

Dispersão de sementes de *Trichilia* spp. (Meliaceae) por aves em um fragmento de mata mesófila semidecídua, Rio Claro, SP, Brasil

Maria José da Costa Gondim

Pós-Graduação Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Avenida 24-A, 1515, Bela Vista, 13506-900, Rio Claro, SP, Brasil. E-mail: maju@claretianas.com.br

Recebido em 30 de março de 2001; aceito em 04 de setembro de 2001.

ABSTRACT. Seed dispersal of *Trichilia* spp. (Meliaceae) by birds in a fragment of semideciduous forest, Rio Claro, SP, Brazil. Seed dispersal by birds of four understory species in the plant family Meliaceae (*Trichilia catigua*, *T. clausenii*, *T. elegans*, *T. pallida*) was studied in semideciduous mesophytic forest (230 ha) in Rio Claro, in the state of São Paulo, Brazil, from October 1989 to June 1992. Fruiting period was determined, and fruit and seed characteristics were also examined. Germination tests for seeds with and without arils showed greater germination of seeds without arils. Altogether 33 species of birds of nine families ate fruits, specially Emberizidae and Tyrannidae, in 252 bird visits, 515 seeds were eaten. The seeds were consumed mostly by "generalist" birds. *Dacnis cayana* (Thraupinae) was considered the most efficient dispersor of *Trichilia* spp. seeds, because it defecated them away from the parent tree. In addition, *Dacnis cayana* represented the bulk of the total number of visits and seeds consumed.

KEY WORDS: avian frugivory, seed dispersal, *Trichilia*, Meliaceae, *Dacnis cayana*.

RESUMO. Foi efetuado um estudo de dispersão de sementes por aves em quatro espécies de *Trichilia* (*T. catigua*, *T. clausenii*, *T. elegans*, *T. pallida*) (Meliaceae). Estas espécies fazem parte da vegetação do sub-bosque, apresentando frutos ornitocóricos. O estudo foi desenvolvido em um fragmento de mata mesófila semidecídua (230 ha) no município de Rio Claro (SP), durante o período de outubro de 1989 a junho de 1992. Foram determinados os períodos de frutificação e os parâmetros quantitativos e qualitativos das espécies e seus frutos. Os testes de germinação realizados com sementes ariladas e não ariladas comprovaram uma maior porcentagem de germinação nas sementes sem arilo. Foram observadas 33 espécies consumidoras distribuídas em nove famílias, principalmente Emberizidae e Tyrannidae. As espécies de *Trichilia* spp. receberam 252 visitas, principalmente de aves "generalistas", quando foram consumidas 515 sementes. *Dacnis cayana* (Thraupinae) foi considerada o dispersor mais eficiente, devido ao seu comportamento de engolir as sementes e defecá-las em locais distantes da planta-matriz. Além disso, realizou o maior número de visitas e foi a espécie que mais consumiu sementes.

PALAVRAS-CHAVE: aves frugívoras, dispersão de sementes, *Trichilia*, Meliaceae, *Dacnis cayana*.

Um grande número de espécies de aves inclui frutos na sua dieta, e muitas têm sido registradas como dispersoras de sementes (Ridley 1930, Pijl 1982, Howe e Smallwood 1982, Gautier-Hion *et al.* 1985). O fenômeno da dispersão pode ser considerado como um processo ativo, através do qual as sementes são removidas da planta-matriz por um agente que as deposita aleatoriamente (ver caso de dispersão direta ou não aleatória em Wenny e Levey 1998) em local adequado para crescimento e posterior reprodução (Janzen 1975, Howe e Estabrook 1977). A dispersão de sementes realizada por aves e mamíferos é provavelmente responsável em grande extensão pelo domínio atual das angiospermas, pois muitas espécies de árvores, arbustos e lianas tropicais dependem desses vertebrados para que se processe a dispersão (Frankie *et al.* 1974, Regal 1977, Snow 1981).

Os fatores que governam a escolha dos frutos e a dispersão por aves são extremamente variáveis e têm gerado distintos trabalhos que os examinam sob diferentes focos, como por exemplo: a influência da cor (Stiles 1982, Willson *et al.* 1990), a acessibilidade aos frutos (Snow

1971, Moermond e Denslow 1983), fenologia da frutificação e competição por dispersores (Snow 1965, Wheelwright 1985, Willson e Whelan 1993), a eficiência do dispersor (McKey 1975, Jordano 1995), o conteúdo nutritivo do fruto (Herrera 1982, Stiles 1993, Pizo 1997), e mesmo estudos teóricos com proposição de modelos analisando as múltiplas interações entre os frutos e seus consumidores (Herrera 1985, Martin 1985).

As aves dispersoras de sementes apresentam características intrínsecas que resultam em papéis diferenciados quanto à sua eficiência na dispersão. Fatores como o modo de apanhar os frutos, o tratamento dado à semente no bico e no tubo digestivo e a qualidade da deposição de sementes no ambiente distinguem a ação dos dispersores, e conseqüentemente, afetam o sucesso reprodutivo de uma planta (Herrera e Jordano 1981, Moermond e Denslow 1985, Foster 1987, Levey 1987, Izhaki *et al.* 1991).

Os frutos de várias espécies da família Meliaceae apresentam características ornitocóricas (Pijl 1982) e em geral possuem alto valor nutritivo, sendo mencionados como importante item da dieta de diversas aves frugívoras

(Foster e McDiarmid 1983, Argel-de-Oliveira 1992, Pizo 1997). No levantamento realizado por Snow (1981) de famílias e gêneros importantes na dieta de aves frugívoras, está incluída a família Meliaceae, e dentro desta se destaca o gênero *Trichilia*.

Neste trabalho, a dispersão de sementes de quatro espécies sintópicas do gênero *Trichilia* (Meliaceae) foi analisada procurando determinar a guilda de aves frugívoras que se alimenta dos frutos e investigar o papel de cada espécie na dispersão, considerando fatores quantitativos como número de visitas, total de frutos consumidos/visita, e qualitativos como o comportamento alimentar das aves.

MÉTODOS

Área de estudo. O estudo foi realizado em um fragmento de mata mesófila semidecídua (mata da Fazenda São José) com 230 ha, no município de Rio Claro, SP, com altitude de 630 m (47°28'W 22°22'S), durante o período de outubro/89 a junho/92. O clima apresenta duas estações (seca e chuvosa) bem definidas. A estação seca e fria se estende de abril a setembro e a chuvosa de outubro a março (Pagano *et al.* 1987). A média anual de precipitação para o período de 1989 a 1992 foi de 1638,7 mm e a temperatura média de 20,03 ° C (Fonte: Horto Florestal de Rio Claro, SP).

