

UNIVERSIDADE VILA VELHA - ES
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS

**A DISPERSÃO DAS SEMENTES DE *Protium icicariba* (DC)
Marchand – UM SISTEMA DE DISPERSÃO EM REDE OU
MULTIFATORIAL?**

IZALNEI FERES PEREIRA

VILA VELHA
JANEIRO/2018

UNIVERSIDADE VILA VELHA - ES
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS

**A DISPERSÃO DAS SEMENTES DE *Protium icicariba* (DC)
Marchand – UM SISTEMA DE DISPERSÃO EM REDE OU
MULTIFATORIAL?**

Dissertação apresentada à
Universidade Vila Velha, como pré-
requisito do Programa de Pós-
graduação em Ecologia de
Ecosistemas, para a obtenção grau de
Mestre em Ecologia de Ecosistemas.

IZALNEI FERES PEREIRA

VILA VELHA
JANEIRO/2018

Catálogo na publicação elaborada pela Biblioteca Central / UVV-ES

P436d Pereira, Izalnei Feres.
A dispersão das sementes de *Protium icariba* (DC)
Marchand : um sistema de dispersão em rede ou multifatorial? /
Izalnei Feres Pereira – 2018.
43f.: il.

Orientador: Ary Gomes da Silva.
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ecossistemas) -
Universidade Vila Velha, 2018.
Inclui bibliografias.

1. Ecologia. 2. Lagarto. 3. Sementes. I. Silva, Ary Gomes.
II. Universidade Vila Velha. III. Título.

CDD 577j

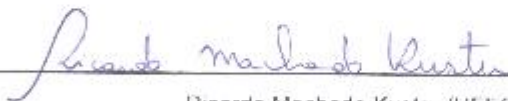
IZALNEI FERES PEREIRA

**A DISPERSÃO DAS SEMENTES DE *Protium icicariba* (DC)
Marchand – UM SISTEMA DE DISPERSÃO EM REDE OU
MULTIFATORIAL?**

Dissertação apresentada à
Universidade Vila Velha, como pré-
requisito do Programa de Pós-
graduação em Ecologia de
Ecossistemas, para a obtenção grau de
Mestre em Ecologia de Ecossistemas.

Aprovada em 29 de janeiro de 2018,

Banca Examinadora.



Ricardo Machado Kuster (UFES)



Mariana Beatriz Paz Otegui (UFES)



Ary Gomes da Silva (UVV – Orientador)

AGRADECIMENTOS

Agradeço especialmente aos meus pais que me ensinaram o caminho correto, valores e princípios.

À minha companheira e amiga Penha, que com toda paciência suportou meus momentos de impaciência e com todo seu amor e dedicação me incentivou e apoiou.

Aos meus irmãos e amigos que cada um com seu jeito particular sei que torceram por mim e me ajudaram através de suas orações.

A minha imensa gratidão a Deus por me proporcionar saúde e guiar meus planos.

Ao meu orientador Ary Gomes da Silva, sempre prestativo e atencioso, além de meu orientador, um amigo.

A todos os professores do curso que dentro de suas particularidades me inspiraram.

Aos amigos que ganhei em tão pouco tempo de curso, Rômulo, Vinicius, Ducivania, Tati, Giuliano, acredito que ainda iremos nos encontrar para rir um pouco dos episódios ocorridos nas aulas de campo.

À Tommasi Analítica na pessoa do Dr. Bruno Tommasi, pelas análises cromatográficas.

SUMÁRIO

TÍTULO.....	6
OBJETIVOS.....	7
INTRODUÇÃO.....	9
MATERIAL E MÉTODOS.....	11
A espécie vegetal em estudo e a área de estudo.....	11
A dispersão em condições naturais.....	13
Preparação dos modelos artificiais de diásporos.....	14
Ensaio de acesso aos modelos artificiais de diásporos.....	16
Análise dos dados.....	17
RESULTADOS.....	17
A dispersão em condições naturais.....	17
A preparação e acesso a modelos artificiais de diásporos.....	20
DISCUSSÃO.....	25
CONCLUSÃO.....	31
REFERÊNCIAS.....	32
NORMAS DE JOURNAL OF PLANT ECOLOGY	41

RESUMO

PEREIRA, Izalnei Feres, M. Sc. Universidade Vila Velha – ES, janeiro de 2018.
A dispersão das sementes de *Protium icicariba* (DC) Marchand – um sistema de dispersão em rede ou multifatorial?

Orientador: Ary Gomes da Silva.

A radiação adaptativa das angiospermas foi fortemente afetada pela dispersão de frutos e sementes, pois o estabelecimento das plântulas é um processo fundamental para o recrutamento de juvenis para as populações. Entre as espécies de Burseraceae, sementes com anexos carnosos e alto valor calórico sugerem a mamaliocoria como forma ancestral de dispersão. Em *Protium icicariba*, ao mesmo tempo em que há um padrão visual próprio da ornitocoria, com um relato de efetiva demonstração, os diásporos apresentam os maiores teores de óleos essenciais de toda a planta, sugerindo outros processos de dispersão por vetores olfativamente orientados. Este trabalho tem como objetivo monitorar *in situ* o processo dispersão de diásporos em *P. icicariba*, visando identificar dispersores e investigar o papel do óleo essencial na dispersão desta espécie vegetal. A dispersão natural foi monitorada *in situ*, em campanhas semanais durante oito meses, utilizando registros visuais e fotográficos, em turnos diários e permanentemente por 43 dias com armadilhas fotográficas. Diásporos maduros retirados das pseudocápsulas foram reunidos em cevas para determinar potenciais dispersores. Também foram utilizados para testar hipóteses sobre o papel do aroma na dispersão, modelos artificiais dos diásporos em cores branca e verde, acrescidos de 1% em peso do óleo essencial extraído dos diásporos maduros, cuja composição química determinada por cromatografia de fase gasosa acoplada à espectrometria de massas. No monitoramento diurno e noturno na natureza, não foram registrados vertebrados dispersando. O mais comum foi a autocoria primária de diásporos para o substrato próximo às matrizes. Secundariamente, formigas da espécie *Atta robusta* podem remover os pseudoarilos ou deslocar os pirênios até os formigueiros. O lagarto *Tropidurus torquatus* ingere pirênios com os pseudoarilos e o pericarpo esclerificado do pirênio tem potencial para resistir à atuação química dos sucos digestórios. Formigas e lagartos também

acessaram as cevas com diásporos naturais. Em relação aos modelos de diásporos artificiais, formigas acessaram indistintamente os brancos e os verdes que contivessem óleos essenciais. Os lagartos acessaram os modelos brancos, com ou sem óleos essenciais, e apresentaram acesso insignificante aos verdes, com ou sem óleos essenciais. O padrão espacial agregado de *P. icicariba* no local de estudo, associado a moitas, pode ser derivado de germinações no substrato próximo às matrizes, ou nos formigueiros ou após a defecação de diásporos pelo lagarto que é uma espécie fortemente associada às moitas desta vegetação. Como o acesso ao diásporo por formigas e lagartos depende da autocoria primária e não foram evidenciados impedimentos à germinação próxima à planta matriz, a dispersão é compatível com um perfil multifatorial próprio da diplocoria.

Palavras – chave: formigas, frutos, sementes, predação, lagartos.

ABSTRACT

PEREIRIA, Izalnei Feres, M. Sc. Universidade Vila Velha - ES, January, 2018.

The seed dispersal of *Protium icicariba* (DC) Marchand - a network or multifactorial dispersion system?

Advisor: Ary Gomes da Silva.

The adaptive radiation of angiosperms was strongly affected by the dispersion of fruits and seeds, since the establishment of seedlings is a fundamental process for the recruitment of juveniles to the populations. Among the species of Burseraceae, seeds with fleshy attachments and high caloric value suggest mammalchory as an ancestral form of dispersion. In *Protium icicariba*, at the same time as there is a proper visual pattern of ornithocory, with an effective demonstration report, the diaspores present the highest levels of essential oils of the whole plant, suggesting other dispersion processes by olfactory oriented vectors. This paper aims to monitor *in situ* the process of diaspore dispersal in *P. icicariba*, aiming to identify dispersers and investigate the role of the essential oil in dispersion of this plant species. The natural dispersion was monitored *in situ*, in weekly campaigns for eight months, using visual and photographic records, in daily shifts and permanently for 43 days with photographic traps. Mature diaspores removed from pseudocapsules were pooled to determine potential dispersers. They were also used to test hypotheses on the role of aroma in the dispersion, artificial models of the diaspores in white and green, plus 1% by weight of the essential oil extracted from the mature diaspores, whose chemical composition determined by gas chromatography coupled to spectrometry of pasta. In daytime and nighttime monitoring in field, no vertebrates were recorded scattering. The most common was the primary autocoria of diaspores to the substrate near the matrices. Secondly, the ant species *Atta robusta* species can remove the pseudoarillos or move the pyrenes to the colony. The lizard species *Tropidurus torquatus* ingests pyrenes with pseudoarills and the sclerified pericarp of the pyrenium potentially resists the chemical action of the digestive juices. Ants and lizards have also accessed the caves with natural diaspores. In relation to the artificial diaspore models, ants accessed indistinctly the whites and the greens that

contained essential oils. The lizards accessed the white models, with or without essential oils, and showed insignificant access to greens, with or without essential oils. The aggregate spatial pattern of *P. icicariba* at the study site, associated with bushes, may be derived from germination in the substrate near the matrices, or in the anthills or after the defecation of diaspores by the lizard which is a species strongly associated with the clumps of this vegetation. As the access to the diaspora by ants and lizards depends on the primary autocoria and no impediments to the germination next to the matrix plant were found, the dispersion is compatible with a multifactorial characteristic of the diplocoria.

Key words: ants, fruits, lizards, predation, seeds.

TÍTULO

A dispersão das sementes de *Protium icicariba* (Burseraceae) – um sistema em rede ou multifatorial?

Manuscrito elaborado segundo as normas da Revista Journal of Plant Ecology, ISSN 1752-9921 Qualis B1 no quadriênio 2013-2016

Título resumido:

Dispersão em rede ou multifatorial em *Protium icicariba*?

