explanatórias são levados em conta. Assim, o poder preditivo do clima foi avaliado através do ajuste de regressões lineares múltiplas usando as variáveis explanatórias relacionadas à temperatura e precipitação. Depois, foi examinado se os resíduos da regressão deste modelo puramente climático, apresentaram alguma autocorrelação espacial. Quando a autocorrelação espacial não persiste, entende-se que os efeitos puramente espaciais (i.e. latitude e ou longitude) podem ser ignorados. No entanto, se a autocorrelação espacial persiste nos resíduos da regressão, então se considera os efeitos puramente espaciais adicionando as coordenadas geográficas e suas expansões polinomiais até a terceira ordem em análises de regressão parcial (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998). Nesse segundo caso, avaliou-se a proporção de

variação explicada nas variáveis dependentes considerando apenas componentes espaciais, apenas os climáticos e a interação entre os dois. Modelos de regressão múltipla para o conjunto inteiro de dados não foram feitos pois as correlações entre as variáveis explanatórias e dependentes não foram consistentes entre os três tipos de floresta e todo o conjunto. Além disso, os resíduos de regressão para o conjunto de dados inteiro não eram normalmente distribuídos nem apresentavam homogeneidade de variâncias.

Para evitar multicolinearidade e, conseqüentemente, estimativas enviesadas dos coeficientes da regressão parcial devido à inclusão de variáveis independentes correlacionadas nos modelos (GRAHAM, 2003), testou-se a correlação entre todos os pares de variáveis climáticas e de localização usadas neste estudo. Multicolinearidade é um problema pois é interessante tanto desenvolver um modelo geral de predição de variabilidade das variáveis de resposta quanto entender os efeitos particulares das variáveis explanatórias. Dado que as correlações existentes entre as variáveis relacionadas com a precipitação, as variáveis relacionadas com a temperatura e a relação entre essas últimas com a altitude, foram, todas elas, estatisticamente significativas com coeficientes de correlação moderados a altos, (1) foi dada preferência à utilização da temperatura média anual e precipitação média anual como variáveis climáticas pois são variáveis relacionadas ao clima mais facilmente obtidas para qualquer outro lugar que se deseje comparar com este estudo e (2) foi desenvolvido um segundo conjunto de modelos de regressão com a altitude no lugar da temperatura, já que não existe meio de separar, *a priori*, os efeitos da temperatura e altitude nos modelos (figura 10). Para comparar a importância da altitude e temperatura como variáveis explanatórias, os resíduos de ambos os conjuntos de modelos de regressão representados através de gráficos. O uso de resíduos de regressão para avaliar o efeito de determinada variável independente sobre uma variável dependente, com o objetivo de controlar para outras variáveis que podem confundir seus efeitos sobre a variável independente que se deseja estudar, tem sido uma prática comum em estudos ecológicos.

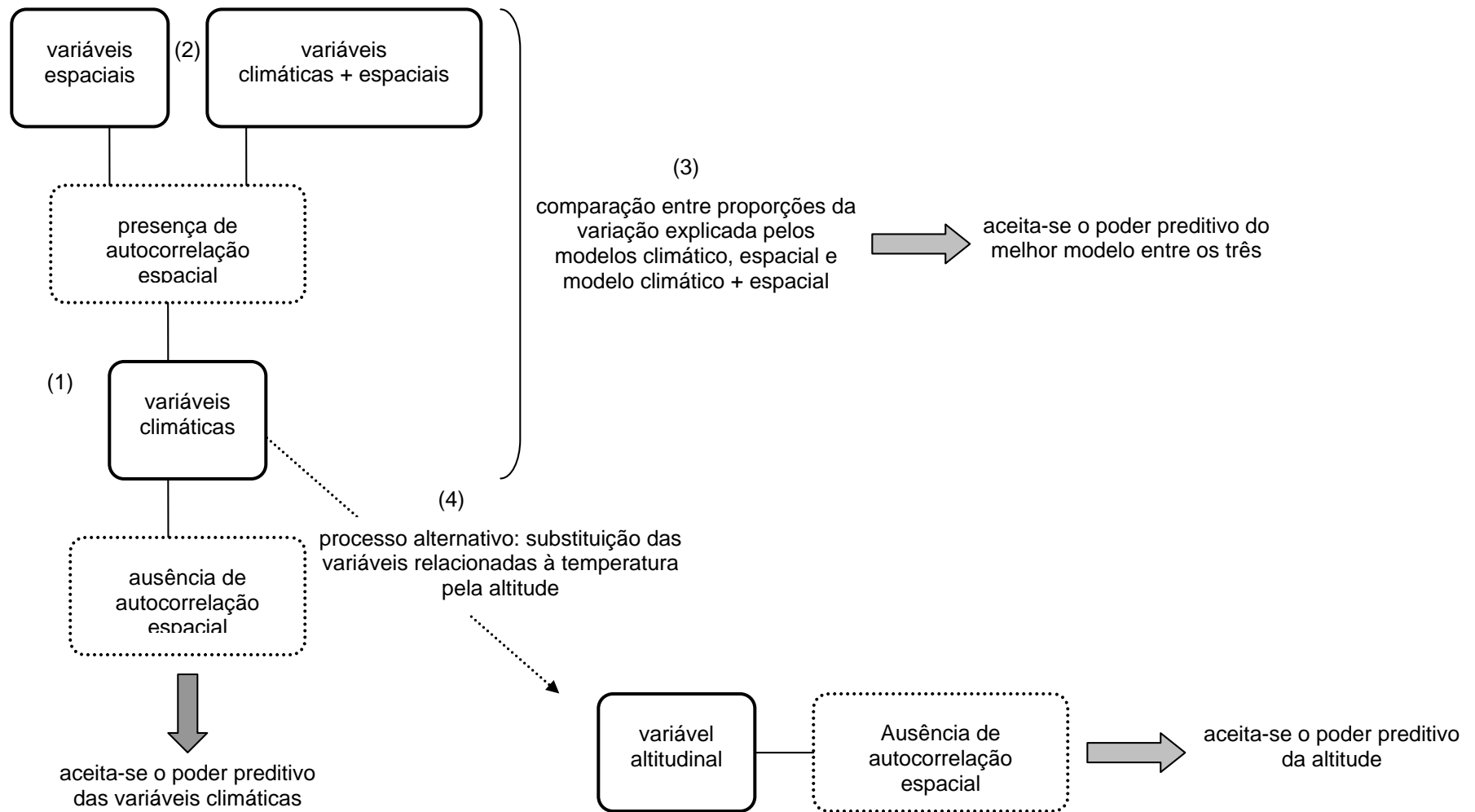


Figura 10 – Construção dos modelos de regressão múltipla. Retângulos com linha cheia mostram quais variáveis foram utilizadas nos modelos (OLS e PR); retângulos pontilhados informam quanto à presença ou ausência de autocorrelação espacial observada nos correlogramas construídos à partir dos resíduos dos modelos. (1) Apenas as variáveis climáticas foram utilizadas para a construção dos modelos de regressão múltipla (OLS) para todas as variáveis dependentes, nos três tipos de floresta separadamente; (2) havendo autocorrelação espacial foram construídos modelos (PR) utilizando-se variáveis espaciais e variáveis climáticas mais as espaciais; (3) os modelos construídos nas etapas 1 e 2 tiveram a proporção de variação explicada por cada um comparadas entre si e aceitou-se o melhor entre os três; (4) como modelo alternativo ao climático, construiu-se modelos com a variável altitude no lugar de temperatura e verificou-se a presença ou não de autocorrelação espacial

No entanto, este método pode levar ao enviesamento das estimativas de parâmetros ou dos testes de significância, quando variáveis independentes são correlacionadas. Por isso, parte dos dados foi usada para avaliar se a correlação existente entre altitude e variáveis dependentes são uma consequência indireta do efeito de temperatura, e se a correlação entre temperatura e as variáveis estudadas são consequência indireta do efeito da altitude. Os efeitos da temperatura nas variáveis dependentes foram examinados comparando-se os valores médios das variáveis dependentes entre comunidades com as maiores e menores médias anuais de temperatura nas faixas de elevação de 100m, através de um teste t pareado. Esta análise comparou o efeito da temperatura controlando-se para a variação na altitude. Para avaliar a correlação entre altitude e as variáveis dependentes controlando os efeitos da temperatura, foram feitas correlações de Pearson usando comunidades com média de temperatura anual em dois conjuntos de intervalo de temperatura (1,9.5 a 20,5 °C e 19 a 21 °C).

3.4 Resultados

A percentagem média de espécies zoocóricas nas comunidades vegetais foi de 69% (± 11 d.p.; $N = 188$) com uma amplitude de 29% a 91%. Em 111 comunidades (59%) a percentagem de espécies arbustivo-arbóreas dispersas por vertebrados foi maior que 70%.

Em apenas 13 casos (6,9% das comunidades vegetais) a percentagem de espécies dispersas por meios abióticos foi maior que 50%. A autocoria não existe como forma de dispersão de sementes entre as espécies de nove comunidades e nas outras comunidades vegetais restantes foi baixa (média de 5,5%, chegando a no máximo 16,7% das espécies). Conseqüentemente, a percentagem de espécies anemocóricas nas comunidades analisadas foi aproximadamente o complemento de 100% das espécies zoocóricas, sendo esses últimos dois modos de dispersão altamente correlacionados de forma negativa (tabela 6). A autocoria e a zoocoria também estão correlacionadas negativamente ($R_s = - 0,524$; $p < 0,001$).

A proporção de espécies ornitocóricas e mamaliocóricas estão correlacionadas negativamente ($R_s = - 0,682$; $p < 0,001$). A ornitocoria correlaciona-se positivamente

com a zoocoria ($R_s = 0,409$; $p < 0,001$) e a mamaliocoria negativamente ($R_s = - 0,0272$; $p < 0,01$). Enquanto a proporção de frutos ornitocóricos correlaciona-se de forma negativa com a proporção de frutos anemocóricos nas comunidades, a proporção de frutos mamaliocóricos correlaciona-se positivamente (tabela 6). A média do diâmetro dos diásporos zoocóricos das comunidades vegetais está negativamente correlacionada com a proporção de frutos dispersos por aves e positivamente correlacionado com proporção de frutos dispersos por mamíferos.