A área de estudo, inserida em região agrícola, é cercada em aproximadamente 90 % de seu perímetro por canaviais. A mata é constituída principalmente por vegetação arbórea densa (7-30 m de altura), com presença de indivíduos emergentes. Embora ocorram indivíduos arbóreos de diferentes alturas não é nítida a estratificação. O estrato herbáceo é conspícuo, com ervas, indivíduos jovens e freqüente ocorrência de lianas e epífitas, que em determinadas regiões formam densos emaranhados, desde a copa até o solo (Pagano *et al.* 1987). Ocorre também com certa freqüência a formação de clareiras ocasionada por ação de ventos fortes ou provavelmente antropomórfica, possibilitando nestes locais a penetração da radiação solar e crescimento de vegetação rasteira.

Em levantamentos da avifauna foram registradas 150 espécies, com destaque para a ocorrência de grandes frugívoros como *Penelope superciliaris*, *Pyroderus scutatus*, *Ramphastos toco*, *Tityra cayana*, *Trogon viridis* e *Pionus maximiliani*, porém com baixas densidades populacionais (E. O. Willis, com. pess.)

Espécies vegetais. O gênero *Trichilia* inclui aproximadamente 70 espécies com distribuição tropical, registrando-se no Brasil 43 delas (Pennington 1981). São espécies de porte arbóreo-arbustivo, ocorrendo em grande variedade de habitats, desde áreas abertas e bordas de mata até o interior de matas primárias (Kühlmann e Kühn 1947).

O material reprodutivo coletado foi herborizado e

comparado com exemplares do Herbário da UNESP-Rio Claro (HRCB). Foram selecionados oito indivíduos de cada espécie, localizados em clareiras, bordas e interior (até 1000 m), situados próximos a um sistema de seis trilhas paralelas e equidistantes em 380 m, com extensão aproximada de 1000 m, perpendiculares à borda da mata.

As espécies selecionadas para este estudo foram representantes comuns do sub-bosque com hábito de árvore (*T. catigua* com até 18,0 m) a arvoreta (*T. elegans* com altura máxima de 4,5 m), apresentando frutos pequenos (aproximadamente 10,0 mm de comprimento) distribuídos por toda a copa. Os frutos são cápsulas deiscentes que se abrem exibindo a semente preta (1 a 3), recoberta total (*T. catigua* e *T. clausenii*) ou parcialmente (*T. elegans* e *T. pallida*) pelo arilo carnosos vermelho.

Os indivíduos com frutos maduros foram observados individualmente por um período mínimo de 60 minutos (hora-planta), nos horários de 06:30-11:00 h e 15:00-18:00 h. Foram medidos os seguintes parâmetros dos indivíduos de cada espécie: altura, diâmetro à altura do peito (d.a.p), volume da copa, produção de frutos (Blake *et al.* 1990), tamanho (comprimento/diâmetro) dos frutos e arilóides (= semente arilada), peso fresco (frutos, arilóides e arilo), porcentagem de água, número médio de sementes por fruto. A produção de frutos foi estimada através de amostras de galhos, ou quando possível, contagem direta nos indivíduos menores. Com relação à produção total e produção de frutos maduros foram computadas todas as estimativas independentemente do ano, ou seja, espécies que produziram frutos por duas estações foram analisadas conjuntamente agrupando-se os dados dos dois períodos de frutificação. Os indivíduos marcados foram observados quinzenalmente quanto à presença de flores, frutos imaturos e maduros para inferir o padrão fenológico de cada espécie.

Os constituintes químicos da matéria seca da semente e arilo foram analisados por meio das seguintes técnicas: a) lipídios – método de colorímetro usando clorofórmio-metanol para extração e dosagem com fosfovalinina (Frings e Dunn 1970); b) proteínas – método de micro Kjeldahl (Fontana *apud* Oliveira 1980); c) carboidratos totais – análise através do reagente de antrona (Trevelyan e Harrison 1955, Martelli e Panek 1968).

Foram realizados testes de germinação para comparar a viabilidade de sementes com arilo e sementes cujo arilo foi removido manualmente. Para a execução dos testes foram coletadas as sementes maduras nos indivíduos de modo aleatório e lavadas com hipoclorito de sódio a fim de se evitar o surgimento de fungos. As sementes foram dispostas em placas de petri com papel embebido em água destilada e colocadas em câmara de germinação a 25°C, sob luz constante. Os lotes de aproximadamente 40 sementes de cada espécie foram divididos em dois tratamentos: metade com arilo e metade sem arilo

(McDiarmid *et al.* 1987). Considerou-se germinada a semente que apresentou protrusão da radícula através da testa (Bryant 1989).

Avifauna. O estudo do consumo de frutos pelas aves foi realizado através de observações diretas durante o período de maturação das espécies de *Trichilia*. A nomenclatura científica segue Sick (1997). Enquanto uma planta era observada eram registrados: a) espécie e número de indivíduos visitantes; b) duração de cada visita realizada pelos indivíduos; c) número de frutos consumidos em cada visita (frutos/visita ou frutos/minuto); d) método de coleta e tratamento empregado para ingestão dos frutos; e) interações entre as aves nas árvores.

A frequência de visitas foi calculada dividindo-se o número total de visitas realizado pela espécie de ave pelo total das horas de observação.

Os métodos de coleta dos frutos foram definidos como: vôo ininterrupto – “snatching” (V); adejar – “hovering” (Ad); estolar – “stalling” (E); colher – “picking” (C); alcançar – “reaching” (A) (ver descrição das categorias em Moermond e Denslow 1985). Para os tratamentos empregados pelas aves para ingestão dos frutos adotou-se: engole – “swallow” (E); macera ou mastiga – “mash”, separando a semente do arilo e ingerindo-o (M); bica – “peck”, retirando pedaços do arilo (B) (Moermond e Denslow 1985). Os métodos de consumo dos frutos foram usados para categorizar as aves frugívoras como dispersores de sementes (E), consumidores de arilo (M e B) e predadores de sementes (PS).

RESULTADOS

Na tabela 1 são apresentados os parâmetros referentes aos indivíduos de *Trichilia* spp.

Embora *T. catigua* tenha sido a espécie que apresentou os mais altos valores médios para altura, d.a.p, e volume de copa, sua produção total de frutos foi inferior à de *T. pallida* (tabela 1).

As espécies de *Trichilia* apresentaram estratégia de frutificação do tipo anual sazonal (figura 1), característico de ambientes tropicais com estações bem definidas (Frankie *et al.* 1974). Não ocorreu um pico de frutificação comum às quatro espécies, registrando-se estas fenofases durante o ano todo, com períodos deslocados. As duas espécies com maior sobreposição foram *T. elegans* e *T. pallida*. Com exceção de *T. elegans*, todas as outras apresentaram alterações fenológicas durante o período de estudo, como por exemplo a maturação tardia para *T. catigua* no ano de 1990 e perda total da floração para *T. clausenii* no mesmo ano. Para os indivíduos de *T. pallida* observou-se o aborto de frutos em uma estação devido a uma maciça predação das sementes por larvas de coleópteros.

