



REVISITANDO JANZEN - CONNELL: DIFERENTES PREDADORES DE SEMENTES RESULTAM EM PADRÕES CONTRASTANTES DE DISTRIBUIÇÃO DE PLÂNTULAS EM DUAS PALMEIRAS DA MATA ATLÂNTICA

C.M. Dracxler^{1,2}

A.S. Pires^{1,3}; F.A.S. Fernandez¹

1 - Laboratório de Ecologia e Conservação de Populações, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, CP 68020, Ilha do Fundão, 21941 - 902, Rio de Janeiro. 2 - Graduação em Ciências Biológicas, Instituto de Biologia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. 3 - Departamento de Ciências Ambientais, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, BR 465, Km 07, Seropédica. E - mail: carolinemdsbio@yahoo.com.br

INTRODUÇÃO

O modelo proposto por Janzen (1970) e Connell (1971) sugere que a manutenção da diversidade nas florestas tropicais ocorre através da interação de diversos fatores. A alta densidade de sementes sob a copa da planta - mãe favorece uma alta predação de sementes por patógenos e herbívoros nessa área, o que dificulta o recrutamento de plântulas sob a copa. Por outro lado as sementes que ocasionalmente são dispersadas por pequenos vertebrados tem melhores probabilidades de sobrevivência. Dessa forma, a taxa de mortalidade de sementes e plântulas diminuiria à medida que se afasta da planta - mãe, e um maior recrutamento ocorreria a uma distância ótima do indivíduo adulto. O resultado desta sobrevivência dependente da distância é uma área livre ao redor da planta - mãe, que permitiria o recrutamento de outras espécies, explicando assim a alta diversidade em florestas tropicais. Desse modo, espécies mais competitivas poderão colonizar a área ao redor do adulto.

Numerosos estudos dedicaram - se a testar as predições do modelo de Janzen - Connell, mas nenhum consenso foi alcançado. De acordo com as revisões feitas por Hammond & Brown (1998) e Wright (2002) as diferenças entre estudos se devem ao fato da predação por invertebrados fornecer apoio à hipótese de Janzen - Connell, enquanto a predação por vertebrados não. Estudos documentando casos onde invertebrados agem como predadores geralmente corroboram a predição de que há um aumento no ataque quando há aumento na densidade de sementes e plântulas e/ou diminuição da distância da planta - mãe (Hammond & Brown, 1998).

As palmeiras são componentes importantes das comunidades de plantas nas florestas tropicais, desempenhando papéis relevantes na estrutura e funcionamento de diversos ecossistemas (Terborgh, 1986; Peres, 1994). Essas plantas, cuja maioria das espécies possui frutos grandes com

poucas sementes (Lorenzi *et al.*, 004), têm sido descritas como um dos grupos que dependem fortemente de animais para o estabelecimento de novos indivíduos (Smythe, 1989). Isso ocorre, principalmente, porque as sementes não - dispersadas usualmente sofrem altos níveis de predação por besouros bruquíneos e escolitídeos (Janzen, 1972, Smythe, 1989; Delobel *et al.*, 995; Johnson *et al.*, 995, Pires, 2006, Pizo *et al.*, 006) com conseqüências negativas para o recrutamento das plântulas (Smythe, 1989; Galetti *et al.*, 006). Os bruquíneos deixam seus ovos nas sementes, e as larvas se desenvolvem em seu interior, enquanto se alimentam do endosperma e do embrião da semente (Wilson & Janzen, 1972). Nos escolitídeos, as fêmeas adultas furam diretamente o endocarpo, consomem o endosperma e depositam seus ovos no interior do mesmo. Estudos anteriores observaram que a predação por escolitídeos não reduz a capacidade de germinação das sementes se a infestação não for excessivamente alta, já que eles consomem apenas parte do endosperma (Pizo *et al.*, 006). Já os bruquíneos exercem um impacto mais negativo nas sementes, já que são maiores e geralmente consomem todo o endosperma e o embrião, inviabilizando a germinação. Sendo assim, é esperado que espécies de palmeiras que não tenham suas sementes predadas por bruquíneos sofram menores taxa de mortalidade.

OBJETIVOS

Este estudo teve como objetivo testar o modelo de Janzen - Connell para duas palmeiras da Mata Atlântica cujas sementes são dispersadas pela mesma guilda de vertebrados, mas sendo uma palmeira predada por besouros bruquíneos e escolitídeos e a outra apenas por escolitídeos. Mais especificamente, foram descritas as taxas de predação de sementes por consumidores distintos e a abundância de sementes e plântulas a diferentes distâncias da planta - mãe.