Autores

Izalnei Feres Pereira^{1,2}

Ana Carolina Srbek-Araújo²

Ary Gomes da Silva^{2*}

¹Dissertação de Mestrado

²Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ecossistemas. Universidade Vila Velha. Av. Comissário José Dantas de Melo, 21, Boa Vista. 29102-920, Vila Velha, ES, Brasil.

*Endereço para Correspondência: Laboratório de Ecologia Funcional. Complexo Biopráticas. Universidade Vila Velha. Rua Mercúrio, s/n. Boa Vista 1 - 29102-623, Vila Velha, ES, Brasil. Tel: +55-27-3421-2001; e-mail: arygomes@uvv.br.

OBJETIVOS

A radiação adaptativa das angiospermas foi fortemente afetada pela dispersão de frutos e sementes, pois o estabelecimento das plântulas é um processo fundamental para o recrutamento de juvenis para as populações. Entre as espécies de Burseraceae, sementes com anexos carnosos e alto valor calórico sugerem a mamaliocoria como forma ancestral de dispersão. Em *Protium icicariba*, ao mesmo tempo em que há um padrão visual próprio da ornitocoria, os diásporos apresentam os maiores teores de óleos essenciais de toda a planta, sugerindo

outros processos de dispersão por vetores olfativamente orientados. Este trabalho tem como objetivo monitorar *in situ* o processo dispersão de diásporos em *P. icicariba*, visando identificar dispersores e investigar o papel do óleo essencial na dispersão desta espécie vegetal.

MÉTODOS

A dispersão natural foi monitorada *in situ*, em campanhas semanais durante oito meses, utilizando registros visuais e fotográficos, em turnos diários e permanentemente por 43 dias com armadilhas fotográficas. Diásporos maduros retirados das pseudocápsulas foram reunidos em cevas para determinar potenciais dispersores. Também foram utilizados para testar hipóteses sobre o papel do aroma na dispersão, modelos artificiais dos diásporos em cores branca e verde, acrescidos de 1% em peso do óleo essencial extraído dos diásporos maduros, cuja composição química determinada por cromatografia de fase gasosa acoplada à espectrometria de massas.

DESCOBERTAS IMPORTANTES

No monitoramento diurno e noturno na natureza, não foram registrados vertebrados dispersando. O mais comum foi a autocoria primária de diásporos para o substrato próximo às matrizes. Secundariamente, formigas da espécie *Atta robusta* podem remover os pseudoarilos ou deslocar os pirênios até os formigueiros. O lagarto *Tropidurus torquatus* ingere pirênios com os pseudoarilos e o pericarpo esclerificado do pirênio tem potencial para resistir à atuação química dos sucos digestórios. Formigas e lagartos também acessaram as cevas com diásporos naturais. Em relação aos modelos de diásporos artificiais, formigas acessaram indistintamente os brancos e os verdes que contivessem óleos essenciais. Os lagartos acessaram os modelos brancos, com ou sem óleos essenciais, e apresentaram acesso insignificante aos verdes, com ou sem óleos essenciais. O padrão espacial agregado de *P. icicariba* no local de estudo, associado a moitas, pode ser derivado de germinações no substrato próximo às matrizes, ou nos formigueiros ou após a defecação de diásporos pelo lagarto que é uma espécie fortemente associada

às moitas desta vegetação. Como o acesso ao diásporo por formigas e lagartos depende da autocoria primária e não foram evidenciados impedimentos à germinação próxima à planta matriz, a dispersão é compatível com um perfil multifatorial próprio da diplocoria.

Palavras-chaves: formigas, frutos, sementes, predação, lagartos

INTRODUÇÃO

A radiação adaptativa das angiospermas foi fortemente afetada pela dispersão de frutos e sementes e, conseqüentemente, pelo estabelecimento das plântulas. A diversificação dos tipos de frutos permitiu o surgimento de diferentes mecanismos de dispersão de sementes. No entanto, apesar de sua importância, pouco se sabe sobre quais forças evolutivas conduziram esse processo, ou se esse processo está sob limitações filogenéticas entre as angiospermas (Lorts *et al.* 2008).

A ideia de que o processo de dispersão de propágulos seja crítico para o estabelecimento de populações de plantas tem sido relativamente bem consolidada na ecologia vegetal (Chapman *et al.* 2016), uma vez que ele é fundamental para o recrutamento de juvenis para a população (Howe 1990 e 1993). A importância relativa da dispersão realizada pelos diferentes meios abióticos e bióticos tem sido associada à natureza dos diferentes ecossistemas (Sarneel 2016) e bem com à dinâmica de processos de cada um deles (Parolin *et al.* 2013).

Quando se trata de animais atuando como vetores de dispersão de frutos e sementes, seus hábitos comportamentais também podem afetar o processo, desde a sinalização envolvida na percepção do recurso (Stevens 2010), com as respectivas conseqüências que transitam entre a predação e a dispersão (Schupp *et al.* 2010, Rodríguez *et al.* 2012); até seus padrões diários de movimentação no ambiente (Kleyheeg *et al.* 2017).

Neste cenário, quando a família Bursaceae é comparada com seu grupo-irmão, a família Anacardiaceae, as espécies não se diversificaram tanto nem em relação aos tipos de frutos quanto em mecanismos e estratégias de dispersão de sementes (Weeks *et al.* 2014). Particularmente em Tribo Protiae, incluindo *Protium* e gêneros afins, o tipo de fruto tinha sido consistentemente definido como uma drupa composta, às vezes chamada de pseudocápsulas devido à sua deiscência septicida, em que as valvas intensamente vermelhas e derivadas principalmente do epicarpo, podem ser carnosas ou coriáceas. As sementes estão em pirênios recobertos com um pseudoarilo carnosos,

aromático, geralmente branco, mas às vezes vermelho, envolve os pirênios, mas há algum desacordo quanto à sua ontogênese, sendo às vezes sua origem atribuída ao mesocarpo, e em outras, ao endocarpo (Daly *et al.* 2011). O pseudoarilo carnoso aromático e as estratégias de dispersão descrita para as Burseraceae paleotropicals sugerem que a forma ancestral de dispersão seja a mamaliocoria (Weeks *et al.* 2014).

Conhecido popularmente como amesca, amescla, almécega ou almesca, *Protium icicariba* (DC) Marchand possui uma distribuição que vai do norte da Amazônia até a Argentina, cujo fruto apresenta forte aroma e pode render até 2,5% em óleos essenciais. Também podem ter mais de 10% em açúcar e as sementes podem produzir em torno de 25% de óleo fixo que pode ser consumido substituindo o azeite (Siani *et al.* 2004, Ferreira *et al.* 2010).

Por um lado, o contraste de apresentação do fruto envolvendo as cores vermelha e branca aponta para a ornitocoria (Saravy *et al.* 2003). De fato, há relatos de cinco espécies de aves utilizando os frutos e sementes do *P. icicariba* em uma vegetação de restinga do sudeste do Brasil (Gomes *et al.* 2008). Por outro lado, a presença de óleos essenciais nos diásporos de *P. icicariba* não faz parte da síndrome de ornitocoria pois as aves não são olfativamente orientadas.

Este trabalho foi norteado pela hipótese de que a existência de um perfil de substâncias voláteis no aroma das unidades de dispersão representa um caráter conservativo decorrente da produção em todas as partes da planta de uma oleorresina que contém óleos essenciais em sua composição. Caso não seja assim, outras possibilidades de dispersão para as sementes de *P. icicariba*, além da ornitocoria, seria a existência de processos secundários de dispersão realizada por dispersores olfativamente orientados.

Assim o presente estudo tem como objetivo monitorar *in situ* o processo dispersão de sementes em *P. icicariba*, visando identificar dispersores e investigar o papel de componentes do óleo essencial que dá aroma aos frutos maduros e sementes, e seu papel na dispersão desta espécie vegetal.

MATERIAL E MÉTODOS

A espécie vegetal em estudo e a área de estudo

Protium icicariba (Fig 1) é uma espécie arbustiva atingindo alturas médias de 2,5m, com folhas compostas de 5-7 folíolos, de peciólulos muito curtos e oblongo-lanceolados. O fruto é uma drupa composta que se abre em valvas de cor avermelhada a vinosa intensas. Quando maduro, abre-se expondo pirênios com pseudoarilo branco comestível (Siani *et al.*, 2004; Ferreira *et al.*, 2010, Daly *et al.* 2011).

