

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA-INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BOTÂNICA)

***Parkia multijuga* (FABACEAE): INTERAÇÕES MULTI-ESPÉCIE E ESTRATÉGIAS
QUE MAXIMIZAM A SOBREVIVÊNCIA NOS ESTÁGIOS INICIAIS DE SUA
HISTÓRIA DE VIDA**

MARCELO MENEZES ALVES

MANAUS, AMAZONAS

2019

MARCELO MENEZES ALVES

***Parkia multijuga* (Fabaceae): INTERAÇÕES MULTIESPÉCIE E ESTRATÉGIAS QUE
MAXIMIZAM A SOBREVIVÊNCIA NOS ESTÁGIOS INICIAIS DE SUA HISTÓRIA
DE VIDA**

Orientador: Adrian Paul Ashton Barnett, Ph.D.

Co-orientador: Michael John Gilbert Hopkins, Ph.D.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Botânica).

MANAUS, AMAZONAS

2019

AULA DE QUALIFICAÇÃO

PARECER

Aluno: **MARCELO MENEZES ALVES**
Curso: BOTÂNICA
Nível: Mestrado
Orientador: **ADRIAN ASHTON BARNETT (INPA)**

Título:

"Parkia multijuga, Dasypsecta leporina, Bruquídeos: 'tritrofismo' e sobrevivência".

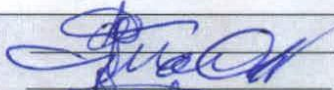
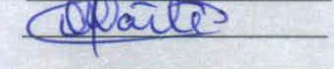

BANCA JULGADORA

TITULARES:

GEÂNGELO PETENE CALVI
MARIO COHN-HAFT
MARIA TERESA PIEDADE

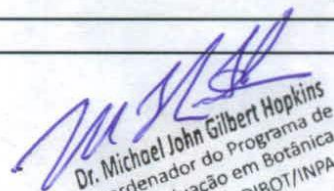
SUPLENTES:

CECILIA VERONICA NUNEZ
JADSON JOSÉ SOUZA DE OLIVEIRA

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
GEANGELO PETENE CALVI	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	
MARIO COHN-HAFT	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	
MARIA TERESA F. PIEDADE	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	
CECILIA VERONICA NUNEZ	() Aprovado () Reprovado	_____
JADSON JOSÉ SOUZA DE OLIVEIRA	() Aprovado () Reprovado	_____

Manaus (AM), 14 de março de 2018.

OBS: _____


Dr. Michael John Gilbert Hopkins
Coordenador do Programa de
Pós-Graduação em Botânica
PO. 116/2017 - DIBOT/INPA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO DO INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA
Av. André Araújo, 2936 – Bairro: Aleixo – Caixa Postal: 2223 – CEP: 69080-971- Manaus/AM.
Fone/Fax: (+55) 92 3643-3119

site: <http://pg.inpa.gov.br> e-mail: pgbotanicainpa@gmail.com




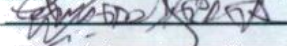

**ATA DEFESA PÚBLICA DE DISSERTAÇÃO
DE MESTRADO DISCENTE DO PROGRAMA
DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA DO
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA
AMAZÔNIA.**

Aos treze dias do mês de março de 2019 às 14:00 horas, no auditório da Pós-graduação INPA-Campus I, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Dra. Cristiane Krug, da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Dr. Eduardo Magalhães Borges Prata, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Dr. Wilson Roberto Spironello, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), tendo como suplentes: Dr. Igor Luis Kaefer, da Universidade Federal do Amazonas (UFAM) e Dr. Charles Eugene Zartman, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**, intitulada: **“Parkia multijuga (FABACEAE): INTERAÇÕES MULTI-ESPÉCIE E ESTRATÉGIAS QUE MAXIMIZAM A SOBREVIVÊNCIA NOS ESTÁGIOS INICIAIS DE SUA HISTÓRIA DE VIDA”** discente: **Marcelo de Menezes Alves**, sob orientação: Dr. Adrian Paul Ashton Barnett e Coorientação Dr. Michael John Gilbert Hopkins. Após a exposição, dentro do tempo regulamentar, o discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

EXAMINADORES

PARECER

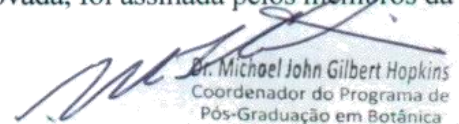
ASSINATURA

CRISTIANE KRUG	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO	
EDUARDO MAGALHÃES BORGES PRATA	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO	
WILSON ROBERTO SPIRONELLO	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO	
IGOR LUIS KAEFER	<input type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO	_____
CHARLES EUGENE ZARTMAN	<input type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO	_____

Manaus (AM), 13 de Março de 2019.

OBS: Os membros da banca recomendam veementemente que as sugestões e correções sejam incorporadas no texto da versão final da dissertação.

Nada mais havendo, foi lavrado a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.


Dr. Michael John Gilbert Hopkins
Coordenador do Programa de
Pós-Graduação em Botânica
PO. 116/2017 - DIBOT/INPA 3

Sinopse:

Descreveu-se as interações ecológicas entre *Parkia multijuga* (Fabaceae), besouros bruchinae e roedores *scatter-hoarding* avaliando as vantagens, desvantagens e estratégias da planta para maximizar a sobrevivência na fase inicial de sua história de vida.

Palavras chave: Amazônia, dispersão, *mast fruiting*, predação.

SEDAB/INPA © 2019 - Ficha Catalográfica Automática gerada com dados fornecidos pelo(a) autor(a) Bibliotecário responsável: Jorge Luiz Cativo Alauzo - CRB11/908

Alves, M.M. p Alves, Marcelo Menezes
Parkia multijuga (FABACEAE): INTERAÇÕES MULTI- ESPÉCIE
E ESTRATÉGIAS QUE MAXIMIZAM A SOBREVIVÊNCIA NOS ESTÁGIOS
INICIAIS DE SUA HISTÓRIA DE VIDA /
Marcelo Menezes Alves; orientador Adrian Paul Ashton
Barnett; coorientador Michael John Gilbert Hopkins. --
Manaus:[s.l], 2019.
92 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação em
Botânica) -- Coordenação do Programa de Pós- Graduação,
INPA, 2019.

1. dispersão. 2. zoocoria. 3. scatter-hoarding.
4. mast fruiting. 5. ecologia. I. Barnett, Adrian Paul
Ashton, orient. II. Hopkins, Michael John Gilbert ,
coorient. III. Título.

CDD: 580

*Dedico a minha mãe Elizabeth, a mulher
mais forte deste mundo e meu saudoso
avô Luiz e minha vó Madalena..*

AGRADECIMENTOS

É de conhecimento de todos as diversas notícias, renovadas a cada dia, de alunos de pós-graduação que desenvolvem patologias psicológicas durante o mestrado e doutorado. As causas são diversas, mas sem dúvida a pressão a qual estes alunos são submetidos é uma das principais causas. Minha experiência jamais poderia ser contada como mais um número que se soma as estatísticas dessa triste realidade, e sem dúvida as poucas pessoas que me rodearam durante esses dois anos, muito contribuíram para que as coisas fossem assim, por isso, agradeço a todos que não só contribuíram diretamente para o desenvolvimento desse trabalho, mas também aqueles que por pequenos detalhes e até inconscientemente me concederam bem-estar e saúde emocional para seguir adiante.

Eu fui um aluno de muita sorte por poder contar com os melhores orientadores que alguém poderia ter no PPG da Botânica. Ao Dr. Adrian P. A. Barnett e ao Dr. Michael J. G. Hopkins agradeço, por me inspirarem, pelo exemplo, a ser um bom pesquisador. Pelo bom humor sempre presente e o profissionalismo, pela empatia demonstrada e por acreditar na minha capacidade sem cobranças e pressão desnecessária.

Agradeço a minha mãe Elizabeth, pela confiança que sempre depositou em mim. Ao meu pai Marcos que, da forma dele, sempre fez o que pôde. A minha primeira orientadora da graduação, Dr^a Maria de Fátima Araújo Lucena que me ajudou a estar aqui hoje. Ao amigo Érico M. Polo, pelas ideias, por comemorar minhas vitórias e pelas lições ensinadas. Ao Luiz H. S. Melo, pelos importantes pequenos detalhes. A Vânia e o Ribeiro por me ajudarem no meu estabelecimento aqui em Manaus. Ao amigo Washington e Maria Antônia pela amizade aqui quando eu não conhecia quase ninguém. A aqueles colegas de turma que independente de opiniões divergentes colocaram o respeito e a amizade acima de tudo isso. Aos amigos que fiz durante o trabalho de campo na Reserva Ducke; O Wallace, o Rodrigues, o “seu” Onésio, o Rosinaldo, o Francivaldo, o Bosco, a Maria e a Alcicleide, vocês devem imaginar o quanto foram e ainda são importantes pra mim. Aos servidores do INPA em especial aos servidores da DSER; Atman, Cássio e Rubenildo pela amizade e disposição em me ajudar. Aos motoristas Izaías, Orlando e Jean pelas caronas. Ao Gleison pela amizade e contribuição na coleta de dados desse trabalho. Ao Edimilson (Movido) pela ajuda na coleta de dados. A Nallaret Dávila por possibilitar parte da coleta de dados desse trabalho. Ao André Luís e Lucian Veras pela orientação recebida sobre o uso de equipamentos de campo. A equipe da secretaria da Botânica pela eficiência no trabalho. Aos Drs. Geângelo Calvi, Mário Cohn-haft, Ricardo Dobrovolski, Jose M. Fragoso, Charles Zartman e as Dr^{as} Isolde Ferraz e Maria Teresa Piedade pelas contribuições na avaliação de meu projeto e escrita da qualificação. A Dr^a Eva Atroch pela

disposição em ajudar com a estrutura sem a qual seria impossível a realização de experimentos desse trabalho. Ao Dr Wilson Spironello pelo fornecimento de equipamentos para utilização nos experimentos que realizei em campo e por aceitar ser membro da banca examinadora e por sugerir correções neste trabalho. A Dr^a Maria Nazareth da Silva pela identificação de espécies neste estudo. A todos os professores que lecionaram as disciplinas que eu cursei. A Alexandra Asanovna Elbakyan, se não fosse ela eu não teria conseguido. Aos componentes da banca examinadora, Dr^a. Cristiane Krug e Dr Eduardo M. B. Prata que também aceitaram corrigir e me sugerir melhorias no documento final deste trabalho.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) pela estrutura e oportunidade de estudar nesta instituição. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela Bolsa que me manteve esses dois anos. A *Percy Sladen Memorial Trust* pelo financiamento desta pesquisa.

RESUMO

O período de maturação e dispersão de sementes é um momento crucial na história de vida das plantas. Interações antagônicas que ocorrem nesta fase podem comprometer a regeneração natural da espécie. A predação pré-dispersão e pós-dispersão de sementes é comum na maioria das Fabaceae, que desenvolveram estratégias para minimizar o impacto dos predadores. *Parkia multijuga* Benth. (Fabaceae: Caesalpinioideae), é uma árvore amazônica de terra firme que frutifica em massa e em sincronia com outros indivíduos em longos intervalos de tempo entre uma estação e outra, e possui frutos indeiscentes com grandes sementes dormentes que são predadas por bruquídeos antes de serem dispersas e por roedores após a dispersão primária. Estes últimos também são dispersores das sementes. Estas interações ecológicas de multiespécie são fundamentais para a história de vida da espécie.

Com o objetivo de entender, descrever e avaliar as vantagens e desvantagens dessas interações para a planta, coletou-se frutos de 15 indivíduos na região central do Amazonas, medindo-se a distância de dispersão primária e quantificando os frutos e sementes predados e não predados pré e pós dispersão primária, além de se verificar os níveis de predação por semente. Também se realizou experimentos de germinação com predação simulada em casa de vegetação. Em campo foram feitos experimentos que mediram a dispersão secundária e testaram a estratégia de *mast-fruiting* e modelo Janzen-Connel. Armadilhas fotográficas foram utilizadas para determinar que animais interagem com frutos e identificar quais deles eram predadores/dispersores das sementes.

As médias das medidas de dispersão primária variaram entre 4.36 m e 8.57 m, já a dispersão secundária registrou distâncias entre 3.00 m e 54.60 m com uma média de 16.23 m. Antes da dispersão primária, cerca de 30% das sementes são atingidas por bruquídeos, 20% são abortadas e 50% ficam dentro das vagens sobre o solo, para depois serem predadas ou dispersas/enterradas por roedores *scatter-hoarding*. Das sementes predadas pelos bruquídeos, 75% apresentaram um nível de predação menor que 31%, e 58% destas sementes sobrevivem e geram plântulas normais em condições de casa de vegetação. Cinco animais foram registrados interagindo com os frutos e sementes de *P. multijuga* evidenciando que estes foram os responsáveis pela remoção de todos os frutos e sementes dispostos sob a copa das árvores. Em ordem de frequência nos registros estão os seguintes animais (só os dois primeiros foram vistos abrindo os frutos); *Myoprocta acouchy*, *Proechimys sp. cuvieri/guyannensis*, *Dasyprocta leporina*, *Metachirus nudicaudatus* e *Didelphis marsupialis*.

ABSTRACT

The period of seed maturation and dispersal is a crucial moment in the life history of plants. Antagonistic interactions that cease light can compromise the natural regeneration of the species. Pre-dispersion and post-dispersal seed predation is common in most Fabaceae, which develop strategies to minimize the impact of predators. *Parkia multijuga* Benth. (Fabaceae: Caesalpinioideae), is an Amazonian mainland tree that grows massively and synchronously with other individuals at long intervals from one season to the next, and has independent fruits with large seeds that are predated by bruquídeos before being dispersed and submitted to a primary dispersion. The latter are also seed dispersers. These multispecies ecological interactions are fundamental to a species' life history.

In order to understand, describe and evaluate the advantages and disadvantages of these interactions for the plant, fruits were collected from 15 individuals from the central region of Amazonas, measuring the distance of primary dispersion and quantifying the fruits and predated seeds pre and post-primary dispersion, in addition to levels of seed predation. In addition, germination experiments with simulated predation were carried out under greenhouse conditions. In the field experiments were carried out that measured the secondary dispersion and tested the fruiting strategy of the mast and model of Janzen-Connel. Photographic traps were used to determine which animals interacted with the fruits and to identify which of them were seed predators / dispersers.

The mean values of the primary dispersion measures varied between 4.36 m and 8.57 m, while the secondary dispersion recorded distances between 3.00 m and 54.60 m with an average of 16.23 m. Before primary dispersion, about 31.70% of the seeds are reached by bruquídeos, 18.32% are aborted and 49.97% are inside the pods, to be predated or dispersed/buried by scatter-hoarding rodents. Of the seeds predated by the bruquids, 75% had a predation level lower than 31%, and 58% of these seeds survive and generate normal seedlings under greenhouse conditions. Five animals were recorded interacting with the fruits and seeds of *P. multijuga* evidencing that they were responsible for the removal of all the fruits and seeds arranged under the canopy of the trees. In order of frequency in the records are the following animals (only the first two were seen opening the fruits); *Myoprocta acouchy*, *Proechimys sp. cuvieri/guyannensis*, *Dasyprocta leporina*, *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis marsupialis*

SUMÁRIO

RESUMO	8
ABSTRACT	9
LISTA DE FIGURAS	12
INTRODUÇÃO GERAL	15
OBJETIVOS	18
Capítulo 1	
Alves, M.M., Hopkins, M.J.G., & Barnett, A. A. 2019. <i>Parkia multijuga</i> e Bruchinae: Predação pré-dispersão e estratégias da planta para garantir a sobrevivência das plântulas filhas. <i>Journal of Ecology</i>	19
Resumo	20
Introdução	21
Materiais e Métodos	24
COLETA DE FRUTOS E ANÁLISES INICIAIS	24
EXPERIMENTO SEMINAL	25
Resultados	27
PREDAÇÃO NOS FRUTOS E SEMENTES	27
NÍVEIS DE PREDAÇÃO NAS SEMENTES	28
EXPERIMENTO SEMINAL	30
QUANTAS SEMENTES SOBREVIVEM?	33
Discussão	34
PREDAÇÃO DE FRUTOS E SEMENTES.....	34
EXPERIMENTO SEMINAL	35
QUANTAS SEMENTES SOBREVIVEM?	37
Agradecimentos	38
Referências	38
Capítulo 2	
Alves, M.M., Hopkins, M.J.G., & Barnett, A. A. 2019. Dispersão, predação e armazenamento; Interações multiespécie que garantem o sucesso reprodutivo de <i>Parkia multijuga</i> (Fabaceae). <i>Biotropica</i>	42
Resumo	43
BACKGROUND	44
MATERIAIS E MÉTODOS	46
RESERVA FLORESTAL ADOLPHO DUCKE	46
COLETA DE FRUTOS, PREDAÇÃO E DISPERSÃO PRIMÁRIA.....	47

DISPERSÃO SECUNDÁRIA E TESTE DO MODELO JANZEN CONNELL	47
RESULTADOS	49
PREDACÃO E DISPERSÃO PRIMÁRIA.....	49
DISPERSÃO SECUNDÁRIA E TESTE DO MODELO JANZEN CONNELL	50
ESPÉCIES E INTERAÇÕES REGISTRADAS	52
DISCUSSÃO	54
PREDACÃO E TESTE DO MODELO JANZEN-CONNEL	54
DISTÂNCIA DE DISPERSÃO PRIMÁRIA E SECUNDÁRIA.....	55
ESPÉCIES E INTERAÇÕES REGISTRADAS	57
Agradecimentos	58
REFERÊNCIAS	59
SÍNTESE	64
<i>Os bruquideos e os roedores</i>	65
<i>A estratégia de mast-fruiting</i>	66
<i>Direção para estudos futuros</i>	67
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	69
ANEXOS	83

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Frutos de *Parkia multijuga* predados por besouros Bruchinae *Acanthocelides* (setas vermelhas) e Roedores Dasyproctidae.....64
- Figura 2:** Frutos de *Parkia multijuga* com sementes germinando encontrados durante coleta de frutos em 2017.....66
- Figura i - 1:** *Status* das sementes dentro dos frutos de 11 amostras de 11 indivíduos de *Parkia multijuga* distribuídos em duas populações na Reserva Florestal Adolpho Ducke. Cada amostra é uma representação equivalente de 1.65% a 70% da frutificação total de cada indivíduo naquela estação. Os valores das médias estão registrados no gráfico em cada grupo de sementes 27
- Figura i - 2:** (A) Níveis de predação verificados em 100 sementes predadas escolhidas aleatoriamente de 10 indivíduos de *Parkia multijuga*: Nível 1 (1,00% - 30,00% Predada), Nível 2 (30,01% - 50,00% Predada), Nível 3 (50,01% - 75,00% Predada), Nível 4 (>75,01% Predada). (B) Estado do embrião, se predado ou não predado, verificado nas mesmas 100 sementes; (C) Gêneros de bruquídeos encontrados nestas 100 sementes. 28
- Figura i - 3:** Porcentagem (média + erro padrão) de predação relacionada ao gênero de bruquídeo presente na semente e ao estado do embrião. Letras iguais não possuem médias significativamente diferentes pelo teste de Tukey ou Kruskal-Wallis ($P > 0,05$), letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias pelo teste de Tukey ou Kruskal-Wallis ($P < 0,05$). (A) Porcentagem média de predação relacionada ao gênero de bruquídeo presente na semente. (B) Porcentagem média de predação relacionada ao estado do embrião, se intacto ou predado..... 29
- Figura i - 4:** Comparação do tamanho médio entre sementes de *Parkia multijuga* parcialmente predadas que tiveram o embrião predado e o embrião intacto. As letras iguais indicam não haver diferença significativa pelo teste de Tukey executado a 0,05% de significância. 30
- Figura i - 5:** Curva de germinação de sementes de *Parkia multiuga* submetidas a três tratamentos + dois controles: Sementes intactas (C1); dormência quebrada por escarificação (C2); 30% dos cotilédones removidos (T30); 50% dos cotilédones removidos (T50); 75% dos cotilédones removidos (T75). Os valores correspondem as médias das repetições. Letras diferentes indicam uma diferença significativa entre as médias ($p < 0,05$) 30

Figura i - 6: Sementes e plântulas de <i>Parkia multijuga</i> após finalização do experimento (média + erro padrão). Letras iguais indicam que não houve diferença significativa entre as médias ($p > 0,05$). Sementes intactas (C1); dormência quebrada por escarificação (C2); 30% dos cotilédones removidos (T30); 50% dos cotilédones removidos (T50); 75% dos cotilédones removidos (T75).	32
Figura i - 7: (A) Peso da massa fresca/seca & (B) tamanho das plântulas de <i>Parkia multijuga</i> cujas sementes germinaram submetidas a três tratamentos + dois controles: Sementes intactas (C1); dormência quebrada por escarificação (C2); 30% dos cotilédones removidos (T30); 50% dos cotilédones removidos (T50); 75% dos cotilédones removidos (T75). Letras diferentes indicam uma diferença significativa entre as médias ($p < 0,05$) pelo teste de Tukey ou Kruskal-Wallis.	32
Figura i - 8: Fluxograma do desenvolvimento e sobrevivência de sementes de <i>Parkia multijuga</i> . Dados (porcentagens) de predação pré-dispersão coletados em campo (404 frutos de 11 indivíduos) e em casa de vegetação a partir de experimento com simulação de predação. Um exemplo considerando 1,000 sementes.....	33
Figura ii - 1: América do Sul & Reserva Florestal Adolpho Ducke ao Sudoeste de Manaus – AM, Brasil.	47
Figura ii - 2: Esquema da configuração dos Sites (S) e Bancos de frutos de <i>Parkia multijuga</i> na Reserva Florestal Adolpho Ducke.....	48
Figura ii - 3: Esquema das distâncias de 924 frutos de 11 indivíduos de <i>Parkia multijuga</i> a partir do tronco da árvore mãe.....	50
Figura ii - 4: Esquema das distâncias de 311 unidades dispersoras (ímãs, adesivos, sementes, exocarpos) de 5 bancos artificiais de frutos de <i>Parkia multijuga</i> que foram dispersos por pequenos mamíferos e roedores.....	51
Figura ii - 5: Esquema comparativo entre a soma das distâncias de dispersão primária (barocoria) e dispersão secundária (zoocoria).....	52

Figura ii - 6: Porcentagens, por Site (S), de registros capturados pelas armadilhas fotográficas para cada espécie que interagiu com os frutos de *Parkia multijuga*..... 53

Figura ii - 7: Animais registrados interagindo com frutos e sementes de *Parkia multijuga*; (A,B) *Myoprocta acouchy* comendo semente, (C) *Dasyprocta leporina* antes de abrir um fruto, (D) *Proechimys* sp. *cuvieri/guyannensis* tentando abrir um fruto, (E) *Metachirus nudicaudatus* aparentemente procurando sementes abandonadas e (F) *Didelphis marsupiales* tentando abrir um fruto 53

Figura ii - 8: *Proechimys* sp *cuvieri/guyannensis* carregando semente após tê-la removido de fruto aberto de *Parkia multijuga*..... 57

INTRODUÇÃO GERAL

A fase inicial da história de vida das plantas é um momento crucial na sobrevivência destas (EVERT et al., 2014). O tempo entre a maturação dos frutos até o momento em que uma semente é dispersa e germina ou morre é rico em interações interespecíficas e é, sem dúvida, o estágio menos compreendido do ciclo de vida da maioria das plantas (CHAMBERS e MACMAHON, 1994). Os processos que ocorrem entre estes estágios, podem comprometer a futura emergência de novos indivíduos, o estabelecimento de plântulas e conseqüentemente a regeneração natural da espécie (HAN et al., 2018; MOLES e WESTOBY, 2003, 2004). A predação pré e pós dispersão primária altera a quantidade de sementes viáveis no solo (GALETTI et al., 2006; HULME, 1998; JAKOBSSON et al., 2006; JANZEN, 1969, 1971) enquanto a dispersão secundária pode aumentar as chances de sementes sobreviverem ao serem distanciadas da sombra da copa da planta mãe onde a predação pós dispersão primária pode ser maior (CONNELL, 1971; DEMINICIS et al., 2009; JANZEN, 1970; JORDANO, 2000; LOPES, 2008; MATTHESIUS, 2006). Janzen (1970) afirma que as interações entre as espécies, sejam predadores ou dispersores das sementes de uma planta são fundamentais para sua conservação e que a extinção de um destes elementos da dinâmica ecológica pode gerar desequilíbrios capazes de extinguir espécies envolvidas.

É natural espécies desaparecerem e outras tomarem seus lugares na história evolutiva, mas a ação humana tem intensificado a rapidez desse processo de forma que não há tempo necessário para que a natureza reestruture seus ecossistemas (MEEHAN et al., 2002; RICKFLES, 2003). As graves rupturas nas interações de dispersão de plantas têm se generalizado nas florestas tropicais e as conseqüências finais para a dispersão de sementes e para a maioria das comunidades de plantas ainda são desconhecidas (MULLER-LANDAU & HARDESTY, 2005), mas os resultados de alguns estudos que compararam ambientes antropizados, fragmentados, com a presença de caçadores e ambientes protegidos, mostraram que a abundância de algumas espécies de plantas era maior nos locais mais protegidos e a distância de sementes dispersas também era maior (MULLER-LANDAU & HARDESTY, 2005; STONER et al., 2007).