As análises químicas de sementes e arilos apresentaram variações inter e intra-específicas, principalmente no que

se refere ao teor de proteínas e carboidratos totais (tabela 2). O conteúdo de proteínas da semente foi extremamente alto quando comparado com o do arilo, e o inverso ocorreu com o teor de carboidratos totais.

Os experimentos de germinação mostraram que as sementes de *Trichilia* não apresentam dormência, germinando assim que foram embebidas e colocadas em condições adequadas de temperatura. O tempo médio de germinação para as sementes sem arilo e sob luz constante foi rápido, com seis dias para *T. catigua*, *T. elegans* e *T. pallida* e dez dias para *T. clausenii*. As sementes sem arilo apresentaram maiores taxas de germinação em todas as espécies (tabela 3), (*T. catigua*: $c^2 = 92,34$, $n = 418$, $p < 0,05$ para todas espécies; *T. clausenii*: $c^2 = 3,97$, $n = 299$; *T. elegans*: $c^2 = 215,88$, $n = 269$; *T. pallida*: $c^2 = 129,9$, $n = 784$). Em condições de laboratório, assim como no campo, foi observado um alto grau de ataque de fungos nas sementes ariladas, provocando sua decomposição em alguns dias.

Foram registradas 33 espécies de aves (tabela 4) consumindo os arilóides de *Trichilia*, distribuídas em nove famílias, sendo as mais numerosas Emberizidae (12) e Tyrannidae (9). De um total de 434,55 horas de observação (hora-planta) foram registradas 252 visitas, quando foram ingeridas 515 sementes e/ou arilo, resultando em 0,58 visitas/hora e consumo de 1,2 arilóides/hora (tabela 5).

Das trinta e três espécies, seis foram responsáveis por 66 % das visitas (*Dacnis cayana*, *Manacus manacus*, *Thraupis sayaca*, *Ramphocelus carbo*, *Chiroxiphia caudata*, *Vireo olivaceus*). Estas mesmas espécies (exceto *C. caudata* que foi sobreposta por *Trichothraupis melanops*) realizaram 69% do consumo, embora em seqüência diferente em relação às visitas (figuras 2a e 2b).

O modo de captura “colher” (C) foi o mais empregado (59,8 %), seguido de “alcançar” (A), assim mesmo utilizado com menor frequência ($c^2 = 557,9$, $n = 515$, $p = 0,000$, figura 3). Os arilóides das espécies *T. catigua* e *T. clausenii* (espécies de maior porte) foram consumidos por uma guilda de aves mais diversificada, com espécies empregando os vários métodos de captura. Os Tyrannidae apresentaram maior diversidade de modos de captura em relação às outras famílias.

Os modos de consumo “engolir” (E) e “maceração” (M) foram predominantes e ocorreram em proporções similares (figura 4). As espécies “engolidoras”, em geral, foram aves de maior porte como *Tityra cayana*, *Myiodynastes maculatus*, *Turdus rufiventris* ou aves menores com hábito de regurgitar as sementes (*Chiroxiphia caudata*, *Manacus manacus*). O comportamento de “macerar” as sementes foi observado principalmente para os Vireonidae, Thraupinae e Cardinalinae. Os columbóides *Columba cayanaensis* e *Leptotila rufaxilla* consumiram os frutos no solo, engolindo-os rapidamente sem qualquer

