

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

EDGAR ALBERTO DO ESPIRITO SANTO SILVA

**ESTRUTURAÇÃO DE ASSEMBLEIAS ARBÓREAS EM UMA PAISAGEM
FRAGMENTADA: EXISTE RELAXAMENTO NA MORTALIDADE DEPENDENTE
DA DENSIDADE E DISTÂNCIA?**

RECIFE

2014

EDGAR ALBERTO DO ESPIRITO SANTO SILVA

**ESTRUTURAÇÃO DE ASSEMBLEIAS ARBÓREAS EM UMA PAISAGEM
FRAGMENTADA: EXISTE RELAXAMENTO NA MORTALIDADE
DEPENDENTE DA DENSIDADE E DISTÂNCIA?**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Orientador: Dr. Marcelo Tabarelli

RECIFE

2014

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Silva, Edgar Alberto do Espírito Santo

**Estruturação de assembleias arbóreas em uma paisagem fragmentada:
existe relaxamento na mortalidade dependente da densidade e distância?/
– Recife: O Autor, 2014.**

168 folhas : il., fig., tab.

Orientador: Marcelo Tabarelli

**Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco,
Centro de Ciências Biológicas, Biologia Vegetal, 2014.**

Inclui bibliografia e anexo

**1. Árvores 2. Florestas 3. Sementes I. Tabarelli, Marcelo
(orientador) II. Título**

582.16

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB- 2014- 283

EDGAR ALBERTO DO ESPIRITO SANTO SILVA

“ESTRUTURAÇÃO DE ASSEMBLEIAS ARBÓREAS EM UMA
PAISAGEM FRAGMENTADA: EXISTE RELAXAMENTO NA
MORTALIDADE DEPENDENTE DA DENSIDADE E DISTÂNCIA?”

APROVADO EM 26/02/2014

BANCA EXAMINADORA:

Dr. Marcelo Tabarelli (Orientador) – UFPE

Dra. Deborah Maria de Faria – UESC

Dr. Enrico Bernard – UFPE

Dra. Inara Roberta Leal – UFPE

Dr. Bráulio Almeida Santos – UFPB

Recife - PE

2014

Dedico esta tese a minha esposa, Kátia, e aos meus pais,

José Patrício e Maria dos Prazeres.

AGRADECIMENTOS

À minha família que, mesmo sem ter ideia do que eu pesquisava ou porque eu pesquisava, sempre me apoiou durante o doutorado;

Ao Dr. Marcelo Tabarelli pela orientação e oportunidade;

Ao Dr. Carlos A. Peres pela orientação durante o doutorado sanduíche na University of East Anglia, Reino Unido;

Ao Dr. Felipe Melo pela parceria e coorientação durante este doutorado;

A Antônio Patriota pelo grande auxílio no desenvolvimento do projeto de tese;

À Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) pela concessão da bolsa de doutorado;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado sanduíche na University of East Anglia, Reino Unido;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e CAPES pelo financiamento dos projetos do Dr. Marcelo Tabarelli, e ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN) e Usina Serra Grande (USGA) pelo apoio logístico. Sem o auxílio dessas entidades não seria possível a realização desta tese de doutorado;

Ao herbário UFP-UFPE pelo apoio logístico;

À minha amiga Laura Leal pelo imenso apoio pessoal e acadêmico;

Aos colegas do Laboratório de Ecologia Vegetal e Aplicada e do Laboratório de Interação Planta-Animal;

A Michael Kröncke e Paulo Portes pelo imenso auxílio em campo;

À Fátima Araújo pela ajuda na identificação de espécies;

Ao povo do arruado de Coimbra e a Dona Marinalva pelo acolhimento e apoio prestado durante os dias de campo;

Aos meus amigos de Norwich, que me ajudaram durante uma etapa curta, porém fundamental, do desenvolvimento da minha tese;

Aos membros das bancas de qualificação e defesa da tese pela avaliação e importantes contribuições fornecidas para a finalização deste produto;

E em especial, à minha esposa Kátia Rito que, com muito amor, carinho e companheirismo, me ajudou a vencer mais esta etapa.

Muito obrigado!

LISTA DE FIGURAS

Fundamentação teórica

Figura 1. Modelo gráfico adaptado de Janzen (1970). A curva de recrutamento populacional (CRP) é resultado da quantidade de sementes por unidade de área (I) pela probabilidade de sobrevivência de sementes e plântulas (P), que aumenta com a distância para a árvore parental..... 17

Figura 2. Modelo gráfico adaptado de Janzen (1970). A curva de recrutamento populacional (CRP) é resultado da quantidade de sementes por unidade de área (I) pela probabilidade de sobrevivência de sementes e plântulas (P), que aumenta com a distância para a árvore parental. As curvas em preto representam o modelo criado por Janzen (1970), enquanto as curvas em vermelho representam possíveis modificações desse modelo em florestas defaunadas..... 32

Capítulo 1

Figura 1. Localização da paisagem da Usina Serra Grande, nordeste do Brasil. O desenho esquemático mostra a distribuição dos 19 pequenos fragmentos florestais estudados (< 100 ha) e do maior remanescente florestal da paisagem, o fragmento de Coimbra (3500 ha)..... 83

Figura 2. Em A e B, relação entre a densidade média das espécies arbóreas em floresta madura e pequenos fragmentos na paisagem da Usina Serra Grande, nordeste do Brasil. Note que os eixos x e y apresentam a mesma amplitude de valores, logo, pontos acima da linha tracejada representam espécies com densidades maiores nos fragmentos florestais. Em C e D, relação entre a razão da densidade das espécies em pequenos fragmentos pela densidade na floresta madura e o nicho de regeneração (em ambas, $P < 0.05$). A e C são referentes à assembleia de adultos, enquanto B e D demonstram os resultados para a assembleia de plântulas. Em C e D, as caixas representam o 25º e 75º percentil, as barras de erro indicam o 10º e 90º percentil, enquanto os pontos representam os valores extremos. As linhas sólidas e tracejadas indicam a mediana e a média, respectivamente. PFF = pequenos fragmentos florestais; FM = floresta madura..... 84

Figura 3. Comparação entre a densidade média das espécies nas assembleias de adultos e plântulas na paisagem da usina Serra Grande, nordeste do Brasil. Em A, espécies tolerantes à sombra. Em B, espécies pioneiras. Cada seta descreve uma espécie, onde a base da seta representa a densidade na assembleia de adultos e a ponta da seta indica a densidade na assembleia de plântulas. Devido ao grande número de espécies, aquelas espécies em que apenas os adultos foram encontrados foram colocadas em cinza claro. Note que os eixos x e y apresentam a mesma amplitude de valores, logo, pontos acima da linha tracejada representam espécies com densidades maiores nos fragmentos florestais. PFF = pequenos fragmentos florestais; FM = floresta madura..... 85

Figura 4. Ranking de espécies em função da abundância relativa (A e B) e do número de parcelas em que foram encontradas (C e D). A e C descrevem a floresta madura, enquanto B e D representam os pequenos fragmentos florestais na paisagem da usina Serra Grande, nordeste do Brasil..... 86

Capítulo 2

Figura 1. Frequência de distribuição (A, C) e distância média (B, D) de indivíduos arbóreos jovens em relação ao adulto coespecífico mais próximo em áreas de floresta madura (FM) e pequenos fragmentos florestais (FF) na paisagem de Serra Grande, nordeste do Brasil. Em A e B, foram analisadas todas as espécies, enquanto em C e D, foram analisadas apenas as espécies pioneiras. Em B e D, as caixas representam o 25º e 75º percentil, as barras de erro indicam o 10º e 90º percentil, enquanto os pontos representam os valores extremos. As linhas sólidas e tracejadas indicam a mediana e a média, respectivamente..... 108

Figura 2. Distância média entre adultos (A, B) e jovens (C, D) coespecíficos em áreas de floresta madura (FM) e pequenos fragmentos florestais (FF) na paisagem de Serra Grande, nordeste do Brasil. Em A e C, foram analisadas todas as espécies, enquanto em B e D, foram analisadas apenas as espécies pioneiras. As caixas representam o 25º e 75º percentil, as barras de erro indicam o 10º e 90º percentil, enquanto os pontos representam os valores extremos. As linhas sólidas e tracejadas indicam a mediana e a média, respectivamente. * $P < 0,05$ 109

Capítulo 3

Fig. 1. Percentage of seeds of *Tapirira guianensis* predated/removed near and far from nearest conspecific adult in small fragments and mature forest areas in the Serra Grande landscape, northeast Brazil. Error bars indicates standard error..... 133

Fig. 2. Percentage of seeds of *Tapirira guianensis* predated/removed in different exclosure treatments in small fragments and mature forest areas in the Serra Grande landscape, northeast Brazil. Error bars indicates standard error..... 134

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Lista de espécies arbóreas encontradas em assembleias de indivíduos adultos e de plântulas na paisagem da Usina Serra Grande, nordeste do Brasil. O símbolo “↑” indica que a densidade média da espécie é maior nos pequenos fragmentos que em áreas de floresta madura no maior remanescente, enquanto “↓” indica que a densidade média é menor nos pequenos fragmentos. O símbolo “—” indica que a espécie não foi encontrada em nenhum dos habitats. Para detalhes da obtenção dos dados de nicho de regeneração e tamanho de semente, veja a seção Métodos. PIO = pioneira, TS = tolerante à sombra, P = pequeno (comprimento da semente < 0,6 cm), M = médio (0,6-1,5 cm), G = grande (1,6-3 cm), MG = muito grande (> 3 cm)..... 73

Capítulo 3

Table 1. Results of repeated measures ANOVA. We tested the effect of habitat type (small forest fragments vs. mature forest), distance to conspecific tree and exclosure treatment on the percentage of predated/removed seeds of *Tapirira guianensis*..... 131

SUMÁRIO

1. APRESENTAÇÃO.....	12
2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	15
2.1. Diversidade de árvores em florestas tropicais.....	15
2.2. Mortalidade dependente da densidade e distância em árvores: o modelo de Janzen-Connell.....	16
2.2.1. Inimigos naturais.....	18
2.2.2. Fatores que podem favorecer o recrutamento próximo ao adulto parental.....	20
2.2.3. A discussão sobre modelo de Janzen-Connell.....	22
2.3. Fragmentação florestal.....	24
2.3.1. Mudanças na configuração da paisagem.....	25
2.3.2. Interações biológicas em paisagens fragmentadas.....	27
2.3.3. Proliferação de plantas pioneiras e empobrecimento da flora arbórea.....	29
2.4. Mortalidade dependente da densidade e distância em paisagens fragmentadas.....	31
3. REFERÊNCIAS.....	35
4. CAPÍTULO 1: HIPERABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES PIONEIRAS EM PEQUENOS REMANESCENTES DA FLORESTA ATLÂNTICA.....	50
5. CAPÍTULO 2: DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE ÁRVORES: INFERÊNCIAS DO PAPEL DA MORTALIDADE DEPENDENTE DA DENSIDADE E DISTÂNCIA EM UMA PAISAGEM FRAGMENTADA.....	87
6. CAPÍTULO 3: SEED PREDATION IN A FRAGMENTED TROPICAL FOREST: IS THERE A RELAXATION IN DISTANCE-DEPENDENT SEED MORTALITY IN SMALL FOREST FRAGMENTS?.....	110

7. CONCLUSÕES.....	135
8. RESUMO.....	138
9. ABSTRACT.....	140
10. ANEXO.....	142

1. APRESENTAÇÃO

Entender que processos são responsáveis pela manutenção da alta diversidade de espécies em florestas tropicais é um dos principais desafios enfrentados pelos ecólogos (TERBORGH *et al.*, 2002; BROWN, 2014). Dentre as hipóteses criadas para explicar essa manutenção de diversidade biológica, uma das mais amplamente aceitas é a hipótese de Janzen-Connell (JANZEN, 1970; CONNELL, 1971). Esta hipótese propõe que a probabilidade de sobrevivência de plântulas e sementes de uma determinada espécie diminui com o adensamento e com a proximidade de adultos coespecíficos. Isso ocorre devido ao fato que sementes e plântulas adensadas e próximas a adultos coespecíficos possuem maior probabilidade de serem atacadas por predadores de sementes, herbívoros e patógenos, aumentando as taxas de mortalidade (JANZEN, 1970; BELL *et al.*, 2006). A maioria dos estudos demonstra que essa mortalidade dependente da densidade e distância de sementes e plântulas reduz a proliferação de espécies comuns, que apresentam altas densidades, e favorece as populações de espécies raras, permitindo uma maior coexistência de espécies (CONNELL *et al.*, 1984; HARMS *et al.*, 2000).

Entretanto, é provável que a mortalidade dependente da densidade e distância seja menos intensa em florestas fragmentadas. A fragmentação e redução de habitat, somados à forte pressão de caça, ocasionam um intenso processo de defaunação em florestas tropicais (CHIARELLO, 1999), o que pode reduzir algumas populações de vertebrados dispersores e predadores de sementes e herbívoros. Além disso, em áreas de borda tem sido observada uma redução na abundância de herbívoros especialistas (BARBOSA *et al.*, 2005; WIRTH *et al.*, 2008). Essa redução na abundância de herbívoros especialistas pode diminuir a intensidade da mortalidade dependente da

densidade e distância, pois se os herbívoros não possuem alvos específicos, qualquer indivíduo suscetível pode ser atacado quando a densidade de plântulas for alta, mesmo sob a copa de adultos heteroespecíficos (JANZEN, 1970). Em uma paisagem fragmentada na Floresta Atlântica nordestina, M. Oliveira e A. Grillo (*dados não publicados*) observaram que determinadas espécies de árvores apresentam um aumento em suas densidades em pequenos fragmentos florestais (< 100 ha). Por exemplo, espécies como *Tapirira guianensis* e *Schefflera morototoni* apresentam densidades aproximadamente três vezes maiores nesses pequenos fragmentos quando comparado com porções de floresta madura no interior de um grande fragmento (3.500 ha). Assim, é razoável pensar que as perturbações decorrentes das alterações na paisagem possam ocasionar um relaxamento na mortalidade dependente da densidade e distância de algumas espécies arbóreas em paisagens fragmentadas, favorecendo a proliferação dessas espécies e, conseqüentemente, uma baixa diversidade biológica.

Diante do exposto, esta tese de doutorado teve como objetivo avaliar se o aumento na densidade de determinadas espécies arbóreas em paisagens fragmentadas pode ser resultado de um relaxamento nos mecanismos de mortalidade dependentes da distância e densidade. Foram realizados três estudos: (1) Hiperabundância de espécies pioneiras em pequenos remanescentes da Floresta Atlântica; (2) Distribuição espacial de árvores: inferências do papel da mortalidade dependente da densidade e distância em uma paisagem fragmentada; (3) Predação de sementes em uma floresta tropical fragmentada: existe relaxamento na mortalidade de sementes dependente da distância em pequenos fragmentos florestais? No primeiro estudo, antes de testar previsões associadas à hipótese de Janzen-Connell, foram analisados os padrões de mudança nas densidades populacionais, avaliando quais espécies tendem a predominar em pequenos fragmentos florestais. Nos estudos subsequentes, foram analisadas a

distribuição espacial de árvores e as taxas de predação de sementes para inferir se em pequenos fragmentos florestais existe um relaxamento no mecanismo de mortalidade proposto pelo modelo de Janzen-Connell.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1. Diversidade de árvores em florestas tropicais

A floresta tropical úmida é o bioma com maior número de espécies no mundo. Tratando-se de plantas vasculares, as florestas tropicais podem apresentar comunidades com até dez vezes mais espécies que florestas temperadas (GENTRY, 1988). Um estudo recente estimou que a Floresta Amazônica, que cobre uma área de aproximadamente 6 milhões km², abriga cerca 390 trilhões de árvores de aproximadamente 16 mil espécies (TER STEEGE *et al.*, 2013). Mesmo em pequenas escalas, como um hectare ou menos, é possível encontrar um alto número de espécies. Por exemplo, áreas de Floresta Amazônica no Peru e no Equador podem apresentar mais de 200 espécies de árvores com DAP (diâmetro à altura do peito) ≥ 10 cm em apenas 1 ha (PITMAN *et al.*, 2001), enquanto na Floresta Atlântica no nordeste do Brasil uma área de apenas 0,1 ha de floresta é capaz de abrigar 144 espécies de árvores com DAP $\geq 4,8$ cm (MARTINI *et al.*, 2007). Além disso, outra característica marcante nessas florestas é que o número de espécies raras é desproporcionalmente maior que o de espécies abundantes (HUBBELL *et al.*, 2008; TER STEEGE *et al.*, 2013).

O alto número de espécies nas florestas tropicais tem intrigado muitos ecólogos, dando origem à elaboração de várias hipóteses que visam explicar quais os mecanismos responsáveis por gerar e manter essa alta biodiversidade (BROWN, 2014). As diferentes hipóteses propõem que as comunidades biológicas são estruturadas tanto por processos estocásticos, onde organização das comunidades depende da limitação de dispersão e da estocasticidade demográfica das espécies (HUBBELL, 2001), como determinísticos, onde a organização das comunidades seria influenciada por filtros ambientais ou pelas

interações entre espécies. Nestes processos determinísticos, os mecanismos são bastante variados e a influência de cada um depende da escala espacial analisada (TERBORGH *et al.*, 2002).

Em escala local (hectare ou sub-hectare), uma das hipóteses mais amplamente aceitas para explicar a alta coexistência de espécies nas florestas tropicais foi proposta independentemente por Janzen (1970) e Connell (1971). Resumidamente, o modelo de Janzen-Connell propõe que predadores de sementes, herbívoros e patógenos impedem o adensamento de populações arbóreas, controlando principalmente as espécies mais abundantes. O modelo de Janzen-Connell propõe uma explicação simples e, embora seja um mecanismo de controle populacional, pode influenciar profundamente na estrutura de comunidades vegetais.

2.2. Mortalidade dependente da densidade e distância em árvores: o modelo de Janzen-Connell

O modelo de Janzen-Connell (modelo de J-C) propõe que a probabilidade de sobrevivência de plântulas e sementes diminui com a proximidade de adultos coespecíficos, onde essas plântulas e sementes são mais adensadas. Essa menor probabilidade de sobrevivência se deve ao fato que plântulas e sementes que ocorrem em altas densidades ou próximas a adultos coespecíficos possuem maior probabilidade de serem atacadas por inimigos naturais, como predadores de sementes, herbívoros e patógenos (JANZEN, 1970; BELL *et al.*, 2006; YAMAZAKI *et al.*, 2009). Dado que a densidade de sementes é maior próximo ao adulto parental e diminui exponencialmente com o distanciamento deste, o aumento na sobrevivência longe do adulto parental resulta em um pico de recrutamento populacional em distâncias

intermediárias (Figura 1). Esse padrão de mortalidade dependente da densidade e distância (MDDD) tem sido um dos padrões mais citados de mortalidade não aleatória de plântulas e sementes, sendo suportado por vários estudos (CLARK & CLARK, 1984; TERBORGH *et al.*, 1993; BELL *et al.*, 2006; LI *et al.*, 2009; SWAMY & TERBORGH, 2010).

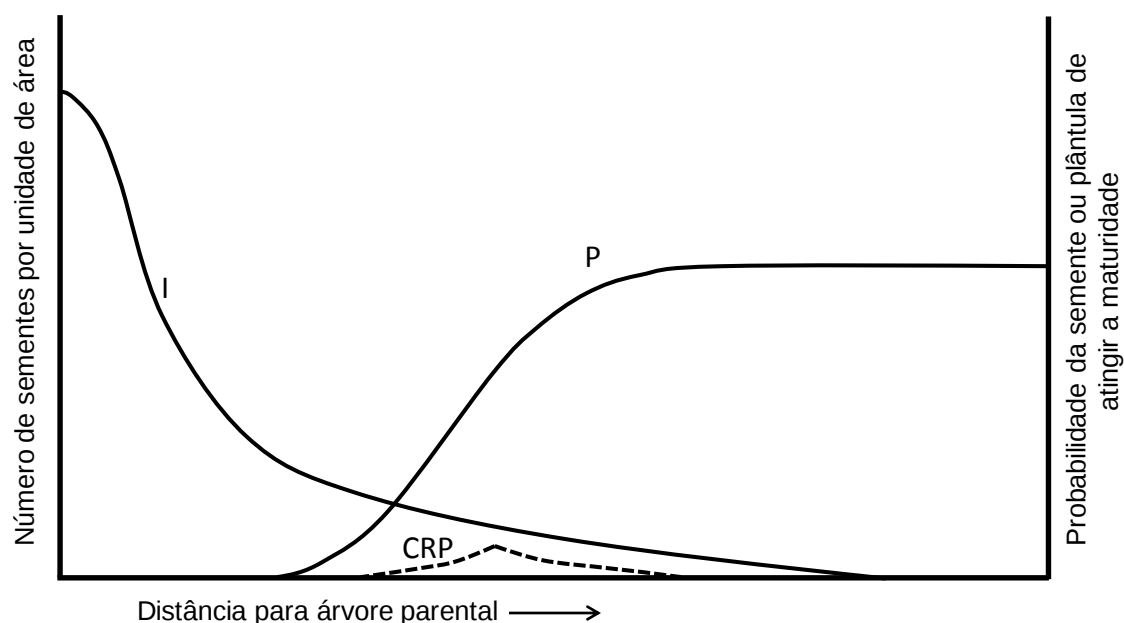


Figura 1. Modelo gráfico adaptado de Janzen (1970). A curva de recrutamento populacional (CRP) é resultado da quantidade de sementes por unidade de área (I) pela probabilidade de sobrevivência de sementes e plântulas (P), que aumenta com a distância para a árvore parental.

Os mecanismos que ocasionam a MDDD em plantas são considerados um dos principais responsáveis pela manutenção da biodiversidade em florestas tropicais (PETERS, 2003; LEIGH *et al.*, 2004). A maior mortalidade ao redor do adulto parental libera espaço para o recrutamento de indivíduos heteroespecíficos, o que permite uma maior coexistência de espécies. Além disso, esses mecanismos atuam de forma mais intensa sobre as espécies comuns que, devido a sua grande densidade, têm menor probabilidade de sobrevivência, resultando em uma vantagem para as espécies raras (CONNELL *et al.*, 1984). Uma forte evidência do efeito da MDDD na

manutenção de biodiversidade em florestas tropicais foi observada por Harms *et al.* (2000). Ao compararem a chuva de sementes e o recrutamento de plântulas em parcelas permanentes na Ilha de Barro Colorado, Panamá, esses autores observaram uma maior diversidade de plântulas em relação às sementes, sendo esse aumento na diversidade, em parte, explicado por um menor recrutamento de plântulas onde as sementes coespecíficas eram mais adensadas.