MATERIAL E MÉTODOS

2.1 - Espécies Estudadas

Astrocaryum aculeatissimum, comumente chamada de iri, ocorre da Bahia a Santa Catarina e em Minas Gerais, nas florestas ombrófilas de solos não inundáveis (Lorenzi et. al 2004). Seus estipes variam de 4 a 8 m de altura e de 11 a 15 cm diâmetro, e podem ser solitários ou agregados. Seus frutos são obovóides, geralmente com uma semente, cobertos por pequenos espinhos pretos. O mesocarpo é fino e fibroso, com coloração amarela quando maduro e o endocarpo é rígido, variando de 2,8 a 5,8 cm de comprimento e de 2,5 a 3,9 cm de diâmetro (n=242). A grande dimensão do fruto limita a variedade de vertebrados frugívoros que podem manusear e consumir os frutos dessa espécie, sendo a cutia *Dasyprocta leporina* a principal dispersora (Galetti et al., 2006). Estudos anteriores (Pires & Crisostomo 2005) na mesma área estudada observaram a predação destes frutos por duas espécies de besouros: o bruquíneo *Caryoborus serripes* e o escolitídeo *Coccotrypes* sp.

Allagoptera caudescens, conhecida como palmito - amargoso, é endêmica do sudeste do Brasil e ocorre de Alagoas até o Rio de Janeiro, abaixo de 350m de altitude. Os troncos são solitários com 4 a 8 m de altura e 12 a 20 cm de diâmetro. O endocarpo, com uma semente, tem de 1,7 a 4,2 cm de comprimento e 1,6 a 3,2 cm de diâmetro (n=591). De acordo com registros obtidos com o uso de armadilhas fotográficas e as marcas deixadas nos endocarpos um pequeno roedor (provavelmente *Trinomys iheringi*), esquilos e cutias são os principais dispersores dos frutos dessa espécie. Observações prévias (dados não publicados) indicam que as sementes de *A. caudescens* são predadas apenas por escolitídeos, já que não foram observados os característicos furos de saída deixados por bruquíneos nas sementes dessa espécie.

2.2 - Coleta e análise de dados

O estudo foi realizado de abril a maio de 2009 na Reserva Biológica Poço das Antas, um dos maiores remanescentes de Mata Atlântica de Baixada no Rio de Janeiro. A ReBio está localizada na parte central costeira do Estado, ocupando cerca de 6.300 hectares no município de Silva Jardim (22°30' - 22°33'S, 42°15' - 42°19'W).

Foram amostrados 10 indivíduos adultos de cada espécie. As palmeiras amostradas estavam situadas em áreas planas, distando pelo menos 40 metros de outro adulto co - específico. Devido a diferenças no número de frutos produzidos por cada espécie (1 - 4 cachos/planta com 97 frutos em média para *Astrocaryum* e 1 - 6 cachos/planta com 230 frutos em média para *Allagoptera*), foram selecionados indivíduos adultos de *Astrocaryum* que tivessem de 3 a 7 estipes, a fim de que o número de frutos produzidos se aproximasse à quantidade produzida por um único estipe de *Allagoptera*. A amostragem das sementes e plântulas foi realizada ao longo de quatro transectos de 20m traçados aleatoriamente a partir da base das plantas. Em cada transecto foram amostradas quatro parcelas de 1m², espaçadas a cada cinco metros, a partir da base da planta - mãe (0m, 5m, 10m, 15m e 20m). Em cada parcela amostrada foram coletadas todas as sementes e contado o número de plântulas. Para ambas as espécies, foram consideradas como plântulas todos

os indivíduos com folhas inteiras (sem divisão do limbo foliar em pinas). Para testar se a distribuição das sementes e plântulas de cada espécie de palmeira nas diferentes classes de distância diferia de uma distribuição uniforme foram utilizados testes de Kolmogorov - Smirnov. Diferenças entre as espécies no número de sementes e plântulas nas classes de distância foram investigadas através de qui - quadrado de contingência.

As sementes coletadas nas parcelas foram classificadas como intactas, predadas por roedores, predadas por bruquíneos ou predadas por escolitídeos, de acordo com as marcas características deixadas pelos animais. Adicionalmente todos os endocarpos sem marcas externas de predação foram abertos para verificar se não havia larvas de bruquíneos em seu interior. Para cada espécie de palmeira a intensidade de predação por escolitídeos foi avaliada através da contagem do número de furos de entrada desses animais. Diferenças entre as espécies no número de sementes predadas com relação ao total coletado por planta foram analisadas para cada tipo de predador através de testes de Mann - Whitney.

