



Alometria de frutos alados e influência da frugivoria na capacidade de dispersão de frutos de *Stigmaphyllon* sp. (Malpighiaceae)

Tauana Junqueira da Cunha

RESUMO: A dispersão influencia a estruturação das populações vegetais e a redução da mortalidade denso-dependente. Características de propágulos alados, como peso, área e forma, afetam a capacidade de dispersão pelo vento. Além da dispersão primária, a dispersão horizontal é importante no deslocamento por longas distâncias. Testei as hipóteses de que a área cresce linearmente com a massa em frutos alados de *Stigmaphyllon* sp.; a carga alar (massa/área) tem relação negativa com o deslocamento; e a frugivoria em duas posições da ala prejudica diferentemente a capacidade de dispersão dos frutos. A área dos frutos teve relação positiva, porém não linear, com a massa. A carga alar não teve relação com o deslocamento horizontal. A frugivoria simulada não prejudicou a dispersão horizontal dos frutos. O tamanho da ala pode estar associado a colisões e enroscos no deslocamento horizontal, e outros mecanismos, além da anemocoria, podem estar associados à dispersão secundária de *Stigmaphyllon* sp.

PALAVRAS-CHAVE: anemocoria, carga alar, diplocoria, dispersão horizontal, sâmara

INTRODUÇÃO

A dispersão de frutos e sementes em relação à planta-mãe é um processo importante que permite a colonização de novos espaços, maior fluxo gênico entre populações e redução de efeitos denso-dependentes, como a competição entre o indivíduo parental e sua progênie e entre propágulos de mesma descendência (Janzen, 1970; Niklas, 1994; Bacles *et al.*, 2006). A dispersão de propágulos pode se dar sem a influência de nenhum vetor externo, mas também pode ser feita por animais, pela água ou pelo vento (Schulze *et al.*, 2005). O mecanismo de dispersão pelo vento, denominado anemocoria, pode levar sementes aladas a se estabelecer a aproximadamente 1,5 km do ponto de origem (Bacles *et al.*, 2006).

Para propágulos anemocóricos, a capacidade de dispersão entre sua posição no indivíduo adulto até o solo (dispersão primária) é determinada por interações complexas entre atributos do ambiente, da planta-mãe e do fruto. Os atributos que integram um modelo simples de previsão da capacidade de dispersão de propágulos alados são a velocidade média do vento horizontal, a altura da planta-mãe e a velocidade de queda do propágulo (Niklas, 1994). Quanto maior a velocidade do vento e a altura da planta e menor a velocidade de queda do propágulo, maior a distância alcançada a partir do ponto de liberação (Niklas, 1994). A velocidade de queda do propágulo está relacionada a características intrínsecas como a massa, área e forma. Uma maior massa aumenta a velocidade de queda do propágulo. Entretanto, a área e a forma como a massa se distribui pode conferir maior estabilidade

no ar, diminuir a velocidade de queda e propiciar um maior deslocamento do propágulo. Portanto, uma medida que tem sido considerada robusta como preditora da capacidade de dispersão de frutos e sementes é a carga alar, definida como a razão entre massa e área de superfície de propágulos anemocóricos (Augsburger, 1986).

A dispersão primária não é o único processo importante na dispersão de frutos e sementes. Depois de cair em um substrato qualquer, o propágulo ainda pode se deslocar horizontalmente por longas distâncias, impulsionado pelo vento ou por outros vetores. Essa é considerada a dispersão secundária (Forget *et al.*, 2005; Schurr *et al.*, 2005; Bacles *et al.*, 2006). Alguns fatores relacionados à dispersão primária, como a carga alar, continuam sendo importantes no movimento horizontal da dispersão secundária. Dado que a força que o vento aplica em um propágulo para impulsioná-lo é proporcional à sua área, e que o atrito é proporcional à massa do propágulo, espera-se que a área aumente proporcionalmente com a massa do fruto para que a capacidade de dispersão seja mantida. Além disso, outras variáveis ambientais como a presença de obstáculos e de fluxo turbulento também influenciam a dispersão horizontal. Nesse deslocamento, o formato do fruto ou semente pode ser crucial, pois modificações no formato podem prejudicar sua capacidade de dispersão (Burrows, 1986). Altos níveis de frugivoria modificam a massa, a área e o formato dos propágulos, afetando a dispersão primária de frutos alados (Vendrami *et al.*, 2012). Contudo, não se sabe como as diferentes deformações causadas