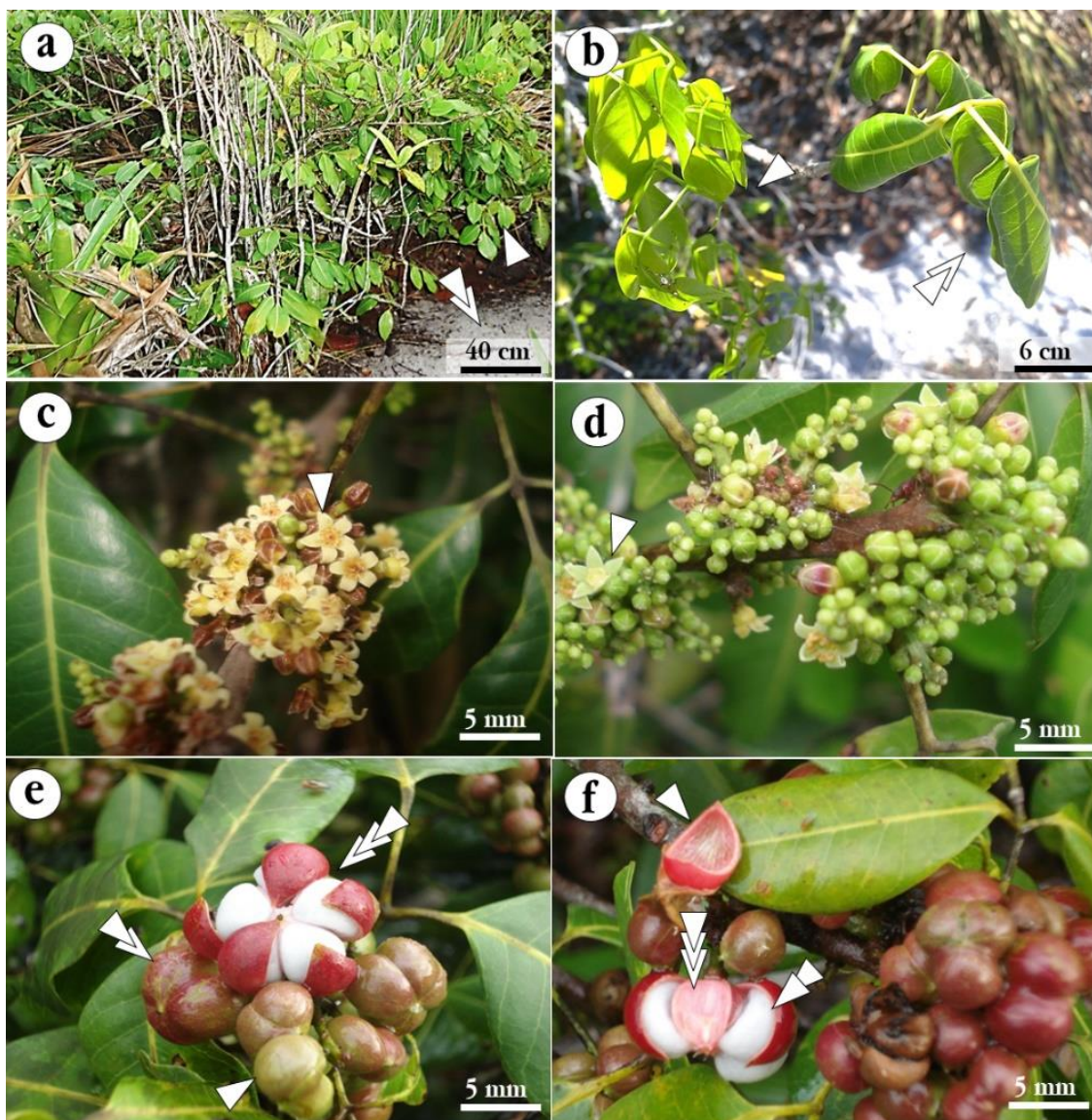


Figura 1. *Protium icicariba* (DC.) Marchand. **a:** arbusto (seta) com ramos na periferia de uma moita, evidenciando substrato arenoso exposto (dupla seta); **b:** folíolos jovens (seta) e adultos (dupla seta); **c:** flor de indivíduo masculino (seta); **d:** flor de indivíduo

feminino (seta); **e**: frutos imaturos (seta), frutos maduros antes da deiscência (dupla seta) e frutos maduros após a deiscência (tripla seta), exibindo o pseudoarilo branco envolvendo os pirênios, contrastando com as valvas vinosas da pseudocápsula; **e, f**: fruto maduro deiscente evidenciando uma valva vinosa naturalmente destacada (seta), pirênios pendentes com pseudoarilo branco (dupla seta) e a coluna central da pseudocápsula (tripla seta).

A Área de Proteção Ambiental (APA) de Setiba, entre as coordenadas UTM 24K 342,000 a 362,000 e UTM 7.715,200 a 7.735,250, possui cerca de 12.960 ha de extensão e, além da área terrestre, inclui o ambiente marinho (Thomazi e Silva 2014). Apresenta vegetação com fisionomia arbustiva aberta, com algumas áreas onde o lençol freático se apresenta mais próximo do solo, sujeitas a inundação em determinada época do ano. A paisagem local representa um dos ecossistemas associados à Mata Atlântica e se caracteriza por formações vegetacionais constituídas por conglomerados de plantas de porte arbustivo e subarbustivo, podendo ocorrer algumas espécies arbóreas (Ferreira *et al.* 2010).

A dispersão em condições naturais

A dispersão em condições naturais foi monitorada através de três métodos de amostragem: armadilhas fotográficas, amostragem focal e iscas artificiais. Foi monitorada *in situ*, em campanhas semanais durante oito meses, entre outubro de 2016 e maio de 2017, em turnos de quatro horas de duração, para realização de registros *ad libitum* (Altmann 1974) visuais e fotográficos para observações focadas em indivíduos de *P. icicariba* com frutos deiscentes. Diásporos maduros retirados após a deiscência das pseudocápsulas foram reunidos em cevas monitoradas por observações em varreduras atentas a eventos focais instantâneos (Altmann 1974) e registro fotográficos para determinar potenciais dispersores.

No pico de deiscência dos frutos, entre dezembro de 2016 e janeiro de 2017, foram utilizados quatro pontos de armadilhas fotográficas, posicionadas em meio a moitas com frutificação bastante conspícua. Foram utilizadas

armadilhas fotográficas marca Bushnell (Bushnell Comporation, US), modelo Trophy Cam HD Aggressor Low-Glow, com sensor passivo e visão noturna infravermelho. Os equipamentos foram fixados em troncos de arbustos, a aproximadamente 45 cm acima do solo. A cada novo evento de captura, as armadilhas efetivavam duas fotos e um vídeo com 10 segundos de duração. As armadilhas fotográficas foram mantidas operando por 24 horas por dia, durante um período de 43 dias, e o intervalo entre fotografias/vídeos consecutivos foi ajustado para 10 segundos. O equipamento foi configurado para imprimir a data e a hora de realização de cada registro nas fotos/vídeos. A verificação dos equipamentos foi realizada em intervalos de aproximadamente 30 dias para manutenção geral, substituição do cartão de memória e renovação das baterias. Para evitar a dupla contagem de registros, foi considerada apenas a primeira captura obtida em um mesmo ponto de amostragem, em um intervalo de 1 hora, denominada registro independente (Srbek-Araujo e Chiarello 2013). O esforço amostral foi estimado pelo número de acionamentos da armadilha fotográfica ao longo dos 43 dias de monitoramento. O sucesso de captura foi calculado usando a fórmula: “número de registros independentes / esforço de amostragem × 100” (Srbek-Araujo e Chiarello 2005).

Além do monitoramento focado em matrizes frutificadas de *P. icicariba*, 45 diásporos agrupados em 15 grupos e colocados no substrato próximo às matrizes, sendo observados em varreduras alternadas por observações focais, semanais com duração de 4 horas (Altmann 1974) quando dispersores se aproximavam.

Preparação dos modelos artificiais de diásporos

Os modelos artificiais dos diásporos foram elaborados utilizando massa de modelar inerte e atóxica, a base de ceras minerais e parafinas, livres de carboidratos vegetais (Acrilex 2008), nas cores verde, críptica para a folhagem, e branca, seguindo o padrão natural dos diásporos. Modelos verdes e brancos foram divididos em dois grupos durante a preparação. Um deles recebeu apenas a massa de modelar e ao outro foi adicionado 1% (p/p) de óleo essencial de

diásporos e frutos maduros de *P. icicariba*. Com o intuito de identificar se os óleos essenciais atraem os dispersores, ou se são atraídos apenas pelo contraste de cores dos frutos.

O óleo essencial foi extraído a partir de 10 amostras de 100g de frutos maduros fechados e 10 amostras de frutos deiscentes e seus diásporos, compostas a partir de diferentes indivíduos da população na área de estudo. O processo de extração do óleo essencial foi a hidrodestilação, utilizando o aparelho de Clevenger. Cada uma das amostras foi triturada e pesada, em seguida transferida para um balão de 2000 ml, com água deionizada, acomodado sobre uma manta elétrica aquecedora. O extrator de Clevenger foi adaptado ao balão e o pingador à saída superior do extrator. O processo teve duração de até 4 horas. Após a extração o óleo essencial foi armazenado e reduzindo a temperatura a ponto de congelamento da água de forma a separar óleo da água. Para cada extração foram determinados o rendimento extrativo e a densidade do óleo essencial obtido.

Após a purificação do óleo essencial, cada extrato teve a sua composição elucidada pela injeção em sistema de cromatografia em fase gasosa de alta resolução. O volume de injeção foi de 2 μ L, composto por 1,6 μ L de uma solução de óleo essencial (30mg/ml) e 0,4 μ L de uma solução de uma série de hidrocarbonetos de C7-C30, como padrão interno, tendo o *n*-hexano como solvente. Na cromatografia em fase gasosa acoplada à espectrometria de massas - CG-EM – o sistema utilizado foi consistido de um cromatógrafo a gás acoplado a um espectrômetro de massa. Utilizou-se uma coluna capilar de sílica fundida (30m x 0,25 mm x 0,25 mm). O gás de arraste foi o hélio e o programa de temperatura da coluna consistiu em aumentos de 3^o C por minuto, entre 60^o -240^o C. Os espectros de massa obtidos em 70eV a velocidade de varredura de 0,84 scan/s, na faixa de m/z 40-500 (Adams 2009).

O tempo de retenção dos componentes da amostra e uma mistura de *n*-alcanos de C7-C30, co-injetados no sistema GC-MS no âmbito do mesmo programa de temperatura foram utilizados para o cálculo do Índice de Retenção de Kovats – IK e do Índice Aritmético de Van der Dool e Kratz - IA. A

identificação dos componentes do óleo essencial utilizou os cromatogramas e os espectros de massas obtidos por varredura dos diferentes picos dos componentes identificados, utilizando o software Xcalibur, versão 2.0. Os tempos de retenção, os Índices de retenção calculados e os espectros de massas obtidos, foram comparados com a biblioteca espectral de CG-EM nos IK e IA calculados em comparação com a literatura disponível (Adams, 2009).

O perfil fitoquímico qualitativo e quantitativo dos óleos essenciais foi determinado com base na composição do produto de extração de frutos maduros abertos, frutos maduros fechados, frutos imaturos, resina seca e folíolos, introduzido na análise como padrão externo para monitoramento do processo. A diversidade química foi estimada pelo índice de Diversidade de Shannon-Weaver – H' . A equitabilidade foi determinada pelo índice de Pielou (Brower *et al.*, 1997).

Ensaio de acesso aos modelos artificiais de diásporos

Os modelos artificiais dos diásporos foram distribuídos em três grupos de 15 réplicas com três unidades, simulando a estruturação natural em ramos de *P. icicariba*, e no substrato, perfazendo 180 unidades distribuídas em ramos e 180 unidades distribuídas no substrato. Após sete dias de exposição, os modelos foram recolhidos e avaliados quanto às marcas que caracterizassem o acesso por animais, segundo os seguintes critérios: perfuração e pinçamento ortogonal indicando aves; compressão em arco indicando lagartos; pinçamento pontual indicando formigas.