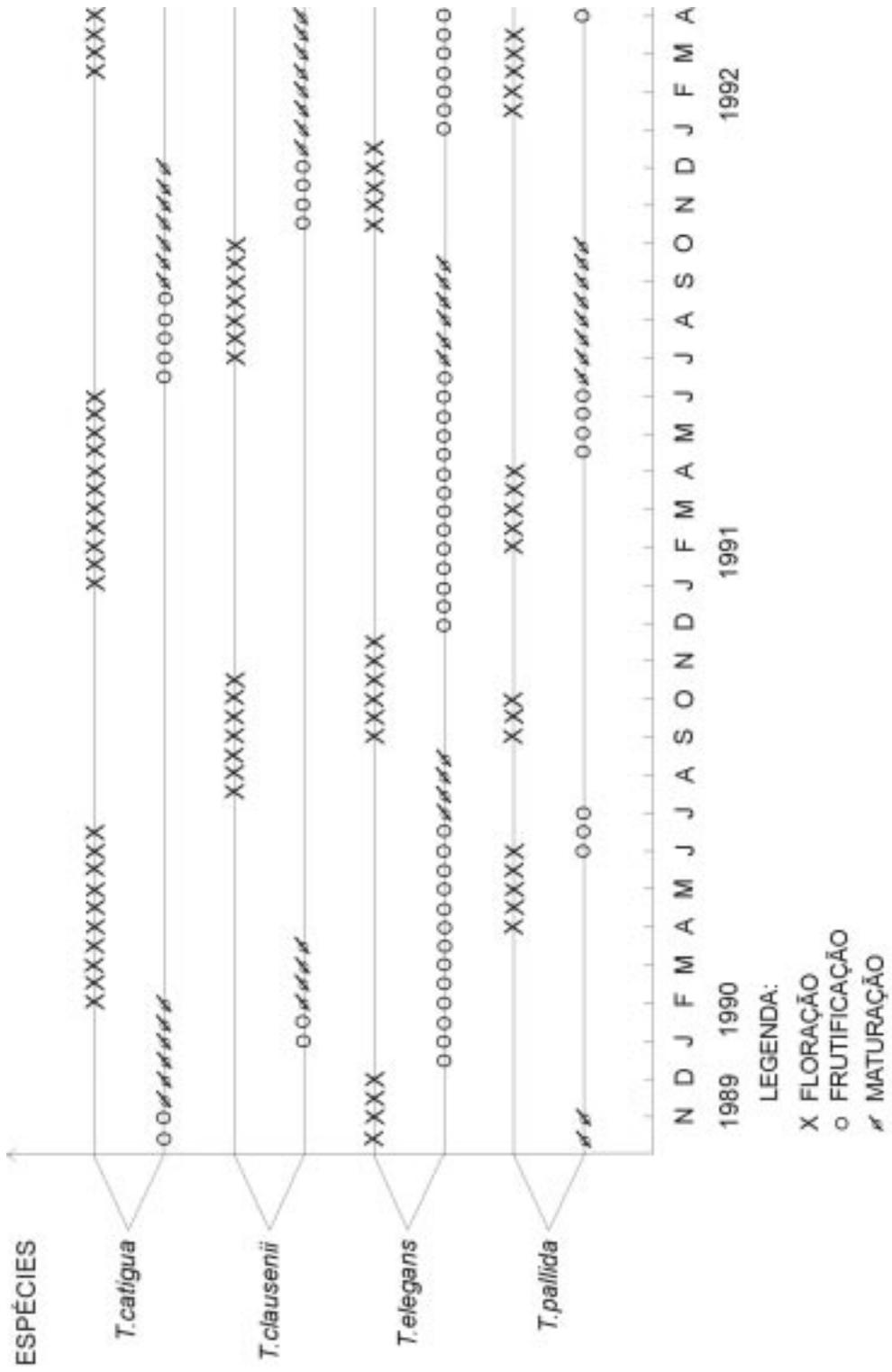


Figura 1. Fenologia das espécies de *Trichilia* spp. (Meliaceae) na mata da Faz. São José, Rio Claro, SP, durante o período de outubro/89 a junho/92. (*) Floração, (O) frutificação, (Ø) maturação.

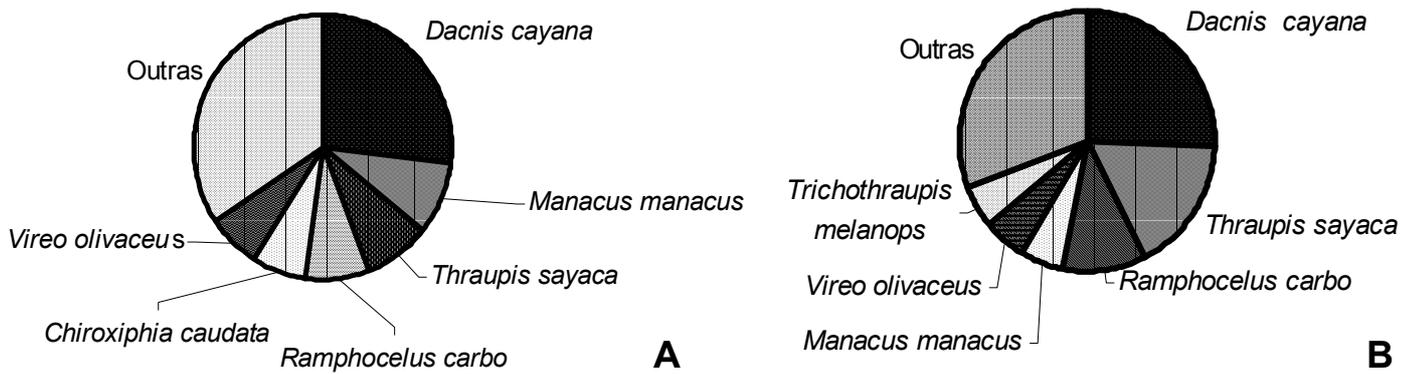


Figura 2. (a) Distribuição percentual das visitas de aves frugívoras em *Trichilia* spp. (n = 252 visitas); (b) distribuição das freqüências de consumo de frutos de *Trichilia* spp. por aves frugívoras em 434,55 horas (n = 525 arilóides).

Tabela 1. Parâmetros quantitativos apresentados pelos indivíduos, frutos e arilóides de *Trichilia* spp. (Meliaceae) da mata da Fazenda São José, Rio Claro, SP.

Parâmetros	<i>T. catigua</i> (n= 8)	<i>T. clausenii</i> (n= 8)	<i>T. elegans</i> (n= 8)	<i>T. pallida</i> (n= 8)
Altura (m)	11,2 ± 3,08 (6,05-18,0)	8,6 ± 2,4 (6,0-12,0)	3,2 ± 0,9 (2,0-4,5)	6,3 ± 1,8 (5,0-10,0)
D.A.P (cm)	13,8 ± 2,5 (8,0-16,5)	12,4 ± 5,4 (5,4-21,3)	3,2 ± 1,0 (1,9-4,8)	9,1 ± 3,7 (5,4-17,8)
Volume da copa (m³)	111,7 ± 46,5 (24,05-226,19)	51,63 ± 50,9 (6,28-117,80)	3,52 ± 2,07 (0,76-7,85)	28,3 ± 34,36 (9,42-117,80)
Produção total de frutos	856,2 ± 986,2 (200-3200)	512,5 ± 491,1 (100-1500)	465,0 ± 364,0 (70-1200)	1965,0 ± 622,5 (1200-2820)
Frutos maduros disponíveis	81,2 ± 53,3 (50-200)	70,0 ± 62,1 (20-200)	35,6 ± 29,9 (115-100)	138,7 ± 72,8 (50-250)
Frutos	(n = 100)	(n = 100)	(n = 50)	(n = 100)
- comprimento (mm)	12,3 ± 2,0	12,5 ± 1,2	8,7 ± 1,2	9,7 ± 0,8
- diâmetro (mm)	7,9 ± 1,5	7,9 ± 1,1	6,2 ± 1,0	9,4 ± 1,0
Arilóides	(n = 100)	(n = 100)	(n = 50)	(n = 100)
- comprimento (mm)	11,5 ± 1,0	9,8 ± 0,8	6,8 ± 0,9	6,5 ± 0,6
- diâmetro (mm)	7,2 ± 1,3	5,9 ± 0,5	5,0 ± 0,8	7,6 ± 1,4
- % água	64,90	70,90	24,82	35,16
Arilo/Semente (g)	46,8	33,0	10,3	24,9
#	(n = 100)	(n = 100)	(n = 100)	(n = 100)

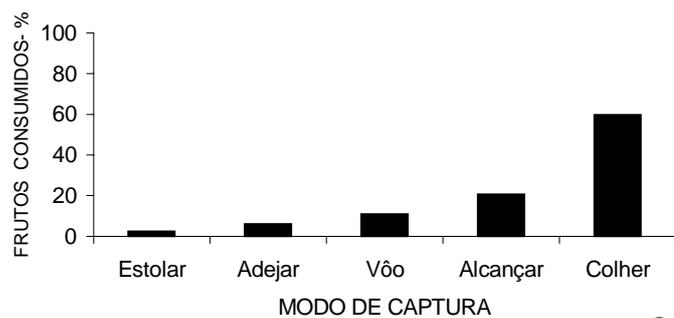
(*) Média ± desvio padrão e valores extremos entre parênteses; (#) correspondente ao peso fresco.

preparo. Provavelmente o consumo por estas espécies esteja sub-amostrado (0,77% e 0,57% respectivamente) devido ao comportamento de bicar o solo rapidamente, se escondendo na vegetação rasteira e impossibilitando uma observação contínua.