por frugívoros afetam o deslocamento horizontal dos frutos.

As sâmaras são frutos secos, indeiscentes, com uma semente e ovário expandido em forma de ala que propicia a dispersão pelo vento. A família Malpighiaceae apresenta várias espécies com sâmaras que utilizam o vento como vetor dispersor, como é o caso de *Stigmaphyllon* sp. (citado a partir daqui como *Stigmaphyllon*). Plantas adultas desta espécie são encontradas na restinga arbustiva, sendo em geral baixas. Dado que a altura da planta-mãe é importante para a dispersão primária de seus frutos, a dispersão horizontal pode estar exercendo um papel importante no afastamento dos frutos dessa espécie com relação à planta adulta. Investiguei como varia o crescimento dos frutos e como a frugivoria pode afetar a capacidade de dispersão de sâmaras de *Stigmaphyllon*. Minhas hipóteses são que (1) a área cresce linearmente com a massa dos frutos, mantendo a carga alar constante entre frutos de tamanhos diferentes; (2) a carga alar tem relação negativa com o deslocamento horizontal dos frutos pelo vento; e (3) a capacidade de dispersão horizontal é mais prejudicada por danos de frugivoria no ápice do que na base da ala dos frutos de *Stigmaphyllon*, visto que o ápice é o ponto de maior abertura da ala, o que deve conferir maior estabilidade no movimento.

MATERIAIS & MÉTODOS

Área de estudo e coleta

Stigmaphyllon é uma malpighiácea lenhosa encontrada na restinga arbustiva da Floresta Atlântica do litoral sul de São Paulo (Figura 1a) (Mamede *et al.*, 2004; Souza & Capellari Jr., 2004). Seus frutos são razoavelmente grandes quando comparados a outras espécies da família que também têm frutos do tipo sâmara (Vendrami *et al.*, 2012), o que dificulta sua rotação no ar (obs. pess.) e, consequentemente, a dispersão primária. Os indivíduos adultos foram encontrados nas praias do Arpoador e do Guarauzinho, na Estação Ecológica Juréia-Itatins, município de Peruíbe, São Paulo (24°38'S, 47°01'O), sobre rochas e na areia na borda da mata. Coletei todas as sâmaras não danificadas de cinco indivíduos de *Stigmaphyllon* na praia do Arpoador e de um indivíduo na praia do Guarauzinho. Ao todo, 77 frutos sem danos foram sorteados dos seis indivíduos para a análise de alometria, dos quais 30 foram utilizados para a simulação da frugivoria. Os frutos foram secados em forno por 10 min para simular o amadurecimento.

Análise de alometria

Pesei, fotografei e calculei a área da superfície de cada fruto com o programa ImageJ. Fiz uma regressão linear da área em função da massa dos frutos e utilizei o ângulo de inclinação da reta da regressão como estatística de interesse. Minha previsão era de que a área aumentaria com a massa dos frutos. Simulei o cenário nulo de ausência de relação entre as duas variáveis realizando 10.000 permutações sem reposição dos valores de área. Calculei a inclinação da reta em cada permutação. A probabilidade (p) da inclinação obtida em campo ser encontrada ao acaso foi calculada com a divisão do número de valores simulados que eram maiores ou iguais à estatística de interesse pelo total de permutações.