Segundo Connell (1971), a MDDD seria mais intensa em plântulas do que em sementes, pois sementes sempre possuem baixa probabilidade de sobrevivência, independente de sua localização, devido aos múltiplos processos que contribuem para a sua mortalidade. Além disso, esse mesmo autor afirma que a MDDD seria mais intensa em plântulas mais jovens, pois a probabilidade de sobrevivência aumenta com o crescimento da planta. Em uma meta-análise, Hyatt *et al.* (2003) analisaram estudos com experimentos de mortalidade de sementes e plântulas publicados entre os anos de 1970 e 1998. Os resultados obtidos por esses autores demonstraram claramente uma relação negativa entre a distância para um indivíduo adulto coespecífico e a mortalidade de plântulas, porém, não foi observada uma relação quando analisados os experimentos com sementes. Apesar disso, revisões da literatura feitas por Hammond e Brow (1998) e Carson *et al.* (2008) demonstram vários estudos que observaram MDDD em sementes.

2.2.1. *Inimigos naturais*

Vertebrados, insetos e micro-organismos patógenos têm sido sugeridos como agentes de MDDD, e através de interações com as plantas como a predação de sementes, a herbivoria e a infecção, esses organismos podem influenciar os padrões de

recrutamento, crescimento e mortalidade de plântulas (COLEY & BARONE, 1996; NORGHAUER *et al.*, 2006b; LI *et al.*, 2009). Porém, estudos que confirmem o papel desses organismos no recrutamento e sobrevivência de plântulas ainda são escassos (Bell *et al.* 2006).

Tem sido observado um maior número dos estudos documentando casos de MDDD com insetos do que com vertebrados. Em uma revisão, Hammond e Brown (1998) observaram que, de 19 estudos com insetos, 15 mostraram evidências que suportavam o modelo de J-C, enquanto de 27 estudos com vertebrados, apenas dois apresentaram resultados condizentes com o modelo de J-C. Essa diferença entre insetos e vertebrados certamente está relacionado ao modo como esses animais forrageiam. De modo geral e ao contrário de muitos insetos, vertebrados forrageiam por grandes áreas, exploram diferentes tipos de recurso vegetais (e.g., sementes, folhas e frutos) e não apresentam especificidade na seleção de sementes e plântulas (HAMMOND & BROWN, 1998; WRIGHT, 2002). Apesar disso, alguns casos de MDDD por vertebrados têm sido documentados. Wyatt e Silman (2004), por exemplo, observaram que as palmeiras *Astrocaryum murumuru* e *Iriartea deltoidea* apresentavam um menor número de sementes próximas ao adulto quando o mamífero *Tayassu pecari* estava presente. Dessa forma, embora não seja muito documentado, o papel de vertebrados como agentes de MDDD não pode ser totalmente descartado.

Além disso, nos últimos anos tem crescido o número de estudos que comprovam o papel de micro-organismos patógenos como agentes de MDDD (e.g., BELL *et al.*, 2006; LI *et al.*, 2009; YAMAZAKI *et al.*, 2009; MANGAN *et al.*, 2010), sendo a maioria desses estudos focada em patógenos de solo. De acordo com Mangan *et al.* (2010), patógenos de solo podem contribuir mais para MDDD de sementes e plântulas que inimigos naturais acima do solo (i.e., vertebrados, insetos e patógenos

foliares). Patógenos de solo apresentam certa especificidade por seus hospedeiros, uma vez que normalmente se concentram ao redor da planta que atacam, reduzindo o crescimento e a sobrevivência de plântulas coespecíficas nessa área.

É importante ressaltar que independente do tipo de inimigo natural, o papel apresentado por eles na MDDD está atrelado ao grau de especificidade pela plântula ou semente que eles atacam (BELL *et al.*, 2006; NORGHAUER *et al.*, 2006a). É esperado que ocorra MDDD quando os herbívoros e patógenos apresentam alta especificidade pela planta. Se herbívoros e patógenos não possuem alvos específicos, qualquer indivíduo suscetível pode ser atacado quando a densidade de sementes ou plântulas for alta, mesmo sob a copa de adultos heteroespecíficos (JANZEN, 1970). Janzen (1970) sugere que a MDDD deve ser mais fraca em florestas temperadas do que em florestas tropicais, devido ao fato que herbívoros de florestas tropicais possuem maior especificidade por determinadas espécies de plantas do que os herbívoros de florestas temperadas. Assim, a abundância de inimigos naturais especialistas e generalistas em um determinado local pode ser um fator determinante na intensidade da MDDD de sementes e plântulas.

2.2.2. Fatores que podem favorecer o recrutamento próximo ao adulto parental

Alguns fatores além da distância para o adulto parental e do adensamento podem influenciar nas taxas de mortalidade de sementes e plântulas, permitindo que alguns indivíduos recrutem próximos à árvore parental. Um desses fatores é a densidade de adultos coespecíficos no local. Sabe-se que, em alguns casos, o aumento na densidade de indivíduos adultos coespecíficos pode atrair mais inimigos naturais, aumentando as taxas de mortalidade de sementes e plântulas (NORGHAUER *et al.*,

2006a; NORGHAUER *et al.*, 2006b). Entretanto, em locais onde uma espécie apresenta uma densidade de árvores muito alta, é possível que ocorra uma saciação dos inimigos naturais devido à grande quantidade de sementes produzida, o que resultaria em um maior número de indivíduos se estabelecendo em baixo da copa do adulto parental (SCHUPP, 1992). Além disso, essa saciação dos inimigos naturais também pode ser ocasionada pela sincronização da produção de sementes de uma população, o que resultaria um alto número de sementes em um determinado período do ano (HAMMOND & BROWN, 1998).

Outro fator que pode influenciar as taxas de mortalidade é a disponibilidade de luz. Augspurger (1983, 1984) observou que, mesmo quando ocorriam em grandes densidades e próximas a adultos coespecíficos, plântulas em clareiras apresentavam maiores taxas de sobrevivência que plântulas no sub-bosque. Pelo menos dois fatores podem explicar essa maior sobrevivência em clareiras. Primeiro, o aumento na quantidade de luz pode diminuir os impactos negativos da herbivoria por insetos, pois nesse ambiente as plantas podem aumentar a produção de tecido foliar, compensando rapidamente a parte consumida pelos herbívoros (HAMMOND & BROWN, 1998). Segundo, áreas de clareiras podem apresentar uma redução na microbiota, uma vez que a maior incidência de luz solar cria um microclima mais severo (i.e., menos úmido e com maior temperatura) para esses micro-organismos (REINHART *et al.*, 2010). Dessa forma, fatores que contribuem tanto para uma saciação dos inimigos naturais bem como para um melhor desenvolvimento da plântula, podem favorecer um maior recrutamento próximo à planta parental, demonstrado que a sobrevivência não depende apenas da dispersão de sementes.

2.2.3. A discussão sobre modelo de Janzen-Connel

Desde que Janzen e Connell propuseram o seu modelo de MDDD na década de 1970, algumas críticas surgiram a esse modelo. O primeiro ponto criticado foi com relação ao potencial do modelo de J-C em explicar a alta coexistência de espécies em florestas tropicais. Esta crítica foi feita por Hubbell (1980) que, por meio de modelagem, concluiu que o padrão espacial proposto pelo modelo de J-C resultaria em uma diversidade de árvores muito menor do que a diversidade observada nas florestas tropicais. Além disso, Hubbell argumentou que, mesmo com uma menor probabilidade de sobrevivência, haveria um maior recrutamento embaixo da árvore parental devido ao fato que o número de sementes presentes nesse local é muito maior que nos locais longe da copa. No entanto, esse estudo foi posteriormente criticado por não refutar de modo apropriado as previsões de Janzen-Connel (CLARK & CLARK, 1984). Além disso, evidências robustas da contribuição da MDDD para manutenção da diversidade de plantas em florestas tropicais foram publicadas posteriormente (veja HARMS *et al.*, 2000).

Outro ponto do modelo de J-C que tem sido criticado é com relação à especificidade dos inimigos naturais (NOVOTNY *et al.*, 2002; NOVOTNY & BASSET, 2005). De acordo com o modelo de J-C, a diversidade de plantas é mantida pela ação de inimigos naturais que atacam alvos específicos (JANZEN, 1970). Entretanto, essa especificidade por parte de insetos e patógenos em florestas tropicais tem sido bastante contestada. Análises da comunidade de insetos mastigadores demonstraram que a maioria deles é polífaga, atacando várias espécies de plantas filogeneticamente aparentadas (NOVOTNY *et al.*, 2002; NOVOTNY & BASSET, 2005). Ainda, Novotny *et al.* (2002) afirmam que, dado que a maioria dos gêneros de

plantas em florestas tropicais apresentam um grande número de espécies, é improvável que existam muitas espécies monófagas de insetos herbívoros nessas florestas. Esse mesmo padrão de polifagia pode ser atribuído aos patógenos, uma vez que em um estudo com 53 espécies de fungos patogênicos no Panamá, Gilbert e Webb (2007) observaram que apenas duas espécies de fungos atacaram uma única espécie de planta.

Entretanto, Benítez *et al.* (2013) afirmam que, mesmo sendo polípagos, patógenos podem contribuir para a manutenção da diversidade de plantas em florestas tropicais. Esses autores sugerem que a interação entre patógenos (mesmo polípagos), planta hospedeira e ambiente pode gerar casos de especialização efetiva que causariam a mortalidade de uma única espécie de planta em um determinado local. Três hipóteses foram propostas para explicar o surgimento dessas especializações: (1) diferentes populações do mesmo patógeno podem apresentar diferentes níveis de virulência aos hospedeiros locais; (2) a infecção simultânea por dois ou mais patógenos pode gerar um efeito específico deletério em determinadas espécies de planta; (3) a especialização pode ser resultado da interação entre patógenos, a genética do hospedeiro e as condições ambientais. Todavia, estudos que comprovem a eficácia dessa especialização do efeito para manutenção de biodiversidade ainda precisam ser feitos.

Mesmo com estudos gerando evidências contrárias e favor do modelo de J-C ao longo de 40 anos desde a sua publicação, este modelo continua sendo amplamente aceito. Isso porque existem inúmeras evidências de maior mortalidade de sementes e plântula em áreas próximas ao adulto coespecífico ou de um recrutamento condizente com o modelo de J-C (HAMMOND & BROWN, 1998; HYATT *et al.*, 2003; CARSON *et al.*, 2008).

Entretanto, o funcionamento desse mecanismo em florestas perturbadas ainda não é bem compreendido. A rápida mudança mundial no uso de terra tem ocasionado profundas alterações nas florestas tropicais, o que pode comprometer o funcionamento desse e de outros mecanismos de manutenção de diversidade. Dado a importância do mecanismo proposto por Janzen e Connell, é importante entender como este funciona em florestas perturbadas, principalmente em paisagens fragmentadas, um cenário extremamente comum nas paisagens tropicais em todo o globo.

2.3. Fragmentação florestal

O desmatamento florestal para a utilização do solo em atividades antrópicas é a principal ameaça à biodiversidade em florestas tropicais (SALA *et al.*, 2000), transformando grandes áreas florestais em paisagens fragmentadas compostas por pequenos remanescentes florestais circundados por matrizes não florestadas. Por exemplo, a área remanescente da Floresta Atlântica representa apenas 11,7% de sua área original (RIBEIRO *et al.*, 2009), sendo constituída predominantemente por fragmentos florestais menores que 50 ha e circundados principalmente por matrizes de pasto ou monoculturas (RANTA *et al.*, 1998; RIBEIRO *et al.*, 2009). Essa conversão drástica da paisagem tem resultado em uma série de efeitos em cascata que culminam na modificação dos padrões de organização das comunidades biológicas. Em síntese, a alteração na configuração da paisagem reduz, divide, isola e extingue populações de plantas e animais (BIERREGAARD *et al.*, 2001), além de ocasionar alterações no microclima (PINTO *et al.*, 2010), na composição de espécies e nas interações entre elas (MURCIA, 1995) e facilitar atividades humanas como a caça predatória e a extração de ilegal de madeira (TABARELLI *et al.*, 2004). Como consequência,

florestas fragmentadas têm apresentado uma flora arbórea empobrecida, distinta taxonomicamente e funcionalmente da flora original (LAURANCE *et al.*, 2006a; SANTOS *et al.*, 2008).

2.3.1. Mudanças na configuração da paisagem

Fragmentação de habitat *per se* é um termo que remete apenas a divisão do habitat, sem que ocorram perdas em sua quantidade (FAHRIG, 2003). Entretanto, durante a transformação de uma paisagem contínua em uma paisagem fragmentada sempre ocorre perda de habitat. Esse processo de perda e fragmentação de habitat resulta em uma mudança na configuração da paisagem, onde três efeitos são observados: aumento no número de manchas florestais, redução no tamanho dessas manchas e aumento no isolamento das manchas (FAHRIG, 2003). Em conjunto, esses efeitos podem impactar negativamente as assembleias arbóreas, uma vez que habitat menores e mais isolados tendem a manter um menor número de espécies (BENÍTEZ-MALVIDO & MARTÍNEZ-RAMOS, 2003; LAURANCE, 2008).

Todavia, o isolamento e a redução no tamanho dos fragmentos florestais não são os únicos fatores na paisagem que influenciam as assembleias arbóreas. O tipo de matriz, por exemplo, pode exercer uma forte influência sobre a composição de espécies arbóreas (LAURANCE, 2008). O tipo de matriz pode limitar a dispersão de sementes entre fragmentos, seja porque algumas espécies de aves, por exemplo, não conseguem voar por distâncias muito longas, ou porque em paisagens com matrizes muito abertas, como áreas de pasto, alguns animais não voadores evitam sair do fragmento, uma vez que podem ficar muito expostos a predadores (veja LAURANCE *et al.*, 2002). Além disso, o tipo de matriz também pode influenciar diretamente nos

efeitos de borda, dado que quanto maior o contraste entre o fragmento florestal e a matriz, maior a magnitude desses efeitos (HARPER *et al.*, 2005).

Outro fator resultante da fragmentação e perda de habitat que é extremamente nocivo à biodiversidade é a criação de novas bordas florestais. O aumento na quantidade de áreas de borda tem provocado uma série de alterações abióticas e bióticas nos remanescentes florestais, conhecidas como efeitos de borda (MURCIA, 1995; HARPER *et al.*, 2005). A criação de bordas representa uma das principais fontes de impactos para as assembleias arbóreas em florestas fragmentadas, reduzindo quase pela metade a riqueza de espécies (OLIVEIRA *et al.*, 2004). Em termos abióticos, áreas de borda recebem uma maior quantidade de luz e apresentam um microclima com temperaturas mais elevadas, menor umidade do ar e do solo e maior déficit de pressão de vapor que áreas no interior da floresta (KAPOS, 1989), criando um ambiente desfavorável para muitas espécies típicas de áreas sombreadas da floresta. Como resultado, bordas florestais têm apresentado mudanças na composição de espécies e, conseqüentemente, nas interações biológicas (LAURANCE *et al.*, 2002).

Um dos principais efeitos da criação de bordas sobre as assembleias arbóreas é o aumento nas taxas de mortalidade (MÉRONA & HUTCHINGS, 2001). Além das alterações nas condições microclimáticas, áreas de borda apresentam um aumento na turbulência ocasionada pelos ventos, que tem sido responsável pela quebra de troncos ou por arrancar as árvores do solo (D'ANGELO *et al.*, 2004), resultando principalmente na mortalidade de árvores de grande porte (LAURANCE *et al.*, 2000). Conseqüentemente, áreas de borda tendem a apresentar flora com menor estatura, troncos com menor diâmetro e menos densos (LAURANCE *et al.*, 2006a; OLIVEIRA *et al.*, 2008). Adicionalmente, o aumento na densidade de lianas em áreas próximas a

borda contribuem para a uma maior mortalidade de árvores. Lianas são parasitas estruturais que se apoiam nas árvores para atingir o dossel, gerando estresse físico para a árvore e um aumento na competição por luz, o que pode resultar em uma diminuição nas taxas de crescimento e sobrevivência das árvores utilizadas como suporte (LAURANCE *et al.*, 2001).

Além da mortalidade de árvores, as alterações na composição das assembleias arbóreas em áreas de borda são resultado de modificações no padrão de recrutamento. Primeiro, o ambiente com maior luminosidade e mais seco favorece o recrutamento de espécies pioneiras nas bordas (LAURANCE *et al.*, 1998; SIZER & TANNER, 1999). Além disso, a própria modificação na flora arbórea pode alterar a composição da chuva de sementes, diminuindo a probabilidade de recrutamento de espécies típicas do interior da floresta (MELO *et al.*, 2006). Por último, a maior queda de árvores e o maior acúmulo de serrapilheira nas bordas aumentam as taxas de mortalidade de plântulas (AGUIAR & TABARELLI, 2010) e diminuem as taxas de germinação de sementes (BRUNA, 1999). Consequentemente, áreas afetadas pela borda apresentam assembleias de plântulas com menor densidade de indivíduos (BENÍTEZ-MALVIDO, 1998) e composição florística distinta daquelas encontradas no interior da floresta (SANTO-SILVA *et al.*, 2013).

2.3.2. Interações biológicas em paisagens fragmentadas

As mudanças na composição das assembleias arbóreas em paisagens fragmentadas também são resultados de alterações em algumas interações biológicas. A redução de habitat bem como a caça tem ocasionado um processo defaunação em florestas tropicais, reduzindo a abundância ou extinguindo localmente muitas

populações de vertebrados de médio e grande porte (CHIARELLO, 1999; DA SILVA & MENDES PONTES, 2008; CANALE *et al.*, 2012). Através de processos como a dispersão e predação de sementes e a herbivoria, vertebrados influenciam na localização e sobrevivência de sementes e plântulas (COLEY & BARONE, 1996; CRAWLEY, 2000; CORDEIRO & HOWE, 2001; MELO *et al.*, 2009). Dentre as interações entre vertebrados e planta afetadas pelas mudanças na configuração da paisagem, uma das mais documentadas é a dispersão de sementes (SILVA & TABARELLI, 2000; MELO *et al.*, 2006; CRAMER *et al.*, 2007). Vertebrados frugívoros são essenciais para a dispersão de muitas espécies com sementes grandes, e a ausência desses animais resulta na formação de uma flora composta predominantemente por espécies com sementes pequenas (MELO *et al.*, 2007; MELO *et al.*, 2010), dispersas abioticamente (CORDEIRO & HOWE, 2001) ou por vetores que não são afetados pela fragmentação, tais como alguns morcegos (BERNARD & FENTON, 2003; GORRESEN & WILLIG, 2004; WILLIG *et al.*, 2007). Embora a redução de grandes vertebrados também possa reduzir a predação de sementes grandes (DIRZO *et al.*, 2007), essa liberação ecológica parece não favorecer espécies com tais sementes em paisagens fragmentadas (SANTOS *et al.*, 2008; MELO *et al.*, 2010; SANTO-SILVA *et al.*, 2013).

Outro tipo de interação bastante estudado em paisagens fragmentadas são as interações entre plantas e herbívoros. Em uma revisão de 55 artigos que avaliaram diferenças na abundância de herbívoros ou nos danos causados pela herbivoria, Wirth *et al.* (2008) observaram que muitos herbívoros se beneficiam da criação de bordas, aumentando sua abundância e ocasionando uma maior herbivoria nessas áreas da floresta. Na Floresta Atlântica nordestina, esse aumento na herbivoria tem sido observado para formigas cortadeiras do gênero *Atta*, que ocasionam uma herbivoria

duas vezes maior na borda que no interior da floresta (URBAS *et al.*, 2007), alterando os padrões de recrutamento de plântulas (CORRÊA *et al.*, 2010). Entretanto, é importante ressaltar que esse padrão de incremento de herbívoros em áreas afetadas pela borda parece se resumir a herbívoros generalistas, sendo a abundância de herbívoros especialistas reduzida nesse ambiente (BARBOSA *et al.*, 2005; WIRTH *et al.*, 2008).

Por último, paisagens fragmentadas também demonstram alterações nas interações entre plantas e micro-organismos. Estudos com plântulas de espécies lenhosas e com herbáceas demonstraram que fungos patogênicos causam mais danos foliares em áreas de borda que no interior da floresta (BENÍTEZ-MALVIDO & LEMUS-ALBOR, 2005; SANTOS & BENITEZ-MALVIDO, 2012). É importante ressaltar que estudos sobre interações entre plantas e micro-organismos em paisagens fragmentadas ainda são escassos, sendo os estudos existentes focados principalmente em patógenos que atacam as folhas.

2.3.3. Proliferação de plantas pioneiras e empobrecimento da flora arbórea

Devido à fragmentação e perda de habitat, as assembleias arbóreas em paisagens fragmentadas de floresta tropical têm sofrido um forte processo de perda de espécies (BENÍTEZ-MALVIDO & MARTÍNEZ-RAMOS, 2003; LAURANCE *et al.*, 2006a). Além de uma redução na biomassa (PAULA *et al.*, 2011), as assembleias arbóreas em pequenos fragmentos apresentam uma perda não aleatória de espécie, onde espécies típicas de floresta madura (i.e., espécies tolerantes à sombra e com sementes grandes) têm sido substituídas por espécies típicas de áreas perturbadas (i.e, espécies pioneiras com sementes pequenas) (TABARELLI *et al.*, 2012). Uma vez que

as paisagens tropicais são compostas por pequenos fragmentos florestais, essa perda não aleatória de espécies tem aumentado a similaridade florística em escala regional, ocasionando uma homogeneização biótica (LÔBO *et al.*, 2011).

Indubitavelmente, o incremento na abundância relativa de espécies pioneiras é a principal mudança nas assembleias arbóreas em paisagens fragmentadas (TABARELLI *et al.*, 2012). Na Floresta Atlântica nordestina, quase 80% das árvores em pequenos fragmentos são pioneiras (SANTOS *et al.*, 2008), enquanto em áreas de floresta contínua na Amazônia, essas árvores representam apenas 2-3% da flora (LAURANCE *et al.*, 2006b). Aparentemente, a flora desses fragmentos florestais apresenta uma trajetória sucessional alternativa, se “deslocando” para um estágio inicial de sucessão ecológica (TABARELLI *et al.*, 2008; PÜTZ *et al.*, 2011). Essa sucessão alternativa seria resultado principalmente das constantes alterações microclimáticas e na maior penetração de luz ocasionadas pelo aumento na quantidade de bordas, que criaria um ambiente favorável para a proliferação e ciclos de auto-substituição de plantas pioneiras (TABARELLI *et al.*, 2008). Evidências que suportam essa ideia foram encontradas por Santo-Silva *et al.* (2013), ao constatarem que assembleias de plântulas, além de serem dominadas por espécies pioneiras (75% das espécies), continham apenas metade do número de espécies observadas nas assembleias de árvores adultas.