Análise de dados

Os índices obtidos foram testados em relação a eventuais diferenças pela análise de variância – ANOVA, com um critério de classificação utilizando as fontes de óleo essencial como blocos de tratamento no modelo linear. As diferenças entre as médias foram discriminadas a posteriori pelo Teste de Scheffè. Diferenças no acesso aos diásporos em cevas e aos modelos

artificiais foram verificadas pelo teste de χ^2 . O nível de significância para rejeição da hipótese de nulidade foi $p \leq 0,05$ (Zar 2010).

RESULTADOS

A dispersão em condições naturais

Ao longo dos oito meses de campanhas de observação da dispersão de sementes de *P. icicariba* em condições naturais, não foram identificados quaisquer animais vertebrados explorando os frutos imaturos, maduros fechados ou os diásporos nos frutos maduros abertos (Fig 1e-f). As armadilhas fotográficas totalizaram 599 disparos ao longo dos 43 dias. Entre os 599 disparos, somente seis foram noturnos e apenas neles houve registros de animais, sendo um de cachorro do mato, *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766), e outro de mão pelada, *Procyon cancrivorus* (Cuvier, 1798). Porém nenhuma destas espécies acessou frutos e diásporos nem em ramos e nem no substrato.

Agitação nos ramos pelo vento ou pela chuva levam frutos deiscentes ainda com pirênios ou os pirênios livre a cair no substrato coberto pela copa das plantas matrizes ou a pequenas distâncias delas (Fig. 2a), em variados graus de densidade.

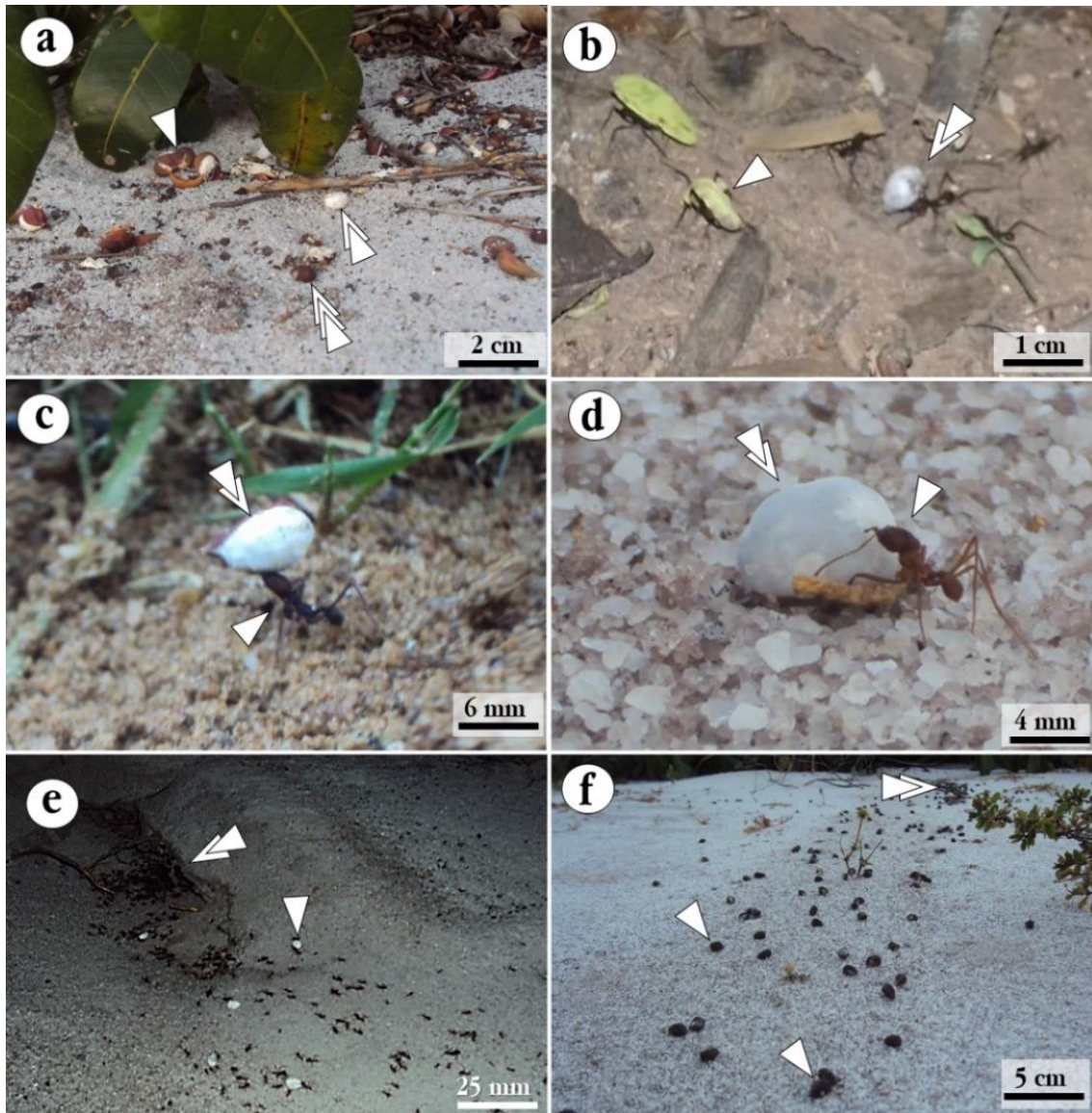


Figura 2. *Protium icicariba* (DC.) Marchand **a:** frutos maduros deiscentes (seta), pirênio arilado (dupla seta) e pirênio desarilado (tripla seta); **b:** operária de *Atta robusta* (Borgemeier, 1939), uma espécie de formiga transportando folíolos de uma espécie vegetal (seta) e pirênios arilados (dupla seta); **c:** operária de *A. robusta* (seta) erguendo um pirênio arilado (dupla seta); **d:** operária de *A. robusta* (seta) iniciando a remoção do pseudoarilo de uma semente (dupla seta) sobre o substrato arenoso; **e:** operárias carregando pirênios arilados (seta) próximo à entrada da colônia (dupla seta); **f:** pirênios desarilados (seta) formando um rastro que termina na estrada da colônia (dupla seta).

Uma vez no substrato, os diásporos foram acessados por operárias de *Atta robusta* (Burgemeier, 1939), uma espécie de formiga de atividade vespertina a noturna, que removem pirênios arilados entre outros fragmentos vegetais (Fig. 2b). Pirênios que não conseguem ser deslocados (Fig. 2c) podem ser

desarilados (Fig. 2d) em algum ponto do trajeto até a entrada da colônia (Fig. 2e), deixando um rastro de pirênios desarilados entre o ponto de dispersão e a colônia (Fig. 2f).

Além de formigas, os diásporos no substrato foram acessados e deglutidos inteiros por uma espécie de lagarto, *Tropidurus torquatus* Wied, 1820 (Fig. 3).

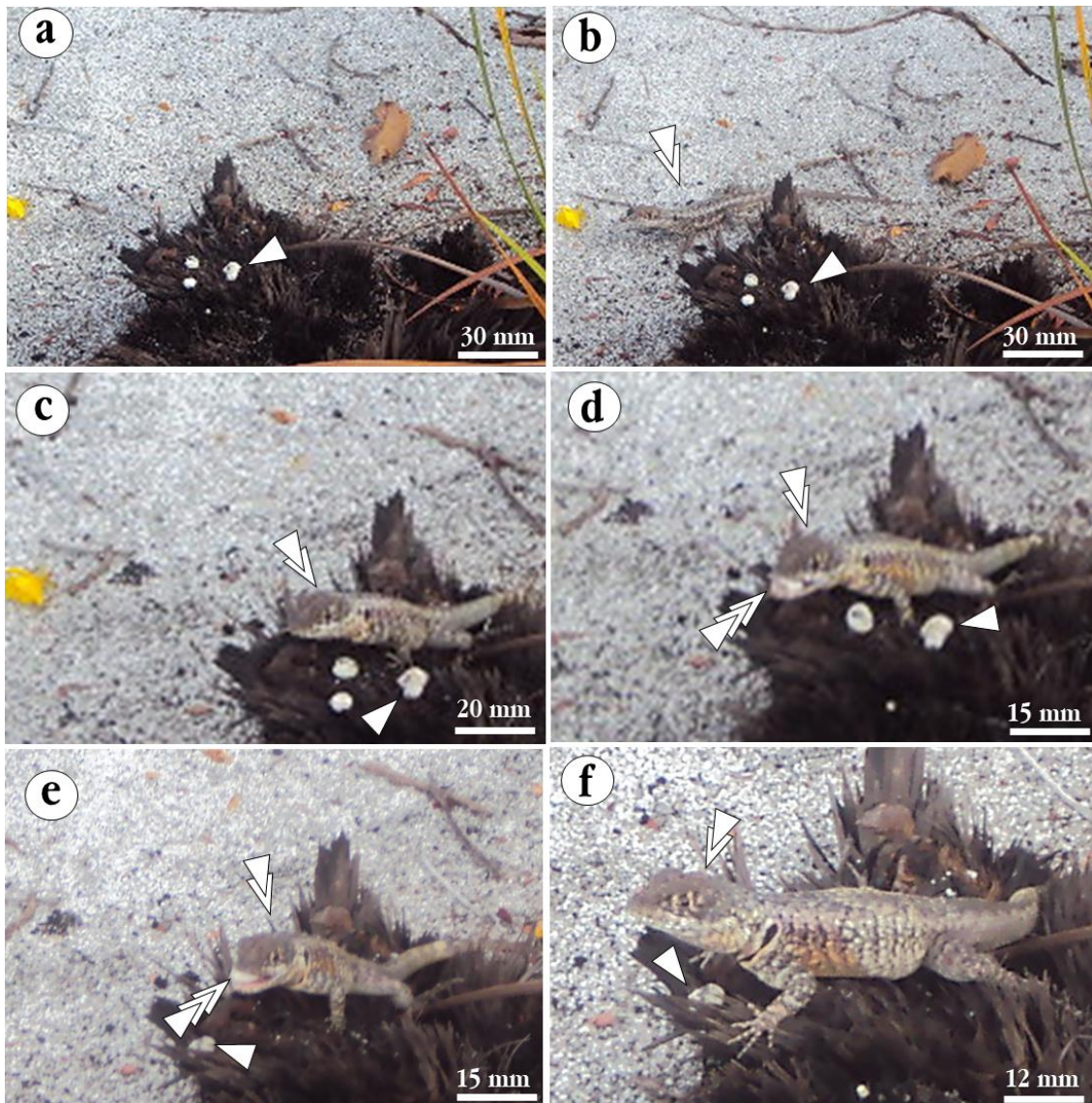


Figura 3. *Protium icicariba* (DC.) Marchand. **a:** diásporos arilados (seta) desprendidos por autocoria da planta matriz; **b:** lagarto (dupla seta) da espécie *Tropidurus torquatus* Wied 1820 se aproximando dos diásporos (seta); **c:** *T. torquatus* (dupla seta) posicionado próximo aos três diásporos arilados; **d:** *T. torquatus* (dupla seta) com um diásporo arilado na boca (tripla seta) e outros diásporos (seta) no substrato; **e:** lagarto (dupla seta) com um terceiro diásporo na boca (tripla seta) e um quarto diásporo (seta); **f:** quarto diásporo (seta) descoberto por *T. torquatus* (dupla seta)