Tabela 6 – Correlações de Spearman entre variáveis relacionadas à dispersão e os frutos de espécies calculadas no nível de comunidades para 188 locais da Mata Atlântica. O valor de P para cada correlação foi calculado levando-se em conta a autocorrelação espacial através da correção de Dutilleul (1993)

	Diam	Anemo	Auto	Aves
Auto	0,071 NS	0,272 NS		
Zoo	- 0,274***	- 0,930***		
Aves	- 0,650***	- 0,384**	- 0,27*	
Mam	0,707***	0,251**	0,077 NS	- 0,682***

Nota: NS = Não significativo; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

Correlações de Spearman realizadas entre as variáveis independentes servirão principalmente para alertar contra possíveis erros ao serem utilizadas variáveis explanatórias que são correlacionadas entre si em outras análises (tabela 7). Todas as variáveis relacionadas à temperatura estão correlacionadas entre si, bem como as variáveis relacionadas à precipitação. A relação universal entre temperatura e precipitação que se espera encontrar em qualquer lugar do mundo ficou evidente entre as seguintes variáveis: média de precipitação no mês mais seco e a média de temperatura no mês mais quente menos a média de temperatura no mês mais frio. Temperatura média anual e temperatura média no mês mais frio são variáveis fortemente correlacionadas com a altitude, com a temperatura decaindo com o aumento da elevação. Outra forte correlação encontrada foi entre a distância da costa litorânea e a média de precipitação no mês mais seco (correlação negativa), evidenciando que quanto mais para o interior do continente, menor é a precipitação, pelo menos nos meses mais secos. A latitude correlaciona-se negativamente com todas as variáveis ligadas à temperatura, correspondendo ao padrão esperado de aumento de temperatura

com a aproximação da linha do Equador. A longitude por sua vez correlaciona-se apenas ligeiramente com a média de precipitação no mês mais seco.

Tabela 7 – Correlação de Spearman entre variáveis independentes. O valor de *P* para cada correlação foi calculado levando-se em consideração a autocorrelação espacial através da correção de Dutilleul (1993). Todas as correlações foram calculadas para as 188 comunidades

	TMA	TMMF	RT	PMA	PPTS	RP	ALT
TMMF	0,960***						
RT	-0,498 **	-0,651 ***					
PMA	-0,308 NS	-0,281 NS	0,210*				
PPTS	-0,174 NS	-0,227 NS	0,496**	0,377***			
RP	-0,170 NS	-0,116 NS	-0,134 NS	0,369**	-0,527***		
ALT	-0,728***	-0,645***	0,037 NS	0,151 NS	-0,366*	0,505**	
DCL	0,272**	0,243*	-0,324 NS	-0,224 *	-0,714***	0,341**	0,177 NS
LAT(S)	-0,519*	-0,618**	-0,787***	0,256 NS	0,666*	-0,248 NS	0,015 NS
LONG(W)	0,071 NS	-0,016 NS	-0,128 NS	0,099 NS	-0,155**	0,152 NS	-0,002 NS

Nota: NS = não significativo; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Ainda na mesma escala geral para a Mata Atlântica, utilizamos outras correlações de Spearman entre as variáveis dependentes relacionadas aos modos de dispersão e os frutos zoocóricos e as variáveis independentes climáticas/espaciais (tabela 8). As mesmas correlações encontradas entre a porcentagem de espécies anemocóricas e variáveis climáticas/espaciais foram encontradas entre a porcentagem de espécies zoocóricas e as variáveis climáticas/espaciais, porém possuem sinais inversos. Essas duas variáveis dependentes apresentaram maiores correlações com a distância da costa litorânea e foram significativamente correlacionadas com as variáveis relacionadas à precipitação (com exceção da variável RP) e temperatura (tabela 8). A porcentagem de espécies autocóricas das comunidades estudadas foi significativamente correlacionada apenas com a média de precipitação anual e diferença de precipitação entre o mês mais úmido e o mais seco (correlação negativa).

Com relação aos tipos de dispersão zoocórica analisados, as proporções de espécies dispersas por aves e por mamíferos nas comunidades foram razoavelmente correlacionadas com a média de temperatura anual, média de temperatura no mês mais frio e altitude, porém as duas variáveis dependentes exibem padrão inverso (tabela 8).

Enquanto a frequência de espécies ornitocóricas aumenta com a altitude e decresce com a média de temperatura anual e a média de temperatura no mês mais frio, o comportamento da frequência de espécies dispersas por mamíferos é exatamente o oposto. A média do diâmetro dos diásporos consumidos por vertebrados apresentou, assim como as outras variáveis relacionadas aos frutos, expressivas correlações com média de temperatura anual, média de temperatura do mês mais frio (correlação positiva) e altitude (correlação negativa).

Tabela 8 – Correlações de Spearman entre variáveis dependentes (proporção dos modos de dispersão e valores de média de quatro variáveis relacionadas aos frutos) e as variáveis climáticas e espaciais para 188 comunidades. O valor de *P* para cada correlação foi calculado levando-se em conta a autocorrelação espacial através da correção de Dutilleul (1993)

Variáveis	Anemo	Auto	Zoo	Aves	Mam	Diam
Climáticas						
TMA	0,337**	0,086 NS	- 0,355***	- 0,537***	0,623***	0,688***
TMMF	0,309**	0,014 NS	- 0,308**	- 0,449***	0,612***	0,665***
RT	- 0,321*	0,111 NS	0,241*	0,111 NS	- 0,363*	- 0,265*
PMA	- 0,376***	- 0,386***	0,437***	0,205 NS	- 0,185 NS	- 0,136 NS
PPTS	- 0,499***	0,035 NS	0,373***	0,009 NS	- 0,089 NS	0,066 NS
RP	0,085 NS	- 0,318**	0,035 NS	0,177 NS	- 0,085 NS	- 0,200 NS
Espaciais						
ALT	- 0,024 NS	- 0,135 NS	0,124 NS	0,505***	- 0,505***	- 0,687***
LAT(S)	- 0,357*	0,119 NS	0,255*	0,153 NS	- 0,379*	- 0,302*
LONG(W)	0,370*	- 0,104 NS	- 0,269 NS	- 0,299*	- 0,042 NS	- 0,013 NS
DCL	0,631***	- 0,040 NS	- 0,494***	- 0,296*	0,134 NS	0,052 NS

Nota: NS = Não significativo; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

No primeiro capítulo desta dissertação foram encontradas diferenças entre comunidades dos três tipos de florestas que compõem a Mata Atlântica, em relação à proporção dos modos de dispersão das espécies e também às suas sub-síndromes dos frutos zoocóricos e diâmetro deles. A figura 11 ilustra a diferença de comportamento entre os grupos de comunidades de cada floresta. Algumas das correlações encontradas em escala geral para a Mata Atlântica anteriormente podem não serem mantidas quando se muda a escala de análise, subdividindo as comunidades por tipo de florestas. Portanto, as correlações entre as proporções dos modos de dispersão, tipos

de dispersores e média do diâmetro de diásporos zoocóricos com as variáveis climáticas/espaciais, foram investigadas para cada um dos três tipos de floresta separadamente (floresta ombrófila, floresta estacional semidecidual e floresta estacional decidual).

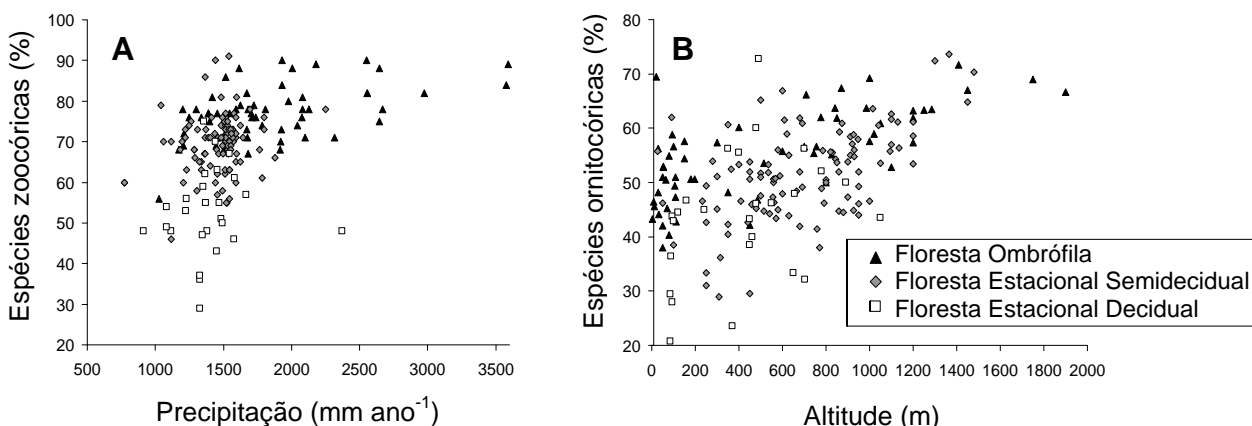


Figura 11 – Proporção de duas variáveis dependentes analisadas para 188 comunidades vegetais da Mata Atlântica. A) correlação encontrada na análise geral entre espécies zoocóricas e a precipitação média anual e B) correlação encontrada na análise geral entre espécies ornitocóricas e a altitude

Nesta outra escala de análise, a proporção de espécies zoocóricas nas três florestas, passou a não possuir nenhuma correlação com a variável distância da costa litorânea e as variáveis relacionadas à temperatura. A proporção de espécies zoocóricas da floresta ombrófila manteve apenas a correlação entre a precipitação média anual (tabela 9). A proporção nas comunidades da floresta estacional semidecidual está significativamente correlacionada com a precipitação do mês mais úmido menos a precipitação do mês mais seco, com a altitude e negativamente correlacionada com a latitude. A frequência de espécies zoocóricas nas comunidades de floresta estacional decidual não apresentou correlação significativa com nenhuma das variáveis explanatórias.

A proporção de espécies anemocóricas por floresta também não manteve as correlações encontradas anteriormente com a distância da costa litorânea na escala geral e as variáveis de temperatura, com exceção da floresta estacional decidual, que apresentou uma correlação positiva significativa com a temperatura média do mês mais frio (tabela 9). A frequência de espécies anemocóricas nas florestas ombrófilas está

mais correlacionada negativamente com a precipitação média anual e também com a média de precipitação no mês mais seco. A frequência de espécies anemocóricas das comunidades de florestas estacionais semidecíduais não apresentaram correlação com nenhuma das variáveis.