Para testar a linearidade da relação entre área e massa (isometria), avaliei se a inclinação da regressão do tipo II (Niklas, 1994) em escala logarítmica era estatisticamente próxima do valor 1. Simulei a distribuição da inclinação da reta de regressão com um *bootstrap* de 10.000 permutações e verifiquei se o intervalo de confiança incluía o valor 1.

Deslocamento horizontal e simulação da frugivoria

A carga alar de cada fruto foi obtida pela relação massa/área. Do conjunto de sâmaras medidas, selecionei uma subamostra de 30 frutos tomando frutos alternados a partir do fruto de maior carga alar. Para simular a dispersão horizontal, montei um corredor de 8 cm de largura e 1,5 m de comprimento (túnel de vento) com bancos de 27 cm de largura sobre uma mesa (Figura 1b). Cada fruto foi posicionado com seu maior eixo transversal ao comprimento do túnel e com a região da semente para a esquerda, deixando a borda mais flexível da ala voltada para a abertura do túnel. Submeti cada fruto a 3 s de um jato de vento de um secador de cabelo (abertura de 5,5 cm de diâmetro, potência de 1500 W) posicionado a 4 cm do fruto. O processo foi repetido três vezes por sâmara e a distância percorrida pelos frutos foi registrada para o cálculo da média das repetições de cada fruto. Para simular a frugivoria de modo a não alterar a proporção da carga alar entre os frutos, cortei 40% da área de cada sâmara que já havia passado pelo túnel de vento. Metade dos frutos foi cortada no ápice (condição A) e a outra metade foi cortada na base (condição B; Figura 1c). Para o fruto com a maior carga alar, sorteei qual dos dois tipos de corte seria feito. Alternei o tipo de corte nos frutos seguintes

seguindo a ordem decrescente de carga alar. Em seguida, os frutos foram novamente submetidos por três vezes ao túnel de vento. Minhas previsões eram de que frutos manipulados percorreriam um espaço menor do que frutos íntegros e de que danos no ápice da ala dos frutos seriam mais prejudiciais à capacidade de dispersão do que danos na base.

Foram feitas regressões lineares do espaço percorrido em função da carga alar para cada categoria de frugivoria. O efeito da carga alar como variável preditora da capacidade de dispersão das sâmaras foi medida pelo ângulo de inclinação das retas de regressão. Para cada categoria de frugivoria, realizei 10.000 permutações sem reposição dos valores de distância percorrida. Registre a inclinação da reta em cada permutação, para a obtenção de um cenário nulo de ausência de relação entre distância percorrida e carga alar. A probabilidade (p) da incli-

nação obtida ser encontrada ao acaso foi calculada com a divisão do número de valores simulados que eram menores ou iguais à estatística de interesse pelo total de permutações.

Para analisar o efeito das simulações de frugivoria sobre a capacidade de dispersão das sâmaras, fiz uma análise pareada utilizando como estatística de interesse a média das diferenças entre a distância percorrida por cada fruto antes e depois do corte. Para cada categoria de herbivoria, realizei 10.000 permutações sem reposição dos valores de distância percorrida por cada sâmara. Registre a média das diferenças em cada permutação para a obtenção de um cenário nulo de ausência de relação entre herbivoria e espaço percorrido. A probabilidade (p) da média das diferenças obtida ser encontrada ao acaso foi calculada com a divisão do número de valores simulados que eram maiores ou iguais à estatística de interesse pelo total de permutações.

