

Ligando Frugivoria e Dispersão de Sementes à Biologia da Conservação

**Pedro Jordano,¹ Mauro Galetti,^{2,5}
Marco Aurélio Pizo^{3,5} e Wesley R. Silva^{4,5}**

“The most insidious kind of extinction is the extinction of ecological interactions”

Daniel H. Janzen (1974)

Introdução

Na década de 1970, Daniel H. Janzen, um dos grandes ecólogos tropicais, chamou a atenção para um problema de conservação muito mais sutil do que a extinção de espécies: a perda de interações bióticas em áreas tropicais sujeitas a perturbações de origem antrópica (Janzen, 1974). Desde então, e particularmente a partir da década de 1990, a comunidade científica passou a investigar de que maneira as várias interações bióticas que ocorrem em ambientes tropicais são afetadas pela degradação ambiental. Assim, a Biologia da Conservação deixou de enfocar apenas a preservação de áreas naturais e animais chamativos e desde então vem discutindo a conservação da integridade das interações entre espécies (Sechrest *et al.*, 2000; Díaz *et al.*, no prelo). Uma das grandes fronteiras dessa área de estudo é prever as conseqüências da alteração nas interações bióticas para as populações que interagem. As interações animal–planta, planta–planta e animal–animal são importantes para a produção de certos serviços à humanidade, além de serem críticas para a manutenção da integridade das comunidades onde

-
1. Integrative Ecology Group, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Apdo. 1056, E-41080 Sevilla, Espanha.
 2. Grupo de Fenologia e Dispersão de Sementes, Departamento de Ecologia, Universidade Estadual Paulista (UNESP), C.P. 199, CEP 13506-900, Rio Claro, SP, Brasil.
 3. Programa de Pós-graduação em Biologia, Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS), Av. Unisinos, 950, CEP 93022-000, São Leopoldo, RS, Brasil.
 4. Laboratório de Interações Vertebrados-Plantas, Departamento de Zoologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), C.P. 6109, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil.
 5. Instituto de Biologia da Conservação (IBC), Av. P-13, 293, Vila Paulista, Rio Claro, SP, Brasil.

ocorrem. Por exemplo, a polinização por agentes bióticos, tanto de plantas nativas como em sistemas agroflorestais e de agricultura intensiva, é essencial para a produção de alimentos (de Marco Jr. & Coelho, 2004).

A dispersão de sementes, processo pelo qual as sementes são removidas das imediações da planta-mãe para distâncias “seguras”, onde a predação e competição são mais baixas, é um processo-chave dentro do ciclo de vida da maioria das plantas, especialmente em ambientes tropicais (Howe & Miriti, 2004). Um grande número de árvores, lianas e arbustos possuem frutos dispersos por animais (Jordano, 2000). Estima-se que nas florestas tropicais entre 50%-90% de todas as árvores são dispersas por animais (zoocoria), enquanto cerca de 20%-50% das espécies de aves e mamíferos consomem frutos ao menos durante parte do ano (Fleming, 1987). Na Mata Atlântica, cerca de 87% de todas as árvores produzem frutos carnosos, mas pode chegar a mais de 90% em algumas áreas (Campassi, 2002; Galetti, 1996). As estruturas genética e demográfica das populações de plantas zoocóricas estão intimamente relacionadas à dispersão de suas sementes (Hamrick & Godt, 1997). Os animais frugívoros, por outro lado, dependem da disponibilidade de frutos para sua permanência em determinada área (Innis, 1989; Wright *et al.*, 1999). Do ponto de vista econômico mais direto, a dispersão de sementes por animais é a base de algumas sociedades humanas que exploram produtos florestais não-madeireiros, como castanha, açaí e palmito (Galetti & Aleixo, 1998; Galetti & Fernandez, 1998; Moegenburg, 2002).

Neste capítulo analisamos as causas, os padrões e as conseqüências das alterações nas interações entre as plantas e os animais frugívoros dispersores de sementes. Também discutimos as implicações de tais alterações para a restauração florestal e outros aspectos da conservação biológica. Sempre que possível, apresentamos trabalhos realizados no Brasil, país que vem contribuindo sobremaneira para a compreensão das implicações da extinção que, segundo Janzen (1974), “escapa aos nossos olhos”, a extinção das interações planta-animal.

Processos demográficos

A dispersão das sementes é um processo demográfico chave na vida das plantas por representar a ponte que une a polinização com o recrutamento que levará ao estabelecimento de novas plantas adultas (Harper, 1977). A fecundidade de uma planta em particular ou de uma população de plantas depende não somente do sucesso no estágio de polinização, mas também no sucesso de estabelecimento e crescimento dos novos indivíduos. As novas sementes produzidas a cada estação reprodutiva representam não apenas novos indivíduos que são acrescentados à população em termos numéricos, mas também distintos genótipos a serem acrescentados ao acervo genético populacional.

Portanto, a dispersão das sementes une todo o ciclo reprodutivo das plantas e pode ter importantes conseqüências para a demografia e a estrutura genética populacionais (Jordano & Godoy, 2002).

A principal influência demográfica da dispersão das sementes advém de processos de limitação associados ao número limitado de sementes que são dispersadas com sucesso ou à limitada chegada de sementes a locais que oferecem alguma possibilidade de recrutamento bem-sucedido. Os efeitos dos animais frugívoros sobre as plantas vão além da remoção das sementes, pois eles têm múltiplas, e nem sempre imediatas, influências sobre as sementes, plântulas e jovens. Os animais frugívoros podem limitar o crescimento populacional das plantas se a quantidade de sementes que dispersam é insuficiente ou se a qualidade de dispersão que promovem é inadequada (isto é quando depositam sementes em locais com baixa probabilidade de recrutamento; Schupp, 1993). A idéia de limitação no recrutamento das plantas relacionada à atividade dos animais diz que esta atividade é insuficiente para produzir o máximo recrutamento a partir das sementes produzidas em uma dada estação reprodutiva; se a atividade dos animais frugívoros fosse aumentada, teríamos um maior número de sementes removidas para locais seguros para o recrutamento. Ponto central nos planos de conservação e manejo envolvendo espécies de plantas dispersadas por animais é a identificação dos estágios críticos do recrutamento nos quais a atividade dos animais frugívoros pode ser limitante. Por exemplo, os frugívoros podem dispersar com sucesso uma alta proporção das sementes produzidas em uma população de plantas. No entanto, eles limitam o recrutamento nesta população se a dispersão é direcionada para locais de alta densidade coespecífica, onde prevalecem mecanismos de mortalidade dependentes de densidade, ou seja, se depositam as sementes em locais de baixa qualidade.

Há quatro conceitos-chave no processo de limitação que são derivados do estágio de dispersão das sementes: limitação na produção de fruto (ou *limitação de fonte*; Clark *et al.*, 1999; Turnbull *et al.*, 2000), *limitação de dispersão*, *limitação de recrutamento* e *limitação de estabelecimento* (Jordano & Godoy, 2002; Muller-Landau *et al.*, 2002). Os fatores que influenciam o número absoluto de sementes disponível para a dispersão são determinados durante a fase pré-dispersão, de maneira que o número total de sementes produzidas em uma população representa o número máximo de sementes que pode efetivamente recrutar em um dado episódio reprodutivo. Se a atividade dos animais frugívoros não é limitante, todas essas sementes poderiam eventualmente recrutar. Polinização ineficiente, conflitos de alocação de recursos, predação de flores e predação pré-dispersão das sementes estão entre as principais causas da *limitação de fonte*. A *limitação de recrutamento* abrange todos os estágios entre a remoção dos frutos e o estabelecimento dos adultos nos quais pode haver a perda de propágulos (Muller-Landau *et al.*, 2002), embora ela seja mais freqüentemente aplicada aos estágios pós-dispersão, isto é, após a deposição das sementes pelos dispersores. A

limitação da dispersão inclui todos os processos que podem limitar o número de sementes que chegam a locais seguros para o recrutamento; portanto, ela engloba a remoção e a deposição das sementes. Se as sementes são dispersadas em quantidade suficiente, porém são depositadas em locais de baixa qualidade, então o recrutamento é limitado pela atividade dos dispersores, isto é, o estabelecimento é limitado pela dispersão de má qualidade e não pela eventual pequena quantidade de sementes dispersadas. Portanto, podemos entender a limitação de dispersão como potencialmente agindo durante duas fases: na limitação de dispersão em si e na limitação de estabelecimento. Junto com a limitação de fonte, a limitação de dispersão é o principal fator a determinar potencialmente a limitação de recrutamento, isto é, o insucesso da prole produzida em um dado episódio reprodutivo em se estabelecer produzindo adultos reprodutivos. Isto representa uma visão expandida da dispersão como um estágio-chave no recrutamento das plantas, que enfatiza o papel potencial das interações com os dispersores de sementes sobre os efeitos que afetam as populações de plantas.