Ainda na tabela 9, a proporção de espécies autocóricas manteve correlação significativa com as variáveis relacionadas à precipitação nas florestas ombrófilas e semidecíduais e apresentou correlação com variáveis relacionadas à temperatura na floresta decidual. A floresta estacional semidecidual também apresentou, além das correlações com precipitação, forte correlação positiva com latitude, e outras variáveis de temperatura e variáveis espaciais.

Foram repetidas correlações de Spearman entre as variáveis explanatórias e a proporção de espécies ornitocóricas e mamaliocóricas para as comunidades vegetais de cada um dos tipos de florestas (tabela 10). É interessante notar que as florestas ombrófilas e semidecíduais mantiveram, tanto para a proporção de espécies dispersas por aves quanto para mamíferos, fortes correlações entre a média de temperatura anual, temperatura média no mês mais frio e altitude, com correlações também entre algumas outras variáveis independentes. As comunidades vegetais da floresta estacional decidual apresentaram, para a proporção de ornitocoria, correlações entre média de precipitação no mês mais seco, altitude e longitude. A proporção de espécies mamaliocóricas da floresta decidual não está correlacionada a nenhuma das variáveis explanatórias (tabela 10).

Tabela 9 – Correlações de Spearman entre os valores de percentagem de espécies zoocóricas, anemocóricas e autocóricas para cada local e respectivas variáveis climáticas e espaciais. O valor de P para cada correlação foi calculado levando-se em conta a autocorrelação espacial através da correção de Dutilleul (1993). Todas as correlações foram calculadas para as 188 comunidades

Variáveis	Zoocoria			Anemocoria			Autocoria		
	FO	FES	FED	FO	FES	FED	FO	FES	FED
Climáticas									
TMA	-0,132 NS	-0,156 NS	-0,137 NS	0,029 NS	0,153 NS	0,254 NS	0,203 NS	0,126 NS	-0,414*
TMMF	-0,163 NS	-0,111 NS	-0,449 NS	0,015 NS	0,178 NS	0,491*	0,197 NS	0,000	-0,462*
RT	0,214 NS	-0,055 NS	0,433 NS	-0,122 NS	-0,132 NS	-0,531 NS	-0,284 NS	0,348**	0,225 NS
PMA	0,451**	0,166 NS	0,280 NS	-0,491***	0,055 NS	-0,089 NS	-0,403**	-0,412***	-0,235 NS
PPTS	0,308 NS	-0,329 NS	0,562 NS	-0,364*	0,049 NS	-0,562 NS	-0,204 NS	0,489 NS	0,125 NS
RP	0,212 NS	0,383**	-0,131 NS	-0,161 NS	-0,138 NS	0,274 NS	-0,287*	-0,522**	0,086 NS
Espaciais									
ALT	-0,013 NS	0,284*	-0,052 NS	0,087 NS	-0,096 NS	0,033 NS	-0,072 NS	-0,434**	0,183 NS
LAT(S)	-0,364 NS	-0,330*	0,471 NS	-0,216 NS	0,029 NS	-0,532 NS	-0,399 NS	0,514***	-0,145 NS
LONG(W)	-0,298 NS	-0,078 NS	0,231 NS	-0,157 NS	0,197 NS	-0,181 NS	-0,328 NS	-0,090 NS	-0,222 NS
DCL	-0,236 NS	0,075 NS	-0,095 NS	0,282 NS	0,210 NS	0,145 NS	0,152 NS	-0,397***	-0,276 NS

Nota: NS = Não significativo; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Tabela 10 – Correlações de Spearman entre os valores de porcentagem de espécies ornitocóricas e mamaliocóricas de frutos consumidos por vertebrados e respectivas variáveis climáticas e espaciais. O valor de P para cada correlação foi calculado levando-se em conta a autocorrelação espacial através da correção de Dutilleul (1993). Todas as correlações foram calculadas para as 188 comunidades

Variáveis	Ornitocoria			Mamaliocoria		
	FO	FES	FED	FO	FES	FED
Climáticas						
TMA	-0,635**	-0,399***	-0,201 NS	0,691*	0,435***	-0,017 NS
TMMF	-0,635*	-0,252*	0,095 NS	0,704*	0,415***	-0,140 NS
RT	0,318*	-0,202 NS	-0,387 NS	-0,475 NS	-0,165 NS	0,218 NS
PMA	-0,054 NS	0,056 NS	-0,045 NS	0,071 NS	-0,169 NS	-0,125 NS
PPTS	-0,436 NS	-0,268 NS	-0,474*	0,426 NS	-0,062 NS	0,116 NS
RP	0,266 NS	0,319*	0,136 NS	-0,278 NS	-0,116 NS	0,006 NS
Espaciais						
ALT	0,686**	0,493***	0,431*	-0,664*	-0,347*	-0,161 NS
LAT(S)	0,297 NS	-0,297 NS	-0,305 NS	-0,511 NS	-0,015 NS	0,250 NS
LONG(W)	0,353 NS	-0,398**	-0,441*	-0,591 NS	0,019 NS	0,051 NS
DCL	0,431***	-0,219 NS	-0,286 NS	-0,489**	0,073 NS	-0,006 NS

Nota: NS = não significativo; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Os valores de média do logaritmo do diâmetro de frutos dispersos por vertebrados nas comunidades apresentaram fortes correlações positivas significativas com as variáveis explanatórias de temperatura e negativas com a altitude, para os três tipos de floresta, além de algumas outras correlações extras em cada um dos tipos (tabela 11).

Tabela 11 – Correlações de Spearman entre os valores de média do diâmetro dos diásporos das espécies consumidas por vertebrados transformados em log e respectivas variáveis climáticas e espaciais. O valor de p para cada correlação foi calculado levando-se em conta a autocorrelação espacial através da correção de Dutilleul (1993). Todas as correlações foram calculadas para as 188 comunidades

Variáveis	Média do log do diâmetro dos diásporos		
	FO	FES	FED
Climáticas			
TMA	0,758**	0,543***	0,555**
TMMF	0,749*	0,492***	0,456*
RT	-0,457*	0,006 NS	-0,069 NS
PMA	0,126 NS	-0,231*	0,028 NS
PPTS	0,524 NS	0,066 NS	-0,021 NS
RP	-0,299 NS	0,345*	-0,021 NS
Espaciais			
ALT	-0,708**	-0,589***	-0,603***
LAT(S)	-0,456 NS	0,054 NS	-0,247 NS
LONG(W)	-0,566 NS	0,099 NS	-0,364 NS
DCL	-0,299 NS	0,093	0,559**

Nota: NS = não significativo; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Para distinguir a importância de cada uma das variáveis separadamente e desmembrar o possível efeito espacial sobre elas, foram utilizados modelos de regressões lineares múltiplas para os três tipos de floresta (tabela 12). Os modelos puramente climáticos são aqueles cujos resíduos nos correlogramas apresentados nas figuras 12, 13 e 14 não apresentaram valores significativos para a autocorrelação espacial. Quando esses correlogramas apresentaram valores significativos, o efeito espacial (latitude e longitude) foi então considerado na montagem dos modelos.

Para as comunidades da floresta ombrófila, apenas a proporção de espécies anemocóricas é explicada por um modelo puramente climático, inversamente proporcional à precipitação média anual. Os melhores modelos para todas as outras variáveis dependentes nesta floresta foram os que uniram as variáveis explanatórias climáticas (na maioria dos casos a temperatura média anual e a precipitação média anual) e espaciais.

Na floresta estacional semidecidual, o modelo puramente climático com a temperatura média anual positiva explicou a proporção de frutos dispersos por

mamíferos e a média do diâmetro dos frutos zoocóricos das comunidades. A proporção de zoocoria, autocoria e frutos dispersos por aves nessas comunidades são função, além da temperatura média anual negativa, do efeito espacial. A proporção de espécies anemocóricas nessas comunidades não foi explicada por nenhuma das variáveis.

Nas comunidades de floresta estacional decidual, todas as variáveis dependentes, com exceção da proporção de mamaliocoria que não apresentou nenhum modelo significativo, são explicadas puramente por variáveis climáticas. Diferentemente das outras florestas onde as variáveis climáticas mais explicativas para os modelos foram temperatura média anual e precipitação média anual, na floresta estacional decidual, outras variáveis além da temperatura média anual, foram importantes para explicar as variáveis dependentes. A temperatura média no mês mais frio no modelo construído para a proporção de anemocoria e a média de precipitação no mês mais seco nos modelos das proporções de anemocoria, zoocoria e ornitocoria.

Tabela 12 – Regressão OLS e regressão parcial com variáveis espaciais (PR) para as variáveis independentes analisadas para os três tipos de floresta. Quando o resíduo das regressões OLS não apresentou autocorrelação espacial (ver correlogramas), a PR não foi efetuada

Tipo de floresta	Variável dependente	Tipo de regressão	Modelo de regressão	F	R ²
Ombrófila	Anemo	OLS	-0,00012PMA	17,39	0,237***
	Auto (asn)	PR	0,008TMA - 0,00015PMA + ESPAÇO	4,01	0,481***
	Zoo	PR	-0,012TMA + ESPAÇO	3,05	0,247***
	Aves	PR	-0,017TMA - 0,0008PMA + ESPAÇO	8,60	0,673***
	Mam	PR	-0,01TMA + 0,00009PMA + ESPAÇO	15,19	0,784***
	Diam	PR	0,013TMA + 0,00013PMA + ESPAÇO	15,83	0,791***
Estacional Semidecidual	Anemo		NS		NS
	Auto (asn)	PR	0,01TMA + ESPAÇO	10,44	0,529***
	Zoo (asn)	PR	-0,013TMA + ESPAÇO	3,04	0,246**
	Aves	PR	-0,028TMA + ESPAÇO	11,56	0,554***
	Mam	OLS	0,016TMA	35,46	0,258***
	Diam	OLS	0,019TMA	63,74	0,385***
Estacional Decidual	Anemo	OLS	0,025TMMF - 0,003PPTS	6,73	0,369**
	Auto	OLS	-0,01TMA	4,50	0,158*
	Zoo	OLS	0,004PPTS	6,64	0,217*
	Aves	OLS	-0,005PPTS	7,14	0,229*
	Mam		NS		NS
	Diam	OLS	0,036TMA	8,95	0,272**

Notas: Zoo = proporção de espécies zoocóricas; Anemo = proporção de espécies anemocóricas; Auto = proporção de espécies autocóricas; Aves = proporção de espécies dispersas por aves dentre as zoocóricas; Mam = proporção de espécies dispersas por mamíferos dentre as zoocóricas; Diam = Média do diâmetro dos diásporos cujos frutos são dispersos por vertebrados; (asn) = transformação dos dados brutos em arco seno; TMA = temperatura média anual; PMA = precipitação média anual; TMMF = temperatura no mês mais frio; PPTS = precipitação no mês mais seco; ESPAÇO = latitude e longitude e suas expansões polinomiais até a terceira ordem.