Como consequência, essa substituição da flora madura por uma flora dominada por espécies pioneiras tem culminado na perda de vários atributos e grupos ecológicos. Fragmentos dominados por árvores pioneiras apresentam uma redução de espécies com flores grandes e polinizadas por vertebrados (GIRÃO *et al.*, 2007; LOPES *et al.*, 2009), espécies perenifólias, com floração e frutificação supra-anual (TABARELLI *et al.*, 2010) e espécies com madeira densa (MICHALSKI *et al.*, 2007).

Adicionalmente, áreas de borda demonstram uma redução na diversidade filogenética (SANTOS *et al.*, 2010). Esses resultados indicam que paisagens fragmentadas tendem a reter apenas um subgrupo de flora presente em áreas de floresta madura, sendo essa flora simplificada em termos taxonômicos, funcionais e filogenéticos.

2.4. Mortalidade dependente da densidade e distância em paisagens fragmentadas

Os mecanismos de MDDD propostos pelo modelo de J-C podem ser afetados por fatores de origem antrópica (TERBORGH, 2013). Dado o papel imprescindível prestado pelos inimigos naturais como reguladores da densidade populacional de muitas espécies, atividades antrópicas como a caça podem ser consideradas uma das principais ameaças a manutenção de biodiversidade em florestas tropicais (REDFORD, 1992). Levando em consideração o modelo gráfico desenvolvido por Janzen (1970; Figura 1), a defaunação pode alterar tanto a curva de dispersão de sementes como a curva de sobrevivência. Primeiro, a redução de vertebrados frugívoros pode reduzir a curva dispersão, aumentando a densidade de sementes ao redor da árvore parental (WRIGHT, 2003). Segundo, a defaunação pode reduzir o número de predadores de sementes e herbívoros, aumentando as taxas sobrevivência nas áreas próximas ao adulto parental (SILMAN *et al.*, 2003). Em conjunto, a redução nas curvas de dispersão e o aumento nas taxas de sobrevivência poderiam resultar em uma curva de recrutamento populacional mais próxima ao adulto parental, aumentando a densidade populacional naquele local (Figura 2).

Entretanto, esse possível aumento nas taxas de sobrevivência em áreas defaunadas tem sido contestada por alguns autores. Terborgh e seus colaboradores

(TERBORGH *et al.*, 2008; TERBORGH, 2013) argumentam que a perda de grandes vertebrados predadores poderia resultar em uma redução na curva de dispersão, porém, teria pouco efeito sobre a curva de sobrevivência. Segundo esses autores, a ausência de grandes vertebrados predadores de sementes poderia ser compensada por pequenos roedores ou até por invertebrados. Isso foi observado por Asquit *et al.* (1997) no Panamá, onde diferentes áreas de florestas que representavam um gradiente de defaunação de mamíferos não diferiam com relação as taxas de remoção de sementes. Nesse caso, a defaunação poderia levar a um colapso de algumas populações que apresentam uma redução na curva de dispersão e que possuem baixa probabilidade de recrutamento próximo ao adulto parental (TERBORGH & NUÑES-ITURRI, 2006).

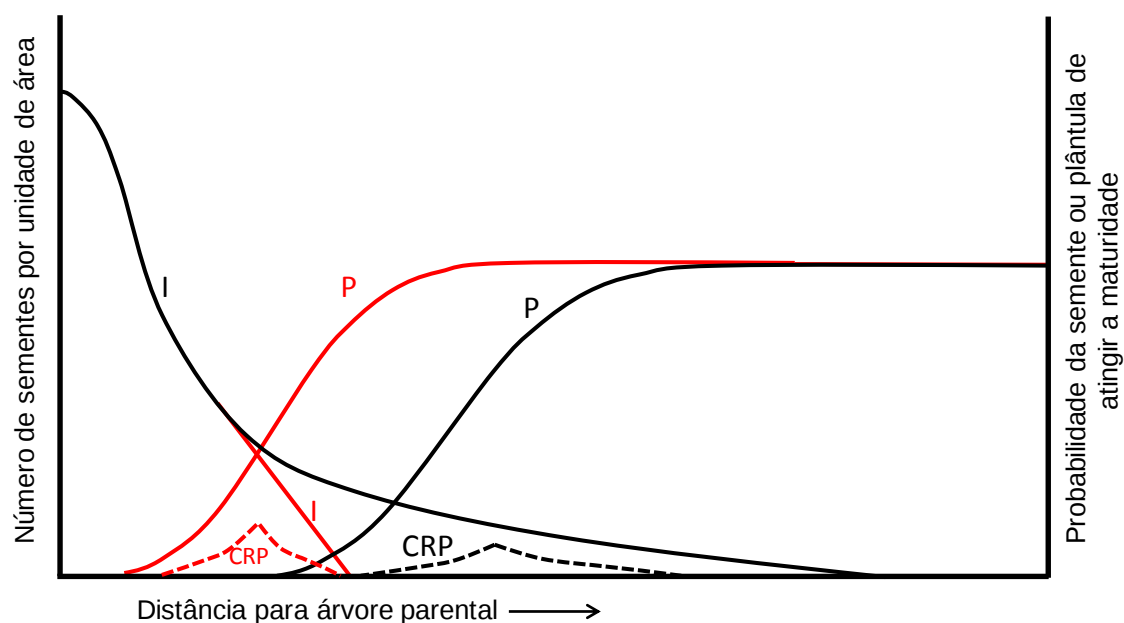


Figura 2. Modelo gráfico adaptado de Janzen (1970). A curva de recrutamento populacional (CRP) é resultado da quantidade de sementes por unidade de área (I) pela probabilidade de sobrevivência de sementes e plântulas (P), que aumenta com a distância para a árvore parental. As curvas em preto representam o modelo criado por Janzen (1970), enquanto as curvas em vermelho representam possíveis modificações desse modelo em florestas defaunadas.

Todavia, a caça não é o único distúrbio que ocorre em florestas fragmentadas. Somado a caça, a redução de habitat pode potencializar a defaunação, resultando em

uma redução de vários grupos de vertebrados, incluindo roedores (CHIARELLO, 1999). Além disso, locais perturbados podem apresentar alterações na composição de insetos, onde uma fauna especialista é substituída por uma generalista (TSCHARNTKE *et al.*, 2002), o que tem sido observado nas áreas de bordas (BARBOSA *et al.*, 2005; WIRTH *et al.*, 2008). É provável que essas alterações na fauna em florestas fragmentadas resultem em uma maior sobrevivência de sementes e plântulas próximas ao adulto parental.

Além disso, algumas características apresentadas por assembleias arbóreas em uma paisagem fragmentada na Floresta Atlântica nordestina indicam que pode haver um relaxamento na MDDD. Primeiro, as assembleias arbóreas apresentam um baixo número de espécies em uma escala de sub-hectare, sendo aproximadamente dois terços do número observado nas assembleias de áreas de floresta madura em um grande remanescente (SANTOS *et al.*, 2008). Segundo, algumas espécies pioneiras apresentam densidades aproximadamente três vezes maiores em pequenos fragmentos que em áreas no maior remanescente (M. Oliveira & A. Grillo, *dados não publicados*). Por último, estudos com assembleias de plântulas arbóreas demonstraram uma redução significativa no número de espécies raras em pequenos fragmentos (SANTO-SILVA *et al.*, 2013). Dessa forma, é provável que a estruturação de assembleias arbóreas em pequenos fragmentos florestais seja resultado de relaxamentos em MDDD. Dado que o processo de fragmentação de habitat tem ocorrido em várias áreas de floresta tropical em todo globo, é fundamental entender como os mecanismos de manutenção de espécie funcionam nessas florestas.

Assim, para um melhor entendimento a respeito do funcionamento dos mecanismos de MDDD em paisagens fragmentadas de floresta tropical, realizei três estudos que compõem esta tese de doutorado. Nestes estudos busquei encontrar

evidências que indiquem um possível relaxamento em mecanismos de MDDD em uma paisagem severamente fragmentada de floresta Atlântica no nordeste do Brasil. De modo geral, avaliei (1) quais espécies tendem a apresentar um incremento em suas densidades populacionais em pequenos fragmentos florestais; (2) se indivíduos arbóreos jovens recrutam mais próximos de adultos coespecíficos e se existe uma maior agregação espacial de populações em pequenos fragmentos florestais; e (3) se existe uma diminuição na predação de sementes próximas a adultos coespecíficos em pequenos fragmentos florestais. Em conjunto, esses estudos contribuem tanto para a discussão a respeito do modelo proposto por Janzen e Connell, como para um melhor entendimento dos mecanismos estruturadores de assembleias arbóreas em paisagens fragmentadas de floresta tropical.

3. REFERÊNCIAS

- AGUIAR, A.V. & TABARELLI, M. Edge effects and seedling bank depletion: the role played by the early successional palm *Attalea oleifera* (Arecaceae) in the Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 42, p. 158-166. 2010.
- ASQUITH, N.M.; WRIGHT, S.J. & CLAUSS, M.J. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? Evidence from Panama. **Ecology**, v. 78, p. 941-946. 1997.
- AUGSPURGER, C.K. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. **Journal of Ecology**, v. 71, p. 759-771. 1983.
- AUGSPURGER, C.K. Seedling survival of tropical tree species - interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. **Ecology**, v. 65, p. 1705-1712. 1984.
- BARBOSA, V.S.; LEAL, I.R.; IANNUZZI, L. & ALMEIDA-CORTEZ, J. Distribution pattern of herbivorous insects in a remnant of Brazilian Atlantic forest. **Neotropical Entomology**, v. 34, p. 701-711. 2005.
- BELL, T.; FRECKLETON, R.P. & LEWIS, O.T. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. **Ecology Letters**, v. 9, p. 569-574. 2006.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. **Conservation Biology**, v. 12, p. 380-389. 1998.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. & LEMUS-ALBOR, A. The seedling community of tropical rain forest edges and its interaction with herbivores and pathogens. **Biotropica**, v. 37, p. 301-313. 2005.

- BENÍTEZ-MALVIDO, J. & MARTÍNEZ-RAMOS, M. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. **Conservation Biology**, v. 17, p. 389-400. 2003.
- BENÍTEZ, M.-S.; HERSH, M.H.; VILGALYS, R. & CLARK, J.S. Pathogen regulation of plant diversity via effective specialization. **Trends in ecology & evolution**, v. 28, p. 705-711. 2013.
- BERNARD, E. & FENTON, M.B. Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in central Amazonia, Brazil. **Biotropica**, v. 35, p. 262-277. 2003.
- BIERREGAARD, R.O.; GASCON, C.; LOVEJOY, T.E. & MESQUITA, R.C.G. **Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest**. Yale University Press, New Haven. 2001.
- BROWN, J.H. Why are there so many species in the tropics? **Journal of Biogeography**, v. 41, p. 8-22. 2014.
- BRUNA, E.M. Biodiversity - Seed germination in rainforest fragments. **Nature**, v. 402, p. 139-139. 1999.
- CANALE, G.R.; PERES, C.A.; GUIDORIZZI, C.E.; GATTO, C.A.F. & KIERULFF, M.C.M. Pervasive Defaunation of Forest Remnants in a Tropical Biodiversity Hotspot. **Plos One**, v. 7. 2012.
- CARSON, W.P.; ANDERSON, J.T.; LEIGH, E.G. & SCHNITZER, S.A. Challenges associated with testing and falsifying the Janzen-Connell hypothesis: a review and critique. *In*: (eds) Carson, W.P. & Schnitzer, S.A. **Tropical forest community ecology**. Wiley-Blackwell, Oxford, pp. 210-241. 2008.
- CHIARELLO, A.G. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 89, p. 71-82. 1999.

- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. Spacing dynamics of a tropical rain-forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. **American Naturalist**, v. 124, p. 769-788. 1984.
- COLEY, P.D. & BARONE, J.A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, p. 305-335. 1996.
- CONNELL, J.H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In*: (eds) J., d.B.P. & Gradwell, G.R. **Dynamics of populations**. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp. 298-313. 1971.
- CONNELL, J.H.; TRACEY, J.G. & WEBB, L.J. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain-forest tree diversity. **Ecological Monographs**, v. 54, p. 141-164. 1984.
- CORDEIRO, N.J. & HOWE, H.F. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. **Conservation Biology**, v. 15, p. 1733-1741. 2001.
- CORRÊA, M.M.; SILVA, P.S.D.; WIRTH, R.; TABARELLI, M. & LEAL, I.R. How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. **Oecologia**, v. 162, p. 103-115. 2010.
- CRAMER, J.M.; MESQUITA, R.C.G. & WILLIAMSON, G.B. Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. **Biological Conservation**, v. 137, p. 415-423. 2007.
- CRAWLEY, M.J. Seed predators and plant population dynamics. *In*: ed. Fenner, M. **Seeds: The ecology of regeneration in plant communities**. University of Southampton, Southampton, pp. 167-182. 2000.

- D'ANGELO, S.A.; ANDRADE, A.C.S.; LAURANCE, S.G.; LAURANCE, W.F. & MESQUITA, R.C.G. Inferred causes of tree mortality in fragmented and intact Amazonian forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 20, p. 243-246. 2004.
- DA SILVA, A.P., JR. & MENDES PONTES, A.R. The effect of a mega-fragmentation process on large mammal assemblages in the highly-threatened Pernambuco Endemism Centre, north-eastern Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 17, p. 1455-1464. 2008.
- DIRZO, R.; MENDOZA, E. & ORTIZ, P. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. **Biotropica**, v. 39, p. 355-362. 2007.
- FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, v. 34, p. 487-515. 2003.
- GENTRY, A.H. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 75, p. 1-34. 1988.
- GILBERT, G.S. & WEBB, C.O. Phylogenetic signal in plant pathogen-host range. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, p. 4979-4983. 2007.
- GIRÃO, L.C.; LOPES, A.V.; TABARELLI, M. & BRUNA, E.M. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. **Plos One**, v. 2, p. e908. 2007.
- GORRESEN, P.M. & WILLIG, M.R. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. **Journal of Mammalogy**, v. 85, p. 688-697. 2004.
- HAMMOND, D.S. & BROWN, V.K. Disturbance, phenology and lifehistory characteristics: factors influencing distance/density dependent attack on tropical

- seeds and seedlings. *In: (eds) M., N.D., T., P.H.H. & D., B.N. Dynamics of tropical communities*. Blackwell, Oxford, pp. 51-78. 1998.
- HARMS, K.E.; WRIGHT, S.J.; CALDERON, O.; HERNANDEZ, A. & HERRE, E.A. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. **Nature**, v. 404, p. 493-495. 2000.
- HARPER, K.A.; MACDONALD, S.E.; BURTON, P.J.; CHEN, J.Q.; BROSOFSKE, K.D.; SAUNDERS, S.C.; EUSKIRCHEN, E.S.; ROBERTS, D.; JAITEH, M.S. & ESSEEN, P.A. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. **Conservation Biology**, v. 19, p. 768-782. 2005.
- HUBBELL, S.P. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. **Oikos**, v. 35, p. 214-229. 1980.
- HUBBELL, S.P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press, Princeton. 2001.
- HUBBELL, S.P.; HE, F.; CONDIT, R.; BORDA-DE-AGUA, L.; KELLNER, J. & TER STEEGE, H. How many tree species and how many of them are there in the Amazon will go extinct? **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, p. 11498-11504. 2008.
- HYATT, L.A.; ROSENBERG, M.S.; HOWARD, T.G.; BOLE, G.; FANG, W.; ANASTASIA, J.; BROWN, K.; GRELLA, R.; HINMAN, K.; KURDZIEL, J.P. & GUREVITCH, J. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. **Oikos**, v. 103, p. 590-602. 2003.
- JANZEN, D.H. Herbivores and number of tree species in tropical forests. **American Naturalist**, v. 104, p. 501-&. 1970.
- KAPOS, V. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. **Journal of Tropical Ecology**, v. 5, p. 173-185. 1989.

- LAURANCE, W.F. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. **Biological Conservation**, v. 141, p. 1731-1744. 2008.
- LAURANCE, W.F.; DELAMONICA, P.; LAURANCE, S.G.; VASCONCELOS, H.L. & LOVEJOY, T.E. Conservation - Rainforest fragmentation kills big trees. **Nature**, v. 404, p. 836-836. 2000.
- LAURANCE, W.F.; FERREIRA, L.V.; RANKIN-DE MERONA, J.M.; LAURANCE, S.G.; HUTCHINGS, R.W. & LOVEJOY, T.E. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. **Conservation Biology**, v. 12, p. 460-464. 1998.
- LAURANCE, W.F.; LOVEJOY, T.E.; VASCONCELOS, H.L.; BRUNA, E.M.; DIDHAM, R.K.; STOUFFER, P.C.; GASCON, C.; BIERREGAARD, R.O.; LAURANCE, S.G. & SAMPAIO, E. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. **Conservation Biology**, v. 16, p. 605-618. 2002.
- LAURANCE, W.F.; NASCIMENTO, H.E.M.; LAURANCE, S.G.; ANDRADE, A.; RIBEIRO, J.E.L.; GIRALDO, J.P.; LOVEJOY, T.E.; CONDIT, R.; CHAVE, J.; HARMS, K.E. & D'ANGELO, S.A. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, p. 19010–19014. 2006a.
- LAURANCE, W.F.; NASCIMENTO, H.E.M.; LAURANCE, S.G.; ANDRADE, A.C.; FEARNSIDE, P.M.; RIBEIRO, J.E.L. & CAPRETZ, R.L. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. **Ecology**, v. 87, p. 469-482. 2006b.

- LAURANCE, W.F.; PEREZ-SALICRUP, D.; DELAMONICA, P.; FEARNSIDE, P.M.; D'ANGELO, S.; JEROZOLINSKI, A.; POHL, L. & LOVEJOY, T.E. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. **Ecology**, v. 82, p. 105-116. 2001.
- LEIGH, E.G.; DAVIDAR, P.; DICK, C.W.; PUYRAVAUD, J.P.; TERBORGH, J.; TER STEEGE, H. & WRIGHT, S.J. Why do some tropical forests have so many species of trees? **Biotropica**, v. 36, p. 447-473. 2004.
- LI, R.; YU, S.; WANG, Y.; STAEHELIN, C. & ZANG, R. Distance-dependent effects of soil-derived biota on seedling survival of the tropical tree legume *Ormosia semicastrata*. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, p. 527-534. 2009.
- LÔBO, D.; LEÃO, T.; MELO, F.P.L.; SANTOS, A.M.M. & TABARELLI, M. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, v. 17, p. 287-296. 2011.
- LOPES, A.V.; GIRAO, L.C.; SANTOS, B.A.; PERES, C.A. & TABARELLI, M. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1154-1165. 2009.
- MANGAN, S.A.; SCHNITZER, S.A.; HERRE, E.A.; MACK, K.M.L.; VALENCIA, M.C.; SANCHEZ, E.I. & BEVER, J.D. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. **Nature**, v. 466, p. 752-U710. 2010.
- MARTINI, A.M.Z.; FIASCHI, P.; AMORIM, A.M. & DA PAIXAO, J.L. A hot-point within a hot-spot: a high diversity site in Brazil's Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, p. 3111-3128. 2007.

- MELO, F.P.L.; DIRZO, R. & TABARELLI, M. Biased seed rain in forest edges: Evidence from the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v. 132, p. 50-60. 2006.
- MELO, F.P.L.; LEMIRE, D. & TABARELLI, M. Extirpation of large-seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic forest fragment. **Ecoscience**, v. 14, p. 124-129. 2007.
- MELO, F.P.L.; MARTINEZ-SALAS, E.; BENITEZ-MALVIDO, J. & CEBALLOS, G. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 26, p. 35-43. 2010.
- MELO, F.P.L.; RODRIGUEZ-HERRERA, B.; CHAZDON, R.L.; MEDELLIN, R.A. & CEBALLOS, G.G. Small Tent-Roosting Bats Promote Dispersal of Large-Seeded Plants in a Neotropical Forest. **Biotropica**, v. 41, p. 737-743. 2009.
- MÉRONA, J.M.R. & HUTCHINGS, R.W. Deforestation effects at the edge of an Amazonian forest fragment: tree mortality, damage, and recruitment. *In*: (eds) Bierregaard, R.O., Gascon, C., Lovejoy, T.E. & Mesquita, R.C.G. **Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest**. Yale University Press, New Haven, pp. 107 - 120. 2001.
- MICHALSKI, F.; NISHI, I. & PERES, C.A. Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. **Biotropica**, v. 39, p. 691-701. 2007.
- MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in ecology & evolution**, v. 10, p. 58-62. 1995.
- NORGHAUER, J.M.; MALCOLM, J.R. & ZIMMERMAN, B.L. Juvenile mortality and attacks by a specialist herbivore increase with conspecific adult basal area of

- Amazonian *Swietenia macrophylla* (Meliaceae). **Journal of Tropical Ecology**, v. 22, p. 451-460. 2006a.
- NORGHAUER, J.M.; MALCOLM, J.R.; ZIMMERMAN, B.L. & FELFILI, J.M. An experimental test of density- and distant-dependent recruitment of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia. **Oecologia**, v. 148, p. 437-446. 2006b.
- NOVOTNY, V. & BASSET, Y. Review - Host specificity of insect herbivores in tropical forests. **Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences**, v. 272, p. 1083-1090. 2005.
- NOVOTNY, V.; BASSET, Y.; MILLER, S.E.; WEIBLEN, G.D.; BREMER, B.; CIZEK, L. & DROZD, P. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. **Nature**, v. 416, p. 841-844. 2002.
- OLIVEIRA, M.A.; GRILLO, A.S. & TABARELLI, M. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. **Oryx**, v. 38, p. 389-394. 2004.
- OLIVEIRA, M.A.; SANTOS, A.M.M. & TABARELLI, M. Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. **Forest Ecology and Management**, v. 256, p. 1910-1917. 2008.
- PAULA, M.D.; ALVES-COSTA, C.P. & TABARELLI, M. Carbon storage in a fragmented landscape of Atlantic forest: the role played by edge-affected habitats and emergent trees. **Tropical Conservation Science**, v. 4, p. 349-358. 2011.
- PETERS, H.A. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. **Ecology Letters**, v. 6, p. 757-765. 2003.