Um protocolo para o estudo da limitação de recrutamento foi recentemente proposto por Muller-Landau *et al.* (2002). Começando pelo monitoramento da chuva de sementes por meio de coletores de sementes é possível monitorar a emergência de plântulas associadas a esta chuva de sementes em diferentes pontos de determinada área. A limitação na chegada de sementes (*limitação de fonte*) pode ser estimada como a proporção de pontos de amostragem que não receberam sementes. A limitação de dispersão pode ser estimada comparando-se a proporção de coletores que de fato receberam sementes com a proporção que seria esperada segundo um modelo randômico de dispersão das sementes. Por fim, a limitação de estabelecimento pode ser estimada combinando-se os dados de chegada das sementes e emergência das plântulas nos pontos de amostragem e calculando-se em seguida a redução no estabelecimento de plântulas nos pontos onde as sementes chegaram (Muller-Landau *et al.*, 2002). Estes métodos para estimar os processos de limitação basicamente dividem o número de oportunidades de recrutamento perdidas (ou seja, locais onde a espécie não recruta) entre aquelas perdidas devido à não chegada das sementes e aquelas perdidas devido a falhas no estabelecimento. Estes estudos nos informam que a maioria (isto é, >80 %) das espécies arbóreas tropicais em uma dada localidade atinge com suas sementes não mais que, em média, 5% dos coletores de sementes por ano, o que sugere extensa limitação de fonte. Tal limitação pode ser ainda mais exacerbada caso os dispersores tenham, por ação antrópica, desaparecido de determinada área.

Processos de limitação de dispersão têm também recebido atenção devido às suas potenciais conseqüências para as comunidades, especialmente para a manutenção da biodiversidade. Se as árvores em uma floresta são limitadas pela dispersão de suas sementes, então os competidores mais eficientes podem não

chegar e recrutar em locais de alta qualidade, deixando assim abertas oportunidades de recrutamento para espécies que são competidoras menos eficientes. A ocorrência de limitação de sementes pode deprimir a diversidade de espécies local (diversidade alfa), pois nem todos os locais potenciais para recrutamento são ocupados por todas as espécies; mas pode ao mesmo tempo aumentar a diversidade beta em larga escala devido à chegada de sementes e à ocupação estocásticas em diferentes áreas (Muller-Landau *et al.*, 2002). O resultado a longo prazo é uma comunidade com alta riqueza de espécies sempre que as espécies sofrem limitação de dispersão (Hubbell, 2001; Schupp *et al.*, 2002).

Processos genéticos

Em conjunto com a polinização, a dispersão das sementes é uma fase-chave para o movimento dos genes das plantas. Novas sementes recrutadas em uma população não representam somente novos indivíduos, mas também genótipos distintos. Portanto, a dispersão das sementes por animais tem grande potencial para influenciar os padrões de fluxo gênico e a estrutura genética intra e interpopulacional. Análises recentes dos padrões de fluxo gênico via pólen e sementes mostram a importância da dispersão destes por animais (Sork *et al.*, 1999). O procedimento básico nestas análises usa marcadores moleculares altamente variáveis (por exemplo microsatélites) para identificar a fonte (planta materna) das sementes dispersadas ou plântulas estabelecidas e estudar os padrões de distância (“sombra de sementes”) e a contribuição dos dispersores para estes padrões (Schnabel *et al.*, 1998; Godoy & Jordano, 2001; Jordano & Godoy, 2002). Este tipo de análise, usualmente restrito a coortes de sementes e/ou plântulas de um único episódio reprodutivo, pode ser combinado a análises mais tradicionais para entendermos os padrões de variação genética intra e interpopulacionais (e.g., Hamrick & Godt, 1997).

A análise direta da sombra de sementes produzida pelos animais foi tradicionalmente um desafio em estudos de frugivoria e dispersão de sementes até os recentes avanços no estudo da biologia molecular das plantas. Agora, distâncias de dispersão empiricamente determinadas indicam que as sombras de sementes produzidas pelos animais tipicamente contêm uma mistura de alta frequência de eventos de dispersão próximos à planta materna e uma baixa frequência de eventos de dispersão a longas distâncias. Estes últimos, mesmo que raros, podem contribuir sobremaneira para o fluxo gênico interpopulacional e a colonização de novos ambientes (veja, por exemplo, Fragoso *et al.*, 2003). A alta taxa de consumo de frutos pelos frugívoros associada à alta eficiência digestiva desses animais contribuem para a ocorrência de sombras de sementes agregadas nas imediações das plantas maternas. Este efeito pode, a longo prazo, contribuir para a ocorrência de padrões altamente agregados de parentesco genético, especialmente para plantas zoocóricas de vida longa. Padrões de forte

autocorrelação genética para plantas adultas têm sido comumente reportados na literatura (Schnabel *et al.*, 1998; Godoy & Jordano, 2002, e referências incluídas) e atestam as conseqüências da atividade dos animais frugívoros para a estruturação genética das populações de plantas.

Sob a perspectiva conservacionista, padrões altamente agregados de parentesco genético em populações de árvores tropicais implicam perda considerável de diversidade genética devido à fragmentação do ambiente ou à extração seletiva de madeira que reduzem a poucos indivíduos um conjunto outrora grande de indivíduos geneticamente relacionados. Por outro lado, a defaunação da comunidade de frugívoros (veja a seguir) pode causar o declínio seletivo de animais de grande porte (Wright *et al.*, 2000; Wright, 2003) que são os principais responsáveis por eventos de dispersão de longas distâncias, truncando assim a curva de dispersão de sementes próximo à planta materna. Um desafio futuro para os estudos de dispersão de sementes será entender melhor as conseqüências da dispersão promovida pelos animais ou de sua ausência, em casos de defaunação, para a demografia e a genética das populações de plantas.

Defaunação

Um dos aspectos ainda pouco conhecidos relacionados à alteração nas interações planta-animal é o efeito da defaunação na dispersão de sementes. Podemos definir defaunação como a rápida (em tempo ecológico) remoção de alta biomassa ou diversas espécies da fauna de um ecossistema. A defaunação nos Neotrópicos vem ocorrendo desde a chegada dos primeiros humanos nas Américas há aproximadamente 12.000 anos (Martin & Klein, 1985). Mamutes, preguiças gigantes, camelos, cavalos e outros grandes mamíferos foram extintos no final do Pleistoceno, parte devido a mudanças climáticas e parte pela sobrecaça dos paleoíndios (veja Martin & Klein, 1985). Neste capítulo estamos particularmente interessados nos impactos da defaunação mais recente, ou seja, aquela que ocorreu nos últimos 500 anos de ocupação das Américas. Apesar de não conhecermos espécies extintas no Brasil antes da chegada dos europeus (no Holoceno), elas certamente existiram (veja Broughton, 2004).

Não apenas na pré-história a caça exerceu importante papel na defaunação do continente. A caça de subsistência, esportiva, ou mesmo econômica vem reduzindo tanto a biodiversidade como a biomassa desses mamíferos no continente americano. Mesmo áreas remotas da Amazônia vêm sofrendo forte impacto de caça (Peres, 2000). Parques e Reservas, que deveriam proteger o pouco do que resta de diversidade de grandes mamíferos também não oferecem segurança de sobrevivência a essas espécies (Newmark, 1987; Chiarello, 2000; Olmos *et al.*, no prelo).