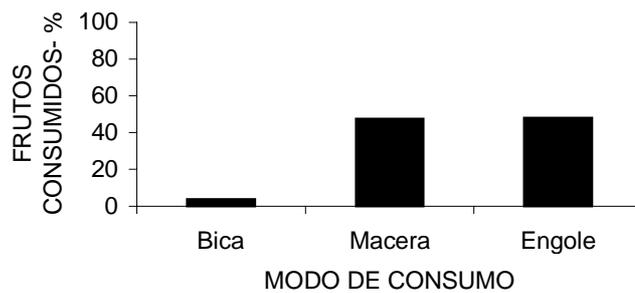
Foi registrado um total de 29 encontros agressivos entre as espécies de *Trichilia* spp. Deste total apenas dois (6,9%) foram intra-específico: um registro para *Dacnis cayana* e outro para *Thlypopsis sordida*. O maior número de encontros agonísticos ocorreu com a espécie com maior

Tabela 2. Análise química (base seca) dos arilóides de *Trichilia* spp. (Meliaceae) da mata da Fazenda São José, Rio Claro, SP.

Teor (%)	<i>T. catigua</i>		<i>T. clausenii</i>		<i>T. elegans</i>		<i>T. pallida</i>	
	Semente	Arilo	Semente	Arilo	Semente	Arilo	Semente	Arilo
Lipídio	20,15	13,75	29,80	28,87	17,47	17,77	25,82	35,34
Proteína	17,21	6,18	23,91	5,60	17,51	2,36	19,10	6,27
Carboidrato total	47,81	74,38	18,34	68,36	19,34	76,79	17,74	69,07



3



4

Figuras 3-4. (3) Distribuição percentual dos modos de captura (3) e de consumo (4) dos frutos de *Trichilia* spp. por aves frugívoras (n = 515 arilóides).Tabela 3. Testes de germinação (porcentagem) dos arilóides de *Trichilia* spp. (Meliaceae) da mata da Fazenda São José, Rio Claro, SP.

Espécies	Sementes com arilo	Sementes sem arilo
<i>T. catigua</i>	28,77 (n = 212)	76,21 (n = 206)
<i>T. clausenii</i>	10,00 (n = 128)	17,54 (n = 171)
<i>T. elegans</i>	32,80 (n = 125)	69,29 (n = 144)
<i>T. pallida</i>	21,09 (n = 384)	61,50 (n = 400)

número de visitas, *D. cayana* (n = 11), seguido pela segunda (*Manacus manacus*) e terceira espécie (*Thraupis sayaca*) em número de visitas, ambos com sete interações.

DISCUSSÃO

Características quantitativas e qualitativas das espécies e seus frutos. Em *Trichilia* os atributos de atração mais evidentes para as aves são a coloração e a acessibilidade ao fruto. A acessibilidade física dos frutos, determinada pela estrutura da infrutescência ou posição nos galhos pode determinar em grande parte a escolha das aves (Moermond e Denslow 1983, Loiselle e Blake 1990). As espécies de *Trichilia* foram exploradas por uma guilda heterogênea de aves, cujas características morfológicas e comportamentais aparentemente não

apresentaram restrições de acesso aos frutos. Além disso, os frutos possuíam sementes relativamente pequenas permitindo o consumo por espécies com tamanhos muito heterogêneos.

Apesar disso, pode-se observar determinadas influências na composição de aves frugívoras, relacionadas com as características físicas das espécies e seus frutos. Nos indivíduos de *T. elegans*, uma espécie arbustiva, as aves visitantes foram principalmente espécies pequenas que utilizam com maior frequência os estratos inferiores da mata, realizando visitas ocasionais, como os Tyrannidae e os Thraupinae. Em *T. pallida*, os frutos formam cachos mais concentrados, expostos no interior da copa e com pedicelos mais curtos que nas demais espécies. Isso poderia explicar, pelo menos parcialmente, a ausência dos frugívoros que se utilizaram do comportamento de captura em vôo. Para *T. catigua* e *T. clausenii* foram registrados maior número de espécies consumidoras (15 e 17 respectivamente), possivelmente relacionado com o porte arbóreo superior às demais espécies, recebendo tanto aves de porte médio como pequenas e, além disto, os frutos destas espécies estão em posições mais terminais, com pedicelos maiores, possibilitando sua exploração por aves com comportamento de captura mais diversificado.

O teor de proteínas e lipídios de um fruto é indicador do seu valor nutricional, que pode influenciar a preferência alimentar das aves (Herrera 1982, Martin 1985). Nesse

Tabela 4. Aves que consumiram arilóides de *Trichilia* spp. na mata da Fazenda São José, Rio Claro, SP em 434,55 horas.

Espécies	Frugívoro (a)	Nº de visitas (b)	Total arilóides consumidos	Arilóides/Visita	Frequência visitas (vis/horas)	Espécies vegetais (c)			
						T.c	T.cl	T.e	T.p
Columbidae									
<i>Columba cayanensis</i>	PS	4 (1,6)	4	1,00	0,009				X
<i>Leptotila rufaxilla</i>	PS	2 (0,8)	3	1,50	0,004				X
Trogonidae									
<i>Trogon surrucura</i>	DS	1 (0,4)	2	2,00	0,002		X		
Formicariidae									
<i>Thamnophilus doliatus</i>	DS	1 (0,4)	1	1,00	0,002				X
Cotingidae									
<i>Tityra cayana</i>	DS	3 (1,2)	4	1,33	0,007	X			
Pipridae									
<i>Chiroxiphia caudata</i>	DS	17 (6,7)	24	1,40	0,040	X		X	X
<i>Manacus manacus</i>	DS	23 (9,1)	29	1,30	0,050	X			X
Tyrannidae									
<i>Elaenia flavogaster</i>	DS	3 (1,2)	4	1,33	0,007		X	X	
<i>Elaenia</i> sp.	DS	4 (1,6)	10	2,50	0,009	X	X		
<i>Empidonomus varius</i>	DS/CA	3 (1,2)	5	1,70	0,007		X		
<i>Knipolegus cyanirostris</i>	DS	6 (2,3)	7	1,20	0,014			X	X
<i>Myiarchus ferox</i>	CA	1 (0,4)	1	1,00	0,002			X	
<i>Myiarchus</i> sp.	DS	3 (1,2)	7	2,30	0,007		X		
<i>Myiodynastes maculatus</i>	DS	3 (1,2)	7	2,30	0,007	X	X		
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	CA	3 (1,2)	4	1,33	0,007	X		X	
<i>Tyrannus melancholicus</i>	DS	1 (0,4)	1	1,00	0,002	X			
Muscicapidae									
<i>Turdus leucomelas</i>	DS	1 (0,4)	2	2,00	0,002				X
<i>Turdus rufiventris</i>	DS	6 (2,3)	11	1,80	0,014	X			
Vireonidae									
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	CA	3 (1,2)	5	1,70	0,007		X	X	
<i>Hylophilus amaurocephalus</i>	DS	1 (0,4)	1	1,00	0,002	X			
<i>Vireo olivaceus</i>	DS/CA	17 (6,7)	28	1,60	0,040		X		

Continua

Tabela 4. Continuação.

