

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E
MANEJO DA VIDA SILVESTRE

PREDAÇÃO E DISPERSÃO DE SEMENTES DE CUTIEIRAS (*Joannesia princeps*) POR CUTIAS (*Dasypsecta azarae*) NA MATA ATLÂNTICA

FERNANDA CRISTINA SOUZA

BELO HORIZONTE, MARÇO DE 2017.

**Predação e dispersão de sementes de cutieiras (*Joannesia princeps*) por
cutias (*Dasyprocta azarae*) na Mata Atlântica**

Fernanda Cristina Souza

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Cesar Cascelli de Azevedo

BELO HORIZONTE, MARÇO DE 2017.

AGRADECIMENTOS

Se não fosse pela ajuda de alguns anjos, nada disso teria acontecido. Agradeço a todos que dedicaram minutos, horas, semanas e até mesmo meses colaborando com alguma etapa do projeto.

À minha família, principalmente aos meus pais, por me apoiar e respeitar minhas decisões.

Ao professor Fernando, pela orientação e pela confiança.

Ao Programa de PPG-ECMVS, principalmente ao Fred por me orientar e informar sobre as burocracias, mesmo à distância.

Ao Laboratório de Biologia da Conservação (LACON) da Universidade Federal de São João del Rei, por ter sido espaço de convivência e aprendizagem durante toda minha vida acadêmica.

Ao Laboratório de Ecologia de Bentos da UFMG, em nome do professor Marcos Callisto e da aluna Isabela por ter disponibilizado os potes de filme fotográfico para confecção dos carretéis.

Agradeço a enorme equipe que me ajudou nas etapas iniciais, enrolando linhas, furando, despolpando, secando e medindo os frutos: Carol, Reinaldo, Marcelo, Patrícia, Stephânia, Maria Tereza, Sabrina, Thaís, Ionara, Pedro, Lívia. Sem vocês não conseguiria enrolar os 25.000 metros de linha e confeccionar todos os carretéis. Muito obrigada!!

A todos os companheiros que passaram literalmente horas a fio no campo: Matheus, Talita, Maria Tereza, Patrícia, Paloma, Carol, Marcela, Tatiana, Marcelo.

À professora Tatiana Cornelissen, por gentilmente emprestar seu GPS no momento que eu mais precisava.

À equipe Komiketo Baja UFSJ por disponibilizar as ferramentas necessárias (furadeira e policorte), para a confecção dos carretéis, tornando esse processo mais ágil. Em especial ao Pedro, que foi mais que um namorado, criando técnicas para o processo de confecção dos carretéis.

Aos funcionários do PERD, por terem apoiado a realização do trabalho, dando suporte, quando possível: Vinícius, Mirlaine, Élide, Cimar, Seu Antônio, Silas, Perpétuo, Liban, Cláudio. Em especial, ao Lino e ao Neymar, por terem escalado as cutieiras e coletado os frutos que eu precisava para iniciar o trabalho. Lino, obrigada pelos ensinamentos no viveiro de mudas e por toda alegria que contagia o parque!!

Aos integrantes do Projeto Carnívoros do Rio Doce, Ricardo, Alexandra e Álvaro por terem me auxiliado na colocação das câmeras que, por sinal, geraram um lindo book de cutias!

Ao meu pai que me emprestou (com muita recomendação) o carro nos últimos campos, que foram os mais críticos financeiramente.

Ao meu tio Vanderson, que me ajudou na etapa mais difícil, sendo motorista, estagiário e cozinheiro. Sem você, seria impossível continuar realizando o projeto! Sou imensamente, grata a você!

A botânica e taxonomista agregada ao projeto, Maria Tereza (Tetê), que com muita paciência me ensinou a identificar a cutieira e me auxiliou em três campanhas, ajudando até mesmo nas despesas de campo. Sua tranquilidade, seu sorriso e sua pró-atividade foram características ímpares para o bom funcionamento das campanhas. Gratidão!

As amigas Ana Paula e Josi e minha prima Josiane, por terem me fornecido pouso em BH durante a conexão entre Vale do Aço e São João del Rei.

Ao Arleu, que teve paciência e boa vontade para me auxiliar na construção dos modelos no R e para revisar este trabalho.

Ao CNPQ pela bolsa concedida, que por sinal, foi crucial para o desenvolvimento do projeto!

Ao IEF (Instituto Estadual de Florestas) por autorizar o desenvolvimento do projeto no maior remanescente florestal de Minas Gerais.

Agradeço também aos maravilhosos catetos e muriquis e seus filhotes por terem dado o ar da graça e por serem estímulos de motivação nos momentos de dificuldades.

Por fim e não menos importante, eu agradeço a DEUS e aos anjos da guarda por me protegerem durante toda essa caminhada.

“É interessante contemplar uma colina emaranhada, vestida com muitas plantas de vários tipos, com pássaros cantando nos arbustos, com vários insetos voando por ela, e com vermes rastejando pela terra úmida, e refletir que essas formas elaboradamente construídas, tão diferentes umas das outras, e dependentes umas das outras de uma maneira tão complexa, foram produzidos por leis que atuam em torno de nós. ” - Primeira parte do último parágrafo de “A Origem das Espécies”, traduzida do original em inglês de 1859.

SUMÁRIO

RESUMO

ABSTRACT

1. INTRODUÇÃO.....	11
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	14
2.1. Local de estudo.....	14
2.2. Espécie de estudo.....	14
2.3. Desenho amostral e abundância de árvores.....	16
2.4. Experimentos de remoção e destino das sementes.....	17
2.5. Visitas de mamíferos no entorno de cutieiras.....	20
2.6. Análises dos dados.....	21
3. RESULTADOS.....	22
3.1. Remoção e destino das sementes.....	22
3.2. Distância de remoção.....	25
3.3. Visitas de mamíferos no entorno de cutieiras.....	28
4. DISCUSSÃO.....	28
4.1. Remoção e destino das sementes.....	30
4.2. Distância de remoção.....	32
4.3. Visitas de mamíferos no entorno de cutieiras.....	34
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	35
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	36
7. APÊNDICES.....	41

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Corte transversal em um fruto de cutieira mostrando o exocarpo, o endocarpo e as sementes no seu interior.....	15
Figura 2: Localização dos 15 pontos quadrantes (unidades amostrais) nas trilhas Juquita (1), Campolina (2), Mombaça (3) e Vinhático (4). Os marcadores indicam os pontos georreferenciados das cutieiras centrais de cada ponto quadrante estabelecido entre Janeiro e Junho de 2016 no PERD.....	16
Figura 3: Desenho esquemático mostrando o ponto quadrante (unidade amostral) e os quatro raios de 25 metros a partir da árvore central.....	17
Figura 4: Cutieira adulta com as sementes amarradas em carretéis para o experimento de remoção de sementes no período de Junho a Julho de 2016 no PERD.....	18
Figura 5: Fluxograma que representa as classificações quanto ao destino das sementes removidas e não removidas.....	19
Figura 6: Desenho esquemático mostrando o ponto quadrante (unidade amostral) e a área central estratificada onde os frutos foram amostrados.....	20
Figura 7: Fluxograma que representa a porcentagem das sementes removidas e não removidas em relação ao seu destino final (predadas, intactas, perdidas, enterradas e sobre a superfície do solo).....	23
Figura 8: A) Padrão de marcação encontrado nas sementes predadas durante os experimentos de remoção; B) Semente enterrada no solo com o anel de arame voltado para cima.....	24
Figura 9: Predação de sementes de cutieiras em gradiente de abundância de árvores no período de Junho a Julho de 2016 no PERD.....	25
Figura 10: Proporção de sementes removidas de cutieiras dentro das classes de distância a partir das árvores fontes no período de Junho a Julho de 2016 no PERD.....	26
Figura 11: Distância média de remoção de sementes enterradas e predadas no PERD.....	27
Figura 12: Relação entre massa e distância de remoção das sementes de cutieiras no PERD.....	28

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Visitas de mamíferos no entorno de cutieiras no período de Setembro a Outubro de 2016 no PERD.S-SIM; N-NÃO.....	29
---	----

Predação e dispersão de sementes de cutieiras (*Joannesia princeps*) por cutias (*Dasyprocta azarae*) na Mata Atlântica

Resumo

O aumento na abundância de árvores coespecíficas pode ter efeito negativo na performance das populações de plantas, aumentando as taxas de mortalidade principalmente nos estágios iniciais de desenvolvimento (sementes e plântulas). Entretanto, com o aumento da abundância de árvores e frutos, pode ocorrer maior sobrevivência de sementes e menor efetividade na dispersão, devido à saciedade dos predadores e dispersores de sementes. Neste sentido, investigamos os efeitos da abundância de árvores e frutos e da massa das sementes na remoção e no destino das sementes da cutieira (Euphorbiaceae). Nós testamos as seguintes hipóteses: 1) a predação e a dispersão de sementes de cutieiras serão afetadas pela disponibilidade de árvores e frutos e 2) o tamanho das sementes influenciará na distância de remoção. Para testar essas hipóteses, 493 sementes de cutieiras foram pesadas, amarradas em carretéis e distribuídas em quinze pontos quadrantes. Câmeras *trap* foram instaladas para identificar quais espécies de mamíferos interagem com as sementes de cutieiras e para estimar as taxas de visitas. Após 40 dias, encontramos maior proporção de sementes predadas do que dispersas ou enterradas, principalmente nas áreas com baixa abundância de árvores. Nosso modelo indicou que a porcentagem de sementes predadas diminuiu com o aumento na abundância de cutieiras adultas. Entretanto, nenhuma variável relacionada à dispersão foi influenciada pela abundância de árvores e frutos. Além disso, a distância de remoção aumenta em 0,8 m a cada acréscimo em um (1) grama na massa das sementes removidas. Cutias foram os únicos visitantes que manipularam e removeram as sementes. Entretanto, a taxa de visitas por cutias não apresentou nenhuma relação com abundância de árvores e frutos. Nossos resultados sugerem que a diminuição da predação de sementes em locais com alta abundância de árvores possa ser explicada pela saciedade do predador. Além disso, a massa das sementes foi mais importante em prever a distância que as sementes foram removidas do que a disponibilidade de árvores e frutos.

Palavras-chave: massa das sementes, abundância de árvores, interação animal-planta, saciedade do predador, roedores estocadores, dispersão, Parque Estadual do Rio Doce.

**Predation and dispersal of cutieira seeds (*Joannesia princeps*) by agoutis
(*Dasyprocta azarae*) in the Atlantic Forest**

Abstract

The increase in the abundance of conspecific trees may have a negative effect on the performance of plant populations, increasing mortality rates mainly in the early stages of development (seeds and seedlings). However, with the increase of fruit and tree abundance, there may be a higher seed survival and lower dispersal effectiveness due to satiation of predators and seed disperser. We investigated the effects of the abundance of trees and endocarps and the mass of seeds in the removal and fate of cutieira seeds (*Joannesia princeps*). We tested the following hypotheses: 1) the predation and dispersion of cutieiras seeds will be affected by the availability of trees and endocarps and 2) seed size will influence removal distance. To test these hypotheses, 493 cutie seeds were weighed, tied in spools and distributed in 15 quadrants (sampling units). We also installed camera-traps to identify which species of mammals interacted with cutieira seeds and to estimate visit rates. After 40 days, we found a higher proportion of predated seeds than those dispersed or buried, especially in areas with low tree abundance. However, abundance of trees and endocarps did not influence dispersion. In addition, the removal distances increase of 0.8 meters for each addition by one (1) gram in the mass of the removed seeds. However, abundance of trees and endocarps did not influence dispersion. Agoutis were the only visitors that manipulated and removed the seeds. However, the rate of visits by agoutis showed no relationship with abundance of trees and endocarps. Our results indicate that only seed predation is influenced by the abundance of trees, suggesting that the decrease of seed predation in sites with greater tree abundance can be explained by the satiation of seed predators. In addition, seed mass was more important in predicting the distance the seeds were removed than the availability of trees and endocarps.