- PINTO, S.R.R.; MENDES, G.; SANTOS, A.M.M.; DANTAS, M.; TABARELLI, M. & MELO, F.P.L. Landscape attributes drive complex spatial microclimate configuration of Brazilian Atlantic forest fragments. **Tropical Conservation Science**, v. 3, p. 389-402. 2010.
- PITMAN, N.C.A.; TERBORGH, J.W.; SILMAN, M.R.; NUNEZ, P.; NEILL, D.A.; CERON, C.E.; PALACIOS, W.A. & AULESTIA, M. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. **Ecology**, v. 82, p. 2101-2117. 2001.
- PÜTZ, S.; GROENEVELD, J.; ALVES, L.F.; METZGER, J.P. & HUTH, A. Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: A modelling study for Brazilian Atlantic forests. **Ecological Modelling**, v. 222, p. 1986-1997. 2011.
- RANTA, P.; BLOM, T.; NIEMELA, J.; JOENSUU, E. & SIITONEN, M. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, p. 385-403. 1998.
- REDFORD, K.H. The empty forest. **Bioscience**, v. 42, p. 412-422. 1992.
- REINHART, K.O.; ROYO, A.A.; KAGEYAMA, S.A. & CLAY, K. Canopy gaps decrease microbial densities and disease risk for a shade-intolerant tree species. **Acta Oecologica-International Journal of Ecology**, v. 36, p. 530-536. 2010.
- RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.J. & HIROTA, M.M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1141-1153. 2009.
- SALA, O.E.; CHAPIN, F.S.; ARMESTO, J.J.; BERLOW, E.; BLOOMFIELD, J.; DIRZO, R.; HUBER-SANWALD, E.; HUENNEKE, L.F.; JACKSON, R.B.;

- KINZIG, A.; LEEMANS, R.; LODGE, D.M.; MOONEY, H.A.; OESTERHELD, M.; POFF, N.L.; SYKES, M.T.; WALKER, B.H.; WALKER, M. & WALL, D.H. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. **Science**, v. 287, p. 1770-1774. 2000.
- SANTO-SILVA, E.E.; ALMEIDA, W.R.; MELO, F.P.L.; ZICKEL, C.S. & TABARELLI, M. The Nature of Seedling Assemblages in a Fragmented Tropical Landscape: Implications for Forest Regeneration. **Biotropica**, v. 45, p. 386-394. 2013.
- SANTOS, B.A.; ARROYO-RODRIGUEZ, V.; MORENO, C.E. & TABARELLI, M. Edge-Related Loss of Tree Phylogenetic Diversity in the Severely Fragmented Brazilian Atlantic Forest. **Plos One**, v. 5. 2010.
- SANTOS, B.A. & BENITEZ-MALVIDO, J. Insect Herbivory and Leaf Disease in Natural and Human Disturbed Habitats: Lessons from Early-Successional Heliconia Herbs. **Biotropica**, v. 44, p. 53-62. 2012.
- SANTOS, B.A.; PERES, C.A.; OLIVEIRA, M.A.; GRILLO, A.; ALVES-COSTA, C.P. & TABARELLI, M. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 141, p. 249-260. 2008.
- SCHUPP, E.W. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity - population implications and the importance of spatial scale. **American Naturalist**, v. 140, p. 526-530. 1992.
- SILMAN, M.R.; TERBORGH, J.W. & KILTIE, R.A. Population regulation of a dominant rain forest tree by a major seed predator. **Ecology**, v. 84, p. 431-438. 2003.

- SILVA, J.M.C. & TABARELLI, M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. **Nature**, v. 404, p. 72-74. 2000.
- SIZER, N. & TANNER, E.V.J. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. **Biological Conservation**, v. 91, p. 135-142. 1999.
- SWAMY, V. & TERBORGH, J.W. Distance-responsive natural enemies strongly influence seedling establishment patterns of multiple species in an Amazonian rain forest. **Journal of Ecology**, v. 98, p. 1096-1107. 2010.
- TABARELLI, M.; AGUIAR, A.V.; GIRAO, L.C.; PERES, C.A. & LOPES, A.V. Effects of Pioneer Tree Species Hyperabundance on Forest Fragments in Northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v. 24, p. 1654-1663. 2010.
- TABARELLI, M.; DA SILVA, M.J.C. & GASCON, C. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 1419-1425. 2004.
- TABARELLI, M.; LOPES, A.V. & PERES, C.A. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. **Biotropica**, v. 40, p. 657-661. 2008.
- TABARELLI, M.; PERES, C.A. & MELO, F.P.L. The 'few winners and many losers' paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. **Biological Conservation**, v. 155, p. 136-140. 2012.
- TER STEEGE, H.; PITMAN, N.C.A.; SABATIER, D.; BARALOTO, C.; SALOMAO, R.P.; GUEVARA, J.E.; PHILLIPS, O.L.; CASTILHO, C.V.; MAGNUSSON, W.E.; MOLINO, J.-F.; MONTEAGUDO, A.; NUNEZ VARGAS, P.; CARLOS MONTERO, J.; FELDPAUSCH, T.R.; CORONADO, E.N.H.; KILLEEN, T.J.; MOSTACEDO, B.; VASQUEZ, R.; ASSIS, R.L.; TERBORGH, J.;

WITTMANN, F.; ANDRADE, A.; LAURANCE, W.F.; LAURANCE, S.G.W.;
MARIMON, B.S.; MARIMON, B.-H., JR.; GUIMARAES VIEIRA, I.C.;
AMARAL, I.L.; BRIENEN, R.; CASTELLANOS, H.; CARDENAS LOPEZ,
D.; DUIVENVOORDEN, J.F.; MOGOLLON, H.F.; DE ALMEIDA MATOS,
F.D.; DAVILA, N.; GARCIA-VILLACORTA, R.; STEVENSON DIAZ, P.R.;
COSTA, F.; EMILIO, T.; LEVIS, C.; SCHIETTI, J.; SOUZA, P.; ALONSO, A.;
DALLMEIER, F.; DUQUE MONTTOYA, A.J.; FERNANDEZ PIEDADE, M.T.;
ARAUJO-MURAKAMI, A.; ARROYO, L.; GRIBEL, R.; FINE, P.V.A.;
PERES, C.A.; TOLEDO, M.; GERARDO, A.A.C.; BAKER, T.R.; CERON, C.;
ENGEL, J.; HENKEL, T.W.; MAAS, P.; PETRONELLI, P.; STROPP, J.;
EUGENE ZARTMAN, C.; DALY, D.; NEILL, D.; SILVEIRA, M.; RIOS
PAREDES, M.; CHAVE, J.; DE ANDRADE LIMA, D.; JORGENSEN, P.M.;
FUENTES, A.; SCHOENGART, J.; CORNEJO VALVERDE, F.; DI FIORE,
A.; JIMENEZ, E.M.; PENUELA MORA, M.C.; FERNANDO PHILLIPS, J.;
RIVAS, G.; VAN ANDEL, T.R.; VON HILDEBRAND, P.; HOFFMAN, B.;
ZENT, E.L.; MALHI, Y.; PRIETO, A.; RUDAS, A.; RUSCHELL, A.R.;
SILVA, N.; VOS, V.; ZENT, S.; OLIVEIRA, A.A.; CANO SCHUTZ, A.;
GONZALES, T.; NASCIMENTO, M.T.; RAMIREZ-ANGULO, H.; SIERRA,
R.; TIRADO, M.; UMANA MEDINA, M.N.; VAN DER HEIJDEN, G.; VELA,
C.I.A.; VILANOVA TORRE, E.; VRIESENDORP, C.; WANG, O.; YOUNG,
K.R.; BAIDER, C.; BALSLEV, H.; FERREIRA, C.; MESONES, I.; TORRES-
LEZAMA, A.; URREGO GIRALDO, L.E.; ZAGT, R.; ALEXIADES, M.N.;
HERNANDEZ, L.; HUAMANTUPA-CHUQUIMACO, I.; MILLIKEN, W.;
PALACIOS CUENCA, W.; PAULETTO, D.; VALDERRAMA SANDOVAL,
E.; VALENZUELA GAMARRA, L.; DEXTER, K.G.; FEELEY, K.; LOPEZ-

- GONZALEZ, G. & SILMAN, M.R. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science**, v. 342, p. 325-+. 2013.
- TERBORGH, J. Using Janzen-Connell to predict the consequences of defaunation and other disturbances of tropical forests. **Biological Conservation**, v. 163, p. 7-12. 2013.
- TERBORGH, J.; LOSOS, E.; RILEY, M.P. & RILEY, M.B. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. **Vegetatio**, v. 108, p. 375-386. 1993.
- TERBORGH, J. & NUÑES-ITURRI, G. Disperser-free tropical forests await an unhappy fate. In: (eds) Laurance, W.F. & Peres, C.A. **Emerging threats to tropical forests**. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 241-252. 2006.
- TERBORGH, J.; NUNEZ-ITURRI, G.; PITMAN, N.C.A.; VALVERDE, F.H.C.; ALVAREZ, P.; SWAMY, V.; PRINGLE, E.G. & PAINE, C.E.T. Tree recruitment in an empty forest. **Ecology**, v. 89, p. 1757-1768. 2008.
- TERBORGH, J.; PITMAN, N.; SILMAN, M.; SCHICHTER, H. & NÚÑEZ, P. Maintenance of tree diversity in tropical forests. In: ed. Levey, D.J. **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. CABI Publishing, Wallingford, pp. 1-17. 2002.
- TSCHARNTKE, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; KRUESS, A. & THIES, C. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. **Ecological Research**, v. 17, p. 229-239. 2002.
- URBAS, P.; ARAUJO, M.V., JR.; LEAL, I.R. & WIRTH, R. Cutting more from cut forests: Edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. **Biotropica**, v. 39, p. 489-495. 2007.

- WILLIG, M.R.; PRESLEY, S.J.; BLOCH, C.P.; HICE, C.L.; YANOVIK, S.P.; DIAZ, M.M.; CHAUCA, L.A.; PACHECO, V. & WEAVER, S.C. Phyllostomid bats of lowland Amazonia: Effects of habitat alteration on abundance. **Biotropica**, v. 39, p. 737-746. 2007.
- WIRTH, R.; MEYER, S.T.; LEAL, I.R. & TABARELLI, M. Plant herbivore interactions at the forest edge. *In*: (eds) Luttge, U., Beyschlag, W. & Murata, J. **Progress in Botany**. pp. 423-448. 2008.
- WRIGHT, S.J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**, v. 130, p. 1-14. 2002.
- WRIGHT, S.J. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. **Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics**, v. 6, p. 73-86. 2003.
- WYATT, J.L. & SILMAN, M.R. Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. **Oecologia**, v. 140, p. 26-35. 2004.
- YAMAZAKI, M.; IWAMOTO, S. & SEIWA, K. Distance- and density-dependent seedling mortality caused by several diseases in eight tree species co-occurring in a temperate forest. **Plant Ecology**, v. 201, p. 181-196. 2009.

4. CAPÍTULO 1

HIPERABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES PIONEIRAS EM PEQUENOS REMANESCENTES DA FLORESTA ATLÂNTICA

Edgar E. Santo-Silva^{a*}, Marcelo Tabarelli^a, Carlos A. Peres^b

^a Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, Av. Prof. Moraes Rego, S/N, Cidade Universitária, 50670-901, Recife-PE, Brasil.

^b School of Environmental Sciences, University of East Anglia, Norwich Research Park, Norwich, NR47TJ, UK.

* e-mail: edgar.ssilva@ufpe.br

Manuscrito a ser submetido para o periódico Biological Conservation.

RESUMO

A perda e fragmentação de habitat têm alterado drasticamente as assembleias arbóreas, criando uma flora composta predominantemente por espécies pioneiras e com sementes pequenas. Todavia, ainda é incerto se atributos como o nicho de regeneração e o tamanho de semente são bons preditores de quais espécies tendem a permanecer e/ou se proliferar nessas paisagens fragmentadas. Neste estudo, nós analisamos as densidades populacionais de espécies arbóreas em uma paisagem de Floresta Atlântica com aproximadamente 200 anos de fragmentação e avaliamos se o nicho de regeneração e o tamanho de semente explicam o aumento nas densidades populacionais em pequenos fragmentos florestais. Nós analisamos assembleias de árvores adultas e plântulas em 19 pequenos fragmentos florestais (<100 ha) e em 20 áreas de floresta madura no maior remanescente (3500 ha). Nas assembleias de adultos e plântulas, 56% e 63% das espécies, respectivamente, tiveram maiores densidades em pequenos fragmentos florestais. Essas maiores densidades populacionais foram explicadas apenas pelo nicho de regeneração, sendo as pioneiras as espécies que mais aumentaram suas densidades nos pequenos fragmentos. Entretanto, muitas espécies pioneiras nas assembleias de plântulas apresentaram uma densidade populacional muito baixa ou não foram encontradas nos pequenos fragmentos. Assim, nossos resultados demonstram que a flora de pequenos fragmentos tende a ser composta por um pequeno grupo de espécies pioneiras hiperabundantes e por poucas espécies raras. Mesmo após 200 anos de fragmentação, pequenos fragmentos circundados por matrizes não florestadas podem continuar apresentando respostas negativas a fragmentação e perda de habitat.

Palavras-chave: Assembleias arbóreas, densidade populacional, floresta tropical, fragmentação florestal, nicho de regeneração, tamanho de semente.

1. INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são os ambientes mais biodiversos e, ao mesmo tempo, mais desmatados e fragmentados no mundo (FAO, 2011; Fearnside & Barbosa, 2004). Atividades antrópicas, tais como a o uso da terra para criação de áreas de pastos ou monocultura, têm alterado drasticamente a configuração das paisagens de floresta tropical, sendo consideradas uma das maiores responsáveis pela crise global de biodiversidade (Sala et al., 2000). Embora tenha sido sugerido que grandes remanescentes florestais são mais efetivos para a conservação de espécies (Laurance, 2005; Peres, 2005), encontrar esses remanescentes já não é possível em muitas áreas de floresta tropical. Na Floresta Atlântica brasileira, por exemplo, os remanescentes florestais representam apenas 11,7% da vegetação original e aproximadamente 83% desses remanescentes possuem menos de 50 ha (Ribeiro et al., 2009). Diante desse cenário, ecólogos e biólogos da conservação estão depositando sua esperança nessas paisagens antropizadas (Melo et al., 2013), entretanto, o potencial dessas paisagens para a manutenção de biodiversidade ainda é incerto (veja Arroyo-Rodriguez et al., 2012; Arroyo-Rodriguez et al., 2009; Santos et al., 2010; Santos et al., 2008).

Essas paisagens antropizadas são compostas por pequenos fragmentos florestais circundados por matrizes não florestadas, tais como monoculturas e áreas de pasto, e a maioria desses remanescentes florestais sofrem perturbações constantes dos efeitos de borda (Melo et al., 2013). De fato, os efeitos de borda são os principais responsáveis pelas mudanças na flora em paisagens fragmentadas, conduzindo a flora desses ambientes para um estágio inicial de sucessão ecológica (Pütz et al., 2011; Tabarelli et al., 2008). Os efeitos de borda, como o aumento na luminosidade e temperatura e a redução na umidade (Kapos, 1989), ocasionam uma alta mortalidade árvores (D'Angelo

et al., 2004; Laurance et al., 2000) e criam um ambiente favorável para o recrutamento e ciclos de auto-substituição de espécies pioneiras (Tabarelli et al., 2008), consideradas as espécies “vencedoras” em pequenos fragmentos florestais (Tabarelli et al., 2012). Evidências dessa proliferação e manutenção de espécies pioneiras têm sido obtidas tanto na Floresta Amazônica (Laurance et al., 2011) como na Floresta Atlântica, onde pequenos fragmentos florestais com aproximadamente 200 anos apresentam em média um incremento de 73% na riqueza relativa de espécies pioneiras em relação a áreas de floresta madura (Santos et al., 2008). Como resultado, essas paisagens fragmentadas tendem a apresentar uma flora simplificada com baixa diversidade funcional, onde espécies tolerantes à sombra (Santo-Silva et al., 2013; Santos et al., 2008), emergentes (Oliveira et al., 2008), polinizadas por vertebrados (Girão et al., 2007; Lopes et al., 2009) e com madeira densa (Michalski et al., 2007), aparentemente têm dificuldades de recrutar e manter populações viáveis. Adicionalmente, falhas no processo de dispersão de sementes grandes devido ao forte processo de defaunação influenciam negativamente a abundância de espécies com tais sementes, contribuindo para a formação de assembleias compostas predominantemente por espécies de sementes pequenas (Melo et al., 2006; Melo et al., 2010; Santo-Silva et al., 2013). Consequentemente, esse predomínio de espécies pioneiras e com sementes pequenas tem aumentado a similaridade florística em escala regional, resultando em um processo de homogeneização da biota (Lôbo et al., 2011).

Apesar do rearranjo da flora em pequenos fragmentos florestais ser bem demonstrado (Laurance et al., 2006; Santo-Silva et al., 2013; Santos et al., 2008), nós não estamos totalmente convencidos que o nicho de regeneração (i.e., pioneiras e tolerantes à sombra) e o tamanho de semente são bons preditores de quais espécies tendem a permanecer e/ou se proliferar nessas paisagens. Por exemplo, mesmo sendo

um habitat dominado por pioneiras, áreas afetadas pela borda parecem ser habitats inóspitos para espécies pioneiras de ciclo de vida longo (Santos et al., 2012). Nós propomos que uma avaliação das densidades populacionais pode proporcionar uma melhor inferência sobre quais espécies tendem a permanecer em paisagens fragmentadas. Mais especificamente, a avaliação de possíveis mudanças nas densidades de várias populações arbóreas, bem como a comparação entre estágios ontogenéticos (i.e., adultos e plântulas), podem fornecer subsídios para entender se o nicho de regeneração e o tamanho de semente garantem a permanência e/ou proliferação de espécies em paisagens fragmentadas.

Neste estudo, nós analisamos as densidades populacionais de espécies arbóreas em uma paisagem de Floresta Atlântica com mais de 200 anos de fragmentação (Santos et al., 2010). Se o nicho de regeneração e o tamanho de semente são atributos chave para a manutenção e proliferação de espécies em paisagens fragmentadas, nós esperamos que populações de espécies pioneiras e com sementes pequenas apresentem maiores densidades em pequenos fragmentos florestais. Primeiro, nós documentamos as diferenças nas densidades populacionais entre habitats (pequenos fragmentos florestais vs. floresta madura no interior de um grande remanescente) separadamente no estágio de plântula e adulto e posteriormente comparamos os dois estágios ontogenéticos. Segundo, dado que nós observamos que apenas algumas das espécies pioneiras aumentaram sua densidade populacional nos fragmentos florestais, nós também avaliamos se as espécies pioneiras que estão proliferando em pequenos fragmentos florestais possuem ciclo de vida curto, usando a densidade da madeira como indicador do tempo do ciclo de vida. Terceiro, examinamos de que forma as mudanças nas densidades populacionais podem influenciar na estrutura das comunidades. Por último, nós discutimos sobre os possíveis mecanismos biológicos responsáveis por essas

mudanças nas densidades populacionais e suas implicações para conservação de espécies em paisagens fragmentadas.

2. MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado em uma paisagem severamente fragmentada de Floresta Atlântica, localizada na propriedade da Usina Serra Grande, nordeste do Brasil (8°30' S, 35° 50' O; Fig. 1). A paisagem estudada apresenta uma área de 667 km² e possui 9000 ha de floresta, distribuídos em 109 fragmentos florestais com tamanhos variando entre 1,6 e 3500 ha e completamente circundados por uma matriz homogênea de cana-de-açúcar. A região apresenta um clima tropical, com precipitação anual de aproximadamente 2000 mm e temperatura variando entre 22 °C e 24 °C. A estação seca no local apresenta uma duração de três meses, compreendendo o período de novembro a janeiro. A vegetação é do tipo floresta Ombrófila Aberta Submontana (Veloso et al., 1991) e as famílias com maior número de espécies são Lauraceae, Sapotaceae, Moraceae e Fabaceae (Grillo et al., 2005).

A exploração da terra para o cultivo de cana-de-açúcar em Serra Grande data do século XIX (Santos et al., 2008). Assim, Serra Grande representa uma paisagem antiga, cuja forma e tamanho dos fragmentos são mantidos estáveis para garantir o suprimento de água para a cana-de-açúcar. Nesta paisagem se encontra o maior remanescente de Floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco, o fragmento de Coimbra (aproximadamente 3500 ha). Apesar de não constituir uma floresta contínua, o fragmento de Coimbra possui áreas de floresta madura que aparentemente não sofrem

os efeitos de borda, apresentando flora e fauna com espécies típicas de áreas não perturbadas de floresta (Oliveira et al., 2004; Santos et al., 2008). Devido a essas características, essas áreas de floresta madura foram utilizadas em estudos anteriores como áreas controle (veja Girão et al., 2007; Lopes et al., 2009; Santo-Silva et al., 2013; Santos et al., 2008; Tabarelli et al., 2010).

2.2. *Levantamento da flora*

O levantamento da flora foi realizado durante a estação seca. As assembleias arbóreas foram amostradas em 39 parcelas de 0,1 ha (10 m × 100 m) em dois tipos de habitat: (1) áreas de floresta madura – 20 parcelas em áreas de floresta preservada no interior do fragmento de Coimbra, localizadas a uma distância mínima de 200 m da borda florestal e em áreas sem efeito de borda detectável; e (2) fragmentos florestais – 19 parcelas em 19 fragmentos florestais completamente circundadas por uma matriz de cana-de-açúcar com tamanhos variando entre 3,4 e 91,2 ha (média = 40,9; mediana = 31,7), sendo uma parcela no centro geométrico de cada fragmento. Para o levantamento das assembleias dos indivíduos adultos, foram amostrados e identificados todos os indivíduos com $DAP \geq 10$ cm. Com relação às assembleias de plântulas, nós amostramos aleatoriamente 100 indivíduos por parcela com altura ≥ 10 cm e ≤ 50 cm. Para a seleção aleatória das plântulas, foram sorteados pontos dentro das parcelas por meio de um sistema simples de coordenadas, onde foi coletada a plântula mais próxima de cada ponto. Nós optamos por esse método para evitar agregações monoespecíficas de plântulas e para igualar o tamanho da amostra entre os diferentes sítios. Essas bases de dados das assembleias de adultos e plântulas foram anteriormente utilizadas em Santos et al. (2008) e Santo-Silva et al. (2013), respectivamente. A distribuição espacial das

parcelas foi limitada devido ao fato de que todas as áreas de floresta madura se encontram dentro de Coimbra, que representa um único fragmento florestal. Entretanto, efeitos da distribuição espacial na composição florística não têm sido observados na paisagem de Serra Grande (Santos et al., 2008).

