

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

JAQUELINE DOS SANTOS

**EFEITOS DA BAIXA DENSIDADE POPULACIONAL EM *Euterpe edulis* Mart.:
UMA PERSPECTIVA ECOLÓGICO-GENÉTICA DA DISPERSÃO DE PÓLEN E
SEMENTE**

CURITIBA

2016

JAQUELINE DOS SANTOS

**EFEITOS DA BAIXA DENSIDADE POPULACIONAL EM *Euterpe edulis* Mart.:
UMA PERSPECTIVA ECOLÓGICO-GENÉTICA DA DISPERSÃO DE PÓLEN E
SEMENTE**

Tese apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Doutora em Ecologia e Conservação, no curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Profª. Dra. Valéria C. Muschner
Co-orientadora: Profª. Dra. Isabela G. Varassin
Co-orientador: Prof. Dr. Otso Ovaskainen

CURITIBA

2016

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas

Santos, Jaqueline dos

Efeitos da baixa densidade populacional em *Euterpe edulis* Mart.: uma perspectiva ecológico-genética da dispersão de pólen e semente. / Jaqueline dos Santos. – Curitiba, 2016.

75 f.: il. ; 30cm.

Orientadora:, Valéria Cunha Muschner

Co-orientadora: Isabela Galarda Varassin

Co-orientador: Otso Ovaskainen

Tese (doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

1. Polinização. 2. Dispersão de Sementes. 3. Euterpe. I. Título II. Muschner, Valéria Cunha. III. Varassin, Isabela Galarda. IV. Ovaskainen, Otso. V. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD (20. ed.) 574.5



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
Setor CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
Programa de Pós Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO
Código CAPES: 40001016048P6

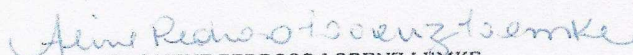
TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Tese de Doutorado de **JAQUELINE DOS SANTOS**, intitulada: "**Efeitos da baixa densidade populacional em *Euterpe edulis* Mart.: uma perspectiva ecológico-genética da dispersão de pólen e sementes.**", após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO.

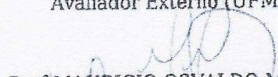
Curitiba, 26 de Agosto de 2016.

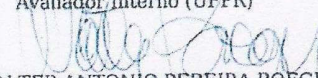


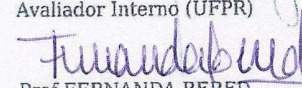
Prof VALÉRIA CUNHA MUSCHNER
Presidente da Banca Examinadora (UFPR)



Prof ALINE PEDROSO LORENZ LEMKE
Avaliador Externo (UFMS)


Prof MAURÍCIO OSVALDO MOURA
Avaliador Interno (UFPR)


Prof WALTER ANTONIO PEREIRA BOEGER
Avaliador Interno (UFPR)


Prof FERNANDA BERED
Avaliador Externo (UFRGS)

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus orientadores, Valéria, Isabela e Otso, por todo o conhecimento compartilhado, por me incentivarem e por toda a paciência que tiveram.

Agradeço aos meus colegas dos laboratórios de Ecologia Molecular Vegetal (LEMV) e de Ecologia Vegetal (LEV) pelo companheirismo e conhecimento compartilhado ao longo dessa caminhada acadêmica. Também sou grata a todo o corpo docente do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação – UFPR e aos integrantes do *Metapopulation Research Group Centre* (Universidade de Helsinki), pelos ensinamentos e discussões construtivas. Aos últimos também agradeço por toda a atenção e respeito durante os incríveis meses que vivi na Finlândia.

Agradeço ao Prof. Dr. Gabriel Augusto Rodrigo de Melo pela identificação dos visitantes florais; ao Felipe Leonardo Santos Shibuya e ao Tiago Machado-de-Souza pela identificação das aves frugívoras; ao Fernando Carvalho, Jaderson A. dos Santos, Nelson dos Santos, Vinícius Marcílio da Silva e à Viviane Mottin pelo suporte em campo; à Maria Augusta Poersch e Mateus Paulico pelo suporte em laboratório, aos membros da banca de defesa – Aline P. L. Lemke, Fernanda Bered, Maurício O. Moura e Walter A. P. Boeger – por toda contribuição para a conclusão desta tese.

Por fim, mas não menos importante, agradeço à minha família e amigos pelo apoio, compreensão e amor.

RESUMO

A composição e a frequência de visitantes florais e frugívoros são influenciadas pela densidade de plantas e pela disponibilidade de recursos. A dispersão de pólen e semente é um processo chave, que molda a dinâmica das populações de plantas e a manutenção da diversidade genética. A essência destes processos é o movimento dos propágulos a partir da localização do parental para o local de estabelecimento do propágulo. Atividades de forrageamento de polinizadores e frugívoros aliados às ferramentas genéticas, proporcionam a avaliação quantitativa destas relações mutualísticas em um ecossistema. Aliando estes conhecimentos é possível observar o papel da dispersão na composição de recursos ecológicos e evolutivos em populações de plantas. Considerando o declínio da densidade populacional e a modificação da estrutura espacial das populações de *Euterpe edulis* na Floresta Atlântica, conhecer a capacidade de dispersão da espécie é crucial para avaliar sua viabilidade ecológica e genética. Assim, avaliamos os efeitos da baixa densidade populacional em *E. edulis*, sob as perspectivas ecológica (Capítulo I) e genética (Capítulo II) a fim de verificar como estes processos têm atuado sob a condição de baixa densidade e quais os efeitos para a manutenção da variabilidade genética. No Capítulo I verificamos se a densidade e a disponibilidade de recursos afetam as interações mutualísticas entre *E. edulis* e os visitantes florais e os frugívoros. Encontramos uma relação positiva entre a frequência e a composição de visitantes florais e a densidade floral observada, indicando que o processo de polinização pode ser afetado negativamente pela baixa densidade populacional. No Capítulo II estimamos a capacidade de dispersão de *E. edulis*. Utilizamos um modelo hierárquico bayesiano para estimar o *kernel* de dispersão a partir de dados genéticos de plantas reprodutivas, juvenis e embriões. Descobrimos que, enquanto as sementes são dispersas no máximo algumas centenas de metros, o pólen é disperso até vários quilômetros. Provavelmente, a dispersão de pólen de longa distância é gerada principalmente por abelhas euglossine, enquanto que os principais vetores de dispersão para dispersão de sementes de curta distância são os sabiás. A dispersão de pólen a longa distância sugere um alto nível de fluxo gênico que deve permitir a manutenção da diversidade genética de *E. edulis*. Apesar disso, observamos uma baixa diversidade genética e alto nível de endogamia. Esta contradição pode ser explicada pelo fato de que a população estudada foi caracterizada como em baixa densidade e com distribuição espacial agregada, características que restringem o fluxo gênico realizado. Concluímos que se as ações de conservação forem bem-sucedidas para restaurar a densidade populacional da espécie, a recuperação de sua diversidade genética será facilitada pela sua alta capacidade de dispersão.

Palavras-chave: Polinização, dispersão de semente, disponibilidade de recursos, *kernel* de dispersão, fluxo gênico via pólen, dispersão de longa distância.

ABSTRACT

The composition and frequency of floral visitors and frugivorous are influenced by the plant density and the availability of resources. The dispersal of pollen and seed is a process that shapes the dynamics of plant populations and maintains genetic diversity. The essence of these processes is the movement of propagules from the location of the parent to the location of propagule establishment. Foraging activities of pollinators and frugivores allied to genetic tools, provide a quantitative evaluation of mutualistic interactions in an ecosystem. Combining these knowledges, it is possible to observe the role of dispersal on composition of ecological and evolutionary resources in plant populations. Considering the decline of population density and the modification of the spatial structure on *Euterpe edulis* populations in the Atlantic Forest, knowing the dispersal capacity of the species is crucial for its ecological and genetic evaluation. Thus, we evaluated the effects of low population density on *E. edulis*, under ecological (Chapter I) and genetic (Chapter II) perspectives, in order to verify how these processes have been working under the low-density condition and the effects to genetic variability. In Chapter I we verified if the density and resources availability affect mutualistic interactions between *E. edulis* and floral visitors and frugivorous. We found a positive relation between the frequency and composition of floral visitors and the floral density observed, indicating that the pollination process can be negatively affected by the low-density population. In Chapter II we estimated the dispersal capacity of *E. edulis*. We used a hierarchical Bayesian model to estimate the dispersal kernels from genetic data from reproductive plants, juveniles and embryos. We found that while seeds were dispersed at most a few hundred meters, pollen was dispersed up to several kilometres. Probably, the long-distance pollen dispersal is mainly generated by euglossine bees, whereas the main dispersal vectors for short-distance dispersal of seeds are thrushes. Despite this, we observed a low genetic diversity and a high signature of inbreeding, probably explained by the fact that the study population was characterized by low population density and an aggregated spatial distribution that restricts realized gene flow. We conclude that if conservation actions will be successful to restore the population density of the species, the recovery of its genetic diversity will be facilitated by its high dispersal capacity.

Key-words: Pollination, seed dispersal, resources availability, dispersal kernels, gene flow by pollen, long-distance dispersal.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figura 1. Rede de interações entre visitantes florais (vértices laranjas) e indivíduos focais (IFP – vértices verdes), de *E. edulis* na RNSM. As ligações entre os vértices (linhas cinzas) representam as interações observadas.

Figura 2. Relação da composição de visitantes florais dos IFP (Indivíduo Focal Polinização) dada pelo primeiro eixo da PCoA (Análise de Coordenadas Principais) com dados de disponibilidade de recurso (NR - número de ráquias e FA - flores em antese). As espécies com maiores *scores* (positivo e negativo) na PCoA da composição de visitantes estão apresentadas (ver legenda Figura 1).

Figura 3. Rede de interações entre frugívoros (vértices laranjas) e indivíduos focais (IFD – vértices verdes) de *E. edulis*. As ligações entre os vértices (linhas cinzas) representam as interações observadas.

CAPÍTULO II

Figure 1. The estimated dispersal kernels for seed (A) and pollen (B). The black lines show the posterior mean estimates, whereas the 20 grey lines show samples from the posterior distribution, and thus illustrate the amount of parameter uncertainty. The posterior mean (95% CI) for the median dispersal distance is 1000 (10–5000) meters for seeds and 3500 (900-8000) meters for pollen.

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

Tabela 1. Relação entre variáveis resposta e as variáveis preditoras, para os processos de polinização e dispersão de semente de *E. edulis*, na RNSM. Em negrito resultados significativos ($P \leq 0,05$).

CAPÍTULO II

Table 1. Characteristics of dispersal kernels. The probabilities by which a propagule can disperse at least 10, 100, 1000 or 10000 meters (0.00 – 1.00 = low – high probability, respectively). Given are posterior mean of the estimates within parenthesis (95% CI).

Table 2. Genetic diversity and inbreeding coefficients for stages of development of a population of *E. edulis* at RNSM. Values indicate the mean over all *loci* genotyped and their respective standard deviations.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	4
1.1	OBJETO DE ESTUDO – <i>Euterpe edulis</i> Mart.	8
1.2	JUSTIFICATIVA	12
1.3	OBJETIVO.....	12
1.3.1	Objetivo geral	12
1.3.2	Objetivos específicos e hipóteses	12
2	CAPÍTULO I	14
3	CAPÍTULO II.....	36
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	66
5	REFERÊNCIAS ¹	68

1 INTRODUÇÃO

A fragmentação de habitat e a superexploração, resultantes de ação antrópica promovem isolamento, alteram o tamanho, a forma e a densidade de populações de plantas (Gibbs 2001). Variações reprodutivas sob a condição de baixa densidade populacional podem acarretar consequências negativas em relação à produção de sementes e em nível de diversidade genética. (Ellstrand & Elam 1993; Frankham 1995; Tamaki *et al.* 2009; González-Varo *et al.* 2010).

Plantas polinizadas por animais, quando em populações reduzidas, possuem menor poder de atração do que em populações maiores. Menores taxas de visitação e menor quantidade de pólen depositado acarretam na redução da formação de frutos. A menor frequência de interações mutualísticas também aumentará as chances de endocruzamentos e, conseqüentemente, diminuirá a diversidade genética (Ågren 2008; Büttow 2012). A redução da diversidade genética pode gerar depressão endogâmica e reduzir a capacidade de geração de descendentes (*fitness*; Ågren 2008; Büttow 2012), e aumentar o risco de extinção da população sob estas condições (Kolb *et al.* 2010; Büttow 2012).

A baixa densidade populacional de plantas que possuem animais como vetores de reprodução, altera a quantidade, a qualidade e a distância do pólen a ser carregado de uma flor para a outra, o que por sua vez, afeta comunidades de polinizadores em sua composição, abundância e comportamento (Harris & Johnson 2004). Além da densidade, a distribuição espacial dos indivíduos na população também é um fator que pode afetar a distância da dispersão e o comportamento dos polinizadores que a promovem (Mitchell *et al.* 2009; Hennig & Ghazoul 2011).

A relação entre a densidade de plantas e a taxa de visitação de polinizadores é frequentemente positiva (Ghazoul 2005; Hegland & Boeke 2006; Dauber 2010), devido à maior atratividade gerada por áreas com maior densidade floral (Sih & Baltus 1987) e pela redução no custo energético para a atividade de forrageio (Hegland & Boeke 2006). Visitantes florais tendem a realizar voos na mesma planta e entre vizinhos próximos (Ohashi & Yahara 2001; Barret 2003), aumentando o número de flores visitadas e atraindo mais polinizadores (Ghazoul 2005). Contudo, relações negativas também já foram observadas para outras espécies de plantas (Brown *et al.* 2002; Janovský *et al.* 2013). Ambas as situações são possíveis, porque dependendo da densidade, da composição da comunidade de plantas e da disponibilidade floral, a assembleia de polinizadores pode variar, assim como o comportamento dos mesmos. Assim, pode haver variação na quantidade de flores visitadas por planta (Klinkhamer *et al.* 1989; Karron *et al.* 1995) e na frequência em que os polinizadores trocam de planta (Johnson *et al.* 2003; Hersch & Roy 2007).

Além da interferência no processo de polinização, a baixa densidade populacional interfere na dispersão de frutos, pois implica em menores chances de encontros interespecíficos, reduzindo o sucesso da dispersão (Meyers & Dorneles 2003). A dispersão de sementes é um mecanismo com ação direta sobre a dinâmica de populações de plantas, ou seja, apresenta consequências sobre a colonização de novos habitats, a estrutura espacial e a manutenção da diversidade genética (Schupp *et al.* 2002; Wang & Smith 2002; Trakhtenbrot *et al.* 2005; Bascompte & Jordano 2006; Moran & Clark 2011; Côrtes & Uriarte 2013). A fragmentação de habitat, o desflorestamento e a defaunação afetam diretamente esta dinâmica ao alterar a interação entre plantas e animais, o que implica

diretamente sobre conservação e regeneração de habitats naturais (da Silva & Tabarelli 2000; Galetti *et al.* 2006; Cordeiro *et al.* 2009; Côrtes & Uriarte 2013).

Estudos indicam relação positiva entre remoção de frutos e a disponibilidade de recurso representada pela agregação de plantas e recursos disponíveis, em pequena escala (Beck & Terborgh 2002; Carlos & Morales 2008; García *et al.* 2011; Morales *et al.* 2012). Apesar de frugívoros tenderem a forragear em locais com maior disponibilidade de recurso e onde não sejam necessários longos deslocamentos, estes comportamentos podem variar de acordo com a composição da comunidade de dispersores (Morales *et al.* 2012).

A observação do comportamento de forrageamento de dispersores e o rastreamento de seus movimentos subsequentes através de diferentes técnicas são utilizados como metodologias para verificar os eventos de dispersão de sementes (Jordano & Schupp 2000; Westcott & Graham 2000). Contudo, o rastreamento de movimento apresenta dificuldades de aplicação, pois um grande número de variáveis pode afetar o movimento do animal (Nathan & Muller-Landau 2000).

Como os agentes dispersores de sementes são variados, diferentes efeitos são esperados para a estrutura genética e demográfica das populações de plantas (Fragoso 1997; Wenny & Levey 1998; Hardesty *et al.* 2006). As sementes podem ser depositadas em maior densidade próximas ou sob a planta-mãe, e dispersas em menor densidade quanto mais distantes da fonte. Neste cenário, espera-se uma maior frequência no recrutamento de plântulas distantes da planta-mãe, pois estes indivíduos estariam expostos a um menor nível de competição (Janzen 1970; Connell 1971).

Uma das estratégias utilizadas para verificar a estrutura e variabilidade genética em populações de espécies ameaçadas de extinção é a utilização de marcadores microssatélites ou SSRs (*Simple Sequence Repeats*). Microssatélites são sequências curtas, de 2 a 5 pares de base (pb), repetidas em *tandem*. Para a obtenção destas sequências, é necessária a amplificação via PCR (*Polymerase Chain Reaction*), a partir de *primers* específicos (desenvolvidos a partir da espécie de estudo; 20 a 25 pb) que terão a função de flanquear as regiões microssatélites no DNA. Este tipo de marcador tem natureza codominante, o que significa que é possível identificar os alelos presentes em um *loco*, o qual frequentemente é multialélico (Freeland 2005). Graças à natureza codominante e à hipervariabilidade, além de possibilitar a verificação da estrutura e variabilidade genética em populações de plantas, este marcador permite distinguir entre indivíduos, definir sistemas reprodutivos e verificar a maternidade e paternidade entre os indivíduos amostrados (Ashley & Dow 1994; Faleiro 2007). A análise de parentesco é feita por exclusão com base na identificação dos doadores de pólen e fontes das sementes (Ashley 2010).

A identificação geográfica e genética dos doadores de pólen e das fontes de sementes permite a verificação da dimensão espacial da dispersão polínica e de sementes (Dow & Ashley 1998; García *et al.* 2007; García & Grivet 2011). Os marcadores moleculares SSR têm sido amplamente utilizados para este fim (Dow & Ashley 1996; Streiff *et al.* 1999; Godoy & Jordano 2001; Asuka *et al.* 2005; Bacles *et al.* 2006; Hardesty *et al.* 2006; Paireon *et al.* 2006; Selkoe & Toonen 2006; Ashley 2010; Moran & Clarck 2011).