Key words: seed mass, abundance, animal-plant interactions, predator satiation, dispersal, scatter-hoarding rodents, Rio Doce State Park.

1. INTRODUÇÃO

A predação de sementes é um processo demográfico que pode ocorrer durante todo o ciclo reprodutivo das plantas. Esse processo influencia a dinâmica e distribuição espacial das populações vegetais, alterando a disponibilidade de sementes e o recrutamento de plântulas, por meio da alta taxa de mortalidade nos estágios iniciais de desenvolvimento (Janzen 1970). A alta taxa de mortalidade é explicada pelo mecanismo conhecido como densidade-dependente (Janzen 1970; Connel 1971; Terborgh 2012). Esse modelo prediz que sementes e plântulas que estão localizadas na vizinhança de seus coespecíficos são mais susceptíveis de serem atacadas por inimigos naturais. Isso pode ocorrer devido à alta densidade de sementes próxima aos adultos coespecíficos e ação desproporcional de predadores, patógenos, parasitas e herbívoros nesses locais (Janzen 1970; Connell 1971) e/ou devido à intensa competição por recursos entre coespecíficos (Jansen *et al.* 2014).

Com o elevado risco de mortalidade, escapar da vizinhança imediata de uma planta parental, por meio da dispersão, pode ser uma estratégia crucial para aumentar as chances de sobrevivência das sementes (Janzen 1970; Connel 1971; Howe & Swallowood 1982; Peres *et al.* 1997). Dessa forma, organismos sésseis, como é o caso das plantas, dependem de dispersores para movimentar seus diásporos para maiores distâncias. Com a dispersão, as sementes podem ser removidas das proximidades da planta-mãe, local onde o risco de mortalidade é elevado, para locais onde a competição e predação de sementes são menos intensas (Janzen 1970).

Muitos estudos têm encontrado resultados que suportam as predições da hipótese de Janzen-Connell. De forma geral, Comita e colaboradores (2014), encontraram relação significativa e negativa entre sobrevivência de sementes e plântulas e distância de plantas coespecíficas. Além disso, observaram maior sobrevivência para indivíduos localizados em áreas com alta densidade de coespecíficos em comparação com áreas com baixa densidade de coespecíficos.

A predação e dispersão de sementes por roedores estocadores, como cutias (*Dasyprocta* spp.), ratos de espinhos (*Trinomys* spp.) e esquilos (*Sciurus* spp.) tem um papel importante para o recrutamento de muitas espécies de árvores com sementes grandes, alterando a disponibilidade e sobrevivência das sementes e o estabelecimento das plântulas (Peres *et al.* 1997; Peres & Baidier 1997; Donatti *et al.*

2009). Esses animais manipulam a disponibilidade do recurso no tempo e espaço, escondendo uma ou mais sementes na superfície do solo (Smythe 1978; Vander Wall 1990). Este comportamento diminui a chance dos competidores acharem os frutos e ainda permite que os frutos fiquem armazenados para posterior consumo (Vander Wall 1990).

Espécies de plantas podem oscilar na oferta de frutos e sementes no tempo e no espaço modificando a resposta comportamental de predadores e dispersores de sementes (Beck & Terborgh 2002; Vander Wall 2002; Jansen *et al.* 2004, Jansen *et al.* 2014). Assim, em locais com alta abundância de árvores, sementes e frutos pode ocorrer maior sobrevivência das sementes, devido à saciedade dos predadores. Além disso, a dispersão pode ser facilitada nesses locais, aumentando as chances das sementes escaparem da predação pós-dispersão (Silvertown 1980; Xiao *et al.* 2005; Vieira *et al.* 2011; Visser *et al.* 2011).

De acordo com a hipótese de saciedade do predador (*predator satiation*), as plantas podem apresentar a estratégia de produzir mais frutos que os predadores de sementes conseguem consumir, resultando em menor proporção de sementes predadas e removidas (Silvertown 1980). Já a hipótese de dispersão animal (*animal dispersal*) sugere que as áreas que apresentam maior abundância de alimento vão atrair também mais dispersores generalistas, beneficiando as plantas com uma dispersão mais eficiente (Kelly 1994; Vander Wall 2002). Dessa forma, essa hipótese prevê rápida colheita das sementes e grandes distâncias de dispersão com o aumento da produção de sementes, implicando também em reduzida estocagem de sementes, alta sobrevivência de sementes e aumento no estabelecimento de plântulas (Jansen *et al.* 2003).

Embora a hipótese de saciedade do predador ter sido amplamente testada e aceita para explicar os efeitos da abundância de árvores e sementes na predação por roedores estocadores (Janzen 1971; Silvertown 1980; Visser *et al.* 2011; Xiao *et al.* 2013), a hipótese de dispersão animal tem recebido menos atenção, apresentando evidências que tanto suportam ou contradizem as suas previsões (Vander Wall 2002; Xiao *et al.* 2013; Zwolak *et al.* 2016). De fato, alguns estudos empíricos têm encontrado baixas proporções e taxas de remoção de sementes com o aumento da abundância de sementes e densidade de árvores (Jansen *et al.* 2004; Jansen *et al.* 2014). Além disso, com o aumento da abundância de sementes e densidade de árvores, a distância de dispersão e a taxa de visitação podem ser

reduzidas (Beck & Terborgh 2002; Jansen *et al.* 2004; Xiao *et al.* 2005; Moore *et al.* 2007; Jansen *et al.* 2014; Zwolak *et al.* 2016). Isto indica que as espécies de árvores que ocorrem em altas densidades em relação aos seus coespecíficos e que produzem alta abundância de sementes, podem apresentar menor efetividade na dispersão, devido à competição intraespecífica por dispersores (saciedade do dispersor). Sendo assim, a dispersão é negativamente dependente da densidade (Jansen *et al.* 2014).

A teoria de espaçamento de esconderijo ótimo (*Optimal cache spacing theory*) prevê que o risco de roubo de sementes estocadas, bem como o espaçamento entre elas tendem a aumentar com o valor relativo do alimento (Stapanian & Smith 1984). Escolher frutos grandes para serem removidos e dispersos pode ser energeticamente mais vantajoso para o animal, devido ao maior conteúdo energético encontrado nesses frutos (Dubost & Henry 2006). Dessa forma, frutos com maior massa e portanto com alto valor nutritivo precisam ser removidos e estocados, em condições que dificultam o seu encontro com competidores, ou seja, a maiores distâncias (Moore *et al.* 2007). Além do valor nutricional, o valor dos alimentos também pode ser determinado pela sua disponibilidade (valor econômico ou valor de troca) (Jansen *et al.* 2004). Dessa forma, em áreas que apresentam alta disponibilidade de sementes (valor econômico baixo) pode ser mais vantajoso diminuir o custo energético gasto em armazenar sementes a longas distâncias, já que as taxas de roubo são menos significativas com a redução do valor intrínseco do alimento (Stapanian & Smith 1984; Moore *et al.* 2007).

Diante disso, utilizamos experimentos de remoção de sementes para investigar os efeitos da abundância de árvores e frutos e da massa das sementes na predação e dispersão de sementes de *Joannesia princeps* (*Euphorbiaceae*) em um fragmento de Mata Atlântica. Com base nos modelos propostos pelas hipóteses de saciedade do predador e saciedade do dispersor, bem como pela teoria de armazenamento de esconderijo ótimo, testamos as seguintes hipóteses: 1) a predação e dispersão de sementes de cutieiras serão afetadas pela disponibilidade de árvores e frutos e 2) o tamanho das sementes influenciará na distância de remoção. Dessa forma, esperamos encontrar: a) menor proporção de sementes predadas, dispersas e enterradas, baixas distâncias de remoção de sementes dispersas e enterradas e reduzida taxa de visitação pelos dispersores em áreas com

alta abundância de árvores e frutos; b) maior distância de remoção nas sementes de maior massa.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Local de estudo

Esse estudo foi conduzido no Parque Estadual do Rio Doce (PERD), localizado no sudeste do Brasil e leste do estado de Minas Gerais. Essa unidade de conservação estadual tem a maior área remanescente de floresta Atlântica no estado de Minas Gerais, com aproximadamente 36.000 hectares (ha). Está localizada no trecho médio da bacia do Rio Doce, abrangendo parte dos municípios de Timóteo, Marliéria e Dionísio. Sua vegetação faz parte da Floresta Estacional Semidecidual Submontana que passou por um processo de regeneração natural após o último incêndio na década de 60 (Veloso *et al.* 1991; Stallings *et al.* 1991). Atualmente apresenta florestas secundárias intercaladas com trechos de florestas primárias (Stallings *et al.* 1991). O relevo é formado predominantemente por contornos suaves, na forma de colinas, planícies e vales planos sedimentares, com altitude variando de 230 a 515 metros (CETEC 1981). Segundo a classificação de Köppen o clima da região é do tipo Aw, tropical úmido mesotérmico de savana, com invernos secos e verões chuvosos, sendo a temperatura média do mês mais frio superior a 18 °C e a precipitação do mês mais seco inferior a 60 mm. A estação chuvosa ocorre de outubro a março e a seca de maio a setembro (Gilhuis 1986).

2.2. Espécie de estudo

Para algumas espécies de árvores tropicais ainda não são conhecidos os padrões de predação e dispersão de sementes bem como os fatores que podem influenciar essas interações em uma escala populacional. Este é o caso da espécie de planta *Joannesia princeps* Vellozo (Euphorbiaceae), popularmente conhecida como cutieira, espécie que tem grande importância econômica e biológica (Carvalho 2005), mas que apresenta escassez de informações sobre sua ecologia, principalmente relacionadas à predação e dispersão de suas sementes. Assim, escolhemos como modelo de estudo a cutieira, pois seus frutos são um recurso importante para a fauna de predadores e dispersores de sementes, principalmente para os roedores silvestres, destacando-se a cutia (*Dasyprocta* spp.) (Carvalho

2005). A cutieira possui ampla distribuição geográfica, ocorrendo nos estados de Minas Gerais, Espírito Santo, São Paulo, Rio de Janeiro, Bahia e Sergipe (Cordeiro *et al.* 2016). É considerada pioneira ou secundária inicial na sucessão, sendo comum em florestas secundárias e tem alta densidade em trechos do Parque Estadual do Rio Doce (Lopes *et al.* 2002). Os indivíduos adultos apresentam altura entre 15 e 20 metros e diâmetro entre 40 e 60 centímetros (Lorenzi 1998). A floração ocorre entre os meses de junho e dezembro e os frutos amadurecem entre março e julho em Minas Gerais, podendo apresentar dispersão autocórica, barocórica e zoocórica (Lorenzi 1998; Carvalho 2005). O fruto é dividido em exocarpo aberto em quatro válvulas lenhosas e endocarpo indeiscente que contém de duas a três sementes no seu interior (Figura 1). Suas sementes não apresentam dormência e apresentam-se viáveis sobre armazenamento por até seis meses em laboratório (Reis *et al.*1980).