Naturalmente, as interações entre plantas e os dispersores de suas sementes não poderiam passar incólumes a este processo de defaunação. Os animais frugívoros são responsáveis por boa parte da biomassa de vertebrados em florestas tropicais, podendo chegar a 80% da biomassa total (Eisenberg, 1980). Uma grande diversidade de aves e mamíferos de médio e grande porte (> 2 kg), que estão entre os animais mais caçados, consome, dispersa e preda sementes, afetando o recrutamento nas populações de plântulas (Wright, 2003). Entre estes animais figuram primatas de grande porte (gêneros *Brachyteles*, *Ateles* e *Lagothrix*), antas, catetos e queixadas, veados e cracídeos (jacus, mutuns) (Redford, 1992; Peres, 2000). Como a caça reduz a diversidade, a biomassa e a abundância de vertebrados frugívoros e herbívoros, pode acarretar mudanças do padrão espacial de regeneração e a diversidade de espécies (Dirzo & Miranda, 1991; Cordeiro & Howe, 2003; Donatti, 2004). Por outro lado, esquilos, gambás, pequenos roedores e pequenas aves granívoras geralmente não são caçados, podendo aumentar suas populações consideravelmente em áreas defaunadas como resultado da falta de competidores e predadores (Willis, 1979; Fonseca & Robinson, 1990; Pizo & Vieira, 2004; Wright, 2003) (Figura 1). Um padrão semelhante de densidade compensatório existe em áreas fragmentadas, onde grandes frugívoros como tucanos, araras e jacutingas reduzem sua biomassa, sendo compensados por um aumento de granívoros, como nhambús e pombas (Willis, 1979) (Figura 1).

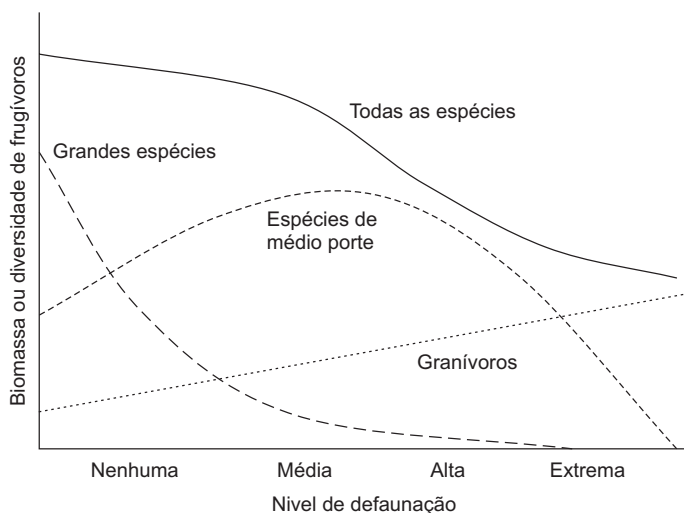


Figura 1 Modelo preditivo da mudança na composição da fauna de frugívoros e granívoros em resposta à defaunação. Espécies de grande porte, como antas, macacos, tucanos e cracídeos, são afetadas pela intensidade de caça. Por outro lado, existe a compensação no aumento de abundância de pequenos granívoros, como inhambús, pombas, esquilos e outros roedores. Aves e mamíferos de médio porte, como cutias, pacas e alguns cracídeos, aumentam em abundância em um primeiro momento, mas tornam-se preferencialmente caçados quando as espécies de grande porte somem (modificado de Wright, 2003).

Essa mudança na estrutura da comunidade de frugívoros, na qual espécies pequenas e generalistas são favorecidas em detrimento de espécies grandes, tem sérias implicações para a dispersão e predação de sementes e, a médio e longo prazo, na distribuição espacial das espécies vegetais (Jacquemyn *et al.*, 2001; Silva & Tabarelli, 2001). A remoção das espécies frugívoras de grande porte também pode ocasionar sérios efeitos no aumento das populações de patógenos de sementes, visto que estas passam a ficar por mais tempo disponíveis no solo, porém não existem estudos a esse respeito. Sem dispersores, as sementes que caem sob a planta-mãe quase sempre estão fadadas a morrer pela competição com a planta-mãe e pela desproporcional mortalidade nessa área (Janzen, 1970; Howe *et al.*, 1985).

Dentre as espécies vegetais mais propícias a serem afetadas pela defaunação estão aquelas dispersadas somente por grandes mamíferos, como a anta e grandes primatas (Cardoso da Silva & Tabarelli, 2000; Peres & van Roosmalen, 2002) ou roedores estocadores, como as cutias (Donatti, 2004). Diversas espécies de palmeiras, sapotáceas, leguminosas e várias outras famílias possuem frutos demasiadamente grandes para serem consumidos por pequenas aves ou mesmo mamíferos de pequeno e médio porte e dependem de grandes dispersores. Na Mata Atlântica nordestina, pelo menos 31,6% das espécies de árvores possuem frutos maiores que 15 mm e grande parte das aves que poderiam dispersar esses frutos está localmente extinta (Cardoso da Silva & Tabarelli, 2000). Estudos recentes têm demonstrado que algumas palmeiras com sementes grandes, como *Attalea* sp. e *Astrocaryum* sp., possuem menor dispersão em áreas com alta frequência de caça (Wright, 2003; Donatti, 2004).

A defaunação pode ser ainda pior em fragmentos florestais, onde a perda de grandes frugívoros também está associada ao efeito de borda, à redução de hábitat e ao aumento de intensidade e propensão ao fogo (Peres, 2001).

Fragmentação

Alterações na composição e abundância dos dispersores de sementes

Um dos efeitos mais dramáticos decorrentes da fragmentação de ambientes naturais é a alteração na composição da fauna ao longo do tempo. Se por um lado espécies são perdidas, outras colonizam o fragmento e passam a fazer parte de sua biota. Alterações na composição da fauna podem levar a alterações na interação entre as plantas e os animais frugívoros que dispersam suas sementes, com conseqüências diversas para ambos.

Vários são os processos que acarretam a perda de espécies em fragmentos (Laurance & Bierregaard, 1997; Laurance *et al.*, 2002), porém, ela não é aleatória,

afligindo especialmente alguns grupos de animais. Os frugívoros, particularmente os de grande porte, estão entre os mais suscetíveis à fragmentação do ambiente, pois figuram entre os alvos preferidos dos caçadores (Redford, 1992; Peres, 2000) e/ou são incapazes de encontrar nos fragmentos todos os recursos que necessitam para sobreviver ao longo do ano. Uma característica importante dos frutos como fonte de alimento é a variação espacial e temporal em sua disponibilidade (Fleming, 1992). A maioria das formações vegetais passa por um ou mais períodos de relativa escassez de frutos ao longo do ano (van Schaik *et al.*, 1993), que obrigam os animais frugívoros a alterar a dieta (Galetti, 1993; Galetti & Pedroni, 1994) ou realizar deslocamentos em busca de novas áreas de alimentação (Kinnaird *et al.*, 1996; Powell & Bjork, 2004). Assim, grandes áreas são necessárias para manter as populações de animais frugívoros ao longo do ano. Tais áreas são frequentemente indisponíveis mesmo nos maiores fragmentos (Price *et al.*, 1999).

Os animais frugívoros de pequeno tamanho, entretanto, não estão imunes aos efeitos da fragmentação. Frequentemente, aves, morcegos e insetos que se alimentam de frutos apresentam menor riqueza de espécies e menor abundância em ambientes fragmentados (Willis, 1979; Carvalho & Vaconcelos, 1999; Cosson *et al.*, 1999; Andresen, 2003). Dentre estes últimos, destacam-se os coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) e as formigas, ambos importantes dispersores secundários de sementes em florestas tropicais (Vander Wall & Longland, 2004). Uma vez que as várias espécies de animais frugívoros frequentam ambientes diferentes e, portanto, diferem no espectro de deposição de sementes que produzem, a simples redução na riqueza de espécies destes animais em um fragmento implica alterações no padrão de deposição das sementes no ambiente (Loiselle & Blake, 2002).

Em consequência da ausência ou baixa abundância de animais frugívoros nos fragmentos, o sucesso reprodutivo das plantas, medido pela remoção de seus frutos, pode ser drasticamente afetado (Galetti *et al.*, 2003). Na Austrália, Dennis *et al.* (2004) observaram redução de 33% na remoção de frutos de árvores presentes em fragmentos quando comparadas com árvores em floresta contínua. Esta redução foi ainda mais severa (90%) para frutos com mais de 18,5 mm de diâmetro. De fato, plantas com frutos grandes, especialmente aquelas com sementes igualmente grandes e/ou com frutos bem protegidos, são as mais afetadas pela fragmentação, pois necessitam de frugívoros de grande porte para a dispersão de suas sementes (Chapman & Onderdonk, 1998; Pizo, 2004). Entretanto, mesmo plantas com frutos menores podem ser afetadas pelos efeitos da fragmentação. Comparando a fauna de aves frugívoras que dispersavam as sementes de *Cabralea canjerana* (Meliaceae; diásporos entre 7,3 e 10,0 mm de diâmetro) em um fragmento e uma área contínua de Mata Atlântica no sudeste do Brasil, Pizo (1997) observou uma redução de mais de 50% na riqueza de dispersores. Além disso, o principal dispersor no fragmento, *Vireo olivaceus*

(Vireonidae), além de ser uma ave migratória e, portanto, sujeita a flutuações populacionais de um ano a outro, foi relativamente ineficiente na remoção das sementes. Devido ao seu pequeno tamanho (cerca de 15 g), *V. olivaceus* era incapaz de ingerir cerca de 30% dos diásporos que encontrava (maiores que a largura máxima de seu bico) e deixava-os cair sob a planta-mãe.