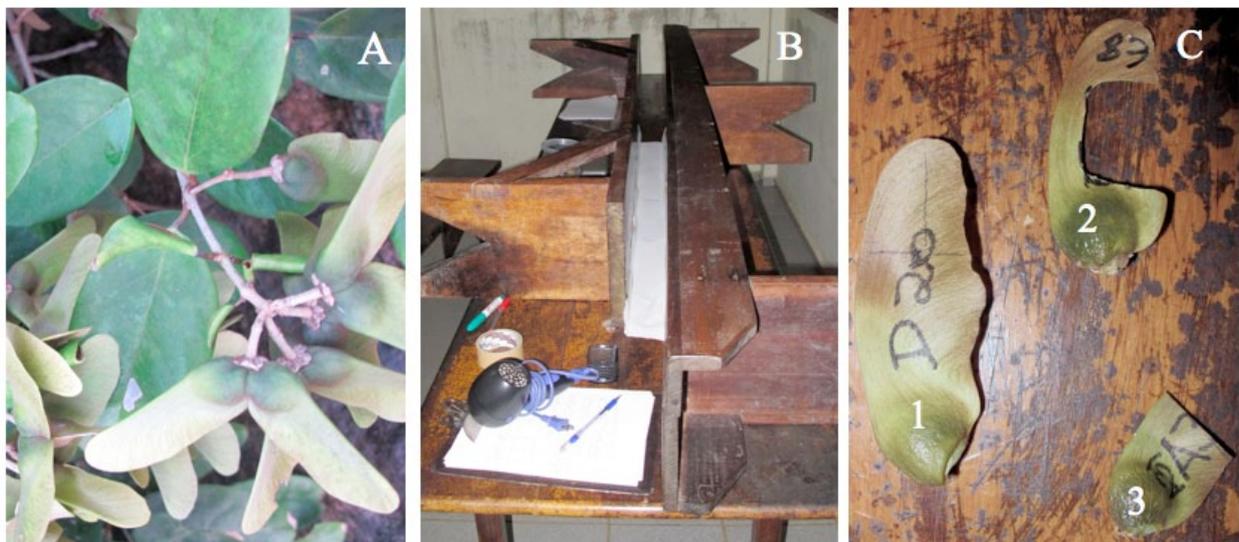


Figura 1. (a) Folhas e frutos de *Stigmaphyllon* sp.. (b) Túnel de vento. (c) Exemplo de frutos secos (1) sem danos, (2) cortados na base, e (3) cortados no ápice.

RESULTADOS

A área dos frutos variou de 5,29 a 14,60 cm², sendo que a média (\pm DP) foi de 10,04 \pm 2,13 cm². A massa dos frutos variou de 0,46 a 1,80 g com média 1,01 \pm 0,27 g.

Análise de alometria

Encontrei uma relação positiva entre a área e a massa dos frutos ($R^2 = 0,73$; $p < 0,0001$) (Figura 2). Para que a relação da regressão do tipo II em escala logarítmica fosse linear, era esperado que o intervalo de confiança incluísse o valor 1. Os valores observados, no entanto, foram de 0,813 para a inclinação e um intervalo de confiança de 0,736 a 0,906.

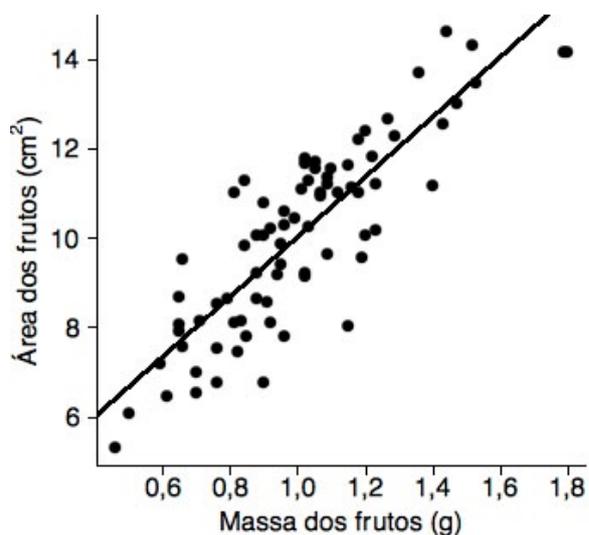


Figura 2. Relação entre a área e a massa dos frutos alados de *Stigmaphyllon* sp..