Outros fatores que podem interferir neste processo são os evolutivos e de mudanças climáticas (BARNOSKY et al., 2004; WROE, 2006). No Pleistoceno grandes mamíferos eram responsáveis pela dispersão de grandes sementes de espécies amazônicas, após a extinção desta megafauna muitas das espécies de plantas passaram a ter suas sementes dispersas por cutias (JANSEN et al., 2012; SILVIUS e FRAGOSO, 2003) e outros roedores (SANCHEZ-

CORDERO e MARTINEZ-GALLARDO, 1998). Características do fruto e informações presentes nos trabalhos de Hallwachs (1986); Pennington & Cavalcante de Lima (1995) e Gobo (2018) permitem inferir que este pode ser o caso de *Parkia multijuga*, uma Fabaceae de grande porte, foco deste estudo, cujas vagens são curvadas, indeiscentes e lenhosas, com um comprimento que varia entre 20 e 25 cm, geralmente apresentando de 14 a 15 sementes com dormência física (BASKIN e BASKIN, 2014; CARVALHO, 2009). Por serem indeiscentes, as vagens de *P. multijuga* dependem exclusivamente das cutias para liberar as sementes do exocarpo. As cutias abrem os frutos, alimentam-se de algumas sementes e enterram outras (HOPKINS, 1986).

Além de roedores, invertebrados também se alimentam das sementes de *P. multijuga*, sendo os besouros *Mimosestes chrysocosmus*, *Acanthoscelides hopkinsii* e *A. helenei* da subfamília Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae; Latreille 1818) os predadores de sementes pré-dispersão mais frequentes (HOPKINS, 1984). Segundo Hopkins (1984, 1983) os *Acanthoscelides* põem os ovos nos frutos ainda verdes, quando eclodem, as larvas penetram no exocarpo ultrapassando tanto este quanto o tegumento da semente e se abrigam no interior dos cotilédones, onde se desenvolvem enquanto se alimentam deste. Quando alcançam a fase adulta os besouros abandonam os frutos deixando o que sobrou dos cotilédones, exposto. Neste momento, besouros *Mimosestes* aproveitam o orifício de saída deixado pelos *Acanthoscelides*, entram no fruto e põe seus ovos dentro das sementes onde também suas larvas se desenvolvem. Após a dispersão primária, *Mimosestes* também poderiam aproveitar-se dos danos causados ao exocarpo por mamíferos predadores como as cutias, para, assim ter acesso as sementes. Sendo assim, os *Acanthoscelides* podem ser agrupados na “Guilda A” descrita por Dan Johnson & Romero (2004) e os *Mimosestes* estariam agrupados na “Guilda C”. Para estes autores os bruquídeos estão agrupados em três guildas de acordo com a forma com que predam sementes. Na “Guilda A” estão agrupados os besouros que põe os ovos nos frutos ainda verdes e se desenvolvem durante o amadurecimento das sementes, na “Guilda B” estão agrupados aqueles besouros que tem acesso as sementes através dos orifícios deixados pelos besouros da “Guilda A” que abandonam o fruto antes da dispersão primária e a “Guilda C” compreende os besouros que acessam as sementes após a dispersão primária a partir dos orifícios deixados nos frutos pelos besouros da “Guilda A” ou outros animais roedores pós dispersão primária. Araras também foram registradas alimentando-se dos frutos imaturos de *P. multijuga* conforme mencionado por Hopkins (1986).

Parkia multijuga possui as maiores sementes entre as espécies do gênero e suas estratégias reprodutivas também a diferencia das congêneres. Além de investir no tamanho da semente, o que pode evitar a inviabilização de algumas, aumentando as chances do embrião não ser alcançado pelo besouro predador (SISCART et al., 1999), a planta citada frutifica em massa e de forma intermitente, numa estratégia conhecida como *mast-fruiting* ou *mast-seeding*, estratégia esta mais comum em Poaceae, que possui dispersão anemocórica, mas também presente em espécies com sementes dispersas por animais (HOPKINS, 1983; KELLY et al., 1992, 2000). Segundo Janzen (1974) e Kelly et al., (1992) esta estratégia pode surpreender o predador e minimizar a ação deste, quando, ao produzir grandes quantidades de sementes, a planta sacia o predador e protege algumas sementes da predação.

A relação tritrófica entre *P. multijuga*, roedores e besouros predadores de sementes, oferece um modelo inicial interessante para investigar questões evolucionárias e ecológicas que envolvem a espécie. Por exemplo, interação vertebrados/invertebrados com as sementes tem demonstrado afetar o número final de sementes disponível para a regeneração da planta (SILVIUS, 2002). Dentro deste contexto este estudo pretende avaliar como predadores e dispersores de sementes de *P. multijuga* respondem as estratégias reprodutivas da planta e mensurar o impacto e os possíveis benefícios trazidos por estes para a regeneração da espécie.

OBJETIVOS

Geral:

Estudar as interações ecológicas que ocorrem, pré e pós dispersão primária, com os frutos e sementes de *Parkia multijuga*.

Específicos:

- a) Quantificar frutos e sementes predadas e íntegras e verificar a correlação destas proporções com a frutificação do indivíduo na estação;
- b) Analisar sementes predadas por bruquídeos e agrupá-las em níveis de predação dos cotilédones;
- c) Verificar o impacto de diferentes níveis de predação na viabilidade das sementes e no *fitness* da possível futura plântula;
- d) Estimar a quantidade de sementes que sobrevive após predação pré-dispersão;
- e) Mensurar as distâncias médias de dispersão primária (barocoria) e secundária (zoocoria);
- f) Utilizando armadilhas fotográficas identificar os animais que interagem com frutos e sementes pós dispersão primária;
- g) Testar a eficiência da estratégia de *mast-fruiting* através de experimentos realizados em campo;
- h) Testar o modelo Janzen-Connel.

Capítulo 1

Alves, M.M., Hopkins, M.J.G., & Barnett, A. A. 2019. *Parkia multijuga* e Bruchinae: Predação pré-dispersão e estratégias da planta para garantir a sobrevivência das plântulas filhas. *Journal of Ecology*.

***Parkia multijuga* e *Bruchinae*: Predação pré-dispersão e estratégias da planta para garantir a sobrevivência das plântulas filhas.**

Marcelo Menezes Alves*, Michael John Gilbert Hopkins¹, Adrian Paul Ashton Barnett²

*Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), INPA - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Av. André Araújo, 2.936 - Petrópolis - CEP 69.067-375 - Manaus – Amazonas Brasil.

¹Coordenação de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), INPA - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Av. André Araújo, 2.936 - Petrópolis - CEP 69.067-375 - Manaus – Amazonas Brasil.

² Núcleo do Biodiversidade, INPA - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Av. André Araújo, 2.936 - Petrópolis - CEP 69.067-375 - Manaus – Amazonas Brasil.

Resumo

1. A predação de sementes pré dispersão exerce pressão seletiva sobre as características das angiospermas e pode comprometer a regeneração das plantas. *Parkia multijuga* Benth. (Fabaceae) é uma árvore amazônica que possui sementes grandes e dormentes e desenvolveu estratégia de *mast-fruting*, provavelmente contra a predação de bruquídeos. Avaliamos o impacto dos predadores pré dispersão sobre as sementes da espécie, e analisamos a eficiência das estratégias desenvolvidas por esta.

2. Frutos de 12 indivíduos de *P. multijuga* foram coletados na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus – AM, Brasil. Os frutos foram abertos e suas sementes analisadas quantificando aquelas abortadas, íntegras e sementes predadas. A predação, em parte das sementes atingidas por besouros bruquídeos, foi quantificada por comparação de peso com outras sementes de tamanhos iguais intactas. Parte das sementes intactas foram utilizadas para realização de experimentos de germinação com predação simulada.

3. A predação pré-dispersão chega a atingir pouco menos de 40% das sementes, quebrando sua dormência e inviabilizando quase metade. As outras sementes terão a germinação facilitada, mas seu *fitness* será reduzido proporcionalmente ao nível de predação causada aos cotilédones. Pouco mais de 20% das sementes predadas sobrevive e geram plântulas normais.

4. *Synthesis*. As interações que ocorrem entre animais e plantas são muito relevantes para pesquisas por que descrevem parte da história evolutiva dos organismos estudados e demonstram a importância de cada um deles na dinâmica ecológica. O presente trabalho conta parte do início da história de vida de uma espécie de planta amazônica muito importante na cadeia alimentar de vertebrados e invertebrados. *Parkia multijuga*, desenvolveu estratégias que minimizam o impacto dos predadores pré-dispersão. Esta pesquisa contribui com o conhecimento das características evolutivas que se desenvolveram da interação entre besouros Bruchinae e *P. multijuga*, na qual a planta é beneficiada, caso a semente não perca a viabilidade e os besouros são supridos de alimento. Trazendo, também, uma estimativa do impacto da predação pré-dispersão que se reflete na quantidade final de sementes viáveis que sobrevivem após predação parcial.

Palavras chave: Amazônia, evolução, história de vida, interações, predação, sobrevivência, *mast-fruiting*.

Introdução

A fase inicial da história de vida das plantas é um momento crucial na sobrevivência destas (Evert, Eichhorn & Raven 2014). A maturação dos frutos e sementes e os acontecimentos que ocorrem entre este período e a dispersão primária, podem comprometer a germinação das sementes, o estabelecimento de plântulas e conseqüentemente a regeneração natural da espécie (Han, Baskin, Tan, Baskin, & Wu 2018; Moles, Warton & Westoby 2003; Moles & Westoby 2004). A predação pré-dispersão diminui a quantidade de sementes viáveis no solo (Galetti, Donatti, Pires, Guimarães & Jordano 2006; Hulme 1998; Jakobsson, Eriksson & Bruun 2006; Janzen 1971; Janzen 1969) e várias espécies de plantas desenvolveram estratégias reprodutivas que podem minimizar o ataque de predadores; *Quercus suber* (*mast-fruiting* e sementes grandes) (Branco, Branco, Merouani & Almeida 2002; Herrera, 1995), *Sesbania drummondii* (produção de compostos químicos secundários e impermeabilização do tegumento) (Ceballos et al., 2016), *Actaea spicata* (floração bimodal) (Ehrlén, Raabova, & Dahlgren, 2015), *Astragalus lehmannianus* (grande quantidade de pequenas sementes) (Han et al. 2018).

Na família Fabaceae a predação pré-dispersão por besouros é comum, o que tem sido um bom campo para estudos sobre estratégias reprodutivas desenvolvidas nesta família (Center & Johnson 1974; Janzen 1971; Jeffs *et al.* 2018; Johnson 1970; Papú, Silnik & Campos 2015; Southgate 1979; Souza, Solar & Fagundes 2015).

Parkia multijuga Benth. é uma árvore da família Fabaceae - Caesalpinioideae (LPWG 2017); que ocorre nas florestas amazônicas e possui frutos duros lenhosos, indeiscentes, que armazenam entre 10 e 15 sementes com dormência física, cujo tamanho e o peso supera o de todas as outras espécies congêneres (Camargo, Ferraz, Mesquita, Almeida & Brum 2008; Cruz & Pereira 2015; Hopkins 1986). Estas particularidades agregadas a frutificação em massa e de forma imprevisível, diferencia ainda mais esta espécie das suas congêneres e a torna uma espécie com alto potencial para estudos na área ecológica e evolutiva (Hopkins 1986; Hopkins 1983; Hopkins & Hopkins 1983).

As sementes de *P. multijuga* têm cerca de 2.0 cm de espessura e entre 3.5 e 5.5 cm de comprimento, o embrião é pequeno, medindo somente poucos milímetros e se localiza em uma das extremidades. A dormência é física e o tegumento é firme e impermeável, caso nenhum fator externo o rompa antes da semente, a germinação alcançará 70%, somente quatro anos após as sementes terem sido semeadas (Camargo et al. 2008; Carvalho 2009; Cruz & Pereira 2015). Produzir grandes sementes pode ser uma estratégia para mantê-las viáveis mesmo após um consumo parcial de suas reservas nutritivas (Siscart, Diego & Lloret 1999). Caso não atinja o embrião, a predação inicial pode atuar na semente de forma a quebrar a dormência desta, sem torna-la inviável (Jordano, Galetti, Pizo & Silva 2006; Hulme 1998; Janzen 1969). Outros estudos têm avaliado a viabilidade de sementes predadas pré-dispersão (Bonafant, Muñoz & Díaz 2007; Branco et al. 2002; Han et al. 2018; Oliver & Chapin 1984; Tella et al. 2016; Vallejo-Marín, Dominguez & Dirzo 2006; Xiao, Jansen & Zhang 2006).

Vallejo-Marín et al. (2006) avaliaram a germinação em 11 espécies de plantas utilizando simulação de predação em sementes. Han et al. (2018) avaliaram a germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas originárias de sementes parcialmente predadas de *Astragalus lehmannianus* em diferentes níveis e tratamentos.

Em *Parkia multijuga* besouros da subfamília Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) são os predadores de sementes pré-dispersão mais frequentes. Três espécies foram registradas para *P. multijuga*; *Mimosestes chrysocomus*, *Acanthoscelides hopkinsii* e *A. helenei* (Hopkins, 1984). Segundo Hopkins (1983, 1984) os *Acanthoscelides*. põem os ovos nos frutos ainda verdes e, quando eclodem, as larvas penetram no exocarpo ultrapassando tanto este quanto o tegumento da semente e se abrigam no interior dos cotilédones, onde se desenvolvem enquanto se alimentam das reservas nutritivas destes. Quando atingem a fase adulta os besouros abandonam os frutos deixando exposto o que sobrou dos cotilédones. Neste momento, besouros *Mimosestes* aproveitam o orifício de saída deixado pelos *Acanthoscelides*, entram no fruto e põe seus ovos dentro das sementes onde também suas larvas se desenvolvem. Após a dispersão primária, *Mimosestes* também poderiam aproveitar-se dos danos causados ao exocarpo por

mamíferos predadores (ex. roedores), para, assim ter acesso as sementes. Sendo assim, os *Acanthocelides* deveriam ser agrupados na “Guilda A” descrita por Dan Johnson & Romero (2004) e os *Mimosestes* estariam agrupados na “Guilda C”. Para estes autores os bruquídeos podem ser agrupados em três guildas de acordo com a forma com que predam sementes. Ainda, araras também foram registradas alimentando-se dos frutos imaturos de *P. multijuga* conforme mencionado em (Hopkins 1986). Frutos predados são facilmente identificáveis em campo, como mencionado, os orifícios deixados pelos *Acanthocelides* permitem distinguir se um fruto foi ou não predado pelo besouro.

Os cotilédones são estruturas das sementes que intermediam a absorção de nutrientes pelo embrião, sustentando a plântula nos estágios iniciais de desenvolvimento, até que esta tenha capacidade de realizar fotossíntese e utilizar os nutrientes do solo para seu desenvolvimento (Evert et al. 2014). Enquanto, na maioria dos casos, o endosperma ou perisperma constituem a estrutura nutritiva nas sementes, em *Parkia multijuga*, os próprios cotilédones são a fonte de reserva nutritiva das plântulas, tendo 28% de sua massa composta por amido (Santos 2012). Além de estarem se apropriando dessa reserva, os besouros predadores ao abandonarem as sementes deixam seu interior desprotegido e exposto a patógenos que podem inviabilizá-la (Baskin & Baskin 2014; Ceballos et al. 2016).

Sementes com dormência quebrada precisam germinar antes que se tornem inviáveis por predação pós-dispersão primária ou necrose do tecido exposto provocada por fungos (Baskin & Baskin 2014; Ceballos et al. 2016; Perea, Miguel & Gil 2011). Na Amazônia a época chuvosa se inicia durante o período de dispersão primária de *P. multijuga* (Carvalho 2009; Molion 1987) e a água das chuvas pode ativar a germinação das sementes que tiveram sua dormência quebrada, mas não inviabilizada pela predação dos bruquídeos. As sementes que permanecem dormentes poderão servir de alimento para outros animais ou formar bancos de sementes no solo (Jakobsson et al. 2006; Long et al. 2015).

Além de investir no tamanho da semente, o que pode evitar a inviabilização de algumas, aumentando as chances do embrião não ser alcançado pelo besouro predador (Siscart et al. 1999), *Parkia multijuga* frutifica em massa e de forma intermitente numa estratégia conhecida como *mast-fruiting* ou *mast-seeding*, estratégia essa, comum em Poaceae, que possui dispersão anemocórica, mas também presente em espécies com sementes dispersas por animais (Hopkins 1983; Kelly et al. 2000; Kelly et al. 1992). Segundo Janzen (1974) e Kelly et al. (1992) esta estratégia pode surpreender o predador e minimizar a ação deste, quando, ao produzir grandes quantidades de sementes, a planta sacia o predador e protege algumas sementes da predação primária.

A partir das observações realizadas e informações disponíveis na literatura consultada (Janzen 1974; e Kelly et al. 1992; Kelly *et al.* 2000), testamos as seguintes hipóteses: 1). A porcentagem de sementes íntegras nos indivíduos que frutificaram em maior quantidade seria maior, no que poderia ser uma resposta a estratégia de *mast-fruiting* desenvolvida pela planta; 2) Porcentagens de sementes predadas, íntegras e abortadas em *Parkia multijuga*, serão semelhantes aos de outros trabalhos, mas que o impacto causado pela predação seria minimizado pelo tamanho de suas sementes e a quantidade de reservas nutritivas disponíveis para saciar o predador; 3). Plântulas originárias de sementes parcialmente predadas apresentariam características de desnutrição e morreriam mais rapidamente que plântulas de sementes íntegras.

Diante das hipóteses que tínhamos, o presente trabalho pretende responder as seguintes perguntas: a) Sendo que a predação parcial de sementes não obrigatoriamente inviabiliza a germinação destas, até que nível essa afirmação pode se confirmar em *Parkia multijuga*? b) A predação parcial simulada afeta o *fitness* das plântulas e compromete seu desenvolvimento? c) Que porcentagem de sementes sofrem predação pré-dispersão? d) Que porcentagem de sementes continuam viáveis após a predação pré-dispersão?

Materiais e Métodos

COLETA DE FRUTOS E ANÁLISES INICIAIS

Nós coletamos frutos de 15 indivíduos de *Parkia multijuga* entre os meses de agosto e novembro de 2017. Três destas árvores estão localizadas no Campus III do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) em Manaus, e 12 estão localizadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) há 26 km ao norte de Manaus – 03°08' S e 59°52' W. Nenhum dos frutos coletados no Campus do INPA apresentava sinal de predação por besouros, já os frutos coletados RFAD eram facilmente diferenciados dos íntegros a partir dos orifícios deixados pelos *Acanthoscelides*. Os frutos dos primeiros oito indivíduos da RFAD foram coletados em sua totalidade o que nos permitiu saber exatamente a frutificação total destes indivíduos, mas dos três últimos, amostrou-se aproximadamente ½, ½ e ¼ dos frutos, respectivamente. A partir das amostras coletadas dos três últimos estimou-se a frutificação total destes indivíduos. A medida que eram coletados, os frutos eram separados em categorias (predados e íntegros), e armazenados em sacos plásticos. Todo material coletado foi guardado e ficou até o mês de julho de 2018 em sala de secagem de plantas, quando, então, os frutos foram abertos, tiveram suas sementes extraídas e contabilizadas as íntegras, as brocadas e as abortadas. Dos frutos abertos, 397 correspondiam ao somatório de amostras de 11 dos 12 indivíduos da RFAD. Estas amostras

variaram entre 1,65% e 70% ($\bar{x} = 23\%$, $\sigma = 21$ e $R = 68$) de todos os frutos produzidos naquela estação por indivíduo e foram utilizadas para estimar a porcentagem de sementes íntegras e predadas nos frutos. As sementes que não apresentavam dano aparente foram misturadas em um único lote e postas de molho em água por 24 horas, aquelas que boiaram foram descartadas e das que sobraram foram separadas 450 para o experimento seminal.

As sementes que apresentavam marcas de predação por bruquídeos, cujo tegumento ainda não fora rompido por estes, foram separadas, e por sorteio selecionadas 100. Estas sementes foram medidas na sua espessura, largura e comprimento e então abertas para se remover os besouros que estavam mortos dentro delas e verificar se o embrião havia sido atingido pela predação destes. Cada uma das sementes foi pesada em balança eletrônica de precisão Bel Modelo S1002 e o peso comparado com o de outras sementes íntegras com o máximo possível de semelhanças nas medidas. A partir destes dados pôde-se estimar a porcentagem de predação nas sementes predadas e também a frequência da presença de cada gênero de bruquídeo. Os besouros, até o momento da escrita deste trabalho estão em fase de identificação para logo após serem depositados na coleção entomológica do INPA. Utilizando estas mesmas sementes verificamos se havia correlação entre a intensidade da predação e o *status* do embrião (se predado ou intacto) e também o tamanho da semente e o *status* do embrião.

EXPERIMENTO SEMINAL

As 450 sementes do experimento seminal foram lavadas com uma solução de hipoclorito de sódio a 2% ficando de molho por dois minutos (Barbosa 1984) e toda goma aderida ao tegumento foi removida. O experimento foi montado no modelo de delineamento inteiramente casualizado com três tratamentos e dois controles, cada um contando com 90 sementes, distribuídas em três repetições de 30. No Controle 1 foram incluídas sementes inteiras e intactas, o Controle 2 possuía sementes inteiras cuja dormência fora quebrada por escarificação do lado a favor da saída da radícula utilizando-se lixa D'Água 231Q Grão P80. A região da semente foi escarificada até aparecer a parte de cor creme que corresponde aos cotilédones. As sementes dos tratamentos 1, 2 e 3 foram escarificadas seguindo o molde das do Controle 2, em seguida foram medidas com paquímetro manual e serradas transversalmente com serra manual *safe-flex bi-metal*. A partir das medidas, foram removidos, do lado oposto ao embrião, aproximadamente; 75, 50 e 30% dos cotilédones das sementes para cada um dos três tratamentos, respectivamente. Em seguida todas as sementes foram pesadas em Balança

Analítica de Precisão Scientech Sa210. Desse ponto em diante os tratamentos 1, 2 e 3 foram, então, denominados de T75, T50 e T30 para melhor compreensão.

Para a semeadura utilizamos tubetes plásticos de 185 cm³, numerados individualmente, com substrato de areia comum. Um dia antes da semeadura, o substrato foi lavado com uma solução de 2% de hipoclorito de sódio diluído em água (Barbosa 1984). As sementes foram então semeadas e cobertas com uma camada de areia de cerca 1 cm. Para diminuir a contaminação por fungos e bactérias a primeira rega foi feita com a mesma solução de hipoclorito de sódio já mencionada.

A irrigação foi realizada diariamente e a germinação foi avaliada tendo como critério a emergência do gancho epicotiledonar acima do substrato. Após 30 dias de andamento, quando já haviam plântulas morrendo, o experimento foi interrompido. Avaliou-se e foi contabilizada a formação de plântulas normais, considerado pelo perfeito desenvolvimento de todas as suas partes no momento da abertura dos folíolos, o peso fresco, o peso seco, o tamanho das plântulas e a sobrevivência destas. Também calculamos o Índice de Velocidade de Germinação (IVG) de acordo com Maguire (1962) a partir da fórmula $IVG = \sum(G_i/t_i)$, e o Tempo Médio de Germinação (TMG) segundo Labouriau (1983) dado pela seguinte fórmula: $\bar{t} = \frac{\sum n_i \cdot t_i}{\sum n}$. Todo experimento foi executado no Laboratório de Cultura de Tecidos do Instituto de Ciências Biológicas da UFAM e na Casa de Vegetação na Universidade Federal do Amazonas (UFAM) onde a Temperatura Média = 30±2 °C, Irradiância Média = 700 mmol/m²/s e UR = 45% ± 5, dados obtidos por medição com Porômetro portátil *Steady State Porometer modelo LI - 1600M*.

Os dados do experimento foram submetidos a testes de normalidade de amostras (Kolmogorov-Smirnov e Shapiro-Wilk) e às comparações de médias foram aplicadas Análises de Variância simples (One Way ANOVA) e teste de Tukey também a 0,05% de significância. Para comparação de médias de dados com distribuições não normais utilizamos o teste de Kruskal-Wallis.

Para verificarmos o efeito do *mast-fruiting* sobre a quantidade de frutos ou de sementes íntegras que ficariam disponíveis no banco de sementes no solo, comparamos as proporções de sementes e frutos predados e íntegros com a frutificação total do indivíduo ao qual pertenciam. Utilizando o teste de Kolmogorov-Smirnov e Shapiro-Wilk, constatamos que as distribuições não eram normais, então, através do teste de Spearman verificamos se haviam correlações entre a frutificação total do indivíduo e a proporção de frutos ou sementes íntegras.

Utilizamos o *Software* estatístico gratuito R (R Development Core Team 2009) e a ferramenta *Excel* do pacote *Microsoft® Office* da *Microsoft®*, para analisar os dados.

Resultados

PREDAÇÃO NOS FRUTOS E SEMENTES

Nosso estudo contabilizou a porcentagem de sementes abortadas, predadas e íntegras por fruto, de amostras de 11 indivíduos de *Parkia multijuga* localizados em duas populações diferentes. Cada amostra de frutos correspondeu de 1,65% a 70% da produção total por indivíduo naquela estação (Figura i - 1).