Com a redução na remoção dos frutos ou a ação de dispersores pouco eficientes no que se refere à distância a que deslocam as sementes, boa parte das sementes produzidas por uma planta em um fragmento acaba caindo ou sendo depositada em suas imediações, onde estão sujeitas a condições adversas (por exemplo, predação e competição) para a sobrevivência, bem como para o estabelecimento e crescimento das plântulas (Janzen, 1970; Howe *et al.*, 1985; Chapman & Chapman, 1995). Uma das conseqüências deste processo é que fragmentos de floresta têm menor riqueza e abundância de plântulas de espécies zoocóricas, comprometendo assim o recrutamento nas populações destas espécies (Chapman & Onderdonk, 1998; Cordeiro & Howe, 2003). Como resultado podemos observar na flora de alguns fragmentos o predomínio de espécies com dispersão abiótica em detrimento de espécies zoocóricas (Tabarelli *et al.*, 1999).

A distribuição espacial das plantas também pode ser afetada em fragmentos, freqüentemente resultando em um padrão agregado de distribuição dos indivíduos adultos na população (Bleher & Böhning-Gaese, 2001; Jacquemyn *et al.*, 2001; Silva & Tabarelli, 2001). A distribuição agregada, por sua vez, leva os animais frugívoros a se deslocarem menos pelo ambiente em busca de frutos, diminuindo a distância de dispersão e, portanto, reforçando ainda mais o padrão agregado de deposição das sementes. Foi o que observaram Serio-Silva & Rico-Gray (2002) para duas espécies de figueiras (*Ficus* spp., Moraceae), cujas sementes são dispersadas por bugios (*Alouatta palliata*) em fragmentos de floresta no México. A distância média de dispersão das sementes foi de duas a cinco vezes maior em áreas de floresta contínua, onde as figueiras ocorriam distribuídas de maneira regular no ambiente, em comparação com o fragmento onde as plantas estavam agregadas.

Efeitos de borda

As bordas dos fragmentos estão sujeitas a uma série de alterações bióticas e abióticas (Laurance *et al.*, 2002) que podem afetar as interações entre as plantas e os dispersores de sementes. A fenologia reprodutiva das plantas, por exemplo, pode se alterar na borda, porém, os estudos realizados até o momento apontam resultados contrastantes. Enquanto algumas plantas passam a produzir mais frutos na borda dos fragmentos, provavelmente em conseqüência da maior disponibilidade luminosa, outras não são afetadas ou respondem negativamente (Restrepo *et al.*, 1999; Laurance *et al.*, 2003). De qualquer forma, há evidências

de que a abundância de pequenas aves frugívoras é maior na borda dos fragmentos, em parte devido à presença de espécies típicas de áreas abertas que freqüentam este ambiente. Em conseqüência, plantas situadas nas bordas têm seus frutos removidos com maior freqüência que plantas no interior dos fragmentos (Thompson & Willson, 1978; Restrepo *et al.*, 1999; Galetti *et al.*, 2003). Uma vez que muitos dos animais frugívoros que freqüentam as bordas dos fragmentos freqüentam também suas adjacências, as plantas da borda podem contribuir sobremaneira para a chuva de sementes e, eventualmente, para a regeneração da matriz circundante (McClanahan & Wolfe, 1987; Restrepo *et al.*, 1999). Registrando o destino das aves após se alimentarem dos frutos de um indivíduo de *Cabralea canjerana* (Meliaceae) situado na borda de um fragmento de floresta semidecídua em Campinas, SP, Pizo (dados não publicados) observou que em 30% dos casos (N = 173) as aves dirigiam-se para fora do fragmento, onde provavelmente depositavam as sementes.

A interação envolvendo dispersores secundários também pode ser comprometida nas bordas dos fragmentos. Em estudo realizado em uma floresta semidecídua de São Paulo, Guimarães & Cogni (2002) demonstraram que o efeito de borda pode reduzir as vantagens da limpeza de sementes (isto é, remoção do arilo que envolve a semente) por formigas sobre o camboatá (*Cupania vernalis*, Sapindaceae), árvore dispersa primariamente por aves. Sementes limpas raramente são predadas ou sofrem o ataque de fungos e testes em laboratório mostraram que germinam mais facilmente. Em áreas de floresta, as sementes de camboatá caídas no chão são limpas pelas formigas. Entretanto, nas bordas da floresta as formigas limpam menos sementes e também ocorre maior predação das sementes limpas. De fato, não é raro que a predação das sementes seja mais intensa nas bordas dos fragmentos que, assim como no caso dos dispersores, são freqüentadas por predadores comuns nas áreas abertas vizinhas (Tabarelli & Mantovani, 1997; Pizo & Vieira, 2004), mas existe bastante variação específica (Fleury & Galetti, 2004). Tais alterações nas interações com os animais, associadas às mudanças microclimáticas verificadas nas bordas (Laurance *et al.*, 2002), podem diminuir bastante as chances de estabelecimento das sementes de algumas espécies de plantas nas bordas dos fragmentos (Fleury & Galetti, 2004).

Isolamento, matriz e paisagem

O grau de isolamento do fragmento, isto é, uma medida de quão separado o fragmento está de outras áreas que podem servir como fonte de animais e sementes, é um fator importante para as interações entre as plantas e os dispersores de sementes. Muitos animais frugívoros não atravessam áreas abertas ou evitam ambientes perturbados (Estrada *et al.*, 1993; Silva *et al.*, 1996). Assim, fragmentos isolados tendem a receber menos sementes de outras áreas e a ter menor abundância e riqueza de animais frugívoros. O resultado é que, não

raramente, o grau de isolamento de um fragmento está negativamente relacionado com a riqueza de plantas zoocóricas (van Ruremonde & Kalkhoven, 1991; Ochoa-Gaona *et al.*, 2004).

Os efeitos do isolamento podem ser minimizados pela composição da matriz que circunda o fragmento e, em maior escala, pela composição da paisagem onde o fragmento está inserido. Ambos os fatores podem influenciar a conectividade do ambiente e, portanto, o fluxo de animais e sementes no fragmento (Metzger, 2000; Graham, 2001). Algumas matrizes são mais permeáveis à fauna que outras. Em fragmentos florestais amazônicos, por exemplo, matrizes compostas por árvores do gênero *Cecropia* (Cecropiaceae) são mais favoráveis à fauna que matrizes onde predominam plantas do gênero *Vismia* (Clusiaceae) e, em comparação com pastagens, ambos os tipos de matrizes são mais permeáveis à fauna (Laurance *et al.*, 2002).

A influência da paisagem na composição faunística de um fragmento pode se estender por vários quilômetros. Na Austrália, Price *et al.* (1999) verificaram que a porcentagem de cobertura florestal em um raio de 50 km a partir de determinado fragmento de floresta foi determinante para a ocorrência de algumas espécies de aves frugívoras nos fragmentos. No sudeste do Brasil, aves migratórias são comuns em fragmentos de floresta onde participam ativamente da dispersão das sementes (Galetti & Pizo, 1996; Pizo, 1997). Naturalmente, a ocorrência destas aves nos fragmentos e, conseqüentemente, o seu papel como dispersoras de sementes sofrem influência das alterações ambientais que ocorrem ao longo da rota de migração, que pode se estender por várias centenas de quilômetros (Martin & Karr, 1986).