A preparação e acesso a modelos artificiais de diásporos

O óleo essencial utilizado na confecção dos modelos artificiais dos diásporos e que foi extraído de frutos maduros abertos e dos fechados, caracterizou-se por ser um óleo de alta mobilidade, transparente e incolor, já o óleo essencial da resina seca apresentou uma coloração diferente, com variações de transparente a amarelado. Não houve diferenças significativas no rendimento extrativo entre si (Tabela 1, $r=0,91$; $r^2=0,83$), nem entre as densidades médias (Tabela 1; $r=0,90$; $r^2=0,81$), nem entre as diversidades químicas (Tabela 1; $r=0,90$; $r^2=0,81$) e nem entre as equitabilidade (Tab. 1, $r = 0.91$; $r^2 = 0,82$).

Em relação a equitabilidade, apesar de uma composição química nitidamente assimétrica, no fruto maduro ela não foi diferente antes ou após a deiscência. Os valores médios das equitabilidades químicas estão na faixa de 0,5-0,6 para todas as partes da planta analisadas, indicando uma forte assimetria de representatividade dos componentes dos óleos essenciais. Dentre eles cinco a oito substâncias representam mais de 70% da composição total do óleo, ficando os 30% restantes distribuídos entre um número bem variável, entre 20 e 70 substâncias químicas diferentes dependendo da natureza do material.

Tabela 1. Rendimento, densidade absoluta e diversidade química do óleo essencial de fruto maduro aberto, fruto maduro fechado, de *Protium icicariba*.

Frutos maduros	Média (Intervalo de Confiança a 95%)			
	Rendimento (g/%)	Densidade (g.mL ⁻¹)	Diversidade química (H')	Equitabilidade (J)
Aberto	1,24 (1,01 - 1,47)	0,82 (0,78 - 1,22)	2,07 (1,93 - 2,21)	0,50 (0,47 - 0,54)
Fechado	0,70 (0,52 - 0,89)	0,86 (0,77 - 0,96)	2,29 (2,19 - 2,39)	0,56 (0,52 - 0,60)

Legenda: H' : índice de diversidade de Shannon-Weaver; J: índice de equitabilidade de Pielou.

O número de substâncias químicas detectadas nos óleos essenciais analisados variou numa faixa bastante, sendo que nos frutos maduros fechados

apresentaram 53-65 componentes e, no fruto maduro aberto foram identificadas 61-62 substâncias.

A composição química do óleo essencial de fruto maduro aberto (Tabela 2) apresentou como compostos majoritários (E)- β -ocimene, α -fenchene e limonene, onde estes representam um total de 74,83% de compostos de todo o óleo. No fruto maduro fechado (Tabela 2), os compostos majoritários em 74,76% de todo óleo, além dos três compostos anteriormente citados, foi incluído o α -phellandrene que também estava presente com teores menores no óleo essencial.

Tabela 2. Compostos majoritários nos frutos maduros abertos e nos fechados de *Protium icicariba* (DC) Marchand.

Índices de Retenção				Substâncias	Fruto aberto %	Fruto fechado %
Van der Dool e Kratz		Kovats				
Adams Calculado	2009	Calculado	Adams 2009			
1042	1044	1048	1050	E- β -ocimene	31.07	28.14
945	945	949	952	α -fenchene	27.67	12.83
1023	1024	1028	1029	limonene	16.10	21.29
1001	1002	1002	1002	α -phellandrene	8.86	12.50
1007	1008	1008	1011	δ -3-carene	5.49	6.30
1436	1434	1437	1436	γ -elemene	2.03	2.59
940	942	944	950	β -citronellene	1.12	2.12
1067	1067	1072	1072	cis-linalool oxide	0.87	3.78
1504	1505	1504	1506	premnaspirodienne	0.72	0.57
1039	1039	1045	1044	salicylaldehyde	0.52	0.91
1645	1644	1646	1646	α -muurolol	0.43	0.57
1293	1293	1293	1294	methyl-myrtenate*	0.38	0.00
1176	1174	1178	1177	terpinen-4-ol*	0.00	3.52
Total					95.26	95.12

*compostos exclusivos ou de frutos maduros abertos ou de frutos maduros fechados

Apesar de não ter ocorrido diferenças significativas entre os indicadores físico-químicos, nem dos de diversidade química e nem nos de equitabilidade, essas pequenas diferenças na composição química qualitativa e quantitativa levou à utilização apenas do óleo essencial dos frutos maduros abertos na confecção dos modelos artificiais de diásporos (Fig. 4).

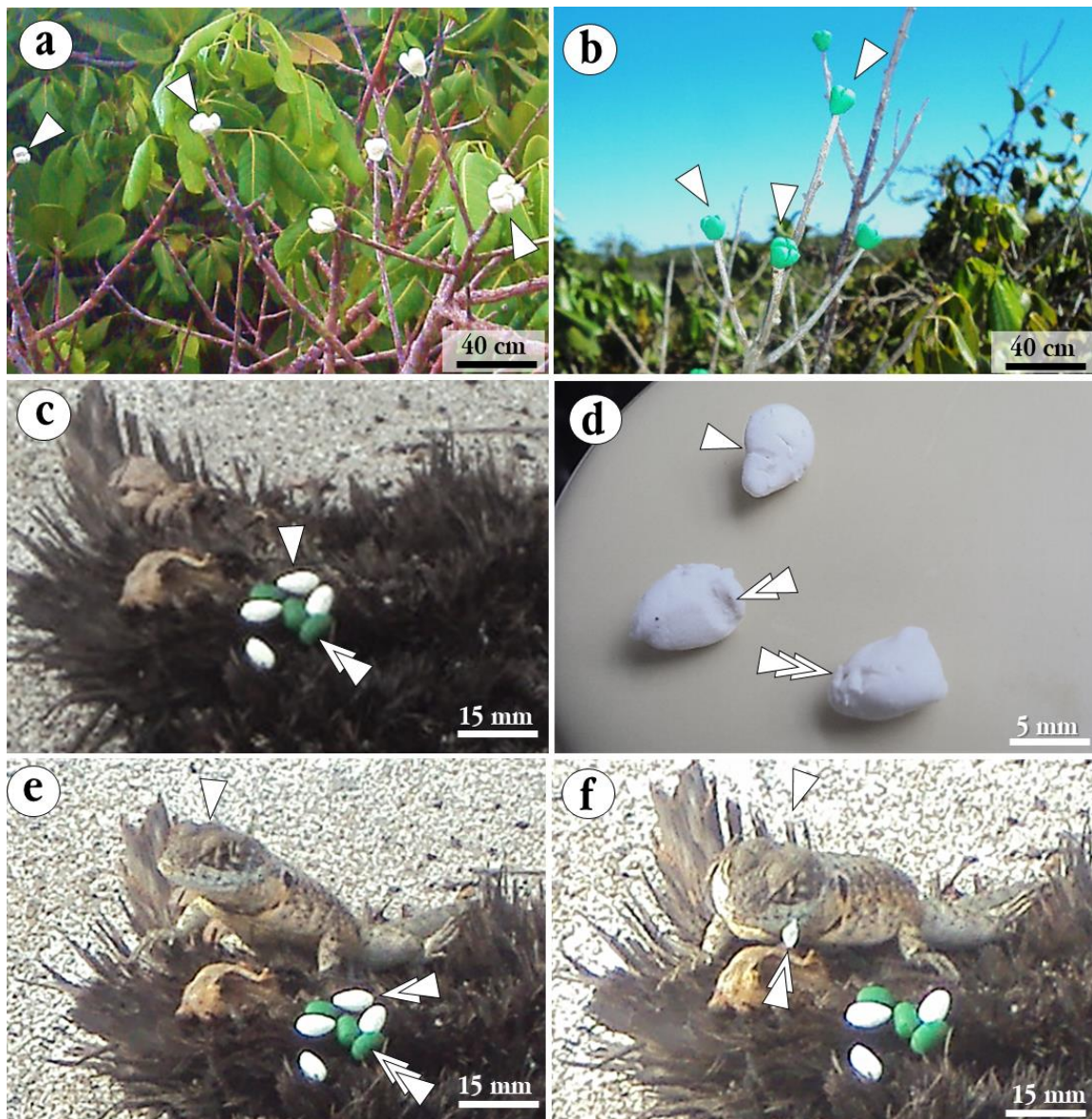


Figura 4. *Protium icariba* (DC.) Marchand. **a:** modelos artificiais de coloração branca (seta) alocados em ramos aéreos de uma espécie vegetal diferente; **b:** modelos artificiais de coloração verde (seta) alocados em ramos aéreos de uma espécie vegetal diferente; **c:** modelos artificiais de coloração branca (seta) e verde (dupla seta) alocados próximos ao substrato; **d:** modelos artificiais brancos com óleos essenciais, apresentando incisões de formigas (seta) e compressão pelas mandíbulas de lagartos (dupla seta), e aves (tripla seta); **e:** indivíduo de *Tropidurus torquatus* Wied, 1820 (seta) chegando ao conjunto de modelos artificiais brancos (dupla seta) e verdes (tripla

seta); f: indivíduo de *T. torquatus* trazendo preso à lateral da boca, um fragmento de um modelo artificial branco parcialmente ingerido (dupla seta).