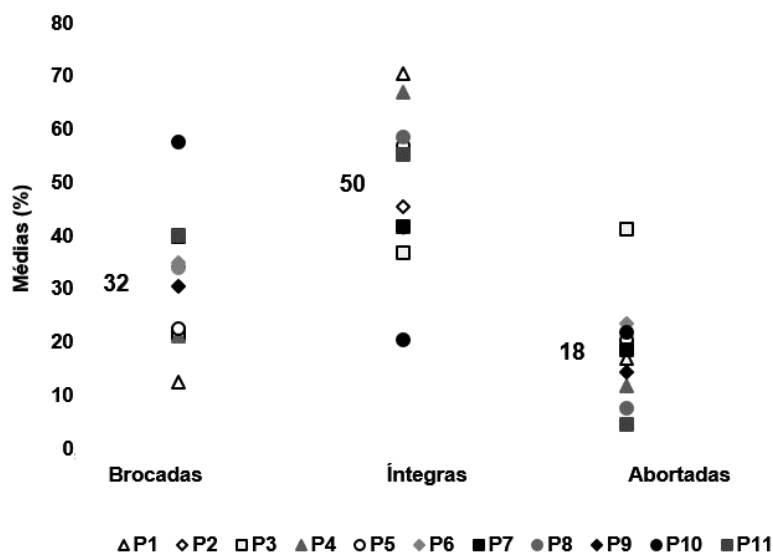


Figura i - 1: Status das sementes dentro dos frutos de 11 amostras de 11 indivíduos de *Parkia multijuga* distribuídos em duas populações na Reserva Florestal Adolpho Ducke. Cada amostra é uma representação equivalente de 1,65% a 70% da frutificação total de cada indivíduo naquela estação. Os valores das médias estão registrados no gráfico em cada grupo de sementes

Cerca de 50% das sementes de *Parkia multijuga* não são atingidas pela predação dos bruquídeos e cerca de 32% o são, as outras sementes (18%) são abortadas antes de completarem seu desenvolvimento. As proporções entre indivíduos, destes três grupos de sementes foram semelhantes para a maioria das amostras de frutos dos indivíduos analisados.

O teste de Spearman aplicado a 0,05% de significância demonstrou não haver correlação entre produção total por indivíduo e frutos ou sementes íntegras, $p > 0,05$ conforme apresentado na Tabela 1.

Tabela 1: Porcentagens de frutos íntegros (FÍ), frutos predados (FP), sementes íntegras (SÍ), sementes predadas (SP) e frutificação total (FT) por indivíduo. “x” = dados ausentes, $p = p\text{-value}$.

		P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P9	P10	P11	p
F	Í	78,9	77,3	60,5	54,6	50,1	47,5	33,8	58,6	61,	34,6	46,9	39,7	0,246
	P	21,0	22,6	39,4	45,3	49,8	52,5	66,1	41,3	38,9	65,3	53,1	60,2	
S	Í	85,0	56,9	62,9	76,0	71,5	54,2	51,1	63,3	x	64,4	26,3	58,0	0,754
	P	15,0	43,0	37,0	23,9	28,4	45,7	48,8	36,6	x	35,5	73,6	41,9	
FT		409	238	76	119	315	120	207	115	131	±442	±720	±1032	

NÍVEIS DE PREDACÃO NAS SEMENTES

A comparação entre o peso de sementes predadas com sementes íntegras, o estado do embrião nestas sementes e os gêneros de besouros presentes nas mesmas, resultou na seguinte estimativa apresentada na Figura i - 2.

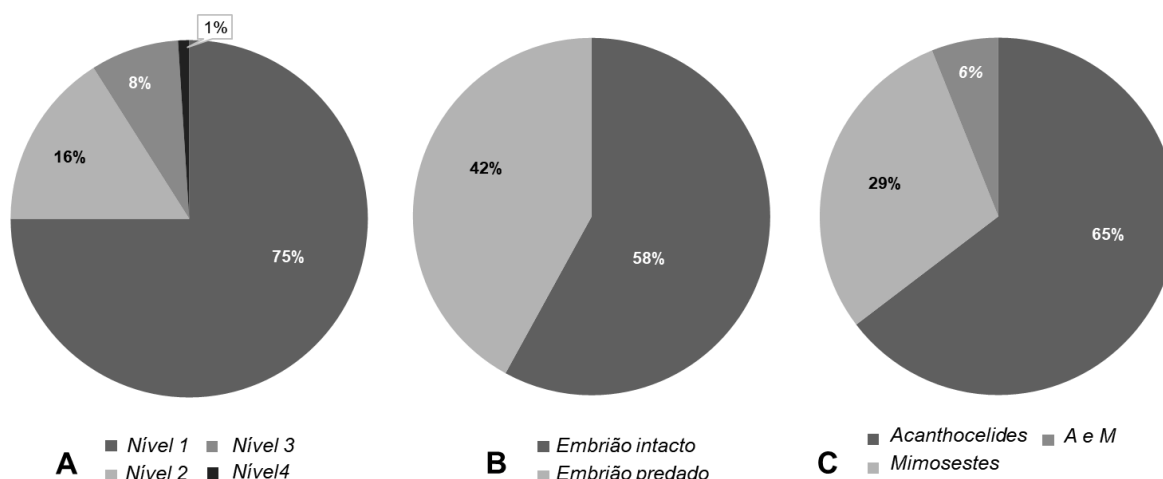


Figura i - 2: (A) Níveis de predação verificados em 100 sementes predadas escolhidas aleatoriamente de 10 indivíduos de *Parkia multijuga*: Nível 1 (1,00% - 30,00% Predada), Nível 2 (30,01% - 50,00% Predada), Nível 3 (50,01% - 75,00% Predada), Nível 4 (>75,01% Predada). (B) Estado do embrião, se predado ou não predado, verificado nas mesmas 100 sementes; (C) Gêneros de bruquídeos encontrados nestas 100 sementes.

Categorizadas como predação de Nível 1, a maior parte das sementes, 75% delas, tiveram seus cotilédones consumidos em até 30%. Em um segundo nível (Nível 2) foi verificado uma predação parcial entre 30% e 50,01%, nesta categoria se encontrava 16% das sementes. O Nível 3, o que corresponde a uma predação maior que 50% e menor que 75,01% continha 8% das sementes. Por fim, em somente 1 semente a predação foi maior que 75%. O embrião foi

consumido, inviabilizando a semente em 42% dos casos. Nas sementes de Nível 1 a quantidade de embriões predados foi menor em relação as outras categorias de semente.

65% das sementes foi predada por besouros do gênero *Acanthoscelides*. Em 29% só foram encontrados *Mimosestes* e somente em 6% haviam os dois gêneros de besouros juntos. As sementes que apresentaram os maiores níveis de predação, em sua maioria, haviam sido predadas por *Mimosestes* (Figura i - 3A) e as que apresentaram maiores porcentagens de predação tinham maiores chances de terem o embrião predado (Figura i - 3B).

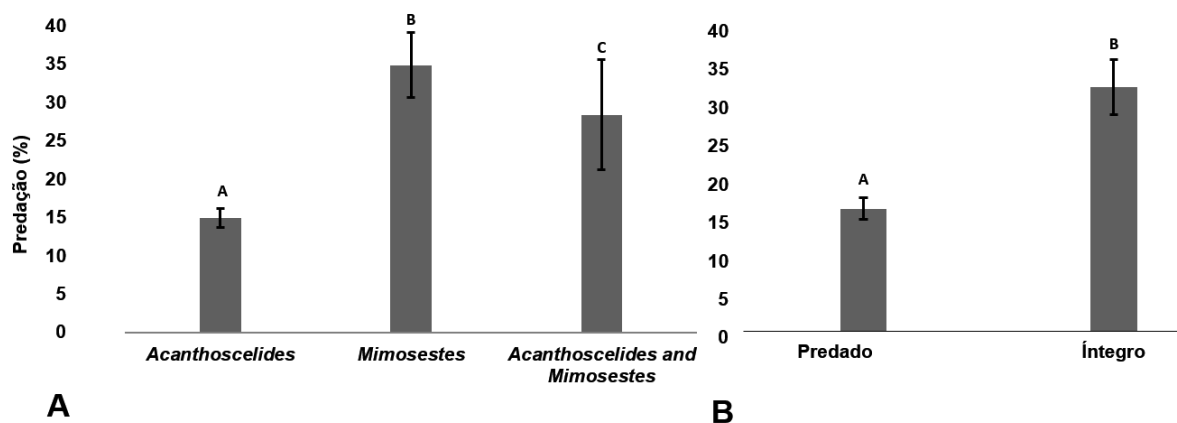


Figura i - 3: Porcentagem (média + erro padrão) de predação relacionada ao gênero de bruquídeo presente na semente e ao estado do embrião. Letras iguais não possuem médias significativamente diferentes pelo teste de Tukey ou Kruskal-Wallis ($P > 0,05$), letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias pelo teste de Tukey ou Kruskal-Wallis ($P < 0,05$). (A) Porcentagem média de predação relacionada ao gênero de bruquídeo presente na semente. (B) Porcentagem média de predação relacionada ao estado do embrião, se intacto ou predado

A maior parte das sementes foram predadas pelos *Acanthocelides* e apesar de menores, os *Mimosestes* foram responsáveis pelos maiores níveis de predação. A média de predação das sementes que tiveram o embrião predado foi maior que a média das sementes que mantinham o embrião intacto.

Para avaliarmos se sementes maiores tem menos chances de terem o embrião predado comparamos o tamanho de 58 sementes com embrião predado e 42 sementes com embrião intacto, os resultados (Figura i - 4) mostram que não há diferença significativa ($p > 0,05$, teste de Tukey) entre o tamanho médio das sementes.

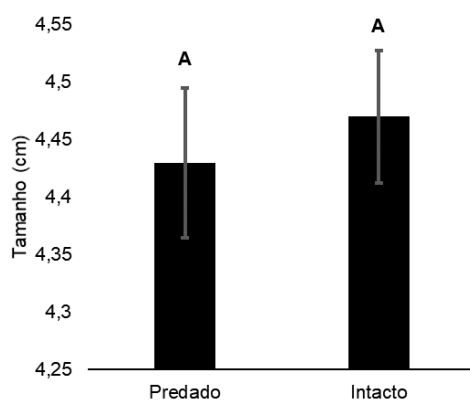


Figura i - 4: Comparação do tamanho médio entre sementes de *Parkia multijuga* parcialmente predadas que tiveram o embrião predado e o embrião intacto. As letras iguais indicam não haver diferença significativa pelo teste de Tukey executado a 0,05% de significância.

EXPERIMENTO SEMINAL

Houve diferença significativa em quase todas as variáveis avaliadas no experimento. Os níveis de predação simulada foram proporcionalmente inversos as variáveis observadas, em sua maioria. O Controle 1 (C1) teve somente 1 semente germinada, dois dias antes da finalização do experimento, não sendo utilizada como valor estatístico para as últimas análises, todas as outras sementes permaneceram dormentes. O experimento foi finalizado 30 dias após a semeadura, logo que se observou que as plântulas começavam a morrer por falta de nutrição.

O início da germinação nos tratamentos, se deu, cerca de 3 dias antes das primeiras sementes do Controle 2 (C2) começarem a germinar, mas a quantidade total de sementes germinadas foi inferior ao C2 em todos os tratamentos, diminuindo, à medida que aumentava o nível de predação simulada na semente (Figura i - 5).

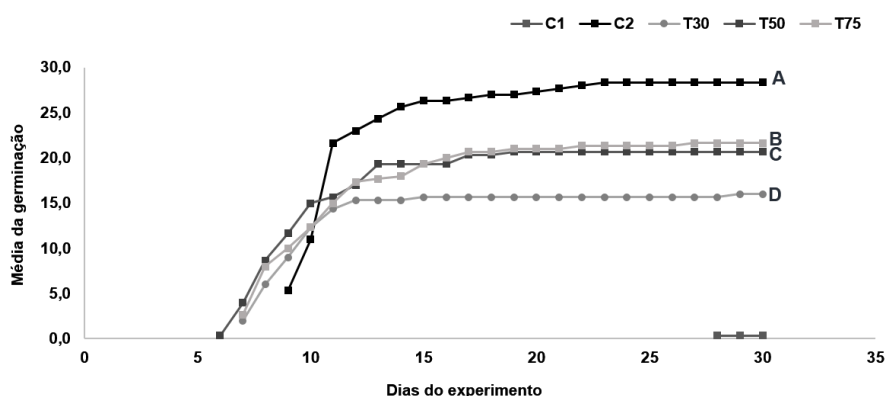


Figura i - 5: Curva de germinação de sementes de *Parkia multiuga* submetidas a três tratamentos + dois controles: Sementes intactas (C1); dormência quebrada por escarificação (C2); 30% dos cotilédones removidos (T30); 50% dos cotilédones removidos (T50); 75% dos cotilédones removidos (T75). Os valores correspondem as médias das repetições. Letras diferentes indicam uma diferença significativa entre as médias ($p < 0,05$)

Apesar de muito próximas, o teste de Kruskal-Wallis executado a 0,05% de significância para comparação de médias de T30 e T50, resultou em diferença significativa entre estes tratamentos ($p < 0,05$). De forma semelhante, houve diferença significativa entre os tratamentos e controle para os valores de Índice de Velocidade de Germinação (IVG) e Tempo Médio de Germinação (TMG) conforme apresentado na Tabela 2.

Tabela 2: Tempo médio de germinação (TMG) e índice de velocidade de germinação (IVG) de sementes de *Parkia multijuga* submetidas a três tratamentos + dois controles: Sementes intactas (C1); dormência quebrada por escarificação (C2); 30% dos cotilédones removidos (T30); 50% dos cotilédones removidos (T50); 75% dos cotilédones removidos (T75). Letras diferentes indicam uma diferença significativa entre as médias ($p < 0,05$)

Variável	Tratamentos							
	C2		T75		T50		T30	
TMG (dias)	11,5	A	9,6	B	10,3	C	10,8	D
IVG (dias)	7,01	A	1,93	B	3,22	C	3,54	D

*Valores seguidos de letras distintas nas linhas, diferem entre si em nível de significância de 5% ($p < 0,05$)

O Tempo Médio de Germinação (TMG) refere-se à soma do número de sementes germinadas multiplicado pelo tempo de incubação em dias, dividido pela soma de sementes germinadas por dia (Labouriau, 1983), já o Índice de Velocidade de Germinação (IVG) que é a divisão entre o somatório das sementes germinadas no dia dividido pelo dia de germinação e os dias de duração do experimento (Maguire, 1962) avalia o vigor das sementes. Tanto o TMG quanto o IVG foram inversamente proporcionais a porcentagem de dano artificial provocado nas sementes de acordo com o tratamento.

A Figura i - 6, apresenta os dados de mortalidade de sementes, que foram atingidas por fungos e provavelmente outros patógenos, como bactérias, antes de iniciar o processo germinativo. Isso explica a menor quantidade de sementes germinadas dos tratamentos em relação ao C2.

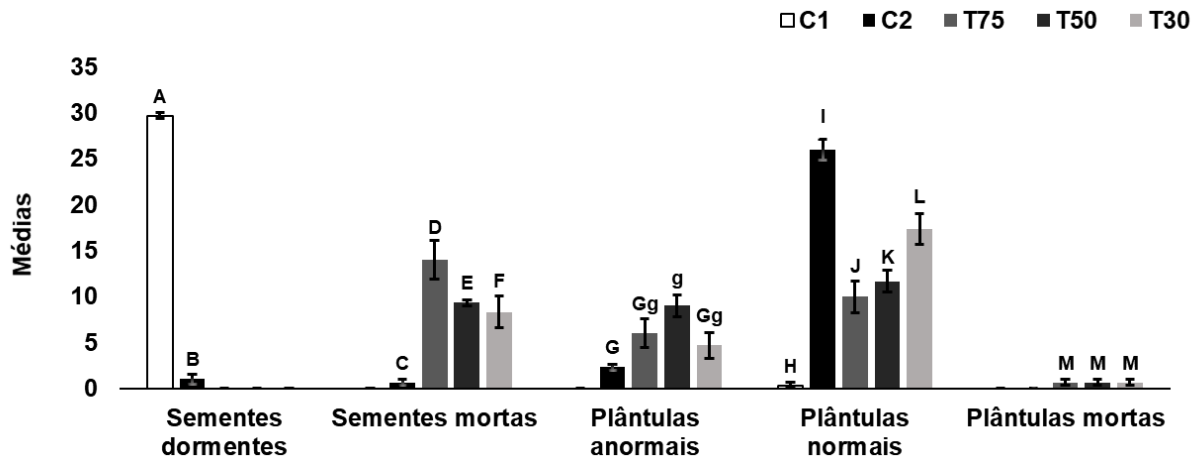


Figura i - 6: Sementes e plântulas de *Parkia multijuga* após finalização do experimento (média + erro padrão). Letras iguais indicam que não houve diferença significativa entre as médias ($p > 0,05$). Sementes intactas (C1); dormência quebrada por escarificação (C2); 30% dos cotilédones removidos (T30); 50% dos cotilédones removidos (T50); 75% dos cotilédones removidos (T75).

As variáveis plântulas anormais e plântulas mortas não seguiram o padrão comum a todas as outras. T50 obteve o maior número de plântulas anormais e a quantidade de plântulas mortas foi igual para todos os três tratamentos. Conseqüentemente não houve diferença significativa ($p > 0,05$) entre as médias dos três tratamentos para as duas variáveis citadas.

O experimento ainda avaliou o peso da massa fresca, o peso da massa seca e o tamanho total das plântulas normais, estes valores estão expressos na Figura i - 7 A e B.

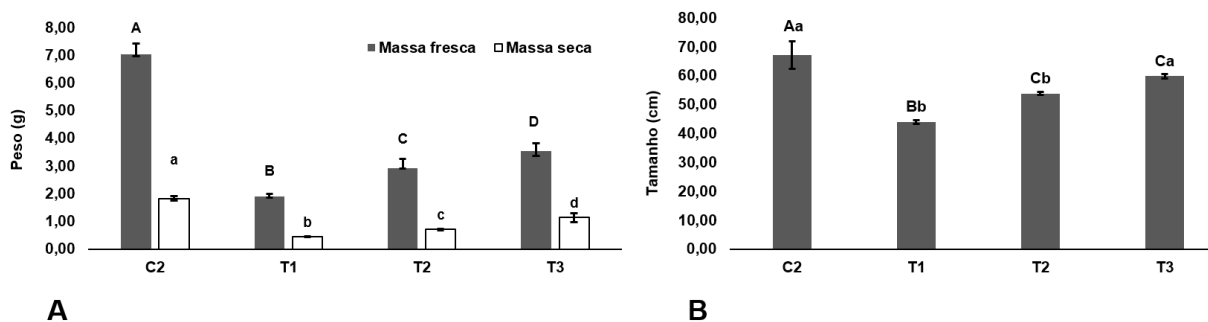


Figura i - 7: (A) Peso da massa fresca/seca & (B) tamanho das plântulas de *Parkia multijuga* cujas sementes germinaram submetidas a três tratamentos + dois controles: Sementes intactas (C1); dormência quebrada por escarificação (C2); 30% dos cotilédones removidos (T30); 50% dos cotilédones removidos (T50); 75% dos cotilédones removidos (T75). Letras diferentes indicam uma diferença significativa entre as médias ($p < 0,05$) pelo teste de Tukey ou Kruskal-Wallis.

As variáveis no peso da massa fresca, peso da massa seca e tamanho da plântula foram inversamente proporcionais ao tamanho da área removida dos cotilédones. O C2, composto por sementes inteiras escarificadas, apresentou a maior média de peso fresco e seco e o maior tamanho de plântula, seguido do T30 que teve 30% da área dos cotilédones removida. O T75 (75% da área dos cotilédones removida) apresentou os menores valores de peso fresco e seco e tamanho das plântulas. O teste de Shapiro-Wilk constatou que os dados de massa seca de T30 não possuíam distribuição normal, então, para esta variável, aplicou-se o teste de Kruskal-Wallis cujo valor de $p = 0.02$.

QUANTAS SEMENTES SOBREVIVEM?

Os resultados obtidos foram condensados e apresentados na Figura i - 8 onde podemos observar uma provável quantidade de sementes sobreviventes que sofreram predação pré-dispersão, mas que ainda assim poderão contribuir com a regeneração natural da espécie, caso escapem de predadores de plantas jovens.

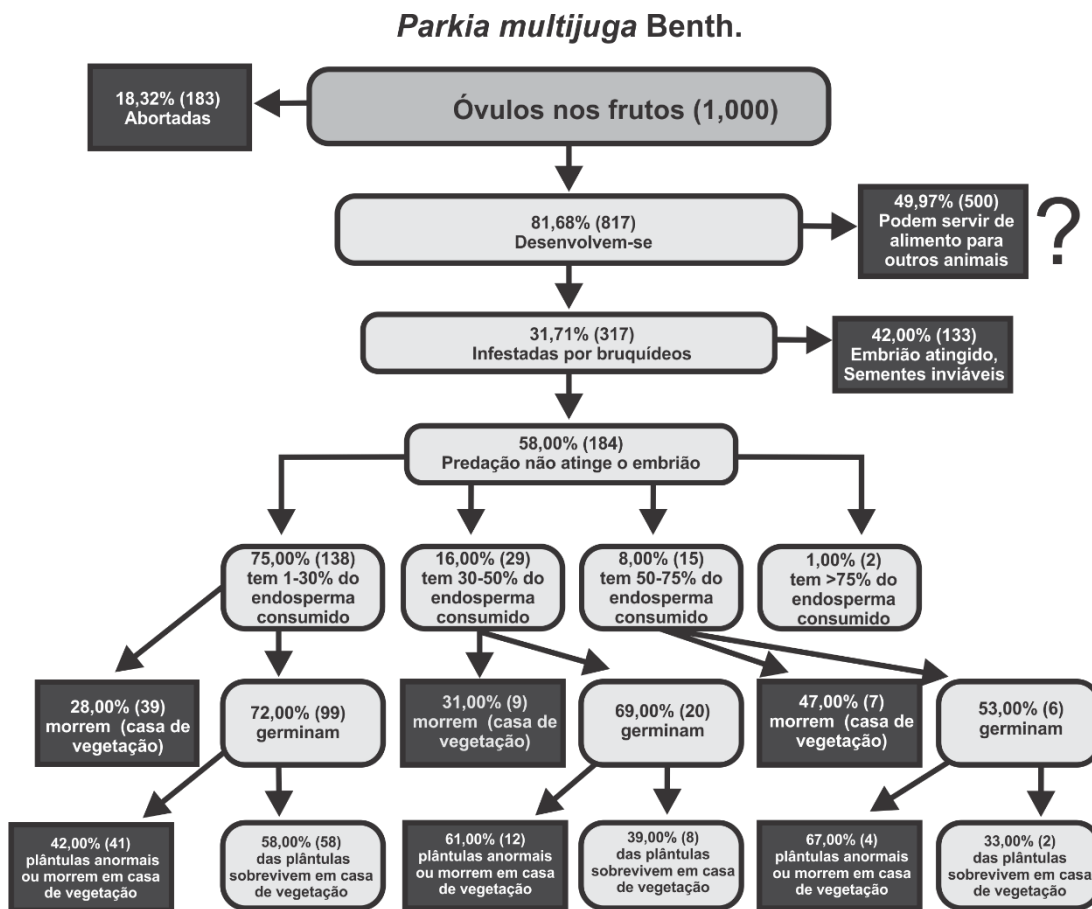


Figura i - 8: Fluxograma do desenvolvimento e sobrevivência de sementes de *Parkia multijuga*. Dados (porcentagens) de predação pré-dispersão coletados em campo (404 frutos de 11 indivíduos) e em casa de vegetação a partir de experimento com simulação de predação. Um exemplo considerando 1,000 sementes.

Das sementes predadas por bruquídeos somente cerca de 20% sobrevivem e geram plântulas saudáveis. O experimento em casa de vegetação demonstrou que a maioria das sementes é morta por fungos e patógenos que atingem os cotilédones expostos ou grande parte é inviabilizada pela predação do embrião. Algumas sementes predadas que germinam tem mais chances de gerar plântulas anormais, estas, provavelmente não sobreviverão nos primeiros dias de sua existência (Moles *et al.* 2003; Moles & Westoby 2004).

Discussão

PREDAÇÃO DE FRUTOS E SEMENTES

Os resultados que descrevem as proporções de sementes íntegras, predadas e abortadas entre os indivíduos estudados são semelhantes aos observados por Simon & Hay (2003) que estudaram seis espécies de Caesalpinioideae cujos frutos são predados por bruquídeos. Destas seis espécies, quatro seguem o padrão de *Parkia multijuga*, onde a maior parte das sementes permanecem intactas e a porcentagem de predadas é maior que a de sementes abortadas. Outros estudos com várias espécies de Fabaceae também verificaram que a maior parte das sementes permanecem íntegras (Han *et al.* 2018; Souza & Fagundes 2017; Souza *et al.* 2015).

Para entender a causa das sementes abortadas seria necessário um estudo dos fatores que afetam a formação das sementes antes e depois da fertilização (Hossaert & Valéro 1988). Após a fertilização o aborto pode estar relacionada com a predação que ocorre antes que as sementes atinjam seu completo desenvolvimento (Szentesi 2006) o que pôde ser verificado em *Parkia multijuga*. Muitas das sementes abortadas que não atingiram seu desenvolvimento completo possuíam orifícios de saída de bruquídeos. Sementes grandes, como as de *P. multijuga* demoram mais tempo para completar seu desenvolvimento do que as sementes menores de outras espécies, isso pode favorecer os bruquídeos que teriam mais tempo para pôr seus ovos e justificar o aborto antes do desenvolvimento completo (Moles *et al.* 2003).