Espécies	Frugívoro (a)	Nº de visitas (b)	Total arilóides consumidos	Arilóides/Visita	Frequência visitas (vis/horas)	Espécies vegetais (c)			
						T.c	T.cl	T.e	T.p
Emberizidae									
<i>Dacnis cayana</i>	DS	68 (27,0)	131	1,90	0,160	X	X		X
<i>Euphonia chlorotica</i>	CA	1 (0,4)	3	3,00	0,002	X			
<i>Habia rubica</i>	CA	6 (2,3)	17	2,80	0,014		X	X	
<i>Hemithraupis ruficapilla</i>	CA	1 (0,4)	2	1,00	0,002		X		
<i>Tachyphonus coronatus</i>	CA	3 (1,2)	11	3,70	0,007		X		X
<i>Tangara cayana</i>	CA	5 (2,0)	9	1,80	0,011	X	X		
<i>Thlypopsis sordida</i>	CA	4 (1,6)	4	1,00	0,009		X		
<i>Thraupis sayaca</i>	CA	21 (8,3)	88	4,20	0,048	X	X		
<i>Trichothraupis melanops</i>	CA	13 (5,1)	26	2,00	0,030	X	X	X	
<i>Ramphocelus carbo</i>	CA	20 (8,0)	54	2,70	0,046	X		X	
<i>Saltator similis</i>	CA	3 (1,2)	13	4,30	0,007		X	X	
<i>Zonotrichia capensis</i>	CA	2 (0,8)	2	1,00	0,004				X
33		252	515						

(a) (DS) dispersor de sementes, (CA) consumidor de arilo, (PS) predador de sementes; (b) porcentagem em relação ao total de visitas entre parênteses; (c) (T.c) *T. catigua*, (T.cl) *T. clausenii*, (T.e) *T. elegans*, (T.p) *T. pallida*.

Tabela 5. Número de visitas e total de sementes ariladas (= arilóides) consumidas pelas aves nas espécies de *Trichilia* spp. (Meliaceae) na mata da Fazenda São José, Rio Claro, SP.

Espécies vegetais	Número de visitas	Total arilóides consumidos	Arilóides/Hora	Número de espécies de aves
<i>T. catigua</i> (N = 91,4)	79	202	2,21	15
<i>T. clausenii</i> (N = 90,5)	73	133	1,47	17
<i>T. elegans</i> (N = 104,0)	22	47	0,45	10
<i>T. pallida</i> (N = 148,55)	78	133	0,89	10
Total	252	515	1,20	

sentido, as sementes ariladas estão entre as mais nutritivas, devido ao alto teor de lipídios geralmente apresentado pelo arilo (McKey 1975, Howe e Estabrook 1977, Stiles 1993). O teor de lipídios das quatro espécies analisadas, apesar de relativamente baixo quando comparado com o arilo de *T. cuneata* ($\bar{x} = 59,68\%$, Foster e McDiarmid 1983) e o fruto de *T. emetica* ($\bar{x} = 46,9\%$, Frost *apud* Foster e

McDiarmid 1983) é relativamente superior ao obtido para o arilo de *Trichilia* spp. de florestas tropicais do México e Peru ($\bar{x} = 13,75\%$, $n = 4$, M. S. Foster, com. pess.). Mesmo assim, este fator não se mostrou relacionado com um maior consumo pelas aves, pois a espécie *T. pallida*, cujo arilo continha maior teor lipídico, não foi explorada por um maior número de espécies e indivíduos.

Aves que consumiram frutos de Trichilia. Os frugívoros “generalistas” predominaram sobre os “especialistas” (*sensu* McKey 1975) na exploração dos frutos de *Trichilia*. Do total de 33 espécies, seis consideradas “generalistas” (exceto *Chiroxiphia caudata*, *Manacus manacus*, Levey 1987), foram responsáveis por 66% das visitas e praticamente as mesmas espécies realizaram 69% do consumo.

Os frugívoros “especialistas” (ou obrigatórios) foram representados neste trabalho pelas espécies: *Trogon surrucura*, *Tityra cayana*, *Chiroxiphia caudata*, *Manacus manacus* e *Euphonia chlorotica* (Sick 1997), responsáveis por frequências de visitas e consumo de arilóides muito baixos (exceto para *Chiroxiphia caudata* e *Manacus manacus*). As duas primeiras espécies, devido ao comportamento de forrageio nos estratos superiores da mata, restringiram o consumo para as espécies de maior porte (*T. catigua* e *T. clausenii*). Este predomínio de “generalistas” (ou frugívoros facultativos) pode ser devido a fragmentação e dimensão da mata, determinando a preponderância de espécies generalistas, que exploram bordas e áreas adjacentes, em detrimento de espécies especialistas que são comuns em áreas maiores. A baixa densidade dos frugívoros de grande porte na mata da Faz. São José pode ser devido à pressão de caça (Cândido-Jr. 1991) e ao reduzido tamanho da área. Esses grandes frugívoros necessitam de um oferecimento constante e abundante de frutos, e talvez estas condições não estão sendo preenchidas.

Nas florestas secas da Costa Rica, Foster e McDiarmid (1983) registraram quinze espécies de aves explorando os frutos de *T. cuneata*, revelando o predomínio de espécies generalistas (11) apesar de não terem analisado as taxas de visita e consumo.

No levantamento de frutos utilizados por aves em um fragmento (250 ha) de mata semidecídua no Sudeste do Brasil, Galetti e Pizo (1996) identificaram a espécie *T. clausenii* como a árvore mais abundante no interior da mata. Foram registradas oito espécies de pequenos Passeriformes generalistas (exceto *Chiroxiphia caudata*) consumindo os frutos desta espécie. As aves frugívoras de grande porte foram raramente observadas, refletindo o atual grau de empobrecimento da avifauna, devido dentre outros fatores, à fragmentação da área.