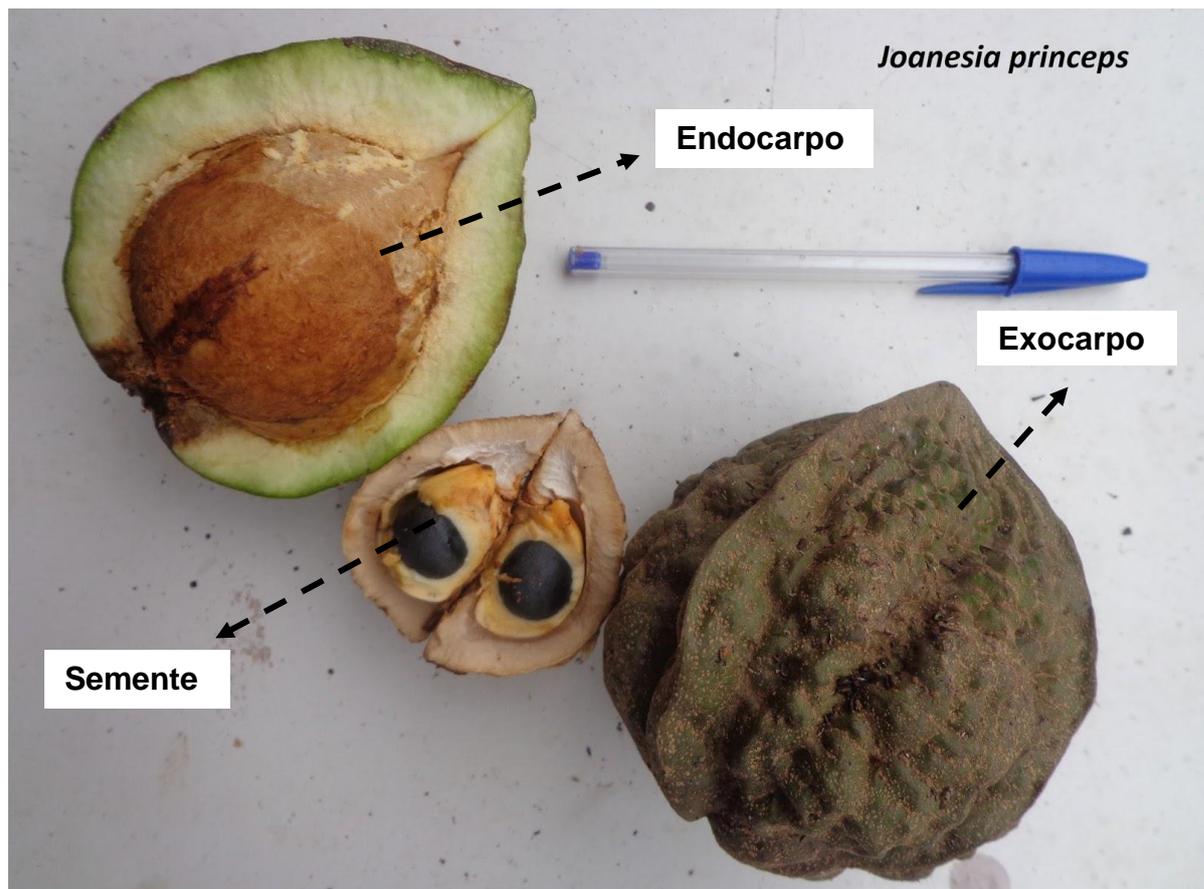


Figura 1: Corte transversal em um fruto de cutieira mostrando o exocarpo, o endocarpo e as sementes no seu interior.

2.3. Desenho amostral e abundância de árvores

Foram definidos 15 pontos quadrantes como unidades amostrais em quatro regiões do Parque, entre Janeiro e Junho de 2016 (Figura 2).

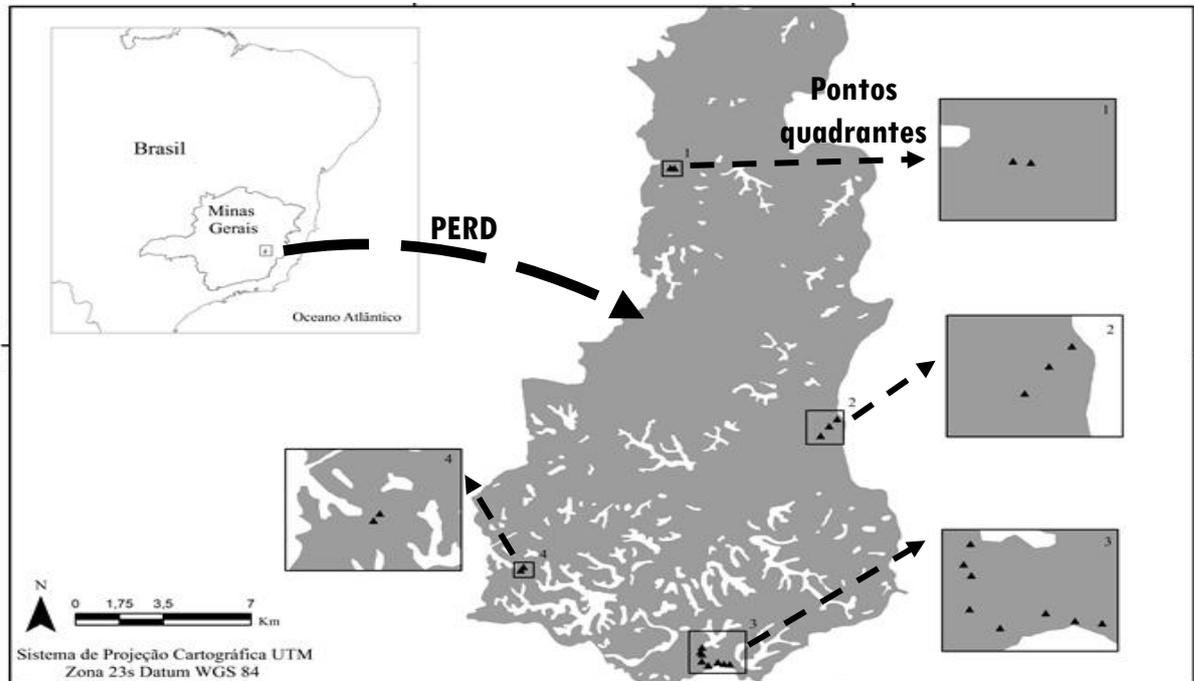


Figura 2: Localização dos 15 pontos quadrantes (unidades amostrais) nas trilhas Juquita (1), Campolina (2), Mombaça (3) e Vinhático (4). Os marcadores indicam os pontos georreferenciados das cutieiras centrais de cada ponto quadrante estabelecido entre Janeiro e Junho de 2016 no PERD.

Os pontos quadrantes foram estabelecidos da seguinte forma: tinham no mínimo 200 metros de distância entre si, estavam localizados até no máximo 50 metros da borda da trilha a partir de uma árvore de cutieira central, estavam localizados em solo plano e tinham pelo menos duas árvores de cutieiras adultas com diâmetro à altura do peito (DAP) maior que 40 cm (Lorenzi 1998). Uma árvore de cutieira adulta foi escolhida como árvore central do ponto quadrante e raios de 25 metros foram estabelecidos nas quatro direções cardeais da planta, formando quatro quadrantes de 25m x 25m cada, totalizando uma área de 2.500 m² (Figura 3). De acordo com Hirisch e colaboradores (2012a) raios de 25 metros representam uma escala espacial biologicamente realística em que cutias podem responder a abundância de alimento. Foram mapeadas todas as cutieiras adultas (DAP > 40 cm)

em cada ponto quadrante. Os quinze pontos quadrantes apresentaram variação de dois a 15 indivíduos adultos de cutieiras.

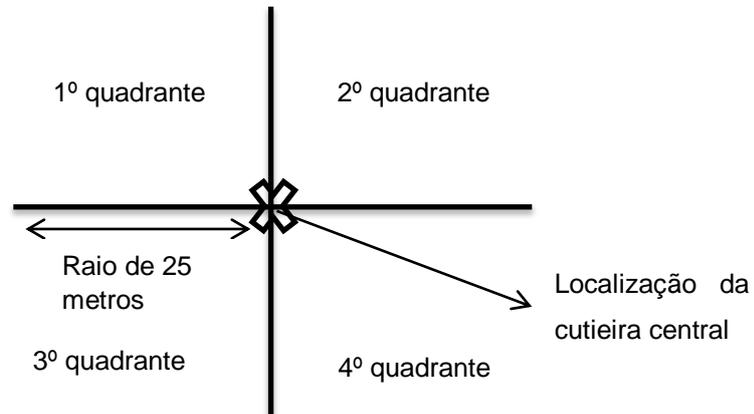


Figura 3: Desenho esquemático mostrando o ponto quadrante (unidade amostral) e os quatro raios de 25 metros a partir da árvore central.

2.4. Experimentos de remoção e destino das sementes

As sementes foram obtidas de frutos coletados diretamente de indivíduos adultos e de frutos viáveis encontrados no solo. Os frutos foram despulpados e posteriormente foram secos no sol (temperatura ambiente) ou em estufa a 50°C por 48 horas. As sementes foram perfuradas, com auxílio de uma furadeira, numeradas para reconhecimento individual e tiveram suas medidas de massa aferidas. Posteriormente, cada semente perfurada foi transpassada por um anel de arame fino (~5g) e amarrada em linha branca revestida de náilon (Linhasita, nº 40). A linha foi enrolada, com o auxílio da rotação de uma furadeira, em tubos de cano PVC (~4cm de comprimento e 1,27 cm de diâmetro) que posteriormente foram colocados dentro de potes pequenos de filme fotográfico. Esses potes foram colocados ao redor do tronco da árvore formando um cinturão a aproximadamente 65 cm de altura do solo (Figura 3). A linha teve comprimento de 50 metros, valor definido com base na distância de dispersão realizada por cutias (Peres *et al.* 1997; Peres & Baider 1997; Forget 1990; Haugaasen *et al.* 2010; Pires & Galetti 2012). Os experimentos foram instalados em Junho e Julho de 2016, período de baixa disponibilidade de frutos (final da frutificação das cutieiras) e na estação seca.

Cada ponto quadrante continha entre 32 e 34 sementes amarradas em carretéis e distribuídas em três árvores de cutieira, totalizando 45 árvores e 493 sementes. As sementes destinadas a cada ponto quadrante foram escolhidas aleatoriamente por meio de um sorteio e foram posicionadas a uma distância de um (1) metro do tronco da árvore (posição inicial da semente) (Figura 4). Sempre que possível, foram escolhidas as árvores mais centrais dos pontos quadrantes (árvores fontes), com uma distância mínima de cinco metros entre elas. Dessa forma, minimizou-se o efeito das árvores de fora da parcela nos resultados. Para evitar problemas de nomenclatura, o termo semente refere-se aqui ao conjunto formado pelo endocarpo e a semente propriamente dita.



Figura 4: Cutieira adulta com as sementes amarradas em carretéis para o experimento de remoção de sementes no período de Junho a Julho de 2016 no PERD.

Após 40 dias, as sementes dos carretéis foram avaliadas quanto à remoção. Devido à ausência de informações relacionadas à curva recrutamento de plântulas para a espécie estudada, consideramos como sementes removidas aquelas encontradas a uma distância acima de 0,5 metros em relação à posição inicial, ou

seja a 1,5 metros da árvore-fonte, sendo as demais sementes classificadas em não removidas. A distância mínima considerada foi baseada em trabalhos que utilizaram essa metodologia e que investigaram a remoção de sementes por roedores estocadores (Donatti *et al.* 2009). As sementes não removidas foram classificadas em predadas e intactas. Já as sementes removidas foram classificadas em predadas, intactas e perdidas (retiradas das análises, pois o animal ao remover a semente cortou a linha, impossibilitando obter informações sobre distância e destino das sementes). As sementes removidas e intactas, por sua vez, poderiam estar sobre a superfície do solo ou enterradas (Figura 5). A predação foi considerada quando houve a destruição total das sementes removidas. Consideramos como dispersão aquelas sementes que foram removidas e que estavam enterradas ou sobre a superfície do solo. Esses critérios e classificações foram baseados em trabalhos já realizados com a metodologia utilizada e que investigaram a remoção de sementes por roedores estocadores (Donatti *et al.* 2009; Pires & Galetti 2012).