Em conclusão, as interações entre plantas e dispersores de sementes estão sujeitas a uma série de alterações em ambientes fragmentados. A magnitude dos efeitos da fragmentação sobre estas interações depende de: (1) fatores que, em escalas local e regional, afetam a dinâmica das populações de animais frugívoros em fragmentos, alterando sua composição e abundância, (2) características das plantas que as tornam mais ou menos suscetíveis à extinção ou diminuição na abundância dos dispersores e (3) características inerentes à interação. Dentre os primeiros destacam-se a área, a forma e o grau de isolamento do fragmento, as perturbações a que está ou esteve sujeito (por exemplo, extração de madeira, caça, fogo), a natureza da matriz circundante e a conectividade da paisagem onde se insere. Características importantes da planta são a morfologia do fruto e suas exigências para germinação das sementes e estabelecimento das plântulas (Bruna, 1999; Benítez-Malvido & Martínez-Ramos, 2003). Em relação às características da interação em si, destacam-se o grau de especialização da interação e o nível de redundância no papel desempenhado pelos vários dispersores que participam da interação. Interações mais especializadas, ou seja, que envolvem menor número de participantes, são naturalmente mais suscetíveis à extinção ou

diminuição na abundância dos dispersores (Asquith *et al.*, 1999). A maioria dos sistemas de dispersão, no entanto, envolve vários dispersores e é possível que alguns deles sejam funcionalmente redundantes no que se refere ao papel que desempenham como dispersores de sementes. As evidências disponíveis, entretanto, mostram que isso raramente ocorre, pois os diferentes dispersores diferem em aspectos qualitativos e/ou quantitativos da dispersão que promovem e a extinção de um único dispersor, ou pior, de um conjunto deles, pode resultar em alterações importantes para a estrutura e o recrutamento das populações de plantas (Loiselle & Blake, 2000) e, em última instância, para toda a comunidade (Howe, 1984). Assim, se entendemos que a biodiversidade vai além do conjunto de espécies que compõem o ambiente e engloba também as interações entre elas, justifica-se plenamente todo o esforço de manejo dos fragmentos e da paisagem circundante para minimizar os efeitos da fragmentação sobre as interações entre as plantas e os dispersores de suas sementes.

Restauração

Uma vez conhecida a importância das interações bióticas, particularmente da dispersão de sementes, para os mecanismos que geram e mantêm a diversidade, surge a questão se é possível manejar esses processos naturais de modo a diminuir ou mesmo reverter os impactos negativos causados pelas alterações ambientais. Portanto, é fundamental entender as condições em que o processo de dispersão de sementes opera, a fim de tirar proveito disto não só na conservação dos ambientes com alto grau de integridade, mas também para promover a recuperação daqueles já seriamente afetados pelas perturbações antrópicas.

Embora a preocupação do homem em reparar os danos provocados nos ecossistemas não seja recente, o conceito de restauração ecológica só foi delineado com mais precisão a partir da década de 1980, com o desenvolvimento da ecologia da restauração como ciência (Palmer *et al.*, 1997; Engel & Parrota, 2003). Este novo campo do conhecimento envolve diversos conceitos e áreas de aplicação, mas a idéia básica é a de assistir e manejar a integridade dos ecossistemas, garantindo níveis mínimos de biodiversidade e variabilidade nos seus componentes estruturais e funcionais (Young, 2000; Hobbs & Harris, 2001). A mola mestra do processo de restauração é a sucessão e esta pode ser mediada por diferentes agentes bióticos e abióticos, que interagem no tempo e no espaço para dar feições próprias ao produto final: um sistema ecológico que deveria ser o mais próximo possível do sistema original (Ehrenfeld & Toth, 1997).

Restauração natural

Embora se dê muita ênfase às intervenções humanas nos ambientes e processos naturais, causas não provocadas pelo homem podem, às vezes, ser as

responsáveis pelas alterações ambientais. A formação de clareiras em uma mata tropical, por exemplo, pode se dar em função da queda de árvores pelo vento ou por deslizamentos de solo em topografias acidentadas sob efeito de chuvas constantes, provocando grandes mudanças nas condições ambientais locais (Bazzaz & Pickett, 1980). Na área aberta recém-formada tem início então um processo de sucessão secundária, cujas primeiras etapas consistem na contribuição diferencial dos seguintes fatores: (a) recrutamento de plântulas e jovens preexistentes na área e que não foram afetados pela perturbação, (b) presença de banco de sementes armazenado no solo e (c) chegada de novas sementes dos ambientes circunvizinhos (Murray, 1986). Os dois primeiros fatores refletem a ação pretérita dos agentes dispersores de sementes locais, enquanto o terceiro reflete a sua atuação presente.

Dentre os vertebrados frugívoros que mais contribuem para a cicatrização natural de clareiras em florestas estão as aves e os morcegos (Fleming & Heithaus, 1981; Levey, 1988). Por possuírem o hábito de defecar enquanto estão empoleiradas, as aves tendem a depositar mais sementes na periferia destes novos espaços abertos, onde a disponibilidade de poleiros é maior, ao passo que morcegos, por defecarem em vôo, disseminam propágulos mais no interior das clareiras, um espaço geralmente mais livre de obstáculos ao seu deslocamento (Gorchov *et al.*, 1993). Desse modo, sementes de diversas espécies de plantas pioneiras, como, por exemplo, de *Cecropia*, podem aportar ao sítio alterado dando início à sucessão secundária local (Charles-Dominique, 1986).

Na maioria das vezes, contudo, é a ação antrópica direta ou indireta a responsável pela alteração ambiental, ocasionando a substituição da vegetação nativa por pastagens, agricultura, minerações, estradas, represas, loteamentos, etc. Nestes casos, a sucessão que se tem início quando estas áreas são abandonadas é também conhecida como “sucessão antrópica” (Kageyama & Gandara, 2000). A restauração natural de áreas em processo de sucessão antrópica tem sido objeto de estudo nas últimas décadas, principalmente nos trópicos, com um enfoque bem definido sobre as interações frugívoros–plantas (Guevara & Laborde, 1993; Silva *et al.*, 1996; Chapman & Chapman, 1999; Duncan & Chapman, 1999, 2002).

Aves e morcegos frugívoros são capazes de gerar padrões variados de deposição de sementes em áreas degradadas, pelo uso de árvores e arbustos isolados ou ilhas de vegetação remanescentes (Willson & Crome, 1989; Guevara & Laborde, 1993; Nepstad *et al.*, 1996). Nesta situação, estes pontos isolados de acúmulo de sementes constituem “focos de recrutamento”, que podem ter papel importante no processo de regeneração da vegetação lenhosa das áreas alteradas (McDonnell & Stiles, 1983; Guevara *et al.*, 1986; Vieira *et al.*, 1994). Outro aspecto positivo nesta interação é que o processo de regeneração não depende exclusivamente de frugívoros especializados, geralmente de médio e grande porte, que muitas vezes estão ausentes das áreas que se pretende

restaurar, mas de um grande número de espécies generalistas de ambientes secundários ou de bordas de florestas, com dieta geralmente baseada em frutos e insetos, como, por exemplo, aves das famílias Tyrannidae, Muscicapidae e Emberizidae (Estrada *et al.*, 1984; Rodrigues, 1995; Argel-de-Oliveira & Figueiredo, 1996).

Restauração induzida

Se vertebrados frugívoros são agentes importantes no fluxo de sementes das áreas conservadas para as áreas degradadas, por que não manejar este processo de modo a tirar o máximo benefício em prol da restauração destas áreas? Como direcionar a chuva de sementes para locais específicos, produzindo padrões de deposição não-aleatórios e aumentando a probabilidade de estabelecimento de plantas pioneiras? De fato, várias tentativas já foram feitas nesta direção, todas tendo por objetivo a atração de frugívoros para as áreas a serem restauradas e o conseqüente incremento na chuva de sementes gerada por estes animais. Para isso é necessário oferecer condições para que um frugívoro freqüente a área em questão e permaneça ali tempo suficiente para depositar as sementes que carrega em seu tubo digestivo.

No que se refere à atração de frugívoros, três métodos básicos têm sido utilizados na técnica de restauração induzida:

- a) Plantio de espécies zoocóricas pioneiras e secundárias iniciais. Mais recentemente, os programas de restauração de áreas degradadas têm substituído a mera aplicação de práticas agrônômicas ou silviculturais de plantios de espécies perenes por uma concepção de reconstrução das interações da comunidade, reconhecendo inclusive a importância das interações frugívoros–plantas neste processo e recomendando a implantação de espécies nativas pioneiras e secundárias iniciais atrativas para a fauna (Rodrigues & Gandolfi, 2000). Frugívoros atraídos pelas espécies zoocóricas utilizadas no plantio não apenas dispersam as sementes destas plantas, mas trazem também consigo sementes de outras espécies nativas, aumentando a riqueza específica da área (Silva, 2003). Dentre as várias características ecológicas recomendáveis para utilização em plantios de restauração, o consumo por uma alta diversidade de dispersores é notório entre algumas espécies pioneiras e secundárias iniciais (Kageyama & Gandara, 2000). No sudeste brasileiro, algo em torno de umas 20 famílias de plantas representantes dessas categorias possuem gêneros que produzem frutos carnosos ou arilados que são consumidos por aves e mamíferos frugívoros (Silva, 2003). Para garantir a máxima permanência dos frugívoros nas áreas em restauração recomenda-se organizar o plantio de modo que a disponibilidade de

frutos seja constante ao longo do ano, o que implica conhecer a fenologia da frutificação das espécies selecionadas (Silva, 2003).