Entre cevas de diásporos, as posicionadas em ramos não foram acessadas nem por aves, nem por lagartos e nem por formigas, enquanto as que foram posicionadas no substrato foram acessadas por lagartos *Tropidurus torquatus* e formigas *Atta robusta* (Tab. 3). Lagartos e formigas acessaram as cevas, sendo que o acesso de formigas às cevas foi duas vezes maior que o de lagartos (Tab. 3).

Tabela 3. Acesso às cevas e aos modelos artificiais de diásporos de *Protium icicariba* (DC.) Marchand posicionados em ramos desta espécie e no substrato nas imediações de plantas matrizes

Fonte	Posição (N=45)	Aves	Lagartos	Formigas
Ceva	Ramos	0	0	0
	Substrato	0	6 ^a	15 ^b
Modelo verde sem óleo essencial	Ramos	0	0	0
	Substrato	0	0	0
Modelo verde com óleo essencial	Ramos	0	0	0
	Substrato	0	0	1 ^c
Modelo branco sem óleo essencial	Ramos	7 ^d	0	0
	Substrato	0	4 ^e	1 ^c
Modelo branco com óleo essencial	Ramos	5 ^{a,d}	0	0
	Substrato	0	3 ^d	3 ^d

Letras diferentes indicam diferenças estatísticas significativas para $p \leq 0,05$ pelo teste de χ^2

Em relação aos modelos artificiais, independentemente de estarem no substrato ou nos ramos de arbustos, nenhum dos 180 modelos verdes, com ou sem óleos essenciais foi acessado por aves, nem por lagartos, apenas um modelo foi acessado por formigas (Tab. 3). O modelo branco apresentou sinais de acesso por aves, lagartos e formigas (Fig. 3d), porém em frequência baixa

em relação ao número de unidades oferecidas (Tab. 3). O acesso por aves ocorreu apenas nos modelos colocados em ramos de arbustos, enquanto o acesso de formigas e lagartos ocorreu apenas nos modelos colocados sobre o substrato. A presença do óleo essencial foi indiferente para aves e lagartos, porém embora não tenha excluído as formigas dos modelos sem óleo essencial, o número de acessos por elas a este modelo foram menores que os que ocorrem nos modelos com óleos essenciais (Tab. 3).

DISCUSSÃO

Na área em estudo, a autocoria foi um evento primário de remoção de diásporos das plantas matrizes. Isto foi facilitado pelo fato do fruto de *P. icicariba* apresentar de duas a cinco lojas, contendo um diásporo em cada uma, e que independentemente de estarem pendulares ou não, ficam presos por uma ligação frágil à coluna central dos frutos após a deiscência (Fig. 1), como é comum ao padrão típico de frutos também denominados filotrimídios (Barroso *et al.*, 2004) ou drupoides (Daly *et al.* 2011), em que as valvas de pouca espessura e levemente coriáceas, que correspondem ao epicarpo do fruto, abrem-se de maneira não explosiva, expondo os pirênios, o que permite manter os pirênios que são efetivamente os diásporos de *P. icicariba*, presos à planta (Barroso *et al.*, 2004, Siani *et al.*, 2004).

Porém, movimentações nos ramos produzidas pelo vento, por animais ou até mesmo pela chuva, leva à queda para o substrato de frutos deiscentes ainda com seus diásporos ou também de diásporos livres (Fig. 2a), provocando o mesmo resultado da síndrome de dispersão autocórica em que há uma suave propulsão dos diásporos para alguma distância da planta matriz (Schulze *et al.* 2005). Esta propulsão desencadeada por fatores extrínsecos à planta, como o vento ou a chuva, ainda que não tão intensa, permite localizar este deslocamento de diásporos no âmbito da balistocoria, uma vez que a gravidade não é o único fator que leva os diásporos ao solo e não há um padrão restritamente definido para a facilitação por animais – zoobalistocoria, pelo vento – anemobalistocoria, ou pela água - hidrobalistocoria (Schulze *et al.*

2005). Se for levado em conta que o evento mais provável, seria a agitação dos ramos pelo vento, o tipo de autocoria identificado em *P. icicariba* é a anemobalistocoria. Em campo foi observada uma elevada densidade de diásporo sob as copas das plantas matrizes de *P. icicariba* e na borda das moitas nucleadas por elas (Fig. 2a). O caráter passivo da dispersão dos diásporos próprio a anemobalistocoria (Schulze *et al.* 2005, Jara-Guerrero *et al.* 2011) tende a promover densidades elevadas de diásporos nas imediações da planta mãe (Morales e Carlo 2006).

Por um lado, a efetividade do processo de dispersão (Schupp *et al.* 2010) no recrutamento de novos indivíduos para as populações de plantas se assenta sobre a premissa de que o deslocamento das unidades de dispersão, os diásporos, para longe dos indivíduos matrizes diminui as taxas de mortalidades dos juvenis (Janzen 1970). Em paralelo, os diásporos dispersados a distâncias maiores entre si também tendem favorecer este recrutamento, pensando que a diminuição da densidade de oferta de recursos tenda a diminuir também a ação de seus consumidores nas regiões tropicais (Connell 1971). Assim, densidades elevadas de diásporos nas imediações da planta mãe, como ocorre em *P. icicariba*, estão entre as premissas da hipótese de Janzen-Connell como um fator desfavorável ao recrutamento de novos indivíduos para as populações de plantas, em função de aumentar a susceptibilidade a eventos de predação e alelopatia (Hyatt *et al.* 2003, Comita *et al.* 2014, Numata *et al.* 2017).

Por outro lado, em espécies vegetais de estabelecimento de plântulas muito sensível às variações ambientais, o adensamento de diásporos e, conseqüentemente, de plântulas em pequenas distâncias da planta mãe, tende a favorecer o recrutamento, tendendo a levar a um padrão espacial agregado (Levin *et al.* 2003, Montesinos *et al.* 2006). Na área de estudo, *P. icicariba* apresenta-se associado a moitas separadas por substrato arenoso em meio à vegetação arbustiva aberta. Esse padrão agrupado, com indivíduos adultos espaçados com elevada variação entre si evidenciam um sistema de dispersão funcionalmente ativo (Nathan e Muller-Landau 2000, Bleher *et al.* 2001, Numata *et al.* 2017, Wandrag *et al.* 2017). Na mesma área, a dificuldade de encontrar plântulas chamou a atenção de Ferreira *et al.* (2010). Em outras

áreas de vegetação de restinga, *P. icicariba* apresentou problemas de germinabilidade (Zamith e Scarano 2004), o que poderia explicar a dificuldade de encontrar plântulas, sem que houvesse deficiência do sistema de dispersão. Entretanto, os indivíduos adultos na população estudada por Ferreira *et al.* (2010) encontravam-se dispersos e separados em moitas, assumindo um padrão espacial agrupado que tem sido associado ou a uma forte atividade da propagação vegetativa (Benot *et al.* 2013), que não foi evidenciada em *P. icicariba*, ou à existência de um ambiente heterogêneo, em termos de oferta de microhabitats favoráveis ao estabelecimento das plântulas, como ocorre em *Vriesea incurvata* (Negrele e Muraro 2006). A hipótese de um habitat heterogêneo também é compatível com o adensamento de diásporos e potencial recrutamento de plântulas em torno da planta mãe (Levin *et al.* 2003, Montesinos *et al.* 2006). Além, para os diásporos caídos no substrato das imediações das plantas matrizes, o adensamento pode potencializar a sinalização que intermedia a comunicação tanto para dispersores como para predadores (Valenta *et al.* 2016).

Nos ensaios com as cevas e os modelos artificiais, operárias da espécie de formiga de *A. robusta* (Fig. 2b-e) foram as mais frequentes acessando as cevas e, nos modelos artificiais, preferiram os que apresentavam voláteis (Tab. 3). Para a espécie de lagarto *T. torquatus* (Fig. 3c-f), que também acessou as cevas, a presença de óleos essenciais no modelo foi indiferente (Tab. 3) desde que os modelos fossem brancos. Em ambos os casos, o adensamento pode favorecer a localização dos diásporos pelo fato de concentrar a sinalização (Valenta *et al.* 2016) visual para lagartos, uma vez que não acessaram os modelos artificiais verdes que continham óleos essenciais e não discriminaram aromas nos modelos brancos (Tab. 3); e a olfativa para formigas (Youngstead *et al.* 2008) que apesar de terem um baixo acesso aos modelos verdes aromatizados e branco sem aromas, foram os visitantes mais frequentes nos modelos brancos com óleos essenciais (Tab. 3).

A atuação da formiga *A. robusta* sobre os diásporos, tanto *in natura* (Fig. 2b-e) como nas cevas e modelos artificiais (Tab. 3), permitiu identificar dois padrões extremos. Há diásporos que são carregados pelas operárias (Fig. 2c)

mantendo o pseudoarilo pelo menos até a entrada da colônia (Fig. 2e) e outros, aparentemente maiores, que podem ser desarilados no trajeto (Fig. 2d) e que podem ser abandonados deixando o rastro da movimentação das operárias (Fig. 2e-f). Todo material vegetal recolhido pelas operárias e que é levado para dentro da colônia serve de substrato para o desenvolvimento do fungo que fornece alimento para a colônia (Teixeira e Schoereder 2003, Teixeira *et al.* 2003). Porém, ao contrário de outras espécies do mesmo gênero que é considerada uma praga agrícola, *A. robusta* tem sido tomada como um importante agente dispersor de sementes nas restingas (Dáttilo *et al.* 2012) com relatos de diminuição do tempo de germinação dos diásporos que se desenvolvem nos ninhos (Teixeira *et al.* 2003). Esta espécie de formiga é endêmica das restingas do Rio de Janeiro e Espírito Santo, onde além de atuar na dispersão de sementes, desempenha também um papel importante na ciclagem de nutrientes (Reis *et al.* 2014)

A baixa frequência de acessos de *A. robusta* aos modelos artificiais pode se dever ao fato de que o material utilizado para modelagem era constituído de ceras e parafinas e, portanto, sem valor calórico (Acrilex 2008), o que parece ser importante para fidelizar visitas de espécies do gênero *Atta* a modelos artificiais (Henao-Gallego *et al.* 2011)

Os acessos menos numerosos de *T. torquatus* tanto às cevas como aos modelos artificiais têm sido comum a lagartos que participam de processos de polinização e de dispersão em angiospermas (Godínez-Álvarez 2004). A preferência observada em *T. torquatus* pelos modelos artificiais brancos em relação aos verdes, independentemente da presença de óleos essenciais (Tab. 3) é consistente com a ideia de que os lagartos sejam principalmente visualmente orientados (Fleishman *et al.* 2011). A presença de gotículas de óleo na retina de lagartos intensifica a sua percepção visual das cores (Lanuza e Font 2014), embora sua percepção olfativa não seja desprezível, uma vez que entre lagartos e serpentes, é comum a utilização de sinais químicos voláteis capturados em seu sofisticado sistema línguo-vomer nasal para encontrar alimentos e escapar de predadores (Baeckens *et al.* 2017).