NS = não-significativo; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

Devido às altas correlações que foram encontradas anteriormente entre as variáveis relacionadas à temperatura e a altitude, modelos com a altitude no lugar da temperatura foram analisados e aqueles que foram significativos aparecem na tabela 14. Na floresta ombrófila, os modelos com a variável altitude foram significativos para a proporção de aves e mamíferos nas comunidades, e para o diâmetro médio dos diásporos. Na floresta estacional semidecidual, além das mesmas variáveis explicadas na floresta ombrófila, a altitude também explica a proporção de zoocoria (dados transformados em arcoseno). Nas comunidades da floresta estacional decidual, a altitude explica sozinha, a proporção de espécies ornitocóricas e o diâmetro médio dos diásporos.

Tabela 13 – Regressão OLS com a altitude como variável independente no lugar da temperatura média anual nos três tipos de florestas Atlânticas. Regressões parciais com as variáveis espaciais não foram realizadas, pois a autocorrelação espacial não persistiu nos resíduos das regressões

Tipo de floresta	Variável dependente	Modelo de regressão	F	R ²
Ombrófila	Aves	0,079logALT	36,86	0,399***
	Mam	-0,071logALT	42,43	0,431***
	Diam	-0,084logALT	48,65	0,465***
Estacional Semidecidual	Zoo (asn)	0,092logALT	12,73	0,111***
	Aves	0,005ALT	41,45	0,289***
	Mam	-0,098logALT	32,37	0,241***
	Diam	-0,119logALT	60,67	0,373***
EstacionalDecidual	Aves	0,135logALT	5,21	0,178*
	Diam	-0,016logALT	10,07	0,295***

Notas: Zoo = proporção de espécies zoocóricas; Aves = proporção de espécies dispersas por aves dentre as zoocóricas; Mam = proporção de espécies dispersas por mamíferos dentre as zoocóricas; Diam = média do diâmetro dos diásporos cujos frutos são dispersos por vertebrados; (asn) = transformação dos dados brutos em arcoseno; logALT = transformação dos dados de altitude em logaritmo.

* $P < 0,05$; *** $P < 0,001$

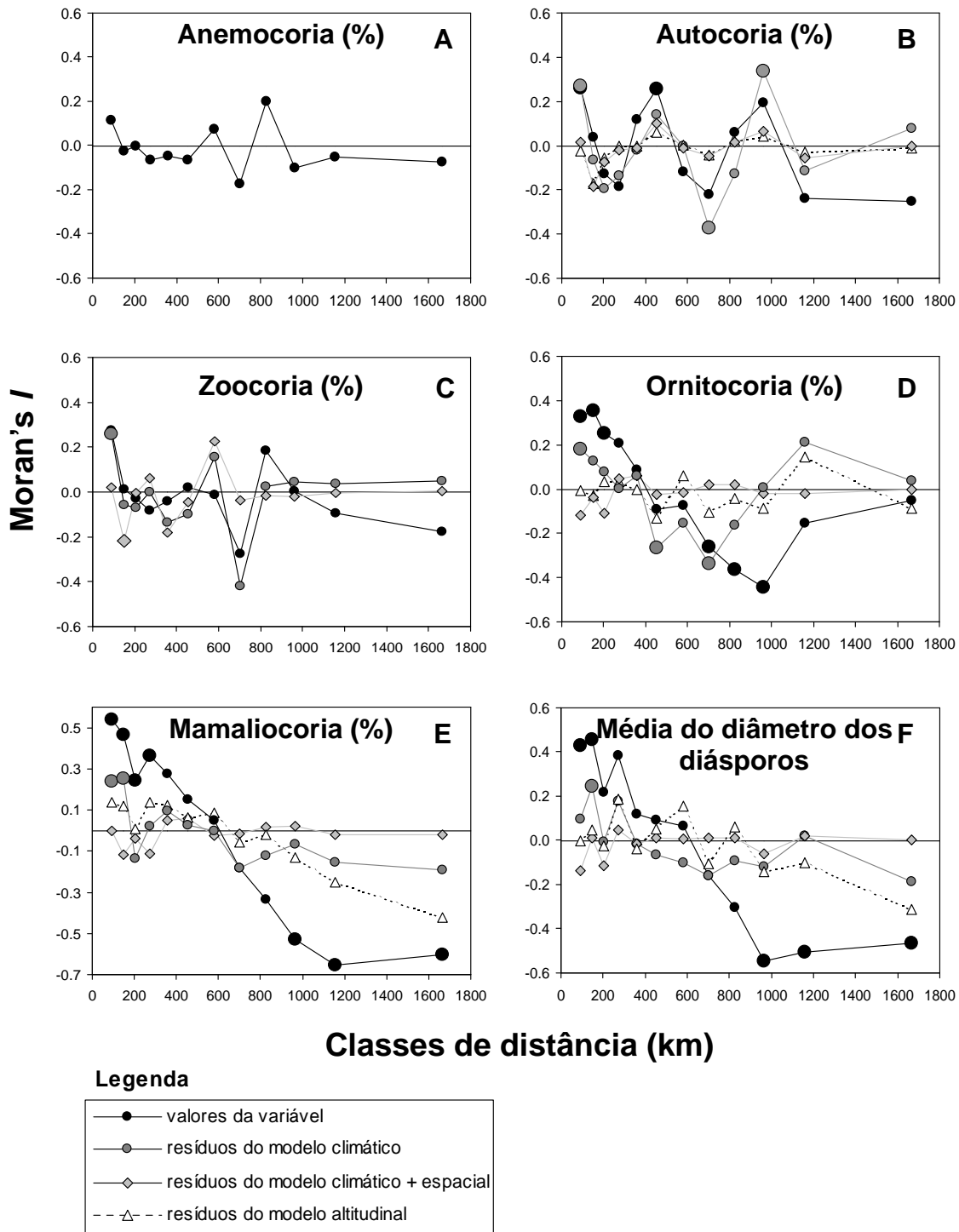


Figura 12 – Correlogramas espaciais para modos de dispersão de sementes e variáveis relacionadas aos frutos ao nível de comunidades para 58 locais na Floresta Ombrófila. Símbolos maiores representam valores significativos após o teste de Bonferroni. Correção seqüencial de Bonferroni ($\alpha_{\text{inicial}} = 5\%$)

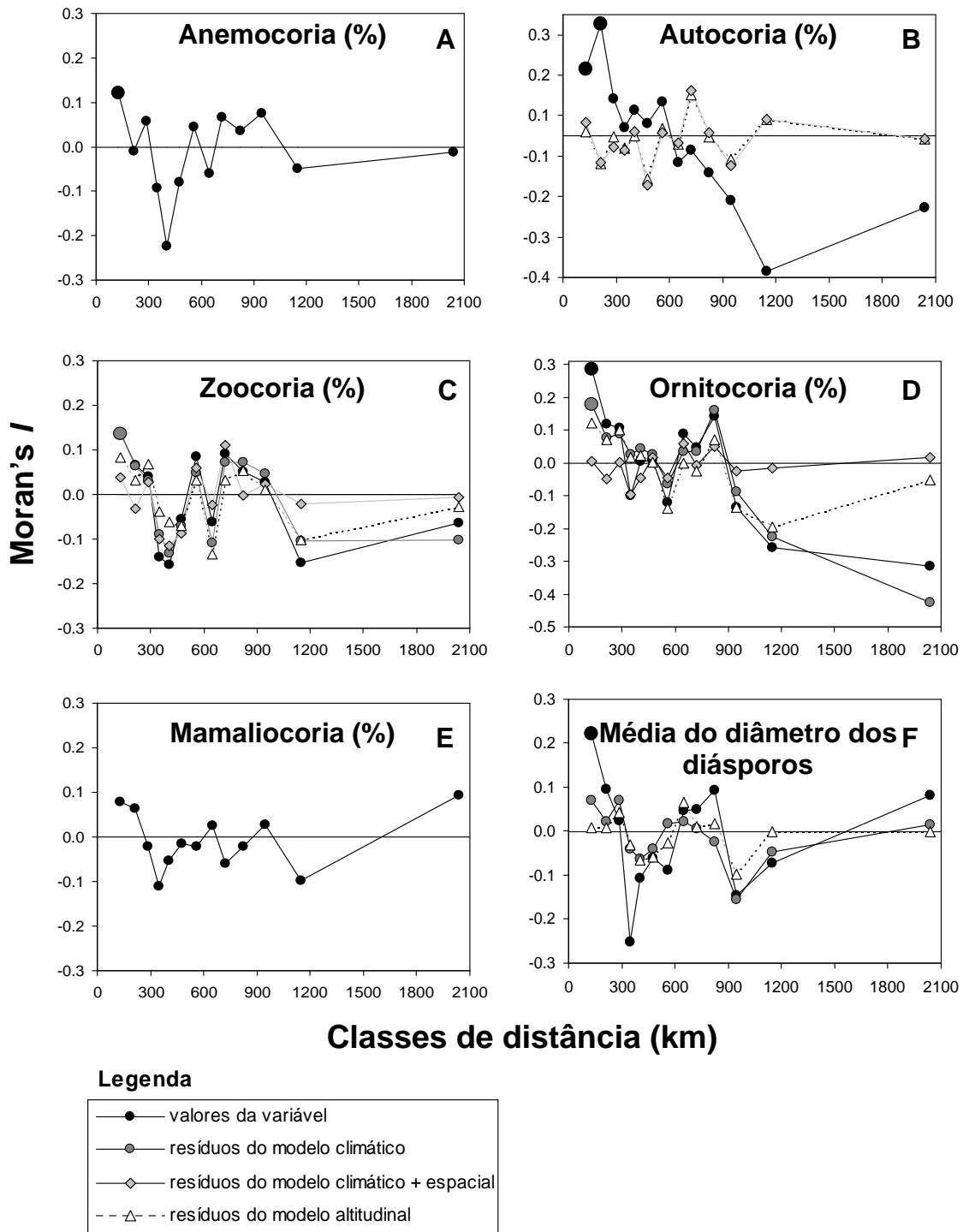


Figura 13 – Correlogramas espaciais para modos de dispersão de sementes e variáveis relacionadas aos frutos ao nível de comunidades para 104 locais na Floresta Estacional Semidecidual. Símbolos maiores representam valores significativos após o teste de Bonferroni. Correção seqüencial de Bonferroni ($\alpha_{\text{inicial}} = 5\%$)