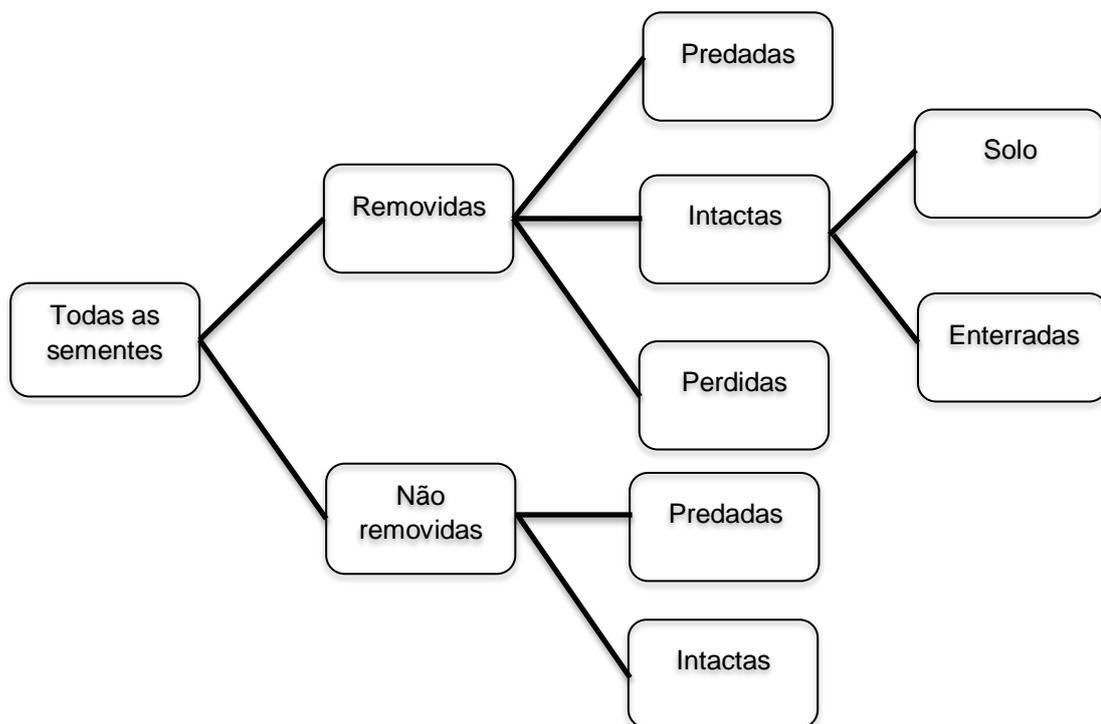


Figura 5: Fluxograma que representa as classificações quanto ao destino das sementes removidas e não removidas.

As marcações deixadas nas sementes foram utilizadas para auxiliar na identificação das espécies de mamíferos que interagem com as sementes de

cutieiras. A distância de remoção foi medida em linha reta, da posição inicial até onde a semente removida se encontrava, com auxílio de fita métrica de 50 metros. Em um dos pontos quadrantes, as linhas contidas nos carretéis foram cortadas pela interferência humana, sendo assim, desconsideramos esta unidade amostral nas análises.

Logo após os experimentos de remoção e destino das sementes, os frutos presentes no solo foram coletados em 64 plots de 1m² na área central do ponto quadrante de forma aleatória e estratificada (Figura 6). A coleta de frutos foi utilizada para investigar se os pontos quadrantes com alta abundância de árvores também apresentam alta abundância de frutos disponíveis no solo. Os frutos foram coletados sobre o solo e também a aproximadamente 2-3 cm de profundidade do solo com o auxílio de um ancinho.. Os quinze pontos quadrantes apresentaram variação de dois a 270 frutos de cutieiras.

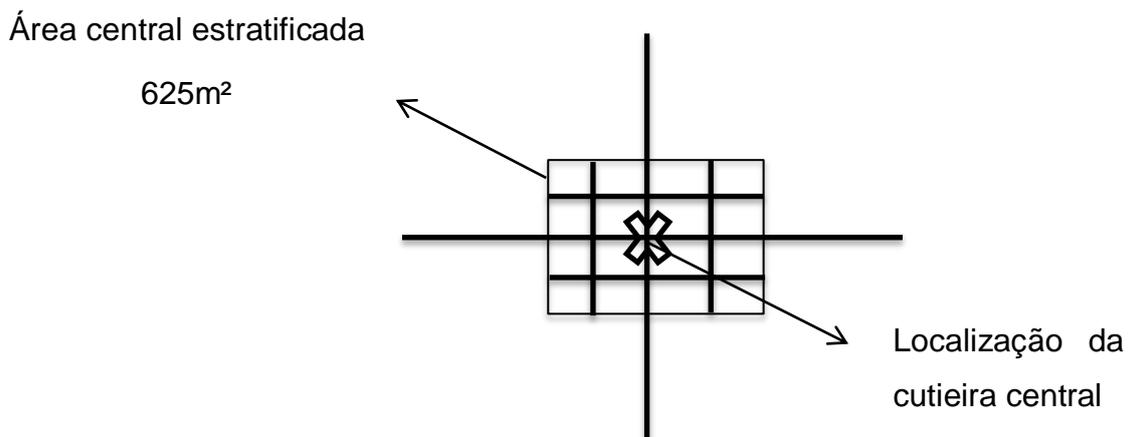


Figura 6: Desenho esquemático mostrando o ponto quadrante (unidade amostral) e a área central estratificada onde os frutos foram amostrados.

2.5. Visitas de mamíferos no entorno de cutieiras

A taxa de visitas de mamíferos foi estimada por meio de câmeras *trap* (modelo Bushnell®) dispostas em frente às árvores centrais dos pontos quadrantes, definidas no experimento de remoção de sementes (15 árvores no total). Cada árvore central recebeu igualmente 20 frutos depositados no solo, totalizando 300 frutos. As câmeras foram colocadas a aproximadamente 40 centímetros do solo e foram deixadas funcionando durante 31 dias, entre os meses de Setembro e Outubro de 2016, totalizando 756 horas de esforço amostral. As câmeras foram

programadas para filmar 24 horas por dia e os vídeos iniciavam a partir do momento que algum estímulo (luz, vento, animal) disparasse o sensor infravermelho da câmera. O intervalo de tempo entre vídeos foi de um minuto e a duração dos vídeos foi de trinta segundos. A partir dos registros obtidos, os mamíferos foram identificados, quando possível, até espécie. A taxa de visitação foi calculada dividindo o número de visitas pelo tempo (em dias) que as câmeras foram deixadas funcionando. Cada visita deveria ter duração mínima de 2 minutos. Esse intervalo de tempo entre as visitas foi definido com base em Jansen e colaboradores (2014) e adaptado em relação ao tempo máximo gasto na remoção de sementes pelo principal frugívoro.

2.6. Análises dos dados

Para testar nossas predições usamos modelos lineares generalizados (GLMs). Considerando o ponto quadrante como unidade amostral ($n = 14$), testamos se a proporção de sementes: i) dispersas, ii) predadas e iii) enterradas; distância média de remoção das sementes: iv) dispersas e v) enterradas, e vi) taxa de visitação de cutias (variáveis respostas) estão relacionadas com abundância de árvores (x_1) e abundância de frutos (x_2) (variáveis preditoras). A proporção de sementes predadas, dispersas e enterradas foi calculada a partir do número total de sementes deixadas nos carretéis em cada ponto quadrante. A partir das distâncias de remoção individuais, foram calculadas as distâncias médias de remoção das sementes dispersas e enterradas para cada quadrante. Para obter um valor médio de distância de remoção para cada unidade amostral, consideramos apenas aqueles pontos quadrantes que tiveram três ou mais sementes removidas.

Para construir os GLMs, utilizamos distribuição de erros Binomial e Gaussiana para variáveis respostas que continham dados proporcionais (proporção de sementes predadas, dispersas e enterradas) e contínuos (taxa de visitação e distância de remoção), respectivamente. Assim, para testar as previsões da hipótese 1, foram construídos modelos completos para cada variável resposta ($y_n = \mu + x_1 + x_2 + x_1:x_2 + \varepsilon$) e quando necessário, foi realizada a simplificação desses modelos (remoção de parâmetros não significativos para obtenção dos modelos mínimos adequados). Para todos os modelos foi checada sua adequabilidade a distribuição de erro assumida (por meio da comparação do parâmetro de dispersão observado com o esperado e análise de resíduos), ajustando-os quando necessário. Um dos

modelos não foi bem ajustado pelos procedimentos realizados acima, o que aumenta a chance de incertezas e probabilidade de cometer erros de inferência (erro tipo I e tipo II). Assim, modelos isolados ($y_n = \mu + x_1 + \varepsilon$) foram construídos, checados quanto à sobredispersão e ajustados quando necessário.

Testamos também na hipótese 2, se a distância média de remoção por ponto quadrante (variável resposta) está relacionada com a massa média das sementes (variável preditora). Para isso, construímos um GLM com distribuição de erros Gaussiana e verificamos a adequabilidade do modelo à distribuição de erros assumida.

Usamos teste de qui-quadrado para testar modelos com distribuição Binomial e teste-F para modelos com distribuição Gaussiana e Quasibinomial (McCullagh & Nelder 1989).

Foi utilizado teste-t para comparar a massa média entre sementes predadas e dispersas e entre sementes predadas e enterradas. Ainda foi utilizado teste-t para investigar possíveis diferenças na distância média de remoção entre sementes predadas e dispersas e entre sementes predadas e enterradas. As análises foram feitas no software Statistica, versão 7.0 e no software R, versão 3.1.1 (R Development Core Team 2016).

3. RESULTADOS

3.1. Remoção e destino das sementes

Das 493 sementes utilizadas no experimento, apenas 154 sementes foram removidas (33,4%). Apenas uma semente não removida estava predada e as restantes estavam intactas. Entre as sementes removidas, localizamos o destino final de 130 sementes (84,41%), sendo as demais sementes perdidas ($n = 24$; 15,59%). A maioria das sementes removidas foi predada ($n = 88$; 57,14%) e as demais sementes removidas e recuperadas foram encontradas intactas na superfície do solo ($n = 14$; 9,09%) ou enterradas ($n = 28$; 18,18%). Considerando as sementes no solo e enterradas como sementes dispersas, a cada duas sementes predadas uma semente foi dispersa (Figura 7).

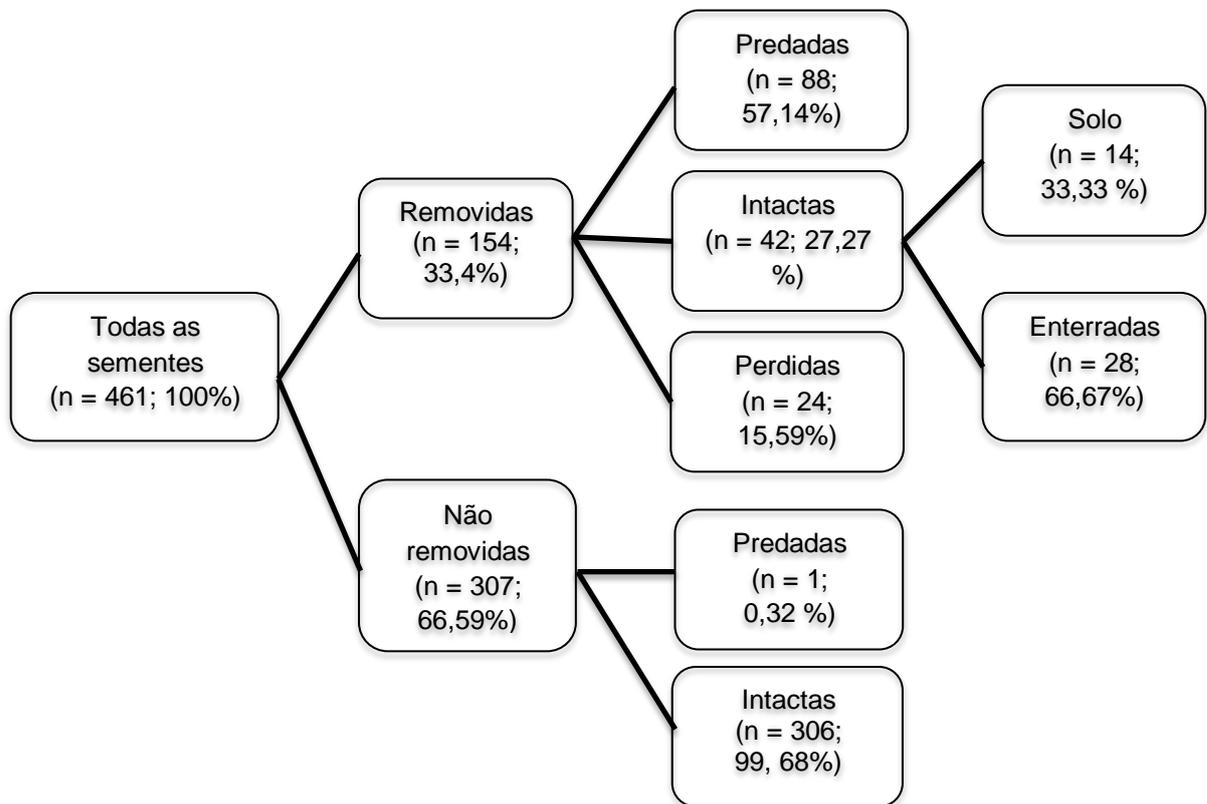


Figura 7: Fluxograma que representa a porcentagem das sementes removidas e não removidas em relação ao seu destino final (predadas, intactas, perdidas, enterradas e sobre a superfície do solo).