2.3. Grupos funcionais

Para identificar quais os atributos ecológicos são responsáveis pelo aumento em densidades populacionais nos fragmentos florestais, todas as espécies identificadas foram classificadas em grupos funcionais de acordo com o nicho de regeneração e o tamanho de sementes. Esses atributos foram selecionados, pois são os principais responsáveis por alterações na estrutura e composição das assembleias de árvores adultas e plântulas (Santo-Silva et al., 2013; Santos et al., 2008). Com relação ao nicho de regeneração as espécies foram classificadas em: (1) pioneiras – espécies que necessitam de áreas ensolaradas para recrutar, como áreas de borda e clareiras; e (2) tolerantes à sombra – espécies capazes de regenerar em locais sombreados da floresta (Hartshorn, 1978). De acordo com o tamanho de semente as espécies foram classificadas em quatro grupos: (1) sementes pequenas – $< 0,6$ cm de comprimento; (2) sementes médias – 0,6-1,5 cm; (3) sementes grandes – 1,6-3 cm; e (4) sementes muito grandes – > 3 cm. Todos esses critérios para classificação das espécies em grupos funcionais foram utilizados em estudos anteriores (e.g., Oliveira et al., 2004; Santo-Silva et al., 2013; Santos et al., 2008). As informações sobre os atributos das espécies foram obtidas a partir de uma ampla revisão da literatura, incluindo teses de doutorado e listas de espécies (e.g., Lorenzi, 1992; Oliveira, 2007; van Roosmalen, 1985) e pelo conhecimento acumulado pelo nosso grupo de pesquisa por mais de dez anos em

estudos realizados na Floresta Atlântica (e.g., Melo et al., 2006; Oliveira et al., 2004; Santo-Silva et al., 2013; Silva & Tabarelli, 2000; Tabarelli et al., 1999; Tabarelli & Peres, 2002).

2.4. *Análise dos dados*

Para avaliar as mudanças nas densidades populacionais, nós selecionamos todos os indivíduos identificados pelo menos até o nível de gênero e com informações sobre nicho de regeneração e tamanho de semente. Para cada estágio ontogenético (plântulas e adultos) e tipo de habitat (floresta madura e pequenos fragmentos), nós calculamos as densidades médias das espécies em 0,1 ha. Para inferir se uma espécie apresentava um incremento ou decréscimo em sua densidade nos fragmentos florestais, nós calculamos a razão entre a densidade média nos fragmentos florestais e nas áreas de floresta madura, separadamente para as assembleias de plântulas e adultos. Razões maiores que 1 indicam que a espécie apresenta maior densidade populacional nos pequenos fragmentos que nas áreas de floresta madura. Uma vez que algumas espécies foram encontradas em apenas um tipo de habitat, nós decidimos adicionar um indivíduo para todas as espécies em cada tipo de habitat para viabilizar o cálculo da razão densidade média nos fragmentos florestais pela densidade média na floresta madura.

Nós realizamos GLMs (do inglês, *General Linear Models*) utilizando o nicho de regeneração e o tamanho de semente como variáveis independentes e a razão da densidade nos fragmentos florestais pela densidade na floresta madura como variável dependente. Nós realizamos GLMs separadamente para as assembleias de plântulas e adultos. A razão da densidade em fragmentos florestais pela densidade em áreas de floresta madura foi logaritimizada. Adicionalmente, para inferir se as espécies pioneiras

que estão proliferando nos pequenos fragmentos florestais apresentam ciclo de vida curto, nós utilizamos a densidade da madeira como um indicativo do tempo do ciclo de vida, uma vez que árvores de ciclo de vida curto e crescimento rápido normalmente apresentam madeira menos densa (Enquist et al., 1999; Grime & Hunt, 1975). Os dados de densidade de madeira foram obtidos em Zanne et al. (2009). Quando nós não obtivemos a densidade da madeira de uma determinada espécie, nós utilizamos a média para o gênero ou família. Para testar se as espécies pioneiras que estão proliferando nos pequenos fragmentos florestais apresentam madeira menos densa, nós realizamos GLM's separadamente para assembleia de plântulas e adultos. Finalmente, nós criamos curvas de ranking de espécies em função de sua abundância e do número de parcelas encontradas para cada habitat utilizando todas as espécies encontradas nas assembleias de adultos e plântulas (Magurran, 1988). Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R (R Core Team, 2012).

3. RESULTADOS

3.1. Diferenças entre habitats nas densidades populacionais

No total, nós analisamos 2778 indivíduos adultos e 2640 plântulas, que corresponderam a 103 e 76 espécies, respectivamente. Nas assembleias de adultos, nós observamos que 58 (56,3%) espécies apresentavam densidades mais elevadas nos fragmentos florestais em relação às áreas de floresta madura (i.e., densidade média nos fragmentos florestais/densidade média na floresta madura > 1) (Tabela 1). Esse grupo de espécies foi composto predominantemente por espécies pioneiras (62,1%) e com sementes médias (60,3%) ou pequenas (24,1%). Espécies com sementes grandes e

muito grandes representaram 12% e 3,4% dessas espécies com maior densidade nos pequenos fragmentos, respectivamente. De modo geral, as espécies tolerantes à sombra apresentaram densidades baixas nos fragmentos florestais (Fig. 2A). Todavia, apenas o nicho de regeneração influenciou na alteração da densidade de espécies nas assembleias de adultos, sendo as espécies pioneiras as que apresentam maior incremento em sua densidade nos fragmentos florestais (tamanho de semente, $F = 2,23$, $gl = 1$, $P = 0,139$; nicho de regeneração, $F = 4,76$, $gl = 1$, $P = 0,031$; Fig. 2C).

Com relação às assembleias de plântulas, 48 (63,2%) espécies apresentaram densidades maiores nos fragmentos florestais (Tabela 1). Assim como nas assembleias de adultos, essas espécies são predominantemente pioneiras (72,9%; Fig. 2B) e possuem sementes médias (50%) ou pequenas (27,1%). Espécies com sementes grandes e muito grandes representaram 12,5% e 10,4% dessas espécies com maior densidade nos pequenos fragmentos, respectivamente. As espécies pioneiras apresentaram uma maior razão da densidade nos fragmentos florestais pela densidade na floresta madura ($F = 4.59$, $gl = 1$, $P = 0,035$; Fig. 2D), porém, nenhum efeito do tamanho de semente foi detectado ($F = 0,78$, $gl = 1$, $P = 0,379$). Além disso, esse padrão de incremento na densidade nos fragmentos florestais pelas espécies pioneiras foi visualmente mais evidente nas assembleias de plântulas que de adultos (Fig. 2A, B).

Quando comparados os dois estágios ontogenéticos, as espécies tolerantes à sombra de um modo geral demonstram uma diminuição na densidade em toda a paisagem (Fig. 3A). Entretanto, as espécies pioneiras não apresentaram um padrão definido. Apesar de algumas espécies pioneiras apresentarem um aumento na densidade populacional nos fragmentos florestais, nós observamos que muitas estão aumentando suas densidades nas áreas de floresta madura ou se tornando extremamente raras em toda paisagem (Fig. 3B).

3.2. Densidade da madeira vs. razão da densidade populacional nos fragmentos florestais pela densidade na floresta madura de espécies pioneiras

Nas assembleias de adultos, nós analisamos 62 espécies pioneiras com densidade média de madeira $0,6 \pm 0,16 \text{ g/cm}^3$ (media $\pm$ DP). Com relação às assembleias de plântulas, 52 espécies pioneiras foram analisadas e a média da densidade de madeira dessas espécies foi $0,63 \pm 0,14 \text{ g/cm}^3$. Para ambos os estágios, não foi observada uma relação entre a densidade da madeira e a razão da densidade média nos fragmentos florestais pela densidade média na floresta madura (adultos, $R^2 = 0,002$, $N = 62$, $P = 0,716$; plântulas, $R^2 = 0,06$, $N = 52$, $P = 0,081$).

3.3. Curvas de ranking de species

Para construção das curvas de *ranking* foram analisadas 219 espécies nas assembleias de adultos e 195 nas assembleias de plântulas. O *ranking* das espécies em função da abundância relativa demonstrou uma estrutura similar entre as assembleias de adultos e plântulas na floresta madura, porém, as assembleias de plântulas nos fragmentos florestais apresentam um número bastante reduzido de espécies raras (Fig. 4A, B). Um padrão similar foi encontrado no *ranking* de espécies em função do número de parcelas em que foram encontradas, uma vez que as assembleias de plântulas nos pequenos fragmentos apresentaram um número reduzido de espécies com distribuição restrita (Fig. 4C, D).

4. DISCUSSÃO

Embora o tamanho de semente e o nicho de regeneração sejam atributos relacionados à vulnerabilidade das espécies de árvores em algumas florestas fragmentadas (Laurance et al., 2006; Melo et al., 2010; Santo-Silva et al., 2013; Santos et al., 2008), nossas análises de densidade populacional demonstram que o fato de uma espécie ser pioneira e possuir semente pequena não garante a persistência e/ou proliferação da mesma nessas paisagens antropizadas. Nossos resultados sustentam a hipótese que pequenos fragmentos florestais estão sendo conduzidos para um estágio inicial de sucessão ecológica, apresentando uma flora predominantemente composta por espécies pioneiras (Tabarelli et al., 2008). Entretanto, o fato de muitas espécies pioneiras nas assembleias de plântulas apresentarem uma densidade populacional muito baixa ou não serem encontradas nos pequenos fragmentos, indica que as espécies que estão se proliferando nos fragmentos representam apenas um subgrupo das espécies pioneiras. Assim, a flora arbórea futura nos pequenos fragmentos florestais tende a ser composta por um pequeno grupo de espécies pioneiras hiperabundantes e por poucas espécies raras, além de apresentar baixa beta-diversidade.

A ideia que o tamanho de semente é um fator chave para a manutenção de uma espécie em habitats fragmentados tem sido bastante estudada (Melo et al., 2010; Santo-Silva et al., 2013; Santos et al., 2008). Vários estudos argumentam que a redução na abundância de frugívoros de médio e grande porte reduz a dispersão de espécies com sementes grandes (e.g., Cramer et al., 2007; Peres & Palacios, 2007; Silva & Tabarelli, 2000), o que resultaria em uma chuva de sementes alterada (Melo et al., 2006) e, conseqüentemente, em um aumento na abundância relativa de indivíduos com sementes pequenas (Melo et al., 2007; Melo et al., 2010; Santo-Silva et al., 2013). Evidências

dessa falha no processo de dispersão foram observadas inclusive em pequenos fragmentos florestais na paisagem de Serra Grande (Portes, 2012). Todavia, o fato das mudanças nas densidades populacionais ocorrerem independentemente do tamanho de semente neste estudo indica que proliferação de espécies em pequenos fragmentos florestais não está associada a falhas no processo de dispersão. Dessa forma, é provável que os atributos responsáveis pela manutenção e proliferação das espécies em paisagens fragmentadas estejam associados à capacidade de recrutamento e estabelecimento dos indivíduos.

Apesar dos constantes efeitos de borda tornarem os pequenos fragmentos um ambiente favorável para o recrutamento de espécies pioneiras (Laurance et al., 1998; Tabarelli et al., 2008), nossos resultados demonstram que apenas um subgrupo delas está se proliferando nesses fragmentos. Recentemente, Santos et al. (2012) sugeriram que espécies pioneiras de ciclo de vida longo seriam afetadas negativamente pela fragmentação florestal, dado que seus adultos emergentes apresentam maior mortalidade em áreas de borda (D'Angelo et al., 2004; Laurance & Curran, 2008; Laurance et al., 2000), resultando em um menor recrutamento dessas espécies. Entretanto, essa não parece ser a explicação para o que está ocorrendo na paisagem de Serra Grande por dois motivos. Primeiro, utilizando a densidade da madeira como um indicativo do tempo do ciclo de vida, nós não observamos nenhuma evidência que suporte a hipótese que espécies pioneiras de ciclo de vida curto tendem a predominar em pequenos fragmentos florestais. Segundo, as assembleias de plântulas em áreas de floresta madura e pequenos fragmentos não diferem com relação à riqueza de espécies emergentes (Santo-Silva et al., 2013). Como os pequenos fragmentos em Serra Grande apresentam microclima alterado devido a maior penetração de luz solar (e.g., maior temperatura; G. Mendes, *dados não publicados*), nós sugerimos que espécies pioneiras com atributos

ecofisiológicos que confirmam uma maior tolerância a esse microclima (e.g., maior tolerância ao déficit hídrico) obtenham maior sucesso no recrutamento.

Além disso, as densidades bastante elevadas nos fragmentos florestais apresentadas por algumas espécies sugerem que os pequenos fragmentos possam apresentar um relaxamento nos mecanismos de controle de densidade populacional. Por exemplo, nós observamos que as espécies *Byrsonima sericea* DC. e *Cupania reacemosa* (Vell.) Radlk. apresentaram densidade média 52 e 36 vezes maior nos pequenos fragmentos, respectivamente. Em escala local, inimigos naturais como predadores de sementes, herbívoros e patógenos desempenham um papel fundamental no controle das densidades populacionais, ocasionando maior mortalidade de sementes e plântulas onde essas são mais adensadas e próximas à planta parental (Bell et al., 2006; Norghauer et al., 2006a; Norghauer et al., 2006b), o que contribui para uma maior coexistência de espécies (Harms et al., 2000). Todavia, a fragmentação florestal e as perturbações decorrentes desta, principalmente os efeitos de borda, podem afetar negativamente esses inimigos naturais, comprometendo o controle populacional de determinadas espécies. O estudo dos mecanismos de mortalidade em florestas fragmentadas pode ajudar a elucidar os reais fatores que contribuem para o incremento de pioneiras, dado que inimigos naturais podem ser mais influentes no recrutamento de espécies que fatores ambientais (Wright, 2002).

Em conclusão, mesmo após 200 anos de fragmentação, pequenos fragmentos circundados por matrizes não florestadas podem continuar a apresentar respostas negativas a fragmentação e perda de habitat. Dessa forma, a perda de espécies documentada até o momento (Santo-Silva et al., 2013; Santos et al., 2008) pode ser ainda mais drástica no futuro. Além disso, a flora futura desses fragmentos provavelmente apresentará valores de similaridade florística maiores que os já

reportados (Lôbo et al., 2011), contribuindo para a homogeneização biótica. Diante disso, nós acreditamos que esses pequenos fragmentos florestais, no seu atual estado, apresentam baixo potencial para a conservação de espécies típicas de floresta madura. Entretanto, é importante ressaltar que essa conclusão parece não se aplicar para todas as paisagens severamente fragmentadas (Arroyo-Rodriguez et al., 2009; Sanchez-Gallen et al., 2010). Paisagens como a de Serra Grande continuarão a apresentar assembleias empobrecidas enquanto os fragmentos florestais persistirem totalmente influenciados pelos efeitos de borda. Iniciativas de conservação que visem mitigar os efeitos de borda são necessárias para interromper a perda de biodiversidade em pequenos fragmentos florestais. Se esses efeitos não forem mitigados, a capacidade de manutenção de biodiversidade nesses fragmentos poderá estar comprometida permanentemente.

REFERÊNCIAS

- Arroyo-Rodriguez, V., Cavender-Bares, J., Escobar, F., Melo, F.P.L., Tabarelli, M., Santos, B.A., 2012. Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology* 100, 702-711.
- Arroyo-Rodriguez, V., Pineda, E., Escobar, F., Benitez-Malvido, J., 2009. Value of Small Patches in the Conservation of Plant-Species Diversity in Highly Fragmented Rainforest. *Conservation Biology* 23, 729-739.
- Bell, T., Freckleton, R.P., Lewis, O.T., 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. *Ecology Letters* 9, 569-574.
- Cramer, J.M., Mesquita, R.C.G., Williamson, G.B., 2007. Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. *Biological Conservation* 137, 415-423.
- D'Angelo, S.A., Andrade, A.C.S., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Mesquita, R.C.G., 2004. Inferred causes of tree mortality in fragmented and intact Amazonian forests. *Journal of Tropical Ecology* 20, 243-246.
- Enquist, B.J., West, G.B., Charnov, E.L., Brown, J.H., 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401, 907-911.
- FAO, 2011. State of the World's Forests 2011. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Fearnside, P.M., Barbosa, K.I., 2004. Accelerating deforestation in Brazilian Amazonia: towards answering open questions. *Environmental Conservation* 31, 7-10.
- Girão, L.C., Lopes, A.V., Tabarelli, M., Bruna, E.M., 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. *Plos One* 2, e908.

- Grillo, A.S., Oliveira, M.A., Tabarelli, M., 2005. Árvores, In *Diversidade biológica e conservação da floresta Atlântica ao norte do rio São Francisco*. eds K. Pôrto, J.S. Almeida-Cortez, M. Tabarelli, pp. 191-216. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Grime, J.P., Hunt, R., 1975. Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63, 393-422.
- Harms, K.E., Wright, S.J., Calderon, O., Hernandez, A., Herre, E.A., 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404, 493-495.
- Hartshorn, G.S., 1978. Treefalls and tropical forest dynamics, In *Tropical trees as living systems*. eds P.B. Tomlinson, M.H. Zimmermann, pp. 617–638. Cambridge University Press, New York.
- Kapos, V., 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5, 173-185.
- Laurance, W.F., 2005. When bigger is better: the need for Amazonian mega-reserves. *Trends in ecology & evolution* 20, 645-648.
- Laurance, W.F., Camargo, J.L.C., Luizao, R.C.C., Laurance, S.G., Pimm, S.L., Bruna, E.M., Stouffer, P.C., Williamson, G.B., Benitez-Malvido, J., Vasconcelos, H.L., Van Houtan, K.S., Zartman, C.E., Boyle, S.A., Didham, R.K., Andrade, A., Lovejoy, T.E., 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation* 144, 56-67.
- Laurance, W.F., Curran, T.J., 2008. Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: A review and synthesis. *Austral Ecology* 33, 399-408.

- Laurance, W.F., Delamonica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L., Lovejoy, T.E., 2000. Conservation - Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404, 836-836.
- Laurance, W.F., Ferreira, L.V., Rankin-De Merona, J.M., Laurance, S.G., Hutchings, R.W., Lovejoy, T.E., 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 12, 460-464.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A.C., Fearnside, P.M., Ribeiro, J.E.L., Capretz, R.L., 2006. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87, 469-482.
- Lôbo, D., Leão, T., Melo, F.P.L., Santos, A.M.M., Tabarelli, M., 2011. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions* 17, 287-296.
- Lopes, A.V., Girao, L.C., Santos, B.A., Peres, C.A., Tabarelli, M., 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 142, 1154-1165.
- Lorenzi, H., 1992. *Árvores brasileiras*. Plantarum, Nova Odessa.
- Magurran, A.E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Melo, F.P.L., Arroyo-Rodriguez, V., Fahrig, L., Martinez-Ramos, M., Tabarelli, M., 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in ecology & evolution* 28, 462-468.
- Melo, F.P.L., Dirzo, R., Tabarelli, M., 2006. Biased seed rain in forest edges: Evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 132, 50-60.

- Melo, F.P.L., Lemire, D., Tabarelli, M., 2007. Extirpation of large-seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic forest fragment. *Ecoscience* 14, 124-129.
- Melo, F.P.L., Martinez-Salas, E., Benitez-Malvido, J., Ceballos, G., 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26, 35-43.
- Michalski, F., Nishi, I., Peres, C.A., 2007. Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 39, 691-701.
- Norghauer, J.M., Malcolm, J.R., Zimmerman, B.L., 2006a. Juvenile mortality and attacks by a specialist herbivore increase with conspecific adult basal area of Amazonian *Swietenia macrophylla* (Meliaceae). *Journal of Tropical Ecology* 22, 451-460.
- Norghauer, J.M., Malcolm, J.R., Zimmerman, B.L., Felfili, J.M., 2006b. An experimental test of density- and distant-dependent recruitment of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia. *Oecologia* 148, 437-446.
- Oliveira, M.A., 2007. Fragmentação e riqueza de árvores em escala local e regional na floresta Atlântica nordestina: implicações para a conservação, In Departamento de Botânica. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Oliveira, M.A., Grillo, A.S., Tabarelli, M., 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38, 389-394.
- Oliveira, M.A., Santos, A.M.M., Tabarelli, M., 2008. Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. *Forest Ecology and Management* 256, 1910-1917.

- Peres, C.A., 2005. Why we need megareserves in Amazonia. *Conservation Biology* 19, 728-733.
- Peres, C.A., Palacios, E., 2007. Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: Implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* 39, 304-315.
- Portes, P.V.A., 2012. Chuva de sementes em uma paisagem de floresta Atlântica: graves falhas no processo de dispersão de sementes, In Department of Botany. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Pütz, S., Groeneveld, J., Alves, L.F., Metzger, J.P., Huth, A., 2011. Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: A modelling study for Brazilian Atlantic forests. *Ecological Modelling* 222, 1986-1997.
- R Core Team, 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, <http://www.R-project.org/>.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142, 1141-1153.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Sanchez-Gallen, I., Alvarez-Sanchez, F.J., Benitez-Malvido, J., 2010. Structure of the advanced regeneration community in tropical rain forest fragments of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 143, 2111-2118.

- Santo-Silva, E.E., Almeida, W.R., Melo, F.P.L., Zickel, C.S., Tabarelli, M., 2013. The Nature of Seedling Assemblages in a Fragmented Tropical Landscape: Implications for Forest Regeneration. *Biotropica* 45, 386-394.
- Santos, B.A., Arroyo-Rodriguez, V., Moreno, C.E., Tabarelli, M., 2010. Edge-Related Loss of Tree Phylogenetic Diversity in the Severely Fragmented Brazilian Atlantic Forest. *Plos One* 5.
- Santos, B.A., Peres, C.A., Oliveira, M.A., Grillo, A., Alves-Costa, C.P., Tabarelli, M., 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141, 249-260.
- Santos, G.G.A., Santos, B.A., Nascimento, H.E.M., Tabarelli, M., 2012. Contrasting Demographic Structure of Short- and Long-lived Pioneer Tree Species on Amazonian Forest Edges. *Biotropica* 44, 771-778.
- Silva, J.M.C., Tabarelli, M., 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404, 72-74.
- Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Girao, L.C., Peres, C.A., Lopes, A.V., 2010. Effects of Pioneer Tree Species Hyperabundance on Forest Fragments in Northeastern Brazil. *Conservation Biology* 24, 1654-1663.
- Tabarelli, M., Lopes, A.V., Peres, C.A., 2008. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. *Biotropica* 40, 657-661.
- Tabarelli, M., Mantovani, W., Peres, C.A., 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91, 119-127.
- Tabarelli, M., Peres, C.A., 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation* 106, 165-176.