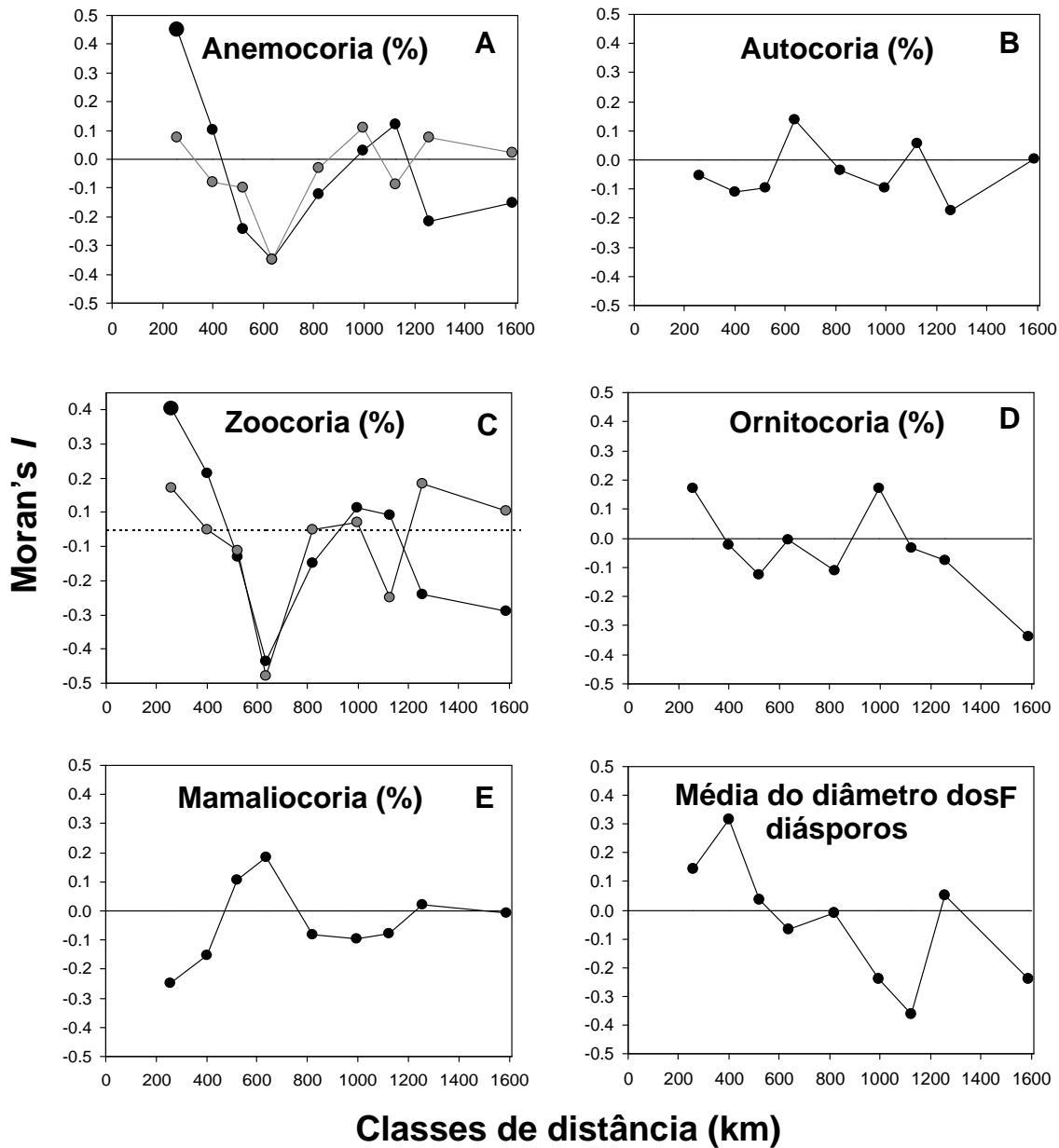


Figura 14 – Correlogramas espaciais para modos de dispersão de sementes e variáveis relacionadas aos frutos ao nível de comunidades para 26 locais na Floresta Estacional Decidual. Símbolos maiores representam valores significativos após o teste de Bonferroni. Correção seqüencial de Bonferroni ($\alpha_{\text{inicial}} = 5\%$)

A proporção de espécies dispersas por aves nas comunidades sempre aumenta com a altitude, nas três florestas e, a proporção de espécies dispersas por mamíferos diminui nas duas florestas onde apresentou os modelos significativos, a ombrófila e a semidecidual (tabela 10 e 13). A proporção de espécies ornitocóricas e o diâmetro dos diásporos variam com a altitude mesmo controlando-se a temperatura (tabela 14) e parecem não sofrer na verdade um efeito direto da temperatura (tabela 15), e por isso essas variações parecem ser propriamente gradientes altitudinais. Essa hipótese é favorecida pela consistência da correlação entre proporção de espécies ornitocóricas e a média do diâmetro dos diásporos com a altitude existente nas três florestas (tabelas 10 e 11, respectivamente). Então, independentemente da floresta considerada na Mata Atlântica, a proporção de espécies ornitocóricas tende a aumentar com a altitude, e o diâmetro médio de seus diásporos a diminuir. A proporção de espécies mamaliocóricas das comunidades devem sofrer os mesmos efeitos que a proporção de espécies ornitocóricas, porém o efeito de altitude sobre ela pode ser indireto, tendo relação na verdade mais com a temperatura ou latitude.

Tabela 14 – Correlações de Pearson da altitude (m) com temperatura média anual e seis variáveis relacionadas à dispersão para dois conjuntos (dois intervalos de temperatura) das 188 comunidades vegetais da floresta Atlântica. A quantidade de comunidades usadas foi de 27 e 59, para o critério menos e mais abrangente, respectivamente. O primeiro critério selecionou comunidades entre 30 e 1130 m e o segundo entre 30 e 1200 m

Variáveis	Intervalos de temperatura	
	19,5 – 20,5 (°C)	19 – 21 (°C)
TMA	0,230 NS	– 0,196 NS
LAT	0,716***	0,626***
ANEMO	– 0,102 NS	0,148 NS
AUTO	0,010 NS	– 0,006 NS
ZOO	0,098 NS	– 0,039 NS
AVES	0,563*	0,375*
MAM	– 0,144 NS	– 0,163 NS
DIAM	– 0,376*	– 0,477**

NS = não significativo; * P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001

Tabela 15 – Teste t pareado da temperatura média anual e seis variáveis relacionadas à dispersão usando a temperatura média anual máxima e mínima para 14 faixas de 100 m de elevação

Variáveis	Média (\pm DP)		Menor diferença pareada	Maior diferença pareada	Teste t	p
	Mín	Max				
TMA	18,15 (\pm 2,12)	23,29 (\pm 2,46)	3,1	7,9	15,40	< 0,0001
logPMA	3,28 (\pm 0,120)	3,15 (\pm 0,069)	0,003	0,415	2,85	0,0147
LAT	24,09 (\pm 1,36)	15,90 (\pm 2,70)	2,05	11,68	9,85	< 0,0001
LONG	48,11 (\pm 3,24)	48,51 (\pm 4,74)	1,03	8,03	0,37	0,7205
ANEMO	0,167 (\pm 0,073)	0,350 (\pm 0,144)	0,031	0,543	3,77	0,0023
AUTO	0,043 (\pm 0,025)	0,031 (\pm 0,027)	0,0007	0,0658	1,41	0,1792
ZOO	0,775 (\pm 0,091)	0,609 (\pm 0,134)	0,03	0,51	3,29	0,0058
AVES	0,548 (\pm 0,091)	0,523 (\pm 0,096)	0,0082	0,2575	0,87	0,4018
MAM	0,230 (\pm 0,046)	0,281 (\pm 0,082)	0,003	0,166	2,28	0,0404
DIAM	0,940 (\pm 0,061)	0,992 (\pm 0,103)	0,0067	0,2600	2,02	0,0643

3.5 Discussão

Na escala do domínio da Mata Atlântica, que considerou todas as comunidades juntas, a proporção de zoocoria é maior onde há maiores médias de precipitação e é menor a grandes distâncias da costa litorânea e temperaturas mais elevadas. Para a Mata Atlântica, a correlação entre a precipitação média anual e a porcentagem de frutos dispersos por vertebrados já havia sido demonstrada em escala regional (VICENTE; SANTOS; TABARELLI, 2003). Em escala ainda mais geral, a proporção de zoocoria pode diminuir de áreas úmidas em direção às áreas secas devido a essa forte associação com a pluviosidade (GENTRY, 1982; WILLSON; IRVINE; WALSH, 1989) e é um padrão esperado para todo o Neotrópico (GENTRY 1988).

Por outro lado, a relação encontrada com a temperatura não era esperada pois de acordo com os padrões latitudinais globais de temperatura, a proporção de zoocoria, decresceria com o aumento de latitude e conseqüente decréscimo de temperatura (FLEMMING, 1993; GENTRY, 1983).

A anemocoria por sua vez, apresenta exatamente as mesmas correlações que a proporção de zoocoria porém inversas: a proporção de espécies anemocóricas decresce com a precipitação e aumenta em comunidades mais distantes da costa e cujas temperaturas são maiores. O número absoluto de espécies dispersas abioticamente (principalmente as anemocóricas) permanece relativamente constante em florestas mais secas, enquanto comunidades de florestas úmidas sofrem um aumento na diversidade onde ocorre a adição de espécies dispersas por vertebrados (GENTRY, 1983). Para a dispersão de sementes em florestas tropicais estacionais, a anemocoria é bastante vantajosa durante a estação seca, dado que a velocidade dos ventos é alta, o dossel é mais aberto, e a penetração do vento nessas florestas faz a dispersão pelo vento ser relativamente eficiente (VASQUEZ; GIVNISH, 1998).