Kernel de dispersão é uma função de densidade de probabilidade que descreve a distribuição da distância de dispersão em uma população (Nathan *et al.* 2012). O *kernel* de dispersão pode ser estimado através de métodos aplicados *in situ*, isto é, é estimado a partir

da trajetória de dispersores ou propágulos, e os dados para esta estimativa podem ser coletados através dos métodos como a coleta de sementes através de armadilhas, marcação/recaptura, rastreamento por rádio ou GPS, por exemplo (Nathan *et al.* 2012). Além destes métodos, observa-se o aumento do número de estudos relacionados à estimativa de *kernel* de dispersão com base em dados moleculares dos propágulos dispersos (Jordano *et al.* 2007; Robledo-Arnuncio & García 2007; Jones & Muller-Landau 2008).

Aliadas às ferramentas moleculares para a avaliação do *kernel* de dispersão, estimativas não-paramétricas têm sido aplicadas (Chesson & Lee 2005), utilizando-se o método Bayesiano, por exemplo (Hadfield *et al.* 2006; Jones & Muller-Landau 2008; Moran & Clark 2011). Na abordagem Bayesiana hierárquica, são estimados os parâmetros da distribuição posterior, considerando os níveis de incerteza referentes aos dados e permitindo a incorporação de informações de múltiplas fontes (Clark 2005). Sendo assim, é considerada uma análise robusta para a avaliação da capacidade de dispersão de um organismo (Moran & Clark 2011).

1.1 OBJETO DE ESTUDO – *Euterpe edulis* Mart.

Euterpe edulis pertence à subtribo Neotropical *Euterpeinae*, família *Arecaceae*. É popularmente conhecida como palmeira juçara, palmito, palmiteiro, jicara, icara, entre outros (Martins & Lima 1999; Calvi & Piña-Rodriguez 2005), se distribui no Brasil ao longo da Floresta Atlântica (FA), desde o sul da Bahia até o norte do Rio Grande do Sul (Cardoso & Bovi 1974; Reis *et al.* 2000a). Além do Brasil, ocorre também no leste do Paraguai e norte da Argentina (Klein 1974; Carvalho 1994). Ocorre principalmente em

áreas de Floresta Ombrófila Densa (FOD), entre o nível do mar e 1000 metros (m) de altitude (Reitz *et al.* 1988; Reis *et al.* 1996; Henderson 2000; Reis *et al.* 2000b).

Esta espécie possui flores dispostas em ráquulas, reunidas em tríades, com duas flores masculinas e uma feminina (Henderson *et al.* 1995; Henderson 2000; Mantovani & Morellato 2000). As flores masculinas oferecem néctar e pólen e as femininas, néctar (Reis *et al.* 2000a; Dorneles *et al.* 2013). Seus frutos pesam cerca de um grama (Reis *et al.* 1994), são drupáceos e quando maduros apresentam coloração púrpura. O mesocarpo carnoso é fino, unisseminado, com embrião lateral e albume abundante e homogêneo (Reitz 1974; Mantovani 1998). A espécie é considerada alógama, pois as inflorescências diclinas apresentam protandria acentuada. A antese das flores masculinas ocorre dois a quatro dias antes das flores femininas. Flores masculinas e femininas permanecem abertas por cerca de sete dias. (Cardoso *et al.* 2000; Mantovani & Morellato 2000).

A reprodução em *E. edulis* é promovida principalmente pela polinização entomófila (Cardoso *et al.* 2000). A abundante produção de néctar e pólen atrai vários visitantes florais, já registrados em *E. edulis*, pertencentes às ordens Diptera, Hymenoptera, Coleoptera e Lepidoptera (Reis *et al.* 2000a). Dentre estes, moscas (Diptera), abelhas (Hymenoptera: Apidae, Anthophoridae e Halictidae) e vespas (Hymenoptera: Vespidae) são considerados potenciais polinizadores (Mantovani & Morellato 2000; Dorneles 2010).

Um indivíduo de *E. edulis* pode produzir anualmente de 600 a 3000 frutos (Bovi *et al.* 1987; Matos & Watkinson 1998). Neste período as infrutescências levam de 165 a 270 dias para a maturação (Mantovani & Morellato 2000). Ao amadurecerem, os frutos são dispersos no solo da floresta. Sem o pericarpo carnoso, extraído pelos dispersores ou degradado no próprio solo, as sementes são expostas. Dependendo das condições climáticas

em que se encontram podem levar de três a seis meses para germinarem e levam em média de dez a 12 anos para chegar à fase adulta (fase reprodutiva; Rede Juçara 2013).

O longo período reprodutivo e a grande produção de frutos fazem com que esta espécie tenha forte interação com frugívoros da FA, uma vez que fornece grande quantidade de frutos em períodos de escassez (Peres 2000). O fruto desta palmeira serve de alimento para aves e mamíferos (roedores, marsupiais, primatas e morcegos), e estes podem atuar como dispersores de *E. edulis* (Reis & Kageyama 2000). Estes fatores corroboram para a forte relação entre a palmeira *E. edulis* e a fauna, caracterizando-a como uma espécie-chave da FA, pois sua ausência desencadeia o “efeito dominó”, ou seja, a consequente extinção de outras espécies que compõe a mesma teia alimentar (Galleti *et al.* 2003; Andrade 2011).

Além da importância ecológica, *E. edulis* possui notável importância econômica e social (Reis & Reis 2000), sendo a causa da superexploração desta espécie. Esta relevância está associada principalmente ao meristema apical da espécie, o palmito, sendo este considerado um dos principais produtos florestais não madeiráveis explorados em região de FOD na FA (Fatini *et al.* 2000; Meyers & Dornelles 2003). O palmito é muito apreciado no Brasil, Estados Unidos e Europa, e para atender a demanda, estimou-se para o ano 2000 a produção de 30.000 toneladas/ano, 85% dessa produção provinda do Brasil (Pereira 2000). O tempo de geração do palmito é longo. São necessários, em média, de oito a dez anos para formação do palmito (Rede Juçara 2013). Além disso, a espécie não é estolonífera, ou seja, não possui a capacidade de rebrotar. Estes fatores em conjunto com sucessivas e intensas extrações desde a década de 60 consumiram com o potencial de regeneração natural da

espécie, diminuindo a densidade populacional e comprometendo a viabilidade ecológica e econômica de *E. edulis* (Fatini *et al.* 2000).

Depois de um longo período de exploração desregulamentada, somente a partir da década de 1970, ainda que muito superficiais, surgiram as primeiras leis referentes à regularização da exploração do palmito. No Paraná, a legislação em vigor se trata da Resolução Conjunta IBAMA/SEMA PR (Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e Recursos Naturais/Secretaria Estadual do Meio Ambiente Paraná) nº 01/2002 (revoga a Resolução Conjunta SEMA/IBAMA nº01/94; Brasil 2002), que prevê a exploração da espécie sob Plano de Manejo Sustentável. Entretanto, o corte ilegal ainda é uma prática muito comum, pois o longo período de exploração irregular do palmito permitiu a consolidação das práticas de produção e comercialização clandestinas, mesmo sendo evidente que o manejo sustentável é lucrativo tanto do ponto de vista ecológico como do econômico (Galetti & Chivers 1995; Nodari & Guerra 1986; Odorizzi & Ribeiro 1998).

Populações remanescentes de *E. edulis* foram caracterizadas como em baixa densidade populacional quando comparadas à densidade populacional em áreas não exploradas (Marcos & Matos 2003; Raupp *et al.* 2009; Silva *et al.* 2009; Sessegolo *et al.* 2011; Melito *et al.* 2014). Além disso, a análise genética de populações de *E. edulis* através de marcadores SSR apresentam similar nível de heterozigosidade ($H_o \approx 0,70$, Gaiotto *et al.*, 2003, Seoane *et al.*, 2005, Conte *et al.* 2008) e apresentam de baixo a moderado coeficiente de endogamia ($F_{IS} = 0,024 - 0,338$, Gaiotto *et al.*, 2003, Seoane *et al.*, 2005, Conte *et al.* 2008). Assim, a espécie foi considerada extinta em grandes áreas que compõe sua distribuição original (Reitz 1974; Nodari & Guerra 1986; Fatini *et al.* 2000), e é nacionalmente declarada ameaçada de extinção (Brasil 2008).

1.2 JUSTIFICATIVA

Atividades de forrageamento de polinizadores e frugívoros aliados às ferramentas genéticas, proporcionam a avaliação quantitativa destas relações mutualísticas em um ecossistema. Aliando estes conhecimentos é possível observar o papel da dispersão na composição de recursos ecológicos e evolutivos em populações de plantas (Broquet & Petit 2009; García & Grivet 2011). Considerando o declínio da densidade populacional e a modificação da estrutura espacial das populações de *E. edulis* na FA, conhecer a capacidade de dispersão da espécie é crucial para avaliar sua viabilidade ecológica e genética.

1.3 OBJETIVO

1.3.1 Objetivo geral

Avaliar os efeitos da baixa densidade populacional em *E. edulis* sob as perspectivas ecológica (Capítulo I) e genética (Capítulo II), a fim de verificar como estes processos têm atuado sob a condição de baixa densidade e quais os efeitos para a manutenção da variabilidade genética. Sendo que, o efeito da baixa densidade foi avaliado em pequena escala, pelo conhecimento prévio de que a população avaliada se encontra sob esta condição, e não por comparação dos processos de dispersão entre populações com diferentes graus de densidade.

1.3.2 Objetivos específicos e hipóteses

CAPÍTULO I:

(1) Verificar se a condição de baixa densidade e conseqüente menor disponibilidade de recursos tem afetado as interações mutualísticas entre indivíduos da mesma população de *E. edulis* e os polinizadores e dispersores de sementes.

Hipótese: O isolamento de indivíduos de *E. edulis* e a baixa disponibilidade de recursos diminui a frequência e influencia a composição da assembleia de visitantes florais e frugívoros de *E. edulis*.

CAPÍTULO II:

(2) Estimar o *kernel* de dispersão do pólen e semente de *E. edulis*, considerando o declínio da densidade e a modificação da estrutura espacial da população de *E. edulis*.

(3) Avaliar o nível de diversidade genética dentro da população de *E. edulis*.

Hipóteses: Ambos os tipos de propágulos (pólen e semente) teriam distâncias de dispersão de curto alcance, porque os polinizadores e frugívoros vertebrados, predominantemente, relatados interagindo com *E. edulis* deslocam-se curtas distâncias. Além disso, as distâncias estimadas de dispersão de pólen e semente refletiria o nível de diversidade genética.

2 CAPÍTULO I

Efeitos da vizinhança sobre polinização e dispersão de semente em uma palmeira ameaçada

Jaqueline dos Santos^{a,b,c,*}, Isabela G. Varassin^{b,c}, Valéria C. Muschner^{a,c}

^a *Laboratório de Ecologia Molecular Vegetal, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Centro Politécnico, Universidade Federal do Paraná, Caixa Postal 19031, CEP: 81531-990, Curitiba, PR, Brazil*

^b *Laboratório de Ecologia Vegetal, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Centro Politécnico, Universidade Federal do Paraná, Caixa Postal 19031, CEP: 81531-990, Curitiba, PR, Brazil*

^c *Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Centro Politécnico, Universidade Federal do Paraná, Caixa Postal 19031, CEP: 81531-990, Curitiba, PR, Brazil*

Palavras-chave: *Euterpe edulis*, densidade coespecífica, disponibilidade de recursos, *Plebeia droryana*, Euglossini.

*Autor para correspondência. Laboratório de Ecologia Molecular Vegetal, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Centro Politécnico, Universidade Federal do Paraná, Caixa Postal 19031, CEP: 81531-990, Curitiba, PR, Brazil; E-mail: jqln.dos.santos@gmail.com.

Submissão à *Acta Oecologica*

Resumo

A frequência e a composição de visitantes florais e frugívoros são influenciadas pela densidade de plantas e pela disponibilidade de recursos. Nós avaliamos os efeitos da baixa densidade para verificar se a densidade e a disponibilidade de recursos afetam as interações mutualísticas entre indivíduos da mesma população de *E. edulis* e os polinizadores e os dispersores de sementes. Foram avaliados onze indivíduos a fim de testar se a densidade de plantas coespecíficas e heteroespecíficas, assim como a disponibilidade de recursos influenciam a frequência e composição de visitantes florais e frugívoros. As densidades coespecífica e heteroespecífica explicam 16% da variação na frequência de visitantes e a disponibilidade de recursos distribuído no espaço explica 15% desta variação. A disponibilidade de recursos, representada pelo número de ráquias e flores coespecíficas em antese, apresentou efeito sobre a composição de visitantes, explicando 27% e 47% da variação, respectivamente. Os himenópteros - *Polybia paulista*, *Oxytrigona tataira*, *A. mellifera*, *Trigona spinipes* e Euglossini indet. foram visitantes florais característicos de *E. edulis* com menor disponibilidade de recursos. Duas espécies de Diptera e duas de Hymenoptera foram características de *E. edulis* com maior disponibilidade de recursos. A densidade de plantas coespecíficas e heteroespecíficas e a disponibilidade de recursos não afetaram a frequência e a composição das espécies de frugívoros. A relação positiva encontrada entre a frequência e a composição de visitantes florais e a densidade floral observada indica que o processo de polinização pode ser afetado negativamente pela baixa densidade populacional.

1. Introdução

A fragmentação de habitat e a superexploração resultantes de ação antrópica promovem isolamento, alteram o tamanho, a forma e a densidade de populações de plantas (Gibbs, 2001). Sob estas condições, variações reprodutivas podem afetar negativamente a produção de sementes e a variabilidade genética (Ellstrand e Elam, 1993; Frankham, 1995; Tamaki et al, 2009; González-Varo et al., 2010).

A distância entre plantas é um dos fatores determinantes para as interações com os polinizadores e os dispersores de sementes (Ghazoul, 2005). A composição (Lázaro et al., 2009) e a frequência de visitantes florais (Jennersten e Nilsson, 1993; Hegland e Totland, 2005) são influenciadas pela densidade de plantas, tanto coespecífica como heteroespecífica, e pela disponibilidade de recursos (e.g. pólen, néctar; Lázaro et al., 2009; Lázaro e Totland, 2010; Nielsen et al., 2012; Janovský et al., 2013). Assim, alterações na densidade e na disponibilidade de recursos podem afetar negativamente o sucesso reprodutivo (Field et al., 2005). No mesmo sentido, a frequência e a composição de frugívoros são influenciadas pela variação local da densidade de plantas e da disponibilidade de frutos (Beck e Terborgh, 2002; Carlos e Morales, 2008; García et al., 2011; Morales et al., 2012). Desta maneira, a densidade de plantas e a quantidade de frutos são relevantes para a estruturação do processo de dispersão de sementes (Carlos e Morales, 2008).

A espécie de palmeira *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) encontra-se em condição de baixa densidade populacional em vários remanescentes da Floresta Atlântica (Marcos e Matos, 2003; Raupp et al., 2009; Silva et al., 2009; Sessegolo et al., 2011; Melito et al.,

2014) devido à sua superexploração em função do meristema apical – o palmito – altamente apreciável para consumo. Assim, a espécie encontra-se ameaçada de extinção no Brasil, sendo considerada extinta em várias áreas da sua distribuição original (Reitz, 1974; Nodari e Guerra, 1986; Fatini et al., 2000).

Euterpe edulis é monóica (Mantovani e Morellato, 2000). Possui flores dispostas em ráquias, reunidas em tríades, com duas flores masculinas e uma feminina (Henderson et al., 1995; Henderson, 2000; Mantovani e Morellato, 2000). As flores masculinas oferecem néctar e pólen e as femininas, néctar (Reis et al., 2000; Dorneles et al., 2013). Flores masculinas e femininas permanecem abertas por cerca de sete dias. A antese das flores masculinas ocorre de dois a quatro dias antes das flores femininas. Esta espécie é considerada alógama, pois as inflorescências diclinas apresentam protandria acentuada (Cardoso et al., 2000; Mantovani e Morellato, 2000). Os frutos pesam cerca de um grama (Reis et al., 1994), são drupáceos e quando maduros apresentam coloração púrpura. O mesocarpo carnoso é fino, unisseminado, com embrião lateral e albume abundante e homogêneo (Reitz, 1974).

Esta palmeira é polinizada por diversos grupos de insetos (Reis et al., 2000) e suas sementes são dispersas por vertebrados, principalmente, por aves frugívoras (Reis e Kageyama, 2000). É considerada espécie-chave para a Floresta Atlântica por causa da sua relevante relação com a fauna do bioma, ao oferecer recursos florais (pólen e néctar) e frutos em abundância, inclusive em épocas de escassez de recursos (Galetti e Aleixo, 1998).

Considerando as consequências da variação da densidade de plantas e da disponibilidade de recursos, em pequena escala, sobre as interações mutualísticas, nosso objetivo foi verificar se a condição de baixa densidade e conseqüente menor

disponibilidade de recursos afeta as interações mutualísticas entre indivíduos da mesma população de *E. edulis* e os polinizadores e dispersores de sementes. Esperávamos que o isolamento de indivíduos de *E. edulis* e a baixa disponibilidade de recursos diminuísse a frequência e influenciasse a composição da assembleia de visitantes florais e frugívoros de *E. edulis*.

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado na Reserva Natural Salto Morato (RNSM), localizada na porção sul da Floresta Atlântica (S25°10'56; W48°17'55"). Os indivíduos observados de *E. edulis* ocorrem em uma área de restauração florestal (início do processo de restauração há cerca de 20 anos), a qual sofreu alterações de origem antrópica. Esta área engloba diferentes estádios de sucessão ecológica e é adjacente a áreas compostas por floresta antiga (Guapyassú et al., 2011).

2.2. Levantamento de dados

No período de floração, entre outubro e dezembro de 2013, foram registrados através de observação direta os visitantes das flores femininas, a frequência dos mesmos e o contato com as estruturas reprodutivas (Dafni, 1992), totalizando 120 h de observação para onze indivíduos focais de *E. edulis* (IFP – Indivíduo Focal Polinização). Para identificar os visitantes florais em comum entre flores femininas e masculinas, isto é, os potenciais polinizadores de *E. edulis*, os visitantes de ambas as flores foram coletados com rede entomológica ao visitarem as inflorescências dos IFP e em indivíduos próximos a estes com

flores masculinas em antese. Um exemplar de cada espécie foi depositado na Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure – Universidade Federal do Paraná.