Não foi encontrada diferença significativa entre as massas médias das sementes predadas e dispersas ($t = -0,35$; $gl = 11$; $P = 0,72$) e entre sementes predadas e enterradas ($t = -1,54$; $gl = 8$; $P = 0,16$).

Apenas um padrão de marcação foi observado nas sementes predadas durante os experimentos de remoção e destino das sementes. Todas as sementes predadas estavam roídas e apresentavam marcas de dentes em uma mesma direção, formando assim um padrão côncavo (Figura 8 A). Além disso, todas as sementes enterradas foram encontradas intactas com o anel de arame voltado para fora da superfície do solo (Figura 8B).

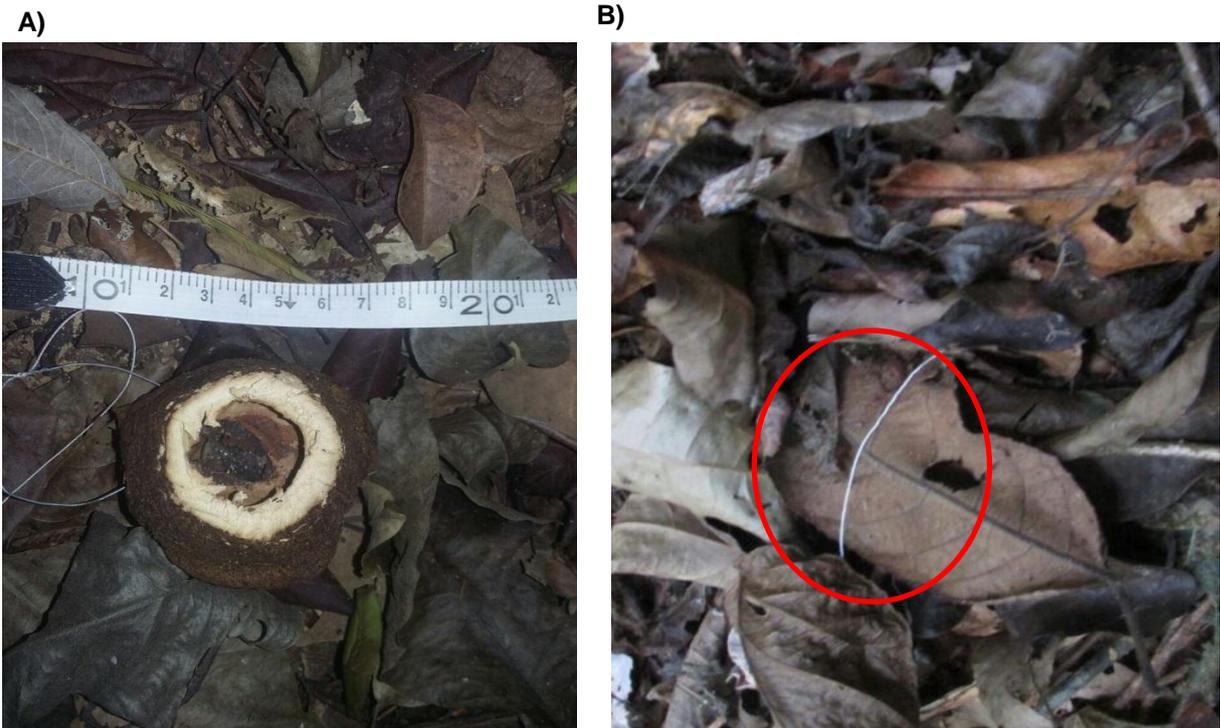


Figura 8: **A)** Padrão de marcação encontrado nas sementes predadas durante os experimentos de remoção; **B)** Semente enterrada no solo com o anel de arame voltado para cima.

A predação de sementes foi significativamente diferente entre os 14 pontos quadrantes e negativamente afetada pela abundância de árvores ($F_{1; 12} = 5,07$; $P = 0,04$), conforme uma das previsões da hipótese 1. Nosso modelo mostrou que a predação variou de 0% nas áreas com alta abundância de árvores a 76% nas áreas com baixa abundância de árvores com média de 9,88 (erro padrão (EP) = 3,05; $n = 9$) sementes predadas (Figura 9). Em contraste, a abundância de frutos não influenciou a predação de sementes ($F_{1; 12} = 3,00$; $P = 0,66$).

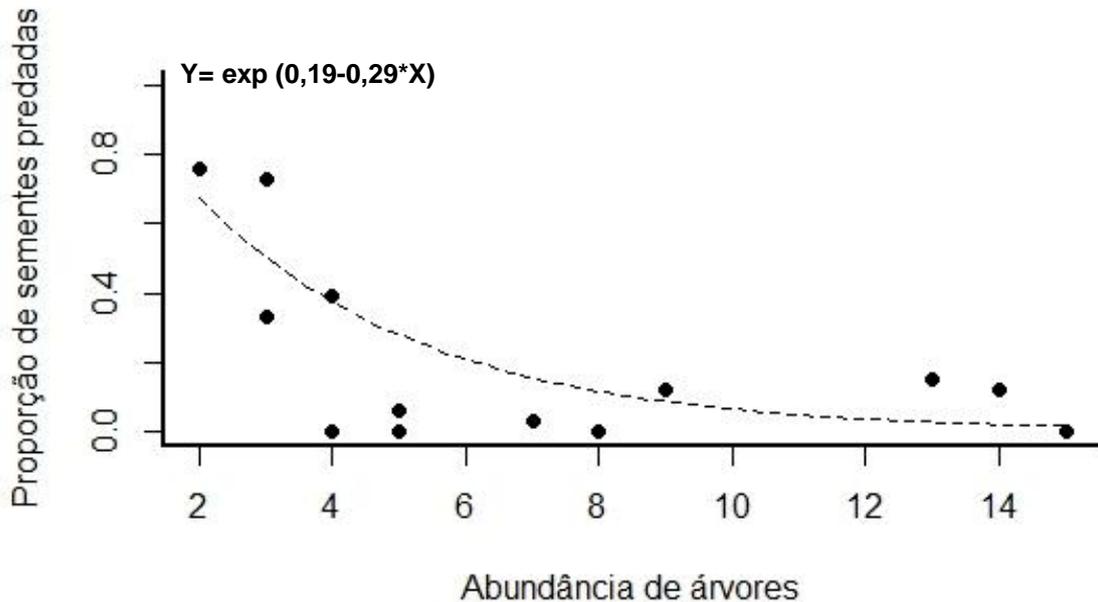


Figura 9: Predação de sementes de cutieiras em gradiente de abundância de árvores no período de Junho a Julho de 2016 no PERD (n = 14).

A dispersão variou de 0% a 24% entre os pontos quadrantes com média de 3,12 (EP = 0,93; n = 8) sementes dispersas. Nossos resultados indicaram que a proporção de sementes dispersas não é influenciada pela abundância de árvores ($F_{1; 12} = 0,00$; $P = 0,99$) e frutos ($F_{1; 11} = 2,61$; $P = 0,13$). A proporção de sementes enterradas variou de 0% a 24,4% entre os pontos quadrantes com média de 3,5 (EP = 0,77; n = 8) sementes enterradas, mas, a abundância de árvores e frutos não influenciou na proporção de sementes enterradas (respectivamente, $F_{1; 12} = 0,01$; $P = 0,89$; $F_{1; 11} = 2, 20$; $P = 0,16$).

3.2. Distância de remoção

A distância de remoção das sementes em relação às árvores fontes variou de 0,54 m a 47,26 m, com distância média de 7,76 m (desvio padrão (DP) = 8,89; n = 130). A maioria das observações (n = 122; 93, 85%) de distância de remoção estava entre as classes de 0,5 m a 25 m (Figura 10).

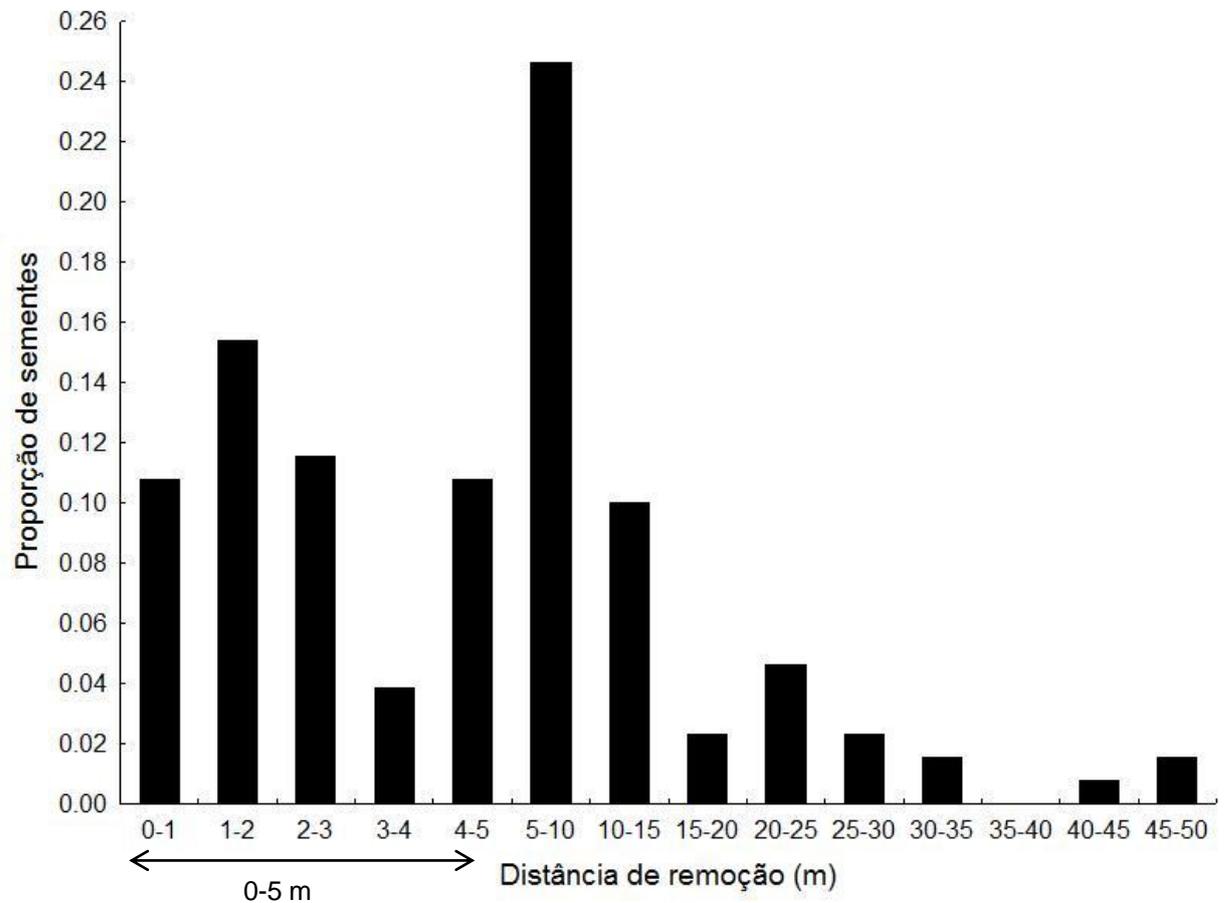


Figura 10: Proporção de sementes removidas de cutieiras dentro das classes de distância a partir das árvores fontes no período de Junho a Julho de 2016 no PERD.