Embora significativas, as correlações existentes em escala mais ampla não implicam em uma relação de causa e efeito entre as variáveis. Isso ficou claro com as análises da proporção de zoocoria das comunidades separadas por tipo de floresta: o efeito da precipitação não parece ser consistente para todas as três florestas do domínio da Mata Atlântica e, os efeitos da temperatura, não estão dissociados do efeito espacial. A sucessão de florestas mais úmidas por florestas mais secas que ocorrem na Mata

Atlântica e a mudança de suas composições florísticas à medida que se aumenta a distância do oceano, deve ser a causa principal do padrão encontrado. Isso porque a diferenciação florística das florestas atlânticas, mais especificamente das florestas ombrófilas e semidecíduas, decorre de uma correlação com o regime de chuvas e temperatura que vêm influenciando a evolução e especiação no sudeste brasileiro há bastante tempo (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Além disso, OLIVEIRA-FILHO et al. (2005) explicam que:

As florestas ombrófilas e semidecíduas integram um contínuo com forte variação latitudinal, que está misturado aos padrões de altitude e longitude que caracterizam a Mata Atlântica. Em grande parte, isto se deve certamente ao fato de as áreas de maior altitude (baixo-montanas e alto-montanas) ocorrerem principalmente no sul da região, no caso das florestas ombrófilas, e no oeste, no caso das florestas semidecíduas. Isto se reflete na situação de todas as florestas de maior altitude no lado esquerdo do diagrama, associadas a longitudes maiores e temperaturas mais baixas (OLIVEIRA-FILHO et al., 2005, p. 194).

Como o efeito de altitude e longitude é então inerente à configuração das florestas atlânticas, as variáveis que apareceram correlacionadas com a proporção de espécies abióticas e bióticas nas comunidades (temperatura, precipitação, e distância do oceano) devem possuir efeitos indiretos via diferenças entre florestas e influência da altitude. Por influência da altitude também, a proporção de zoocoria aumenta com o decréscimo da temperatura e não segue o padrão latitudinal esperado.

Ainda na escala do domínio da Mata Atlântica encontrou-se um importante padrão para as espécies zoocóricas: comunidades com temperaturas mais baixas possuem maiores proporções de zoocoria, maiores proporções de ornitocoria e frutos (diásporos) com menores médias de diâmetro. Já comunidades com temperaturas mais elevadas possuem menor proporção de dispersão biótica, dentre as quais as proporções de espécies mamaliocóricas aumenta, aumentando também o diâmetro médio dos diásporos. É esperado que a ação dos agentes dispersores responsáveis pela chuva de

sementes responda tanto às condições ambientais quanto à distribuição das plantas (NATHAN; MULLER-LANDAU, 2000) e no caso da escala para o domínio da Mata Atlântica como um todo, a distribuição das espécies parece possuir efeitos mais importantes sobre as síndromes de dispersão.

Para as três florestas da Mata Atlântica, a altitude explica consideravelmente a proporção de espécies ornitocóricas que aumenta com o aumento da altitude, e o tamanho médio dos frutos, que diminui com o aumento da altitude para essas duas variáveis, esse efeito é independente da temperatura, que deve exercer sobre elas, um efeito via altitude. Realmente, nas florestas atlânticas do sudeste, a altitude e suas correspondentes variações de temperatura são fortemente correlacionadas com a diferenciação florística interna destas (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000) e no caso da floresta atlântica úmida, existem diferenças marcantes tanto estruturalmente quanto floristicamente quando se considera diferentes elevações (JOLY; LEITÃO-FILHO; SILVA, 1991; LEITÃO-FILHO et al., 1993).

Os habitats encontrados em grandes elevações podem ser encarados como áreas isoladas semelhantes às ilhas, e a composição dessas floras reflete em parte, a habilidade de dispersão de seus potenciais colonizadores, que muitas vezes são as aves (WILLSON; TRAVESET, 2000). Em topos de montanha no oeste da América do Norte, as aves podem ter sido responsáveis pela colonização pós-Pleistocênica desses habitats pelas coníferas (WELLS, 1983). Também existem diferenças claras na distribuição de aves de floresta ao longo do gradiente de elevação, tanto sob os aspectos quantitativos quanto qualitativos (GOERCK, 1999). Todos esses aspectos juntos podem indicar o porquê de o padrão altitudinal da proporção de espécies dispersas por aves ter ficado tão evidente.

Givnish (1988) propõe o seguinte raciocínio para explicar a vantagem da endozoocoria em locais mais úmidos de florestas tropicais: (i) a maioria das aves frugívoras requerem um “subsídio protéico” de insetos que se alimentam de folhas (SNOW, 1976); (ii) a incidência de folivoria é maior em folhas novas e viçosas em florestas tropicais (COLEY, 1983); e (iii) condições úmidas estimulam mais, ou mais continuamente, a exuberância das folhas, assim fornecendo um subsídio de proteína para potenciais frugívoros e promovendo a evolução de frutos carnosos.

Outra hipótese a ser levantada quanto à maior proporção de espécies ornitocóricas e frutos menores em altas altitudes pode decorrer, talvez, de que frutos grandes com sementes grandes possuam limitações fisiológicas em altas altitudes devido às temperaturas mais baixas. Em baixas temperaturas as taxas de mineralização são mais baixas e por isso é esperado que ocorra uma diminuição da disponibilidade de nitrogênio em maiores altitudes (FERNÁNDEZ-CALVO; OBESO, 2004). Uma outra hipótese que pode explicar o aumento de ornitocoria em maiores altitudes, talvez seja a limitação de dispersores em maiores altitudes. O tamanho dos diásporos tem grande participação na seleção de agentes dispersores, podendo inclusive, influenciar na composição faunística local (GRIZ; MACHADO, 1998; HARPER et al., 1970; VICENTE; SANTOS; TABARELLI, 2003). Em altas altitudes há uma menor diversidade e abundância de mamíferos e aves de grande e pequeno porte são os frugívoros preponderantes nesses ambientes. A abundância de aves passeriformes frugívoras é maior em altitudes maiores (LOISELLE; BLAKE, 1991). A riqueza de espécies de mamíferos não voadores, principalmente de primatas, analisadas no Parque Nacional do Itatiaia é mais alta entre 500 e 1.500 m acima do nível do mar na floresta montana, o que vai de encontro com um consenso geral de que a riqueza de espécies pode atingir seu máximo em elevações médias (GEISE et al., 2004).

Por outro lado, a proporção de frutos mamaliocóricos aumenta em comunidades com temperaturas maiores, com menores proporções de zoocoria e com frutos maiores, e portanto, as florestas decíduais parecem poder ser comparadas com ambientes próximos delas. No Pantanal, os frutos apresentam maior similaridade quanto a tamanho, formato e cor com as comunidades savânicas da África do que com as assembleias geograficamente mais próximas da floresta ombrófila e a alta diversidade de frutos grandes, carnosos e consumidos por vertebrados no Pantanal está associada com a prevalência de dispersão por mamíferos (DONATTI et al., 2006).

Para a proporção de espécies anemocóricas nas comunidades de todas as florestas, o clima parece ser o principal fator que influencia esta variável, independente de qualquer efeito altitudinal ou espacial. Na floresta ombrófila a proporção de anemocoria diminui com o aumento da precipitação média anual. Existe uma correlação negativa significativa entre a porcentagem de árvores de dossel dispersas pelo vento e

precipitação anual (HOWE; SMALLWOOD, 1982). Nas florestas decíduais, a anemocoria aumenta com o aumento da temperatura do mês mais frio.

Os três tipos de florestas estudados diferiram entre si quanto à importância da influência da posição espacial (i.e. latitude e longitude) de suas comunidades. A floresta ombrófila apresentou para todas as variáveis dependentes, com exceção da proporção de anemocoria, um efeito além de climático, também espacial. Na floresta estacional semidecidual a influência espacial parece existir para a proporção de frutos autocóricos, zocóricos e ornitocóricos, apenas. Na floresta estacional decidual, o efeito espacial parece não exercer influência sobre nenhuma das variáveis, com modelos significativos tendo sido explicados através do clima ou da altitude somente. Uma hipótese para essas diferenças quanto ao efeito espacial nas comunidades de distintas florestas reflita, em parte, efeitos de contágio diferentes dos modos de dispersão das plantas, uma vez que espécies dispersas pelo vento em florestas secas tendem a ter uma faixa de distribuição mais larga e espécies dispersas por aves e mamíferos em florestas úmidas tem maior propensão ao endemismo local (GENTRY, 1983), porém seriam necessárias mais evidências.

Alguns efeitos climáticos e espaciais ficaram evidentes neste trabalho, porém deve se considerar a grande variedade de habitats, nas variações na vegetação das florestas estudadas e nos seus históricos de degradação, tanto em nível de comunidade como ao longo do domínio da Mata Atlântica geral. Em um estudo de comparação florística de árvores entre diversas áreas de floresta semidecidual do Estado de São Paulo, Salis; Shepherd e Joly (1995) encontraram dois grupos de floresta floristicamente distintos: o primeiro grupo incluiu florestas de maiores altitudes no sul e leste do estado, com menor número de espécies de árvores ocorrendo em regiões mais frias e mais úmidas. O outro grupo, floristicamente mais rico, mais heterogêneo, encontrado em regiões do interior mais baixas, mais secas, mais quentes e mais sazonais, inclui lugares com diversidade edáfica e de pluviosidade, apesar de todos pertencerem a uma única classificação de clima (SALIS; SHEPHERD; JOLY, 1995).

Outras variáveis ambientais não medidas neste estudo certamente também podem afetar os padrões de distribuição das síndromes entre as comunidades vegetais. A importância dos distintos vetores de dispersão de comunidades vegetais pode variar

de acordo com outros gradientes não medidos aqui, por exemplo, gradientes de disponibilidade de oxigênio, nutrientes e luz (OZINGA et al., 2004). Os tipos de solo presentes nas comunidades da Mata Atlântica podem também apresentar padrões geográficos relativos às variáveis estudadas, uma vez que numerosas espécies de plantas podem ser consideradas especialistas edáficas, e suas distribuições geográficas correlacionam bem com a distribuição dos tipos vegetacionais (OLIVEIRA; DAILY, 1999). Outro efeito importante sobre os padrões geográficos é o da filogenia das espécies dentro de cada comunidade. O modo de dispersão de qualquer espécie de planta reflete diferentes restrições filogenéticas, uma vez que a seleção natural deve trabalhar com a variação existente e muitas plantas possuem gerações muito longas, tornando essas restrições inevitáveis (WILLSON; TRAVESET, 2000). Uma situação com espécies de distribuição continental mas restritas a condições insulares, por exemplo habitats de alta elevação, pode levar a uma forte interdependência, habitats e distribuição geográfica semelhantes, o que poderia indicar então implicações evolutivas (JORDANO, 1993). Esse pode ser exatamente o caso encontrado aqui, onde a altitude possui claro gradiente para os frutos dispersos por vertebrados, mais claramente sobre as aves dispersoras e o diâmetro dos frutos consumidos por elas. A relação filogenética entre essas duas variáveis já havia sido demonstrada para as Angiospermas em geral (JORDANO, 1995) e parece funcionar também nas comunidades de Mata Atlântica.