O aroma adocicado perceptível nas valvas após a deiscência dos frutos e também no pseudoarilo carnosos dos pirênios é consequência de um óleo essencial que contém mono- e sesquiterpenos em sua composição (Tab. 2). A literatura tem consagrado a associação dos óleos essenciais em *Protium* (Engler, 1874), como integrantes de uma oleorresina secretada e armazenadas em ductos e cavidades secretores, ao mesmo tempo em que são também comuns os relatos de ductos e cavidades secretoras tanto para este gênero como para a família Burseraceae (Siani *et al.*, 2004, Daly *et al.* 2011) como ocorre inclusive em flores de *Protium morii* D.C. Daly e *P. obtusifolium* Marchand (Bachelier e Edress, 2009). Do ponto de vista da mediação química nas interações de animais, compostos voláteis produzidos em estruturas secretoras internas não são exalados para o meio, a não ser que elas sejam rompidas (Caissard *et al.* 2004, Paiva 2016). Mono- e sesquiterpenos encontrados no óleo essencial dos frutos tendem a conferir uma volatilidade relativamente elevada (Bakkali *et al.* 2008). Porém, o fato deste óleo essencial estar dissolvido numa oleorresina produzida em ductos oleorresiníferos que são estruturas anatômicas internas e fechadas (Costa 2016) limita sua atuação como sinalizadores para outros organismos (Bakkali *et al.* 2008). A equitabilidade encontrada evidencia a maneira pela qual o número de substâncias químicas está distribuído em suas proporções nas espécies em estudo, indicando o grau de simetria na distribuição proporcional de massas entre os componentes dos óleos essenciais. Os valores menores que um vão expressando uma concentração cada vez mais irregular entre os componentes na medida em que se aproximam de zero, o que é muito comum nos óleos essenciais nos quais se identificam facilmente mais de 40 substâncias, porém apenas um pequeno número é responsável pela maior proporção de massas (Bakkali *et al.*, 2008).

Entre os compostos orgânicos voláteis encontrados no óleo essencial dos diásporos de *P. icicariba* (Tab. 2) e que foram utilizados na preparação dos modelos artificiais, os compostos majoritários E- β -ocimene e α -phellandrene já foram associados à resposta de atração por formigas (Wilmer *et al.* 2009), enquanto o limonene apresentou ação repelente para elas (Knudsen *et al.*

2006). Porém não nenhum dos compostos encontrados nos frutos abertos e diásporos de *P. icariba* foram associados a respostas comportamentais de lagartos.

O esforço amostral empregado não conseguiu evidenciar aves acessando os diásporos nem nos ramos nem no substrato. Porém, o contraste do epicarpo vermelho vinoso com o mesocarpo que origina o pseudoarilo do fruto (Fig. 1) de *P. icariba* segue um padrão visual que compreende alguns dos atributos mais expressivos da síndrome da zoocoria (van der Pijl 1982). O valor calórico apresentado pelo conjunto de frutos e sementes também é consistente com a endozoocoria (Harborne 1993, 2001). O forte contraste de coloração facilita sua visualização por aves e, além disto, os modelos artificiais apresentaram sinais de acesso por aves (Fig. 3d, Tab. 3). De fato, a dispersão de sementes desse fruto foi descrita como ornitocórica uma área de restinga no Rio de Janeiro, tendo sido acessado por cinco espécies diferentes de aves, sem que houvesse preferência de consumo por qualquer uma delas (Gomes *et al.* 2008). O fato de terem sido identificados sinais de acesso de aves aos modelos artificiais de diásporos (Tab. 3, Fig. 4d), e não terem sido visualizadas aves acessando os diásporos naturais nos ramos, bem como a ausência de registros de aves nas armadilhas fotográficas pode ter sido consequência de vários fatores, entre eles, questões ligadas às variações normais em campo da densidade dos dispersores em questão (Morales e Carolo 2006, Guzmán e Stevenson 2011, Burton *et al.* 2015).

CONCLUSÃO

A dispersão de diásporos de *P. icariba* apresenta características de um sistema multifatorial que pode seguir duas vias primárias. Na primeira, aves podem atuar como dispersores primários, explorando os diásporos que se mantêm presos à copa dos arbustos após a deiscência dos frutos. Na segunda via, os diásporos não removidos podem ser derrubados ao substrato por uma autocoria com característica mais passiva, sem propulsão explosiva e facilitada pela agitação dos ramos pelo vento, na forma de uma anemobalistocoria. Uma

vez no substrato, os diásporos podem ser secundariamente deslocados por mimercocoria olfativamente orientada pelos mono e sesquiterpenos dos diásporos; ou por saurocoria visualmente orientada pelo contraste da cor branca do pseudoarilo que recobre os pirênios. Em função disto, a denominação mais adequada para o sistema de dispersão é a diplocoria ou policoria, no qual diferentes formas de dispersão podem atuar na movimentação de diásporos.

REFERÊNCIAS

ACRILEX (2008). **Massa de Modelar. Ficha de Informações de Segurança de Produtos Químicos**. FISPQ nº 070, última revisão em 20/06/2008, pp 1-6.

ADAMS RP (2009): **Identification of essential oil components by gas chromatography/mass spectrometry**, 4 ed. Allured Publishing Corporation, Carol Stream.

ALTMANN J (1974) **Observational study of behavior: sampling methods**. *Behaviour* **49**: 227-267.

BACHELIE JB, ENDRESS PK (2009): **Comparative floral morphology and anatomy of Anacardiaceae and Burseraceae (Sapindales), with a special focus on gynoecium structure and evolution**. *Bot J Linn Soc* **159**:499-571.

BAECKENS S, HERREL A, BROECKHOVEN C, VASILOPOULOU-KAMPITSI M, HUYGHE K, GOYEBS J, VAN DANNE R (2017). **Evolutionary morphology of the lizard chemosensory system**. *Scientific Reports* **7**:10141

BAKKALI F, IDAOMAR M, AVERBECK D, AVERBECK S (2008): **Biological effects of essential oils: a review**. *Food Chem Toxicol* **46**:446-475.

BARROSO GM, MORIM MP, PEIXOTO AL, ICHASO CL (2004) **Frutos e sementes – Morfologia aplicada à sistemática de dicotiledônea**. UFV, Viçosa.

BENOT M-L, BITTEBIERE A-K, ERNOULT A, CLÉMENT B, MONY C (2013) **Fine-scale spatial patterns in grassland communities depend on species clonal dispersal ability and interactions with neighbours**. *J Ecol* **101**:626-636.

BLEHER B, OBERRATH R BÖHNING-GAESE K (2001) **Seed dispersal, breeding system, tree density and the spatial pattern of trees – a simulation approach**. *Basic Appl Ecol* **3**:115-123

BROWER JE, ZAR JH, ENDE CNV (1997) **Field and Laboratory Methods for General Ecology**. 4 ed. Boston, WCB McGraw-Hill

BURTON AC, NEILSON E, MOREIRA D, LADLE A, STEENWEG R, FISHER JT, BRAYNE E, BOUTIN S (2015) **Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes**. *J Trop Ecol* **52**:675-685.

CAISSARD JC, JOLY C, BERGOUGNOUX V, HUGUENEY P, MAURIAT M, BUDINO S (2004) **Secretion mechanisms of volatile organic compounds in specialized cells of aromatic plants**. *Recent Res Devel Cell Biol* **2**: 1-15

CHAPMAN H, CORDEIRO NJ, DUTTON P, WENNY D, KITAMURA S, KAPLIN B, MELO FPL AND LAWES MJ. 2016. **Seed-dispersal ecology of tropical montane forests**. *J Trop Ecol*, **32**:437-454.

COMITA LS, QUEENBOROUGH SA, MURPHY SJ, ECK JL, 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. *J Ecol* **102**: 845-856.

CONNELL JH (1971) **On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in forest trees.** In: den Boer PJ and Gradwell GR (ed). *Dynamics of populations*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp. 298-312

COSTA (2016) **Voláteis e a unidade de sinalização da dispersão de sementes em *Protium icicariba* (DC) Marchand**

DALY DC, HARLEY MM, MARTÍNEZ-HABIBE MC, WEEKS A (2011) **Burseraceae.** In: Kubitzki K (ed) *Flowering Plants - Eudicots: Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae*, pp 76-103.

DÁTILLO W, FALCÃO JCF, TEIXEIRA MC (2012): **Predictive model of distribution of *Atta robusta* Borgmeier 1939 (Hymenoptera: Formicidae):** subsidies for conservation of a Brazilian leaf-cutting ant endangered species, *Stud Neotrop Fauna Environ* **47**:193-201

ENGLER HG (1874) ***Protium icicariba* (DC) Marchand.** In von Martius CFP, Eichler AW, Urban, I. *Flora brasiliensis*, 12(2):267-268.

FERREIRA LC, THOMAZI RD, OLIVEIRA DA, SILVA AG (2010) **Estrutura populacional e padrão espacial de *Protium icicariba* (DC.) Marchand na Área de Proteção Ambiental de Setiba, Espírito Santo, sudeste do Brasil.** *Natureza on line* 8: 9-45.

FLEISHMAN LJ, LOEW ER, WHITING MJ (2011) **High sensitivity to short wavelengths in a lizard and implications for understanding the evolution of visual systems in lizards.** *Proc.f R. Soc. B* **278**:2891-2899.