- b) Plantio de espécies exóticas com valor econômico. Essa estratégia parte da premissa de que frugívoros podem freqüentar as áreas plantadas à procura de abrigo e alimento, depositando assim sementes de espécies zoocóricas em sítios favoráveis ao estabelecimento, beneficiando assim a sucessão florestal da área (Wunderle, 1997). Ao mesmo tempo, a exploração comercial dessas espécies exóticas poderia ajudar na redução dos custos das práticas de restauração (Chapman & Chapman, 1996). Contudo, o plantio de exóticas de valor comercial ainda é discutível como etapa preliminar de um processo de restauração ecológica, pois as práticas de cultivo e colheita interferem e podem ser conflitantes com os objetivos de uma restauração ecológica bem-sucedida (Duncan & Chapman, 2002). No Brasil é freqüente o uso de *Pinus* e *Eucalyptus* em reflorestamentos. Dependendo do tipo de trato cultural, talhões de eucalipto podem apresentar sub-bosque nativo bem formado e composto por diversas espécies de plantas zoocóricas dos habitats nativos circunvizinhos (Silva-Júnior *et al.*, 1995). Do mesmo modo, alguns trabalhos têm demonstrado que reflorestamentos com eucalipto constituem um habitat freqüentado por diversas espécies de aves e mamíferos potencialmente dispersores de sementes (Motta Jr., 1990; Stallings, 1990; Machado & Lamas, 1996; Willis, 2002).
- c) Uso de poleiros artificiais. Esta técnica baseia-se na observação de que aves e morcegos frugívoros freqüentemente utilizam árvores e arbustos isolados em paisagens abertas, produzindo sob estas estruturas emergentes uma chuva de sementes diferencialmente maior em relação aos sítios abertos adjacentes (Guevara & Laborde, 1993; Nepstad *et al.*, 1996; Duncan & Chapman, 1999; Toh *et al.*, 1999). Numa paisagem aberta com poucas ou nenhuma árvore remanescente, a introdução de poleiros artificiais aumentaria a complexidade estrutural do habitat tornando-o mais atrativo às aves frugívoras que freqüentam a área (McDonnell & Stiles, 1983; McClanahan & Wolfe, 1993; Robinson & Handel, 1993). A instalação dos poleiros pode variar em função de parâmetros como tipo de estrutura suporte (postes de madeira ou metal), número de pontos de pouso, altura do solo, densidade, distância das fontes de sementes mais próximas, distância entre poleiros e tipo de estrutura coletora de sementes (bandejas, telas de nylon), mas, de modo geral, a chuva de sementes observada sob os poleiros é sempre muito superior quando comparada aos sítios-controle, sem poleiros (McDonnell & Stiles, 1983; Uhl *et al.*, 1991; Guedes *et al.*, 1997). As aves com potencial para depositar sementes sob poleiros geralmente são insetívoro-

frugívoras e comuns em ambientes secundários e de borda de mata, como Tyrannidae, Muscicapidae e Emberizidae (Guedes *et al.*, 1997; Silva & Pizo, dados não publicados).

Limitações, dificuldades e desafios

Apesar do crescente conhecimento de que dispomos sobre as interações frugívoros–plantas e do seu potencial de aplicação na restauração ecológica, ainda restam algumas questões que demandam estudo e investigação. A natureza complexa das perturbações antrópicas faz com que cada área a ser restaurada seja considerada sob seu aspecto histórico, geográfico, econômico e social. Não existe um programa viável que seja aplicado a todas as situações (Rodrigues & Gandolfi, 2000).

Uma revisão das limitações inerentes à sucessão florestal em áreas degradadas tropicais a partir da chuva de sementes produzida por frugívoros é apresentada por Duncan & Chapman (2002), dentre as quais podemos destacar as seguintes:

- a) Condições inóspitas de temperatura, umidade e nutrientes no solo que irá receber as sementes, dificultando a germinação e o estabelecimento.
- b) Altas taxas de predação, principalmente por roedores e formigas.
- c) Competição local com gramíneas de rápido crescimento, que limitam o desenvolvimento das plântulas de espécies zoocóricas.
- d) Ocorrência freqüente do fogo em paisagens abertas e degradadas.
- e) Baixo número de sementes que chegam às áreas alteradas, em quantidade insuficiente para dar início a um processo sucessional bem-sucedido.
- f) Chuva de sementes nem sempre é dirigida aos sítios onde o estabelecimento de espécies arbóreas é esperado.
- g) Na composição específica da chuva de sementes gerada por frugívoros em áreas degradadas, geralmente faltam espécies arbóreas dos estágios intermediários e avançados da sucessão, cujo recrutamento é necessário para alavancar o processo sucessional para além do estágio de pioneiras.
- h) O recrutamento de espécies lenhosas a partir de poleiros artificiais em áreas muito grandes deveria exigir alta densidade dessas estruturas, elevando os custos da sua implantação e diluindo a chuva de sementes entre os poleiros.

Não resta dúvida de que ainda há muito para aprender sobre como realizar um manejo eficiente das práticas de restauração ecológica a partir das interações frugívoros–plantas. Todavia, considerando que a restauração é importante não

só para a conservação dos ameaçados ecossistemas tropicais, mas também para o estabelecimento de modelos de desenvolvimento sustentado nos trópicos (Brown & Lugo, 1994), deve-se encorajar o estudo e a aplicação de novas soluções nesta área, aproximando ainda mais a frugivoria e a dispersão de sementes da Biologia da Conservação.

Referências bibliográficas

- Andresen, E. 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography* 26: 87-97.
- Argel-de-Oliveira, M. M. & R. A. Figueiredo. 1996. Aves que visitam uma figueira isolada em ambiente aberto, Espírito Santo, Brasil. *Iheringia (Série Zoologia)* 80: 127-134.
- Asquith, N. M., J. Terborgh, A. E. Arnold & M. Riveros. 1999. The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15: 229-235.
- Bazzaz, F. A. & S. T. A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- Benítez-Malvido, J. & M. Martínez-Ramos. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17: 389-400.
- Bleher, B. & K. Böhning-Gaese. 2001. Consequences of frugivore diversity for seed dispersal, seedling establishment and the spatial pattern of seedlings and trees. *Oecologia* 129: 385-394.
- Briughton, J. M. 2004. Prehistoric human impacts on Californian birds: evidence from the Emeryville Shellmound Avifauna. *Ornithological Monographs*, nº 56.
- Brown, S. & A. E. Lugo. 1994. Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* 2: 97-111.
- Bruna, E. M. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402: 139.
- Campassi, F. 2002. Síndromes de dispersão das espécies arbóreas da Mata Atlântica. Trabalho de Conclusão de Curso, Unesp, Rio Claro (páginas). MAURO, completar.
- Carvalho, K. S. & H. L. Vasconcelos. 1999. Forest fragmentation and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation* 91: 151-157.
- Chapman, C. A. & L. J. Chapman. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9: 675-678.
- Chapman, C. A. & L. J. Chapman. 1996. Exotic tree plantations and the regeneration of natural forests in Kibale National park, Uganda. *Biological Conservation* 76: 253-257.
- Chapman, C. A. & L. J. Chapman. 1999. Forest restoration in abandoned agricultural land: a case study from East Africa. *Conservation Biology* 13: 1301-1311.
- Chapman, C. A. & D. A. Onderdonk. 1998. Forest without primates: primate/plant codependency. *American Journal of Primatology* 45: 127-141.
- Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana, p. 119-135. In Estrada A. & T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dordrecht, Dr W. Junk Publishers.