RESULTADOS

Foram coletados 2111 endocarpos, sendo 1564 de *Allagoptera* e 487 de *Astrocaryum*. Para ambas as espécies, o maior número de sementes foram encontradas próximo às plantas - mãe (D_{máx} = 1127,2 e 195,6, respectivamente; em ambos os casos p < 0,01), decrescendo ao longo das demais classes de distância. Esse resultado está de acordo com o modelo de Janzen - Connell onde a abundância de sementes disponíveis para o recrutamento de novos indivíduos vai diminuindo com o aumento da distância para a planta - mãe. A distribuição dos endocarpos nas classes de distância, no entanto, diferiu entre as espécies (X² = 326,5, p < 0,0001). Enquanto em *Allagoptera* apenas 8% dos endocarpos foram encontrados a mais do que 5 metros das plantas - mãe, em *Astrocaryum* esse valor foi de 40%. Tal diferença entre as espécies pode estar relacionada ao comportamento de seus principais consumidores de sementes, já que as cutias - principais dispersoras de *Astrocaryum* - levam as sementes a distâncias maiores quando comparadas com pequenos roedores, principais consumidores de *Allagoptera*.

Das 487 sementes de *Astrocaryum* apenas oito encontravam - se intactas, enquanto 365 (25%) das 1564 de *Allagoptera* não tinham nenhum sinal de dano por vertebrados ou invertebrados.

As taxas de predação por roedores não diferiram entre as espécies (U = 56000, p > 0,05) e variaram de 6 a 74% do total de sementes coletadas por planta. Para *Astrocaryum* a maior parte das sementes predadas por roedores encontrava - se a 5 metros de distância das plantas - mãe (37%), enquanto para *Allagoptera* a maioria (88%) estava na classe 0 metros.

Os escolitídeos predaram sementes das duas espécies estudadas, mas a proporção de sementes infestadas foi significativamente maior em *Astrocaryum* (média ± dp = 0,64 ± 0,21 para *Astrocaryum* e 0,42 ± 0,16 para *Allagoptera*; U=83, p=0,012), assim como a intensidade de infestação (média ± dp = 8,38 ± 10,72 e 2,70 ± 2,39, respectivamente;

$U = 146029$, $p < 0,0001$). A predação por escolitídeos decresceu com o aumento da distância para base das plantas - mãe; 61 % das sementes de *Astrocaryum* e 92 % das sementes de *Allagoptera* predadas por esses besouros foram encontradas na classe 0 metros.

De todas as sementes de *Allagoptera* analisadas apenas duas haviam sido predadas por bruquíneos, sugerindo que isso é um evento raro para essa espécie de palmeira. Considerando a especificidade entre os bruquíneos e suas plantas hospedeiras (Johnson *et al.*, 1995), uma possível explicação para esse resultado seria a ausência do predador específico dessa palmeira na área estudada. Uma hipótese alternativa para a ausência de predação por bruquíneos nas sementes dessa espécie seria a existência de algum tipo de defesa química por parte da planta. Ao contrário do encontrado para *Allagoptera*, foram observadas altas taxas de predação por bruquíneos em *Astrocaryum*. As taxas de predação de sementes por bruquíneos variaram de 10 a 80% por planta. Das 186 sementes predadas por bruquíneos, 97% foram encontradas sob a planta - mãe.

A distribuição das plântulas nas classes de distância diferiu entre as espécies ($X^2 = 9,57$, $p = 0,002$). Em *Astrocaryum* a maior parte das 16 plântulas amostradas (37,5%) foram encontradas a 10 metros da planta - mãe, apesar da distribuição das mesmas não ter sido significativamente diferente de um padrão uniforme ($D_{máx} = 3,4$, $p > 0,05$) - devido provavelmente ao pequeno tamanho amostral. Já para *Allagoptera* as maiores abundâncias de plântulas foram encontradas sob a área de influência da planta mãe ($D_{máx} = 107,8$, $p < 0,01$). Das 291 plântulas amostradas para esta espécie, 48,7% se encontravam na classe zero metros havendo uma diminuição progressiva na abundância de plântulas com o aumento da distância para a planta - mãe como encontrado para as sementes dessa espécie.