Houve diferença significativa na distância de remoção entre sementes enterradas e predadas ($t = -2,23$; $gl = 10$; $P = 0,04$). Sementes predadas foram levadas a distâncias maiores do que as sementes enterradas (Figura 11). Além disso, foi observada diferença significativa na distância de remoção entre sementes predadas e dispersas ($t = 2,97$; $gl = 10$; $P = 0,01$). Sementes predadas também foram removidas a distâncias maiores do que as sementes dispersas.

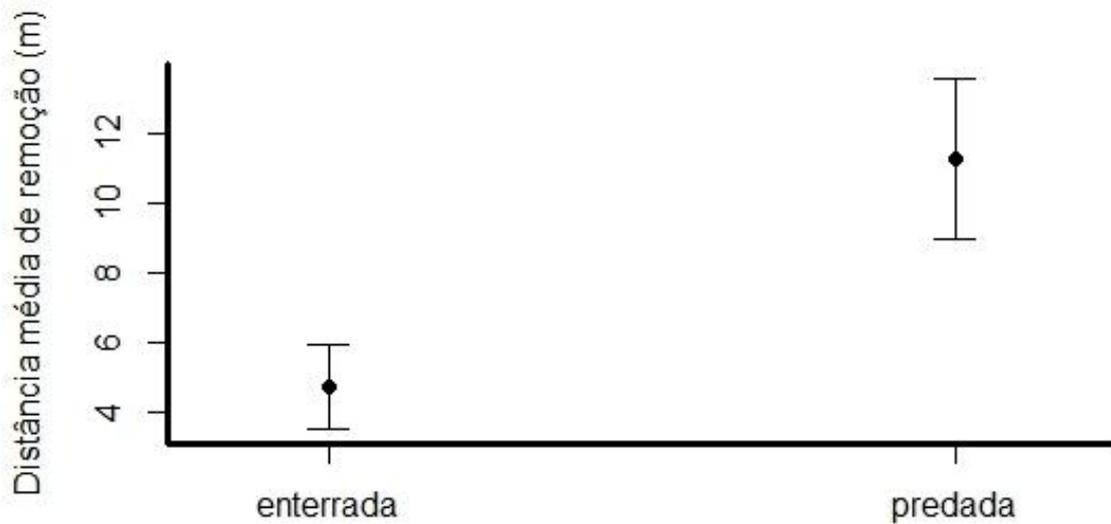


Figura 11: Distância média de remoção de sementes enterradas e predadas no PERD.

A distância de remoção foi afetada positivamente pela massa das sementes ($F_{1;7} = 10,47$; $P = 0,01$), conforme a previsão da hipótese 2. Nosso modelo mostrou que a distância média de remoção variou de 2,35 metros em áreas que apresentaram sementes com menor massa a 12,23 metros em áreas que apresentaram sementes com maior massa (média \pm EP = $7,23 \pm 1,24$ m; $n = 9$). A distância de remoção aumenta em média 0,8 m com cada acréscimo em um (1) grama na massa média das sementes removidas (Figura 12). Entretanto, não foi observada nenhuma relação entre massa e distância de remoção quando analisamos separadamente as sementes predadas e dispersas (respectivamente, $F_{1;5} = 2,36$; $P = 0,18$; $F_{1;4} = 0,07$; $P = 0,79$).

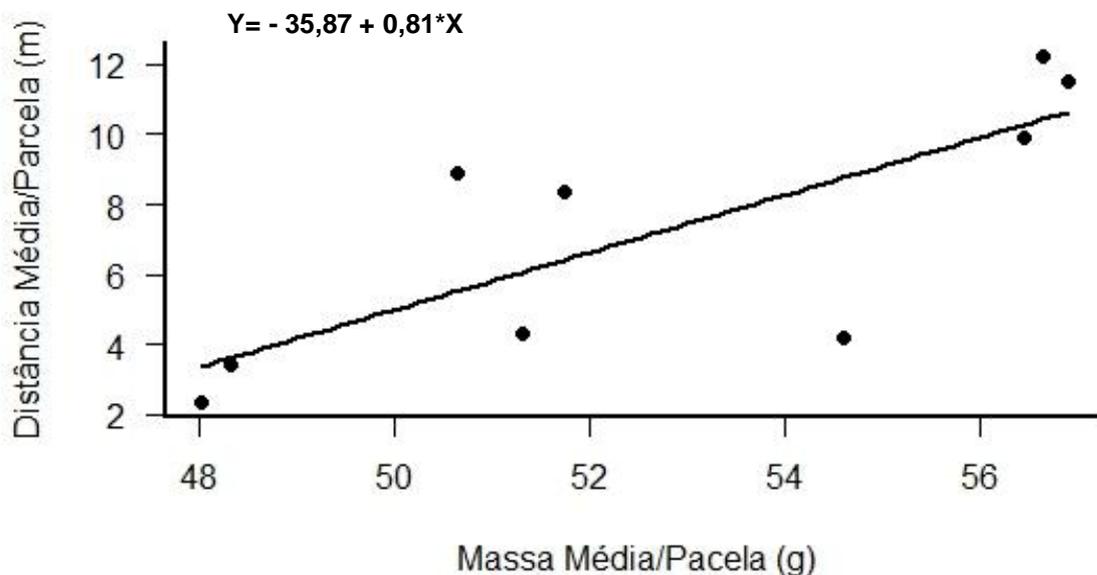


Figura 12: Relação entre massa e distância de remoção das sementes de cutieiras no PERD (n = 9).

A distância média de remoção das sementes enterradas variou de 1,95 m a 8,66 m (média \pm EP = $4,72 \pm 1,21$ m; n = 5) entre os pontos quadrantes, entretanto, não foi relacionada com a abundância de árvores ($F_{1;3} = 2,53$; $P = 0,60$) e frutos ($F_{1;2} = 13,36$; $P = 0,29$). Já as sementes dispersas apresentaram distância média de remoção que variou de 1,95 m a 6,22 m (média \pm EP = $4,02 \pm 0,77$ m; n = 6) entre os pontos quadrantes, entretanto, a distância média de remoção das sementes dispersas também não foi afetada pela abundância de árvores ($F_{1;3} = 0,16$; $P = 0,86$) e frutos ($F_{1;3} = 2,45$; $P = 0,54$).

3.3 Visitas de mamíferos no entorno de cutieiras

As câmeras *trap* registraram um total de 334 visitas de mamíferos, com média de 10,77 (DP = 8,38) visitas por dia. Apenas cutias foram vistas removendo e predando as sementes em 12 das 15 árvores (Tabela 1).

Tabela 1: Visitas de mamíferos no entorno de cutieiras no período de Setembro a Outubro de 2016 no PERD. S-SIM; N-NÃO.

Espécies	Nº de pontos quadrantes	Nº de visitas		Frutos manipulados
		total	total/dia	
<i>Cutia (Dasyprocta azarae)</i>	12	202	6,52	S
<i>Tapeti (Sylvilagus brasiliensis)</i>	5	41	1,32	N
<i>Gambá de orelha preta (Didelphis aurita)</i>	7	32	1,03	N
<i>Esquilo (Guerlinguetus ingrami)</i>	5	16	0,52	N
<i>Cuíca de quatro olhos (Metachirus nudicaudatus)</i>	3	10	0,32	N
<i>Anta (Tapirus terrestris)</i>	6	4	0,13	N
<i>Quati (Nasua nasua)</i>	3	4	0,13	N
<i>Cateto (Pecari tajacu)</i>	4	1	0,03	N
<i>Paca (Cuniculus paca)</i>	1	1	0,03	N
<i>Sauá (Callicebus nigrifrons)</i>	1	1	0,03	N
Pequenos roedores não identificados	3	3	0,1	N
<i>Tatu canastra (Priodontes maximus)</i>	2	9	0,29	N
<i>Onça parda (Puma concolor)</i>	1	2	0,06	N
<i>Jaguaririca (Leopardus pardalis)</i>	1	1	0,03	N
<i>Gato mourisco (Puma yagouaroundi)</i>	1	1	0,03	N
<i>Tatu galinha (Dasypus novemcinctus)</i>	6	5	0,16	N
<i>Irara (Eira barbara)</i>	1	1	0,03	N
Total		334	10,77	

Durante os 31 dias de exposição das câmeras, o número de visitas de cutias por dia variou de 0 a 15 entre os pontos quadrantes, apresentando-se mais frequente até o 13º dia após a exposição das câmeras. A taxa de visitas de cutias variou de 0 a 1,22 entre os pontos quadrantes, entretanto, não foi influenciada pela abundância de árvores e frutos (respectivamente, $F_{1; 13} = 0,00$; $P = 0,98$; $F_{1; 12} = 0,82$; $P = 0,38$).

A partir da marcação deixada nas sementes predadas, da forma como as sementes foram enterradas e dos registros fotográficos obtidos, inferimos que as cutias foram os únicos vertebrados responsáveis pela remoção, predação e dispersão das sementes de cutieiras no Parque Estadual do Rio Doce durante o período de estudo.

4. DISCUSSÃO

4.1. Remoção e destino das sementes

Em animais estocadores a estocagem de alimentos pode ser frequentemente maior que o consumo (Smythe 1978). Entretanto, neste estudo, as sementes de cutieiras foram preferencialmente predadas do que dispersas ou estocadas. Nesse sentido, é importante considerar como a disponibilidade de alimentos no período de estudo pode influenciar os comportamentos de predação, dispersão e estocagem das sementes. Nosso estudo foi realizado no final do período de frutificação das cutieiras, época em que já encontramos uma menor disponibilidade de frutos no solo. Em períodos de menor disponibilidade de alimento, espera-se que o consumo de sementes por cutias seja maior do que a estocagem (Smythe 1978). Além disso, à medida que o final da época de frutificação se aproxima, as sementes são menos susceptíveis de serem enterradas, pois grande parte das sementes que foram enterradas em épocas de alta disponibilidade de frutos é recuperada em períodos de escassez (Jansen *et al.* 2002). É importante também considerar que o destino final das sementes foi observado após 40 dias de exposição das sementes. Donatti e colaboradores (2009), utilizando o método de linha e carretel, deixaram as sementes de brejaúvas expostas por cinco dias em campo e encontraram mais sementes dispersas do que predadas. Portanto, neste estudo, as sementes de cutieiras podem ter sido previamente enterradas e depois predadas durante a recuperação dos estoques de sementes.