- Chiarello, A. 2000. Influência da caça ilegal sobre mamíferos e aves das matas de tabuleiros do norte do estado do Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, 11/12: 229-247.
- Clark, J. S., B. Beckage, P. Camill, B. Cleveland, J. HilleRisLambers, J. Lichter, J. McLachlan, J. Mohan & P. Wycoff. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86: 1-16.
- Cordeiro, N. J. & H. F. Howe. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Science* 100: 14052-14056.
- Cosson, J. E., J-M. Pons & D. Masson. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15: 515-534.
- De Marco Jr., P. & F. M. Coelho. 2004. Services performed by the ecosystem: forest remnants influence agricultural cultures' pollination and production. *Biodiversity and Conservation* 13: 1245-1255.
- Dennis, A. J., D. A. Westcott, A. McKeown, M. Bradford. & G. Harrington. 2004. Fruit removal rates across a landscape, p. 9-11. In: J. Kanowski, C. P. Catterall, A. J. Dennis & D. A. Westcott (Eds.). *Animal-plant interactions in rainforest: conservation and restoration*. Cairns, Cooperative Research Centre for Tropical Rainforest Ecology and Management, Cairns.
- Díaz, S., D. Tilman, J. Fargione, F. S. Chapin III, G. C. Daily, R. Dirzo, M. Galetti, B. Gemmill, D. Harvell, T. Kitzberger, W. L. Laurance, R. Naylor, C. Mitchell, A. Power, J. Pretty, M. Vilà, A. Wilby & M. Zobel. No prelo. Biodiversity regulation of ecosystem services. In *Millenium Ecosystem Assesment*. [MAURO: FALTA COMPLETAR ESTA REFERENCIA]
- Dirzo, R. & A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation, p. 273-287. In Price, P. W., T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes & W. W. Benson (eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. New York, John Wiley & Sons.
- Donatti, C. I. 2004. *Consequências da defaunação na dispersão e predação de sementes e no recrutamento de plântulas da palmeira brejaúva (Astrocaryum aculeatissimum) na Mata Atlântica*. Dissertação de mestrado, USP, Piracicaba, (páginas). MAURO, completar.
- Duncan, R. S. & C. A. Chapman. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agricultural in tropical Africa. *Ecological Applications* 9: 998-1008.
- Duncan, R. S. & C. A. Chapman. 2002. Limitations of animal seed dispersal for enhancing forest succession on degraded lands, p. 437-450. In Levey D. J., W. R. Silva & M. Galetti (eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Wallingford, CABI Publishing.
- Ehernfeld, J. G. & L. A. Toth. 1997. Restoration ecology and the ecosystem perspective. *Restoration Ecology* 5: 307-317.
- Eisenberg, J. F. 1980. The density and biomass of tropical mammals, p. 35-55. In Soule M. E. & A. B. Wilcox (eds.). *Conservation Biology. An evolutionary – ecological perspective* (eds.). Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.

- Engel, V. L. & Parrota, J. A. 2003. Definindo a restauração ecológica: tendências e perspectivas mundiais, p. 1-26. In Kageyama, P. Y., R. E. Oliveira, L. F. D. Moraes, V. L. Engel & F. B. Gandara (org.). *Restauração ecológica de ecossistemas naturais*. Botucatu, Fundação de Estudos e Pesquisas Agrícolas e Florestais.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada & C. Vázquez-Yanes. 1984. Observations on fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 16: 315-318.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, D. A. Meritt Jr., S. Montiel & D. Curiel. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 107/108: 245-257.
- Fleming, T. H. & E. R. Heithaus. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13(Supl.): 45-53.
- Fleming, T. H. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 91-109.
- Fleming, T. H. 1992. How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? p. 355-391. In M. D. Hunter, T. Ongushi & P. W. Price (eds.). *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. San Diego, Academic Press.
- Fleury, M. & M. Galetti. 2004. Effects of microhabitat on palm seed predation in two forest fragments in southeast Brazil. *Acta Oecologia*, 26: 179-184.
- Fonseca, G. A. B. & J. G. Robinson. 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. *Biological Conservation* 53: 265-294.
- Fragoso, J. M. V., K. M. Silvius & J. A. Correa. 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* 84: 1998-2006.
- Galetti, M. & J. C. Fernandez. 1998. Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic forest: changes in industry structure and the illegal trade. *Journal of Applied Ecology*, 35: 294-301.
- Galetti, M. & M. A. Pizo. 1996. Fruit eating by birds in a forest fragment in southeastern Brazil. *Ararajuba* 4: 71-79.
- Galetti, M. 1996. Fruits and frugivores in a Brazilian Atlantic forest. *Ph.D. thesis, University of Cambridge*.
- Galetti, M. 1993. Diet of the Scaly-headed Parrot (*Pionus maximiliani*) in a semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 25: 419-425.
- Galetti, M. & A. Aleixo. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35: 286-293.
- Galetti, M., C. Costa & E. Cazetta. 2003. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit color on the consumption of ornithochoric fruits. *Biological Conservation* 111: 269-293.
- Godoy, J. A. & P. Jordano. 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology* 10: 2275-2283.
- Gorchov, D. L., F. Cornejo, C. Ascorra & M. Jaramillo. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* 107/108: 339-349.

- Graham, C. H. 2001. Factors influencing movement patterns of Keel-billed toucans in a fragmented tropical landscape in southern Mexico. *Conservation Biology* 15: 1789-1798.
- Guedes, M. C., V. A. Melo & J. J. Griffith. 1997. Uso de poleiros artificiais e ilhas de vegetação por aves potencialmente dispersoras de sementes. *Ararajuba* 5: 220-232.
- Guevara, S. & J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338.
- Guevara, S., S. E. Purata & E. Van der Maarel. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66: 77-84.
- Guimarães, P. R. & R. Cogni. 2002. Seed cleaning of *Cupania vernalis* (Sapindaceae) by ants: edge effect in a highland Forest in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18: 303-307.
- Hamrick, J. L. & M. J. W. Godt. 1997. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. In Silvertown, J., M. Franco & J. L. Harper (eds.). *Plant life histories. Ecology, phylogeny and evolution*. Pp. 102-118. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. In. Academic Press, London, England.
- Hobbs, R. J. & J. A. Harris. 2001. Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology* 9: 239-246.
- Howe, H. F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation* 30: 261-281.
- Howe, H. F., E. W. Schupp & L. C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, US.
- Innis, G. J. 1989. Feeding ecology of fruit pigeons in subtropical rainforests of south-eastern Queensland. *Australian Journal of Wildlife Research* 16: 365-394.
- Jacquemyn, H., J. Bulaye & M. Hermy. 2001. Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. *Journal of Biogeography* 28: 801-812.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Janzen, D. H. 1974. The deflowering of Central America. *Natural History* 83: 49-53.
- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory, p. 125-166. In Fenner M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK.
- Jordano, P. & J. A. Godoy. 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects, p. 305-321. In Levey, D. J., Silva, W. & Galetti, M. (eds.). *Frugivores and seed dispersal: ecological, evolutionary, and conservation*. CAB International, Wallingford, UK.

- Kageyama, P. & Gandara, F. B. 2000. Recuperação de áreas ciliares. In Rodrigues R. R. & H. F. Leitão-Filho (eds.). *Matas ciliares: conservação e recuperação*. São Paulo, EDUSP/FAPESP, p. 249-269.
- Kinnaird, M. F., T. G. O'Brien & S. Suryardi. 1996. Population fluctuation in Sulawesi Red-knobbed Hornbills: tracking figs in space and time. *Auk* 113: 431-440.
- Laurance, W. F. & R. O. Bierregaard Jr. 1997. *Tropical forest remnants*. Chicago, University of Chicago Press.
- Laurance, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Dirham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard Jr., S. G. Laurance & E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.
- Laurance, W. F., J. M. Rankin-de-Merona, A. Andrade, S. G. Laurance, S. D'Angelo, T. E. Lovejoy & H. L. Vasconcelos. 2003. Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. *Journal of Tropical Ecology* 19: 343-347.
- Levey, D. J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology* 69: 1076-1089.
- Loiselle, B. A. & J. G. Blake. 2002. Potential consequences of extinction of frugivorous birds for shrubs of tropical wet forest. In Levey D. J., W. R. Silva & M. Galetti (eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Wallingford, CABI Publishing, p. 397-406.
- Machado, R. B. & I. R. Lamas. 1996. Avifauna associada a um reflorestamento de eucalipto no município de Antônio Dias, Minas Gerais. *Ararajuba* 4: 15-22.
- Martin, P. S. & R.G. Klein. 1995. *Quaternary extinctions. A prehistoric revolution*, 3rd edn. the University of Arizona Press, Tucson, London.
- Martin, T. E. & J. R. Karr. 1986. Temporal dynamics of neotropical birds with special reference to frugivores in second-growth woods. *Wilson Bulletin* 98: 38-60.
- McClanahan, T. R. & R. W. Wolfe. 1987. Dispersal of ornithochorous seeds from forest edges in central Florida. *Vegetatio* 71: 107-112.
- McClanahan, T. R. & R. W. Wolfe. 1993. Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. *Conservation Biology* 7: 279-288.
- McDonnell, M. J. & E. W. Stiles. 1983. The structural complexity of old field vegetation and recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56: 109-116.
- Metzger, J. P. 2000. Tree functional group richness and landscape structure in a tropical fragmented landscape in SE Brazil. *Ecological Application* 10: 1147-1161.
- Moegenburg, S. M. 2002. Harvest and management of forest fruits by humans: implications for fruit-frugivore interactions. p. 479-494. In Levey D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford, UK.
- Motta Jr., J. C. Estrutura trófica e composição das avifaunas de três habitats terrestres na região central do estado de São Paulo. *Ararajuba* 1: 65-71.