Deslocamento horizontal e simulação da frugivoria

Frutos inteiros percorreram, em média, $47,66 \pm 14,6$ cm, enquanto frutos com frugivoria A percorreram $59,47 \pm 19,84$ cm e frutos com frugivoria B percorreram $57,51 \pm 15,04$ cm. A distância percorrida pelos frutos no túnel de vento não apresentou relação com a carga alar em nenhuma categoria de frugivoria (sem danos: $R^2 = 0,056$; $p = 0,108$; frugivoria A: $R^2 = 0,055$; $p = 0,205$; frugivoria B: $R^2 = 0,028$; $p = 0,27$) (Figura 3).

Não houve efeito da simulação da frugivoria, avaliado pela média das diferenças entre a distância percorrida pelos frutos antes e depois do corte, no deslocamento horizontal dos frutos (sem danos x frugivoria A = $-10,19$; $p = 0,978$; sem danos x frugivoria B = $-11,48$; $p = 0,994$) (Figura 4). Entretanto, a distribuição dos valores simulados de cada comparação indica que os frutos consumidos podem ter um deslocamento horizontal estatisticamente maior do que frutos sem danos (sem danos x frugivoria A: $1-p = 0,022$; sem danos x frugivoria B: $1-p = 0,006$).

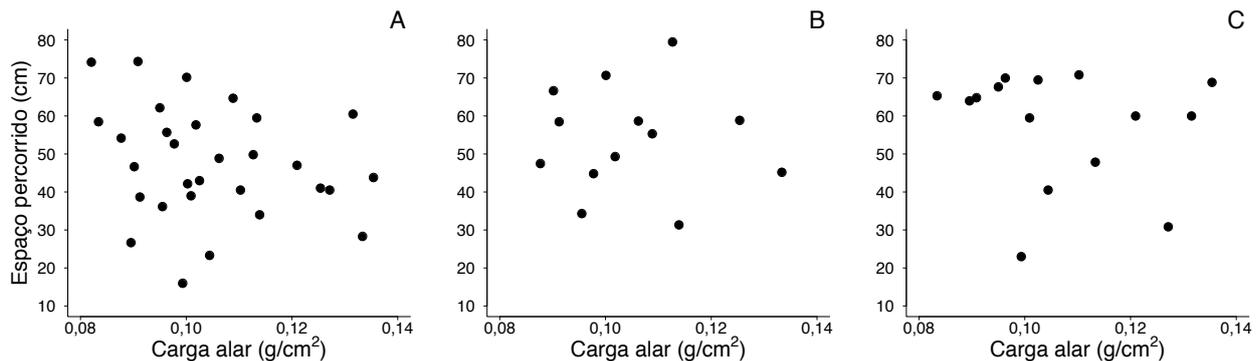


Figura 3. Relação entre a distância percorrida e a carga alar dos frutos de *Stigmaphyllon* sp. (a) sem danos, (b) com cortes no ápice e (c) com cortes na base.