- Tabarelli, M., Peres, C.A., Melo, F.P.L., 2012. The 'few winners and many losers' paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation* 155, 136-140.
- van Roosmalen, M.G.M., 1985. Fruits of the Guianan flora. Institute of Systematic Botany, Utrecht.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., Lima, J.C.A., 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- Wright, S.J., 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130, 1-14.
- Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C., Chave, J., 2009. Global wood density database, In *Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum*. Dryad Digital Repository. doi:10.5061/dryad.234.

TABELA

Tabela 1. Lista de espécies arbóreas encontradas em assembleias de indivíduos adultos e de plântulas na paisagem da Usina Serra Grande, nordeste do Brasil. O símbolo “↑” indica que a densidade média da espécie é maior nos pequenos fragmentos que em áreas de floresta madura no maior remanescente, enquanto “↓” indica que a densidade média é menor nos pequenos fragmentos. O símbolo “—” indica que a espécie não foi encontrada em nenhum dos habitats. Para detalhes da obtenção dos dados de nicho de regeneração e tamanho de semente, veja a seção Métodos. PIO = pioneira, TS = tolerante à sombra, P = pequeno (comprimento da semente < 0,6 cm), M = médio (0,6-1,5 cm), G = grande (1,6-3 cm), MG = muito grande (> 3 cm).

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Tamanho de semente	Densidade de adultos	Densidade de plântulas
<i>Aegiphila pernambucensis</i>	Lamiaceae	PIO	M	↑	—
<i>Albizia pedicellaris</i>	Fabaceae	PIO	M	↓	—
<i>Allophylus edulis</i>	Sapindaceae	TS	M	↑	↑
<i>Allophylus semidentatus</i>	Sapindaceae	PIO	M	—	↑
<i>Alseis floribunda</i>	Rubiaceae	PIO	P	—	↑
<i>Alseis</i> sp.	Rubiaceae	PIO	P	↑	—
<i>Anaxagorea dolichocarpa</i>	Annonaceae	PIO	G	—	↓
<i>Andira paniculata</i>	Fabaceae	TS	MG	↓	—
<i>Andira</i> sp.	Fabaceae	TS	MG	↓	—
<i>Andira</i> sp. 2	Fabaceae	TS	MG	—	↑

Tabela 1. Continuação.

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Tamanho de semente	Densidade de adultos	Densidade de plântulas
<i>Apeiba tibourbou</i>	Malvaceae	PIO	P	↑	—
<i>Artocarpus heterophyllus</i>	Moraceae	PIO	MG	↑	↑
<i>Aspidosperma</i> sp.	Apocynaceae	TS	MG	—	↓
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	Apocynaceae	PIO	M	↓	↑
<i>Bowdichia virgilioides</i>	Fabaceae	PIO	M	↑	—
<i>Brosimum guianense</i>	Moraceae	PIO	M	↑	↑
<i>Brosimum rubescens</i>	Moraceae	PIO	M	↓	↓
<i>Byrsonima sericea</i>	Malpighiaceae	PIO	M	↑	—
<i>Byrsonima stipulacea</i>	Malpighiaceae	PIO	M	↓	—
<i>Casearia</i> sp.	Salicaceae	PIO	P	↑	—
<i>Casearia</i> sp. 2	Salicaceae	PIO	P	↓	↓
<i>Casearia</i> sp. 3	Salicaceae	PIO	P	—	↓
<i>Casearia sylvestris</i>	Salicaceae	PIO	P	—	↑
<i>Cecropia hololeuca</i>	Urticaceae	PIO	P	↓	—
<i>Cecropia pachystachya</i>	Urticaceae	PIO	P	↑	—
<i>Chrysophyllum</i> sp.	Sapotaceae	TS	G	↑	—
<i>Chrysophyllum viride</i>	Sapotaceae	TS	G	↑	—
<i>Clarisia</i> sp.	Moraceae	TS	M	↓	—
<i>Clusia nemorosa</i>	Clusiaceae	PIO	M	↑	—
<i>Clusia</i> sp.	Clusiaceae	PIO	M	↑	—
<i>Coccoloba</i> sp.	Polygonaceae	TS	M	↑	—

Tabela 1. Continuação.

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Tamanho de semente	Densidade de adultos	Densidade de plântulas
<i>Coccoloba</i> sp. 2	Polygonaceae	TS	M	↑	—
<i>Coccoloba</i> sp. 3	Polygonaceae	TS	M	—	↑
<i>Copaifera langsdorffii</i>	Fabaceae	PIO	M	↓	↓
<i>Cordia nodosa</i>	Boraginaceae	TS	M	—	↓
<i>Cordia sellowiana</i>	Boraginaceae	PIO	M	↑	—
<i>Cordia</i> sp.	Boraginaceae	PIO	M	—	↓
<i>Cordia</i> sp. 2	Boraginaceae	PIO	M	↑	—
<i>Couepia impressa</i>	Chrysobalanaceae	TS	G	↓	↑
<i>Coutarea hexandra</i>	Rubiaceae	PIO	P	—	↑
<i>Croton floribundus</i>	Euphorbiaceae	PIO	P	↑	↑
<i>Cupania oblongifolia</i>	Sapindaceae	PIO	M	↑	↑
<i>Cupania racemosa</i>	Sapindaceae	PIO	M	↑	↑
<i>Cupania revoluta</i>	Sapindaceae	PIO	M	↑	—
<i>Cupania</i> sp.	Sapindaceae	PIO	M	↑	—
<i>Cupania</i> sp. 2	Sapindaceae	PIO	M	↑	—
<i>Dialium guianense</i>	Fabaceae	PIO	M	↓	↑
<i>Dilodendron bipinnatum</i>	Sapindaceae	PIO	M	↓	↑
<i>Dipteryx odorata</i>	Fabaceae	TS	MG	↑	—
<i>Eriotheca gracilipes</i>	Malvaceae	PIO	M	↓	—
<i>Erythroxylum mucronatum</i>	Erythroxylaceae	PIO	M	—	↑
<i>Erythroxylum squamatum</i>	Erythroxylaceae	PIO	M	—	↑

Tabela 1. Continuação.

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Tamanho de semente	Densidade de adultos	Densidade de plântulas
<i>Erythroxylum subrotundum</i>	Erythroxylaceae	PIO	M	—	↑
<i>Eschweilera ovata</i>	Lecythidaceae	TS	G	↓	↓
<i>Eschweilera</i> sp.	Lecythidaceae	TS	G	↓	—
<i>Eschweilera</i> sp. 2	Lecythidaceae	TS	G	—	↑
<i>Eugenia</i> sp.	Myrtaceae	PIO	M	↓	—
<i>Eugenia</i> sp. 2	Myrtaceae	PIO	M	—	↑
<i>Eugenia</i> sp. 3	Myrtaceae	PIO	M	—	↑
<i>Eugenia</i> sp. 4	Myrtaceae	PIO	M	—	↑
<i>Ficus citrifolia</i>	Moraceae	PIO	P	↓	—
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	PIO	P	—	↓
<i>Garcinia brasiliensis</i>	Clusiaceae	TS	G	↓	—
<i>Garcinia macrophylla</i>	Clusiaceae	TS	G	—	↓
<i>Guapira</i> sp.	Nyctaginaceae	TS	M	↑	—
<i>Guapira opposita</i>	Nyctaginaceae	PIO	M	↓	↑
<i>Guarea guidonia</i>	Meliaceae	TS	M	↓	—
<i>Guatteria australis</i>	Annonaceae	TS	M	↑	—
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Malvaceae	PIO	P	↑	↑
<i>Helicostylis tomentosa</i>	Moraceae	TS	M	↓	↓
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	Phyllanthaceae	PIO	P	↓	—
<i>Himatanthus bracteatus</i>	Apocynaceae	PIO	G	↓	↑
<i>Hirtella hebeclada</i>	Chrysobalanaceae	TS	G	↑	—

Tabela 1. Continuação.

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Tamanho de semente	Densidade de adultos	Densidade de plântulas
<i>Hirtella</i> sp.	Chrysobalanaceae	TS	G	—	↑
<i>Hymenaea courbaril</i>	Fabaceae	TS	G	↑	—
<i>Inga edulis</i>	Fabaceae	PIO	MG	↓	—
<i>Jacaratia spinosa</i>	Caricaceae	PIO	P	↑	—
<i>Lecythis lurida</i>	Lecythidaceae	TS	MG	↓	↑
<i>Lecythis pisonis</i>	Lecythidaceae	TS	G	↑	—
<i>Lecythis</i> sp.	Lecythidaceae	TS	MG	—	↑
<i>Lecythis</i> sp. 2	Lecythidaceae	TS	MG	—	↑
<i>Licania belemii</i>	Chrysobalanaceae	TS	G	↓	—
<i>Licania</i> sp.	Chrysobalanaceae	TS	G	↓	—
<i>Mabea occidentalis</i>	Euphorbiaceae	TS	M	↓	↓
<i>Machaerium aculeatum</i>	Fabaceae	PIO	G	↑	↑
<i>Mangifera indica</i>	Anacardiaceae	PIO	MG	—	↓
<i>Manilkara salzmannii</i>	Sapotaceae	TS	M	↓	↓
<i>Maytenus</i> sp.	Celastraceae	TS	M	↑	—
<i>Maytenus</i> sp. 2	Celastraceae	TS	M	—	↑
<i>Miconia calvescens</i>	Melastomataceae	PIO	P	↓	—
<i>Miconia hypoleuca</i>	Melastomataceae	PIO	P	↑	—
<i>Miconia prasina</i>	Melastomataceae	PIO	P	↑	↑
<i>Myrcia fallax</i>	Myrtaceae	PIO	P	↓	↑
<i>Myrcia sylvatica</i>	Myrtaceae	PIO	P	↑	↑

Tabela 1. Continuação.

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Tamanho de semente	Densidade de adultos	Densidade de plântulas
<i>Ocotea glomerata</i>	Lauraceae	PIO	M	↑	—
<i>Ocotea</i> sp.	Lauraceae	TS	M	↑	—
<i>Ocotea</i> sp. 2	Lauraceae	TS	M	↑	—
<i>Ocotea</i> sp. 3	Lauraceae	TS	M	↑	—
<i>Ouratea castaneifolia</i>	Ochnaceae	PIO	P	↓	↑
<i>Ouratea</i> sp.	Ochnaceae	PIO	P	—	↑
<i>Paypayrola blanchetiana</i>	Violaceae	PIO	M	—	↓
<i>Paypayrola</i> sp.	Violaceae	TS	M	↑	—
<i>Plathymenia foliolosa</i>	Fabaceae	PIO	M	↑	↑
<i>Posoqueria latifolia</i>	Rubiaceae	PIO	M	—	↑
<i>Pourouma guianensis</i>	Urticaceae	PIO	G	↓	↓
<i>Protium giganteum</i>	Burseraceae	TS	M	↓	—
<i>Protium heptaphyllum</i>	Burseraceae	TS	M	↓	↑
<i>Protium</i> sp.	Burseraceae	TS	M	↑	—
<i>Protium</i> sp. 2	Burseraceae	TS	M	—	↓
<i>Protium</i> sp. 3	Burseraceae	TS	M	↑	—
<i>Psychotria carthagenensis</i>	Rubiaceae	PIO	P	—	↑
<i>Psychotria vellosiana</i>	Rubiaceae	TS	P	↑	—
<i>Pterocarpus violaceus</i>	Fabaceae	PIO	M	↓	↓
<i>Quararibea turbinata</i>	Malvaceae	PIO	G	↓	↓
<i>Quiina</i> sp.	Ochnaceae	TS	G	—	↓

Tabela 1. Continuação.

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Tamanho de semente	Densidade de adultos	Densidade de plântulas
<i>Schefflera morototoni</i>	Araliaceae	PIO	P	↑	↑
<i>Simarouba amara</i>	Simaroubaceae	PIO	M	↓	↑
<i>Sloanea guianensis</i>	Elaeocarpaceae	TS	G	↓	↑
<i>Sorocea hilarii</i>	Moraceae	TS	M	—	↑
<i>Sorocea</i> sp.	Moraceae	TS	M	↑	—
<i>Sorocea</i> sp. 2	Moraceae	TS	M	—	↓
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i>	Fabaceae	PIO	M	↑	—
<i>Swartzia macrostachya</i>	Fabaceae	TS	M	↑	—
<i>Symphonia globulifera</i>	Clusiaceae	PIO	MG	↓	↓
<i>Tabebuia</i> sp.	Bignoniaceae	PIO	G	↑	—
<i>Tabebuia</i> sp. 2	Bignoniaceae	PIO	G	—	↓
<i>Talisia</i> sp.	Sapindaceae	PIO	M	↑	—
<i>Tapirira guianensis</i>	Anacardiaceae	PIO	M	↑	↑
<i>Thyrsodium spruceanum</i>	Anacardiaceae	PIO	M	↑	↑
<i>Tovomita mangle</i>	Clusiaceae	TS	G	↓	↓
<i>Trichilia lepidota</i>	Meliaceae	TS	P	↑	—
<i>Trichilia quadrijuga</i>	Meliaceae	PIO	G	—	↓
<i>Virola gardneri</i>	Myristicaceae	TS	G	↓	—
<i>Vismia guianensis</i>	Hypericaceae	PIO	P	—	↑
<i>Vochysia oblongifolia</i>	Vochysiaceae	PIO	MG	↓	—

Tabela 1. Continuação.

Espécie	Família	Nicho de regeneração	Tamanho de semente	Densidade de adultos	Densidade de plântulas
<i>Xylopia frutescens</i>	Annonaceae	PIO	M	↑	↓
<i>Xylopia</i> sp.	Annonaceae	PIO	M	↓	—
<i>Xylopia</i> sp. 2	Annonaceae	PIO	M	—	↓
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Rutaceae	PIO	P	↑	—
<i>Ziziphus joazeiro</i>	Rhamnaceae	PIO	M	↑	—

LEGENDAS DAS FIGURAS

Figura 1. Localização da paisagem da Usina Serra Grande, nordeste do Brasil. O desenho esquemático mostra a distribuição dos 19 pequenos fragmentos florestais estudados (< 100 ha) e do maior remanescente florestal da paisagem, o fragmento de Coimbra (3500 ha).

Figura 2. Em A e B, relação entre a densidade média das espécies arbóreas em floresta madura e pequenos fragmentos na paisagem da Usina Serra Grande, nordeste do Brasil. Note que os eixos x e y apresentam a mesma amplitude de valores, logo, pontos acima da linha tracejada representam espécies com densidades maiores nos fragmentos florestais. Em C e D, relação entre a razão da densidade das espécies em pequenos fragmentos pela densidade na floresta madura e o nicho de regeneração (em ambas, $P < 0.05$). A e C são referentes à assembleia de adultos, enquanto B e D demonstram os resultados para a assembleia de plântulas. Em C e D, as caixas representam o 25º e 75º percentil, as barras de erro indicam o 10º e 90º percentil, enquanto os pontos representam os valores extremos. As linhas sólidas e tracejadas indicam a mediana e a média, respectivamente. PFF = pequenos fragmentos florestais; FM = floresta madura.

Figura 3. Comparação entre a densidade média das espécies nas assembleias de adultos e plântulas na paisagem da usina Serra Grande, nordeste do Brasil. Em A, espécies tolerantes à sombra. Em B, espécies pioneiras. Cada seta descreve uma espécie, onde a base da seta representa a densidade na assembleia de adultos e a ponta da seta indica a densidade na assembleia de plântulas. Devido ao grande número de espécies, aquelas espécies em que apenas os adultos foram encontrados foram colocadas em cinza claro.

Note que os eixos x e y apresentam a mesma amplitude de valores, logo, pontos acima da linha tracejada representam espécies com densidades maiores nos fragmentos florestais. PFF = pequenos fragmentos florestais; FM = floresta madura.

Figura 4. Ranking de espécies em função da abundância relativa (A e B) e do número de parcelas em que foram encontradas (C e D). A e C descrevem a floresta madura, enquanto B e D representam os pequenos fragmentos florestais na paisagem da usina Serra Grande, nordeste do Brasil.

FIGURAS

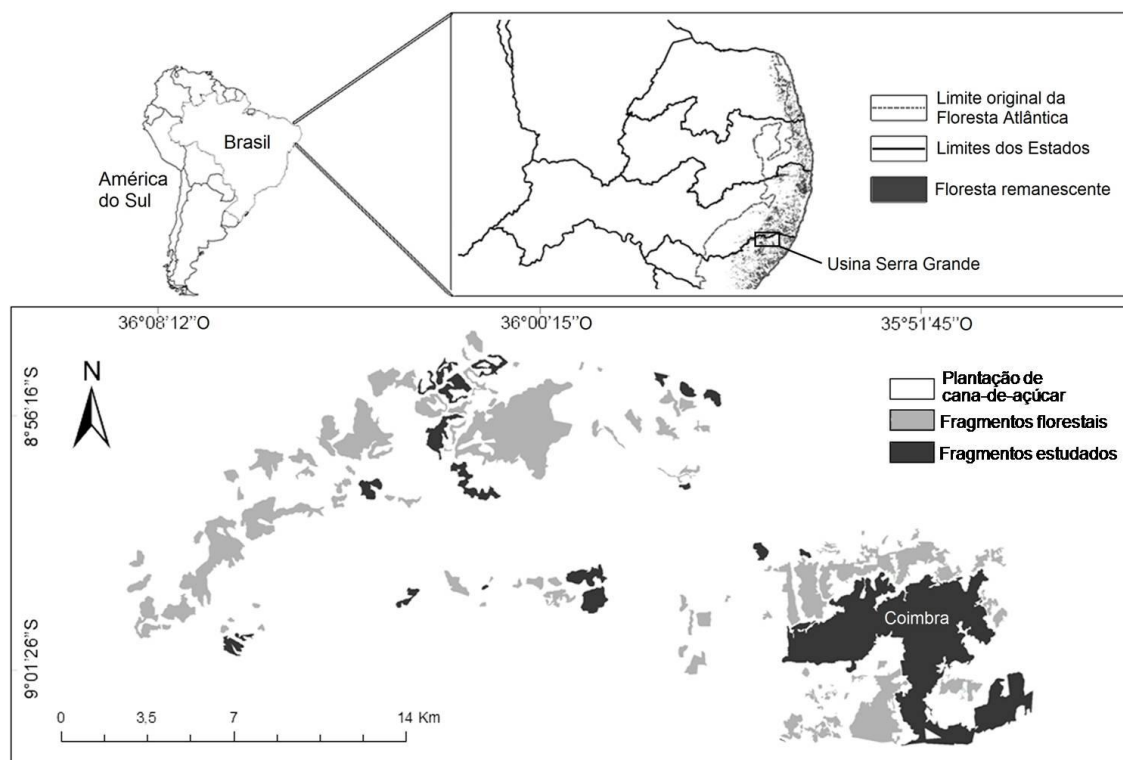


Figura 1.

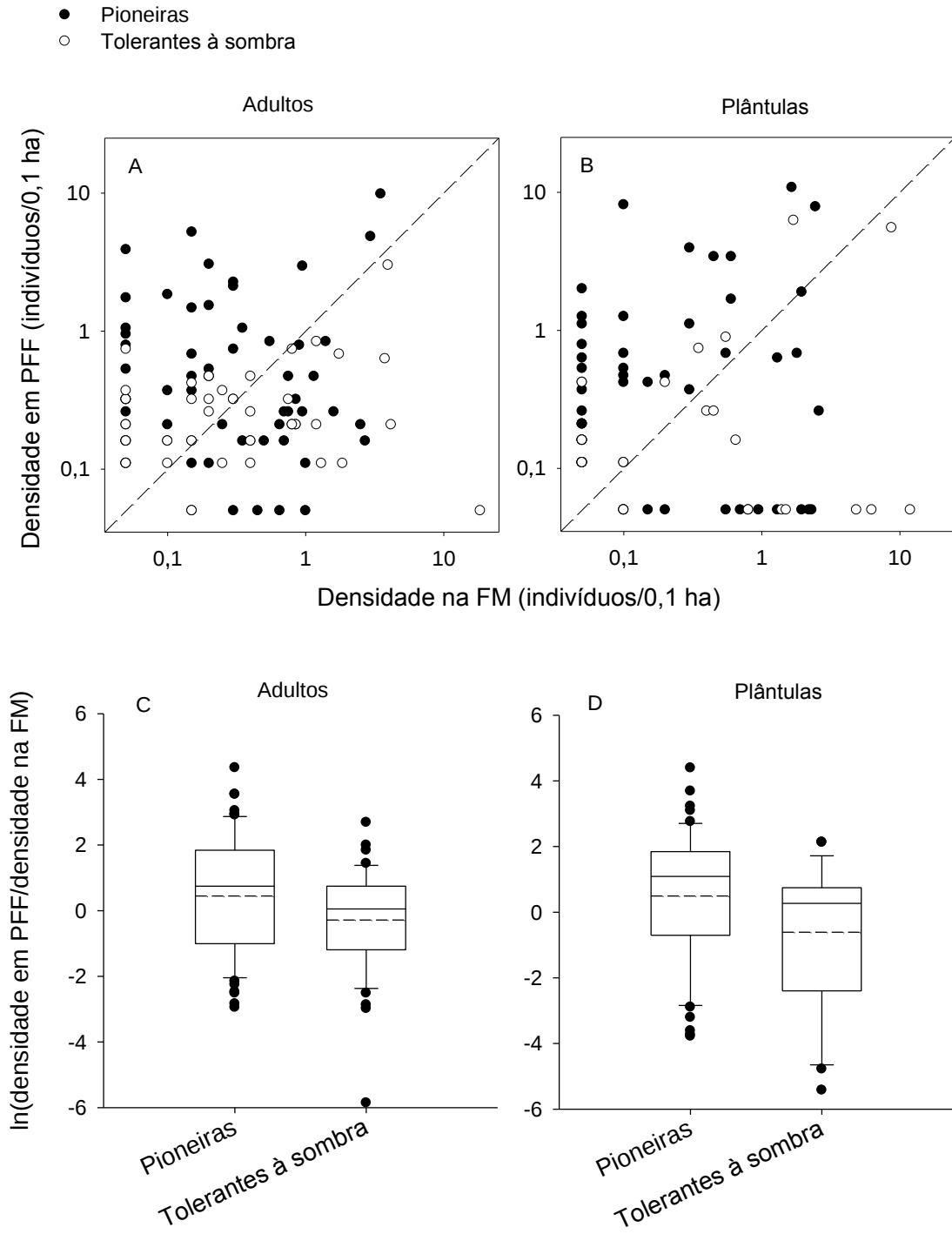


Figura 2.