Nossa hipótese de número 1 não foi confirmada pelos testes de Pearson e Spearman. Acreditávamos que aqueles indivíduos que frutificaram mais, teriam maiores proporções de frutos ou sementes íntegras, o que não foi atestado. Proporções entre sementes predadas, íntegras e abortadas parecem ser constantes, pelo menos para a maioria dos indivíduos. Como visto anteriormente a média de sementes íntegras é maior que as médias de sementes predadas e abortadas, sendo positivo para o indivíduo frutificar em maior quantidade, mas o que foi observado entre indivíduos de *Parkia multijuga* foi que a frutificação não afeta nestas

proporções. Uma avaliação melhor da eficiência da estratégia de *Mast-fruiting* poderia ser realizada através de estudos que comparassem espécies do mesmo gênero, mas com estratégias de frutificação diferentes.

Entre as sementes predadas foram verificados diferentes níveis de predação, isso pode ser explicado pelo gênero de bruquídeo que parasitou a semente e a quantidade destes dentro delas. Os *Mimosestes* têm cerca da metade do tamanho dos *Acanthoscelides*, (Kingsolver & Johnson 1978), talvez isso explique o fato de que na maioria das sementes predadas haviam mais de um indivíduo, e os maiores níveis de predação foram encontrados nas sementes parasitadas por *Mimosestes*.

Diferentes níveis de predação de sementes são observados na grande maioria dos estudos sobre predação pré-dispersão de sementes (Bonal, Muñoz & Díaz 2007; Branco, Branco, Merouani & Almeida 2002; Han et al. 2018; Oliver & Chapin 1984; Vallejo-Marin, Domínguez & Dirzo 2006; Xiao, Harris & Zhang 2006) e está relacionado a saciedade do predador. Produzir sementes maiores é considerada uma estratégia que diminui as chances do embrião ser atingido (Siscart et al. 1999). Em *Parkia multijuga* não foi confirmado esta hipótese. Os dados aqui descritos mostraram que provavelmente os besouros não preferem um lado da semente para ovipositarem, seja o lado do embrião ou o lado oposto, sendo assim, as chances de o embrião ser atingido parecem ser as mesmas de outras áreas da semente. Sementes com menores níveis de predação parcial também tiveram o embrião predado por que a larva do besouro penetrou exatamente no lado do embrião.

A presença de uma quantidade significativa de sementes predadas somente por *Mimosestes*, sugere que estes não dependem dos *Acanthocelides* para entrar nas sementes, observação diferente da realizada por Hopkins (1984) que estudou a estratégia de ataque de bruquídeos em 10 espécies de *Parkia*. Encontra-se em andamento experimentos para determinar qual a classe de Guilda que os *Mimosestes* se agrupam de acordo com Johnson & Romero (2004).

EXPERIMENTO SEMINAL

Os resultados obtidos no experimento seminal com sementes artificialmente predadas confirmam nossa hipótese de número 2 e corroboraram os dados de resultados de diversos estudos com temática semelhante (Bonal et al. 2007; Branco et al. 2002; Han et al. 2018; Oliver & Chapin 1984; Vallejo-Marin et al. 2006; Xiao et al. 2006). O tamanho das sementes de *Parkia multijuga* permitiu que estas suportassem danos de até 75% de perda dos cotilédones e ainda assim manter a capacidade germinativa em porcentagens significativas.

O C1 seguiu o padrão esperado e já relatado em trabalhos como (Barbosa, Vastano Jr & Varela 1984; Cruz & Pereira 2015; Melo, Mendonça, Nazário & Mendes 2011). A única semente germinada a 28 dias do experimento não foi utilizada para comparações entre as outras variáveis.

Se por um lado as sementes que tiveram parte do tegumento removido germinam mais rápido (Speziale *et al.* 2018; Tella *et al.* 2016) o que também pôde ser observado em nosso estudo através do IVG e do TMG, as chances de mortalidade destas sementes também aumenta, já que a remoção de parte do tegumento protetor eleva criticamente a velocidade de embebição e também torna a semente mais suscetível a ataques de fungos que necrosam o tecido e alcançam com mais facilidade o embrião inviabilizando-o antes de germinar (Baskin & Baskin 2014; Ceballos *et al.* 2016; Ellis, Hong & Roberts 1990; Perea *et al.* 2011).

As sementes sob os tratamentos tiveram sua capacidade de embebição ampliada, o que também poderia ter causado os danos que levaram a necrose do tecido (Ellis *et al.* 1990). Quando a semente absorve água de forma gradual há tempo para que esta reorganize ou repare membranas (Calvi, Audd, Vieira & Ferraz 2008; Khan, 1992; Sung & Chang 1993).

Partindo do pressuposto que as sementes dos tratamentos tiveram seu tamanho diminuído após a remoção de parte dos cotilédones destas, a maior velocidade de germinação dos tratamentos passa a ter uma segunda explicação a de que sementes menores tem maiores velocidades de germinação segundo Baskin & Baskin (2014) e Souza & Fagundes (2014).

A quantidade de plântulas anormais acompanhou o tamanho da injúria causado nas sementes dos tratamentos, sendo que o tratamento que teve 50% do embrião removido teve média superior a todos os outros tratamentos. Talvez isso se justifique pelo fato de que as sementes utilizadas no experimento variaram muito no tamanho (3.35cm a 5.40cm) e peso (3.3g a 6.7g) originais. A remoção de 50% da área de uma semente grande muitas vezes correspondeu a 75% da área de uma semente menor, o que deixava o embrião destas sementes menores muito próximos da área do dano causado e mais acessível a ação de fungos e outros patógenos, podendo, assim, aquela semente, gerar uma plântula anormal.

As plântulas consideradas normais geradas por sementes predadas artificialmente obtiveram menores valores de peso fresco, seco e tamanho total, confirmando nossa hipótese 3. Sendo os cotilédones a estrutura nutritiva de muitas espécies na fase inicial das plântulas (Evert *et al.* 2014) era esperado que plântulas com menores reservas nutritivas teriam seu desenvolvimento retardado e cresceriam com menores taxas de peso e tamanho. Moles & Westoby (2003, 2004) e Souza & Fagundes (2014) afirmam que, apesar de sementes menores germinarem mais rápido, plântulas de sementes maiores tem maior *fitness* e probabilidade de estabelecimento. Se considerarmos a submissão das sementes aos tratamentos já mencionados

como uma diminuição no tamanho destas, podemos concluir que as plântulas geradas a partir de sementes que sofreram predação parcial, terão menores chances de estabelecimento e sobrevivência em campo que sementes intactas.

Ao final do experimento todas as seis plântulas mortas (duas por tratamento) não possuíam mais reservas nutritivas, o que sugere que morreram por inanição. Diferenças significativas entre número de plântulas mortas poderiam ser observadas caso o experimento durasse mais tempo, mas a necessidade de coletar outros dados que só seriam possíveis com as plântulas vivas limitou o tempo de duração do experimento.

QUANTAS SEMENTES SOBREVIVEM?

Nossos resultados permitem inferir uma quantidade de sementes viáveis que fica no solo, pós predação pré-dispersão por bruquídeos. Em frutos infestados, somente cerca de 32% das sementes que atingem seu desenvolvimento completo são predadas por bruquídeos, as outras 50% poderão servir de alimento para mamíferos dispersores como cutias, cotiaras, ratos e marsupiais (Hopkins, 1986; Alves, M.M., dados não publicados). De 317 sementes predadas por bruquídeos, aproximadamente 72 poderão gerar plântulas saudáveis e contribuir para a regeneração natural da espécie caso não sejam consumidas por predadores de plantas jovens.

A estratégia de *mast-fruiting* desenvolvida em *Parkia multijuga* eleva a quantidade de frutos produzidos em uma estação, o que está associado a abundância no número de sementes que entram no banco de sementes do solo (Jakobsson et al. 2006; Long et al. 2015). Se parte destas sementes são predadas, elas precisariam germinar antes que o tecido exposto sofra necrose (Baskin & Baskin 2014; Ceballos et al. 2016; Perea et al. 2011). Na Amazônia a época chuvosa se inicia durante o período de dispersão primária de *Parkia multijuga* (Carvalho, 2009) e a água das chuvas pode ativar a germinação destas sementes. O desmatamento da floresta, que vem aumentando nos últimos anos, pode causar mudanças nos níveis de precipitação anual e alteração no período chuvoso da região (Molion, 1987). De acordo com Nobre (2016) a Amazônia já perdeu quase 20% de Floresta e Fonseca et al. (2018) registra que em dezembro de 2018 o aumento no desmatamento em relação a dezembro de 2017 foi de 34%. Nobre (2016) ainda alerta para a possibilidade da savanização deste Bioma e os efeitos que estas alterações causariam nas interações e história de vida de *P. multijuga* ainda precisam ser estudados.

Agradecimentos

A Percy Sladen Memorial Fund Grants, a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, a administração e todos os funcionários da Reserva Florestal Adolpho Ducke. A Dr^a Eva M^a A. C. Atroch e a Universidade Federal do Amazonas por ceder a estrutura utilizada na realização de parte da metodologia dessa pesquisa.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Referências

- Azani, N., Babineau, M., Bailey, C. D., Banks, H., Barbosa, A. R., Pinto, R. B., Bruneau, A. (2017). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny The Legume Phylogeny Working Group (LPWG). *Taxon*, 66(1), 44–77.
- Barbosa, A. P., Vastano Jr, B., & Varela, V. P. (1984). Tratamentos Pré-Germinativos de Sementes de Espécies Florestais Amazônicas. II-Visgueiro (*Parkia pendula* Benth. Leguminosae-Mimosoideae). *Acta Amazonica*, 14(1–2), 280–288.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination (Second edition). San Diego, CA: *Elsevier/AP*.
- Bonal, R., Muñoz, A., & Díaz, M. (2007). Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evolutionary Ecology*, 21(3), 367–380. doi:10.1007/s10682-006-9107-y
- Branco, M., Branco, C., Merouani, H., & Almeida, M. H. (2002). Germination success, survival and seedling vigour of *Quercus suber* acorns in relation to insect damage. *Forest Ecology and Management*, 166(1–3), 159–164. doi:10.1016/S0378-1127(01)00669-7
- Calvi, G. P., Audd, F. F., Vieira, G., & Ferraz, I. D. (2008). Tratamentos de pré-embrição para aumento do desempenho germinação de sementes de *Parkia multijuga* Benth. *Revista Forestal Latinoamericana, Venezuela*, 23(2), 53–65.
- Camargo, J. L. C., Ferraz, I. D. K., Mesquita, M. R., Almeida, B. S., & Brum, H. (2008). Guia de propágulos e plântulas da Amazônia (Vol. 1). Manaus.
- Carvalho, P. E. R. (2009). Faveira-Benguê *Parkia multijuga*. Embrapa Florestas-Comunicado Técnico (INFOTECA-E).
- Ceballos, L., Andary, C., Delescluse, M., Gibernau, M., Mckey, D., & Hossaert-Mckey, M. (2016). Effects of sublethal attack by a sucking insect, *Hyalymenus tarsatus*, on *Sesbania drummondii* seeds: Impact on some seed traits related to fitness. *Écoscience*, 9(1), 28–36. doi:10.1080/11956860.2002.11682687
- Center, T. D., & Johnson, C. D. (1974). Coevolution of Some Seed Beetles (Coleoptera: Bruchinae) and Their Hosts. *Ecology*, 55(5), 1096–1103. doi:10.2307/1940359

- Cruz, E. D., & Pereira, A. G. (2015). Germinação de Sementes de Espécies Amazônicas: Fava-Arara-Tucupi (*Parkia multijuga* Benth.), 6.
- Dan Johnson, C., & Romero, J. (2004). A review of evolution of oviposition guilds in the Bruchinae (Coleoptera). *Revista Brasileira de Entomologia*, 48(3), 401–408.
- Ehrlén, J., Raabova, J., & Dahlgren, J. P. (2015). Flowering schedule in a perennial plant; life-history trade-offs, seed predation, and total offspring fitness. *Ecology*, 96(8), 2280–2288.
- Ellis, R. H., Hong, T. D., & Roberts, E. H. (1990). Effect of moisture content and method of rehydration on the susceptibility of pea seeds to imbibition damage. *Seed Science and Technology*, 18(1), 131–137.
- Evert, R. F., Eichhorn, S. E., & Raven, P. H. (2014). *Biologia vegetal*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- 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. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151(1), 141–149. doi:10.1111/j.1095-8339.2006.00529.x
- Gouvea Labouriau, L. (1983). A germinação das sementes. Washington: Secretaria Geral da OEA
- Han, Y. J., Baskin, J. M., Tan, D. Y., Baskin, C. C., & Wu, M. Y. (2018). Effects of predispersal insect seed predation on the early life history stages of a rare cold sand-desert legume. *Scientific Reports*, 8(1). doi:10.1038/s41598-018-21487-7
- Herrera, J., 1995. Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management* 6: 197-201.
- Hopkins, H. C. (1984). Floral Biology and Pollination Ecology of the Neotropical Species of *Parkia*. *The Journal of Ecology*, 72(1), 1. doi:10.2307/2260003
- Hopkins, H. C. F. (1986). *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae). *Flora Neotropica*, 43, 1–123.
- Hopkins, M. J. G. (1983). Unusual diversities of seed beetles (Coleoptera: Bruchinae) on *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae) in Brazil. *Biological Journal of the Linnean Society*, 19(4), 329–338. doi:10.1111/j.1095-8312.1983.tb00791.x
- Hopkins, M. J. G. (1984). seed beetles (Bruchinae) of *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae) in Brazil: strategies of attack. In *Tropical rain-forest: the Leeds symposium*/edited by AC Chadwick and SL Sutton. Leeds: Leeds Philosophical and Literary Society, 1984.
- Hopkins, H. C., Hopkins, M. J. G. (1983). "Fruit and seed biology of the neotropical species of *Parkia*." Special publications series of the British Ecological Society. 197-209.
- Hossaert, M., & Valéro, M. (1988). Effect of ovule position in the pod on patterns of seed formation in two species of *Lathyrus* (Leguminosae: Papilionoideae). *American Journal of Botany*, 75(11), 1714–1731.
- Hulme, P. E. (1998). Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(1), 32–46. doi:10.1078/1433-8319-00050
- Jakobsson, A., Eriksson, O., & Bruun, H. H. (2006). Local seed rain and seed bank in a species-rich grassland: effects of plant abundance and seed size. *Botany*, 84(12), 1870–1881.
- Janzen, D. H., (1971). Seed Predation by Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2(1), 465–492. doi:10.1146/annurev.es.02.110171.002341

- Janzen, D. H., (1969). Seed-Eaters Versus Seed Size, Number, Toxicity and Dispersal. *Evolution*, 23(1), 1. doi:10.2307/2406478
- Janzen, D. H., (1974). Tropical Blackwater Rivers, Animals, and Mast Fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica*, 6(2), 69. doi:10.2307/2989823
- Jeffs, C. T., Kennedy, P., Griffith, P., Gripenberg, S., Markesteijn, L., & Lewis, O. T. (2018). Seed predation by insects across a tropical forest precipitation gradient. *Ecological Entomology*, 43(6), 813–822. doi:10.1111/een.12672
- Johnson, C. D. (1970). Biosystematics of the Arizona, California, and Oregon species of the seed beetle genus *Acanthoscelides* Schilsky (Coleoptera: Bruchinae). Berkeley: *University of California Press*. 116pp.
- Kelly, D., Harrison, A. L., Lee, W. G., Payton, I. J., Wilson, P. R., & Schaubert, E. M. (2000). Predator satiation and extreme mast seeding in 11 species of *Chionochloa* (Poaceae). *Oikos*, 90(3), 477–488. doi:10.1034/j.1600-0706.2000.900306.x
- Kelly, D., Mckone, M. J., Batchelor, K. J., & Spence, J. R. (1992). Mast seeding of *Chionochloa* (Poaceae) and pre-dispersal seed predation by a specialist fly (*Diptoxa* , Diptera: Chloropidae). *New Zealand Journal of Botany*, 30(2), 125–133. doi:10.1080/0028825X.1992.10412893
- Khan, A. A. (1992). Preplant physiological seed conditioning. *Horticultural Reviews*, 13(1), 131–181.
- Kingsolver, J. M., & Johnson, C. D. (1978). Systematics of the genus *Mimosestes* (Coleoptera: Bruchinae). Department of Agriculture, Science and Education Administration. Technical Bulletin Number 1590.
- Long, R. L., Gorecki, M. J., Renton, M., Scott, J. K., Colville, L., Goggin, D. E., ... Finch-Savage, W. E. (2015). The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise: The ecophysiology of seed persistence. *Biological Reviews*, 90(1), 31–59. doi:10.1111/brv.12095
- Maguire, J. D. (1962). Speed of Germination—Aid In Selection And Evaluation for Seedling Emergence And Vigor1. *Crop Science*, 2(2), 176. doi:10.2135/cropsci1962.0011183X000200020033x
- Melo, M. da G. G. de, Mendonça, M. S. de, Nazário, P., & Mendes, A. M. da S. (2011). Superação de dormência em sementes de três espécies de *Parkia* spp. *Revista Brasileira de Sementes*, 33(3), 533–542. doi:10.1590/S0101-31222011000300016
- Moles, A. T., & Westoby, M. (2003). Latitude, seed predation and seed mass. *Journal of Biogeography*, 30(1), 105–128. doi:10.1046/j.1365-2699.2003.00781.x
- Moles, Angela T., Warton, D. I., & Westoby, M. (2003). Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species? *Ecology*, 84(12), 3148–3161. doi:10.1890/02-0662
- Moles, Angela T., & Westoby, M. (2004). Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature: Seedling survival and seed size. *Journal of Ecology*, 92(3), 372–383. doi:10.1111/j.0022-0477.2004.00884.x
- Molion, L. C. B. (1987). On the dynamic climatology of the Amazon Basin and associated rain-producing mechanisms.
- Oliver, A. D., & Chapin, J. B. (1984). *Curculio fulvus* (Coleoptera: Curculionidae) and its Effects on Acorns of Live Oaks, *Quercus virginiana* Miller. *Environmental Entomology*, 13(6), 1507–1510. doi:10.1093/ee/13.6.1507

- Papú, S., Lagos Silnik, S., & Campos, C. M. (2015). Pre-dispersal seed loss of *Ramorinoa girolae* (Fabaceae) in Ischigualasto Provincial Park (San Juan, Argentina). *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, 50(4), 585–594.
- Perea, R., Miguel, A. S., & Gil, L. (2011). Leftovers in seed dispersal: ecological implications of partial seed consumption for oak regeneration: Leftovers in seed dispersal. *Journal of Ecology*, 99(1), 194–201. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01749.x
- Santos, R. P. (2012). Características morfoanatômicas, fisiológicas e bioquímicas de sementes de *Parkia multijuga* Benth. e *Parkia pendula* (Willd.) Benth (Fabaceae-Mimosoideae) submetidas a diferentes temperaturas. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 114pp
- Simon, M. F., & Hay, J. V. D., (2003). Comparison of a common and rare species of *Mimosa* (Mimosaceae) in Central Brazil. *Austral Ecology*, 28(3), 315–326. doi:10.1046/j.1442-9993.2003.01291.x
- Siscart, D., Diego, V., & Lloret, F. (1999). Acorn ecology. In *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Vol. 137. *Springer Science & Business Media*. 75–87.
- Southgate, B. J. (1979). Biology of the Bruchinae. *Annual Review of Entomology*, 24(1), 449–473. doi:10.1146/annurev.en.24.010179.002313
- Souza, M. L., & Fagundes, M. (2014). Seed size as key factor in germination and seedling development of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae). *American Journal of Plant Sciences*, 5(17), 2566.
- Souza, M. L., & Fagundes, M. (2017). Seed predation of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae): a tropical tree with supra-annual fruiting. *Plant Species Biology*, 32(1), 66–73.
- Souza, M. L., Solar, R. R., & Fagundes, M. (2015). Reproductive strategy of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae): more seeds or better seeds? *Rev. Biol. Trop.*, 63, 9.
- Speziale, K. L., Lambertucci, S. A., Gleiser, G., Tella, J. L., Hiraldo, F., & Aizen, M. A. (2018). An overlooked plant–parakeet mutualism counteracts human overharvesting on an endangered tree. *Royal Society Open Science*, 5(1), 171456.
- Sung, F. J. (1993). Biochemical activities associated with priming of sweet corn seeds to improve vigor. *Seed Sci Technol*, 21, 97–105.
- Szentesi, Á. (2006). Pre-dispersal seed predation by *Bruchidius villosus* (Coleoptera, Bruchinae) in *Laburnum anagyroides* (Fabaceae, Genisteae). *Community Ecology*, 7(1), 13–22. doi:10.1556/ComEc.7.2006.1.2
- Tella, J. L., Dénes, F. V., Zulian, V., Prestes, N. P., Martínez, J., Blanco, G., & Hiraldo, F. (2016). Endangered plant-parrot mutualisms: seed tolerance to predation makes parrots pervasive dispersers of the Parana pine. *Scientific Reports*, 6(1). doi:10.1038/srep31709
- Vallejo-Marin, M., Dominguez, C. A., & Dirzo, R. (2006). Simulated seed predation reveals a variety of germination responses of neotropical rain forest species. *American Journal of Botany*, 93(3), 369–376. doi:10.3732/ajb.93.3.369
- Xiao, Z., Jansen, P. A., & Zhang, Z. (2006). Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. *Forest Ecology and Management*, 223(1–3), 18–23. doi:10.1016/j.foreco.2005.10.054

Capítulo 2

Alves, M.M., Hopkins, M.J.G., & Barnett, A. A. 2019. Dispersão, predação e armazenamento; Interações multiespécie que garantem o sucesso reprodutivo de *Parkia multijuga* (Fabaceae). *Biotropica*

LRH: Alves, Hopkins & Barnett

RRH: Dispersão, predação e armazenamento em *Parkia multijuga*

Dispersão, predação e armazenamento; interações multiespécie que garantem o sucesso reprodutivo de *Parkia multijuga* (Fabaceae).

Marcelo M. Alves¹, Michael G. Hopkins² & Adrian P. A. Barnett³

¹Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), INPA - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Av. André Araújo, 2,936 - Petrópolis - CEP 69.067-375 - Manaus – Amazonas Brasil.

²Coordenação de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), INPA - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Av. André Araújo, 2,936 - Petrópolis - CEP 69.067-375 - Manaus – Amazonas Brasil.

³ Núcleo de Biodiversidade, INPA - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Av. André Araújo, 2,936 - Petrópolis - CEP 69.067-375 - Manaus – Amazonas Brasil.

Background: *Parkia multijuga* é uma árvore amazônica cujas estratégias reprodutivas mais recentemente evoluíram em associação com mamíferos Dasyproctidae, que abrem os frutos indeiscentes, predam algumas sementes e enterram outras. Esta interação ecológica é fundamental para a história de vida da espécie.

Métodos: Coletamos dados em campo e realizamos experimentos de simulação que, juntos, nos permitiram mensurar as distâncias de dispersão primária e secundária, assim como testar a eficiência da estratégia de *mast fruiting*. Monitoramos bancos de frutos e registramos todas as interações que ocorreram com as frutos e sementes da planta.

Resultados: A média de dispersão primária que encontramos foi de 6 m enquanto a dispersão secundária alcançou uma média de 16 m. Todas os frutos e sementes dos bancos artificiais foram removidos independente da densidade e localização destes. As armadilhas fotográficas nos permitiram ampliar as interações descritas na literatura e reconhecer a importância de outros dispersores ainda não registrados para a espécie.**Discussão:** Os valores de distâncias de

dispersão obtidos a partir da metodologia aplicada, foi bastante superior aos de outros trabalhos que usaram metodologia semelhante. Uma melhor avaliação da aplicabilidade do modelo Janzen-Connell para a espécie em estudo seria realizada caso o objeto de estudo fossem plântulas e não sementes. As interações que envolvem a predação e dispersão de sementes de *P. multijuga* são multiespécie, mas os membros de Dasyproctidae foram os únicos animais registrados abrindo os frutos da árvore, sendo de vital importância a preservação destes para a conservação da espécie.

Palavras chave: Amazônia, ecologia, *mast-fruiting*, Dasyproctidae, sobrevivência

BACKGROUND

DURANTE O PROCESSO EVOLUTIVO, as plantas desenvolveram várias estratégias que as permitiram colonizar áreas distantes, que de outra forma não seriam ocupadas, caso dependessem de sua própria capacidade de locomoção (Nathan & Muller-Landau 2000, Casas *et al.* 2012, Evert *et al.* 2014). Através de intermediários, as plantas conseguem espalhar seus propágulos em todas as direções, a poucos metros ou a quilômetros de distância de si mesmas, sendo a gravidade, o vento, a água e animais, meios utilizados de diferentes maneiras pelos vegetais para dispersar seus propágulos (Cousens *et al.* 2008).

Nas angiospermas, há predominância de certas síndromes de dispersão em diferentes biomas. Na Floresta Amazônica, por exemplo, a zoocoria é a forma de dispersão mais comum entre as árvores, seguida das formas abióticas, que correspondem de 10% a 30% das síndromes de dispersão (Howe & Smallwood 1982, Willson *et al.* 1989). Geralmente os frutos produzidos por algumas plantas possuem estruturas atrativas para animais, estes, por sua vez, ao remover o fruto das proximidades da planta mãe e se alimentarem da parte que lhes é comestível, inconscientemente, podem estar propiciando melhores condições para as sementes germinarem (Janzen 1970, Connell 1971, Wenny 2000, Cousens *et al.* 2008, Evert *et al.* 2014).