Para testar se a densidade de plantas coespecíficas e heteroespecíficas, assim como a disponibilidade de recursos influenciam a frequência e composição de visitantes florais para cada IFP, foram estabelecidas as seguintes variáveis preditoras de polinização: (i) a distância média dos três vizinhos mais próximos como medida de agregação coespecífica (ACp), representando densidade de plantas coespecíficas; (ii) a área basal total (ABp) de todas as plantas lenhosas com $DAP \geq 5$ cm, dentro de um raio de cinco metros a partir dos IFP, como medida de densidade de plantas heteroespecíficas, (iii) o número de ráquulas (NR) por inflorescência observada e (iv) presença/ausência de inflorescências com flores em antese (FA) nos indivíduos de *E. edulis* mais próximos, estas duas últimas como medida de disponibilidade de recurso para os visitantes florais.

No período de frutificação, entre maio e junho de 2014, foram registrados quais frugívoros forrageavam as infrutescências de *E. edulis*, o comportamento de forrageio e a frequência dos mesmos, através do método árvore-focal (Galetti et al., 2003) por observação direta, totalizando 75 h de observação para onze indivíduos focais de *E. edulis* (IFD – Indivíduo Focal Dispersão de Sementes). Assim como para os visitantes florais, testamos se a densidade de plantas coespecíficas e heteroespecíficas e a disponibilidade de recursos influenciaram a frequência e composição da assembleia de frugívoros. Para cada IFD foram estabelecidas as seguintes variáveis preditoras de dispersão: (i) a distância média dos três vizinhos mais próximos como medida de agregação coespecífica (ACd); (ii) a área basal total (ABd) de todas as plantas lenhosas com $DAP \geq 5$ cm, dentro de um raio de cinco metros a partir do IFD; (iii) número de frutos por infrutescência observada (NF) e (iv)

presença/ausência de infrutescência com frutos maduros nos três indivíduos de *E. edulis* mais próximos (FM), estas duas últimas como medida de disponibilidade de recurso para os frugívoros.

2.3. Análise de dados

Redes de interações em forma de grafos bipartidos foram construídas a fim de ilustrar as interações observadas entre os visitantes florais e os frugívoros e os respectivos indivíduos focais observados (IFP e IFD). A colinearidade entre as variáveis preditoras foi testada por Correlação de Pearson. Como não apresentaram colinearidade, todas foram utilizadas nas análises mencionadas a seguir. As variáveis preditoras ACp, ABp, NR foram transformadas em matrizes de distância euclidianas, FA em matriz de distância de Gower (Legendre e Legendre, 2003) e a variável resposta frequência de interações foi transformada em matriz de distância de Bray-Curtis (Legendre e Legendre, 2003). Para testar o efeito das variáveis preditoras em conjunto, (1) ACp+ABp, e (2) ACp+NR+FA, sobre a frequência de interações (variável resposta) foram realizadas regressões em matrizes de distância. Além disso, regressões lineares simples foram aplicadas para verificar o efeito entre as variáveis preditoras e os eixos de uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) aplicada na matriz de composição de visitantes florais, utilizando o índice de dissimilaridade de Jaccard (1 – similaridade de Jaccard; Gower, 1966). Nesta regressão entre eixo da PCoA e as variáveis preditoras, o número de presenças foi considerado para a variável preditora FA.

As variáveis preditoras ACd, ABd, NF foram transformadas em matrizes de distância euclidianas, FM em matriz de distância de Gower (Legendre e Legendre, 2003) e a variável

resposta frequência de interações foi transformada em matriz de distância euclidiana (Legendre e Legendre, 2003). Para testar o efeito das variáveis preditoras em conjunto, (1) ACd+ABd, e (2) ACd+NF+FM, sobre a frequência de interações (variável resposta) foram realizadas regressões em matrizes de distância. Regressões lineares simples também foram aplicadas para verificar o efeito entre as variáveis preditoras e os eixos de uma PCoA aplicada na matriz de composição de frugívoros, utilizando o índice de dissimilaridade de Gower (Legendre e Legendre, 2003). Nesta regressão entre eixo da PCoA e variáveis preditoras, o número de presenças foi considerado para a variável preditora FM. Todas as análises foram executadas através do programa R versão 3.0.3 (R Development Core Team, 2011), utilizando o pacote “vegan” (Oksanen, 2011).

3. Resultados

3.1. Polinização

Foram registradas nove espécies de Hymenoptera - *Apis mellifera* (Linnaeus, 1758), *Oxytrigona tataira* (Smith, 1863), *Plebeia droryana* (Friese, 1900), *Polybia paulista* (Ihering, 1896) e *Trigona spinipes* (Fabricius, 1793) - além de quatro espécies indeterminadas, sendo uma delas pertencente ao grupo Euglossini (Euglossini indet.); e duas espécies não identificadas de Diptera como visitantes das flores femininas. Para visitantes das flores masculinas, foram registradas nove espécies de Hymenoptera - *Agapostemon semimelleus* (Cockerell, 1900), *A. mellifera*, *Augochlora* sp., *Augochlora* sfr. *thusnelda* (Schrottky, 1909), *Augochloropsis* sp., *Neocorynura* aff. *Atromarginata* (Cockerell, 1901), *Partamona helleri* (Friese, 1900), *P. droryana*, e uma espécie indeterminada pertencente ao grupo Euglossini (Euglossini indet.). As espécies A.

mellifera, *P. droryana* e Euglossini indet. foram registradas em flores de ambos os sexos, consideradas assim, potenciais polinizadores de *E. edulis*. Os polinizadores *P. droryana*, Euglossini indet. e *A. mellifera* estão entre os cinco visitantes florais que apresentam os maiores números de interações com os indivíduos observados (447, 92 e 31 interações, respectivamente; Fig. 1).

Houve efeito da densidade de plantas e da disponibilidade de recursos sobre o processo de polinização ($P \leq 0,05$; Tabela 1). A ACp e a ABp afetaram em conjunto 16 % da variação na frequência de visitantes ($P \leq 0,05$, $\beta_{ACp} = -0,046 \pm 0,013$, $\beta_{ABp} = 0,050 \pm 0,389$; Tabela 1). A ACp e a disponibilidade de recurso (NR+FA) explicaram 15% da frequência de visitantes observada ($P \leq 0,05$; $\beta_{ACp} = -0,042 \pm 0,013$, $\beta_{NR} = 0,003 \pm 0,002$, $\beta_{FA} = -0,112 \pm 0,174$; Tabela 1).

O primeiro eixo da PCoA da composição de visitantes florais explicou 63% da variação dos dados. Os eixos retidos da PCoA foram aqueles selecionados pelo critério de *Broken-Stick*. Somente a disponibilidade de recursos florais, NR (27%, $P \leq 0,05$, $\hat{Y} = 1,423 + (-0,015)*NR$, $\beta = -0,015 \pm 0,007$; Tabela 1) e FA (47%, $P \leq 0,05$, $\hat{Y} = 0,768 + (-0,422)*FA$, $\beta = -0,422 \pm 0,135$; Tabela 1), apresentou relação com a composição de visitantes sumarizada no primeiro eixo da PCoA. *Polybia paulista*, *O. taitara*, *A. mellifera*, *T. spinipes* e Euglossini indet. foram visitantes florais característicos de IFP com menor disponibilidade de recurso (menores valores para NR e FA; Fig. 2). Duas espécies de Diptera e duas de Hymenoptera (indeterminadas) foram características dos IFP com maior disponibilidade de recurso (maiores valores para NR e FA; Fig. 2). A variável FA separou mais claramente a composição de visitantes florais (Fig. 2). O segundo eixo da PCoA não apresentou relação significativa com nenhuma das variáveis preditoras.

3.2. Dispersão de sementes

Foram registradas as espécies de aves, *Ramphastos vitellinus ariel* (Ramphastidae; Tucano do bico preto), *Turdus sp.* (Turdidae), *T. albicollis* (Turdidae; sabiá coleira) e *T. flavipes* (Turdidae; sabiá una), forrageando frutos de *E. edulis*. A ave frugívora *T. flavipes* apresentou o maior número de interações com os indivíduos observados (32 interações; Fig. 3).

A densidade de plantas coespecíficas e heteroespecíficas e a disponibilidade de recursos não afetaram a frequência e a composição das espécies de frugívoros na escala estudada. Não foi observada relação entre as variáveis preditoras e a frequência ($P > 0,05$; Tabela 1), e nem destas com o primeiro eixo da PCoA da composição de frugívoros, que explicou 40% da variação dos dados ($P > 0,05$; Tabela 1). O eixo retido da PCoA foi aquele selecionado pelo critério de *Broken-Stick*.

4. Discussão

A variação espacial da densidade coespecífica e da disponibilidade de recursos em *E. edulis* teve impacto sobre o processo de polinização, mas não sobre o processo de dispersão de sementes na pequena escala estudada. Especificamente, a densidade coespecífica e a disponibilidade de recursos florais afetaram a frequência de visitantes florais e a disponibilidade de recursos influenciou a composição da assembleia de visitantes florais. Nenhum efeito semelhante foi observado para as aves frugívoras, tanto em relação à densidade de plantas quanto à disponibilidade de recursos.

4.1. Polinização

A relação entre a densidade de plantas e a taxa de visitação é frequentemente positiva (Ghazoul, 2005; Hegland e Boeke, 2006; Dauber et al., 2010), devido à maior atratividade gerada por áreas com maior densidade floral (Sih e Baltus, 1987) e pela redução no custo energético para a atividade de forrageio (Hegland e Boeke, 2006). Visitantes florais tendem a realizar voos entre as flores da mesma planta e entre vizinhos próximos (Ohashi e Yahara, 2001; Barret, 2003), aumentando o número de flores visitadas e atraindo mais polinizadores (Ghazoul, 2005). Contudo, relações negativas também já foram observadas para outras espécies de plantas (Brown et al., 2002; Janovský et al., 2013). Estas duas possibilidades existem porque, dependendo da densidade, da composição da comunidade de plantas e da disponibilidade floral, a assembleia de polinizadores pode variar, assim como o comportamento dos mesmos. Isto é, pode haver variação na quantidade de flores visitadas por planta (Klinkhamer et al., 1989; Karron et al., 1995) e na frequência em que os polinizadores trocam de planta (Johnson *et al.*, 2003; Hersch e Roy, 2007). Nesse caso, a assembleia de visitantes florais de *E. edulis* aumenta o processo de forrageio em áreas mais densas e conseqüentemente, com maior disponibilidade de recursos, uma vez que, observamos que as densidades coespecífica e heteroespecífica explicaram 16% da variação da frequência de visitantes observada e a disponibilidade de recursos florais distribuída no espaço explicou 15% (Tabela 1).

Nosso estudo indica que a disponibilidade floral coespecífica é um importante fator relacionado à variação da composição da assembleia (Fig. 2; Tabela 1), assim como observado por Seifan et al. (2014) para *Centaurea cyanus* (Asteraceae). Por outro lado, a composição de visitantes florais de *E. edulis* não foi influenciada pelas densidades

coespecífica e heteroespecífica, diferentemente do observado para outros estudos (Lázaro et al., 2009; Nielsen et al., 2012; Janovský et al., 2013).

O fato das espécies com os maiores números de interações (não incluindo *P. droryana*) *P. paulista*, *O. taitara*, *A. mellifera*, *T. spinipes* e Euglossini indet. possuírem maior relação com os indivíduos com menor disponibilidade de recursos, ao contrário das espécies de Hymenoptera e Diptera (indeterminadas), com menos interações, pode ser decorrente do nível de especialização dos visitantes florais). É possível que *P. paulista*, *O. taitara*, *A. mellifera*, *T. spinipes* e Euglossini indet. sejam polinizadores especializados nos recursos oferecidos por *E. edulis*, sendo frequentes mesmo em baixa disponibilidade de recursos, ao passo que as espécies de Hymenoptera e Diptera se comportem como oportunistas, utilizando os recursos disponíveis somente quando abundante (Janovský et al., 2013).

4.2. Dispersão de sementes

A ausência de relação da frequência e da composição de frugívoros com as densidades coespecífica e heteroespecífica e a disponibilidade de recursos de *E. edulis*, na RNSM, pode ser devido à composição da assembleia de dispersores de sementes e seus respectivos comportamentos. Isto porque apesar de frugívoros tenderem a forragear em locais com maior disponibilidade de recurso e onde não sejam necessários longos deslocamentos, estes comportamentos podem variar de acordo com as espécies de dispersores que compõem a comunidade (Morales et al., 2012). Basicamente, a assembleia de dispersores foi composta pelo gênero *Turdus*, sendo que *T. flavipes* é responsável por 66% das interações registradas (Fig. 3). De fato, *T. flavipes* e *T. albicollis* estão entre as espécies mais frequentemente avistadas visitando as infrutescências de *E. edulis* (Galetti et

al., 1999; Fadini et al., 2009) e possuem morfologia e comportamento similares (Stotz et al., 1996; Sick, 1997). No entanto, estas espécies possuem dietas diferenciadas (Silva et al., 2002). A frequência de *T. flavipes* apresenta relação com a disponibilidade de frutos de *E. edulis*, já *T. albicollis* não apresenta a mesma relação por possuir uma dieta mais diversa (além de frutos, artrópodes; Castro et al., 2012). A predominância de *T. flavipes* (Figura 3), e sua relação específica com *E. edulis*, podem representar fatores para a inexistência de relação com as variáveis preditoras avaliadas. Outra possível explicação para ausência de relação entre a frequência e a composição das aves frugívoras e a disponibilidade dos recursos, é referente às variáveis não mensuradas. A distribuição e o movimento de aves podem estar mais relacionados com variáveis como requerimentos de nidificação e efeitos de fragmentação, do que com a disponibilidade de recurso distribuída no espaço (Githiru et al., 2005).

5. Conclusões

A relação positiva encontrada entre a frequência e composição de visitantes florais e a densidade floral observada indica que o processo de polinização pode estar sendo afetado negativamente, principalmente, pela baixa densidade coespecífica. Uma avaliação da distância de dispersão de pólen através de dados moleculares e a avaliação da diversidade genética da população de *E. edulis*, na RNSM, pode responder se a polinização de *E. edulis* está sendo comprometida pela baixa densidade da espécie (ver Capítulo II).

Contribuições

J. S. desenvolveu a pesquisa; J.S. e I.G.V. analisaram os dados e delinearam a pesquisa; todos os autores discutiram os resultados e escreveram o manuscrito.

Agradecimentos

Nós agradecemos ao Prof. Dr. Gabriel Augusto Rodrigo de Melo pela identificação dos visitantes florais, ao Felipe Leonardo Santos Shibuya e ao Tiago Machado-de-Souza pela identificação das aves frugívoras, e ao Fernando Carvalho, Nelson dos Santos e à Viviane Mottin pelo suporte em campo. Este projeto foi financiado pela Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza (Termo de Parceria nº 0164_2012_PR). J. Santos agradece à Fundação Araucária/CAPES (Bolsa Convênio 24/2013).

Referências

- Barrett, S.C.H., 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 358, 991–1004. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1301>
- Beck, H., Terborgh, J., 2002. Groves versus isolates: how spatial aggregation of *Astrocaryum murumuru* palms affects seed removal. *Journal of Tropical Ecology* 18, 275–288. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467402002183>
- Brown, B.J., Mitchell, R.J., Graham, S.A., 2002. Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology* 83, 2328–2336. DOI:
- Cardoso, S.R.S., Eloy, N.B., Provan, J., Cardoso, M.A., Ferreira, P.C.G., 2000. Genetic differentiation of *Euterpe edulis* Mart. populations estimated by AFLP analysis. *Molecular Ecology* 9, 1753–1760. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.01056.x>
- Carlos, T.A., Morales, J.M., 2008. Inequalities in fruit-removal and seed dispersal: consequences of bird behaviour, neighbourhood density and landscape aggregation. *Journal of Ecology* 96, 609–618. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01379.x>
- Castro, E.R., Côrtes, M.C., Navarro, L., Galetti, M., Morellato, L.P.C., 2012. Temporal variation in the abundance of two species of thrushes in relation to fruiting phenology in the Atlantic rainforest. *Emu* 112, 137–148. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/MU11023>
- Dafni, A., 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. New York: Oxford University Press.
- Dauber, J., Biesmeijer, J.C., Gabriel, D., *et al.*, 2010. Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild plants: a pan-European approach. *Journal of Ecology* 98, 188–196. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01590.x>

Dorneles, L.L., Zillikens, A., Steiner, J., Padilha, M.T.S., 2013. Biologia da polinização de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) e associação com abelhas sociais (Apidae: Apini) em sistema agroflorestal na Ilha de Santa Catarina. *Iheringia* 68, 47–57.

Ellstrand, N.C., Elam, D.R., 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology & Systematics* 24: 217–242. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001245>

Fadini, R.F., Fleury, M., Donatti, C.I., Galetti, M., 2009. Effects of frugivore impoverishment and seed predators on the recruitment of a keystone palm. *Acta Oecologica* 35, 188–196. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2008.10.001>

Fantini, A.C., Guries, R., Ribeiro, R.J., 2000. Produção de palmito (*Euterpe edulis* Martius - Arecaceae) na Floresta Ombrófila Densa: potenciais, problema e possíveis soluções. In: Reis MS e Reis A. *Euterpe edulis* Martius (Palmito) Biologia, Conservação e Manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p. 256–280.

Field, D.L., Ayre, D.J., Whelan, R.J., 2005. The effect of local plant density on pollinator behavior and the breeding system of *Persoonia bargoensis* (Proteaceae). *Int. J. Plant Sci.* 166, 969–977. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.0800260>

Frankham, R., 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetical Research* 66, 95–107. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0016672308009695>

Galetti, M., Aleixo, A., 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35, 286–293. DOI: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00294.x>

Galetti, M., Pizo, M.A., Morellato, P.C., 2003. Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. In: Cullen LJ, Rudran R, Pádua CV. (orgs.) *Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre*. Curitiba: Editora UFPR, p. 395–423.

Galetti, M., Zipparro, V., Morellato, L.P.C., 1999. Fruit phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic forest of Brazil. *Ecotropica* 5, 115–122.