O aumento da densidade local de coespecíficos pode ter um efeito negativo na performance das populações de plantas (Visser *et al.* 2011; Jansen *et al.* 2014). Em relação à mortalidade das sementes, a predação de sementes por inimigos naturais aumenta desproporcionalmente com o aumento da densidade de coespecíficos (Janzen 1970; Terborgh 2012). Entretanto, nossos resultados mostraram que a predação diminuiu significativamente com o aumento da densidade de coespecíficos, de acordo com nossas previsões e diferente do mecanismo postulado por Janzen (1970) e Connell (1971) e por outros estudos que investigaram a sobrevivência das sementes em escala populacional (Takeuchi *et al.* 2010). Schupp (1992), em conformidade com nossos resultados, encontrou efeito positivo da densidade de coespecíficos na sobrevivência das sementes de *Famea occidentalis* na ilha de Barro Colorado no Panamá. Nós sugerimos que a diminuição

da predação de sementes em locais com maior abundância de coespecíficos possa ser explicada pela saciedade do predador. Visser e colaboradores (2011) também explicam a diminuição no ataque de sementes de *Attalea butyracea* por cutias com o aumento da densidade de coespecíficos, devido à saciedade do predador. Para interpretação desses diferentes resultados, além de considerar as diferenças entre biomas é preciso considerar a escala na qual o estudo foi realizado, o potencial de diferentes inimigos naturais em suprimir o recurso dentro dessa escala e o papel das sementes da espécie estudada na dieta do seu principal predador e dispersor. Consideramos neste estudo o efeito da predação de sementes por vertebrados (cutias) em uma escala populacional. Assim, os resultados certamente vão ser diferentes dos encontrados por Janzen (1970) e Connell (1971) e demais pesquisadores, que consideraram o efeito dos inimigos naturais em uma escala espacial restrita ao entorno de uma planta individual frutificando (Hammond & Brown 1998; Peres *et al.* 1997). Além disso, cutias apresentam ciclo de vida longo, baixa taxa de reprodução e podem se alimentar de várias espécies vegetais (Smythe 1978), diferente do ocorre em invertebrados. Portanto, cutias podem responder menos intensamente à abundância do recurso e apresentar condições de saciedade em áreas com alta abundância do recurso (Visser *et al.* 2011). Além da quantidade de sementes predadas, é importante considerar a importância funcional da predação para a planta estudada. Como observado nas filmagens, cutieiras parecem depender exclusivamente das cutias para que suas sementes sejam liberadas do endocarpo rígido. Assim, produzindo sementes para alimentar apenas uma espécie de vertebrado, é possível que ocorra excesso de frutos disponíveis no solo em áreas com maior abundância de árvores, mesmo em um período já com baixa produção e disponibilidade de frutos.

Embora a predação de sementes seja influenciada pela abundância de árvores, a abundância de frutos não teve nenhum efeito na predação. A quantidade de frutos presentes nas áreas pode não ter sido um bom preditor para prever mudanças no destino e na distância de dispersão das sementes. Muitos frutos disponíveis no solo, provavelmente foram produzidos e amadurecidos há pelo menos seis meses antes dos experimentos de remoção de sementes e de forma não sincronizada (obs. pessoal durante o período de frutificação). Dessa forma, os frutos produzidos naquele ano, já haviam sido decompostos ou removidos, diminuindo

assim a disponibilidade de frutos, principalmente nas áreas com média e baixa abundância de árvores.

De forma geral, houve baixa proporção de sementes dispersas e enterradas, independente da abundância de árvores e frutos. Além disso, não observamos relação entre proporção de sementes dispersas e enterradas e a abundância de árvores e frutos. Kelly & Sork (2002) sugerem que a dispersão de sementes é “não afetada ou piorada” em anos de alta produção de sementes. Embora muitos estudos testam as previsões da hipótese de dispersão animal (Vander Wall 2002; Xiao *et al.* 2005; Xiao *et al.* 2013; Zwolak *et al.* 2016), poucos estudos apresentam evidências que sustentam as previsões propostas (Vander Wall 2002). Por exemplo, Xiao e colaboradores (2005), encontraram baixa proporção de sementes estocadas, independente da abundância de árvores e sementes. Eles discutem que o baixo teor de taninos nas sementes de *Castanopsis fargesii*, aumenta o valor das sementes, acarretando assim em baixas taxas de estocagem e altas taxas de predação. Cutieiras também apresentam baixas quantidades de taninos (Carvalho 2005), entretanto, ainda precisa ser testado como a presença de taninos e outras substâncias químicas secundárias podem influenciar na probabilidade de predação e estocagem das sementes (Vander Wall 2010).

4.2. Distância de remoção

As sementes foram levadas a curtas distâncias de remoção e eventualmente foram levadas a mais de 25 metros da árvore fonte. Esse comportamento pode explicar o papel das cutias como dispersoras de sementes a curta distância. Muitos estudos têm mostrado que cutias removem sementes dentro de até 50 metros da planta-mãe (Forget 1990; Peres *et al.* 1997; Donatti *et al.* 2009; Haugaasen *et al.* 2010; Pires & Galetti 2012), embora possam carregá-las a mais de 100 metros da planta-mãe (Peres & Baider 1997, Jansen *et al.* 2004). As sementes de cutieiras que são dispersas para proximidades da planta-mãe ou que por ventura, são movidas para locais com alta densidade de coespecíficos podem apresentar menor chance de sobrevivência devido a maior competição de predadores de sementes, diminuindo assim as chances de recrutamento das plântulas nesses locais.

Nossos resultados indicam ainda que as sementes predadas são removidas para locais mais distantes. Por outro lado, sementes enterradas são removidas a menores distâncias, ou seja, para locais mais próximos às árvores fontes. A causa para este tipo de comportamento não foi investigada neste estudo. Entretanto, cutias

podem utilizar marcas visuais como presença de árvores e troncos para localizar e recuperar as sementes previamente enterradas (Ribeiro & Vieira 2016). Embora as sementes estocadas foram removidas próximas à planta-mãe, local de maior risco em relação a competidores, essas sementes podem apresentar maior sobrevivência e germinação se comparadas a sementes expostas no solo sobre o ataque de predadores (Zwolak 2016). Neste sentido, enterrar sementes próximas à planta-mãe, pode favorecer a sobrevivência de sementes, contraindo o modelo proposto por Janzen-Connel. Em relação à predação, observamos que as sementes eram movidas para locais distantes das árvores fontes. Sementes que estão localizadas nas imediações da planta-mãe são mais susceptíveis de serem atacadas por competidores (Janzen 1970; Terborgh 2012), assim, manipular e consumir as sementes em locais mais distantes da planta-mãe, e portanto, mais seguros, pode compensar o custo energético gasto em predação de sementes em locais mais distantes. Embora, não tenha sido avaliado o efeito do micro-habitat no destino final das sementes, cutias podem selecionar locais de alimentação, cujas características de micro-habitat aumentam a proteção contra predadores, como por exemplo, locais com maior cobertura herbácea (Ribeiro & Vieira 2016).

A abundância de árvores da mesma espécie pode afetar negativamente parâmetros da dispersão de sementes, devido à competição intraespecífica das árvores por dispersores de sementes, mecanismo definido como saciedade do dispersor (Jansen *et al.* 2014). O valor relativo das sementes (valor econômico) tende a diminuir em áreas com alta abundância de frutos, resultando em baixas taxas de roubo de sementes, reduzidas distâncias de dispersão e alta sobrevivência das sementes (Moore *et al.* 2007). Sendo assim, com o aumento da abundância do recurso e diminuição do valor relativo do alimento, pode existir menor necessidade dos dispersores investirem esforço para armazenar e dispersar as sementes a longas distâncias. Por outro lado, alguns estudos têm sugerido que a distância de dispersão é maior à medida que aumenta a abundância de frutos (Vander Wall 2002), devido a maior atração de dispersores generalistas para as áreas abundantes em alimento. Neste estudo, a disponibilidade de alimento não foi importante em prever a distância de dispersão das sementes. Embora não avaliamos efeitos sazonais na dispersão de sementes, é importante considerar o período do ano no qual o estudo foi realizado, bem como características fenológicas da espécie estudada. O estudo englobou o período da seca, coincidindo com o último mês de

frutificação das cutieiras, já com baixa disponibilidade de frutos intactos. Portanto, a disponibilidade de frutos foi baixo na maioria dos pontos quadrantes, não gerando efeitos na distância de dispersão das sementes. Neste contexto de baixa disponibilidade de frutos, apenas a massa das sementes influenciou a distância de remoção. O valor nutritivo de uma semente é proporcional à sua massa (Vander Wall 2010), portanto, investir tempo no transporte de sementes de maior massa pode trazer maior benefício para o animal em um período de baixa disponibilidade de frutos.

4.3. Visitas de mamíferos no entorno de cutieiras

Assim como ocorre em outras espécies que apresentam frutos grandes e limitação na dispersão, só roedores estocadores conseguem remover, predar e dispersar as sementes, sendo as cutias consideradas os dispersores mais efetivos (Donatti *et al.* 2009; Haugaasen *et al.* 2010).

As cutias visitaram as árvores centrais, independente da quantidade de árvores e frutos presentes nos pontos quadrantes. De forma geral, a taxa de visitação de cutias por ponto quadrante foi baixa, comparada com outro estudo que investigou o efeito da densidade de coespecíficos na taxa de visitas por cutias (Jansen *et al.* 2014). Observações adicionais nas filmagens nos indicaram que as sementes foram rapidamente removidas nos pontos quadrantes que tiveram maior taxa de visitação. Este fato pode estar relacionado com a escassez de frutos nas áreas durante o período de estudo. Portanto, a taxa de visitação diária foi maior logo após a descoberta das sementes pelas cutias e à medida que os dias foram se passando as visitas foram menos frequentes ou até ausentes, pois provavelmente as sementes colocadas no experimento já haviam sido completamente removidas. Assim, observamos que a taxa de visitação de cutias foi limitada à presença dos frutos que colocamos na árvore central durante o tempo de exposição das câmeras. Desta forma, mesmo nas áreas com alta abundância de árvores, onde esperaríamos encontrar menor competição intraespecífica por dispersores e, portanto, menores taxas de visitação (Jansen *et al.* 2014), apresentaram-se com alta frequência de visitas. Neste sentido, como as áreas já estavam bem depauperadas na disponibilidade de frutos viáveis para consumo, é provável que as cutias concentravam suas atividades de forrageamento em locais que apresentavam frutos

viáveis para consumo, independente do número de árvores de cutieiras disponíveis no local.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Muitos fatores podem influenciar nas hipóteses aqui testadas. A abundância de cutias pode ser uma covariável importante para avaliar os efeitos da abundância de árvores e frutos na predação e dispersão de sementes. Por exemplo, a disponibilidade de frutos nas áreas pode não ser suficiente para alimentar a quantidade de cutias a ponto de saciá-las. Assim, a abundância de cutias poderá enriquecer nossas discussões acerca da saciedade dos predadores. A disponibilidade de frutos alternativos que compõem a dieta das cutias também pode influenciar indiretamente na predação de sementes da espécie foco. No PERD, encontramos outras espécies de plantas que produzem frutos para as cutias, como as brejaúvas (*Astrocaryum aculeatissimum*). Estas palmeiras ocorriam em todas as áreas em que as cutieiras foram amostradas. Garzon-Lopez e colaboradores (2015) explicam que os níveis de predação de sementes em três espécies de árvores que compartilham os mesmos predadores são melhor explicados quando é incluída a densidade de sementes de todas as três espécies juntas.

Destacamos ainda, a necessidade de investigar os efeitos da abundância de árvores e frutos no recrutamento das plântulas. Abordando todo o processo desde a predação e dispersão de sementes até o recrutamento de plântulas, podemos chegar a maiores conclusões sobre os efeitos desses fatores na estrutura espacial das populações de plantas. Além da variação espacial na disponibilidade de recurso, também é importante considerar como a variação temporal pode influenciar nas taxas de predação e dispersão de sementes.