Alguns animais desenvolveram o hábito de enterrar sementes com o objetivo de recuperá-las em outras estações. Em áreas temperadas, esse fenômeno foi relativamente bem estudado, e mais observado no comportamento de esquilos da família *Sciuridae* Fischer de Waldheim, 1817. (Vander Wall 1990, Clarke & Kramer 1994, Steele *et al.* 2001), mas nas florestas tropicais os animais mais bem conhecidos por esse hábito são os roedores do gênero *Dasyprocta* Illiger, 1811, as cutias (Smythe 1978, Silvius & Fragoso 2003, Cote *et al.* 2010) que na Amazônia são os responsáveis pela dispersão de sementes de diversas espécies, entre elas *Parkia multijuga* Benth (Hopkins 1986, Gorchoy *et al.* 2004, Jorge 2008) uma Fabaceae

de grande porte, cujas vagens são curvadas, indeiscentes e lenhosas, com um comprimento que varia entre 20 e 25 cm, geralmente apresentando de 14 a 15 sementes com dormência física (Carvalho 2009, Baskin & Baskin 2014). Por serem indeiscentes as vagens de *P. multijuga* dependem exclusivamente das cutias para liberar as sementes do exocarpo. As cutias abrem os frutos, alimentam-se de algumas sementes e enterram outras (Hopkins 1986). Fragoso & Huffman (2000) Silvius & Fragoso (2003), Jansen *et al.* (2012) e Pires *et al.* (2018) afirmam que após a extinção quase total da megafauna, sendo a anta o última espécie viva que faz parte desse grupo, as cutias substituíram muitas das espécies extintas, o que nos sugere que *P. multijuga*, muito provavelmente era dispersa por alguma das espécies da megafauna, talvez um Gomphotheriidae. As características do fruto e as informações presentes nos trabalhos de Hallwachs (1986); Pennington & Cavalcante de Lima (1995) e Gobo (2018) permitem inferir que este pode realmente ser o caso de *Parkia multijuga*.

A interação entre cutias e *P. multijuga* atualmente é uma combinação entre mutualismo e antagonismo, e neste caso as cutias são tanto predadoras como dispersoras de suas sementes (Bronstein 2001, Vander Wall 2001). Cutias enterram sementes quando já estão saciadas destas (Smythe 1978), sendo assim, para a planta, frutificar em grande quantidade, ou aumentar a quantidade de sementes por fruto, poderia ser uma boa estratégia para livrar algumas sementes da predação (Janzen 1978). Hopkins & Hopkins (1983) descrevem o *mast-fruiting* como uma estratégia reprodutiva de *P. multijuga*. Nesta estratégia a estação reprodutiva da planta acontece de forma imprevisível, sincrônica e os indivíduos reproduzem abundantemente (Janzen 1978). O predador seria surpreendido e haveria uma maior disponibilidade de sementes no solo, após o primeiro ter sido saciado (Janzen 1971, Forget 1990, Schupp 1990, Norden *et al.* 2007). *Mast-fruiting* é uma estratégia comum em plantas anemocóricas, mas também há registros para plantas dispersas por animais (Hopkins & Hopkins 1983; Kelly *et al.* 1992; Kelly *et al.* 2000).

Janzen (1970) e Connell (1971), sugeriram um modelo utilizado até hoje para justificar a importância da dispersão de sementes para as espécies vegetais, segundo os autores, a predação de sementes depende da distância que estas são dispersas em relação a planta mãe e sua densidade. A distância de dispersão estaria, então, relacionada ao sucesso na sobrevivência de sementes e estabelecimento de novas plântulas.

Diferentes distâncias de dispersão estão associadas a diferentes síndromes de dispersão. Sementes de plantas anemocóricas, por exemplo, geralmente atingem maiores distâncias que sementes dispersas por pequenos mamíferos.

Nathan & Muller-Landau (2000) e Pires *et al.* (2018) verificaram que animais de maior porte conseguem dispersar sementes em distâncias maiores, já Thomson *et al.* (2011) relacionou essa distância com a altura das árvores. Adicionalmente, Zwolak *et al.* (2017) verificou que

diferenças entre animais de uma mesma espécie, como dimorfismo sexual podem influenciar significativamente na dispersão de sementes. Sabe-se que a persistência de plântulas, o recrutamento e a migração são afetados pela distância da dispersão das sementes (Howe & Smallwood 1982, Hyatt *et al.* 2003, Levin *et al.* 2003).

Chambers & MacMahon (1994) afirmam que o período entre o momento em que uma semente é dispersa e quando ela morre ou germina é rico em interações interespecíficas e é, sem dúvida, o estágio menos compreendido do ciclo de vida da maioria das plantas.

Considerando isso, nós tínhamos as seguintes perguntas em mente ao desenvolver esta pesquisa: 1) Qual porcentagem de frutos de *Parkia multijuga* é predada pós-dispersão? 2) Qual a distância média que os frutos de *P. multijuga* alcançam na dispersão primária por barocoria e as sementes na dispersão secundária? 3) Além de cutias há outros animais que interagem e se alimentam das sementes desta espécie? 4) Frutos dispersos mais distantes da planta mãe e em menores densidades, teriam menos chances de serem predados confirmando o modelo Janzen-Connell? 5) As maiores densidades de frutos seriam inversamente proporcionais a predação confirmando a estratégia de *mast-fruiting*?

MATERIAIS E MÉTODOS

RESERVA FLORESTAL ADOLPHO DUCKE

A Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) é uma APA (Área de Proteção Ambiental) de floresta amazônica primária de terra firme que está localizada na cidade de Manaus/Brasil e fica no Km 26 da AM-010 – 03°08' S e 59°52' W, Fig. ii - 1. Possui 10,072 ha e pertence ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), servindo como suporte para as atividades de pesquisa. A exploração das florestas das áreas próximas tem transformado a reserva em um fragmento florestal isolado e apesar da constante invasão de caçadores e pessoas interessadas em extrair recursos a floresta continua bem preservada, sendo encontrado cutias e outros animais em todas as partes da florestal (Hopkins 2005).



Figura ii - 1: América do Sul & Reserva Florestal Adolpho Ducke ao Sudoeste de Manaus – AM, Brasil.

Fonte: Google (2019)/Siglab/Inpa

COLETA DE FRUTOS, PREDACÃO E DISPERSÃO PRIMÁRIA

Após a dispersão primária nós coletamos todos os frutos de 15 indivíduos de *Parkia multijuga* entre os meses de agosto e novembro de 2017. Três destas árvores estão localizadas no Campus III do INPA em Manaus, e 12 estão localizadas na RFAD. A medida que os frutos dos indivíduos localizados na RFAD eram coletados, nós medíamos a distância destes em relação ao tronco da planta mãe utilizando uma trena métrica, com o objetivo de se estimar a distância de dispersão barocórica primária. As árvores estavam distantes entre si o suficiente para se verificar a quem o fruto pertencia. A menor distância foi registrada em um único caso em que dois indivíduos estavam a 20 m de distância um do outro e neste caso, a dispersão primária de um dos indivíduos próximos ocorreu após a dispersão do primeiro. Ao final, realizamos uma triagem dos frutos e contabilizamos os que apresentavam predação por mamíferos roedores e os frutos íntegros, devolvendo ao campo a maior parte dos frutos para causar o mínimo possível de alteração no ambiente.

DISPERSÃO SECUNDÁRIA E TESTE DO MODELO JANZEN CONNELL

Os frutos coletados que não ficaram no campo, nós os armazenamos em sacos plásticos onde ficaram depositados em sala de secagem de plantas até o mês de julho de 2018, quando, então, abrimos 135 deles na extremidade maior utilizando Serra Mármore e removemos as

sementes, reservamos os exocarpos para uso posterior. O método que utilizamos para mensurar a distância de dispersão secundária foi o de marcação e recaptura de sementes, uma adaptação de metodologias utilizadas por Alverson & Diaz (1989) e Gorchov *et al.* (2004). Para evitar que animais congolissem, a partícula magnética foi colada direto no tegumento da semente e não internamente como os autores citados fizeram.

Para estimar a distância de dispersão, seguindo a metodologia acima citada, marcamos as sementes com um adesivo retangular plástico numerado (10 mm x 5 mm) e dois ímãs (2 mm diam. x 1 mm largura), de neodímio-ferro-boro N52 (Edmund Scientific Co., Barrington, NJ, USA) que foram colados com cola instantânea a base de cianoacrílico líquido em lados opostos no tegumento. Ao todo, marcamos 1,500 sementes e devolvemos para os exocarpos que foram fechados com cola branca PVA universal e o auxílio de arame galvanizado, removido após a secagem da cola.

Nós somamos estes frutos identificados a mais 390, totalizando 525, e levamos para a RFAD onde o experimento foi montado no mês de setembro do ano de 2018, quando uma das populações de *Parkia multijuga*, da qual os frutos haviam sido coletados em 2017, não frutificou. Sendo que o modelo proposto por Janzen (1970) e Connell (1971) pressupõe que a predação é dependente da distância e da densidade dos frutos, o experimento foi montado de forma testar este modelo para *P. multijuga*.

Tendo como ponto de partida cinco indivíduos de *P. multijuga*, que estavam a mais de 100 metros de distância um do outro, nós montamos cinco sites que eram compostos por três bancos de frutos cada, equidistantes 10 m, Fig. ii - 2.

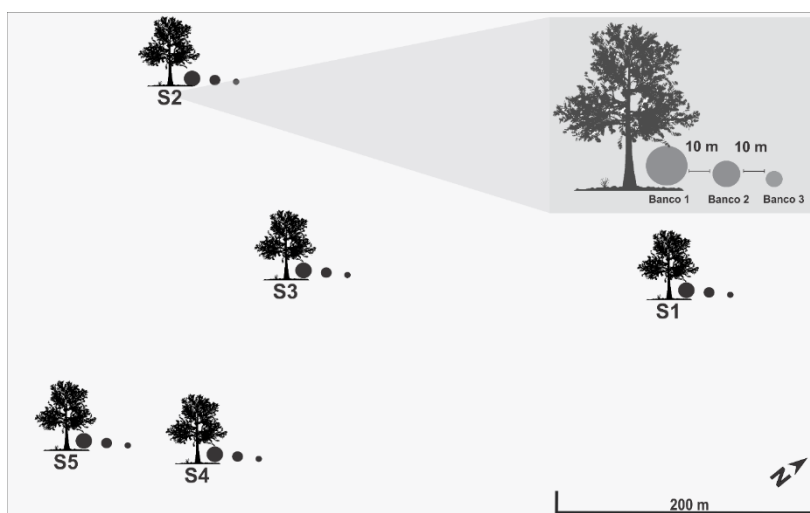


Figura ii - 2: Esquema da configuração dos Sites (S) e Bancos de frutos de *Parkia multijuga* na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

A distância entre um banco de frutos e outro dentro dos sites foi suficiente para que o segundo banco já ficasse fora da sombra da copa da árvore mãe. O primeiro banco ficou sob a

copa da árvore, e nele foram dispostos 60 frutos (± 720 sementes) dos quais 27 (± 300 sementes) possuíam sementes marcadas, o segundo banco possuía 30 frutos (± 360 sementes) e o terceiro 15 (± 180 sementes). Ao todo, cada site possuía 105 frutos (± 1260 sementes). A organização de nosso experimento se assemelhou ao executado por Burkey (1994) que testou o modelo Janzen-Connell utilizando sementes de *Brosimum alicastrum* distribuídas artificialmente ao longo de 25 metros de distância do adulto mais próximo. Clark & Clark (1984) testaram o modelo considerando a sobrevivência de plântulas de *Dipteryx panamensis* localizadas a uma distância menor que 50 m em relação ao fuste do adulto mais próximo.

Instalamos uma armadilha fotográfica (Bushnell® NatureView Cam™ HD Max 119440), em cada um dos cinco sites e lá permaneceram por 15 dias para registrar os animais que interagiam com os frutos. As câmeras foram configuradas para gravarem um vídeo com duração de 30 sec e em seguida tirar uma foto, repetindo essa atividade enquanto houvesse movimento diante delas. Para cada foto obtida, a espécie, o dia e a hora da visita foram registrados. Assumimos como visitação ao banco de frutos somente aqueles registros que tiveram pelo menos 1 hora de tempo entre um registro e outro. Visitamos todos os sites pelo menos três vezes durante os 15 dias que as câmeras estavam lá para descarregar o conteúdo dos cartões de memória, e removemos as câmeras na última visita.

Após 30 dias procuramos as sementes marcadas utilizando um localizador magnético modelo M10d da MBW Europe LTD. De acordo Galetti *et al.* (2006), 30 dias é tempo suficiente para se verificar a predação de sementes. Vasculhamos cuidadosamente o solo da área ao redor do banco de frutos em cerca de 80 m de raio e sempre que alguma unidade dispersora era encontrada, marcávamos o local com espetos de madeira coloridos para não passarmos no mesmo lugar novamente. Repetimos esse processo para todos os sites. Consideramos, para o presente trabalho, a distância da localização de sementes, exocarpos, ímãs e adesivos em relação ao banco de frutos de onde partiram.

RESULTADOS

PREDAÇÃO E DISPERSÃO PRIMÁRIA

Durante as nossas coletas, ao realizamos triagens para quantificar os frutos predados e os não predados, verificamos que as porcentagens de frutos predados por árvore, variaram entre 12% e 60% do total. Parte dos frutos foram levados para serem utilizados em experimentos posteriores e o restante ficou em campo. Ao voltar aos locais de coleta após o final do período da dispersão primária, verificamos que todos os frutos íntegros que ficaram, também haviam

sido predados. A partir dessa informação, concluímos que, se tratando de predação pós-dispersão primária em *Parkia multijuga*, frutos não devem ser utilizados como parâmetro para se quantificar esse fenômeno, e sim as sementes, estas sim são predadas ou enterradas na dispersão secundária.

Nós calculamos as distâncias de dispersão primária de 11 árvores, medindo a distância dos frutos a partir do tronco da planta mãe utilizando uma fita métrica. Evitamos um indivíduo que se localizava em um declive para anular o efeito da topografia. A Fig. ii – 3, mostra a distância média, a menor distância (frutos que caíram ao lado do tronco) e a maior distância registrada entre os indivíduos. A menor média de distância registrada por indivíduo foi de 4.3 m e a maior foi 8.5 m.

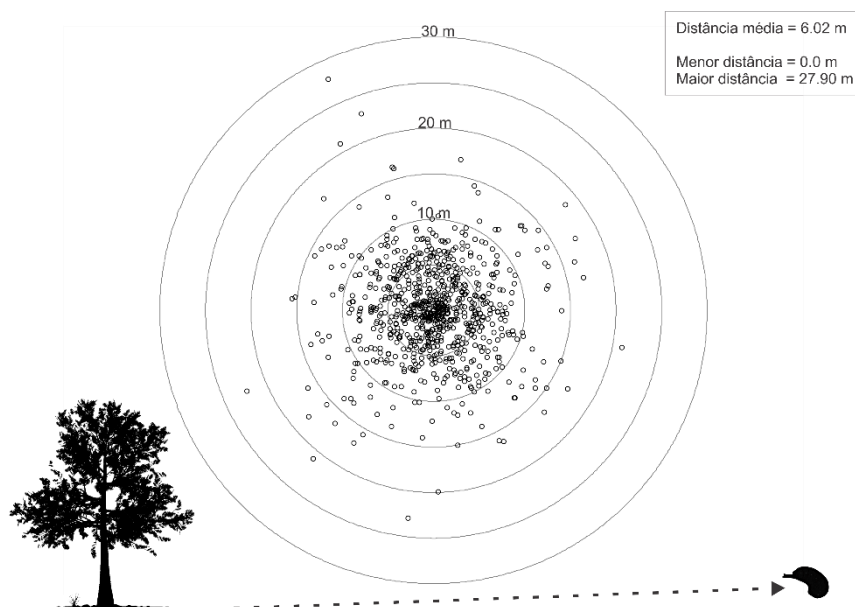


Figura ii - 3: Esquema das distâncias de 924 frutos de 11 indivíduos de *Parkia multijuga* a partir do tronco da árvore mãe.

DISPERSÃO SECUNDÁRIA E TESTE DO MODELO JANZEN CONNELL

Nós visitamos os sites semanalmente. Na primeira semana nenhum fruto havia sido removido, mas ao final de 25 dias todas as sementes de todos os sites haviam sido removidas. Alguns poucos exocarpos permaneciam em alguns bancos, mas vazios de sementes. Também, em todos os bancos, em quantidades diferentes, haviam muitos adesivos e ímãs, muitos destes ainda presos a restos de tegumento de sementes. Os roedores antes de se alimentarem das sementes, removiam cuidadosamente seu tegumento deixando cair ímãs e adesivos presos a estas. Nós contabilizamos as sementes dispersas encontradas, os ímãs/adesivos largados das sementes e os exocarpos vazios. Agrupamos estas unidades dispersoras em: permaneceram no banco (B), foram removidos (R) ou se perderam (P), para todos os sites (S) individualmente. Tabela 1.

Tabela 1: Ímãs e adesivos anteriormente colados nas sementes de *Parkia multijuga*, mas que foram largados acidentalmente, sementes e exocarpos vazios. (B) Permaneceram no Banco, (R) Foram removidos do banco, mas resgatados, (P) perderam-se. S1-B1 = Site 1 Banco 1.

	S1-B1			S2-B2			S3-B3			S4-B4			S5-B5		
	B	R	P	B	R	P	B	R	P	B	R	P	B	R	P
Ímãs	59	126	415	22	178	401	81	44	475	175	29	396	92	67	451
Adesivos	12	31	257	6	53	241	37	15	248	90	13	197	18	16	266
Sementes	0	3	297	0	28	272	0	3	297	0	1	0	0	10	0
Exocarpos	20	19	21	14	25	21	24	5	31	25	3	32	17	11	32

Ao todo, das unidades que foram dispersas, recapturamos 45 (3%) sementes enterradas, 444 (14.8%) ímãs, 128 (8.5%) adesivos e 63 (46.6%) exocarpos marcados vazios. Levamos em consideração que cada dois ímãs representava uma semente dispersa, portanto ao final obtivemos 458 medidas de distância.

Permaneceram nos bancos; 429 (14.3%) ímãs, 163 (10.8%) adesivos e 100 (74.7%) exocarpos vazios (incluindo os frutos não marcados). Nenhuma semente foi encontrada em qualquer dos cinco bancos.

Dos frutos marcados que ficaram nos bancos maiores, não foram encontrados; 72 exocarpos (53.3%), 2,138 ímãs (71.2%), 1,209 adesivos (80.6%) e 866 sementes (57.7%). As 866 sementes, por não terem sido encontradas não sabemos se foram predadas ou enterradas. A partir das medidas de distâncias das unidades dispersoras resgatadas calculamos a média geral de distância de dispersão secundária que resultou em uma distância de 16.2 m. Sendo que a menor distância registrada foi a de 3.0 m e a maior foi 54.6 m. Fig. ii - 4.

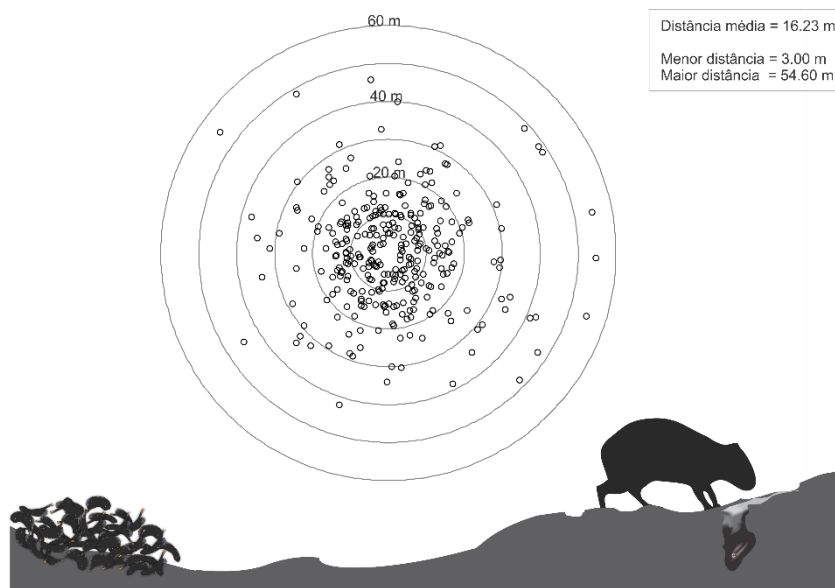


Figura ii - 4: Esquema das distâncias de 311 unidades dispersoras (ímãs, adesivos, sementes, exocarpos) de 5 bancos artificiais de frutos de *Parkia multijuga* que foram dispersos por pequenos mamíferos e roedores.

Se considerarmos que a distância da dispersão secundária será uma soma dessa mesma distância com a distância da dispersão primária, obtemos o seguinte esquema apresentado na Fig. ii – 5, onde a distância média alcança 22.4 m, a menor distância registrada é 5.8 m e a maior distância 64.0 m.

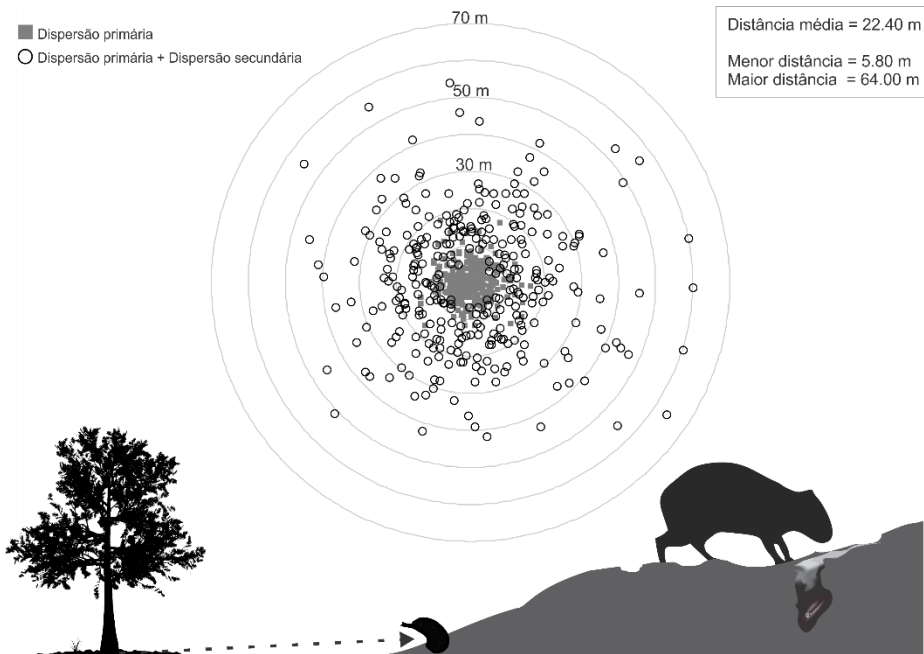


Figura ii - 5: Esquema comparativo entre a soma das distâncias de dispersão primária (barocoria) e dispersão secundária (zoocoria).

ESPÉCIES E INTERAÇÕES REGISTRADAS

Ao final do experimento obtivemos registros de interações e de espécies que ainda não haviam sido registradas alimentando-se de sementes de *Parkia multijuga* em todos os bancos de frutos. Além das cutias *Dasyprocta leporina*, já esperadas, e que ficaram somente em terceiro lugar nos registros das câmeras, a maior parte das visitas e interações com os frutos foram registradas para outro membro da família Dasyproctidae, as cotiaras, *Myoprocta acouchy*. Em segundo lugar foram registrados ratos *Proechimys sp. cuvieri/guyannensis* (Id. por da Silva, M. N. F.), os últimos dois animais registrados interagindo com os frutos de *P. multijuga* foram dois marsupiais, *Metachirus nudicaudatus* e *Didelphis marsupialis*, Fig. ii - 6. A identificação dos animais foi feita com base em Malcolm (1990).

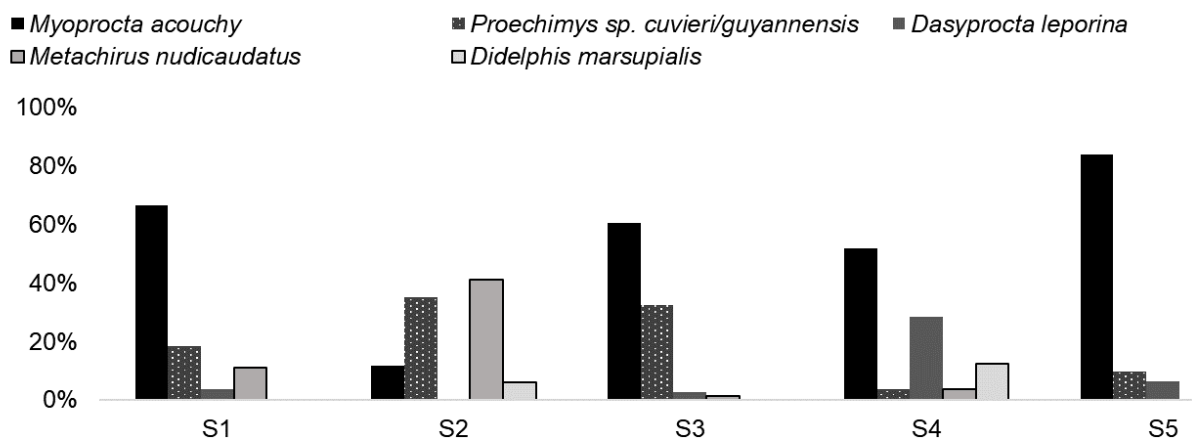


Figura ii - 6: Porcentagens, por Site (S), de registros capturados pelas armadilhas fotográficas para cada espécie que interagiu com os frutos de *Parkia multijuga*.