García, D., Zamora, R., Amico, C., 2011. The spatial scale of plant–animal interactions: effects of resource availability and habitat structure. *Ecological Monographs* 81 103–121. DOI: <https://doi.org/10.1890/10-0470.1>

Ghazoul, J., 2005. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biological Reviews* 80: 413–443. DOI: <https://doi.org/10.1017/S1464793105006731>

Gibbs, J.P., 2001. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biological Conservation* 100, 15–20. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00203-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00203-2)

Githiru, M., Bennun, L.A., Lens, L., Ogot, C.P.K.O., 2005. Spatial and temporal variation in fruit and fruit-eating birds in the Taita Hills, south-east Kenya, Ostrich. *Journal of African Ornithology* 76, 37–44. DOI: <http://dx.doi.org/10.2989/00306520509485471>

- González-Varo, J.P., Albaladejo, R.G., Aparicio, A., Arroyo, J., 2010. Linking genetic diversity, mating patterns and progeny performance in fragmented populations of a Mediterranean shrub. *Journal of Applied Ecology* 47, 1242–1252. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01879.x>
- Gower, J.C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53, 325–338. DOI: <https://doi.org/10.1093/biomet/53.3-4.325>
- Guapyassú, M., Gatti, G.A., Ferreira, E.A., *et al.*, 2011. Plano de Manejo da Reserva Natural Salto Morato, Guaraqueçaba, PR - Volume 1. Curitiba-PR.
- Hegland, S.J., Boeke, L., 2006. Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology* 31, 532–538. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00812.x>
- Hegland, S.J., Totland, O., 2005. Relationships between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland. *Oecologia* 145 586–594. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0165-6>
- Henderson, A., 2000. The Genus *Euterpe* in Brazil. In: Reis MS e Reis A. *Euterpe edulis* Martius (Palmeiteiro) Biologia, Conservação e Manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p. 1–22.
- Henderson, A., Galeano, G., Bernae, R., 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Hersch, E.I., Roy, B.A., 2007. Context-dependent pollinator behavior: an explanation for patterns of hybridization among three species of indian paintbrush. *Evolution* 61, 111–124. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00009.x>
- Janovský, Z., Mikát, M., Hadrava, J., *et al.*, 2013. Conspecific and Heterospecific Plant Densities at Small Scale Can Drive Plant-Pollinator Interactions. *Plos One* 8, 1–11. DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0077361>
- Jennersten, O., Nilsson, S.G., 1993. Insect flower visitation frequency and seed production in relation to patch size of *Viscaria vulgaris* (Caryophyllaceae). *Oikos* 68, 283–292.
- Johnson, S.D., Peter, C.I., Nilsson, L.A., Ågren, J., 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology* 84, 2919–2927. DOI: <https://doi.org/10.1890/02-0471>
- Karron, J.D., Thumser, N.N., Tucker, R., Hesnauer, A.J., 1995. The influence of population density on outcrossing rates in *Mimulus ringens*. *Heredity* 75, 175–180. DOI: <https://doi.org/10.1038/hdy.1995.121>
- Klinkhamer, P.G.L., de Jon, T.J., de Bruyn, G.J., 1989. Plant size and pollinator visitation in *Cynoglossum officinale*. *Oikos* 54, 201–204.

- Lázaro, A., e Totland, O., 2010. Population dependence in the interactions with neighbors for pollination: A field experiment with *Taraxacum officinale*. *American Journal of Botany* 97, 760–769. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.0900263>
- Lázaro, A., Lundgren, R., Totland, O., 2009. Co-flowering neighbors influence the diversity and identity of pollinator groups visiting plant species. *Oikos* 118, 691–702. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17168.x>
- Legendre, P., Legendre, L., 2003. *Numerical Ecology*. Elsevier Science: Netherlands: Amsterdam.
- Mantovani, A., Morellato, P., 2000. Fenologia da floração, frutificação, mudança foliar e aspectos da biologia floral do palmeiro. In: Reis MS e Reis A. *Euterpe edulis* Martius (Palmeiro) Biologia, Conservação e Manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p. 23–38.
- Marcos, C.S., Matos, D.M.S., 2003. Estrutura de populações de palmeiro (*Euterpe edulis* Mart.) em áreas com diferentes graus de impactação na floresta da Tijuca, RJ. *Floresta e Ambiente* 10, 27–37.
- Melito, M.O., Faria, J.C., Amorim, A.M., Cazetta, E., 2014. Demographic structure of a threatened palm (*Euterpe edulis* Mart.) in a fragmented landscape of Atlantic Forest in northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28, 249–258. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062014000200011>
- Morales, J.M., Rivarola, M.D., Amico, G., Carlo, T.A., 2012. Neighborhood effects on seed dispersal by frugivores: testing theory with a mistletoe–marsupial system in Patagonia. *Ecology* 93, 741–748. DOI: <https://doi.org/10.1890/11-0935.1>
- Nielsen, A., Dauber, J., Kunin, W., *et al.*, 2012. Pollinator community responses to the spatial population structure of wild plants: A pan-European approach. *Basic and Applied Ecology* 13, 489–499. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2012.08.008>
- Nodari, R.O., Guerra, M.P., 1986. O palmeiro do sul do Brasil: situação e perspectivas. *Useful palms of Tropical America* 2, 9–10.
- Ohashi, K., Yahara, T., 2001. Behavioral responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits. In: Chittka L, Thomson JD. (eds.) *Cognitive ecology of pollination*. New York: Cambridge University Press.
- Oksanen, J., 2011. *Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial*. R package version 1.17-7.
- R Development Core Team, 2011. *R: a language and environment for statistical computing*. In: R Foundation for Statistical Computing Vienna.
- Raupp, S.V., Brack, P., Leite, S.L.C., 2009. Aspectos demográficos de palmeiro (*Euterpe edulis* Mart.) em uma área da Floresta Atlântica de Encosta, em Maquiné, Rio Grande do Sul. *Iheringia* 64, 57–61.

- Reis, A., Kageyama, P.Y., 2000. Dispersão de Sementes de *Euterpe edulis* Martius Palmae, p. 60-92. In: Reis MS e Reis A. *Euterpe edulis* Martius (Palmiteiro) Biologia, Conservação e Manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p. 60–92.
- Reis, A., Reis, M.S., Fantini, A.C., Sgrott, E.Z., 1994. Curso: Manejo de Rendimento Sustentado de *Euterpe edulis*. Apostila curso (15 a 17 de fevereiro), Registro, p. 59.
- Reis, M.S., Fantini, A.C., Nodari, R.O., Reis, A., Guerra, M.P., Mantovani, A., 2000. Management and Conservation of Natural Populations in Atlantic Rain Forest: The Case Study of Palm Heart (*Euterpe edulis* Martius). *Biotropica* 32, 894–902. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00627.x>
- Reitz, R., 1974. Palmeiras. (Flora Ilustrada Catarinense-Palm). Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p. 189.
- Reitz, R., Klein, R.M., Reis, A., 1988. Projeto Madeira do Rio Grande do Sul. Porto Alegre: Secretaria da Agricultura e Abastecimento do Estado do Rio Grande do Sul, p. 525.
- Seifan, M., Hoch, E-M., Hanoteaux, S., Tielbörger, K., 2014. The outcome of shared pollination services is affected by the density and spatial pattern of an attractive neighbor. *Journal of Ecology* 102, 953–962. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.12256>
- Sessegolo, G.C., Moraes, E.N., Schmidlin, P.H., 2011. Levantamento de estrutura populacional de *Euterpe edulis* – Reserva Natural Salto Morato. *Ecosistema Consultoria Ambiental*.
- Sick, H., 1997. *Ornitologia Brasileira*. Nova Fronteira Press: Rio de Janeiro, RJ, Brazil.
- Sih, A., Baltus, M-S., 1987. Patch size, pollinator behavior and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68, 1679–1690. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/1939860>
- Silva, M.G.C.P.C., Martini, A.M.Z., Araújo, Q.R., 2009. Estrutura populacional de *Euterpe edulis* Mart. no Sul da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32, 393–403. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042009000200017>.
- Silva, W.R., De Marco, P., Hasui, E., Gomes, V.S.M., 2002. Patterns of fruit-frugivores interactions in two Atlantic forest bird communities of south-eastern Brazil: implications for conservation. In: Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M. (eds.) *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing: Wallingford, UK. pp. 423–435.
- Stotz, D.F., Fitzpatrick, J.W., Parker, T.A., Moskovits, D.K., 1996. *Neotropical Birds: Ecology and Conservation*. University of Chicago Press: Chicago, IL.
- Tamaki, I., Ishida, K., Setsuko, S., Tomaru, N., 2009. Interpopulation variation in mating system and late-stage inbreeding depression in *Magnolia stellata*. *Molecular Ecology* 18, 2365–2374. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04195.x>

Figuras

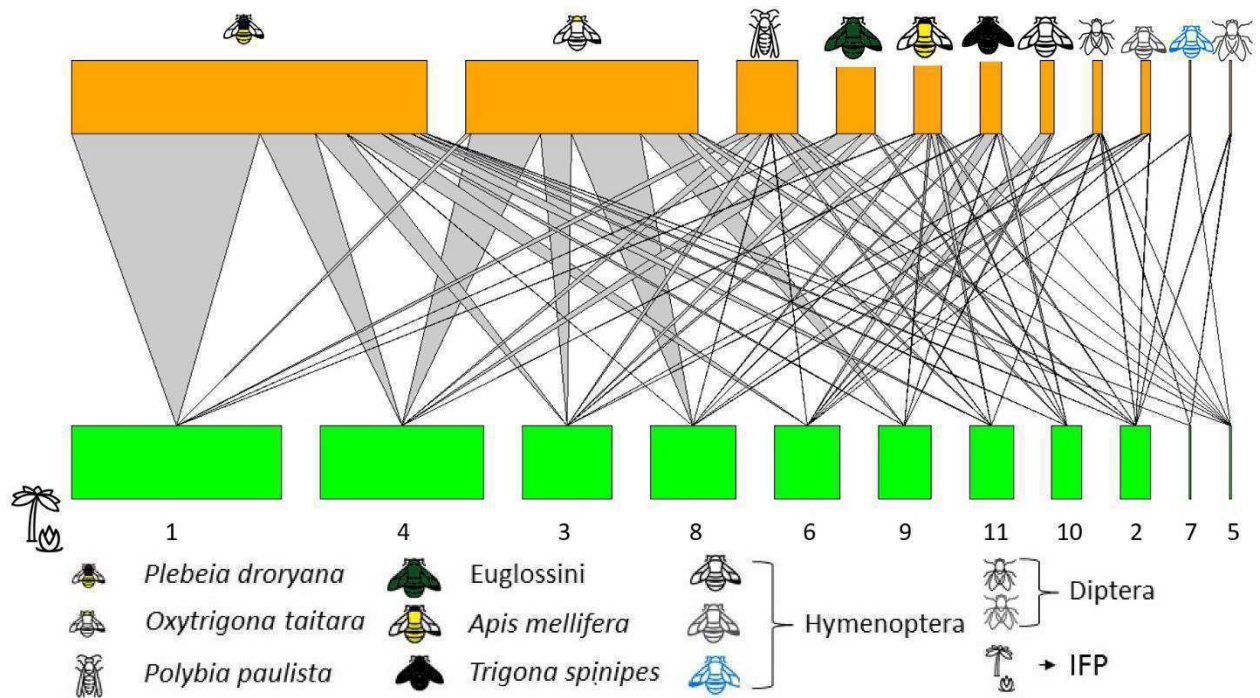


Fig. 1. Rede de interações entre visitantes florais (vértices laranjas) e indivíduos focais (IFP – vértices verdes), de *E. edulis* na RNSM. As ligações entre os vértices (linhas cinzas) representam as interações observadas.

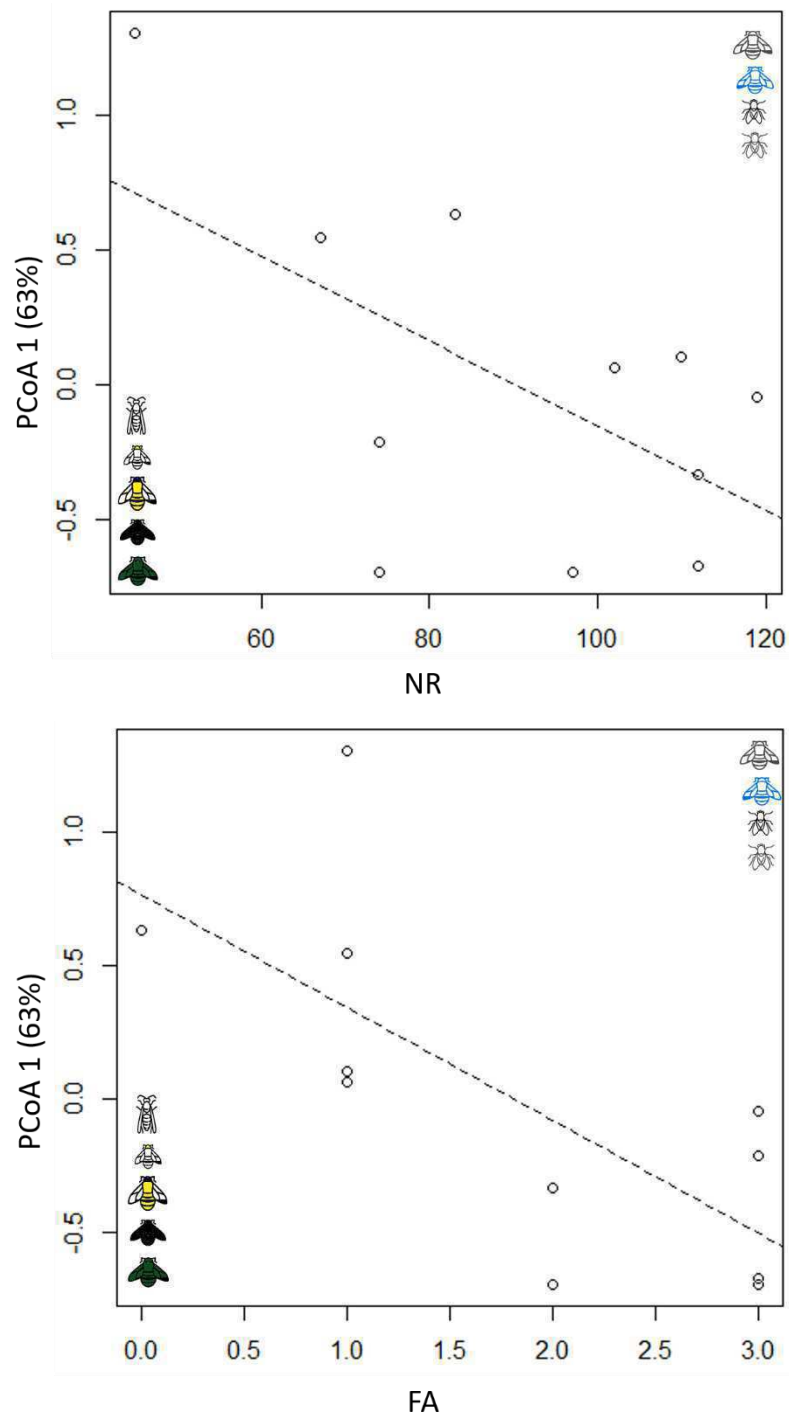


Fig. 2. Relação da composição de visitantes florais dos IFP (Indivíduo Focal Polinização) dada pelo primeiro eixo da PCoA (Análise de Coordenadas Principais) com dados de disponibilidade de recurso (NR - número de ráquulas e FA - flores abertas). As espécies com maiores *scores* (positivo e negativo) na PCoA da composição de visitantes estão apresentadas (ver legenda Figura 1).

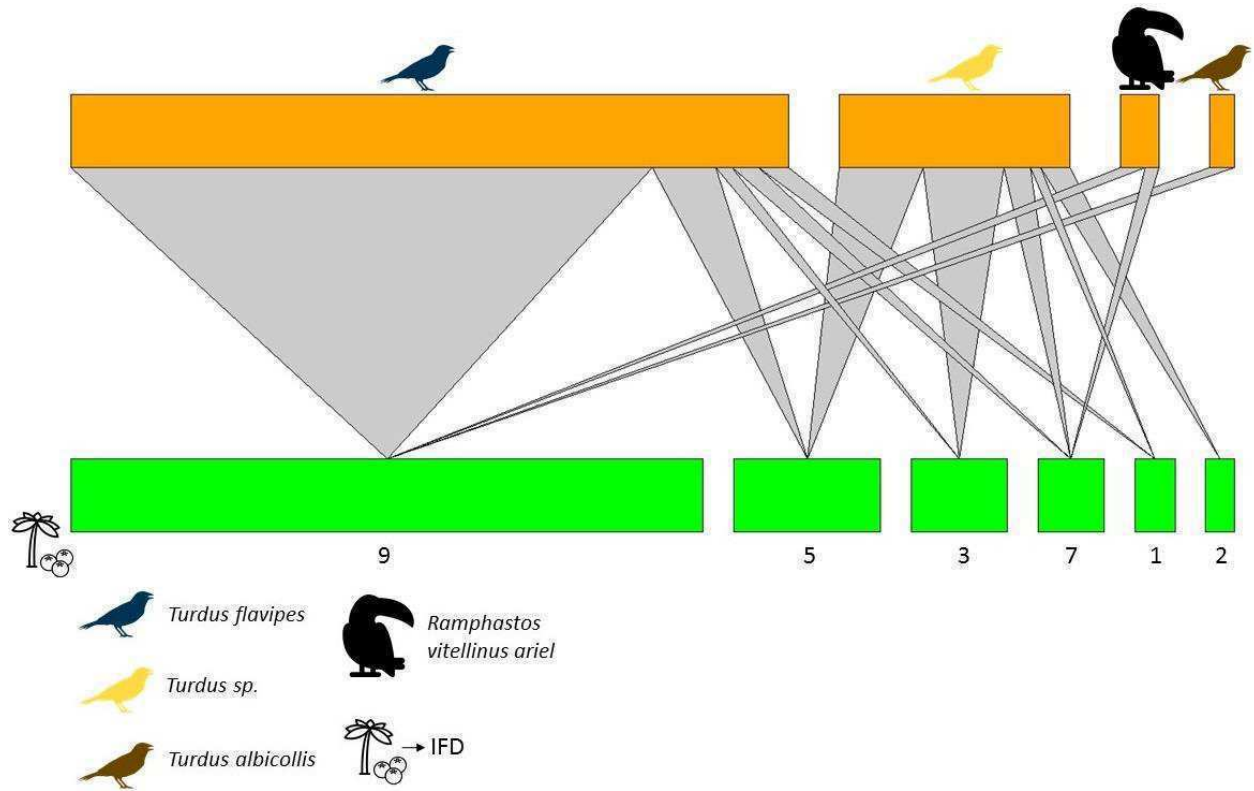


Fig. 3. Rede de interações entre as aves frugívoras (vértices laranjas) e indivíduos focais (IFD – vértices verdes) de *E. edulis*. As ligações entre os vértices (linhas cinzas) representam as interações observadas.