3.6 Conclusões

Este capítulo mostrou que a proporção de zoocoria no domínio da Mata Atlântica aumenta com a precipitação e diminui com a distância da costa litorânea e com a temperatura. Devido às características dos tipos de vegetação da Mata Atlântica, a proporção de zoocoria parece variar devido à diferenças florísticas dessas florestas e de forma indireta, da temperatura, precipitação e distância da costa.

Seria esperado, de acordo com padrões latitudinais globais, um efeito contrário ao encontrado com relação à temperatura e a proporção de zoocoria. Porém, a responsável por isso deve ser a própria variação altitudinal das florestas mais ao sul da Mata Atlântica, uma vez que comunidades com maiores altitudes possuem maior proporção de zoocoria.

Comunidades vegetais com maiores altitudes e menores temperaturas possuem maior proporção de espécies zoocóricas e, entre essas, maiores proporções de espécies ornitocóricas, com frutos menores. Tanto impedimentos fisiológicos (germinação e estabelecimento), como adaptativos (abundância de aves frugívoras em maiores altitudes) podem estar explicando esse padrão.

Atualmente, as estratégias de restauração vegetal não consideram a proporção das síndromes de dispersão nas comunidades a serem restauradas e apenas uma lista de espécies é sugerida nos plantios. A manutenção das interações mutualísticas entre as plantas e seus dispersores está, então, sendo negligenciada. Entender os padrões climáticos e espaciais que explicam as proporções das síndromes é fundamental nos planos de restauração ambiental.

Referências

BATALHA, M.A.; MANTOVANI, W. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé de Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. **Revista Brasileira de Biologia**, São Paulo, v. 60, n. 1, p.129-145, 2000.

BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; DRAPEAU, P. Partialling out the spatial component of ecological variation. **Ecology**, New York, v. 73, p. 1045-1055, 1992.

BULLOCK, S.H. **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 450 p.

CARPENTER, R.J.; READ, J.; JAFFRÉ, T. Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 19, p. 351-365, 2003.

COLEY, P.D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in lowland tropical rain forests. **Ecological Monographs**, Washington, v. 53, p. 209-233, 1983.

DINIZ-FILHO, J.A.F.; BINI, L.M.; HAWKINS, B.A. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 12, p. 53-64, 2003.

DONATTI, C.I.; GALETTI, M.; PIZO, M.A.; GUIMARÃES JR, P.R.; JORDANO, P. Living in the land of ghosts: fruit traits and the importance of large mammals as seed dispersers in the Pantanal, Brazil. In: DENNIS, A.; GREEN, R.; SCHUPP, E.; WESTCOTT, D. (Ed.). Seed dispersal: theory and its application in a changing world. Oxon: CABI. 2006. no prelo.

DUTILLEUL, P. Modifying the t-test for assessing the correlation between two spatial processes. **Biometrics**, Oxon, v. 49, p. 305-314, 1993.

FERNÁNDEZ-CALVO; I.C.; OBESO, J.R. Growth, nutrient content, fruit production and herbivory in bilberry *Vaccinium myrtillus* L. along an altitudinal gradient. **Forestry**, Oxford, v. 77, n. 3, p. 213-223.

FISHER, K.E.; CHAPMAN, C.A. Frugivores and fruit syndromes: differences in patterns at the genus and species level. **Oikos**, Copenhagen, v. 66, p. 472-482, 1993.

FLEMING, T.H. Do tropical frugivores compete for food? **American Zoologist**, Lawrence, v. 19, n. 4, p. 1157-1172, 1979.

_____. Plant-visiting bats. **American Scientific**, Res Triangle, v. 81, n. 5, p. 460-467, 1993.

_____. The relationship between species richness of vertebrate mutualists and their food plants in tropical and subtropical communities differs among hemispheres. **Oikos**, Oxford, v. 111, n. 3, p. 556-562, 2005.

GEISE, L.; PEREIRA, L.G.; BOSSI, D.E.P.; BERGALLO, H.G. Pattern of elevational distribution and richness of non volant mammals in Itatiaia National park and its surroundings, in southeastern Brazil. **Brazilian journal of Biology**, São Paulo, v. 64, n. 3B, p. 599-612, 2004.

GENTRY, A. H. Patterns of neotropical plant species diversity. **Evolutionary Biology**, New York, v. 15, p. 1-84, 1982.

_____. Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. **Senderbänd des Naturwissenschaftlichen Verein Hamburg**, Hamburg, v. 7, p. 303-314, 1983

_____. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 75, n. 1, p. 1-34, 1988.

_____. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: BULLOCK, H.; MOONEY, H.A.; MEDINA, E. (Ed.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. p.20 -52.

GRAHAM, M.H. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. **Ecology**, New York, v. 84, p. 2809–2815, 2003.

GRIZ, L.M.S.; MACHADO, I.C. Aspectos morfológicos e síndromes de dispersão de frutos e sementes na reserva ecológica Dois Irmãos. In: MACHADO, I.C.; LOPES, A.V.; PORTO, K.C. (Org.). **Reserva Ecológica de Dois Irmãos: estudo em um remanescente de Mata Atlântica em uma área urbana**. Recife: Editora Universitária, 1998. p. 197-224.

GRUBB, P.J.; METCALFE, D.J. Adaptation and inertia in the Australian tropical lowland rain-forest flora: contradictory trends in intergeneric and intrageneric comparisons of seed size in relation to light demand. **Functional Ecology**, Oxon, v. 10, p. 512-520, 1996.

HARPER, J.L.; LOVELL, P.H.; MOORE, K.G. The shapes and size of seeds. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 1, p. 327-356, 1970.

HERRERA, C.M. Study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in mediterranean scrublands. **Ecological Monographs**, Washington, DC, v. 54, n. 1, p. 1-23, 1984.

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

HUGHES, L.; DUNLOP, M.; FRENCH, K.; LEISHMAN, M.R.; RICE, B.; RODGERSON, L.; WESTOBY, M. Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. **Journal of Ecology**, Oxon, v. 82, n. 4, p. 933-950, 1994.

JANSON, C.H. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. **Science**, Washington, DC, v. 219, n. 4581, p. 187-189, 1983.

JOLY, C.A.; LEITÃO-FILHO, H.F.; SILVA, S.M. O patrimônio florístico. In: CÂMARA, I.B. (Ed.). **Mata Atlântica**. Rio de Janeiro: Index/Fundação SOS Mata Atlântica, 1991. p. 95-125.

JORDANO, P. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. **American Naturalist**, Chicago, v. 145, p. 163-191, 1995.

_____. Fruits and frugivory. In: FENNER, M. (Ed.). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. Wallingford: Commonwealth Agricultural Bureau International, 2000. chap. 6. p. 105-156.

KIVINEN, S.; LUOTO, M.; KUUSSAARI, M.; HELENIUS, J. Multi-species richness of boreal agricultural landscapes: effects of climate, biotope, soil and geographical location. **Journal of Biogeography**, Oxon, v. 33, p. 862-875, 2006.

LEGENDRE, P. **Program Mod_t_test**. Département de Sciences Biologiques, Université de Montreal, 2000. Disponível em: <<http://www.fas.umontreal.ca/BIOL/legendre/>>. Acesso em: 20 maio 2006.

_____. Spatial autocorrelation: trouble or a new paradigm? **Ecology**, New York, v. 74, p. 1659-1673, 2003.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical ecology**. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier Science, 1998. 853 p.

LEITÃO-FILHO, H.F.; PAGANO, S.N.; CESAR, O.; TIMONI, J.L.; RUEDA, J.J. **Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão (SP)**. São Paulo: Edunesp/edunicamp, 1993. 184 p.

LEVEY, D. J.; BENKMAN, C.W. Fruit-seed disperser interactions: timely insights from a long-term perspective. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 14, n. 2, p. 41-43, 1999.

LOISELLE, B.A.; BLAKE, J.G. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. **Ecology**, New York, v. 72, n. 1, p. 180-193, 1991.

LUTGENS, F.K.; TARBUCK, E.J. **The atmosphere: an introduction to meteorology**, 7th ed. Englewood Cliffs: Prentice Hall, 1998. 434 p.

MURRAY, B.R.; BROWN, A.H.D.; DICKMAN, C.R.; CROWTHER, M.S. Geographical gradients in seed mass in relation to climate. **Journal of Biogeography**, Oxon, v. 31, p. 379-388, 2004.

NATHAN, R.; MULLER-LANDAU, H.C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v.15, n. 7, p. 278-285 , 2000.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. Patterns of floristic differentiation among atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, Malden, Ma, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.

OLIVEIRA-FILHO, A.T; TAMEIRÃO-NETO, E.; CARVALHO, W.A.C.; WERNECK, M.; BRINA, A.E.; VIDAL, C.V.; REZENDE, S.C.; PEREIRA, J.A.A. Análise florística do comportamento arbóreo de áreas de floresta atlântica *sensu lato* na região das bacias do leste (Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro). **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 56, n. 87, p. 185-235, 2005.

OZINGA, W.A.; BEKKER, R.M.; SCHAMINÉE, J.H.J.; GROENENDAEL, J.M.V. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. **Journal of Ecology**, Oxon, v. 92, p. 767-777, 2004.

PERES, C.A; ROOSMALEN, M.G.M. van. Patterns of primate frugivory in Amazonian and the Guianan shield: implications to the demography of large-seeded plants in overhunted forests. In: LEVEY, D.; GALETTI, M.; SILVA, W. (Ed.). **Frugivory and seed dispersal: ecological, evolutionary and conservation issues**. Oxford: CABI, 2002. p. 407-421.