Dacnis cayana apresentou a maior frequência de visitas (figura 2a), e também maior consumo (figura 2b). *Manacus manacus* embora a segunda espécie mais frequente, apresentou consumo de frutos relativamente baixo. A ingestão de poucos frutos por visita pode ser uma estratégia adotada por aves de pequeno porte que engolem frutos inteiros ou que estejam expostas a um maior risco de predação (Howe 1979). Em terceiro lugar no número de visitas e em segundo no consumo foi *Thraupis sayaca*, embora com uma taxa de consumo (frutos/visita) duas

vezes superior à de *Dacnis cayana*. Este traupíneo realizava rápidas visitas, utilizando principalmente os indivíduos da borda ou das clareiras, atestando seu comportamento de ave típica de formações não-florestais (Snow e Snow 1971). *Ramphocelus carbo* apresentou comportamento similar ao de *T. sayaca*, visitando as fruteiras geralmente em grupos de dois ou três indivíduos. De maneira inversa, *Vireo olivaceus* sempre realizou as visitas individualmente, restringindo o consumo à *T. clausenii*, que frutifica nos meses de dezembro/março, coincidindo com seu período migratório na área (Cândido-Jr 1991). *Chiroxiphia caudata* foi responsável pelo mesmo número de visitas que *V. olivaceus*, apresentando comportamento semelhante à de *Manacus manacus*, com visitas de curta duração, engolindo rapidamente os arilóides.

Durante as visitas às fruteiras, duas ou mais espécies foram observadas consumindo os arilóides. No entanto, o número de interações agonísticas ($n = 29$) foi considerado baixo de acordo com Cruz (1981)/ $n = 58$, Motta-Jr (1991)/ $n = 920$ e Pizo (1997)/ $n = 110$. Este pequeno número pode ser atribuído às diferenças no comportamento alimentar e à altura de forrageio das aves (Cruz 1981).

Avaliação geral da dispersão de sementes. O comportamento alimentar é assumido como uma força seletiva que influencia não só o número e espécies de frutos consumidos como também a qualidade de dispersão das sementes (Howe 1977, Levey 1987).

Neste estudo, a participação relativa de cada espécie como dispersora de sementes de *Trichilia* baseou-se principalmente no tratamento dado às sementes durante o consumo. Entre as espécies de *Trichilia*, o modo de consumo apresentou uma dicotomia com proporções similares (“bicar” sendo inexpressivo). Porém, do ponto de vista das plantas, a distinção entre os dois grupos (“engolidores” e “maceradores”) pode ter importantes repercussões na qualidade de dispersão (Levey 1987).

As espécies “maceradoras” retiram o arilo (total ou parcialmente) deixando a semente cair no solo debaixo da copa da planta-matriz, ou sob a vegetação vizinha. Desta maneira, não poderíamos considerá-las como dispersoras eficientes, já que as sementes maceradas se acumulam debaixo da copa, possivelmente aumentando o índice de mortalidade das sementes e plântulas (Janzen 1971). No entanto, estas espécies adquirem importância no processo de estabelecimento da espécie, pois ao retirarem o arilo promovem o aumento da taxa de germinação, impedindo o ataque maciço de fungos (compare com Oliveira *et al.* 1995, Clergeau 1992, Pizo 1997).

Sementes com pedaços de arilo podem atrair dispersores secundários (principalmente formigas), ampliando as chances de sobrevivência, pois seriam retiradas de um local de maior densidade individual e depositadas ou eventualmente abandonadas em novos microhabitats com condições mais apropriadas de

umidade, temperatura e nutrientes, o que favoreceria seu estabelecimento (Horvitz e Schemske 1994, Cintra e Horna 1997, Pizo e Oliveira 1998).

Deste modo, as espécies “engolidoras” podem, *a priori*, serem consideradas como dispersoras efetivas, pois regurgitam ou defecam as sementes limpas e intactas para locais mais distantes em condições viáveis de germinação. Porém, outros fatores como frequência de visitas, tempo de visita, sementes consumidas/visita e os deslocamentos realizados pelas aves devem ser considerados para a análise da importância relativa das espécies na dispersão (Herrera e Jordano 1981, Silva 1988, Schupp 1993).

Alguns estudos assinalam a importância de apenas algumas espécies de aves frugívoras dentro do conjunto de consumidores, onde a maioria das espécies seria responsável por reduzido número de visitas (Howe 1977, Howe e De Steven 1979, Foster 1987, Pizo 1997). Dentre as espécies com maiores frequências de visitas, destacam-se: *Dacnis cayana*, *Manacus manacus* e *Thraupis sayaca*. *D. cayana* apresentou a maior frequência e maior número de frutos consumidos, porém o tempo médio de visitas foi similar ao de *T. sayaca* (menor que três minutos), possibilitando defecar as sementes viáveis em locais distantes da planta-matriz. O píprido *M. manacus* mesmo apresentando características de bom dispersor (frugívoro obrigatório, reduzido tempo de visitas, regurgita sementes em condições viáveis, deslocamento pelo sub-bosque no interior da mata) realizou uma frequência de visitas próxima à de *T. sayaca*, porém com consumo bem inferior. Para *T. sayaca*, sua importância reside no fato de promover taxas maiores de germinação através da retirada do arilo. Assim, considerando os parâmetros acima analisados, *Dacnis cayana* parece ser a mais importante dispersora de sementes de *Trichilia* spp. na Fazenda São José.

Neste estudo observou-se que os frutos de *Trichilia* spp. foram consumidos por uma guilda composta principalmente por frugívoros facultativos. Os poucos frugívoros obrigatórios realizaram um menor consumo, pouco contribuindo para a dispersão de sementes. Nesse sentido, os resultados apresentados reforçam a idéia de que em ambientes fragmentados onde ocorrem alterações nas características das comunidades vegetal e animal, e consequentemente nas interações entre eles, os frugívoros facultativos podem assumir um importante papel na sobrevivência das espécies vegetais, possibilitando a dispersão inter-fragmentar e ampliando a variabilidade genética (Estrada *et al.* 1993).

AGRADECIMENTOS

A autora agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida durante seu mestrado, e aos Profs. Drs. José Ragusa Netto e Marco Aurélio Pizo pelas críticas e

sugestões ao manuscrito, e aos dois revisores anônimos que contribuíram para aprimorar o trabalho.