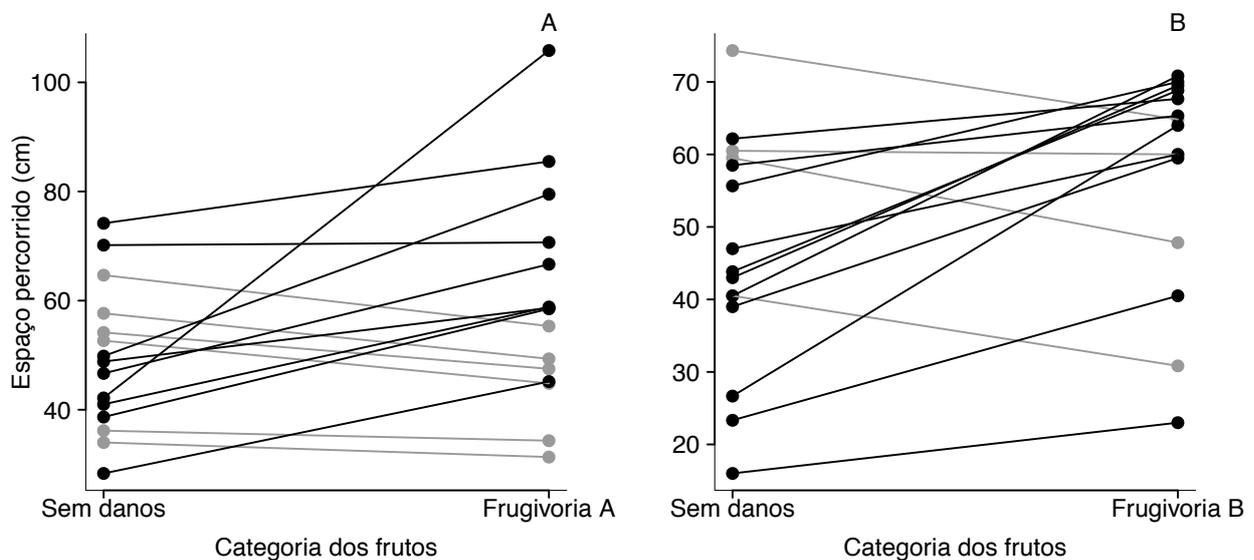


Figura 4. Distância percorrida pelos frutos alados de *Stigmaphyllon* sp. em um túnel de vento antes e depois da simulação da frugivoria. (a) Frutos cortados no ápice da ala (frugivoria A). (b) Frutos cortados na base da ala (frugivoria B). Linhas cinzas destacam frutos com maior distância percorrida antes do corte e linhas pretas destacam frutos com maior distância percorrida após o corte.

DISCUSSÃO

A hipótese de que existe uma relação linear positiva entre a área e o peso dos frutos de *Stigmaphyllon* foi rejeitada. Isso significa que, para frutos mais pesados, o investimento dos indivíduos adultos na produção de alas não acompanha o crescimento em massa. As hipóteses de que a carga

alar teria uma relação positiva com o deslocamento horizontal dos frutos, e de que a capacidade de dispersão horizontal é mais prejudicada por danos de frugivoria no ápice do que na base da ala dos frutos também foram rejeitadas. A carga alar parece não ser uma boa preditora de deslocamento horizontal, e é possível que a redução na ala causada pela frugivoria diminua a superfície de contato que gera

resistência no contato com obstáculos.

Análise da alometria

Uma relação linear entre área e massa dos frutos era esperada, dado que para que frutos de diferentes tamanhos possam ter o mesmo potencial de dispersão, a carga alar deve se manter constante. A linearidade entre área e massa já foi encontrada para sâmaras de uma espécie de Simaroubaceae (Delgado *et al.*, 2009). Entretanto, para um sólido geométrico, seu volume aumenta ao cubo enquanto a área da superfície aumenta ao quadrado. Encontrei uma relação próxima, porém não linear entre área e massa das sâmaras de *Stigmaphyllon*. Em comparações interespecíficas, o aumento da área em função da massa de frutos e sementes também é menor, indicando que espécies com frutos mais pesados investem menos na superfície do propágulo (Augspurger, 1986). O aumento da área não acompanhou o aumento em massa nos frutos de *Stigmaphyllon*. A consequência dessa relação é que o potencial de dispersão pelo vento para frutos pesados com menor área é reduzido quando comparado a frutos com maior área. Isso pode estar relacionado à restrições fisiológicas e pode acarretar demandas conflitantes de investimento por parte do adulto. Sementes mais pesadas têm maior potencial de estabelecimento (Delgado *et al.*, 2009), contudo, se a área não acompanha o aumento em massa, há uma redução na capacidade de dispersão.