Por fim, nossos resultados indicaram que apenas a predação de sementes é influenciada pela abundância de árvores, sendo consistente com a hipótese de saciedade do predador. Além disso, independente do destino final da semente (predação, dispersão e estocagem), cutias selecionam sementes de maior massa, para serem removidas a maiores distâncias. Considerando a abordagem deste estudo, é pertinente considerar o papel funcional da interação cutia-cutieira para a dinâmica florestal. No contexto atual, em que a maioria da Mata Atlântica se apresenta em pequenos fragmentos, a manutenção de interações bióticas como a dispersão de sementes torna-se crucial para a recuperação e regeneração de

florestas degradadas. O PERD, maior fragmento de Mata Atlântica no Estado de Minas Gerais, apresenta altas densidades de cutieiras e suas sementes são exclusivamente dispersas por cutias. Assim, cutias podem desempenhar um importante serviço ambiental na dispersão de sementes, mantendo a integridade das populações e comunidades de plantas em fragmentos florestais.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BECK, H., AND J. TERBORGH. 2002. Groves versus isolates: how spatial aggregation of *Astrocaryum murumuru* palms affects seed removal. *J. Trop. Ecol.* 18: 275–288.
- CARVALHO, P. E. R. 2005. Boleira: Taxonomia e Nomenclatura, Circular Técnica EMBRAPA, v. 105. pp.1-9.
- CETEC. 1981. Vegetação do Parque Florestal do Rio Doce. Programa de Pesquisas Ecológicas no Parque Florestal Estadual do Rio Doce. Relatório Final. Fundação Centro Tecnológico de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais. v.1.2, 277 pp.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Dynamics of Populations: Proceedings of the Advanced Study Institute on "Dynamics of Numbers in Populations"* (eds Den Boer, P.J. & Gradwell, G.R.). Pudoc Oosterbeek, The Netherlands, pp. 298-312.
- COMITA, L. S., H. C. MULLER-LANDAU, S. AGUILAR AND S. P. HUBBELL 2010. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science*.329:330–332.
- CORDEIRO, I., AND R. SECCO. 2016. *Joannesia* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- CRAWLEY, M. J. 2013. *The R Book*. Imperial College London at Silwood Park, UK.
- DONATTI, C. I., P. R. GUIMARÃES-JR, AND M. GALETTI. 2009. Seed dispersal and predation in the endemic Atlantic rainforest palm *Astrocaryum aculeatissimum* across a gradient of seed disperser abundance. *Ecological Research* 24: 1187-1195.
- FORGET, P. M. 1990. Seed-Dispersal of *Vouacapoua Americana* (Caesalpinaceae) by Caviomorph Rodents in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 6:459-468.

- GARZON-LOPEZ, C. X., L. BALLESTEROS-MEJIA, A. ORDOÑEZ, S. A. BOHLMAN, H. OLFF, AND P. A. JANSEN. 2015. Indirect interactions among tropical tree species through shared rodent seed predators: a novel mechanism of tree species coexistence. *Ecology Letters*. 18:737–881.
- GILHUIS, J. P. 1986. Vegetation survey of the Parque Florestal Estadual do Rio Doce, MG, Brasil. MSc Dissertation. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brazil.
- HAMMOND, D. S., AND V. K. BROWN. 1998. Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing frequency-dependent attack on tropical seeds and seedlings. In: *Dynamics of Tropical Communities* (eds Newbery, D.M., Brown, N. & Prins, H.H.T. Blackwell Science, Oxford, pp. 51–78.
- HAUGAASEN, J. M. T., T. HAUGAASEN, C. A. PERES, R. GRIBEL, AND P. WEGGE. 2010. Seed dispersal of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) by scatter-hoarding rodents in a central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 26: 251–262.
- HIRSCH, B.T., R. KAYS, V. E. PEREIRA AND P. A. JANSEN. 2012a. Directed seed dispersal towards areas with low conspecific tree density by a scatter-hoarding rodent. *Ecol. Lett.*, 15: 1423–1429.
- HOWE, H. F., AND J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 13: 201–28.
- JANSEN, P. A., M. BARTHOLOMEUS, F. BONGERS, J. A. ELZINGA, J. DENOUDEN, AND S. E. VAN WIEREN. 2002. The role of seeds size in dispersal by a scatter-hoarding rodent. In Levey, D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, Wallingford. pp. 209–225.
- JANSEN, P. A. 2003. Scatter-hoarding and tree regeneration: ecology of nut dispersal in a Neotropical rainforest. PhD thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.
- JANSEN, P. A., F. BONGERS, AND L. HEMERIK. 2004. Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a Neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecol. Monogr.* 74, 569–589.
- JANSEN, P. A., M. D. VISSER, WRIGHT, J, G. RUTTEN, AND H. C. MULLER-LAUNDAU. 2014. Negative density dependence of seed dispersal and seedling recruitment in a Neotropical palm. *Ecology Letters* 17: 1111–1120.

- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.*, 104: 501–528.
- KELLY, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution* 9:465-470.
- KELLY, D., AND V. L. SORK. 2002. Mast Seeding in Perennial Plants: Why, How, Where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 427-447.
- LOPES, W. P., A. F. SILVA, A. L. SOUZA, AND J. A. A. M. N. SOUZA. 2002. Estrutura Fitossociológica de um trecho de vegetação arbórea no Parque Estadual do Rio Doce- Minas Gerais, Brasil. *Acta bot.bras.* 16:443-456.
- LORENZI, H. 1998. Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Editora Plantarum, Nova Odessa, Brasil. v.2, 352 pp.
- MCCULLAGH, P., AND J. A. NELDER. 1989. *Generalized Linear Models*. 2nd Edition, Chapman and Hall, London. 532 pp.
- MOORE, J. E., A. B. MCEUEN, R. K. SWIHART, T. A. CONTRERAS, AND M. A. STEELE. 2007. Determinants of seed removal distance by scatter- hoarding rodents in deciduous forests. *Ecology* 88: 2529-2540.
- PERES, C. A., L. C. SCHIESARI, AND C. L. DIAS-LEME. 1997. Vertebrate predation of Brazil-nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), an agouti-dispersed Amazonian seed crop: a test of the escape hypothesis. *Journal of Tropical Ecology*.13:69-79.
- PERES, C. A. AND C. BAIDER. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 13(4): 595–616.
- PIRES, A. S, AND M. GALETTI. 2012. The agouti *Dasyprocta leporina* (Rodentia: Dasyproctidae) as seed disperser of the palm *Astrocaryum aculeatissimum*. *Mastozoología neotropical* 19 (1):147-153.
- R Development Core Team. 2016. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- REIS, G. G., A. BRUNE, A. B. RENA. 1980. Germinação de sementes de essências florestais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, DF. v. 15, pp. 97-100.
- RIBEIRO, J. F., AND E. R. VIEIRA. 2014. Interactions between a seed-eating neotropical rodent, the Azara's agouti (*Dasyprocta azarae*), and the Brazilian 'pine' *Araucaria angustifolia*. *Austral Ecology* 39: 279–287.

- RIBEIRO, J. F., AND E.R. VIEIRA. 2016. Microhabitat selection for caching and use of potential landmarks for seed recovery by a neotropical rodent. *Journal of Zoology*. 1-7.
- SCHUPP, E. W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *American Naturalist*. 140: 526–530.
- SILVERTOWN, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biol J Linn Soc*. 14: 235–250.
- SILVIUS, K. M., AND J. M. V. FRAGOSO. 2003. Red-rumped Agouti (*Dasyprocta leporina*) home range use in an Amazonian forest: implications for the aggregate distribution of the forest trees. *Biotropica*. 35:74–83
- SMYTHE, N. 1978. The Natural History of the Central American Agouti (*Dasyprocta punctata*). Smithsonian Institution Press. 257:1-51.
- STALLINGS, J. R., G. A. B. FONSECA, L. P. D. S. PINTO, L. M. D. S. AGUIAR, AND E. L. SÁBATO. 1991. Mamíferos do Parque Florestal Estadual do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 7(4): 663-77.
- STAPANIAN, M. A., AND C. C. SMITH. 1984. Density-dependent survival of scatter hoarded nuts: an experimental approach. *Ecology* 65: 1387–1396.
- TAKEUCHI, Y., H. SAMEJIMA, M. NAKAGAWA, B. DIWAY, AND T. NAKASHIZUKA. 2010. Neighborhood aggregation effect and its effective scale on reproductive success in *Shorea laxa* (*Dipterocarpaceae*). *J. Plant. Res.* 123: 249–259.
- TERBORGH, J. 2012. Enemies maintain hyperdiverse tropical forests. *Am. Nat.* 179: 303–314.
- VANDER WALL, S. B. 1990. *Food Hoarding in Animals*. University Of Chicago Press, Chicago. 453 pp.
- VANDER WALL, S. B. 2002. Masting in animal-dispersed pines facilitates seed dispersal. *Ecology* 83:3508-3516.
- VANDER WALL, S. B. 2010. How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. *Phil. Trans. R. Soc. B*. 365: 989–997.
- VELOSO, H. P., A. L. R. RANGEL FILHO, AND J. C. A. LIMA. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: IBGE. 124 pp.

- VIEIRA, E. M., J. F. RIBEIRO, AND G. IOB. 2011. Seed predation of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) by small rodents in two areas with contrasting seed densities in the Brazilian *Araucaria* forest. *Journal of Natural History*. 45:843-854.
- VISSER, M. D., H. C. MULLER-LANDAU., S. J. WRIGHT., G. RUTTEN, AND P.A. JANSEN. 2011. Tri-trophic interactions affect density dependence of seed fate in a tropical forest palm. *Ecol. Lett.* 14:1093–1100.
- XIAO, Z., Z. ZHANG, AND Y. WANG. 2005. The effects of seed abundance on seed predation and dispersal by rodents in *Castanopsis fargesii* (Fagaceae). *Plant Ecology*. 177: 249–257.
- XIAO, Z., Z. ZHANG, AND C. J. KREBS. 2013. Long-term seed survival and dispersal dynamics in a rodent-dispersed tree: testing the predator satiation hypothesis and the predator dispersal hypothesis. *Journal of Ecology* 101: 1256–1264.
- ZWOLAK, R., M. BOGDZIEWICZ, A. WRÓBEH, AND E. E. CRONE. 2016. Advantages of masting in European beech: timing of granivore satiation and benefits of seed caching support the predator dispersal hypothesis. *Oecologia*. 180:749–758.

7. APÊNDICES:

APÊNDICE A: Visitas de mamíferos no entorno de cutieiras (*Joannesia princeps*) no Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil, no período de Setembro a Outubro de 2016. Da esquerda para direita e de cima para baixo: A), B) e C) cutias (*Dasyprocta azarae*); D) tatu-canastra (*Priodontes maximus*); E) onça-parda (*Puma concolor*); F) esquilo (*Guerlinguetus ingrami*); G) tapeti (*Sylvilagus brasiliensis*); H) anta (*Tapirus terrestris*); I) sauá (*Callicebus nigrifrons*); J) tatu-galinha (*Dasypus novemcinctus*); K) paca (*Cuniculus paca*); L) gambá (*Didelphis aurita*); M) jaguatirica (*Leopardus pardalis*); N) quati (*Nasua nasua*); O) cuíca-de-quatro-olhos (*Metachirus nudicaudatus*); P) cateto (*Pecari tajacu*).

A) Cutia



B) Cutia



C) Cutia



10-01-2016 10:14:40

D) Tatu-canastra



10-01-2016 02:14:22

E) Onça-parda



10-16-2016 17:32:58

F) Esquilo



10-11-2016 06:40:07

G) Tapeti



H) Anta



I) Sauá



J) Tatu-galinha



K) Paca



L) Gambá-de-orelha-preta



M) Jaguatirica



N) Quati



O) Cuíca-de quatro-olhos



10-13-2016 03:55:03

P) Cateto



10-20-2016 12:37:35

APÊNDICE B: Resultados estatísticos dos modelos lineares generalizados (GLM's) para dados de destino das sementes, distância de remoção e taxa de visitação.

Variável	gl*	F(p)
Proporção de sementes predadas		
(Quasibinomial)		
Abundância de árvores	1; 12	5,07 (0,04)
Abundância de frutos	1; 12	0,20(0,66)
Proporção de sementes dispersas		
(Quasibinomial)		
Abundância de árvores	1; 12	0,00(0,99)
Abundância de frutos	1; 11	2,61(0,13)
Proporção de sementes enterradas		
(Quasibinomial)		
Abundância de árvores	1; 12	0,01(0,89)
Abundância de frutos	1; 11	2,20(0,16)
Distância média de remoção das sementes dispersas		
(Gaussian)		
Abundância de árvores	1; 4	0,03(0,86)
Abundância de frutos	1; 3	0,47(0,54)
Distância média de remoção das sementes enterradas		
(Gaussian)		
Abundância de árvores	1; 3	0,37(0,60)
Abundância de frutos	1; 2	1,96(0,29)
Distância média de remoção		
(Gaussian)		
Massa média	1; 7	10,47(0,01)
Taxa de visitação de cutias		
(Gaussian)		
Abundância de árvores	1; 13	0,00(0,98)
Abundância de frutos	1; 12	0,82(0,38)

*graus de liberdade do tratamento e dos resíduos, respectivamente.