SALIS, S.M.; SHEPHERD, G.J.; JOLY, C.A. Floristic comparison of mesophytic semideciduous forests of the interior of the state of São Paulo, Southeast Brazil. **Vegetatio**, Belgium, v. 119, p. 155-164, 1995.

SALISBURY, E.J. Seed size and mass in relation to environment. **Proceedings of the Royal Society of London: Biology Sciences**, London, v. 186, p. 83–88, 1974.
SNOW, D. **The web adaptation: bird studies in the american tropics**. New York: Quadrangle, 1976. 176 p.

SOS MATA ATLÂNTICA; INPE. **Evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados do domínio da Mata Atlântica**. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, 1993.

TABARELLI, M.; PERES, C.A. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. **Biological Conservation**, v. 106, p. 165–176, 2002.

TALORA, D.C.; MORELATTO, P.C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 23, n. 1 , p. 13-26, 2000.

VÁSQUEZ G, J.A.; GIVNISH, T.J. Altitudinal gradients in tropical composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. **Journal of Ecology**, Oxon, v. 86, p. 999-1020, 1998.

VICENTE, A.; SANTOS, A.M.M.; TABARELLI, M. Variação no modo de dispersão de espécies lenhosas em um gradiente de precipitação entre floresta seca e úmida no nordeste do Brasil. In: LEAL, I.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. (Ed.). **Ecologia e conservação da caatinga**. Recife: Ed. Universitária da UFPE, 2003. p. 210-231.

VIEIRA, D.L.M.; AQUINO, F.G.; BRITO, M.A.; FERNANDES-BULHÃO, C.; HENRIQUES, R.P.B. Síndromes de dispersão de espécies arbustivo-arbóreas em cerrado *sensu stricto* do Brasil Central e savanas amazônicas. **Revista Brasileira de Botânica**. São Paulo, v. 25, n. 2, p. 215-220, 2002.

WESTOBY, M.; RICE, B.; HOWELL, J. Seed size and plant stature as factors in dispersal spectra. **Ecology**, New York, v. 71, p. 1307-1315, 1990.

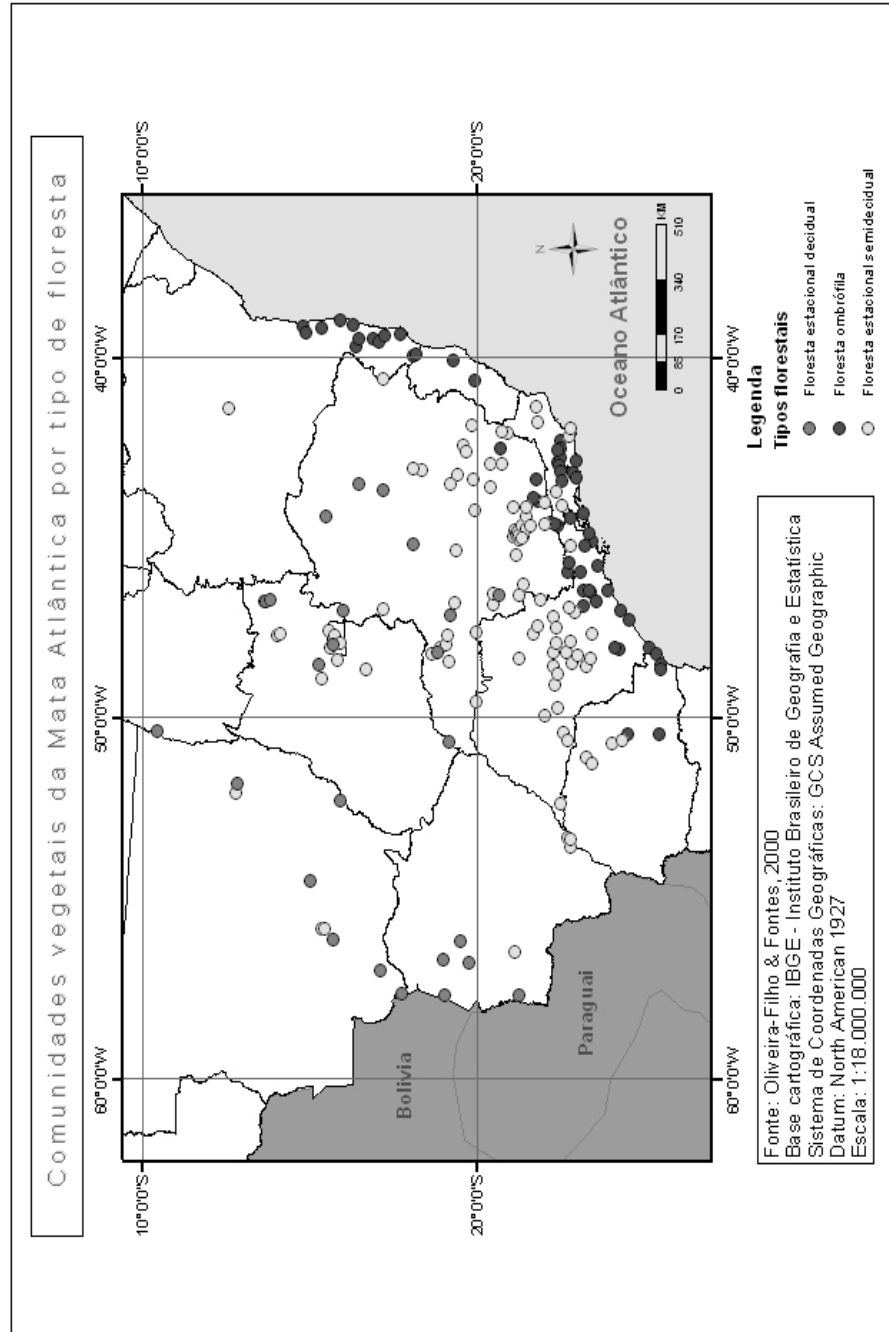
WHEELWRIGHT, N.T. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. **Ecology**, New York, v. 66, p. 808–818, 1985.

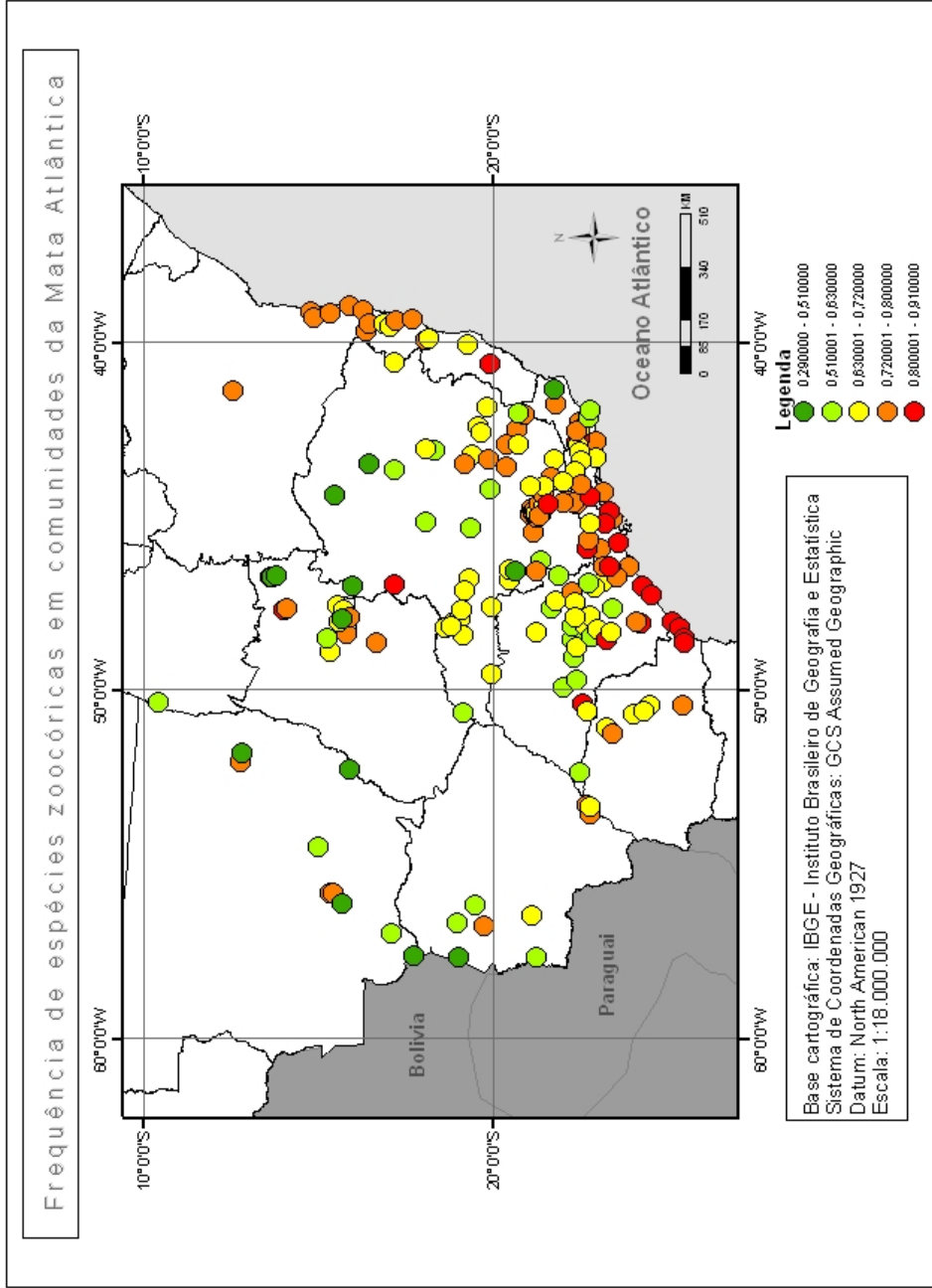
WILLSON, M.F.; RICE, B.L.; WESTOBY, M. Seed dispersal spectra: a comparison of temperate communities. **Journal of Vegetation Science**, Grangarde, Swiss, v. 1, p. 547–560, 1990.

WILLSON, M.F.; IRVINE, A.K.; WALSH, N.G. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. **Biotropica**, Malden, v. 21, n. 2, p.133-147, 1989.

WILLSON, M.F.; TRAVESET, A. The ecology of seed dispersal. In: FENNER, M. (Ed). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. Wallingford, England: Commonwealth Agricultural Bureau International, 2000. chap. 4. p. 85-109.

APÊNDICE





Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)