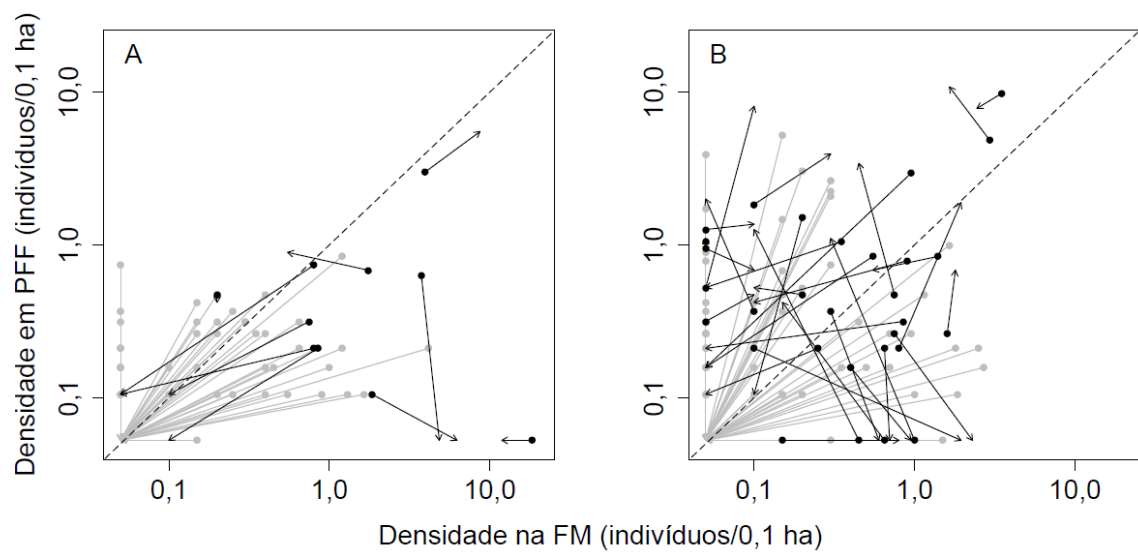


Figura 3.

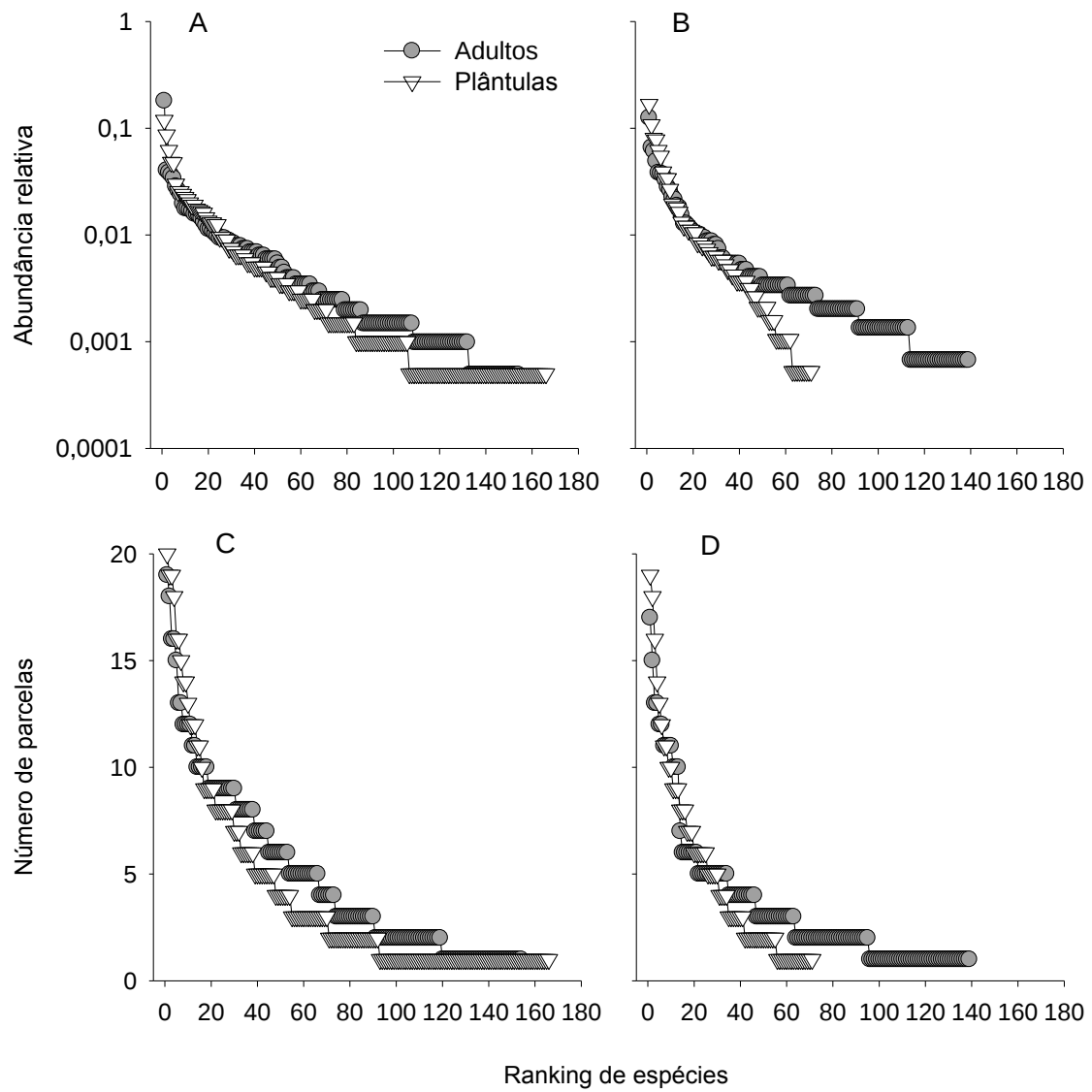


Figura 4.

5. CAPÍTULO 2

DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE ÁRVORES: INFERÊNCIAS DO PAPEL DA MORTALIDADE DEPENDENTE DA DENSIDADE E DISTÂNCIA EM UMA PAISAGEM FRAGMENTADA

Edgar E. Santo-Silva^{1,3}, Michael Kröencke², Marcelo Tabarelli¹

¹ Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, Av. Prof. Moraes Rego, S/N, Cidade Universitária, 50670-901, Recife-PE, Brasil.

² Bremen University of Applied Sciences, Bremen, Alemanha.

³ e-mail: edgar.ssilva@ufpe.br

Manuscrito a ser submetido ao periódico Biotropica.

RESUMO

Embora os mecanismos de mortalidade dependente da densidade e distância propostos no modelo de Janzen-Connell sejam considerados os principais responsáveis pela alta coexistência de espécies arbóreas em florestas tropicais, o funcionamento desses mecanismos em florestas fragmentadas tem sido pouco explorado. Neste estudo, nós analisamos a distribuição espacial de árvores adultas e jovens para inferir se existe uma redução na distância de recrutamento e uma agregação nas populações em pequenos fragmentos florestais. Em uma paisagem fragmentada de floresta Atlântica, nós amostramos assembleias de árvores jovens e adultas em sete pequenos fragmentos florestais (10,2-79,6 ha) e em áreas de floresta madura no interior do maior remanescente (ca. 3500 ha). Quando analisadas todas as espécies, pequenos fragmentos e áreas de floresta madura não diferiram com relação à distância entre os jovens e os adultos coespecíficos mais próximos, estando a maioria dos jovens localizada a 8-10 m do adulto. Entretanto, ao analisar apenas as espécies pioneiras, nós observamos que a maioria (26,3 %) dos indivíduos jovens nos pequenos fragmentos se localizava a apenas 2-4 m do adulto, enquanto nas áreas de floresta madura a maioria (23,9 %) estava a 8-10 m. Além disso, exceto pela pequena redução na distância média entre adultos coespecíficos (2 m), não encontramos evidências que demonstrem uma agregação das populações nos pequenos fragmentos florestais, inclusive ao analisar apenas as espécies pioneiras. Assim, é provável que ocorra um relaxamento na mortalidade dependente da densidade e distância nas fases iniciais ao menos para plantas pioneiras, porém, esse possível relaxamento parece não refletir na estruturação de assembleias de árvores adultas.

Palavras-chave: espécies pioneiras, manutenção de biodiversidade, modelo de Janzen-Connell, florestas tropicais, fragmentação florestal.

HÁ MAIS DE 40 ANOS, JANZEN (1970) E CONNELL (1971) PROPUSERAM SEPARADAMENTE um dos mecanismos mais aceitos para explicar a alta coexistência de espécies em escala local nas florestas tropicais. O modelo de Janzen-Connell (de agora em diante, *modelo de J-C*) propõe que sementes e plântulas próximas à planta parental e/ou adensadas apresentam menor probabilidade de sobrevivência devido ao maior ataque por inimigos naturais, como predadores de sementes, herbívoros e patógenos (Augspurger & Wilkinson 2007, Li *et al.* 2009, Hautier *et al.* 2010, Swamy & Terborgh 2010, Matthesius *et al.* 2011). Dado que a quantidade de sementes dispersas é maior sob a copa e diminui com a distância para o adulto parental, a alta mortalidade nas áreas próximas ao adulto resulta em um pico de recrutamento em distâncias intermediárias (veja Terborgh *et al.* 2002, Terborgh & Nuñez-Iturri 2006). Além disso, é importante ressaltar que a especificidade dos inimigos naturais é fundamental para o modelo de J-C, pois se esses inimigos não apresentam alvos específicos, qualquer semente ou plântula pode ser atacada, independentemente se está ou não sob a copa do adulto parental (Janzen 1970, Hammond & Brown 1998, Wright 2002). Essa mortalidade dependente da densidade ou distância (MDDD) tem sido amplamente testada, e embora ainda exista muita discussão a respeito da validade do modelo de J-C, vários trabalhos reuniram evidências empíricas que comprovam uma maior mortalidade de sementes e plântulas próximas à planta parental (para uma revisão veja Hammond & Brown 1998, Carson *et al.* 2008). De fato, o modelo de J-C propõe uma explicação simples e robusta para a grande coexistência de espécies, uma vez que o baixo recrutamento de indivíduos próximos à planta mãe fornece espaço livre para o recrutamento de indivíduos heteroespecíficos.

Dado o papel desempenhado pelos inimigos naturais em florestas tropicais, é provável que perturbações que alterem a composição da fauna possam influenciar o

padrão de recrutamento e distribuição das espécies (Terborgh 2013). Em paisagens fragmentadas, por exemplo, assembleias arbóreas têm apresentado além de uma baixa riqueza de espécies (Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003, Santos *et al.* 2008), um incremento de até 52 vezes na densidade de algumas espécies, principalmente espécies pioneiras (E. E. Santo-Silva, *dados não publicados* – Cap. 1). Provavelmente, as alterações na paisagem e as perturbações decorrentes destas podem minimizar os efeitos dos mecanismos de MDDD, permitindo uma rápida proliferação das espécies mais comuns. Por exemplo, a redução do habitat e a caça reduzem populações de vertebrados em pequenos fragmentos (Chiarello 1999, Farwig *et al.* 2008), o que pode resultar em uma menor mortalidade de sementes e plântulas. Além disso, áreas próximas à borda florestal apresentam uma redução na fauna de herbívoros especialistas e um aumento na fauna de herbívoros generalistas (Barbosa *et al.* 2005, Wirth *et al.* 2008). Herbívoros generalistas não apresentam alvos específicos e, por isso, podem ocasionar mortalidade independente da distância para planta parental (Janzen 1970). Dessa forma, é plausível que algumas espécies nessas paisagens fragmentadas possam estar apresentando um recrutamento elevado próximo a adultos coespecíficos, resultando em populações mais agregadas.

Nas últimas décadas, várias abordagens foram criadas para testar a validade do modelo de J-C (veja Carson *et al.* 2008). A maioria dos estudos analisou a sobrevivência de sementes e plântulas em função da distância para o adulto coespecífico mais próximo (*e.g.*, Wyatt & Silman 2004, Swamy & Terborgh 2010), da densidade de adultos coespecíficos ao redor (*e.g.*, Norghauer *et al.* 2006a, Norghauer *et al.* 2006b) ou da densidade de sementes e plântulas coespecíficas (*e.g.*, Bell *et al.* 2006). Todavia, a análise da distribuição de indivíduos jovens pequenos (*i.e.*, indivíduos que saíram recentemente do estágio de plântula; de agora em diante apenas *jovens*) pode fornecer

subsídios para inferir o padrão de sobrevivência de sementes e plântulas, uma vez que a maioria dos indivíduos em florestas tropicais se origina a partir de sementes. Terborgh e colaboradores (Terborgh *et al.* 2002, Terborgh & Nuñez-Iturri 2006), avaliando a distância de indivíduos jovens para o coespecífico mais próximo em várias espécies, observaram um maior recrutamento fora da área da copa e que diminuía com o aumento na distância para o indivíduo adulto, assim como proposto pelo modelo de J-C. Essa abordagem conjunta da distribuição espacial de jovens de todas as espécies nas assembleias pode ser útil em paisagens fragmentadas, uma vez que pequenos e grandes fragmentos florestais podem apresentar comunidades com composições taxonômicas distintas (Santos *et al.* 2008, Santo-Silva *et al.* 2013), dificultando a comparação do recrutamento de uma mesma espécie nesses dois habitats.

Em uma paisagem fragmentada na Floresta Atlântica brasileira, foi demonstrado que algumas espécies arbóreas apresentam densidades elevadas em pequenos fragmentos florestais, principalmente espécies pioneiras (E. E. Santo-Silva, *dados não publicados* – Cap. 1). Considerando o longo histórico de perturbação dessa floresta, tais como a forte pressão de caça (Silva & Tabarelli 2000), a perda de habitat (Ranta *et al.* 1998, Ribeiro *et al.* 2009) e, conseqüentemente, os constantes efeitos bordas (Oliveira *et al.* 2004, Tabarelli *et al.* 2008), é provável que a alta densidade de espécies seja resultado de um relaxamento na MDDD. Assim, nós avaliamos se existe uma redução na distância de recrutamento e uma agregação nas populações em pequenos fragmentos florestais. Nós estudamos o padrão de distribuição de árvores em escala local em fragmentos florestais menores que 80 ha e em áreas de floresta madura em um grande remanescente e testamos se: (1) indivíduos jovens se estabelecem mais próximos ao adulto coespecífico em pequenos fragmentos florestais que em áreas de floresta madura; (2) indivíduos coespecíficos apresentam menor distância entre si nos pequenos

fragmentos, tanto no estágio juvenil como adulto. Por último, uma vez que espécies pioneiras têm apresentado maior incremento em suas densidades nos pequenos fragmentos dessa paisagem, nós analisamos se os jovens dessas espécies recrutam mais próximas do adulto coespecífico e se as populações são mais agregadas nos pequenos fragmentos que nas áreas de floresta madura.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO.— O estudo foi realizado em uma paisagem fragmentada de floresta Atlântica localizada na propriedade da Usina Serra Grande, nordeste do Brasil (8°30' S, 35°50' O). A paisagem estudada apresenta 667 km² e consiste de aproximadamente 9000 ha de floresta distribuídos em 109 fragmentos. Esses fragmentos apresentam tamanhos variando entre 1,67 e 3500 ha e são completamente circundados por uma matriz homogênea de cana-de-açúcar. O clima é tropical, com precipitação média anual de 2000 mm e temperatura variando entre 22 e 24 °C. Para uma caracterização mais detalhada da floresta Atlântica nordestina e da paisagem de Serra Grande veja Santos *et al.* (2008).

Serra Grande representa uma paisagem antiga com aproximadamente 200 anos de fragmentação, onde a forma e o tamanho dos fragmentos são mantidos estáveis para garantir o suprimento de água para a irrigação da cana-de-açúcar. Além disso, essa paisagem possui o maior fragmento da região, o fragmento de Coimbra (3500 ha), que embora não represente uma floresta contínua, apresenta áreas de floresta madura com espécies de plantas e animais típicos de áreas não perturbadas de floresta (Santos *et al.* 2008). Assim como realizado em estudos prévios (*e.g.*, Oliveira *et al.* 2008, Lopes *et al.* 2009), essas áreas de floresta madura foram utilizadas como áreas controle.

LEVANTAMENTO DA FLORA.— Para o levantamento da flora, nós selecionamos oito fragmentos florestais: sete pequenos fragmentos com tamanhos variando entre 10,2 e 79,6 ha (média = 44,7 ha; mediana = 43,7 ha); e o fragmento de Coimbra. Para analisar as assembleias de árvores adultas, nós amostramos todos os indivíduos com $DAP \geq 10$ cm em 14 parcelas de 40 m $\times$ 40 m, sete nas áreas de floresta madura em Coimbra e sete nos pequenos fragmentos florestais, sendo uma no centro de cada fragmento. No centro de cada parcela, nós montamos uma parcela de 20 $\times$ 20 m onde foram amostrados todos os indivíduos jovens entre 1 e 2,5 m de altura. Por fim, as espécies identificadas foram classificadas de acordo com o nicho de regeneração em: (1) pioneiras – espécies que regeneram apenas em ambientes com altas taxas de luminosidade como clareiras e áreas de borda; e (2) tolerantes à sombra – espécies capazes de regenerar em ambientes sombreados (Hartshorn 1978). Esse critério de classificação foi utilizado anteriormente em estudos realizados na floresta Atlântica (Oliveira *et al.* 2004, Santos *et al.* 2008, Santo-Silva *et al.* 2013).

MAPEAMENTO DOS INDIVÍDUOS.— Todos os indivíduos adultos e jovens foram mapeados dentro das parcelas com o auxílio de trenas. Posteriormente, nós mensuramos a distância entre os indivíduos jovens e os adultos coespecíficos mais próximo para todas as espécies cujo jovem e adulto se encontravam na mesma parcela. Como a distância entre a borda da parcela de jovens e de adultos foi apenas 10 m, é provável que em alguns casos os indivíduos adultos mais próximos estivessem fora da parcela de 40 $\times$ 40 m, não sendo detectado pela nossa amostragem. Nesses casos, nós poderíamos cometer um erro ao afirmar que um adulto coespecífico dentro da parcela seria o mais próximo. Para evitar esse erro, nós mensuramos a distância de cada indivíduo jovem

para a borda mais próxima da parcela de 40×40 m e excluímos da análise todos aqueles jovens que estavam mais próximos da borda da parcela que do adulto coespecífico mais próximo. Além disso, para inferir se as populações são mais agregadas nos pequenos fragmentos que na floresta madura, nós mensuramos em cada parcela a distância média entre indivíduos jovens coespecíficos e entre adultos coespecíficos. A distância entre os indivíduos foi calculada como o auxílio do programa Geographic Distance Matrix Generator (Ersts 2013).

ANÁLISE DOS DADOS.— Para testar se existe uma redução na distância entre jovens e os adultos coespecíficos nos fragmentos florestais, foram realizadas duas abordagens. Primeiro, nós realizamos o teste de Komolgorov-Smirnov para testar se jovens em áreas de floresta madura e pequenos fragmentos florestais apresentam diferentes frequências de distribuição para o adulto coespecífico mais próximo. Segundo, nós realizamos modelos lineares gerais mistos (GLMM), considerando o tipo de habitat (pequenos fragmentos vs. floresta madura) e a parcela como fatores fixos e aleatórios, respectivamente, e a distância de cada jovem para o adulto coespecífico mais próximo como variável resposta. Nessas análises, nós consideramos cada indivíduo jovem como uma unidade amostral. Todos os jovens cujo adulto coespecífico não se encontrava na mesma parcela foram ignorados nessa análise.

Adicionalmente, nós realizamos GLMMs para avaliar se em pequenos fragmentos florestais a distância média entre indivíduos coespecíficos é menor que nas áreas de floresta madura. Nessa análise, o tipo de habitat e a parcela foram considerados fatores fixos e aleatórios, respectivamente, enquanto a distância média entre os indivíduos coespecíficos foi considerada a variável resposta. Nesse caso, as análises foram realizadas separadamente para as assembleias de jovens e adultos, sendo

consideradas apenas as espécies com pelo menos dois indivíduos na mesma parcela. Nós consideramos cada espécie em cada parcela como uma unidade amostral. Em todas as análises, nós utilizamos dois conjuntos de dados, um considerando toda a comunidade e outro levando em consideração apenas as espécies pioneiras. No caso dos GLMMs, nós comparamos o modelo cujo tipo de habitat foi considerado um fator fixo com um modelo aleatório para saber se o efeito do tipo de habitat difere daquele esperado ao acaso. Para estas análises, nós usamos o pacote “lme4” no programa R (Bates *et al.* 2013).

RESULTADOS

Nós identificamos 302 indivíduos jovens cujo adulto coespecífico mais próximo se encontrava na mesma parcela. Esses indivíduos pertenciam a 21 espécies, sendo 11 tolerantes à sombra e dez pioneiras. Analisando os jovens de todas as espécies de forma conjunta, nós observamos um número baixo de jovens próximos ao adulto coespecífico, estando a maioria dos jovens entre 8-10 m do adulto (Fig. 1A). As áreas de floresta madura e os fragmentos florestais não diferiram em relação à distância entre os jovens e o adulto coespecífico mais próximo, tanto analisando a frequência de distribuição das espécies ($D = 0,128$, $P = 0,375$; Fig. 1A), como analisando a distância média ($\chi^2 = 0,002$, $gl = 1$, $P = 0,966$; Fig. 1B). Ao analisar a frequência de distribuição apenas das espécies pioneiras, nós observamos que a maioria dos indivíduos jovens estava mais próxima ao adulto coespecífico nos fragmentos florestais que nas áreas de floresta madura ($D = 0,462$, $P = 0,009$; Fig. 1C). Na floresta madura, a maioria dos jovens de espécies pioneiras se estabeleceu entre 8 e 10 m do adulto coespecífico, enquanto nos fragmentos florestais a maioria se estabeleceu entre 2 e 4 m. Entretanto, essa diferença

não foi observada ao analisar a distância média entre jovens e adultos coespecíficos de espécies pioneiras ($\chi^2 = 2,107$, $gl = 1$, $P = 0,147$; Fig. 1D).