- Muller-Landau, H. C., S. J. Wright, O. Calderón, S. P. Hubbell & R. B. Foster. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In Levey, D. J., W. R. Silva & M. Galetti (eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Pp. 35-53. CAB International, Wallingford, UK.
- Murray, K. G. 1986. Consequences of seed dispersal for gap-dependent plants: relationships between seed shadows, germination requirements, and forest dynamic processes, p. 187-198. In Estrada A. & T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dordrecht, Dr W. Junk Publishers.
- Nepstad, D. C., C. Uhl, C. A. Pereira & J. M. C. Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39.
- Newmark, W. D. 1987 A land-bridge island perspective on mammalian extinctions in Western North-American parks. *Nature*, 325, 430-432.
- Ochoa-Gaona, S., M. Gonzalez-Espinosa, J. A. Meave & V. Sorani-DalBon. 2004. Effect of forest fragmentation on the woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity & Conservation* 13: 867-884.
- Olmos, F., C. S. S. Bernardo & M. Galetti. 2004. O impacto dos guarani sobre Unidades de Conservação em São Paulo. [In](#) [entrar aqui com o nome dos editores](#) *Terras Indígenas e Unidades de Conservação da Natureza – O desafio das sobreposições territoriais*. (eds F. Ricardo & V. Macedo). Instituto Socioambiental, São Paulo. Páginas? MAURO, completar.
- Palmer, M. A., R. F. Ambrose & N. L. Poff. 1997. Ecological theory and community restoration. *Restoration Ecology* 5: 291-300.
- Peres, C. A. 2000. Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conservation Biology* 14: 240-253.
- Peres, C. A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology*, 15: 1490-1505.
- Pizo, M. A. & E. M. Vieira. 2004. Granivorous birds as important post-dispersal seed predators in a Brazilian forest fragment. *Biotropica* 36: 417-423.
- Pizo, M. A. 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 13: 559-578.
- Pizo, M. A. 2004. Frugivory and habitat use by fruit-eating birds in a fragmented landscape in southeast Brazil. *Ornitologia Neotropical* 15(supl.): 117-126.
- Powell, G. V. N. & R. D. Bjork. 2004. Habitat linkages and the conservation of tropical biodiversity as indicated by seasonal migrations of Three-wattled Bellbirds. *Conservation Biology* 18: 500-509.
- Price, O. F., J. C. Z. Woinarski & D. Robinson. 1999. Very large area requirements for frugivorous birds in monsoon rainforests of the Northern Territory, Australia. *Biological Conservation* 91: 169-180.
- Redford, K. H. 1992. The empty forest. *Bioscience* 42: 412-422.

- Restrepo, C., N. Gómez & S. Heredia. 1999. Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane Forest. *Ecology* 80: 668-685.
- Robinson, G. B. & S. N. Handel. 1993. Forest restoration on a closed landfill: rapid addition of new species by bird dispersal. *Conservation Biology* 7: 271-278.
- Rodrigues, M. 1995. Spatial distribution and food utilization among tanagers in southeastern Brazil (Passeriformes: Emberizidae). *Ararajuba* 3: 27-32.
- Rodrigues, R. R. & S. Gandolfi. 2000. Conceitos, tendências e ações para a recuperação de florestas ciliares. In Rodrigues R. R. & H. F. Leitão-Filho (eds.). *Matas ciliares: conservação e recuperação*. São Paulo, EDUSP/FAPESP, p. 235-247.
- Schnabel, A., J. D. Nason & J. L. Hamrick. 1998. Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: seed dispersal and variation in female reproductive success. *Molecular Ecology* 7: 819-832.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality, and the effectiveness of seed dispersal by animals. In Fleming, T. H. & Estrada, A. (eds.). *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. pp. 15-29. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Schupp, E. W., T. Milleron & S. Russo. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. In Levey, D. J., W. R. Silva & M. Galetti (eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. pp. 19-33. CAB International, Wallingford, UK.
- Sechrest, W., T. M. Brooks, G. A. B. da Fonseca, W. R. Konstant, R. A. Mittermeier, A. Purvis, A. B. Rylands & J. L. Gittleman. 2002. Hotspots and the conservation of evolutionary history. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 2067-2071.
- Serio-Silva, J. C. & V. Rico-Gray. 2002. Interacting effects of forest fragmentation and howler monkey foraging on germination and dispersal of fig trees. *Oryx* 36: 266-271.
- Silva, J. M. C. & M. Tabarelli. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 72-74.
- Silva, J. M. C., C. Uhl & G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* 10: 491-503.
- Silva, M. G. & M. Tabarelli. 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic Forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica* 22: 259-268.
- Silva, W. R. 2003. A importância das interações planta-animal nos processos de restauração, p. 77-90. In Kageyama, P. Y., R. E. Oliveira, L. F. D. Moraes, V. L. Engel & F. B. Gandara (org.). *Restauração ecológica de ecossistemas naturais*. Botucatu, Fundação de Estudos e Pesquisas Agrícolas e Florestais.
- Silva-Júnior, M. C., F. R. Scarano & F. S. Cardel. 1995. Regeneration of an Atlantic forest formation in the understory of a *Eucalyptus grandis* plantation in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 11: 147-152.
- Sork, V. L., J. Nason, D. R. Campbell & J. F. Fernández. 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 224.

- Stallings, J. R. 1990. The importance of understorey on wildlife in a Brazilian eucalypt plantation. *Revista Brasileira de Zoologia* 7: 267-276.
- Tabarelli, M. & W. Mantovani. 1997. Predação de ovos e remoção de propágulos em um fragmento de floresta Atlântica, ES, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 57: 699-707.
- Tabarelli, M., W. Mantovani & C. A. Peres. 1999. Effects of fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.
- Terborgh, J., S. K. Robinson, T. A. Parker III, C. A. Munn & N. Pierpont. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs* 60: 213-238.
- Thompson, J. N. & M. F. Willson. 1978. Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. *Science* 200: 1161-1163.
- Toh, I., M. Gillespie & D. Lamb 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology* 7: 288-297.
- Turnbull, L. A., M. J. Crawley & M. Rees. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88: 225-238.
- Uhl, C., D. Nepstad, J. M. C. Silva & I. Vieira. 1991. Restauração da floresta em pastagens degradadas. *Ciência e Cultura* 13: 22-31.
- Van Ruremonde, R. H. A. C. & J. T. R. Kalkhoven. 1991. Effects of woodlot isolation on the dispersion of plants with fleshy fruits. *Journal of Vegetation Science* 2: 377-384.
- Van Schaik, C. P., J. W. Terborgh & S. J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Vander Wall, S. B. & W. S. Longland. 2004. Diplochory: are two seed dispersers better than one? *Trends in Ecology and Evolution* 19: 155-161.
- Vieira, I. C. G., C. Uhl & D. Nepstad. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a 'succession facilitator' in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio* 115: 91-99.
- Willis, E. O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papeis Avulsos de Zoologia* 33: 1-25.
- Willis, E. O. 2002. Birds at *Eucalyptus* and other flowers in Southern Brazil: a review. *Ararajuba* 10: 43-66.
- Willis, E. O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papeis Avulsos Zoologia, Sao Paulo*, 33, 1-25.
- Willson, M. F. & F. H. J. Crome. 1989. Patterns of seed rain at the edge of a tropical Queensland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 5: 301-308.
- Wright, S. J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 6: 73-86.
- Wright, S. J., C. Carrasco, O. Calderón, & S. Paton. 1999. The El Niño Southern Oscillation variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology* 80: 1632-1647.

- Wright, S. J., H. Zeballos, I. Dominguez, M. M. Gallardo, M. C. Moreno & R. Ibañez. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. *Conservation Biology* 14: 227-239.
- Wunderle, J. M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 223-235.
- Young, T. P. 2000 Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* 92: 73-83.