As visitas de *Myoprocta acouchy* foram registradas sempre no início, no meio e no final do dia, enquanto as cutias *Dasyprocta leporina* visitaram os bancos de frutos na maior parte das vezes entre estes horários. Os outros animais foram todos registrados somente entre 18 h e 5 h, no período da noite e madrugada. Em nenhum dos registros verificou-se diferentes espécies das mencionadas forrageando juntas. Fig. ii - 7.



Figura ii - 7: Animais registrados interagindo com frutos e sementes de *Parkia multijuga*; (A,B) *Myoprocta acouchy* comendo semente, (C) *Dasyprocta leporina* antes de abrir um fruto, (D) *Proechimys sp. cuvieri/guyannensis* tentando abrir um fruto, (E) *Metachirus nudicaudatus* aparentemente procurando sementes abandonadas e (F) *Didelphis marsupiales* tentando abrir um fruto

Durante o dia cotiaras e cutias abriam os frutos, se alimentavam de algumas sementes e carregavam outras, ficando, este, aberto com as sementes que sobravam expostas. Os registros das câmeras mostram que os ratos-espinhosas *Proechimys sp. cuvieri/guyannensis* não só se

alimentavam das sementes, mas também as carregava para longe do banco onde estavam. Observou-se que os pequenos mamíferos noturnos até tentavam abrir frutos fechados, mas não obtinham êxito. Os mesmos animais que interagiram com os frutos foram registrados em quatro dos cinco sites, somente em um dos sites não foram registradas cutias (S2) e em um outro não foram registrados marsupiais (S5).

DISCUSSÃO

PREDAÇÃO E TESTE DO MODELO JANZEN-CONNEL

A porcentagem de predação pós-dispersão primária em *Parkia multijuga* deve considerar as sementes e não frutos. Caso não sejam encontrados pelas cutias e cotiaras os frutos permanecerão no solo e o duro tegumento das sementes as protege de patógenos e a dormência as impede de germinar por um longo tempo (Alves, M. M. dados não publicados). Encontra-se em andamento pesquisas para determinar quanto tempo frutos podem ficar no solo sem acesso dos Dasyproctidae até que as sementes sejam liberadas na ausência dessa interação.

As observações que realizamos em campo, nos permitiu verificar que a predação dos Dasyproctidae é constante enquanto houver frutos, e as sementes que ficarão no banco de sementes do solo serão aquelas que estes animais irão enterrar e esquecer ou aquelas cujos frutos por algum motivo não serão encontrados. Forget (1993) ao estudar a remoção de sementes em *Dipteryx panamensis* por roedores, verificou resultados semelhantes aos obtidos neste trabalho. Ao final da frutificação, praticamente todas as sementes de *D. panamensis* são removidas independentemente de onde estão, se sob a copa da árvore mãe ou nas proximidades. Observações futuras registradas no mesmo trabalho constataram centenas de plântulas crescendo nas proximidades de indivíduos adultos, sugerindo que entre as sementes removidas muitas sobrevivem e germinam.

A porcentagem de remoção de sementes também foi idêntica no experimento que realizamos com os bancos artificiais de frutos em campo. Antes de 30 dias da montagem do experimento todas as sementes e a maioria dos frutos haviam sido removidos de todos os sites, restando, somente, alguns exocarpos vazios. Dessa forma, nosso estudo não pôde verificar a aplicação do modelo Janzen-Connell para *Parkia multijuga*. Esperávamos que a proporção de sementes removidas fosse menor que a de sementes que ficam no banco, a medida que a distância entre os frutos e a planta mãe também fosse maior, confirmando o modelo de Janzen-Connell, ou ocorresse o contrário, confirmando a estratégia de *mast-fruiting*, já que os bancos de maiores densidades estavam mais próximos da planta mãe. Sendo que todas as sementes

foram removidas dos frutos, sugerimos que, caso a teoria da saciedade do predador postulada por Janzen (1970) se aplique as interações entre *P. multijuga* e os roedores, a resposta do predador saciado não seria cessar a remoção de sementes dos frutos, mas sim, diminuir a predação destas e começar a armazená-las. Também é importante considerar que a frutificação de outras espécies na mesma época provavelmente contribui com a saciedade do predador.

Muitos estudos foram realizados com o objetivo de testar o modelo Janzen-Connell (Clark & Clark 1984, Burkey 1994, Cintra & Horna: 1997, Matthesius 2006, Bagchi *et al.* 2010, Comita *et al.* 2014) alguns verificaram que o modelo não se aplica, ou aplica-se somente parcialmente, para algumas espécies (Burkey 1994, Cintra & Horna: 1997, Comita *et al.* 2014). Como mencionado, não confirmamos a aplicabilidade do modelo no experimento que realizamos, mas acreditamos que resultados mais conclusivos poderiam ser obtidos caso fosse verificado a sobrevivência de plântulas e não somente sementes como fizemos, já que as sementes removidas não necessariamente foram predadas e poderiam germinar no cache onde foram armazenadas.

DISTÂNCIA DE DISPERSÃO PRIMÁRIA E SECUNDÁRIA

Os resultados de distância de dispersão primária mostram que a maior parte dos frutos permanecem a menos de 10 m do tronco da planta mãe, o que provavelmente equivale ao raio da copa de muitos dos indivíduos estudados. Essa pequena distância pode ser justificada pela morfologia e peso dos frutos de *Parkia multijuga*, que não os permite percorrer maiores distâncias ao se chocarem com o solo. A distância de dispersão primária poderia ser maximizada pela topografia. O único indivíduo que se encontrava em um declive e que não incluímos nas análises, apresentou a maior média de dispersão e registrou as maiores distâncias de dispersão barocórica.

A pequena distância de dispersão primária foi compensada pela dispersão secundária, o que nós já prevíamos e também foi registrado em outros importantes trabalhos citados aqui, dado ao fato de que os frutos de *P. multijuga* estarem adaptados a zoocoria. A média de dispersão que registramos (16.3 m) foi maior que as registradas em trabalhos com outras espécies de plantas adaptadas a zoocoria. Jansen *et al.* (2012) marcou sementes de *Astrocaryum standleyanum* disperso por *Dasyprocta punctata*, com transmissores via rádio e registrou uma média de 8.7 m sendo que 35% destas sementes atingiram distâncias >100 m. A metodologia utilizada no trabalho de Gorchov *et al.* (2004) é semelhante a que utilizamos na presente pesquisa, eles verificaram as distâncias de dispersão para sementes de *Hymenaea courbaril* que segundo os autores podem ter sido dispersas por *Dasyprocta fuliginosa* e *Myoprocta pratii* e

encontraram uma mediana de 3.1 m para sementes vivas e registraram distâncias de 34 m para ímãs encontrados. Donatti *et al.* (2009) utilizaram o método do carretel e linha para estudar a dispersão de *Astrocaryum aculeatissimum* disperso por *Dasyprocta* sp. e verificaram uma distância média de 5.2 m.

A metodologia utilizada por Jansen *et al.* (2012) cujas sementes foram marcadas com transmissores via rádio, demonstra ser mais eficiente do que a utilizada na presente pesquisa, e permite verificar o destino final da unidade dispersora além de monitorar quando a semente pode ter sido desenterrada e enterrada novamente influenciando na distância final de dispersão. A metodologia utilizada por Donatti *et al.* (2009) estava limitada a distância de 35 metros de fio o que pode ter subestimado a distância real de dispersão de *Dasyprocta* sp.

Acreditávamos que a média de distâncias que encontraríamos seria semelhante à dos trabalhos citados e que apenas sementes seriam dispersas e não frutos inteiros como constatamos. As armadilhas fotográficas registraram cutias e cotiaras carregando frutos e encontramos um exocarpo que antes continha cerca de 14 sementes a 54.6 m de distância do banco de onde partiu. As sementes deste fruto podem ter sido comidas nas proximidades ou dispersadas para ainda mais distante. Considerando somente o peso das sementes contidas neste fruto o peso total pode ser maior que 100 g (Camargo *et al.* 2008) o que pode corresponder a 10% do peso de uma cotiara (Dubost 1988), demonstrando a capacidade deste pequeno animal de dispersar frutos pesados.

O resgate de unidades dispersoras certamente foi prejudicado pela quantidade de lixo metálico espalhado pelas áreas onde foram montados os bancos de frutos. Das cinco áreas em que os sites foram montados em campo, três delas possuíam uma quantidade de material metálico que dificultou significativamente a busca por sementes. Provavelmente este material é proveniente da prática de extrativismo realizada antes da oficialização da RFAD (Freire & Azevedo 2010).

Se considerarmos que foram predadas, as sementes dos ímãs que foram encontrados sozinhos, podemos ter uma estimativa de que pelo menos 29% das sementes marcadas foram predadas, mas acreditamos que essa porcentagem seja muito maior, dado ao número de ímãs não encontradas (68%) o que nos impediu de saber se estas sementes foram predadas ou enterradas. Jansen *et al.* (2012) estimou que 14% das sementes de *Astrocaryum standleyanum* sobreviveram após terem sido enterradas pelas cutias. Caso uma proporção parecida ocorra em *P. multijuga*, a quantidade de sementes que poderá contribuir para a regeneração da espécie será muito significativa, dado ao alto número de sementes produzido pela planta em uma estação.

ESPÉCIES E INTERAÇÕES REGISTRADAS

A presente pesquisa é o primeiro trabalho a registrar interações ecológicas e demonstrar a importância de *P. multijuga* para outros roedores além de cutias. Acreditávamos, conforme registrado em Hopkins (1986) que os únicos animais que conseguiam abrir os frutos de *P. multijuga* eram cutias. O uso das armadilhas fotográficas chamou a nossa atenção para a importância das cotiaras, antes ignoradas nesta interação, talvez por subestimarmos sua capacidade de abrir frutos tão resistentes já que seu peso é quase 3 vezes menor que o das cutias (Voss *et al.* 2001, Jorge 2008).

Os membros da família Dasyproctidae têm comportamento semelhante (Smythe 1978, Dubost 1988), e isso faz das cotiaras também dispersoras das sementes de *P. multijuga*. A grande diferença entre a quantidade de visitas aos bancos de frutos entre cutias e cotiaras pode ser explicada pela diferença nas densidades destas espécies para a área de estudo. Jorge (2008) verificou que em fragmentos de Florestas Amazônicas na região central a quantidade de cotiaras é quatro vezes maior que a de cutias e Gonçalves (2013) obteve resultados semelhantes utilizando armadilhas fotográficas na RFAD, área onde este estudo se desenvolveu. Os registros obtidos na presente pesquisa estão, então, em acordo com os já publicados.

Também não havia sido registrado interações entre *P. multijuga* e ratos silvestres. *Proechimys sp cuvieri/guyannensis* apareceu em 23% de todos os registros das armadilhas fotográficas sendo o único animal que apareceu em todos os bancos com exceção das cotiaras. Ratos silvestres são conhecidos como predadores de sementes, mas há registros de dispersão para algumas outras espécies (Brewer & Rejmánek 1999, Yasuda *et al.* 2000, Theimer 2003, Cheng *et al.* 2005, Grenha *et al.* 2008, Zwolak *et al.* 2016). Muitos dos nossos registros mostram *Proechimys sp cuvieri/guyannensis* carregando sementes após arrancá-las de frutos abertos por cutias ou cotiaras (Fig. ii - 8).

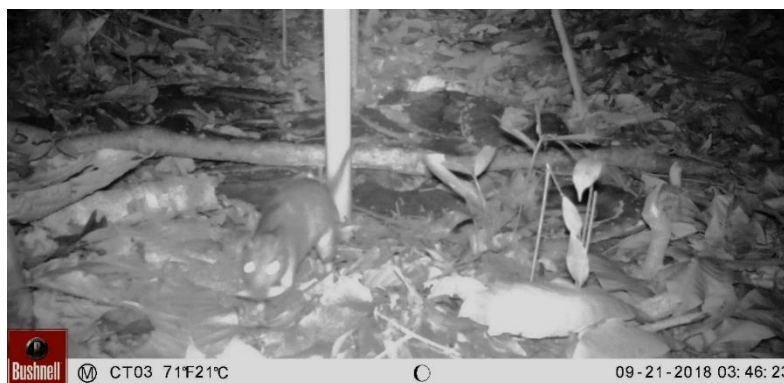


Figura ii - 8: *Proechimys sp cuvieri/guyannensis* carregando semente após tê-la removido de fruto aberto de *Parkia multijuga*.

Proechimys sp *cuvieri/guyannensis* e os marsupiais, *Didelphis marsupialis* e *Metachirus nudicaudatus* foram os primeiros animais a aparecerem nos registros. Cotiaras ou cutias ainda não haviam aberto frutos e *P. sp cuvieri/guyannensis* e *D. marsupialis* estavam tentando romper o exocarpo, mas sem sucesso. Após as visitas diurnas dos Dasyproctidae todas as noites foi visto *P. sp cuvieri/guyannensis* removendo sementes. Ainda não há registros de atividade de dispersão para *P. sp cuvieri/guyannensis*, para se confirmar este hábito nesta espécie é necessário acompanhar o destino final das sementes.

O Site 2 foi o que obteve a menor quantidade de registros e *Dasyprocta leporina* não foi registrada lá. *Myoprocta acouchy* foi registrada somente duas vezes, enquanto 40% dos registros eram de *Metachirus nudicaudatus* que foi registrado para quatro dos cinco sites. Este site foi o que apresentou menos remoção de sementes nos primeiros 15 dias, quando havia uma armadilha fotográfica instalada, somente nos últimos 10 dias, todas as sementes foram removidas de todos os bancos deste site. A grande remoção que ocorreu já próximo ao final do experimento não foi registrada e isto afetou na quantidade de registros para este site. *M. nudicaudatus* não foi visto removendo sementes, mas parecia vasculhar os frutos como se as procurasse.

Dennis (2003), Murphy *et al.* (2005) e Cáceres *et al.* (1999) registraram o hábito de dispersão de sementes para marsupiais, no caso da interação descrita no presente trabalho se faz necessário mais estudos para se confirmar a hipótese da dispersão sugerida aqui.

Os dados que nós coletamos nos leva a crer que, pelo menos para o consumo de sementes de *P. multijuga*, *P. sp cuvieri/guyannensis* e talvez *D. marsupialis* são dependentes dos Dasyproctidae. A planta é uma das fontes de alimento para estes animais, mas os dois primeiros dependem dos Dasyproctidae para se alimentar de sementes de *P. multijuga*, podendo, estes, juntamente com os Dasyproctidae, estarem envolvidos na dispersão das sementes desta importante árvore amazônica.

Agradecimentos

A Percy Sladen Memorial Fund Grant pela concessão da Bolsa em nome de Hopkins, M. G. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da Bolsa em nome de Alves, M. M. Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, a administração e todos os funcionários da Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD). Aos revendedores do Localizador Magnético pelo preço. Ao Dr Wilson Spironello pelo empréstimo das Câmeras *Traps*.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

REFERÊNCIAS

- ALVERSON, W. S., and A. G. DIAZ. 1989. Measurement of the Dispersal of Large Seeds and Fruits with a Magnetic Locator. *Biotropica* 21: 61.-63
- BAGCHI, R., T. SWINFIELD, R. E. GALLERY, O. T. LEWIS, S. GRIPENBERG, L. NARAYAN, and R. P. FRECKLETON. 2010. Testing the Janzen-Connell mechanism: pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology letters* 13: 1262–1269.
- BASKIN, C. C., and J. M. BASKIN. 2014. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination* Second edition. Elsevier/AP, San Diego, CA.
- BREWER, S. W., and M. REJMÁNEK. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* 10: 165–174.
- BRONSTEIN, J. L. 2001. The exploitation of mutualisms. *Ecology letters* 4: 277–287.
- BURKEY, T. V. 1994. Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. *Oecologia* 97: 533–540.
- CÁCERES, N. C., V. A. DITTRICH, and E. L. MONTEIRO-FILHO. 1999. Fruit consumption, distance of seed dispersal and germination of solanaceous plants ingested by common opossum (*Didelphis aurita*) in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 37: 97-104.
- CAMARGO, J. L. C., I. D. K. FERRAZ, M. R. MESQUITA, B. S. ALMEIDA, and H. BRUM. 2008. *Guia de propágulos e plântulas da Amazônia*. Manaus: INPA. 1: 26.
- CARVALHO, P. E. R. 2009. Faveira-Benguê *Parkia multijuga*. Embrapa Florestas-Comunicado Técnico (INFOTECA-E).
- CASAS, R. R., WILLIS, G. C, and K. DONOHUE. 2012. Plant dispersal phenotypes: a seed perspective of maternal habitat selection. In CLOBERT, J., BAGUETTE, M., BENTON, T. G., J. M., BULLOCK, (Eds.). *Dispersal ecology and evolution*. **Oxford University** 171-184
- CHAMBERS, J. C., and J. A. MACMAHON. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual review of ecology and systematics* 25: 263–292.
- CHENG, J., Z. XIAO, and Z. ZHANG. 2005. Seed consumption and caching on seeds of three sympatric tree species by four sympatric rodent species in a subtropical forest, China. *Forest Ecology and Management* 216: 331–341.

- CINTRA, R., and HORNA, V. R. 1997. Seed and Seedling Survival of the Palm *Astrocaryum murumuru* and the Legume Tree *Dipteryx micrantha* in Gaps in Amazonian Forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 257–277.
- CLARK, D. A., and D. B. CLARK. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 124: 769–788.
- CLARKE, M. F., and D. L. KRAMER. 1994. The placement, recovery, and loss of scatter hoards by eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Behav Ecol* 5: 353–361.
- COMITA, L. S., S. A. QUEENBOROUGH, S. J. MURPHY, J. L. ECK, K. XU, M. KRISHNADAS, N. BECKMAN, and Y. ZHU. 2014. Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology* 102: 845–856.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations* 298: 312.
- COTE, J., J. CLOBERT, T. BRODIN, S. FOGARTY, and A. SIH. 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 4065–4076.
- COUSENS, R., C. DYTAM, and R. LAW. 2008. *Dispersal in plants: a population perspective*. Oxford University Press.
- DENNIS, A. J. 2003. Scatter-hoarding by musky rat-kangaroos, *Hypsiprymnodon moschatus*, a tropical rain-forest marsupial from Australia: implications for seed dispersal. *Journal of Tropical Ecology* 19: 619–627.
- DONATTI, C. I., P. R. GUIMARÃES, 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.
- DUBOST, G. 1988. Ecology and social life of the red acouchy, *Myoprocta exilis*; comparison with the orange-rumped agouti, *Dasyprocta leporina*. *Journal of Zoology* 214: 107–123.
- EVERT, R. F., S. E. EICHHORN, and P. H. RAVEN. 2014. *Biologia vegetal*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- FORGET, P.-M. 1990. Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 6: 459–468.
- FORGET, P.-M. 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Oecologia* 94: 255–261.
- FRAGOSO, J. M., and J. M. HUFFMAN. 2000. Seed-dispersal and seedling recruitment patterns by the last Neotropical megafaunal element in Amazonia, the tapir. *Journal of Tropical Ecology* 16: 369–385.

- FREIRE, E. L. O., and AZEVEDO, R. A. 2010. Salva-guarda do acervo documental da Reserva Florestal Ducke–Manaus-AM: registros de uma experiência. *Ciência da Informação* 39: 101-114.
- GALETTI, M., C. I. DONATTI, A. S. PIRES, P. R. GUIMARÃES, and P. JORDANO. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 141–149.
- GOBO, V. W., 2018. Primeiro registro de macrofauna do Pleistoceno Final nas margens do Rio Teles Pires, MT, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 57.
- GONÇALVES, A. L. S. 2013. Composição e ocorrência da assembléia de mamíferos de médio e grande porte em Áreas Protegidas sob distintos impactos humanos na Amazônia Central, Brasil. MSc Dissertation. 58.
- GORCHOV, D. L., J. M. PALMEIRIM, and C. F. ASCORRA. 2004. Dispersal of seeds of *Hymenaea courbaril* (Fabaceae) in a logged rain forest in the Peruvian Amazonian. *Acta Amazonica* 34: 251–259.
- GRENHA, V., M. V. DE MACEDO, and R. F. MONTEIRO. 2008. 50 Predação de sementes de *Allagoptera arenaria* (Gomes) O’KuntGzreenha et al. *Revista Brasileira de Entomologia* 7. 52: 50-56.
- HALLWACHS, W., 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*): the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae). In: A. ESTRADA & T. H. FLEMING (eds.), *Frugivores and Seed Dispersal*, 285-384. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, Germany.
- HOPKINS, H. C. F. 1986. *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae). *Flora Neotropica* 43: 1–123.
- HOPKINS, M. J. G. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. *Rodriguésia* 56: 9–25.
- HOPKINS, M. J. G., and H. C. HOPKINS. 1983. The fruit and seed biology of the neotropical species of *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae). *Special publications series of the British Ecological Society* 197-209
- HOWE, H. F., and J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201–228.
- HYATT, L. A., M. S. ROSENBERG, T. G. HOWARD, G. BOLE, W. FANG, J. ANASTASIA, K. BROWN, R. GRELLA, K. HINMAN, and J. P. KURDZIEL. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103: 590–602.
- JANSEN, P. A., B. T. HIRSCH, W.-J. EMSENS, V. ZAMORA-GUTIERREZ, M. WIKELSKI, and R. KAYS. 2012. Thieving rodents as substitute dispersers of megafaunal seeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 12610–12615.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501–528.

- JANZEN, D. H. 1971. Seed Predation by Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465–492.
- JANZEN, D. H. 1978. Seeding patterns of tropical trees. *Tropical trees as living systems* 83–128.
- JORGE, M. L. S. P. 2008. Effects of forest fragmentation on two sister genera of Amazonian rodents (*Myoprocta acouchy* and *Dasyprocta leporina*). *Biological Conservation* 141: 617–623.
- LEVIN, S. A., HELENE C. MULLER-LANDAU, RAN NATHAN, and JÉRÔME CHAVE. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 575–604.
- MALCOLM, J. R. 1990. Estimation of mammalian densities in continuous forest north of Manaus. *Four neotropical rainforests* 339–357.
- MATTHESIUS, A. 2006. Testing the Janzen-Connell model for species diversity in a West African montane forest. MSc Dissertation. 131.
- MURPHY, M. T., M. J. GARKAKLIS, and G. E. S. J. HARDY. 2005. Seed caching by woylies *Bettongia penicillata* can increase sandalwood *Santalum spicatum* regeneration in Western Australia. *Austral Ecology* 30: 747–755.
- NATHAN, R., and H. C. MULLER-LANDAU. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 278–285.
- NORDEN, N., J. CHAVE, P. BELBENOIT, A. CAUBÈRE, P. CHÂTELET, P.-M. FORGET, and C. THÉBAUD. 2007. Mast Fruiting Is a Frequent Strategy in Woody Species of Eastern South America M. Rees (Ed.). *PLoS ONE* 2: e1079.
- PENNINGTON, T., CAVALCANTE DE LIMA, H., 1995. Two new species of *Andira* (Leguminosae) from Brazil and the influence of dispersal in determining their distributions. *Kew Bulletin*, 50(3) 557-566.
- PIRES, M. M., P. R. GUIMARÃES, M. GALETTI, and P. JORDANO. 2018. Pleistocene megafaunal extinctions and the functional loss of long-distance seed-dispersal services. *Ecography* 41: 153–163.
- SCHUPP, E. W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71: 504–515.
- SILVIUS, K. M., and J. M. V. FRAGOSO. 2003. Red-rumped Agouti (*Dasyprocta leporina*) Home Range Use in an Amazonian Forest: Implications for the Aggregated Distribution of Forest Trees. *Biotropica* 35: 74–83.
- SMYTHE, N. 1978. The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian Contributions to Zoology* 1–52.
- STEELE, M. A., G. TURNER, P. D. SMALLWOOD, J. O. WOLFF, and J. RADILLO. 2001. Cache management by small mammals: experimental evidence for the significance of acorn-embryo excision. *Journal of mammalogy* 82: 35–42.

- THEIMER, T. C. 2003. Intraspecific variation in seed size affects scatterhoarding behaviour of an Australian tropical rain-forest rodent. *Journal of Tropical Ecology* 19: 95–98.
- THOMSON, F. J., A. T. MOLES, T. D. AULD, and R. T. KINGSFORD. 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology* 99: 1299–1307.
- VANDER WALL, S. B. 1990. *Food hoarding in animals*. University of Chicago Press.
- VANDER WALL, S. B. 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. *The Botanical Review* 67: 74–117.
- VOSS, R. S., D. P. LUNDE, and N. B. SIMMONS. 2001. The mammals of Paracou, French Guiana: a neotropical lowland rainforest fauna part 2. Nonvolant species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 3–236.
- WENNY, D. G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70: 331–351.
- WILLSON, M. F., A. K. IRVINE, and N. G. WALSH. 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. *Biotropica* 133–147.
- YASUDA, M., S. MIURA, and N. A. HUSSEIN. 2000. Evidence for food hoarding behaviour in terrestrial rodents in Pasoh Forest Reserve, a Malaysian lowland rain forest. *Journal of Tropical Forest Science* 164–173.
- ZWOLAK, R., M. BOGDZIEWICZ, A. WRÓBEL, 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.