GODÍNEZ-ÁLVAREZ H (2004) **Pollination and seed dispersal by lizards: a review.** *Rev Chile Hist Nat* **77**: 569-577.

GOMES, V.S.M.; LOISELLE, B.A.; ALVES, M.A. (2008): **Birds foraging for fruits and insects in shrubby resting vegetation, southeastern Brazil.** *Biota Neotropica* **8**:021-031.

GUZMÁN A, STEVENSON PR (2011) **A new hypothesis for the importance of seed dispersal in time.** *Rev Int J Trop Biol* **59**:1795-1803.

HARBORNE JB (1993) **Introduction to Ecological Biochemistry.** Academic Press, London.

HARBORNE J (2001) **Twenty-five years of chemical ecology.** Plant Science Laboratories, University of Reading, London.

HENAO-GALLEGO N, ESCOBAR-RAMÍREZ S, CALLE Z, MONTOYA-LERMA J, ARMBRECHT I (2011) **An artificial aril designed to induce seed hauling by ants for ecological rehabilitation purposes.** *Restoration Ecol* **20**: 555-560.

HOWE HF (1990) **Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography.** In Bawa KS, Hadley M (ed.). *Reproductive ecology of tropical forest plants.* Man and the Biosphere Series Vol. 7, UNESCO, Paris and Parthenon Publishing, Carnforth. pp. 191–218

HOWE HF (1993): **Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system.** *Vegetatio* **107**:149-162.

HYATT LA, ROSENBERG MS, HOWARD TG, BOLE G, FANG W, ANASTASIA J, BROWN K, GRELLA R, HINMAN K, KURDZIEL JP, GUREVITCH J (2003) **The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis.** *Oikos* **103**: 590-602.

JANZEN DH (1970): **Herbivores and the number of tree species in tropical forests.** *Am Natur* **104**:501-528.

JARA-GUERRERO A, DE LA CRUZ M, MÉNDEZ M (2011) **Seed dispersal spectrum of woody species in south Ecuadorian dry forests: environmental correlates and the effect of considering species abundance.** *Biotropica* **43**:722-730.

KLEYHEEG E, TREEP J, JAGER M, NOLET BA AND SOONS MB. (2017). **Seed dispersal distributions resulting from landscape-dependent daily movement behaviour of a key vector species, *Anas platyrhynchos*.** *J Ecol* **105**, 1279-1289.

KNUDSEN JT, ERIKSSON R, GERSHENZON J, STAHL B (2006) **Diversity and distribution of floral scent.** *Bot Rev* **72**:1-120

LANUZA GP, FONT E (2014) **Ultraviolet vision in lacertid lizards: evidence from retinal structure, eye transmittance, SWS1 visual pigment genes and behavior.** *J Exp Biol* **217**:899-2909

LEVIN SA, MULLER-LANDAU HC, NATHAN R, CHAVE J (2003) **The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective.** *Annu Rev Eco. Evol Syst* **34**:575-604

LORTS CM, BRIGGEMAN T, SANG T (2008) **Evolution of fruit types and seed dispersal: a phylogenetic and ecological snapshot.** *J Sys Evol* **46**:396-404.

MONTESINOS D, GARCÍA-FAYOS P, MATEU I (2006) **Conflicting selective forces underlying seed dispersal in the endangered plant *Silene diclinis*.** *Int J Plant Sci* **167**:103-110.

Morales JM, Carlo TA (2006) **The effects of plant distribution and frugivore density on the scale and shape of dispersal kernels.** *Ecology* **87**:1489-1496.

NATHAN R, MULLER-LANDAU HC (2000) **Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment.** *TREE* **15**:278-285.

NUMATA S, KACHI N, OKUDA T, MANOKARAN N (2017) **Distance- and density-dependent leaf dynamics of seedlings of a tropical rainforest tree.** *Oecologia* **185**:213-220

PAIVA EAS (2016) **How do secretory products cross the plant cell wall to be released? A new hypothesis involving cyclic mechanical actions of the protoplast.** *Ann. Bot* **117**: 533-540

PAROLIN P, WITTMANN F, FERREIRA LV. 2013. **Fruit and seed dispersal in Amazonian floodplain trees – a review.** *Ecotropica* **19**:5-32.

REIS EP, SALOMÃO TMF, CAMPOS LAO, TAVARES MG (2014) **Genetic diversity and structure of *Atta robusta* (Hymenoptera, Formicidae, Attini), an endangered species endemic to the restinga ecoregion.** *Genet Mol Biol* **37**:581-586.

RODRÍGUEZ A, ALQUÉZAR B, PEÑA L (2012) **Fruit aromas in matures fleshy fruits as signals of redness for predation and seed dispersal.** *New Phytol* **197**:36-48

SARAVY, FP (2003) **Síndrome de dispersão em estratos arbóreos em um fragmento de floresta ombrófila aberta e densa em Alta Floresta - MT.** *Revista do Programa de Ciências Agro-Ambientais, Alta Floresta*, **2**(1):1-12.

SARNEEL JM (2016) **Effects of experimental snowmelt and rain on dispersal of six plant species.** *Ecohydrology*, 9, 1464-1470.

SCHUPP EW, JORDANO P, GÓMEZ JM. (2010) **Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review.** *New Phytol* **188**:333-353.

SCHULZE ED, BECK E, MÜLLER-HOHENSTEIN K (2005) **Synchorology: basis of spatial distributions of plants.** In: *Plant Ecology*. Springer, New Dehli, India, pp 541-578.

SIANI AC, GARRIDO S, MONTEIRO SS, CARVALHO ES, RAMOS MFS (2004): ***Protium icicariba* as a source of volatile essences.** *Biochem Sys Ecol* **32**:477-489.

SILVA PD, LEAL IR, WIRTH R, TABARELLI M (2007) **Harvesting of *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. seeds (Burseraceae) by the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. promotes seed aggregation and seedling mortality.** *Rev Brasil Bot* **30**: 553-560.

SIQUEIRA, J.B.G. (1991)**Estudo fitoquímico do gênero *Protium*: *P. unifoliolatum* (Engl.) Engl. e *laxiflorum* P. Engl.** Tese de Mestrado, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Brasil.

SPENCER, K.C. (1988): **Chemical mediation of coevolution.** San Diego: Academic Press.

SRBEK-ARAUJO A, CHIARELLO AG (2005) **Is camera-trapping an efficient method for surveying mammals in Neotropical forests? A case study in south-eastern Brazil.** *J Trop Ecol* **21**:1–5.

SRBEK-ARAUJO AC, CHIARELLO AG (2013) **Influence of camera-trap sampling design on mammal species capture rates and community structures in southeastern Brazil.** *Biota Neotrop* **13**:51-62

SRIVASTAVA, M.K.; UPENDRA,N. D.(2000): **Delayed ripening of banana fruit by salicylic acid.** *Plant Science* 87-96.

STEVENS M. (2010). **Sensory ecology, evolution, and behavior.** *Current Zoology*, 56, 1-3.

STONER KE, HENRY M. (2009) **Seed dispersal and frugivory in tropical ecosystems.** In *Tropical biology and conservation management, volume V: Ecology* (eds K Del Claro, PS Oliveira, V Rico-Gray), pp. 176-193. Oxford, UK: Eolss Publisher/UNESCO

STORAGE, D. (2012): **Effect os salicylic acid and essential oils treaments on quality characteristics os apple (*Malus domestica* Var. Granny Smith) fruits.** *Asian Journal of Biochemistry*.

TEIXEIRA MC, SCHOEREDER JH (2003) **The effect of plant cover on *Atta robusta* (Hymenoptera: Formicidae) distribution in resting vegetation.** *Sociobiol* **41**:615–623.

TEIXEIRA MC, SCHOEREDER JH, LOUZADA JNC (2004) **Occurrence of *Atta robusta* Borgmeier (Hymenoptera: Formicidae) in the north of Espírito Santo state, Brazil.** *Neot Entomol* **33**:265–266.

TEIXEIRA MC, SCHOEREDER JH, MAYHE-NUNES AJ (2003) **Geographic distribution of *Atta robusta* Borgmeier (Hymenoptera:Formicidae).** *Neot Entomol* **32**:719-721.

THOMAZI RD, SILVA AG (2014): **Florística, diversidade e estrutura horizontal e vertical de uma área de vegetação arbustiva aberta numa**

planície arenosa costeira do Espírito Santo, sudeste do Brasil. *Natureza on line* **12**:10-18.

VALENTA K, NEVO O, MARTEL C, CHAPMAN CA (2016) **Plant attractants: integrating insights from pollination and seed dispersal ecology.** *Evol Ecol* **31**:249–267

VAN DER PIJL L (1982) ***Principles of dispersal in higher plants.*** Springer-Verlang, Berlin.

WANDRAG EM, DUNHAM AE, DUNCAN RP, ROGERS HS (2017) **Seed dispersal increases local species richness and reduces spatial turnover of tropical tree seedlings.** *PNAS* **114**: 10689-1069.

WEEKS A, DALY DC, SIMPSON BB. (2005). **The phylogenetic history and historical biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data.** *Mol Phylogenet Evol* **35**:85-101.

WEEKS A, ZAPATA F, PELL SK, DALY DC, MITCHELL JD, FINE PVA. (2014). **To move or to evolve: contrasting patterns of intercontinental connectivity and climatic niche evolution in “Terebinthaceae” (Anacardiaceae and Burseraceae).** *Front Genet* **5**:article 409.

WILLMER PG, NUTTMAN CV, RAINE NE, STONE GN, PATTRICK JG, HENSON K, STILLMAN P, MCILROY L, POTTS SG, KNUDSEN JT (2009) **Floral volatiles controlling ant behavior.** *Func Ecol* **23**:888-900.

YOUNGSTEADT E, NOJIMA S, HABERLEIN C, SCHULZ S, SCHAL C (2008) **Seed odor mediates an obligate ant–plant mutualism in Amazonian rainforests.** *PNAS* **105**:4571-4575.

ZAMITH LR, SCARANO FR (2004) **Produção de mudas de espécies das restingas do município do Rio de Janeiro, RJ, Brasil.** *Acta Bot Brasil* **18**:161-176.

ZAR, J.H. (2010): ***Biostatistical analysis***. 5 ed. Upper Saddle River: Prentice Hall.