REFERÊNCIAS

- Argel-de-Oliveira, M. M. (1992) Comportamento alimentar de aves em *Trichilia micrantha* Benth (Meliaceae) na Serra dos Carajás. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Zool.* 8:305-313.
- Blake, J. G., B. A. Loiselle, T. C. Moermond, D. Levey, J. S. Denslow (1990) Quantifying abundance of fruits for birds in tropical habitats. *Stud. Avian Biol.* 13:73-79.
- Bryant, J. A. (1989) *Fisiologia da semente*. São Paulo: E.P.U.
- Cândido-Jr., J. F. (1991) *Efeito da borda da mata sobre a composição da avifauna em mata residual em Rio Claro, S.P.* Tese de mestrado. Rio Claro: Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro.
- Cintra, R. e V. Horna. (1997) Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. *J. Trop. Ecol.* 13:257-277.
- Clergeau, P. (1992) The effect of birds on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate farmland. *Acta Oecologica* 13:679-686.
- Cruz, A. (1981) Bird activity and seed dispersal of a montane forest tree (*Dunalia arborescens*) in Jamaica. *Biotropica* 34:34-44.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, D. Merit Jr., S. Montiel e D. Curiel (1993) Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 107:245-257.
- Foster, M. S. (1987) Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. *Condor* 89:566-580.
- _____ e R. W. McDiarmid (1983) Nutritional value of the aril of *Trichilia cuneata*, a bird-dispersed fruit. *Biotropica* 15:26-31.
- Frankie, G. W., H. G. Baker e P. A. Opler (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Ecology* 62:881-919.
- Frings, S.C. e R. T. Dunn (1970) A colorimetric method for determination of total serum lipids based on the sulpho-phospho-vanillin reaction. *Amer. J. Clin. Pathol.* 53:89-91.
- Galetti, M. e M. A. Pizo (1996) Fruit eating by birds in a forest fragment in southeastern Brazil. *Ararajuba* 4:71-79.
- Gautier-Hion, A., J. M. Duplantier, R. Ouris, F. Feer, C. Sourd, J. P. Decoux, G. Dubost, L. Emmons, C. Erard, P. Hecketsweiler, A. Mounqazi, C. Rousillon e J. M. Thiollay (1985) Fruit characteristics as basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65:324-337.

- Herrera, C. M. (1982) Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63:773-785.
- _____ (1985) Determinants of animal-plant coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44:132-141.
- _____ e P. Jordano (1981) *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol. Monogr.* 51:203-281.
- Horvitz, C. C. e D. W. Schemske (1994) Effects of dispersers, gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology* 75:1949-1958.
- Howe, H.F. (1977) Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58:539-550.
- _____ (1979) Fear and frugivory. *Amer. Nat.* 114:925-931.
- _____ e D. de Steven (1979) Fruit production, migrant bird visitation, and seed dispersal of *Guarea glabra* in Panama. *Oecologia* 39:185-196
- _____ e G. F. Estabrook (1977) On the intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Amer. Nat.* 111:817-832.
- _____ e J. Smallwood (1982) Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:201-228.
- Izhaki, I., P. B. Walton e U. N. Safriel (1991) Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean shrub. *J. Ecology* 79:575-590.
- Janzen, D. H. (1971) Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2:465-492.
- _____ (1975) *Ecology of plants in the tropics*. London: Arnold.
- Jordano, P. (1995) Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos* 71:479-491.
- Kühlmann, M. e E. Kühn (1947) *A flora do distrito de Ibiti*. São Paulo: Inst. Bot. Sec. Agric.
- Levey, D. (1987) Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *Amer. Nat.* 129:471-485.
- Loiselle, B. A. e J. G. Blake (1990) Diets of understory fruit-eating birds in Costa Rica: seasonality and resource abundance. *Stud. Avian Biol.* 13:91-103.
- Martelli, H. L. e A. D. Panek (1968) *Bioquímica Experimental*. São Paulo: Ao Livro Técnico S.A.
- Martin, T.E. (1985) Resource selection by tropical frugivorous birds: integrating multiple interactions. *Oecologia* 66:563-573.
- McDiarmid, R.W., R. E. Ricklefs e M.S. Foster (1987) Dispersal of *Stemmadenia donnel-smithii* (Apo-cynaceae) by birds. *Biotropica* 9:9-25.
- McKey, D. (1975). The dispersal of coevolved seed dispersal systems, p.159-191. In: L. E. Gilbert, P. H. Raven (eds.). *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press.
- Moermond, T. C. e J. S. Denslow. (1983) Fruit choice in Neotropical birds: effects of fruit type and accessibility on selectivity. *J. Animal Ecol.* 52: 407-420.
- _____ e _____ (1985) Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Neotrop. Ornith. Monogr.* 36:865-897.
- Motta-Jr., J.C (1991) *A exploração de frutos como alimento por aves de mata ciliar numa região do Distrito Federal*. Dissertação de mestrado. Rio Claro: Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro.
- Oliveira, M. C. F. L. (1980) *Ação da difenilamina no metabolismo glicídico e protéico da Candida utilis*. Tese de Mestrado. Rio Claro: Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro.
- Oliveira, P. S., M. Galleti, F. Pedroni (1995) Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). *Biotropica* 27:518-522.
- Pagano, S.N., H. F. Leitão-Filho e G.J. Shepherd (1987) Estudo fitossociológico em mata mesófila semidecídua, no município de Rio Claro (Estado de São Paulo). *Revta Brasil. Bot.* 10:49-61.
- Pennington, D. T. (1981) Meliaceae. *Flora Neotropica* 28:1-470.
- Pijl, L.van der. (1982) *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin: Springer-Verlag.
- Pizo, M. A. (1997) Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 13:559-578.
- _____ e P. S. Oliveira (1998) Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic Forest of southeast Brazil. *Amer. J. Bot.* 85:669-674.
- Regal, P. J. (1977) Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science* 196:622-629.
- Ridley, H. N. (1930) *The dispersal of plants throughout the world*. Ashford: L.Reeve and Co.
- Schupp, E. W. (1993) Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal. *Vegetatio* 107/108:15-29.
- Sick, H. (1997) *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Ed. Nova Fronteira.
- Silva, W. R. (1988) Ornitorcoria em *Cereus peruvianus* (Cactaceae) na Serra do Japi, Estado de São Paulo. *Rev. Brasil. Biol.* 48: 381-389.
- Snow, D.W. (1965) A possible factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15:274-281.
- _____ (1971) Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113:194-202.
- _____ (1981) Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13:1-14.
- Snow, B. K. e D.W. Snow (1971) The feeding ecology of tanagers and honey-creeper in Trinidad. *Auk* 38:291-322.

- Stiles, E. W. (1982) Fruit-flags: two hypotheses. *Amer. Nat.* 120:500-509.
- _____ (1993) The influence of pulp lipids on fruit preference by birds. *Vegetatio* 107/108:277-325.
- Trevelyan, W. E. e J. S. Harrison (1955) Studies on yeast metabolism. 7-Yeast carbohydrate fractions: separation from nucleic acid, analysis and behavior during anaerobic fermentation. *Biochem. J.* 63:23-33.
- Wenny, D. G. e D. J. Levey (1998) Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 95:6204-6207.
- Wheelwright, N. T. (1985) Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44:465-477.
- Willson, M. F., D. A. Graff e C. J. Whelan (1990) Color preference of frugivores birds in relation to the colors of fleshy fruits. *Condor* 92:545-555.
- _____ e C. J. Whelan (1993) Variation of dispersal phenology in a bird-dispersed shrub, *Cornus drummondii*. *Ecol. Monogr.* 63:151-172.