Deslocamento horizontal e simulação da frugivoria

Apesar da ampla aceitação da carga alar como boa preditora da capacidade de dispersão de propágulos alados (Augspurger, 1986; Niklas, 1994), não houve relação entre carga alar e dispersão horizontal das sâmaras de *Stigmaphyllon*. Isso pode ser um indicador de que a carga alar é importante na dispersão vertical de estruturas aladas, porém não é eficiente em prever o movimento de arrasto horizontal. Considerando a amplitude de variações possíveis no potencial de dispersão de diferentes espécies, generalizações sobre a dispersão anemocórica em plantas tropicais são duvidosas (Augspurger, 1986). É provável que nas sâmaras razoavelmente grandes de *Stigmaphyllon*, a estrutura alada auxilie mais na dispersão primária, da planta ao substrato, do que na dispersão horizontal que acontece posteriormente. Dado que a dispersão anemocórica por longas distâncias é facilitada pela baixa densidade de obstáculos ao movimento de propágulos (Schurr *et al.*, 2005, 2009), a ala dos frutos deve se tornar uma restrição ao arrasto horizontal, aumentando

a superfície de contato e as chances de entrave com obstáculos do substrato.

A menor eficiência da estrutura alada na dispersão horizontal pode indicar que esses frutos estejam sujeitos a algum outro tipo de dispersão além da anemocoria. Apesar de poder ser novamente levantado pelo vento depois de ter caído da planta-mãe, alguns frutos alados apresentam outros tipos de dispersão secundária que podem ser mais eficientes em alguns casos (Vander Wall & Longlan, 2005). Esse tipo de dispersão secundária é conhecido como diplocoria, e uma das cinco síndromes de dispersão de sementes por diplocoria já identificadas é justamente a de dispersão por vento seguida de dispersão por animais armazenadores que auxiliam no transporte e estabelecimento de propágulos (Vander Wall & Longlan, 2005). Visto que as sâmaras de *Stigmaphyllon* são relativamente grandes para um fruto alado, a hipótese de que elas sejam também transportadas por pequenos mamíferos ou outros vetores na mata é plausível. Seria interessante investigar em conjunto a dispersão primária e secundária dos frutos, afim de entender o papel da estrutura alada para a dispersão anemocórica da espécie e a possibilidade da dispersão por diplocoria.

Ao contrário do que se esperava, nenhuma das duas categorias de corte no fruto, simulando a frugivoria, prejudicou a capacidade de dispersão horizontal dos frutos de *Stigmaphyllon*. Além disso, a distância percorrida pelos frutos nos quais a frugivoria foi simulada foi maior do que a distância percorrida pelos frutos íntegros. É possível que, para propágulos de alas grandes, a perda de parte da ala possa reduzir a superfície de contato e, conseqüentemente, conferir uma vantagem no deslocamento horizontal dos frutos. A hipótese inicial também previa que frutos manipulados com corte no ápice seriam mais prejudicados do que frutos com corte na base da ala. Ainda que a hipótese tenha sido rejeitada no deslocamento horizontal, essa expectativa se mantém para o deslocamento vertical dos frutos entre a planta-mãe e o solo. Isso porque um prejuízo na ala e principalmente no ápice, o ponto de maior abertura da ala e que deve conferir maior estabilidade no movimento, seria prejudicial para a rotação do fruto (Burrows, 1986). Para o deslocamento horizontal, ambos os cortes favoreceram o deslocamento dos frutos. Entretanto, acredito que a ausência de obstáculos no percurso do experimento tenha favorecido frutos com corte na base. Isso porque em situações reais de exposição a irregularidades do substrato, o formato de gancho gerado pelo corte na base deve aumentar a possibilidade de enrosco e, conseqüentemente,