SÍNTESE

Nenhuma interação ecológica tem um fim em si mesma. Quando o pesquisador se dispõe a investigar relações intra ou inter-específicas ele precisa está ciente de que estuda somente uma pequena parte de um grande sistema de redes de interações que se desenvolveu durante um longo processo evolutivo e cujo resultado final se assemelha aos sistemas de um organismo vivo que alguns chamam de Gaia (LOVELOCK, 1988).

Cada interação ecológica estudada é importante por que é a partir do conhecimento das partes que se pode pensar em entender o todo, mas os resultados e conclusões obtidos poderão mudar de acordo com a escala em que o estudo é realizado (LIN, et al., 2018). Modelos e padrões já observados na natureza também podem mudar e até mesmo não serem aplicados a medida que esta escala se amplia (SILVIUS & FRAGOSO 2003).

A presente pesquisa estudou as interações ecológicas entre *Parkia multijuga*, besouros Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) e vertebrados roedores. O desenvolvimento da pesquisa se deu mais com foco nas interações entre os animais e a planta do que nas interações dos animais entre si, mas foram encontradas pequenas conexões entre estes últimos. A maioria dos animais registrados em interação com frutos e sementes de *P. multijuga* podem ser considerados predadores das sementes. Para Janzen (1971), Louda (1982) e Schupp (1988, 1990) a ação dos predadores de sementes é um processo de interação interespecífica importante na regulação da composição e estrutura de comunidades vegetais por que os predadores de sementes mantêm sob controle as populações de plantas, sendo este fenômeno relevante no estudo da história de vida de uma espécie vegetal.

Alguns autores (CASPER, 1988, TURNBULL & CULVER 1983, SILVERTOWN, 1980; JENSEN, 1982; HULME, 1998) ainda acrescentam a esta informação que os predadores de sementes pré e pós dispersão exercem uma pressão seletiva sobre os atributos da planta de forma que estas variam nas características de frutos, qualidade ou quantidade de sementes, frutificação e dispersão, desenvolvendo estratégias que podem minimizar o impacto dos predadores.

As estratégias apresentadas por *P. mutijuga* parecem confirmar que estas se desenvolveram em resposta ao ataque de predadores de sementes pré e pós dispersão, seguindo o que afirmou Janzen (1974). Os resultados aqui discutidos demonstraram que o grande tamanho das sementes desta espécie pode ajudar a semente a resistir e continuar viável mesmo submetidas a altos níveis de predação, contanto que o embrião permaneça intacto. Também

verificou-se que quantidades maiores de sementes produzidas em uma estação (*mast fruiting*) pode significar quantidades maiores de sementes íntegras. Ainda que, parte destas mesmas sementes íntegras sofram predação pós dispersão primária por roedores, aquelas sementes que forem enterradas por estes, terão sua chance de sobrevivência ampliada (BROWN e VENABLE, 1986, 1991; Hulme, 1994, 1998). Os autores citados estimam que 50% das sementes enterradas sobrevivam, já Jansen et al. (2012) estimou que 14% das sementes de *Astrocaryum standleyanum* sobreviveram após terem sido enterradas pelas cutias. Caso uma proporção parecida ocorra em *P. multijuga*, a quantidade de sementes que poderá contribuir para a regeneração da espécie será muito significativa, dado ao alto número de sementes produzido pela planta em uma estação. A metodologia utilizada na presente pesquisa não permitiu o acompanhamento final das sementes e a subsequente germinação destas, não sendo possível determinar a proporção de sementes e plântulas sobreviventes am campo após dispersão secundária.

Os bruquídeos e os roedores

Os besouros bruquídeos quando não inviabilizam as sementes poderão estar acelerando a velocidade de germinação destas (KARBAN & LOWENBERG, 1992; HAUSER, 1994; SPEZIALE et al. 2018; TELLA et al. 2016), o que, associado a outros fatores, poderia ser uma vantagem para a planta, mas estas mesmas sementes poderão ser predadas pelos roedores (FORGET, 1990; FORGET et al., 1994; STEELE et al., 1993). Durante a coleta dos frutos foram encontradas grandes quantidades de frutos cujas sementes haviam sido predadas tanto por bruquídeos quanto por roedores como se ver na Figura 1.

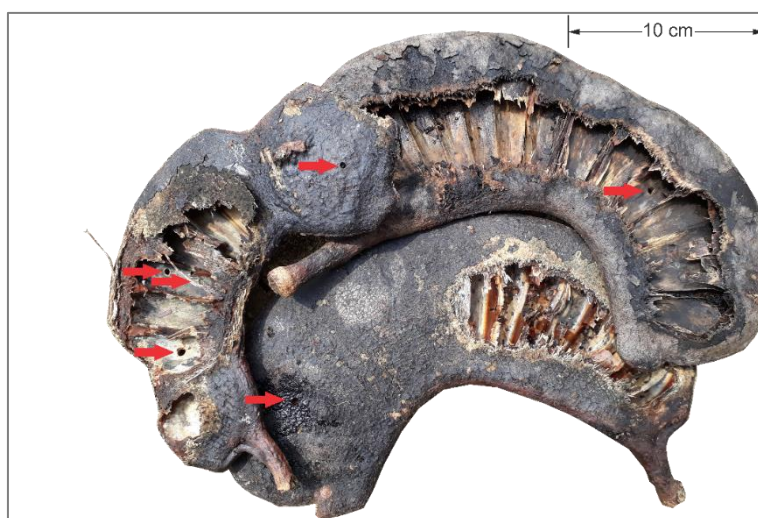


Figura 1: Frutos de *Parkia multijuga* predados por besouros Bruchinae Acanthocelides (setas vermelhas) e Roedores Dasyproctidae.

No experimento realizado em campo, no qual foi oferecido frutos para roedores, metade dos frutos utilizados haviam sido predados anteriormente por bruquídeos e a outra metade era composta por frutos íntegros. Não foi observado preferência dos roedores por qualquer tipo de fruto (estes dados serão melhor trabalhados em uma publicação futura). Teoricamente esta observação nos sugere que um maior número de sementes viáveis estaria entrando no banco de sementes do solo, caso as sementes infestadas e já anteriormente invibializadas por bruquídeos substituam sementes íntegras na alimentação dos roedores.

O resultado final e uma conclusão sobre as vantagens e desvantagens resultantes das interações entre os animais e a planta estudada na presente pesquisa seria melhor avaliado através de uma metodologia que permita acompanhar as sementes desde a dispersão primária até o estabelecimento e recrutamento das plântulas. A radiotelemetria é uma metodologia que permite essa avaliação e foi utilizada pela primeira vez na estimativa e acompanhamento da dispersão de sementes, por Tamura (1994), desde então esta técnica tem sido aperfeiçoada e vários trabalhos tem sido publicados apontando ótimos resultados na pesquisa de dispersão de sementes utilizando mecanismos mais otimizados derivados dessa tecnologia (SONÉ & KOHNO, 1996, HIRSH et al. 2012, JANSEN et al. 2012, ROSIN & POULSEN 2016).

A estratégia de mast-fruiting

A estratégia de *mast-fruiting* desenvolvida em *Parkia multijuga* eleva a produção de frutos em uma estação, o que está associado a abundância no número de sementes que entram no banco de sementes do solo (JAKOBSSON et al., 2006; LONG et al., 2015). Hulme (1998) afirma que esta estratégia pode ser mais bem-sucedida contra predadores pré dispersão, mas reconhece sua importância na saciedade de predadores vertebrados, citando Jensen (1985) e Hart (1995). A frutificação entre os indivíduos da área estudada variou desde 76 frutos até $\pm 1,032$. A contabilização de frutos e sementes predados por bruquídeos e íntegros por indivíduo não forneceu nenhum padrão em suas proporções. Aqueles indivíduos que frutificaram mais nem sempre tiveram maiores proporções de sementes íntegras ou de sementes predadas, mas é evidente que, dado a variação na frutificação por indivíduo, os números absolutos destas proporções na maioria dos casos seriam maiores para os indivíduos que produziram mais frutos na estação, o que foi atestado.

Como mencionado no capítulo 2, durante a coleta de frutos, foi verificado que todos os frutos distribuídos na superfície do solo da área de estudo tiveram suas sementes removidas por roedores em sua totalidade. Este fato não permitiu inferir através dos dados de remoção de

sementes se houve padrões na predação entre indivíduos mais frutíferos e os menos frutíferos, ou entre bancos mais densos e menos densos ou ainda entre os bancos mais próximos e bancos mais distantes da planta mãe, de acordo com o experimento realizado. Somente o acompanhamento das sementes removidas até o estabelecimento das plântulas poderia fornecer informações consistentes tanto para avaliar a eficácia da estratégia de *mast-fruiting* quanto para avaliar a aplicabilidade do modelo Janzen-Connel para a espécie estudada. Uma segunda possibilidade para se avaliar a eficácia da estratégia de *mast-fruiting* seria possível, comparando estratégias reprodutivas de espécies congêneres, já que *P. multijuga* é a única espécie a apresentar esta estratégia.

Cutias e cotiaras foram os únicos animais registrados pelas câmeras abrindo os frutos de *P. multijuga*, mas não os únicos a se alimentar das sementes. Esta interação acentua a importância da conservação destes animais tanto para a planta que tem suas sementes dispersas quanto para os pequenos roedores que tem mais uma fonte de alimento a disposição. A Reserva Florestal Adolpho Ducke sofre constante ameaça de caçadores que instalam armadilhas e caçam animais com armas de fogo e isso tem se intensificado a medida que a área urbana se aproxima do perímetro da Reserva o que também tem aumentado a quantidade de invasões nesta área de proteção ambiental (OLIVEIRA, et al. 2008).

Direção para estudos futuros

Durante as coletas foi verificado que haviam frutos, provavelmente de estações anteriores, cujas sementes estavam germinando ainda dentro do exocarpo, Figura 2.



Figura 2: Frutos de *Parkia multijuga* com sementes germinando encontrados durante coleta de frutos em 2017.

Foi possível notar que algumas das sementes haviam sido, anteriormente, predadas por bruquideos e após dispersão primária não foram encontrados por roedores. O exocarpo desses frutos estava em decomposição aparentemente por ação de fungos e umidade do solo. Um experimento está em andamento para verificar quanto tempo as sementes levam para germinar ou serem liberadas dos frutos sem a interação com os roedores. Este mesmo experimento também avaliará a predação pós dispersão primária por bruquideos *Mimosestes* permitindo os agrupar em uma das três guildas descritas por Johnson & Romero (2004).

Um experimento que permita isolar, fisicamente ou no tempo (os pequenos roedores só foram registrados entre 19h - 4h), sementes de *P. multijuga* permitindo o acesso somente a pequenos roedores e que acompanhe o destino final das sementes poderá confirmar ou não a função de dispersores destes animais.

A eficiência da estratégia de *mast-fruiting* seria melhor avaliada caso fosse comparada as diferentes estratégias das espécies congêneres. A sincronia entre os indivíduos durante a frutificação pode ser um importante campo a se estudar também. Durante o ano de frutificação da população deste estudo, o indivíduo que se encontrava mais distante da população não frutificou. No ano seguinte populações localizadas há quilômetros de distância na mesma Reserva frutificaram, enquanto os indivíduos da população estudada não floresceram. O que determina a sincronia entre indivíduos de uma espécie que apresenta estratégia de *mast-fruiting*?

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alverson, W. S.; A. G. Diaz. 1989. Measurement of the Dispersal of Large Seeds and Fruits with a Magnetic Locator. **Biotropica.**, 21: 61-63.
- Azani, N.; Babineau, M.; Bailey, C. D.; Banks, H.; Barbosa, A. R.; Pinto, R. B.; Bruneau, A. 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny The Legume Phylogeny Working Group (LPWG). **Taxon** 66(1): 44–77.
- Bagchi, R., T.; Swinfield, R. E.; Gallery, O. T.; Lewis, S.; Gripenberg, L.; Narayan, L.; Freckleton, R. P. 2010. Testing the Janzen-Connell mechanism: pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. **Ecology letters** 13: 1262–1269.
- Barbosa, A. P.; Vastano Jr, B.; Varela, V. P. 1984. Tratamentos Pré-Germinativos de Sementes de Espécies Florestais Amazônicas. II-Visgueiro (*Parkia pendula* Benth. Leguminosae-Mimosoideae). **Acta Amazonica** 14(1–2): 280–288.
- Barnosky, A.D., Koch, P.L., Feranec, R.S., Wing, S.L., Shabel, A.B., 2004. Assessing the causes of late pleistocene extinctions on the continents. **Science** 306, 70–75.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. 2014. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. **Elsevier/AP**, San Diego, CA, USA. 1600pp.
- Bonal, R.; Muñoz, A.; & Díaz, M. 2007. Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. **Evolutionary Ecology** 21(3): 367–380.
- Branco, M. et al.2002. Germination success, survival and seedling vigour of *Quercus suber* acorns in relation to insect damage. **Forest Ecology and Management** 166(1–3): 159–164.
- Brewer, S. W.; M. Rejmánek. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. **Journal of Vegetation Science** 10: 165–174.
- Bronstein, J. L. 2001. The exploitation of mutualisms. **Ecology letters** 4: 277–287.
- Brown, J. S.; Venable, D. L. 1991. Life history evolution of seed-bank annuals in response to seed predation. **Evolutionary Ecology** 5(1): 12–29.

_____ 1986. Evolutionary ecology of seed-bank annuals in temporally varying environments. **The American Naturalist** 127(1): 31–47.

Burkey, T. V. 1994. Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. **Oecologia** 97: 533–540.

Cáceres, N. C.; Dittrich, V. A.; Monteiro-Filho, E. L.; 1999. Fruit consumption, distance of seed dispersal and germination of solanaceous plants ingested by common opossum (*Didelphis aurita*) in southern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 37: 97-104.

Calvi, G. P.; Audd, F. F.; Vieira, G.; Ferraz, I. D. 2008. Tratamentos de pré-embrição para aumento do desempenho da germinação de sementes de *Parkia multijuga* Benth. **Revista Forestal Latinoamericana** 23(2): 53–65.

Camargo, J. L. C.; Ferraz, I. D. K.; Mesquita, M. R.; Almeida, B. S.; Brum, H. 2008. Guia de propágulos e plântulas da Amazônia. Vol. 1. **INPA**, Manaus, AM, BR. 26pp.

Carvalho, P. E. R. 2009. Faveira-Benguê *Parkia multijuga*. **Embrapa Florestas-Comunicado Técnico** (INFOTECA-E). (<https://goo.gl/3GZtCP>). Acesso: 17/02/2019

Casper, B. B. 1988. Post-dispersal seed predation may select for wind dispersal but not seed number per dispersal unit in *Cryptantha flava*. **Oikos** 52(1): 27–30.

Ceballos, L.; Andary, C.; Delescluse, M.; Gibernau, M.; Mckey, D.; Hossaert-Mckey, M. 2016. Effects of sublethal attack by a sucking insect, *Hyalymenus tarsatus*, on *Sesbania drummondii* seeds: Impact on some seed traits related to fitness. **Écoscience** 9(1): 28–36.

Center, T. D.; Johnson, C. D. 1974. Coevolution of Some Seed Beetles (Coleoptera: Bruchinae) and Their Hosts. **Ecology** 55(5): 1096–1103.

Chambers, J. C.; Macmahon, J. A.; 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. **Annual review of ecology and systematics** 25: 263–292.

Cheng, J.; Xiao, Z.; Zhang, Z. 2005. Seed consumption and caching on seeds of three sympatric tree species by four sympatric rodent species in a subtropical forest, China. **Forest Ecology and Management** 216: 331–341.

- Cintra, R.; Horna, V. 1997. Seed and Seedling Survival of the Palm *Astrocaryum murumuru* and the Legume Tree *Dipteryx micrantha* in Gaps in Amazonian Forest. **Journal of Tropical Ecology** 13: 257–277.
- Clark, D. A.; Clark, D. B.; 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. **The American Naturalist** 124: 769–788.
- Clarke, M. F.; Kramer, D. L. 1994. The placement, recovery, and loss of scatter hoards by eastern chipmunks, *Tamias striatus*. **Behav Ecol** 5: 353–361.
- Casas, R. R.; Willis, C. G.; Donohue, K. 2012. Plant dispersal phenotypes: a seed perspective of maternal habitat selection. In. Clobert, J.; Baguette, M.; Benton, T. G.; Bullock, J. M. (Eds.). Dispersal ecology and evolution. **Oxford University** 171-184.
- Comita, L. S.; Queenborough, S. A.; Murphy, S. J.; Eck, J. L.; Xu K.; Krishnadas, M.; Beckman, N.; Zhu, Y. 2014. Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival L. **Journal of Ecology** 102: 845–856.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. **Dynamics of populations** 298-312.
- Cote, J.; J. Clobert; T. Brodin; S. Fogarty; Sih, A. 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 4065–4076.
- Cousens, R.; Dytham, C.; Law, R. 2008. Dispersal in plants: a population perspective. **Botanical Journal of the Linnean Society** 170(1): 132–133.
- Cruz, E. D.; Pereira, A. G. 2015. Germinação de Sementes de Espécies Amazônicas: Fava-Arara-Tucupi (*Parkia multijuga* Benth.). **Embrapa Amazônia Oriental-Comunicado Técnico** (INFOTECA-E). (<https://goo.gl/4etQCT>). Acesso: 17/02/2019
- Dan Johnson, C.; Romero, J. 2004. A review of evolution of oviposition guilds in the Bruchinae (Coleoptera). **Revista Brasileira de Entomologia** 48(3): 401-408
- Freire, E. O. L.; Azevedo, R. A. 2010. Salva-guarda do acervo documental da Reserva Florestal Ducke–Manaus-AM: registros de uma experiência. **Ciência da Informação** 39(2): 101-114.

Deminicis, B. B.; Vieira, H. D.; Araújo, S. A. C.; Jardim, J. G.; Pádua, F. T.; Chambela, N. A. 2009. Dispersão natural de sementes: importância, classificação e sua dinâmica nas pastagens tropicais. **Archivos de zootecnia** 58: 35–58

Dennis, A. J. 2003. Scatter-hoarding by musky rat-kangaroos, *Hypsiprymnodon moschatus*, a tropical rain-forest marsupial from Australia: implications for seed dispersal. **Journal of Tropical Ecology** 19: 619–627.

Donatti, C. I.; Guimarães, P. R.; Galetti, M. 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.

Dubost, G. 1988. Ecology and social life of the red acouchy, *Myoprocta exilis*; comparison with the orange-rumped agouti, *Dasyprocta leporina*. **Journal of Zoology** 214: 107–123.

Ehrlén, J.; Raabova, J.; Dahlgren, J. P. 2015. Flowering schedule in a perennial plant; life-history trade-offs, seed predation, and total offspring fitness. **Ecology** 96(8): 2280–2288.

Ellis, R. H.; Hong, T. D.; Roberts, E. H. 1990. Effect of moisture content and method of rehydration on the susceptibility of pea seeds to imbibition damage. **Seed Science and Technology** 18(1): 131–137.

Evert, R. F.; Eichhorn, S. E.; & Raven, P. H. 2014. *Biologia vegetal*. Rio de Janeiro: **Guanabara Koogan** 1637pp.

Fonseca, A.; Júnior, C. S.; Veríssimo, A. 2018. Boletim do desmatamento da Amazônia Legal (março de 2018) SAD. Belém: **Imazon**. (<https://goo.gl/46Azst>). Acesso: 17/02/2019

Forget, P.M. 1990. Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology** 6: 459–468.

_____ 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. **Oecologia** 94: 255–261.

Fragoso, J. M.; Huffman, J. M. 2000. Seed-dispersal and seedling recruitment patterns by the last Neotropical megafaunal element in Amazonia, the tapir. **Journal of Tropical Ecology**. 16: 369–385.

- 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. **Botanical Journal of the Linnean Society** 151(1): 141–149.
- Gonçalves, A. L. S. 2013. Composição e ocorrência da assembléia de mamíferos de médio e grande porte em Áreas Protegidas sob distintos impactos humanos na Amazônia Central, Brasil. Dissertação de Mestrado, **Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia**. 58pp.
- Gorchov, D. L.; Palmeirim, J. M.; Ascorra, C. F. 2004. Dispersal of seeds of *Hymenaea courbaril* (Fabaceae) in a logged rain forest in the Peruvian Amazonian. **Acta Amazonica** 34(2): 251–259.
- Gobo, V. W., 2018. Primeiro registro de macroflora do Pleistoceno Final nas margens do Rio Teles Pires, MT, Brasil. Dissertação de Mestrado, **Universidade Federal do Rio Grande do Sul**, 57.
- Gouvea Labouriau, L. 1983. A germinação das sementes. Washington: **Secretaria Geral da OEA**
- Grenha, V.; Macedo, M. V.; Monteiro, R. F.; 2008. Seed predation on *Allagoptera arenaria* (Gomes) O'Kuntze (Arecaceae) by *Pachymerus nucleorum* Fabricius (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae). **Revista Brasileira de Entomologia** 52(1): 50-56.
- Hallwachs, W., 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*): the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae). In: A. Estrada & T. H. Fleming (eds.), *Frugivores and Seed Dispersal*, 285-384. **Dr W. Junk Publishers**, Dordrecht, Germany.
- Han, Y. J., Baskin, J. M., Tan, D. Y., Baskin, C. C., & Wu, M. Y. 2018. Effects of predispersal insect seed predation on the early life history stages of a rare cold sand-desert legume. **Scientific Reports** 8(1): 3240.
- Hart, T. B. 1995. Seed, seedling and sub-canopy survival in monodominant and mixed forests of the Ituri Forest, Africa. **Journal of Tropical Ecology** 11(3): 443–459.
- Herrera, J., 1995. Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). **Forest Ecology and Management** 6: 197-201.

Hirsch, B. T.; Kays, R.; Jansen, P. A. 2012. A telemetric thread tag for tracking seed dispersal by scatter-hoarding rodents. **Plant Ecology** 213(6): 933–943.

Hopkins, H. C. 1984. Floral Biology and Pollination Ecology of the Neotropical Species of *Parkia*. **The Journal of Ecology** 72(1): 1-23

_____ 1986. *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae). **Flora Neotropica** 43: 1–123.

Hopkins, M. J. G. 1983. Unusual diversities of seed beetles (Coleoptera: Bruchinae) on *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae) in Brazil. **Biological Journal of the Linnean Society** 19(4): 329–338.

_____ 1984. Seed beetles (Bruchinae) of *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae) in Brazil: strategies of attack. In: Tropical rain-forest: the Leeds symposium/edited by AC Chadwick and SL Sutton. Leeds: **Leeds Philosophical and Literary Society** 139-145

_____ 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. **Rodriguésia** 56: 9–25.

_____ 1983. Unusual diversities of seed beetles (Coleoptera: Bruchinae) on *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae) in Brazil. **Biological Journal of the Linnean Society** 19(4): 329–338

Hopkins, H. C.; Hopkins, M. J. G. 1983. "Fruit and seed biology of the neotropical species of *Parkia*." **Special publications series of the British Ecological Society** 197-209.

Hossaert, M., & Valéro, M. 1988. Effect of ovule position in the pod on patterns of seed formation in two species of *Lathyrus* (Leguminosae: Papilionoideae). **American Journal of Botany** 75(11): 1714–1731.

Howe, H. F.; Smallwood, J. 1982. Ecology of Seed Dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics** 13: 201–228.

Hulme, P. E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** 1(1): 32–46.

_____ 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. **Journal of Ecology** 82(3) 645–652.

Hyatt, L. A.; Rosenberg, M. S.; Howard, T. G.; Bole, G.; Fang, W.; Anastasia J.; Brown, K.; Grella, R.; Hinman, K.; Kurdziel, J. P. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. **Oikos** 103: 590–602.

Jakobsson, A.; Eriksson, O.; Bruun, H. H. 2006. Local seed rain and seed bank in a species-rich grassland: effects of plant abundance and seed size. **Botany** 84(12): 1870–1881.

Jansen, P. A.; Hirsch, B. T.; Emsens, W. J.; Zamora-Gutierrez, V.; Wikelski, M.; Kays, R.. 2012. Thieving rodents as substitute dispersers of megafaunal seeds. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 109: 12610–12615.

Janzen, D H. 1971. Seed Predation by Animals. **Annual Review of Ecology and Systematics** 2(1): 465–492.

_____ 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **The American Naturalist** 104: 501–528.

_____ 1978. Seeding patterns of tropical trees. **Tropical trees as living systems** 83–128.

_____ 1969. Seed-Eaters Versus Seed Size, Number, Toxicity and Dispersal. **Evolution** 23(1): 1-27

_____ 1974. Tropical Blackwater Rivers, Animals, and Mast Fruiting by the Dipterocarpaceae. **Biotropica** 6(2): 69-103.

Jeffs, C. T.; Kennedy, P.; Griffith, P.; Gripenberg, S.; Markesteijn, L.; Lewis, O. T. 2018. Seed predation by insects across a tropical forest precipitation gradient. **Ecological Entomology** 43(6): 813–822.

Jensen, T. S. 1982. Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests. **Oecologia** 54(2): 184–192.

_____ 1985. Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. **Oikos** 44(1): 149–156.

Johnson, C. D. 1970. Biosystematics of the Arizona, California, and Oregon species of the seed beetle genus *Acanthoscelides* Schilsky (Coleoptera: Bruchinae). Berkeley: **University of California Press**. 116pp.

- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. In: Fenner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edition. **CABI Publ.**, Wallingford, UK. Pages 125-166.
- Jorge, M. L. S. P. 2008. Effects of forest fragmentation on two sister genera of Amazonian rodents (*Myoprocta acouchy* and *Dasyprocta leporina*). **Biological Conservation** 141: 617–623.
- Kelly, D., Harrison, A. L., Lee, W. G., Payton, I. J., Wilson, P. R., & Schaubert, E. M. 2000. Predator satiation and extreme mast seeding in 11 species of *Chionochloa* (Poaceae). **Oikos** 90(3): 477–488.
- Kelly, D., Mckone, M. J., Batchelor, K. J., & Spence, J. R. (1992). Mast seeding of *Chionochloa* (Poaceae) and pre-dispersal seed predation by a specialist fly (*Diplotoxa*, Diptera: Chloropidae). **New Zealand Journal of Botany** 30(2): 125–133.
- Khan, A. A. 1992. Preplant physiological seed conditioning. *Horticultural Reviews*, 13(1): 131–181.
- Kingsolver, J. M.; Johnson, C. D. 1978. Systematics of the genus *Mimosestes* (Coleoptera: Bruchinae). Department of Agriculture, Science and Education Administration. **Technical Bulletin Number** 1590.
- Levin, S. A.; Muller-Landau, H.; Nathan, R.; Chave, J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 575–604.
- Lin, W.T.; Pennings, S. C. 2018. Predator–prey interactions in a ladybeetle–aphid system depend on spatial scale. **Ecology and Evolution** 8(13): 6537–6546.
- Long, R. L.; Gorecki, M. J.; Renton, M.; Scott, J. K.; Colville, L.; Goggin, D. E; Finch-Savage, W. E. 2015. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise: The ecophysiology of seed persistence. **Biological Reviews** 90(1): 31–59.
- Lopes, M.A. 2008. O estudo da dispersão de sementes e de seus efeitos na estrutura de populações e comunidades vegetais – avanços recentes e perspectivas futuras. In: Ferrari, S.F.; Rímole, J. R., (Eds.) **A Primatologia no Brasil - Sociedade Brasileira de Primatologia, Biologia Geral e Experimental – UFS** 94-148. Aracaju, SE.

- Louda, S. M. 1982. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. **Ecological monographs** 52(1): 25–41.
- Lovelock, J. 1998. The Ages of Gaia. **Oxford University Press**, 1988.
- Maguire, J. D. 1962. Speed of Germination - Aid In Selection And Evaluation for Seedling Emergence And Vigor. **Crop Science** 2(2): 176.
- Malcolm, J. R. 1990. Estimation of mammalian densities in continuous forest north of Manaus. **Four neotropical rainforests** 339–357.
- Matthesius, A. 2006. Testing the Janzen-Connell model for species diversity in a West African montane forest. MSc Dissertation. **University of Canterbury**. 131pp.
- Meehan, H. J.; Mcconkey, K. R.; Drake, D. R. 2002. Potential disruptions to seed dispersal mutualisms in Tonga, Western Polynesia. **Journal of Biogeography** 29(5–6): 695–712.
- Melo, M. da G. G. de; Mendonça, M. S. de; Nazário, P.; Mendes, A. M. da S. (2011). Superação de dormência em sementes de três espécies de *Parkia* spp. **Revista Brasileira de Sementes**. 33(3): 533–542.
- Moles, A. T.; Westoby, M. 2003. Latitude, seed predation and seed mass. **Journal of Biogeography** 30(1): 105–128.
- _____ 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature: Seedling survival and seed size. **Journal of Ecology** 92(3): 372–383
- Moles, A. T., Warton, D. I.; Westoby, M. 2003. Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species? **Ecology** 84(12): 3148–3161.
- Molion, L. C. B. 1987. On the dynamic climatology of the Amazon Basin and associated rain-producing mechanisms. **Revista Brasileira de Meteorologia** 2: 107-117
- Muller-Landau, H; Hardesty, D. B. 2005. Seed dispersal of woody plants in tropical forests: concepts, examples and future directions. In. Burslem, D.; Pinard, M.; Hartley, S (Ed.). Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity. **Cambridge University Press** 267-309.

- Murphy, M. T.; Garkaklis, M. J.; Hardy, G. E. S. J. 2005. Seed caching by woylies *Bettongia penicillata* can increase sandalwood *Santalum spicatum* regeneration in Western Australia. *Austral Ecology* 30: 747–755.
- Nathan, R.; Muller-Landau, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology & Evolution** 15: 278–285.
- Nobre, C. A.; Sampaio, G.; Borma, L. S.; Castilla-Rubio, J. C.; Silva, J. S.; Cardoso, M. 2016. Land-use and climate change risks in the Amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 113(39): 10759–10768.
- Norden N; Chave J; Belbenoit P; Caubère A; Châtelet P; Forget, P; Thébaud, C. 2007. Mast Fruiting Is a Frequent Strategy in Woody Species of Eastern South America. **PLoS ONE** 2(10): e1079.
- Oliver, A. D.; Chapin, J. B. 1984. *Curculio fulvus* (Coleoptera: Curculionidae) and its Effects on Acorns of Live Oaks, *Quercus virginiana* Miller. **Environmental Entomology** 13(6): 1507–1510.
- Oliveira, M. L. et al. 2011. Reserva Ducke: A biodiversidade amazônica através de uma grade. *PPBio*. 170 pp.
- Papú, S.; Silnik, L. S.; Campos, C. M. 2015. Pre-dispersal seed loss of *Ramorinoa girolae* (Fabaceae) in Ischigualasto Provincial Park (San Juan, Argentina). **Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica** 50(4): 585–594.
- Pennington, T; Cavalcante de Lima, H., 1995. Two New Species of *Andira* (Leguminosae) from Brazil and the Influence of Dispersal in Determining Their Distributions. **Kew Bulletin**, 50(3) 557-566.
- Perea, R.; Miguel, S. A.; Gil, L. 2011. Leftovers in seed dispersal: ecological implications of partial seed consumption for oak regeneration: Leftovers in seed dispersal. **Journal of Ecology** 99(1): 194–201.

- Pires, M. M.; Guimarães, P.R.; Galetti, M.; Jordano, P. 2018. Pleistocene megafaunal extinctions and the functional loss of long-distance seed-dispersal services. **Ecography** 41: 153–163.
- Rickfles, R. E. 2003. A Economia da Natureza. Rio de Janeiro. **Guanabara Koogan** 503pp.
- Rosin, C.; Poulsen, J. R. 2017. Telemetric tracking of scatterhoarding and seed fate in a Central African forest. **Biotropica** 49(2): 170–176.
- Sanchez-Cordero, V., & Martinez-Gallardo, R., 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, 14(2) 139-151
- Santos, R. P. 2012. Características morfoanatômicas, fisiológicas e bioquímicas de sementes de *Parkia multijuga* Benth. e *Parkia pendula* (Willd.) Benth (Fabaceae-Mimosoideae) submetidas a diferentes temperaturas. Tese de Doutorado, **Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia**. 114pp.
- Schupp, E. W. 1988. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. **Oecologia** 76(4): 525–530.
- _____ 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. **Ecology** 71(2): 504–515.
- Silvertown, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14(2): 235–250.
- Silvius, K. M., 2002. Spatio-temporal patterns of palm endocarp use by three Amazonian forest mammals: granivory or ‘grubivory’?. **Journal of Tropical Ecology**, 18(5): 707-723.
- Silvius, K. M.; Fragoso, J. M. V. 2003. Red-rumped Agouti (*Dasyprocta leporina*) Home Range Use in an Amazonian Forest: Implications for the Aggregated Distribution of Forest Trees. **Biotropica** 35: 74–83.
- Simon, M. F.; Du Vall Hay, J. 2003. Comparison of a common and rare species of Mimosa (Mimosaceae) in Central Brazil. **Austral Ecology** 28(3) 315–326.

Siscart, D.; Diego, V.; Lloret, F. 1999. Acorn ecology. In: Roda, F; Retana, J.; Garcia, C. A.; Bellot, J. (Eds.). Ecology of Mediterranean evergreen oak forests. Vol. 137. **Springer Science & Business Media** 75–87.

Smythe, N. 1978. The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). **Smithsonian Contributions to Zoology** 257: 1-52.

Soné, K.; Kohno, A. 1996. Application of radiotelemetry to the survey of acorn dispersal by *Apodemus mice*. **Ecological Research** 11: 187–192.

Southgate, B. J. 1979. Biology of the Bruchinae. **Annual Review of Entomology** 24(1): 449–473.

Souza, M. L.; Fagundes, M. 2014. Seed size as key factor in germination and seedling development of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae). **American Journal of Plant Sciences** 5(17): 2566-2573.

_____ 2017. Seed predation of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae): a tropical tree with supra-annual fruiting. **Plant Species Biology** 32(1): 66–73.

Souza, M. L.; Solar, R. R.; Fagundes, M. 2015. Reproductive strategy of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae): more seeds or better seeds? **Revista de Biologia Tropical** 63 (4): 1161-1167.

Speziale, K. L.; Lambertucci, S. A.; Gleiser, G.; Tella, J. L.; Hiraldo, F.; Aizen, M. A. 2018. An overlooked plant–parakeet mutualism counteracts human overharvesting on an endangered tree. **Royal Society Open Science** 5(1): 171456.

Steele, M. A.; Turner, G.; Smallwood, P. D.; Wolff, J. O.; Radillo, J. 2001. Cache management by small mammals: experimental evidence for the significance of acorn-embryo excision. **Journal of Mammalogy** 82: 35–42.

Stoner, K. E., Vulinec, K., Wright, S. J., & Peres, C. A., 2007. Hunting and plant community dynamics in tropical forests: a synthesis and future directions. **Biotropica**, 39(3), 385-392.

Sung, F. J. 1993. Biochemical activities associated with priming of sweet corn seeds to improve vigor. **Seed Sci Technol** 21: 97–105.

- Szentesi, Á. 2006. Pre-dispersal seed predation by *Bruchidius villosus* (Coleoptera, Bruchinae) in *Laburnum anagyroides* (Fabaceae, Genisteae). **Community Ecology** 7(1): 13–22.
- Tamura, N. 1994. Application of a radio-transmitter for studying seed dispersion by animals. **Journal of the Japanese Forestry Society** 76(6): 607–610.
- Tella, J. L.; Dénes, F. V.; Zulian, V.; Prestes, N. P.; Martínez, J.; Blanco, G.; Hiraldo, F. 2016. Endangered plant-parrot mutualisms: seed tolerance to predation makes parrots pervasive dispersers of the Parana pine. **Scientific Reports** 6:31709
- Theimer, T. C. 2003. Intraspecific variation in seed size affects scatterhoarding behaviour of an Australian tropical rain-forest rodent. **Journal of Tropical Ecology** 19: 95–98.
- Thomsom F. J.; Moles, A. T.; Auld, T. D.; Kingsford, R. T. 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. **Journal of Ecology** 99: 1299–1307.
- Turnbull, C. L.; Culver, D. C. 1983. The timing of seed dispersal in *Viooa nuttallii*: attraction of dispersers and avoidance of predators. **Oecologia** 59(2–3) 360–365.
- Vallejo-Marin, M.; Dominguez, C. A.; Dirzo, R. 2006. Simulated seed predation reveals a variety of germination responses of neotropical rain forest species. **American Journal of Botany** 93(3): 369–376.
- Wall, V. S. B. 1990. Food hoarding in animals. **University of Chicago Press** 453pp.
- _____ 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. **The Botanical Review** 67: 74–117.
- Voss, R. S.; Lune, D. P.; Simmons, N. B. 2001. The mammals of Paracou, French Guiana: a neotropical lowland rainforest fauna part 2. Nonvolant species. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 237: 3–236.
- Wenny, D. G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. **Ecological Monographs** 70: 331–351.

Willson, M. F.; Irvine, A. K.; Walsh, N. G. 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. **Biotropica** 21(2): 133–147.

Wroe, S. and Judith, F. 2006. A review of the evidence for a human role in the extinction of Australian megafauna and an alternative interpretation. **Quaternary Science Reviews** 25 (21-22): 2692-2703.

Xiao, Z.; Jansen, P. A.; Zhang, Z. 2006. Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. **Forest Ecology and Management** 223 (1–3): 18–23.

Yasuda, M.; Miura, S.; Hussein, N. A. 2000. Evidence for food hoarding behaviour in terrestrial rodents in Pasoh Forest Reserve, a Malaysian lowland rain forest. **Journal of Tropical Forest Science** 12(1): 164–173.

Zwolak, R.; Bogdziewicz, M.; Wróbel, A.; Crone, E. E. 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.

ANEXOS

ANEXO A - Resultado da realização do teste de Kruskal-Wallis para comparação de médias entre níveis de predação de sementes e gênero do bruquídeo presente.

besouros pred	26	A 12.4	52	A 12.1	78	M 12.2
1 A 0.4	27	A 14.6	53	A 12.8	79	M 13.2
2 A 0.9	28	A 15.8	54	A 13.7	80	M 16.4
3 A 1.3	29	A 16.0	55	A 17.4	81	M 22.0
4 A 1.7	30	A 17.2	56	A 18.5	82	M 33.4
5 A 2.1	31	A 17.3	57	A 19.2	83	M 40.2
6 A 4.4	32	A 17.8	58	A 19.5	84	M 44.5
7 A 5.4	33	A 19.7	59	A 22.5	85	M 48.4
8 A 5.5	34	A 20.4	60	A 24.3	86	M 52.0
9 A 6.1	35	A 24.8	61	A 24.8	87	M 55.3
10 A 6.1	36	A 24.8	62	A 29.7	88	M 55.6
11 A 6.4	37	A 25.5	63	A 31.8	89	M 58.3
12 A 6.6	38	A 28.2	64	A 32.8	90	M 63.9
13 A 6.7	39	A 29.1	65	A 33.4	91	M 66.2
14 A 7.4	40	A 29.2	66	M 2.8	92	M 66.7
15 A 7.5	41	A 29.6	67	M 5.8	93	M 74.3
16 A 8.3	42	A 30.8	68	M 7.6	94	M 77.5
17 A 9.3	43	A 32.4	69	M 10.3	95	AM 12.4
18 A 9.3	44	A 40.0	70	M 13.9	96	AM 13.8
19 A 9.4	45	A 0.2	71	M 25.6	97	AM 14.0
20 A 9.6	46	A 2.2	72	M 27.8	98	AM 32.2
21 A 10.3	47	A 2.4	73	M 30.5	99	AM 48.4
22 A 10.5	48	A 7.5	74	M 30.7	100	AM 49.6
23 A 11.3	49	A 8.2	75	M 37.6		
24 A 12.3	50	A 9.2	76	M 8.5		
25 A 12.3	51	A 9.5	77	M 10.9		

Normalidade: pred
 A 0.005464177
 M 0.065219
 AM 0.06660435

=====
 Kruskal-Wallis rank sum test

data: pred by besouros
 Kruskal-Wallis chi-squared = 18.636, df = 2, p-value = 8.981e-05

ANEXO B – Resultado da realização do teste de Kruskal-Wallis para comparação das porcentagens de predação relacionadas ao estado do embrião, se intacto ou predado.

	embriao pred	26	EV 10.5	52	EV 30.5	78	EM 22.0
1	EV 0.4	27	EV 11.3	53	EV 30.7	79	EM 22.5
2	EV 0.9	28	EV 12.3	54	EV 30.8	80	EM 24.3
3	EV 1.3	29	EV 12.3	55	EV 32.2	81	EM 24.8
4	EV 1.7	30	EV 12.4	56	EV 32.4	82	EM 29.7
5	EV 2.1	31	EV 12.4	57	EV 37.6	83	EM 31.8
6	EV 2.8	32	EV 13.8	58	EV 40.0	84	EM 32.8
7	EV 4.4	33	EV 13.9	59	EM 0.2	85	EM 33.4
8	EV 5.4	34	EV 14.0	60	EM 2.2	86	EM 33.4
9	EV 5.5	35	EV 14.6	61	EM 2.4	87	EM 40.2
10	EV 5.8	36	EV 15.8	62	EM 7.5	88	EM 44.5
11	EV 6.1	37	EV 16.0	63	EM 8.2	89	EM 48.4
12	EV 6.1	38	EV 17.2	64	EM 8.5	90	EM 48.4
13	EV 6.4	39	EV 17.3	65	EM 9.2	91	EM 49.6
14	EV 6.6	40	EV 17.8	66	EM 9.5	92	EM 52.0
15	EV 6.7	41	EV 19.7	67	EM 10.9	93	EM 55.3
16	EV 7.4	42	EV 20.4	68	EM 12.1	94	EM 55.6
17	EV 7.5	43	EV 24.8	69	EM 12.2	95	EM 58.3
18	EV 7.6	44	EV 24.8	70	EM 12.8	96	EM 63.9
19	EV 8.3	45	EV 25.5	71	EM 13.2	97	EM 66.2
20	EV 9.3	46	EV 25.6	72	EM 13.7	98	EM 66.7
21	EV 9.3	47	EV 27.8	73	EM 16.4	99	EM 74.3
22	EV 9.4	48	EV 28.2	74	EM 17.4	100	EM 77.5
23	EV 9.6	49	EV 29.1	75	EM 18.5		
24	EV 10.3	50	EV 29.2	76	EM 19.2		
25	EV 10.3	51	EV 29.6	77	EM 19.5		

Normalidade: Preda
 EV 0.001599574
 EM 0.006887914

=====

Kruskal-Wallis rank sum test

data: pred by embriao
 Kruskal-Wallis chi-squared = 12.662, df = 1, p-value = 0.0003732

ANEXO C – Resultado da realização do teste de Tukey para comparação entre o tamanho das sementes e o estado do embrião, se intacto (V) ou predado (M).

tratamento	tamanho						
V	4.7	V	5.05	V	3.8	M	4
V	4.6	V	4.05	V	4.95	M	4.4
V	5	V	3.85	V	4.55	M	3.8
V	4.7	V	4.35	V	4.15	M	4.8
V	4.85	V	3.9	V	4.65	M	4.35
V	5.1	V	4.55	V	3.5	M	4.2
V	4.05	V	4.6	V	4.95	M	4
V	4.1	V	4	V	4.1	M	4
V	4.05	V	4.55	M	4.65	M	4.4
V	5.1	V	4.3	M	4.35	M	3.7
V	4.85	V	3.9	M	4.65	M	4.55
V	4.6	V	4	M	4.6	M	4.25
V	4.25	V	4.2	M	4.1	M	5.35
V	5	V	4.75	M	5.05	M	3.9
V	4.65	V	4.2	M	4.9	M	4.4
V	5.1	V	3.3	M	4.5	M	4.9
V	3.55	V	5.6	M	4.65	M	4.1
V	4.6	V	4.7	M	4.65	M	5
V	4.85	V	4.6	M	4.15	M	4.75
V	4.5	V	3.85	M	4.65	M	4.8
V	5.05	V	3.7	M	4.2	M	4.1
V	5	V	3.8	M	5	M	4.75
V	4.5	V	3.55	M	4.6	M	4.75
V	4.7	V	4.6	M	4.35	M	4.3
V	4.9	V	4.2	M	4.2	M	4.75

Normalidade: tamanho

V 0.2190561

M 0.860952

=====

ANOVA e TukeyHSD: tamanho

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
tratamento	1	0.025	0.02472	0.123	0.727
Residuals	98	19.704	0.20107		

\$tratamento

	diff	lwr	upr	p adj
V-M	-0.0318555	-0.2121464	0.1484354	0.7266151

ANEXO D – Resultado da realização do teste de Kruskal-Wallis para comparação dos dados de germinação entre os tratamentos.

tratamentos ger									
1	C1	0	5	C2	54	9	T75 26	13	T30 38
2	C1	2	6	C2	56	10	T50 40	14	T30 50
3	C1	0	7	T75	30	11	T50 42	15	T30 42
4	C2	60	8	T75	40	12	T50 42		

Normalidade: ger

C1 0

C2 0.6368868

T75 0.5367371

T50 0

T30 0.6368868

=====
Kruskal-Wallis rank sum test

data: ger by tratamentos

Kruskal-Wallis chi-squared = 12.341, df = 4, p-value = 0.01499

ANEXO E – Resultado da ANOVA e teste de Tukey para comparação entre médias do IVG e entre médias do TMG.

Normalidade: IVG

C1 0
C2 0.1375937
T75 0.9265257
T50 0.8984324
T30 0.4942482

Normalidade: TMG

C1 0
C2 0.451973
T75 0.3400461
T50 0.1166069
T30 0.07035058

=====

ANOVA e TukeyHSD: IVG

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Tratamentos	4	79.16	19.79	65.97	3.77e-07 ***
Residuals	10	3.00	0.30		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

\$Tratamentos

	diff	lwr	upr	p adj
C2-C1	6.996667	5.5249481	8.4683852	1.894435e-07
T30-C1	3.530000	2.0582814	5.0017186	1.003856e-04
T50-C1	3.210000	1.7382814	4.6817186	2.254238e-04
T75-C1	1.916667	0.4449481	3.3883852	1.082551e-02
T30-C2	-3.466667	-4.9383852	-1.9949481	1.173185e-04
T50-C2	-3.786667	-5.2583852	-2.3149481	5.446358e-05
T75-C2	-5.080000	-6.5517186	-3.6082814	3.792824e-06
T50-T30	-0.320000	-1.7917186	1.1517186	9.481105e-01
T75-T30	-1.613333	-3.0850519	-0.1416148	3.058166e-02
T75-T50	-1.293333	-2.7650519	0.1783852	9.252003e-02

=====

ANOVA e TukeyHSD: TMG

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Tratamentos	4	8.9	2.23	0.042	0.996
Residuals	10	524.1	52.41		

\$Tratamentos

	diff	lwr	upr	p adj
C2-C1	2.1400000	-17.31446	21.59446	0.9957084
T30-C1	1.4333333	-18.02113	20.88779	0.9990954
T50-C1	0.9333333	-18.52113	20.38779	0.9998338
T75-C1	0.3033333	-19.15113	19.75779	0.9999981
T30-C2	-0.7066667	-20.16113	18.74779	0.9999450
T50-C2	-1.2066667	-20.66113	18.24779	0.9995406
T75-C2	-1.8366667	-21.29113	17.61779	0.9976196
T50-T30	-0.5000000	-19.95446	18.95446	0.9999861
T75-T30	-1.1300000	-20.58446	18.32446	0.9996455
T75-T50	-0.6300000	-20.08446	18.82446	0.9999652

ANEXO F – Resultado da ANOVA e teste de Tukey para comparação entre médias da massa fresca dos tratamentos.

tratamentos	mf		
C2	6,2691	T50	2,8556
C2	7,363375	T50	3,523
C2	7,455769231	T50	2,402666667
T75	1,905333333	T30	2,9688
T75	2,046642857	T30	3,87335
T75	1,707	T30	3,751368421

Normalidade: Médias

C2 0.1337769

T1 0.8154476

T2 0.7897702

T3 0.2379335

=====

ANOVA e TukeyHSD: Médias

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Tratamentos	3	44.75	14.918	58.31	8.84e-06 ***
Residuals	8	2.05	0.256		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

\$Tratamentos

	diff	lwr	upr	p adj
T1-C2	-5.1430893	-6.4656131	-3.820566	7.617806e-06
T2-C2	-4.1023259	-5.4248496	-2.779802	4.156899e-05
T3-C2	-3.4982419	-4.8207657	-2.175718	1.334855e-04
T2-T1	1.0407635	-0.2817603	2.363287	1.307060e-01
T3-T1	1.6448474	0.3223237	2.967371	1.704180e-02
T3-T2	0.6040839	-0.7184398	1.926608	4.994636e-01

ANEXO G – Resultado da ANOVA e Teste de Tukey para comparação entre médias do tamanho total das plântulas dos tratamentos.

tratamentos	tt		
C2	70,41	T50	53,31333333
C2	73,2125	T50	53,60357143
C2	57,66410256	T50	54,6457862
T75	45,39365079	T30	58,33552381
T75	43,06375	T30	60,95174185
T75	43,39619048	T30	60,19263158

Normalidade: Médias

C2 0.3244901

T1 0.2526441

T2 0.3984268

T3 0.5459775

=====

ANOVA e TukeyHSD: Médias

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Tratamentos	3	862.2	287.40	15.84	0.000997 ***
Residuals	8	145.1	18.14		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

\$Tratamentos

	diff	lwr	upr	p adj
T1-C2	-23.144337	-34.281293	-12.007381	0.0007268533
T2-C2	-13.241304	-24.378260	-2.104348	0.0216023826
T3-C2	-7.268902	-18.405857	3.868054	0.2347345481
T2-T1	9.903033	-1.233922	21.039989	0.0825008419
T3-T1	15.875435	4.738480	27.012391	0.0079547026
T3-T2	5.972402	-5.164554	17.109358	0.3752717988

ANEXO H – Resultado dos testes de Spearman e Pearson para verificar a correlação entre produção total por indivíduo e frutos ou sementes íntegras.

Normalidade Frutificação
W = 0.80615, p-value = 0.01102

Normalidade Frutos Íntegros
W = 0.94008, p-value = 0.4991

Normalidade Sementes
W = 0.93708, p-value = 0.4867

=====
Correlação de Spearman's entre frutos íntegros e frutificação total
S = 390, p-value = 0.2463
alternative hypothesis: true rho is not equal to 0
sample estimates:
rho
-0.3636364

Correlação de Spearman's entre sementes íntegras e frutificação total
S = 244, p-value = 0.7549
alternative hypothesis: true rho is not equal to 0
sample estimates:
rho
-0.1090909