Tabela

Tabela 1 Relação entre variáveis resposta e as variáveis preditoras para os processos de polinização e dispersão de sementes de *E. edulis* na RNSM. Em negrito resultados significativos ($P \leq 0,05$).

Processo Ecológico	Variáveis resposta	Variáveis preditoras	Regressão			
			r^2	F	GL	P
Polinização	Frequência	ACp+ABp	0,160	6,164	52	0,003
		ACp+NR+FA	0,151	4,212	51	0,009
	Composição (PCoA1)	ACp	-0,048	0,535	9	0,428
		ABp	0,229	3,986	9	0,076
		NR	0,268	4,673	9	0,050
		FA	0,466	9,760	9	0,012
	Dispersão de sementes	Frequência	ACd+ABd	0,022	0,610	52
ACd+NF+FM			0,053	0,951	51	0,422
Composição (PCoA1)		ACd	-0,097	0,107	9	0,750
		ABd	-0,110	0,003	9	0,953
		NF	-0,056	0,467	9	0,511
		FM	-0,101	0,076	9	0,788

Para polinização: ACp, agregação coespecífica; ABp, área basal; NR, número de ráquias; FA, presença/ausência de flores abertas de *E. edulis*. Para dispersão de sementes: ACd, agregação coespecífica; ABd, área basal; NF, número de frutos; FM, presença/ausência de frutos maduros de *E. edulis*. PCoA, análise de coordenadas principais; r^2 , coeficiente de regressão; F, índice de fixação; GL, Grau de Liberdade; P , nível de significância.

3 CAPÍTULO II

Estimating seed and pollen dispersal kernels from genetic data demonstrates a high pollen dispersal capacity in an endangered palm species

JAQUELINE DOS SANTOS^{1,2,3}, ISABELA G. VARASSIN^{2,3}, VALÉRIA C. MUSCHNER^{1,3}
and OTSO OVASKAINEN^{4,5}

¹ *Laboratório de Ecologia Molecular Vegetal, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Centro Politécnico, Universidade Federal do Paraná, Caixa Postal 19031, CEP: 81531-990, Curitiba, PR, Brazil,* ² *Laboratório de Ecologia Vegetal, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Centro Politécnico, Universidade Federal do Paraná, Caixa Postal 19031, CEP: 81531-990, Curitiba, PR, Brazil,* ³ *Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação – UFPR,* ⁴ *Department of Biosciences, University of Helsinki, Viikinkaari 1, Helsinki 00014, Finland,* ⁵ *Centre for Biodiversity Dynamics, Department of Biology, Norwegian University of Science and Technology. N-7491 Trondheim, Norway.*

Keywords: dispersal kernel, *Euterpe edulis*, gene flow by pollen, long-distance dispersal, low-density population

Correspondence: Jaqueline dos Santos; Laboratório de Ecologia Molecular Vegetal, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Centro Politécnico, Universidade Federal do Paraná, Caixa Postal 19031, CEP: 81531-990, Curitiba, PR, Brazil; E-mail: jqln.dos.santos@gmail.com.

Running title: *Euterpe edulis* dispersal kernels

Submission to *Molecular Ecology Resources* journal

Abstract

Seed and pollen dispersal are key processes shaping plant population dynamics and the maintenance of genetic diversity. The essence of these processes is the movement of propagules from the location of the parent to the location of propagule establishment. The estimation of plant dispersal kernels has remained challenging due to the difficulty of making direct observations. We estimated the dispersal capacity of the endangered palm *Euterpe edulis*, the seeds of which are dispersed by vertebrates and the pollen by insects. We used a hierarchical Bayesian model to estimate the dispersal kernels from genetic data from reproductive plants, juveniles and embryos. Our analyses account for genotyping error and uncertainty in parental assignment. We found that while seeds were dispersed at most a few hundred meters, pollen was dispersed up to several kilometres. We hypothesize that the long-distance pollen dispersal is mainly generated by euglossine bees, whereas the main dispersal vectors for short-distance dispersal of seeds are thrushes. The long-distance dispersal of pollen suggests a high level of gene flow that should enable the maintenance of genetic diversity of *E. edulis*. Despite this, we observed a low genetic diversity and a high signature of inbreeding, probably explained by the fact that the study population was characterized by low population density and an aggregated spatial distribution that restricts realized gene flow. We conclude that if conservation actions will be successful to restore the population density of the species, the recovery of its genetic diversity will be facilitated by its high dispersal capacity.

Introduction

Seed and pollen dispersal are processes of population dynamics that enable colonization of new areas and help maintain genetic diversity (Kawecki 2008). Seed dispersal promotes the expansion of plant populations and the colonization of new sites (Ouborg *et al.* 1999), whereas pollen dispersal increases effective population size (Ellstrand 1992). Furthermore, seed and pollen dispersal generate gene flow within and among populations (Ouborg *et al.* 1999; Casas *et al.* 2012) and maintain connectivity among isolated populations (Muñoz *et al.* 2004). The essence of these processes is the movement of propagules (e.g. gametes, spores, pollen) from the location of the parent to the location of their establishment. However, plants do not control the dispersal events directly, but they result from interactions between the propagules and their abiotic or biotic vectors (Casas *et al.* 2012).

Environmental factors, such as habitat fragmentation and overexploitation due to human activities, can isolate plant populations and/or modify their shape, size and density (Gibbs 2001). For plant populations that rely on pollinators for reproduction, a decrease in plant density may modify both the quantity and quality of pollen transported successfully to the location of fertilization, as well as the composition and abundance of pollinators (Harris & Johnson 2004). Likewise, for plant populations that depend on seed dispersers for reproduction, a decrease in plant density can interfere with seed dispersal because it decreases the chance of interspecific interactions and seed dispersal success (Meyer & Dorneles 2003). Such limits to gene flow via pollen and/or seeds may result in the loss of genetic diversity of a population, which can be exacerbated by other processes such as genetic drift (Gibbs 2001; Gillespie 2004).

The concept of “dispersal kernel” summarizes how dispersal distributes individuals and genes in space (Klein & Oddou-Muratorio 2011). The first step in estimating a dispersal kernel from genetic data is to perform a parentage analysis based on molecular markers (Pemberton 2008; Allendorf *et al.* 2010), such as microsatellite markers - SSR (Simple Sequence Repeats; Dow & Ashley 1996; Godoy & Jordano 2001; Hardesty *et al.* 2006; Ashley 2010). However, reliable parentage analysis is often challenging due to genotyping errors and DNA mutations (Dewoody *et al.* 2006; Moran & Clark 2011), which can interfere with the analysis by excluding a potential parent and rejecting a true kinship (Hadfield *et al.* 2006). Further, the level of relatedness and thus genetic similarity is typically high over short distances, leaving much uncertainty on the putative parent for most short distance dispersal events that typically dominate the data (Goto *et al.* 2006; Ashley 2010).

The palm *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) is considered extinct from large areas of its original distribution in the Brazilian Atlantic Forest (Reitz 1974; Nodari & Guerra 1986; Fantini *et al.* 2000). Due to overexploitation as a source of palm heart, the apical meristem, which is a very popular food in Brazil, United States and Europe (Pereira 2000), *E. edulis* is classified endangered in Brazil (Brasil 2008). An estimated 30,000 tons of palm heart are produced a year, with 85% coming from Brazil (Pereira 2000). This overexploitation has reduced the potential for natural regeneration and the species’ ecological and economic viability (Fantini *et al.* 2000), resulting in populations that occur at low densities along the Atlantic Forest (Marcos & Matos 2003; Raupp *et al.* 2009; Silva *et al.* 2009; Sessegolo *et al.* 2011; Melito *et al.* 2014).

Considering the decline in population density and modification of spatial structure of *E. edulis* populations in the Atlantic Forest, gaining knowledge of the dispersal capacity of the species is crucial for assessing both its ecological and genetic viability. The main aim of this study is to estimate both the seed and pollen dispersal kernels of the species. We derived our estimates using the hierarchical Bayesian model of Moran & Clark (2011), which model we extended here to account for the genetic architecture of our study species as well as the fact that we sampled three different life stages: reproductive plants, juveniles and embryos. The model accounts for genotyping errors specific to SSR markers as well as uncertainty in parental assignment. The model-based approach utilized here provides a robust starting point for applications in ecology and conservation biology, as it quantifies the level of uncertainty in parameters of relevant to population dynamics (Halstead *et al.* 2012). In addition to the dispersal kernels, we also assessed the overall level of genetic diversity within the focal study population. We hypothesized that both types of propagules (seeds and pollen) would have short-range dispersal distances, because we expected that the insect pollinators and the main vertebrate frugivores that have been reported interacting with *E. edulis* move short distances. We further hypothesized that the estimated seed and pollen dispersal distances would reflect the level of genetic diversity.

Materials and Methods

Focal species, study area and sampling

Euterpe edulis is distributed throughout the Atlantic Forest in Brazil (Cardoso & Bovi 1974; Reis *et al.* 2000), and in eastern Paraguay and northern Argentina (Klein 1974; Carvalho 1994). It is monoecious (Mantovani & Morellato 2000), but is considered a cross-pollinated species because of the pronounced protandry of its diclinous flowers (Cardoso *et*

al. 2000). It is pollinated mainly by insects (Cardoso *et al.* 2000) and attracts several floral visitors of Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, and Lepidoptera, because it provides abundant floral resources of nectar and pollen (Reis *et al.* 2000).

An individual *E. edulis* palm produces 600-3000 fruits annually (Bovi *et al.* 1987; Matos and Watkinson 1998; Queiroz 2000), many of which fall close to, or remain very near, the mother-plant and germinate to build a seedlings stock (Queiroz 2000). Additionally, many of its fruits are dispersed by vertebrates, including birds, rodents, marsupials and primates (Reis & Kageyama 2000). The intimate interaction of *E. edulis* with frugivores of the Atlantic Forest is not only due to its large fruit production, but also because of the long phenological availability of the fruits, particularly in times when other forest fruits are scarce (Peres 2000). Because of this, *E. edulis* is considered a keystone-species of the Atlantic Forest (Galetti & Aleixo 1998), and its absence triggers the extinction of many frugivores of this biome (Galetti *et al.* 2003).

We studied a low-density population of *E. edulis* characterized by an aggregated spatial distribution for reproductive plants, in the private conservation area Reserva Natural Salto Morato (RNSM) in the Guaraqueçaba City, Paraná State (25°10'56S 48°17'55"W; 2,253 ha). We sampled individuals of *E. edulis* at three stages of development: reproductive adults, juveniles and embryos. All reproductive plant individuals with diameter at breast height (DBH) equal to or greater than 13 cm were sampled during an intensive search covering the entire RNSM. To sample juveniles, we delineated six circular plots with a radius of 10 m in those parts of RNSM where *E. edulis* was abundant. Within these plots, we sampled non-reproductive plants with an exposed stipe equal to or greater than 20 cm.

We also sampled fruits (one to 21 per plant) from 25 mother-plants from areas of high *E. edulis* abundance. All samples were georeferenced using GPS Garmin 64S.

Genetic data

We collected leaf and stem tissues from 268 reproductive and 148 juvenile plants, and the embryos of 149 fruits (Authorization ICMBio/MMA no. 35684-1, 35684-2, 35684-3, 35684-4). The samples were dehydrated in silica gel and ground with liquid nitrogen. We extracted total genomic DNA using the BIOPUR Kit Extração Mini Spin Planta (Biopur). The DNA solution was stored in a -20°C freezer until PCR analysis.

We analysed eight microsatellites isolated by Gaiotto *et al.* (2001), and the marker *loci* were amplified by PCR in duplex reactions performed with the following loci: EE2 and EE32, EE3 and EE43, EE08 and EE23, and EE48 and EE54. The PCR cocktail (10µl) contained 5 ng of genomic DNA, 0.5 mM dNTPs, 1.5 mM MgCl₂, 2x PCR buffer, 0.1 µM of each primer, the forward primer dye-labelled (FAM or HEX dyes), and 1.5 U Taq DNA polymerase (Invitrogen). Amplifications were performed in a thermocycler (Mastercycler Gradient Eppendorf) using the following protocol: initial denaturation at 94°C for 5 min, 35 cycles at 94°C for 1 min, the primer specific annealing temperature (60° C for EE2 and EE32, 56° C for the others six SSR) for 1 min, 72°C for 1 min, final extension at 72°C for 20 min. Alleles were genotyped on an automated DNA sequencer (Genetic Analyser 3500xL) using LIZ-600 Size Standard (GeneScan – Applied Biosystems). We scored them using Genemaker software (SoftGenetics LLC). To estimate genotyping error rates, we re-genotyped a variable number of individuals for each *locus* (for details, see ‘Estimating genotyping error’ below).

Model development

Estimating genotyping error

Several potential sources of genotyping error are associated to microsatellite genotyping (Morin *et al.* 2009). These errors can be classified to those related to marker characteristics (e.g. null alleles, presence of an imperfect repeat, allele dropout; Flores-Rentería & Krohn 2013) and to those related to technical limitations (e.g. PCR and electrophoresis artifacts, variation in laboratory conditions; Sutton *et al.* 2011). The level of microsatellite genotyping error has been recommended to be estimated through repeated genotyping of 10-15% of the samples and comparing the genotypes between the first and second repeats (Flores-Rentería & Krohn 2013). We re-genotyped at least once 23% to 39% of the individuals sampled for each *locus*.

We considered two types of predominant errors for microsatellites (Moran & Clark 2011). The first, called ‘mistyping’ is when the estimated allele length may be longer or shorter than the true allele length. The length of an allele can be typically misread by one to seven base pairs compared to the true length (LaHood *et al.* 2002). Electrophoretic migration, which detects allele length, can vary across time, technologies and instruments making mistyping possible (Morin *et al.* 2009). Furthermore, mistyping also is possible due to the presence of stuttering (Garant *et al.* 2001; Moran & Clark 2011). The second type of error involves the amplification of only one of the alleles of a heterozygous *locus*, giving the false impression that the locus would be a homozygote. This type of error can be explained by two different reasons. The first one is that of a ‘null allele’, wherein a PCR amplification failure is due to mutations in the primer-binding region that do not enable binding (Pompanon *et al.* 2005; Selkoe & Toonen 2006). In this case, the error cannot be

detected by re-genotyping (Pompanon *et al.* 2005; Moran & Clark 2011). The second reason is that of ‘allele dropout’, which is the result of stochastic non-amplification of one allele at a heterozygous *locus* for an individual (Pompanon *et al.* 2005). In this case, re-genotyping the individual for the *locus* can enable the amplification of the missed allele (Moran & Clark 2011).

To take into consideration these potential genotyping errors in our analyses, we assumed that the length of each allele (in base pairs - bp) was correct with a probability of p_0 , that it differed by +1 or -1 bp from the true value with probability of p_1 , and that it differed from the true value by two or more with the remaining probability $p_2 = 1 - p_0 - p_1$. Additionally, if the identified genotype was a homozygote, we assumed that the underlying true genotype was a heterozygote with probability of q . In this case, we assumed that one of the two alleles did not amplify and thus appeared as missing data.

To estimate the parameters p_0, p_1, p_2 and q of the genotyping error model, we utilized data on the repeatedly genotyped individuals for all or some of the eight *loci*. If the same *locus* was genotyped for the same individual twice, we paired the two measurements to yield one data point for assessing the consistency of genotyping. If the same *locus* was genotyped for the same individual three times, we paired the measurements (1,2), (1,3) and (2,3) to yield three such data points. While we note that such three data points are not independent, this is not a problem for the current analyses, as we aimed to estimate only a point estimate for the genotyping error parameters. In total, the estimation involved 652 pairs of repeated measurements.

After using the replicated data to estimate the parameters of genotyping error, we cleaned the data by setting the multiply-measured genotypes to their most commonly

observed value. In the case of a tie between a homozygote and a heterozygote (e.g. both observed once for a *locus* for which two measurements were available), we selected the heterozygote. In other cases of a tie, we randomly selected one of the most common alternatives.

Estimating parental assignment

The data involved genotypes of reproductive plants (mother/father), juveniles and embryos. We considered both juveniles and embryos as offspring, and we indexed them by o . We assumed that any two individuals from the parent generation can act as the mother and father. We denoted by p_{mf}^o the probability that the reproduction between a potential mother m and a potential father f would result on an offspring with genotype that of individual o . To calculate p_{mf}^o , we denoted $B_i(A_1, A_2)$ as the probability that two alleles of *locus* i are identical if their measurements are A_1 and A_2 . To compute $B_i(A_1, A_2)$, we assumed the error rates of p_0, p_1, p_2 and q , and that erroneously genotyped alleles may have any value (with equal probability) in the range $[\text{min}, \text{max}]$, where min is one base pair shorter than the shortest allele observed for *locus* i and max is one base pair longer than the longest allele observed for *locus* i . We denoted the measured genotypes for the offspring, mother and father for allele $k = 1, 2 \dots$ of *locus* $i = 1, \dots, 8$ by A_{oik} , A_{mik} and A_{fik} , respectively. We further denote by A_{oi} , A_{mi} and A_{fi} the corresponding pairs of alleles and $Q_i(A_{oi}, A_{mi}, A_{fi})$ as the probability that the true genotype behind the measured genotype A_{oi} would result from recombination between the true genotypes behind the measured genotypes A_{mi} and A_{fi} . To compute $Q_i(A_{oi}, A_{mi}, A_{fi})$, we averaged the values of $B_i(A_1, A_2)$ over the possibilities of which allele is inherited from the mother and which from father. To account

for the possibility that a heterozygote is erroneously genotyped as a homozygote, we assumed that with probability q one of the alleles (for offspring or both of parents; if genotyped as a homozygote) may obtain any value (with equal probability) in the range $[\min, \max]$. For parents for which the genotype was not available, we set $Q_i(A_{oi}, A_{mi}, A_{fi})$ to the mean value over the other parents. Finally, we calculated p_{mf}^o by taking the product of $Q_i(A_{oi}, A_{mi}, A_{fi})$ over the *locus* i for which the offspring genotype was measured. We excluded the possibility of selfing because the focal species has pronounced protandry (Cardoso *et al.* 2000; Mantovani & Morellato 2000), and thus we set $p_{mf}^o = 0$ for $m = f$.

For embryo offspring, the mother m is known, and we denoted by p_f^o the probability that an embryo would originate from a mating where the father individual is f and the mother individual is the known mother. We computed p_f^o using the same logic as described above for p_{mf}^o . To assess the accuracy of the parental assignments, we calculated the p_{mf}^o values for all potential mothers, and then examined whether the correct and known mother was assigned by a high probability.