CONCLUSÃO

Astrocaryum aculeatissimum é predada por todos os três tipos de consumidores de sementes analisados neste estudo: bruquíneos, escolitídeos e roedores. A intensidade de predação por bruquíneos e escolitídeos sob a planta - mãe é muito elevada, gerando alta mortalidade das sementes. As sementes que conseguem sobreviver e recrutar são aquelas dispersadas pelos roedores, que desempenham portanto um papel fundamental na sobrevivência dessa espécie. Nesta palmeira, é observado o mesmo padrão proposto por Janzen e Connell para espécies vegetais tropicais: devido à alta mortalidade de sementes nas proximidades da planta - mãe, a sobrevivência de sementes e plântulas aumenta com a distância da mesma, e o recrutamento máximo tende a ocorrer a uma distância ótima da planta - mãe, onde as sementes dispersadas pelos roedores escapam do consumo dos predadores específicos da planta.

Em contraste aos resultados encontrados para *A. aculeatissimum*, *Allagoptera caudescens* foi predada apenas por escolitídeos e roedores, com exceção de duas sementes com furos de saída de besouros bruquíneos. A intensidade de predação por escolitídeos sob a planta - mãe é elevada, assim como a predação por roedores.

Os padrões encontrados na distribuição das sementes e no recrutamento de plântulas para as duas espécies confirmam apenas parcialmente o que foi proposto por Hammond & Brown (1998), já que apesar de *Allagoptera* ser predada por invertebrados, a ausência de predação por bruquíneos levou a um padrão diferente do esperado. Sendo assim, apenas a ocorrência de predação por invertebrados não é suficiente para moldar um padrão de distribuição de plântulas que corrobore o modelo de Janzen - Connell. O tipo de invertebrado e a intensidade de dano causado pelos mesmos também são importantes.

Agradecimentos: Ao CNPq (Processo no. 470969/2008 - 3) pelo auxílio financeiro ao projeto. A Luiz Gustavo Oliveira - Santos, Rodrigo Zucaratto, Tammy K.Y. de Araújo, Rafael F. M. da Silva, Helena Souza Lima e Thaís Corina de Souza pela ajuda na coleta dos dados de campo.

REFERÊNCIAS

- Almeida, L.B. 2007. Fenologia e Dispersão de Sementes de Palmeiras na Serra do Cipó, MG. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in the rain forest trees. In: den Boer, P.J. & Gradwell, G.R., (eds). *Dynamics of populations*. Centre for Agriculture Publications and Documentation, Wageningen, the Netherlands, pp 298 - 310
- Delobel, A., Couturier, G., Kahn, F. & Nilsson, J.A. 1995. Trophic relationships between palms and bruchids (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerini) in Peruvian Amazonia. *Amazoniana*, XIII (3/4): 209 - 219.
- Galetti, M., Donatti, C.I., Pires, A. S., Guimarães, P.R. & Jordano, P. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanic Journal of the Linnean Society*, 151: 141 - 149.
- Hammond, D.S. & Brown, V.K. 1998. Disturbance, phenology and life - history characteristics: factors influencing distance/density - dependent attack on tropical seeds and seedlings. In: Newbery, D.M., Prins, H.H.T. & Brown, N.D., (eds). *Dynamics of tropical communities*. Blackwell, Oxford, pp 51 - 78.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104: 501 - 528.
- Janzen, D.H. 1972. Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the bug *Dysdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduous forest. *Ecology*, 53: 350 - 361.
- Johnson, C.D., Zona, S. & Nilsson, J.A. 1995. Bruchid beetles and palm seeds: recorded relationships. *Principes*, 39: 25 - 35.
- Lorenzi, H., Souza, H.M., Medeiros - Costa, J.T., Cerqueira, L.S.C. & Ferreira, E. 2004. *Palmeiras no Brasil: Nativas e Exóticas*. Editora Plantarum, Nova Odessa, SP.
- Peres, C.A. 1994. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 26: 285 - 294.

- Pires, A.S. 2006.** Perda de diversidade de palmeiras em fragmentos de Mata Atlântica: padrões e processos. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Pires, A.S. & Crisostomo, A.C., 2005.** Efeito da densidade de sementes de *Astrocaryum aculeatissimum* (Arecaceae) na predação por besouros. *Anais do Congresso Brasileiro de Ecologia*, Caxambu.
- Pizo, M.A., Von Allmen, C. & Morellato, L.P.C., 2006.** Seed size variation in the palm *Euterpe edulis* and the effects of seed predators on germination and seedling survival. *Acta Oecologica*, **29**: 311 - 315.
- Smythe, N. 1989.** Seed dispersal in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica*, **21**: 50 - 56.
- Terborgh, J. 1986.** Keystone plant resources in the tropical forest. In: Soulé, M.E., (ed). *Conservation Biology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 330 - 340.
- Wilson, D.E. & Janzen, D.H. 1972.** Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. *Ecology*, **53**: 954 - &.
- Wright, S.J. 2002.** Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**: 1 - 14