de menor deslocamento. Experimentos que reproduzam condições de irregularidade do ambiente devem ser feitos para testar essa hipótese.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Dito pela ajuda na localização dos indivíduos de *Stigmaphyllon* sp. e à toda a equipe que cuidou do grupo durante esse mês. A todos os amigos de curso, Marina, Catalina, Maya, Juliana, Letícia, Hebert, Rafa, Kate, Chaves, Isa Rio, Maikon, Sara, Isa Isa, Carina, Marcos, Thayná, Tati, Cristiano e Jéssica, pela ajuda, pelas conversas e risadas, pelos momentos de desespero compartilhados, pelo entusiasmo na montagem do túnel de vento e pelos abraços. Aos integrantes e orientadores dos grupos dos quais participei pelos bons momentos de aprendizado, correria e risadas. Aos monitores Soly, Cris e Danilo pelas discussões, sorrisos e abraços. Ao meu Anjo pelos doces que muito me alegraram ao serem encontrados sobre a cama. Ao Paulo Inácio pelas muitas discussões e ajudas no R ao longo de todo o projeto. Ao Glauco, pela oportunidade de participar do curso, pelo incentivo e por me ensinar a contar uma boa história.

REFERÊNCIAS

- Augspurger, C.K. 1986. Morphology and dispersal potential of wind dispersed diaspores of neotropical trees. *American Journal of Botany*, 73:353-363.
- Bacles, C.; A. Lowe & R. Ennos. 2006. Effective seed dispersal across a fragmented landscape. *Science*, 311:628-628.
- Burrows, F.M. 1986. The aerial motion of seeds, fruits, spores and pollen, pp. 1-48. Em: *Seed dispersal* (D.R. Murray, ed.). Academic Press, San Diego.
- Delgado, J.A.; M.D. Jimenez; A. Gomez. 2009. Samara size versus dispersal and seedling establishment in *Ailanthus altissima* (Miller) Swingle. *Journal of Environmental Biology*, 30:183-186.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivories and the number of trees species in tropical forests. *American Naturalist*, 104:501-528.
- Mamede, M.C.H.; I. Cordeiro; L. Rossi; M.M.R.F. Melo & R.J. Oliveira. 2004. Mata Atlântica, pp. 115-132. Em: *Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna* (O.A.V. Marques & W. Duleba, eds.). Holos, Ribeirão Preto.
- Niklas, K.J. 1994. *Plant allometry. The scaling of form and process*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Schulze, E.D.; E. Beck & K. Müller-Hohenstein. 2005. *Plant ecology*. Springer, Heidelberg.
- Schurr, F.M.; W.J. Bond; G.F. Midgley & S.I. Higgins. 2005. A mechanistic model for secondary seed dispersal by wind and its experimental validation. *Journal of Ecology*, 93:1017-1028.
- Schurr, F.M.; O. Spiegel; O. Steinitz; A. Trakhtenbrot; A. Tsoar & R. Nathan. 2009. Long-distance seed dispersal, pp. 204-237. Em: *Fruit development and seed dispersal. Annual Plant Reviews* (L. Ostergaard, ed.). Wiley-Blackwell Publishing, Norwich.
- Souza, C.R.G. & L. Capellari Jr. 2004. A vegetação das dunas e restingas da Estação Ecológica Juréia-Itatins, pp. 103-114. Em: *Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna* (O.A.V. Marques & W. Duleba, eds.). Holos, Ribeirão Preto.
- Vander Wall, S.B.; P.M. Forget; J.E. Lambert & P.E. Hulme. 2005. Seed fate pathways: filling the gap between parent and offspring, pp. 1-8. Em: *Seed fate - predation, dispersal and seedling establishment* (Forget, P.M.; J.E. Lambert; P.E. Hulme & S.B. Vander Wall. CABI, Wallingford.
- Vander Wall, S.B. & W.S. Longland. 2005. Diplochory and the Evolution of Seed Dispersal, pp. 297-314. Em: *Seed fate - predation, dispersal and seedling establishment* (Forget, P.M.; J.E. Lambert; P.E. Hulme & S.B. Vander Wall. CABI, Wallingford.
- Vendrami, J.L.; C.S. Quirós; R.C. Consolmagno & T.J. Cunha. 2012. Altos níveis de frugivoria reduzem a capacidade de dispersão de frutos alados de Malpighiaceae sp. Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.