Estimating dispersal kernels

Above we described how we computed p_{mf}^o , defined as the probability that the genotype of individual o would result from reproduction between a potential mother m and a potential father f , if not accounting for the information on their location. We next describe how we estimated the dispersal kernels, in which the p_{mf}^o values acted as input parameters.

We denoted the mother dispersal kernel by $z^M(d)$ (seed - juvenile) and the father dispersal kernel by $z^F(d)$ (pollen - embryo), where d is distance. These dispersal kernels

measure the probability density of the propagule being deposited at a specific location at distance d from the location where the seed or pollen was produced. We denoted the location-based probability by which a juvenile offspring (seed) arises specifically from mother m and father f by r_{mf}^o . Since mating takes place at the location of the mother, we have

$$r_{mf}^o = \frac{z^M(d_{om})}{\tau_M z^M(0) + \sum_{m'} z^M(d_{om'})} \times \frac{z^F(d_{mf})}{\tau_F z^F(0) + \sum_{f'} z^F(d_{mf'})}$$

for $m \neq f$. Here d_{om} is the distance between the offspring o and mother m , and d_{mf} is the distance between the mother m and the father f . The parameters τ_M and τ_F measure the effective number of mother and father plants not included in the sampled population, normalized to be at zero distance from the location where the propagule dispersed.

Denoting the cases of missing fathers and mothers by m^* and f^* , respectively, we have

$$r_{m^*f}^o = \frac{\tau_M z^M(0)}{\tau_M z^M(0) + \sum_{m'} z^M(d_{om'})} \times \frac{z^F(d_{mf})}{\tau_F z^F(0) + \sum_{f'} z^F(d_{mf'})}$$

$$r_{mf^*}^o = \frac{z^M(d_{om})}{\tau_M z^M(0) + \sum_{m'} z^M(d_{om'})} \times \frac{\tau_F z^F(0)}{\tau_F z^F(0) + \sum_{f'} z^F(d_{mf'})}$$

$$r_{m^*f^*}^o = \frac{\tau_M z^M(0)}{\tau_M z^M(0) + \sum_{m'} z^M(d_{om'})} \times \frac{\tau_F z^F(0)}{\tau_F z^F(0) + \sum_{f'} z^F(d_{mf'})}$$

Note that as we normalized both the seed and pollen dispersal kernels, we assumed that there is no pollen limitation in the sense that the probability of sexual reproduction does not depend on the availability of potential fathers.

For embryo offspring (pollen), the mother is known, and thus we use the same formula as above but dropping-out the mother part to compute r_f^o and $r_{f^*}^o$, i.e. the location-based probabilities by which the embryo would have been produced from pollen from a known father f or an unknown father f^* .

Based on the above definitions, the dispersal kernels $z^M(d)$ and $z^F(d)$ measure the probability density of a propagule establishing at a specific location at distance d . We denote by $Z^M(d)$ and $Z^F(d)$ the versions of the same dispersal kernels that measure the probability density of propagules deposited at any location at distance d . These two are connected by $Z(d) = z(d)2\pi d$, and they are normalized as $\int_0^\infty Z(d) dd = \int_0^\infty z(d)2\pi d dd = 1$.

To allow for the possibility of long-distance dispersal, we modeled all dispersal kernels $z(d)$ considering the bivariate Student t distribution with scale matrix $\alpha^2\mathbf{I}$ (with \mathbf{I} denoting the identity matrix) and shape parameter ν . Thus, we set the dispersal kernels $z^M(d)$ and $z^F(d)$ to the probability density of bivariate Student t distribution at location (x, y) , where $d = \sqrt{x^2 + y^2}$. We estimated the scale and shape parameters, denoted by a_M , a_F and ν_M , ν_F , respectively.

The likelihood of observing the genotypic data for offspring o is given by

$$L_o = \sum_{m,f} r_{mf}^o p_{mf}^o$$

for juveniles and by

$$L_o = \sum_f r_f^o p_f^o$$

for embryos, and thus the total likelihood of the data by $L = \prod_o L_o$. Above, the sums also include the cases of missing individuals (m^* and f^*), for which the genotypes were assumed to be unknown.

The parameter vector to be estimated is $\theta = (a_M, a_F, \nu_M, \nu_F, \tau_M, \tau_F)$. We log-transformed all parameters, and defined for each transformed parameter the $N(0, 10^2)$ prior. Additionally, we truncated the prior (mainly to avoid numerical problems in the computation of the likelihood) so that the scale parameters a_M, a_F were restricted to the range from 10 m to 10 km, and the shape parameters ν_M, ν_F were restricted to the range from 1 to 10. We sampled the posterior distribution with the SCAM algorithm presented in Ovaskainen *et al.* (2008).

Genetic diversity

To evaluate if the seed and pollen dispersal kernels were reflected in the actual genetic composition of the *E. edulis* population at RNSM, we assessed the levels of genetic diversity and inbreeding. We computed, separately for each developmental stage, the departure from Hardy-Weinberg Equilibrium (HWE), the number of effective alleles (A_E), the Shannon Index (I), the observed (H_O) and expected heterozygosity (H_E) and the inbreeding coefficient (F_{IS}). We performed these computations with the GenAIEx software (v. 6.502; Peakall & Smouse 2012).

Results

Estimates of genotyping error

For the 112 cases where the genotype was assessed as a heterozygote for both measurements, we compared microsatellite lengths of the first and second measurements for the 224 alleles. The measurements were identical for 151 alleles, differed by one for 66 alleles, and differed by two or more for 7 alleles. For the 413 cases where the genotype was assessed as a homozygote for both measurements, the microsatellite lengths were identical for 258 alleles, differed by one for 100 alleles, and differed by two or more for 65 alleles. Thus, out of the $224+413=637$ alleles measured twice, 409 measurements were identical, 166 differed by one, and 72 differed by two or more. Since either the first or second measurement can be correct, the number of cases that differed by one can be assumed to be binomially distributed with parameters $n = 637$ and $p = 2p_0p_1$. Further, the number of cases where the two measurements differed by two or more can be assumed to be binomially distributed with parameters $n = 637$ and $p = 2(p_0 + p_1)p_2$. According to maximum likelihood, the above data then yield the parameter estimates $p_0 = 0.77$, $p_1 = 0.17$ and $p_2 = 0.06$.

A genotype was assessed as a heterozygote in one measurement and as a homozygote in the other measurement in 127 cases. To obtain an estimate for the parameter q , we assumed that all of these cases were heterozygotes in reality, whereas we assumed for simplicity that all the cases that were assessed twice as homozygotes were homozygotes in reality. Thus, out of the total of 953 ($2 \times 413 + 127$) homozygotes present in the paired data, we assumed that 127 were heterozygotes yielding the estimate $q = 0.13$.

Estimates of dispersal kernels

We found the dispersal kernel for seeds (distance of juvenile from the mother plant) to be considerably shorter than that for pollen (distance between father and mother plant; Fig. 1; Table 1). While seeds are likely to be dispersed at most a few hundreds of meters (Fig. 1A; Table 1), pollen is likely to be dispersed several kilometres (Fig. 1B; Table 1). The results also show that the data were more informative on the dispersal kernel for pollen than that of seeds (Fig. 1). In relative terms, there is less parameter uncertainty about the parentage of pollen because the mother is known for embryo samples. All estimates include a lot of uncertainty, as expected given the constraints of the study design and the large number of missing parents. However, in spite of this, the data were informative enough to give robust estimates of the range of typical dispersal distances for both dispersal kernels, and especially to conclude the pollen disperses further than seeds.

Genetic diversity

The *E. edulis* population has low genetic diversity and a high signature of inbreeding. All loci were found to be polymorphic for the three stages of development. Furthermore, all loci showed significant deviation from HWE ($P < 0.05$). The reproductive plants and juveniles had similar H_O values, whereas the embryos exhibited the lowest diversity as shown by the values of A_E , I , H_O (Table 2). Values of F_{IS} were similar between stages, showing a moderate degree of inbreeding for each stage (Table 2).

Discussion

The pollen dispersal kernel

We showed that pollen dispersal for *E. edulis* extends over long distances, potentially up to 10 km (Fig. 1B; Table 1). Long-distance dispersal of this species was reported earlier by

Gaiotto *et al.* (2003) based on genetic data from SSR markers, suggesting that *E. edulis* could disperse even >20 km. The authors considered as a possibility that long dispersal event might occur due to pollen movement. However, we still found the pollen long dispersal here surprising for two reasons. First, pollen dispersal distances reported for others palm species have been found to be much shorter (*Astrocaryum mexicanum*, ca. 10-20 m, Eguiarte *et al.* 1993; *Iriartea deltoidea*, ca. 10-300 m, Sezen *et al.* 2007; *A. aculeatum*, ca. 80 m, Ramos *et al.* 2016). Second, there were no previous direct observations of pollinators of *E. edulis* that could travel such long distances (Dorneles *et al.* 2013). During this study, we observed that bees of the tribe Euglossini pollinated *E. edulis* (Santos *et al.*, unpublished data). Euglossine bees are known to be able to pollinate conspecific plants separated by >10 km (Janzen 1971; Darrault *et al.* 2006), and thus are important long-distance pollinators in both continuous and fragmented landscapes (Ghazoul 2005; Wilkelski *et al.* 2010; Pokorny *et al.* 2015). Unfortunately, we could not identify the euglossine that was pollinating *E. edulis* to the species level, but it has reported that there are at least 13 euglossine bee species in the area (Giangarelli *et al.* 2015).

Other bees, specifically *Apis mellifera* (honeybee) and *Plebeia droryana* (stingless bee), are also potential pollinators of *E. edulis* at RNSM (Santos *et al.*, unpublished data). Further, *P. remota* and *P. emerina* were reported as pollinators of *E. edulis* in a plantation of the species in Santa Catarina State (Dorneles *et al.* 2013). Foraging areas of honeybees have been recorded to vary from few tens of meters to a few kilometres, depending on the landscape and on colony size (Steffan-Dewenter & Kuhn 2003; Beekman *et al.* 2004; Hagler *et al.* 2011). Thus, honeybees may also contribute to long-distance pollen dispersal for *E. edulis*. *Apis mellifera* is a widely distributed exotic pollinator (Kearns *et al.* 1998,

Carmo *et al.* 2004), and is considered a significant competitor with native pollinators (Huryn 1997), since honeybees can outcompete native pollinators (Gross & Mackay 1998) and decrease the resources available to them (Paton 1993). Although there has been no research into the influence of honeybee foraging on native pollination success of *E. edulis*, it has been shown that honeybees can reduce pollination success of other plants (Gross & Mackay 1998; Paton 1993; Carmo *et al.* 2004).

In contrast to euglossine bees and the honeybees, stingless bees, such as species of *Plebeia*, are small-bodied short-distance foragers (Araújo *et al.* 2004, Kuhn-Neto *et al.* 2009). For instance, a flight distance of ca. 500 m was reported to *P. droryana* (Araújo *et al.* 2004), and *P. remota* was reported to travel at most 100 m from the nest (Ramalho *et al.* 1985). Nonetheless, Arecaceae is among the four main plant families that provide pollen and nectar for colonies of *P. remota* (Ramalho *et al.* 1985), supporting the importance of *P. remota* as a pollinator of *E. edulis*.

Even in a low-density population, *E. edulis* attracts many floral visitors of different species and groups (Santos *et al.*, unpublished data). Three of the five most frequent floral visitors in the RNSM population - *P. droryana*, *A. mellifera* and an Euglossini species (Santos *et al.*, unpublished data) - can promote short to long-range gene flow, thus ensuring support to increase genetic diversity within and between populations through pollination (Ellstrand 1992).

The seed dispersal kernel

We estimated that the typical seed dispersal distance of *E. edulis* are of the order of a few hundred meters at most (Fig. 1A; Table 1). This finding is congruent with ca. 60 m of

dispersal distance reported for *E. edulis* seeds whose movements were directly monitored (Reis & Kageyama 2000).

The short-range seed movements are probably due to the behavior of the most frequent seed dispersers of *E. edulis*, which are thrushes (e.g. *Turdus spp.*; Reis & Kageyama 2000). These small birds are resilient to habitat disturbances (Holbrook & Loiselle 2009) and regurgitate the seeds after the pulp has been removed, thereby promoting the short-distances dispersal (Reis & Kageyama 2000; Galetti *et al.* 2013). Larger-bodied dispersers of *E. edulis* in the RNSM include toucans (e.g. *Ramphastos spp.*), toucanets (e.g. *Selenidera maculirostris*) and large cotingas (e.g. *Procnias nudicollis*) (Santos *et al.*, personal observation). They are also regurgitant frugivores, but they are able to disperse seeds over several kilometres (Reis & Kageyama 2000; Galetti *et al.* 2013). These birds are experiencing defaunation due to hunting and fragmentation of the Atlantic Forest (Galetti *et al.* 2013), and thus their role in seed dispersal is expected to continue to decrease.

Genetic diversity

The *E. edulis* population had lower genetic diversity ($H_{O-ALL} = 0.277$; Table 2) and a higher inbreeding coefficient ($F_{IS-ALL} = 0.489$ Table 2) than other *E. edulis* populations sampled in Brazilian Atlantic Forest that have been analysed through SSR markers ($H_O \approx 0.70$; $F_{IS} = 0.024 - 0.338$; Gaiotto *et al.* 2003; Seoane *et al.* 2005; Conte *et al.* 2008). These other populations occur in well-conserved areas and continuous forests connected to other forest areas (Gaiotto *et al.* 2003, Seoane *et al.* 2005, Conte *et al.* 2008), as was the case also for our study area. However, the area of RNSM has been protected and restored for only ca. 20

years ago, after severe fragmentation, and it is still influenced by overexploitation of palm heart, which may explain the lower genetic diversity for this *E. edulis* population.

Conclusions

In this study, we showed that the endangered palm *E. edulis* has a high dispersal capacity, especially in terms of pollen dispersal. That is, a large fraction of the pollen propagules are dispersed over a long distance. Despite this, we recorded a low level of genetic diversity, suggesting that gene flow is restricted. This apparent contradiction can be explained by the low population density and the spatially aggregated distribution of reproductive plants in the study area. A large fraction of the pollen that is dispersed over long distances may become wasted due to the lack of mother trees available for fertilization. However, our observation of long-distance pollen dispersal brings a positive message from the viewpoint of conservation potential. If allowing the recovery of the population density of the species by removing its overexploitation, the long-distance gene flow will facilitate the reestablishment of its genetic diversity.

Acknowledgements

We thank to Fernando Carvalho, Jaderson A. dos Santos, Vinícius Marcílio da Silva and Viviane Mottin for help in fieldwork, Maria Augusta Poersch and Mateus Paulico for help in laboratory work. This project received financial support from Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza (Termo de Parceria no. 0164_2012_PR), Academy of Finland (Grants no. 250444 and 273253 to O.O.), the Research Council of Norway (CoE grant no. 223257) and CNPq (PQ grant no. 309453/2013-5 to I.G.V). J. Santos thanks to Fundação

Araucária/CAPES (Scholarship to J.S. Convênio 24/2013) and CAPES (Scholarship to J.S. no. BEX 10908/14-5).

References

- Allendorf FW, Hohenlohe PA, Luikart G (2010) Genomics and the future of conservation genetics. *Nature Reviews Genetics*, **1**, 697–709.
- Araújo ED, Costa M, Chaud-Netto, Fowler HG (2004) Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): inference of flight range and possible ecological implications. *Brazilian Journal of Biology*, **64**, 563–568.
- Ashley MV (2010) Plant parentage, pollination, and dispersal: how DNA microsatellites have altered the landscape. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **29**, 148–161.
- Beekman M, Sumpter DJT, Seraphides N, Ratnieks FLW (2004) Comparing foraging behaviour of small and large honey bee colonies by decoding waggle dances made by foragers. *Functional Ecology*, **18**, 829–835.
- Bovi MLA, Godoy Jr G, Saes LA (1987) Pesquisas com os gêneros *Euterpe* e *Bactris* no Instituto Agrônomo de Campinas. *O Agrônomo*, **39**, 129–174.
- Brasil (2008) Ministério do Meio Ambiente. Instrução Normativa nº 06 de 23 de setembro de 2008. Estabelece a Lista Oficial das Espécies da Flora Brasileira Ameaçadas de Extinção.
- Cardoso M, Bovi MLA (1974) Estudos sobre o cultivo do palmito. *IAC-SUDELPA*, **26**, 1–18.
- Cardoso SRS, Eloy NB, Provan J, Cardoso MA, Ferreira PC (2000) Genetic differentiation of *Euterpe edulis* Mart. populations estimated by AFLP analysis. *Molecular Ecology*, **9**, 1753–1760.
- Carmo RM, Franceschinelli EV, Silveira FA (2004) Introduced honeybees (*Apis mellifera*) reduce pollination success without affecting the floral resource taken by native pollinators. *Biotropica*, **36**: 371–376.
- Carvalho PER (1994) *Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira*. EMBRAPA-CNPQ, Brasília, BR, p. 640.
- Casas RR, Willis CG, Donohue K (2012) Plant dispersal phenotypes: a seed perspective of maternal habitat selection. In: *Dispersal Ecology and Evolution* (ed Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM.), p. 171–184. Oxford University Press, UK.
- Conte R, Reis MS, Mantovani A, Vencovsky R (2008) Genetic structure and mating-system of *Euterpe edulis* populations: a comparative analysis using microsatellites and allozyme markers. *Journal of Heredity*, **99**, 476–482.

- Darrault RO, Medeiros PCR, Locatelli E, Lopes AV, Machado JC, Schlindwein C (2006) Abelhas Euglossini. In: *Diversidade biológica e conservação da floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco* (org Pôrto KC, Cortez JA, Tabarelli M), p. 238–253. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, BR.
- Dewoody J, Nason J, Hipkins VD (2006) Mitigating scoring errors in microsatellite data from wild populations. *Molecular Ecology Notes*, **6**, 951–957.
- Dorneles LL, Zillikens A, Steiner J, Padilha MTS (2013) Biologia da polinização de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) e associação com abelhas sociais (Apidae: Apini) em sistema agroflorestral na Ilha de Santa Catarina. *Iheringia*, **68**, 47–57.
- Dow BD, Ashley MV (1996) Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of saplings in bur oak *Quercus macrocarpa*. *Molecular Ecology*, **5**, 615–627.
- Eguiarte LE, Burquez A, Rodriguez J, Martinez-Ramos M, Sarukhan J, Pinero D (1993) Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution*, **47**, 75–87.
- Ellstrand NC (1992) Gene flow by pollen: implications for plant conservation genetics. *Oikos*, **63**, 77–86.
- Fantini AC, Guries R, Ribeiro RJ (2000) Produção de palmito (*Euterpe edulis* Martius - Arecaceae) na Floresta Ombrófila Densa: potenciais, problema e possíveis soluções. In: *Euterpe edulis Martius (Palmito) Biologia, Conservação e Manejo* (ed Reis MS, Reis A.), p. 256–280. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, BR.
- Flores-Rentería L, Krohn A (2013) Scoring microsatellite loci. *Methods in Molecular Biology*, **1006**, 319–336.
- Gaiotto FA, Brondani PV, Grattapaglia D (2001) Microsatellite markers for heart of palm - *Euterpe edulis* and *E. oleracea* Mart. (Arecaceae). *Molecular Ecology Notes*, **1**, 86–88.
- Gaiotto FA, Grattapaglia D, Vencovsky R (2003) Genetic structure, mating system, and long-distance gene flow in heart of palm (*Euterpe edulis* Mart.). *Journal of Heredity*, **94**, 399–406.
- Galetti M, Aleixo A (1998) Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology*, **35**, 286–293.
- Galetti M, Guevara R, Côrtes MC *et al.* (2013) Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science*, **340**, 1086–1089.
- Galetti M, Pizo MA, Morellato PC (2003) Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. In: *Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre* (org. Cullen LJ, Rudran R, Pádua CV.), p. 395–423. Editora UFPR, Curitiba, BR.
- Garant D, Dodson JJ, Bernatchez L (2001) A genetic evaluation of mating system and determinants of individual reproductive success in Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Heredity*. **92**, 137–145.

- Ghazoul J (2005) Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biological Reviews*, **80**, 413–443.
- Giangarelli DC, Aguiar WM, Sofia SH (2015) Orchid bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) assemblages from three different threatened phytophysiognomies of the subtropical Brazilian Atlantic Forest. *Apidologie*, **46**, 71–83.
- Gibbs JP (2001) Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biological Conservation*, **100**, 15–20.
- Gillespie JH (2004) Natural Selection. In: *Population Genetics A Concise Guide* (ed Gillespie JH), p. 49–84. Johns Hopkins University Press, Baltimore, US.
- Godoy JA, Jordano P (2001) Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology*, **10**, 2275–2283.
- Goto S, Shimatani K, Yoshimaru H, Takahashi Y (2006) Fat-tailed gene flow in the dioecious canopy tree species *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* revealed by microsatellites. *Molecular Ecology*, **15**, 2985–2996.
- Gross CL, Mackay D (1998) Honeybees reduce fitness in the pioneer shrub *Melastoma affine* (Melastomaceae). *Biological Conservation*, **86**, 169–178.
- Hadfield JD, Richardson DS, Burke T (2006) Towards unbiased parentage assignment: combining genetic, behavioral and spatial data in a Bayesian framework. *Molecular Ecology*, **15**, 3715–3730.
- Hagler JR, Mueller S, Teuber LR, Machtley SA, Van Deynze A (2011) Foraging range of honey bees, *Apis mellifera*, in alfalfa seed production fields. *Journal of Insect Science*, **11**, 1–12.
- Halstead BJ, Wylie GD, Coates PS, Valcarcel P, Casazza ML (2012) Exciting statistics: the rapid development and promising future of hierarchical models for population ecology. *Animal Conservation*, **15**, 133–135.
- Hardesty BD, Hubbell SP, Bermingham E (2006) Genetic evidence of frequent long-distance recruitment in a vertebrate-dispersed tree. *Ecology Letters*, **9**, 516–525.
- Harris LF, Johnson SD (2004) The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. *International Journal Tropical Insect Science*, **24**, 29–43.
- Holbrook KM, Loiselle BA (2009) Dispersal in a Neotropical tree, *Virola flexuosa* (Myristicaceae): Does hunting of large vertebrates limit seed removal? *Ecology*, **90**, 1449–1455.
- Huryn VMB (1997) Ecological impacts of introduced honey bees. *The Quarterly Review of Biology*, **72**, 275–297.
- Janzen DH (1971) Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, **171**, 203–205.

- Kawecki TJ (2008) Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **39**, 321–342.
- Kearns CA, Inouye DW, Waser NM (1998) Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **29**, 83–112.
- Klein EK, Oddou-Muratorio S (2011) Pollen and seed dispersal inferred from seedling genotypes: the Bayesian revolution has passed here too. *Molecular Ecology*, **20**, 1077–1079.
- Klein RM (1974) *Euterpe edulis* Martius: Observações ecológicas. In: *Palmeiras. Flora ilustrada catarinense Palm* (ed Reitz R.), p. 102–105.
- Kuhn-Neto B, Contrera FAL, Castro MS, Nieh JC (2009) Long distance foraging and recruitment by a stingless bee *Melipona mandacaia*. *Apidologie*, **40**, 472–480.
- LaHood ES, Moran P, Olsen J, Grant WS, Park LK (2002) Microsatellite allele ladders in two species of Pacific salmon: preparation and field-test results. *Molecular Ecology Notes*, **2**, 187–190.
- Mantovani A, Morellato P (2000) Fenologia da floração, frutificação, mudança foliar e aspectos da biologia floral do palmitero. In: *Euterpe edulis Martius (Palmitero) Biologia, Conservação e Manejo* (ed Reis MS, Reis A.) p. 23–38. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, BR.
- Marcos CS, Matos DMS (2003) Estrutura de populações de palmitero (*Euterpe edulis* Mart.) em áreas com diferentes graus de impactação na floresta da Tijuca, RJ. *Floresta e Ambiente*, **10**, 27–37.
- Matos DMS, Watkinson AR (1998) The fecundity, seed and seedling ecology of *Euterpe edulis* Mart. (Palmae) in a fragment of semideciduous forest, Brazil. *Biotropica*, **30**, 595–603.
- Melito MO, Faria JC, Amorim AM, Cazetta E (2014) Demographic structure of a threatened palm (*Euterpe edulis* Mart.) in a fragmented landscape of Atlantic Forest in northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, **28**, 249–258.
- Meyer FS, Dorneles SS (2003) Demografia do palmitero *Euterpe edulis* (Arecaceae) na floresta ombrófila densa de terras baixas em regeneração, na região da Vila da Glória, São Francisco do Sul (SC). *Revista Saúde e Ambiente*, **4**, 7–13.
- Moran EV, Clark JS (2011) Estimating seed and pollen movement in a monoecious plant: a hierarchical Bayesian approach integrating genetic and ecological data. *Molecular Ecology*, **20**, 1248–1262.
- Morin PA, Manaster C, Mesnick SL, Holland R (2009) Normalization and binning of historical and multi-source microsatellite data: overcoming the problems of allele size shift with ALLELOGRAM. *Molecular Ecology Resources*, **9**, 1451–1455.
- Muñoz J, Felecísimo AM, Cabezas F, Burgaz AR, Martínez I (2004) Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere. *Science*, **304**, 1144–1147.

- Nodari RO, Guerra MP (1986) O palmito do sul do Brasil: situação e perspectivas. *Useful palms of Tropical America*, **2**, 9–10.
- Ouborg NJ, Piquot Y, van Groenendael JM (1999) Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *The Journal of Ecology*, **87**, 551–568.
- Ovaskainen O, Rekola H, Meyke E, Arjas E (2008) Bayesian methods for analyzing movements in heterogeneous landscapes from mark-recapture data. *Ecology*, **89**, 542–554.
- Paton DC (1993) Honey bees in the Australian environment. Does *Apis mellifera* disrupt or benefit the native biota? *Bioscience*, **43**, 95–103.
- Peakall R, Smouse PE (2012) GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research - an update. *Bioinformatics*, **19**, 2537–2539.
- Pemberton JM (2008) Wild pedigrees: the way forward. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 613–621.
- Pereira LB (2000) A economicidade do palmito (*Euterpe edulis* Martius) sob manejo em regime de rendimento sustentado. In: *Euterpe edulis Martius (Palmito) Biologia, Conservação e Manejo* (ed Reis MS, Reis A.), p. 225–244. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, BR.
- Peres CA (2000) Identifying keystone plant resources in tropical forests: the case of gums from *Parkia* pods. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 287–317.
- Pokorny T, Loose D, Dyker G, Quezada-Euán JJG, Eltz T (2015) Dispersal ability of male orchid bees and direct evidence for long-range flights. *Apidologie*, **46**, 224–237.
- Pompanon F, Bonin A, Bellemain E, Taberlet P (2005) Genotyping errors: cause, consequences and solutions. *Nature Reviews Genetics*, **6**, 847–859.
- Queiroz MH (2000) The Genus *Euterpe* in Brazil. In: *Euterpe edulis Martius (Palmito) Biologia, Conservação e Manejo* (ed Reis MS, Reis A.), p. 39–59. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, BR.
- Ramalho M, Imperatriz-Fonseca VL, Kleinck-Giovannini M, Cortopassi-Laurino M (1985) Exploitation of floral resources by *Plebeia remota* Holmberg (Apidae:Meliponinae). *Apidologie* **16**, 307–330.
- Ramos SLF, Dequigiovanni G, Sebbenn AM *et al.* (2016) Spatial genetic structure, genetic diversity and pollen dispersal in a harvested population of *Astrocaryum aculeatum* in the Brazilian Amazon. *BMC Genetics*, **17**, 1–10.
- Raupp SV, Brack P, Leite SLC (2009) Aspectos demográficos de palmito (*Euterpe edulis* Mart.) em uma área da Floresta Atlântica de Encosta, em Maquiné, Rio Grande do Sul. *Iheringia*, **64**, 57–61.
- Reis A, Kageyama PY (2000) Dispersão de Sementes de *Euterpe edulis* Martius Palmae. In: *Euterpe edulis Martius (Palmito) Biologia, Conservação e Manejo* (ed Reis MS, Reis A.) p. 60–92. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, BR.

Reis MS, Fantini AC, Nodari RO, Reis A, Guerra MP, Mantovani A (2000) Management and conservation of natural populations in Atlantic Rain Forest: the case study of palm heart (*Euterpe edulis* Martius). *Biotropica*, **32**, 894–902.

Reitz R (1974) Palmeiras (Flora Ilustrada Catarinense-Palm). Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, p. 189.

Selkoe KA, Toonen RJ (2006) Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters*, **9**, 615–629.

Seoane CES, Sebbenn AM, Kageyama PY (2005) Sistema de reprodução em duas populações naturais de *Euterpe edulis* M. sob diferentes condições de fragmentação florestal. *Scientia Forestalis*, **69**, 13–24.

Sessegolo GC, Moraes EN, Schmidlin PH (2011) Levantamento de estrutura populacional de *Euterpe edulis* – Reserva Natural Salto Morato. Ecosistema Consultoria Ambiental.

Sezen UU, Chazdon RL, Holsinger KE (2007) Multigenerational genetic analysis of tropical secondary regeneration in a canopy palm. *Ecology*, **88**, 3065–3075.

Silva MGCPC, Martini AMZ, Araújo QR (2009) Estrutura populacional de *Euterpe edulis* Mart. no Sul da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, **32**, 393–403.

Steffan-Dewenter I, Kuhn A (2003) Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270**, 569–575.

Sutton JT, Robertson BC, Jamieson IG (2011) Dye shift: a neglected source of genotyping error in molecular ecology. *Molecular Ecology Resources*, **11**, 514–520.

Wilkelski M, Moxley J, Eaton-Mordas A *et al.* (2010) Large-range movements of neotropical orchid bees observed via radio Telemetry. *PLOS One*, **5**, 1–6.

Data Accessibility

Microsatellites genotype and sample location dataset will be submitted to Dryad Digital Repository.

Author Contributions

J.S. designed the research, collected field data, conducted laboratory work, analysed data and wrote the paper; I.G.V. and V.C.M. designed research and wrote the paper; O.O. developed the model, analysed data and wrote the paper.

Figure

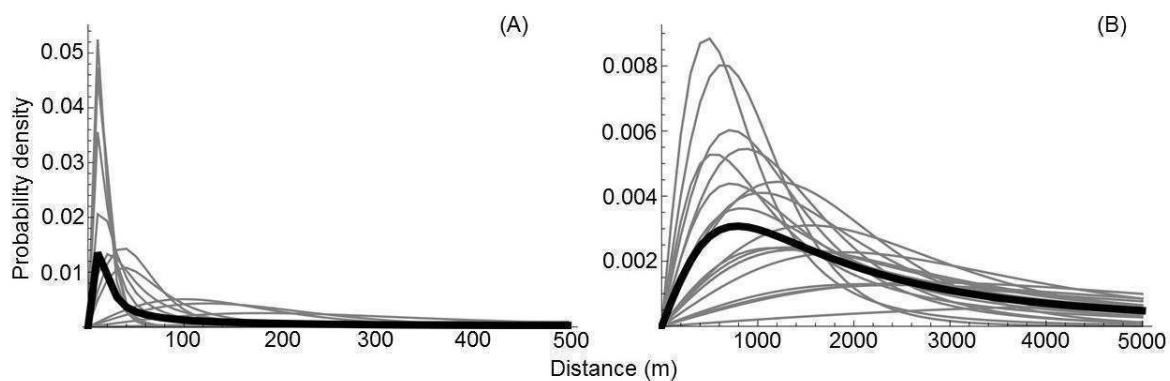


Fig. 1 The estimated dispersal kernels for seed (A) and pollen (B). The black lines show the posterior mean estimates, whereas the 20 grey lines show samples from the posterior distribution, and thus illustrate the amount of parameter uncertainty. The posterior mean (95% CI) for the median dispersal distance is 1000 (10–5000) meters for seeds and 3500 (900–8000) meters for pollen.

Tables

Table 1. Characteristics of dispersal kernels. The numbers in the rows marked by P10, P100, P1000 and P10000 show probabilities by which a propagule can disperse at least 10, 100, 1000 or 10000 meters, respectively. Given are posterior mean (95% CI) estimates.

Distance (m)	Seed	Pollen
P10	1.00 (0.64...1.00)	1.00 (1.00...1.00)
P100	0.75 (0.00...1.00)	1.00 (0.99...1.00)
P1000	0.01 (0.00...0.98)	0.85 (0.50...0.99)
P10000	0.00 (0.00...0.60)	0.06 (0.00...0.57)

Table 2. Genetic diversity and inbreeding coefficients for stages of development of a population of *E. edulis* at RNSM. Values indicate the mean over all *loci* genotyped and their respective standard deviations.

Stage	<i>N</i>	<i>A_E</i>	<i>I</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>F_{IS}</i>
Reproductive	268	12.790 ±	2.832 ±	0.339 ±	0.914 ±	0.542
		1.334	0.100	0.054	0.012	
Juvenile	149	11.433 ±	2.555 ±	0.341 ±	0.882 ±	0.494
		1.941	0.229	0.083	0.029	
Embryo	148	5.153 ± 1.436	1.802 ±	0.152 ±	0.682 ±	0.459
			0.276	0.044	0.072	
All	565	9.792 ± 1.119	2.396 ±	0.277 ±	0.826 ±	0.489
			0.149	0.039	0.033	

Abbreviations: *N*, number of individuals sampled; *A_E*, number of effective alleles; *I*, Shannon Index; *H_o*, observed heterozygosity; *H_E*, expected heterozygosity; *F_{IS}*, inbreeding coefficient.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste estudo, ao observarmos os efeitos da baixa densidade populacional sobre a dispersão de pólen e semente, tanto sob a perspectiva ecológica quanto genética, concluímos que o processo de dispersão de semente de *E. edulis* é severamente afetado pelas atividades antrópicas sobre a natureza. Plantas com baixa densidade populacional, e conseqüente menor disponibilidade de recursos, são menos atrativas para os frugívoros responsáveis pela dispersão das sementes (Morales & Carlo 2006; Herrera *et al.* 2011; Côrtes *et al.* 2013). Além disso, frugívoros de grande porte são cada vez menos abundantes, devido à caça e à fragmentação da Floresta Atlântica (Galetti *et al.* 2013). O que observamos como resultado é a predominância da dispersão de sementes realizada por aves frugívoras de pequeno porte, os quais possuem uma resiliência maior aos distúrbios ambientais (Holbrook & Loiselle 2009), cumprindo seu papel, porém limitadas à dispersão a curta distância (Reis & Kageyama 2000; Galetti *et al.* 2013; Capítulo I). Adicionalmente, o *kernel* de dispersão também sugere que os eventos de dispersão de semente ocorrem, com uma maior probabilidade, a curtas distâncias (Capítulo II). Portanto, a baixa diversidade genética observada para a população de *E. edulis*, da RNSM, pode ser atribuída à predominância de eventos de dispersão de sementes próximos à planta-mãe.

Em contrapartida, apesar de observarmos efeito negativo da densidade coespecífica/recurso sobre a frequência de polinizadores de *E. edulis* e uma significativa relação entre a composição da assembleia e a disponibilidade de recursos, também identificamos como potencial polinizador de *E. edulis* uma espécie de Euglossini, grupo de abelhas responsável por dispersão de pólen a longa distância (Janzen 1971; Darraut *et al.*

2006; Capítulo I). Em coerência com isto, o *kernel* de dispersão estimado nos indica que a espécie tem alta capacidade de dispersão de pólen (Capítulo II).

Apesar de uma grande fração do pólen disperso em longas distâncias se tornar desperdiçado devido à falta de plantas-mãe disponíveis para a fertilização, e por consequência, afetar a variabilidade genética da população, o resultado observado a partir da estimativa do *kernel* de dispersão de pólen traz uma mensagem positiva do ponto de vista conservacionista. Investimentos na eliminação do fator - superexploração da palmeira juçara - devem permitir a recuperação da densidade populacional da espécie, e o fluxo genético em longa distância através do pólen facilitará o restabelecimento da sua diversidade genética.

5 REFERÊNCIAS¹

- Ågren J (2008) Population size, pollinator limitation, and seed set in the self- incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77: 1779-1790.
- Andrade ER (2011) Frugivoria e predação de sementes de *Euterpe edulis* Mart. na RPPN Serra Bonita, Bahia, Brasil. X Congresso de Ecologia do Brasil, 16 a 22 de Setembro de 2011, São Lourenço – MG.
- Ashley MV (2010) Plant parentage, pollination, and dispersal: how DNA microsatellites have altered the landscape. *Critical Reviews in Plant Sciences* 29: 148-161.
- Ashley MV, Dow BD (1994) The use of microsatellite analysis in population biology: Background, methods and potential applications. In: Schierwater BSB, Wagner GP, DeSalle R. (eds.). *Molecular Ecology and Evolution: Approaches and Applications*. Basel, Switzerland: Birkhauser Verlag, p. 185-201.
- Asuka Y, Tomaru N, Munehara Y, *et al.* (2005) Half-sib family structure of *Fagus crenata* saplings in an old-growth beechdwarf bamboo forest. *Molecular Ecology* 14: 2565-2575.
- Bacles CFE, Lowe AJ, Ennos RA (2006) Effective seed dispersal across a fragmented landscape. *Science* 311: 628.
- Barret SCH (2003) Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 358: 991-1004.
- Bascompte J, Jordano P (2006) The structure of plant-animal mutualistic networks. In: Pascual M & Dunne J (eds). *Ecological Networks*. Oxford: Oxford University Press.
- Beck H, Terborgh J (2002) Groves versus isolates: how spatial aggregation of *Astrocaryum murumuru* palms affects seed removal. *Journal of Tropical Ecology* 18: 275-288.
- Bovi MLA, Godoy Jr G, Saes LA (1987) Pesquisas com os generos *Euterpe* e *Bactris* no Instituto Agrônômico de Campinas. *O Agrônômico* 39: 129-174.
- Brasil (2002) Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e Recursos Naturais/Secretaria Estadual do Meio Ambiente Paraná. Resolução Conjunta IBAMA/SEMA PR nº 01 de 23 de outubro de 2002. Dispõe sobre a exploração de *Euterpe edulis* (palmito), e dá outras providências.
- Brasil (2008) Ministério do Meio Ambiente. Instrução Normativa nº 06 de 23 de setembro de 2008. Estabelece a Lista Oficial das Espécies da Flora Brasileira Ameaçadas de Extinção.
- Broquet T, Petit EJ (2009) Molecular estimation of dispersal for ecology and population genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 193-216.
- Brown BJ, Mitchell RJ, Graham SA (2002) Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology* 83: 2328-2336.

¹ Referente à introdução geral da tese e às considerações finais.

- Büttow (2012) Estudo do sucesso reprodutivo, dos padrões de cruzamento e do fluxo de pólen em *Aechmea winkleri*, uma espécie endêmica do sul do Brasil. Tese de Doutorado, UFRGS: Porto Alegre-RS.
- Calvi GP, Piña-Rodrigues FCM (2005) Fenologia e Produção de Sementes de *Euterpe edulis* Mart. em trecho de Floresta de Altitude no município de Miguel Pereira-RJ. *Revista Universidade Rural* 25: 33-40.
- Cardoso M, Bovi MLA (1974) Estudos sobre o cultivo do palmito. *IAC-SUDELPA* 26: 1-18.
- Cardoso SRS, Eloy NB, Provan J, Cardoso MA, Ferreira PCG (2000) Genetic differentiation of *Euterpe edulis* Mart. populations estimated by AFLP analysis. *Molecular Ecology* 9: 1753-1760.
- Carlos TA, Morales JM (2008) Inequalities in fruit-removal and seed dispersal: consequences of bird behaviour, neighbourhood density and landscape aggregation. *Journal of Ecology* 96: 609-618.
- Carvalho PER (1994) Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. EMBRAPA-CNPQ, Brasília, Brasil, p. 640.
- Chesson P, Lee CT (2005) Families of discrete kernels for modelling dispersal. *Theoretical Population Biology* 67: 241-256.
- Clark JS (2005) Why environmental scientists are becoming bayesians. *Ecology Letters* 8: 2-14.
- Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Boer PJD, Gradwell G. Dynamics of Populations (eds). Wageningen, Netherlands: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, p. 298-312.
- Conte R, Reis MS, Mantovani A, Vencovsky R (2008) Genetic structure and mating-system of *Euterpe edulis* populations: a comparative analysis using microsatellites and allozyme markers. *Journal of Heredity* 99: 476-482.
- Cordeiro NJ, Ndangalasi HJ, McEntee JP, Howe HF (2009) Disperser limitation and recruitment of an endemic African tree in a fragmented landscape. *Ecology* 90: 1030-1041.
- Côrtes MC, Uriarte M (2013) Integrating frugivory and animal movement: a review of the evidence and implications for scaling seed dispersal. *Biological Reviews* 88: 255-272.
- Côrtes MC, Uriarte M, Lemes MR, *et al.* (2013) Low plant density enhances gene dispersal in the Amazonian understory herb *Heliconia acuminata*. *Molecular Ecology* 22: 5716-5729.
- Dauber J, Biesmeijer JC, Gabriel D, *et al.* (2010) Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild plants: a pan-European approach. *Journal of Ecology* 98: 188-196.

¹ Referente à introdução geral da tese e às considerações finais.

- Dorneles LL (2010) Interações entre *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) e insetos visitantes florais em sistemas agroflorestais na Ilha de Santa Catarina. Dissertação de Mestrado, UFSC: Florianópolis-SC.
- Dorneles LL, Zillikens A, Steiner J, Padilha MTS (2013) Biologia da polinização de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) e associação com abelhas sociais (Apidae: Apini) em sistema agroflorestal na Ilha de Santa Catarina. *Iheringia* 68: 47–57.
- Dow BD, Ashley MV (1996) Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of saplings in bur oak, *Quercus macrocarpa*. *Molecular Ecology* 5: 615-627.
- Dow BD, Ashley MV (1998) High levels of gene flow in bur oak revealed by paternity analysis using microsatellites. *Journal of Heredity* 89: 62-70.
- Ellstrand NC, Elam DR (1993) Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology & Systematics* 24: 217-242.
- Faleiro FG (2007) Marcadores genético-moleculares aplicados aos programas de conservação e uso de recursos genéticos. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, p. 102.
- Fragoso JMV (1997) Tapir-generated seed shadows: scale dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal Ecology* 85: 519-529.
- Frankham R (1995) Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetical Research* 66: 95-107. doi: 10.1017/S0016672300034455.
- Freeland J (2005) Molecular Ecology. Inglaterra: John Wiley & Sons Ltd.
- Gaiotto FA, Grattapaglia D, Vencovsky R (2003) Genetic structure, mating system, and long-distance gene flow in heart of palm (*Euterpe edulis* Mart.). *Journal of Heredity*, **94**, 399-406.
- Galetti M, Chivers DJ (1995) Palm harvest threatens Brazil's best protected area of Atlantic Forest. *Oryx* 29: 225-226.
- Galetti M, Donatti CI, Pires AS, Guimarães Jr PR, Jordano P (2006) Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of Linnean Society* 151: 141-149.
- Galetti M, Guevara R, Côrtes MC, et al. 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* 340: 1086-1089.
- García C, Grivet D (2011). Molecular insights into seed dispersal mutualisms driving plant population recruitment. *Acta Oecologica* 37: 632-640.
- García C, Jordano P, Godoy JA (2007) Contemporary pollen and seed dispersal patterns in a *Prunus mahaleb* population: patterns in distance and direction. *Molecular Ecology* 16: 1947-1955.
- Ghazoul J (2005) Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biological Reviews* 80: 413-443.

¹ Referente à introdução geral da tese e às considerações finais.

- Gibbs JP (2001) Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biological Conservation* 100: 15-20.
- Godoy JA, Jordano P (2001) Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology* 10: 2275–2283.
- González-Varo JP, Albaladejo RG, Aparicio A, Arroyo J (2010) Linking genetic diversity, mating patterns and progeny performance in fragmented populations of a Mediterranean shrub. *Journal of Applied Ecology* 47: 1242-1252.
- Hadfield JD, Richardson DS, Burke T (2006) Towards unbiased parentage assignment: combining genetic, behavioural and spatial data in a Bayesian framework. *Molecular Ecology* 15: 3715-3730.
- Hardesty BD, Hubbell SP, Bermingham E (2006) Genetic evidence of frequent long-distance recruitment in a vertebrate-dispersed tree. *Ecology Letters* 9: 516-525.
- Harris LF, Johnson SD (2004) The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. *International Journal Tropical Insect Science* 24: 29-43.
- Hegland SJ, Boeke L (2006) Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology* 31: 532-538.
- Henderson A (2000) The Genus *Euterpe* in Brazil. In: Reis MS, Reis A. *Euterpe edulis* Martius (Palmitreiro) Biologia, Conservação e Manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p. 1-22.
- Henderson A, Galeano G, Bernae R (1995) Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Hennig E, Ghazoul J (2011) Plant–pollinator interactions within the urban environment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 137-150.
- Herrera JM, Morales JM, Garcia D (2011) Differential effects of fruit availability and habitat cover for frugivore-mediated seed dispersal in a heterogeneous landscape. *Journal of Ecology* 99: 1100-1107.
- Hersch EI, Roy BA (2007) Context-dependent pollinator behavior: an explanation for patterns of hybridization among three species of indian paintbrush. *Evolution* 61: 111-124.
- Holbrook KM, Loiselle BA (2009) Dispersal in a Neotropical tree, *Virola flexuosa* (Myristicaceae): Does hunting of large vertebrates limit seed removal? *Ecology* 90: 1449-1455.
- Janovský Z, Mikát M, Hadrava J, *et al.* (2013) Conspecific and Heterospecific Plant Densities at Small Scale Can Drive Plant-Pollinator Interactions. *Plos One* 8: 1-11.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- Janzen DH (1971) Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171: 203-205.

¹ Referente à introdução geral da tese e às considerações finais.

- Johnson SD, Peter CI, Nilsson LA, Ågren J (2003) Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology* 84: 2919–2927.
- Jones FA, Muller-Landau HC (2008) Measuring long-distance seed dispersal in complex natural environments: evaluation and integration of classical and genetic methods. *Journal of Ecology* 96: 642-652.
- Jordano P, García C, Godoy JA (2007) Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 3278-3282.
- Jordano P, Schupp EW (2000) Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591-615.
- Karron JD, Thumser NN, Tucker R, Hesseauer AJ (1995) The influence of population density on outcrossing rates in *Mimulus ringens*. *Heredity* 75: 175-180.
- Klein RM (1974) *Euterpe edulis* Martius: Observações ecológicas. In: Reitz R (Ed.). Palmeiras. Flora ilustrada catarinense Palm: 102-105.
- Klinkhamer PGL, de Jon TJ, de Bruyn GJ (1989) Plant size and pollinator visitation in *Cynoglossum officinale*. *Oikos* 54: 201-204.
- Kolb A, Dahlgren JP, Ehrlén J (2010) Population size affects vital rates but not population growth rate of a perennial plant. *Ecology* 91: 3210-3217.
- Mantovani A (1998) Fenologia e aspectos de biologia floral de uma população de *Euterpe edulis* Martius. Na Floresta Atlântica no Sul do Brasil. Dissertação de Mestrado, UNESP: Rio Claro-SP, p 66.
- Mantovani A, Morellato P (2000) Fenologia da floração, frutificação, mudança foliar e aspectos da biologia floral do palmito. In: Reis MS, Reis A. *Euterpe edulis* Martius (Palmito) Biologia, Conservação e Manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p. 23-38.
- Marcos CS, Matos DMS (2003). Estrutura de populações de palmito (*Euterpe edulis* Mart.) em áreas com diferentes graus de impactação na floresta da Tijuca, RJ. *Floresta e Ambiente* 10: 27-37.
- Martins SV, Lima DG (1999) Culturas de palmeiras I: Palmito (*Euterpe edulis* Mart.). Viçosa: UFV, p. 28. (Cadernos didáticos, 54).
- Matos DMS, Watkinson AR (1998) The fecundity, seed and seedling ecology of *Euterpe edulis* Mart. (Palmae) in a fragment of semideciduous forest, Brazil. *Biotropica* 30: 595-603.
- Melito MO, Faria JC, Amorim AM, Cazetta E (2014) Demographic structure of a threatened palm (*Euterpe edulis* Mart.) in a fragmented landscape of Atlantic Forest in northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28: 249–258.
- Meyer FS, Dorneles SS (2003) Demografia do palmito *Euterpe edulis* (Arecaceae) na floresta ombrófila densa de terras baixas em regeneração, na região da Vila da Glória, São Francisco do Sul (SC). *Revista Saúde e Ambiente* 4: 7-13.

¹ Referente à introdução geral da tese e às considerações finais.

- Mitchell RJ, Irwin RE, Flanagan RJ, Karron JD (2009) Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Annals of Botany* 103: 1355-1363.
- 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.
- Morales JM, Rivarola MD, Amico G, Carlo TA (2012) Neighborhood effects on seed dispersal by frugivores: testing theory with a mistletoe–marsupial system in Patagonia. *Ecology* 93: 741-748.
- Moran EV, Clark JS (2011) Estimating seed and pollen movement in a monoecious plant: a hierarchical Bayesian approach integrating genetic and ecological data. *Molecular Ecology* 20: 1248-1262.
- Nathan R, Klein E, Robledo-Arnuncio, Revilla E (2012) Dispersal kernels: review. In: Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM. (eds), *Dispersal Ecology and Evolution*. United Kingdom: Oxford University Press, p. 171-184.
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 278-285.
- Nodari RO, Guerra MP (1986) O palmitero do sul do Brasil: situação e perspectivas. *Useful palms of Tropical America* 2: 9-10.
- Odorizzi J, Ribeiro RJ (1998) Relatório do Levantamento da População natural do projeto de enriquecimento florestal através do repovoamento de palmito *Euterpe edulis* Mart. nas Comunidades Quilombolas do Vale do Ribeira. Mitra Diocesana de Registro, Registro, SP, p. 15.
- Ohashi K, Yahara T (2001) Behavioral responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits. In: Chittka L, Thomson JD. (eds.) *Cognitive ecology of pollination*. New York: Cambridge University Press.
- Pairon M, Jonard M, Jacquemart A-L (2006) Modeling seed dispersal of black cherry, an invasive forest tree: how microsatellites may help? *Canadian Journal of Forest Research* 36: 1385-1394.
- Pereira LB (2000) A economicidade do palmitero (*Euterpe edulis* Martius) sob manejo em regime de rendimento sustentado. In: Reis MS, Reis A. *Euterpe edulis* Martius (Palmitero) Biologia, Conservação e Manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p. 225-244.
- Peres CA (2000) Identifying keystone plant resources in tropical forests: the case of gums from *Parkia* pods. *Journal of Tropical Ecology* 16: 287-317.
- Queiroz MH (2000) The Genus *Euterpe* in Brazil, p. 39-59. In: Reis MS, Reis A. *Euterpe edulis* Martius (Palmitero) Biologia, Conservação e Manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p. 39-59.
- Raupp SV, Brack P, Leite SLC (2009) Aspectos demográficos de palmitero (*Euterpe edulis* Mart.) em uma área da Floresta Atlântica de Encosta, em Maquiné, Rio Grande do Sul. *Iheringia* 64: 57-61.

¹ Referente à introdução geral da tese e às considerações finais.

- Rede Juçara. Características e Cultivo. Disponível em: <http://www.redejucara.org.br>. Acesso em: 08 de jul. 2013.
- Reis A, Kageyama P, Reis MS, Fantini AC (1996) Demografia de *Euterpe edulis* Martius (Areaceae) em uma Floresta Ombrófila Densa Montana, em Blumenau (SC). *Sellowia* 45-48: 13-45.
- Reis A, Kageyama PY (2000) Dispersão de Sementes de *Euterpe edulis* Martius Palmae.. In: Reis MS, Reis A. *Euterpe edulis* Martius (Palmiteiro) Biologia, Conservação e Manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p. 60-92.
- Reis A, Reis MS, Fantini AC, Sgrott EZ (1994) Curso: Manejo de Rendimento Sustentado de *Euterpe edulis*. Apostila curso (15 a 17 de fevereiro), Registro, p. 59.
- Reis MS, Fantini AC, Nodari RO, *et al.* (2000a) Management and Conservation of Natural Populations in Atlantic Rain Forest: The Case Study of Palm Heart (*Euterpe edulis* Martius). *Biotropica* 32: 894-902.
- Reis MS, Guerra MP, Nodari RO, Reis A, Ribeiro RJ (2000b) Distribuição geográfica e situação atual das populações na área de ocorrência de *Euterpe edulis* Martius. *Sellowia* 49-52: 324-335.
- Reis MS, Reis A (2000) *Euterpe edulis* Martius (Palmiteiro) Biologia, Conservação e Manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues.
- Reitz R (1974) Palmeiras. (Flora Ilustrada Catarinense-Palm). Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p. 189.
- Robledo-Arnuncio JJ, García C (2007) Estimation of the seed dispersal from exact identification of source plants. *Molecular Ecology* 16: 5098-5109.
- Schupp EW, Milleron T, Russo SE (2002) Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. In: Silva WR, Levey DJ, Galetti M 2002. Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution, and Conservation, Wallingford: CAB International, p. 19–33.
- Selkoe KA, Toonen RJ (2006) Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters* 9: 615-629.
- Seoane CES, Sebbenn AM, Kageyama PY (2005) Sistema de reprodução em duas populações naturais de *Euterpe edulis* M. sob diferentes condições de fragmentação florestal. *Scientia Forestalis* 69: 13–24.
- Sessegolo GC, Moraes EN, Schmidlin PH (2011) Levantamento de estrutura populacional de *Euterpe edulis* – Reserva Natural Salto Morato. Ecosistema Consultoria Ambiental.
- Sih A, Baltus M-S (1987) Patch size, pollinator behavior and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679-1690.
- Silva JMC, Tabarelli M (2000) Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 72-74.

¹ Referente à introdução geral da tese e às considerações finais.

- Silva MGCPC, Martini AMZ, Araújo QR (2009) Estrutura populacional de *Euterpe edulis* Mart. no Sul da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32: 393-403.
- Streff R, Ducouso A, Lexer C, *et al.* (1999) Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. *Molecular Ecology* 8: 831-841.
- Tamaki I, Ishida K, Setsuko S, Tomaru N (2009) Interpopulation variation in mating system and late-stage inbreeding depression in *Magnolia stellata*. *Molecular Ecology* 18: 2365-2374.
- Trakhtenbrot A, Nathan R, Perry G, Richardson DM (2005) The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 11: 173-181.
- Wang BC, Smith TB (2002) Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 379-386.
- Wenny DG, Levey DJ (1998) Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95: 6204-6207.
- Westcott DA, Graham DL (2000) Patterns of movement and seed dispersal of a tropical frugivore. *Oecologia* 122: 249-257.

¹ Referente à introdução geral da tese e às considerações finais.