Com relação à distância média entre adultos coespecíficos, nós analisamos um total de 1154 indivíduos pertencentes a 86 espécies. A distância média entre os indivíduos adultos coespecíficos foi maior nas áreas de floresta madura que nos fragmentos florestais ($\chi^2 = 3,992$, $gl = 1$, $P = 0,046$; Fig. 2A). Em média, os adultos coespecíficos na floresta madura se distanciavam $21,3 \pm 8,1$ m entre si, enquanto nos fragmentos a distância foi $19 \pm 8,2$ m. Todavia, ao avaliar apenas as espécies pioneiras, não observamos diferença significativa entre os tipos de habitat ($\chi^2 = 1,81$, $gl = 1$, $P = 0,179$; Fig. 2B). A distância média entre adultos coespecíficos de espécies pioneiras na floresta madura e fragmentos florestais foi $20,8 \pm 8,4$ m e $18,5 \pm 8,0$ m, respectivamente.

Com relação à distância média entre jovens, nós analisamos 1292 indivíduos pertencentes a 131 espécies. Os dois habitat não diferiram significativamente com relação à distância média entre jovens coespecíficos, tanto quando analisado todas as espécies ($\chi^2 = 0,685$, $gl = 1$, $P = 0,408$; Fig. 2C), quando analisado apenas as espécies pioneiras ($\chi^2 = 2,543$, $gl = 1$, $P = 0,111$; Fig. 2D). Ao analisar todas as espécies, nós observamos uma distância média de aproximadamente 8 m nos dois habitats, enquanto na análise incluindo apenas as espécies pioneiras a distância média foi $9,5 \pm 4,7$ m e $7,7 \pm 3,5$ m na floresta madura e nos fragmentos florestais, respectivamente.

DISCUSSÃO

Embora a MDDD em árvores tenha sido estudada por mais de 40 anos, como esse processo funciona em paisagens fragmentadas ainda é pouco explorado. Nos pequenos

fragmentos florestais, bem como nas áreas de floresta madura nós observamos uma distribuição espacial dos indivíduos jovens compatível com o modelo de J-C, onde existe um baixo número de indivíduos próximo ao adulto coespecífico. Além disso, o pico de recrutamento nas áreas de floresta madura (8-10 m) é similar ao observado em áreas não perturbadas na Floresta Amazônica (Terborgh *et al.* 2002, Terborgh & Nuñez-Iturri 2006). Embora ao analisar a frequência de distribuição de indivíduos jovens em relação ao adulto coespecífico de todas as espécies não tenha sido observada diferença entre a floresta madura e os pequenos fragmentos, quando analisadas apenas as espécies pioneiras, nós observamos um maior número de indivíduos jovens próximo ao adulto coespecífico nos pequenos fragmentos florestais. Provavelmente, muitas sementes não dispersadas de espécies pioneiras estão obtendo sucesso no recrutamento nos pequenos fragmentos, dado que o maior número de indivíduos foi entre 2 e 4 m do adulto coespecífico. Apesar disso, exceto pela pequena redução na distância média entre adultos coespecíficos (2 m), não encontramos evidências que demonstrem uma agregação das populações nos pequenos fragmentos florestais.

O maior número de jovens de espécies pioneiras próximos aos adultos coespecíficos pode estar relacionando a um relaxamento nos mecanismos de MDDD. É importante ressaltar que esses mecanismos de mortalidade afetam principalmente as espécies comuns, devido as suas altas densidades, o que garante uma vantagem para as espécies raras (Connell *et al.* 1984). Assim, é razoável pensar que, espécies pioneiras, que geralmente recrutam em grande abundância, podem ser favorecidas em ambientes com redução de inimigos naturais. É fato que a proliferação de espécies pioneiras em pequenos fragmentos florestais resulta inicialmente das alterações microclimáticas resultantes da criação de bordas (Laurance *et al.* 1998, Sizer & Tanner 1999, Tabarelli *et al.* 2008). Todavia, a redução na abundância de inimigos naturais pode acentuar ainda

mais esse incremento na abundância de espécies pioneiras. Evidências obtidas em florestas tropicais no Panamá e na Austrália demonstram que a exclusão de vertebrados pode promover maior sobrevivência de plântulas do que mudanças nas condições ambientais, como a abertura de clareiras (Wright 2002), demonstrando a importância de inimigos naturais para o controle de populações vegetais.

O efeito de perturbações como a defaunação sobre o modelo de J-C ainda é uma questão em aberto. Por um lado, a redução na fauna pode reduzir tanto a curva de dispersão como a curva de sobrevivência, permitindo que espécies recrutem próximas aos adultos coespecíficos (Wyatt & Silman 2004), assim como demonstrado neste trabalho com relação às espécies pioneiras. Por outro lado, tem sido sugerido que em áreas defaunadas haveria uma redução apenas na curva de dispersão e que a curva de sobrevivência permaneceria inalterada, devido a uma compensação criada pelo aumento na abundância de pequenos vertebrados (Terborgh *et al.* 2008, Terborgh 2013), que geralmente não são alvos de caçadores (Corlett 2007, Peres & Palacios 2007). Evidências que suportam essa hipótese foram observadas no Panamá, onde locais com diferentes níveis de defaunação apresentaram as mesmas taxas de remoção de sementes (Asquith *et al.* 1997). De fato, estudos têm demonstrado que em áreas onde a pressão de caça reduz a abundância de grandes vertebrados, pequenos vertebrados podem aumentar suas abundâncias devido à ausência dos grandes carnívoros (Wright 2003, Dirzo *et al.* 2007). Entretanto, a nossa área de estudo representa uma paisagem com um longo histórico de perturbação, onde a defaunação é severa e não é o único fator que pode influenciar na sobrevivência de sementes e plântulas. Devido a uma miríade de fatores, pequenos fragmentos podem apresentar uma redução tanto de grandes como de pequenos vertebrados (Chiarello 1999). Além disso, como mencionado anteriormente

(veja introdução), é plausível esperar uma menor MDDD ocasionada por insetos em pequenos fragmentos florestais.

Entretanto, mesmo com o pico de recrutamento mais próximo aos adultos coespecíficos, não parece que relaxamentos na MDDD expliquem as mudanças observadas na estrutura de assembleias de árvores adultas nos fragmentos. Embora algumas espécies apresentem maiores densidades nos fragmentos (E. E. Santo-Silva, *dados não publicados* – Cap. 1), nós observamos que tanto as assembleias de jovens como de adultos de espécies pioneiras não demonstraram uma redução na distância média entre indivíduos coespecíficos, o que seria esperado na ausência de MDDD. É provável que essa maior sobrevivência nas fases iniciais seja compensada por uma mortalidade na fase juvenil.

Em síntese, nossos resultados indicam que pode haver relaxamento na MDDD nas fases iniciais de plantas pioneiras, porém, esse possível relaxamento parece não refletir na estruturação de assembleias de árvores adultas. É importante salientar que este estudo avaliou todas as espécies de forma conjunta e que estudos que avaliem o recrutamento e a distribuição espacial de espécies separadamente em pequenos e grandes fragmentos (ou em uma floresta contínua) podem identificar a existência de alguns casos isolados de maior recrutamento próximo ao adulto coespecífico. Uma vez que muitas das florestas tropicais no mundo estão fragmentadas e imersas em matrizes não florestadas (Skole & Tucker 1993, Ribeiro *et al.* 2009), apresentando baixa diversidade taxonômica (Santos *et al.* 2008), funcional (Girão *et al.* 2007, Michalski *et al.* 2007, Santos *et al.* 2008, Lopes *et al.* 2009, Tabarelli *et al.* 2010) e filogenética (Santos *et al.* 2010), é importante compreender como atuam os diferentes mecanismos de manutenção de diversidade em face das perturbações antrópicas para entender qual o real destino dessas paisagens.

LITERATURA CITADA

- ASQUITH, N. M., S. J. WRIGHT, & M. J. CLAUSS. 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology* 78: 941-946.
- AUGSPURGER, C. K., & H. T. WILKINSON. 2007. Host specificity of pathogenic *Pythium* species: Implications for tree species diversity. *Biotropica* 39: 702-708.
- BARBOSA, V. S., I. R. LEAL, L. IANNUZZI, & J. ALMEIDA-CORTEZ. 2005. Distribution pattern of herbivorous insects in a remnant of Brazilian Atlantic forest. *Neotropical Entomology* 34: 701-711.
- BATES, D., M. MAECHLER, B. BOLKER, & S. WALKER. 2013. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-4. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- BELL, T., R. P. FRECKLETON, & O. T. LEWIS. 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. *Ecology Letters* 9: 569-574.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J., & M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conserv Biol* 17: 389-400.
- CARSON, W. P., J. T. ANDERSON, E. G. LEIGH, & S. A. SCHNITZER. 2008. Challenges associated with testing and falsifying the Janzen-Connell hypothesis: a review and critique. *In* W. P. Carson and S. A. Schnitzer (Eds.). *Tropical forest community ecology*, pp. 210-241. Wiley-Blackwell, Oxford.
- CHIARELLO, A. G. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biol. Conserv.* 89: 71-82.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In* d. B. P. J. and G.

- R. Gradwell (Eds.). Dynamics of populations, pp. 298-313. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- CONNELL, J. H., J. G. TRACEY, & L. J. WEBB. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain-forest tree diversity. *Ecological Monographs* 54: 141-164.
- CORLETT, R. T. 2007. The impact of hunting on the mammalian fauna of tropical Asian forests. *Biotropica* 39: 292-303.
- DIRZO, R., E. MENDOZA, & P. ORTIZ. 2007. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. *Biotropica* 39: 355-362.
- ERSTS, P. J. 2013. Geographic Distance Matrix Generator. American Museum of Natural History, Center for Biodiversity and Conservation. Available from http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/gdmg; accessed on 15-10-2013.
- FARWIG, N., B. BLEHER, S. VON DER GONNA, & K. BOHNING-GAESE. 2008. Does forest fragmentation and selective logging affect seed predators and seed predation rates of *Prunus africana* (Rosaceae)? *Biotropica* 40: 218-224.
- GIRÃO, L. C., A. V. LOPES, M. TABARELLI, & E. M. BRUNA. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. *Plos One* 2: e908.
- HAMMOND, D. S., & V. K. BROWN. 1998. Disturbance, phenology and lifehistory characteristics: factors influencing distance/density dependent attack on tropical seeds and seedlings. In N. D. M., P. H. H. T. and B. N. D. (Eds.). *Dynamics of tropical communities*, pp. 51-78. Blackwell, Oxford.

- HARTSHORN, G. S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. *In* P. B. Tomlinson and M. H. Zimmermann (Eds.). *Tropical trees as living systems*, pp. 617–638. Cambridge University Press, New York.
- HAUTIER, Y., P. SANER, C. PHILIPSON, R. BAGCHI, R. C. ONG, & A. HECTOR. 2010. Effects of Seed Predators of Different Body Size on Seed Mortality in Bornean Logged Forest. *Plos One* 5.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-&.
- LAURANCE, W. F., L. V. FERREIRA, J. M. RANKIN-DE MERONA, S. G. LAURANCE, R. W. HUTCHINGS, & T. E. LOVEJOY. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conserv Biol* 12: 460-464.
- LI, R., S. YU, Y. WANG, C. STAEHELIN, & R. ZANG. 2009. Distance-dependent effects of soil-derived biota on seedling survival of the tropical tree legume *Ormosia semicastrata*. *Journal of Vegetation Science* 20: 527-534.
- LOPES, A. V., L. C. GIRAO, B. A. SANTOS, C. A. PERES, & M. TABARELLI. 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biol. Conserv.* 142: 1154-1165.
- MATTHESIU, A., H. CHAPMAN, & D. KELLY. 2011. Testing for Janzen-Connell Effects in a West African Montane Forest. *Biotropica* 43: 77-83.
- MICHALSKI, F., I. NISHI, & C. A. PERES. 2007. Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 39: 691-701.
- NORGHAUER, J. M., J. R. MALCOLM, & B. L. ZIMMERMAN. 2006a. Juvenile mortality and attacks by a specialist herbivore increase with conspecific adult basal area

- of Amazonian *Swietenia macrophylla* (Meliaceae). *Journal of Tropical Ecology* 22: 451-460.
- NORGHAUER, J. M., J. R. MALCOLM, B. L. ZIMMERMAN, & J. M. FELFILI. 2006b. An experimental test of density- and distant-dependent recruitment of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia. *Oecologia* 148: 437-446.
- OLIVEIRA, M. A., A. S. GRILLO, & M. TABARELLI. 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38: 389-394.
- OLIVEIRA, M. A., A. M. M. SANTOS, & M. TABARELLI. 2008. Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. *Forest Ecology and Management* 256: 1910-1917.
- PERES, C. A., & E. PALACIOS. 2007. Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: Implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* 39: 304-315.
- RANTA, P., T. BLOM, J. NIEMELA, E. JOENSUU, & M. SIITONEN. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodivers Conserv* 7: 385-403.
- RIBEIRO, M. C., J. P. METZGER, A. C. MARTENSEN, F. J. PONZONI, & M. M. HIROTA. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142: 1141-1153.
- SANTO-SILVA, E. E., W. R. ALMEIDA, F. P. L. MELO, C. S. ZICKEL, & M. TABARELLI. 2013. The Nature of Seedling Assemblages in a Fragmented Tropical Landscape: Implications for Forest Regeneration. *Biotropica* 45: 386-394.

- SANTOS, B. A., V. ARROYO-RODRIGUEZ, C. E. MORENO, & M. TABARELLI. 2010. Edge-Related Loss of Tree Phylogenetic Diversity in the Severely Fragmented Brazilian Atlantic Forest. *Plos One* 5.
- SANTOS, B. A., C. A. PERES, M. A. OLIVEIRA, A. GRILLO, C. P. ALVES-COSTA, & M. TABARELLI. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biol. Conserv.* 141: 249-260.
- SILVA, J. M. C., & M. TABARELLI. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 72-74.
- SIZER, N., & E. V. J. TANNER. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biol. Conserv.* 91: 135-142.
- SKOLE, D., & C. TUCKER. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the amazon - satellite data from 1978 to 1988. *Science* 260: 1905-1910.
- SWAMY, V., & J. W. TERBORGH. 2010. Distance-responsive natural enemies strongly influence seedling establishment patterns of multiple species in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 98: 1096-1107.
- TABARELLI, M., A. V. AGUIAR, L. C. GIRAO, C. A. PERES, & A. V. LOPES. 2010. Effects of Pioneer Tree Species Hyperabundance on Forest Fragments in Northeastern Brazil. *Conserv Biol* 24: 1654-1663.
- TABARELLI, M., A. V. LOPES, & C. A. PERES. 2008. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. *Biotropica* 40: 657-661.
- TERBORGH, J. 2013. Using Janzen-Connell to predict the consequences of defaunation and other disturbances of tropical forests. *Biol. Conserv.* 163: 7-12.

- TERBORGH, J., & G. NUÑES-ITURRI. 2006. Disperser-free tropical forests await an unhappy fate. *In* W. F. Laurance and C. A. Peres (Eds.). *Emerging threats to tropical forests*, pp. 241-252. The University of Chicago Press, Chicago.
- TERBORGH, J., G. NUNEZ-ITURRI, N. C. A. PITMAN, F. H. C. VALVERDE, P. ALVAREZ, V. SWAMY, E. G. PRINGLE, & C. E. T. PAINE. 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* 89: 1757-1768.
- TERBORGH, J., N. PITMAN, M. SILMAN, H. SCHICHTER, & P. NÚÑEZ. 2002. Maintenance of tree diversity in tropical forests. *In* D. J. Levey (Ed.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*, pp. 1-17. CABI Publishing, Wallingford.
- WIRTH, R., S. T. MEYER, I. R. LEAL, & M. TABARELLI. 2008. Plant herbivore interactions at the forest edge. *In* U. Lüttge, W. Beyschlag and J. Murata (Eds.). *Progress in Botany*, pp. 423-448.
- WRIGHT, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.
- WRIGHT, S. J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 6: 73-86.
- WYATT, J. L., & M. R. SILMAN. 2004. Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia* 140: 26-35.

LEGENDA DAS FIGURAS

Figura 1. Frequência de distribuição (A, C) e distância média (B, D) de indivíduos arbóreos jovens em relação ao adulto coespecífico mais próximo em áreas de floresta madura (FM) e pequenos fragmentos florestais (FF) na paisagem de Serra Grande, nordeste do Brasil. Em A e B, foram analisadas todas as espécies, enquanto em C e D, foram analisadas apenas as espécies pioneiras. Em B e D, as caixas representam o 25º e 75º percentil, as barras de erro indicam o 10º e 90º percentil, enquanto os pontos representam os valores extremos. As linhas sólidas e tracejadas indicam a mediana e a média, respectivamente.

Figura 2. Distância média entre adultos (A, B) e jovens (C, D) coespecíficos em áreas de floresta madura (FM) e pequenos fragmentos florestais (FF) na paisagem de Serra Grande, nordeste do Brasil. Em A e C, foram analisadas todas as espécies, enquanto em B e D, foram analisadas apenas as espécies pioneiras. As caixas representam o 25º e 75º percentil, as barras de erro indicam o 10º e 90º percentil, enquanto os pontos representam os valores extremos. As linhas sólidas e tracejadas indicam a mediana e a média, respectivamente. * $P < 0,05$.

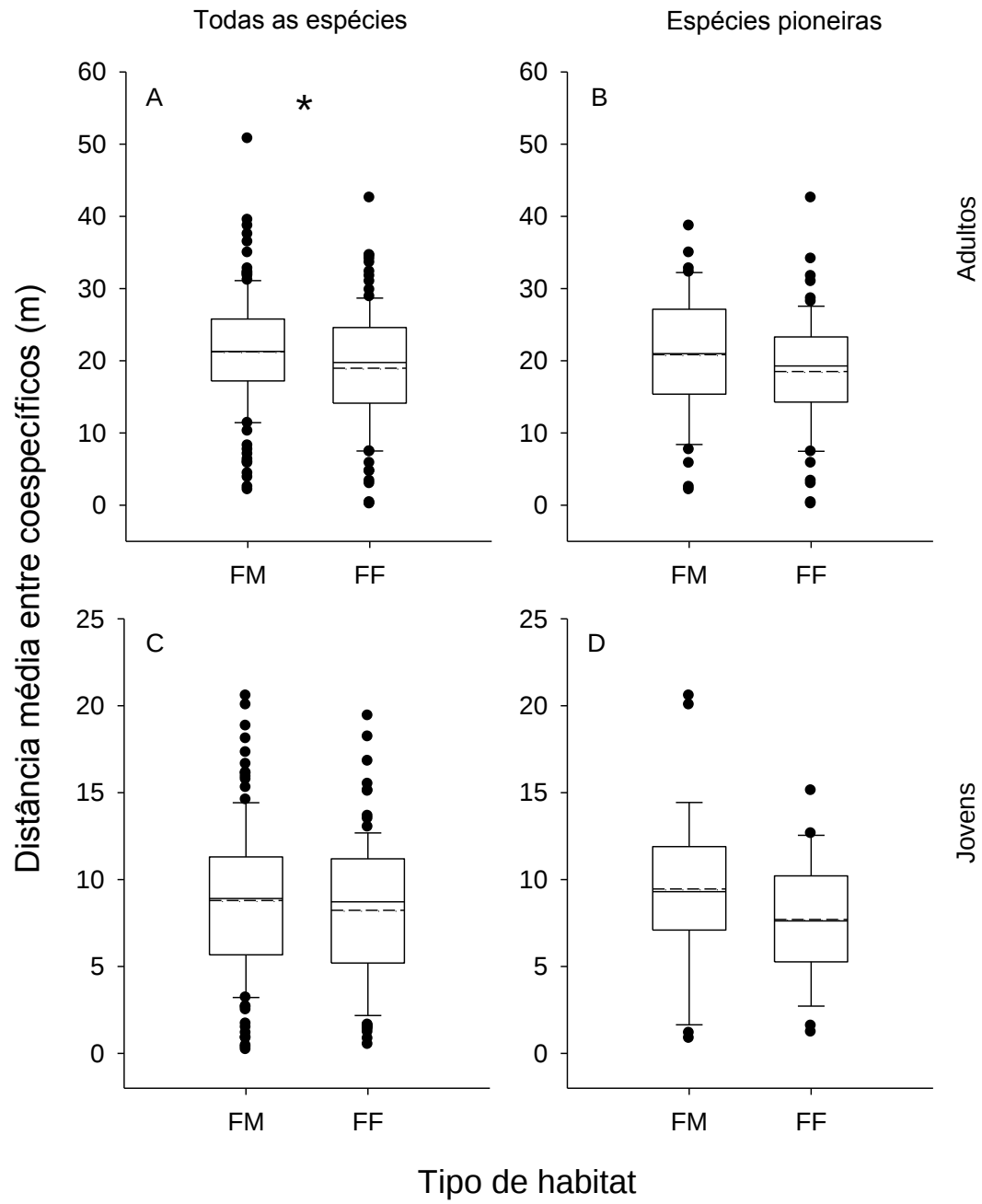


Figura 2.

6. CAPÍTULO 3

SEED PREDATION IN A FRAGMENTED TROPICAL FOREST: IS THERE A RELAXATION IN DISTANCE-DEPENDENT SEED MORTALITY IN SMALL FOREST FRAGMENTS?

Edgar E. Santo-Silva^{a,b}; Felipe P. L. Melo^a; Marcelo Tabarelli^a

^a Federal University of Pernambuco, Department of Botany, Av. Prof. Moraes Rego, S/N, Cidade Universitária, 50670-901, Recife-PE, Brazil.

^b Corresponding author; e-mail: edgar.ssilva@ufpe.br

ABSTRACT

The high mortality of seeds near conspecific adult trees is considered an important mechanism for the maintenance of tree diversity in tropical forests. However, this mechanism may be weaker in small forest fragments, where some tree species such as *Tapirira guianensis* present abundances three times higher than in adjacent mature forest areas. We conducted a field experiment with *T. guianensis* in a fragmented landscape of Brazilian Atlantic forest to evaluate if the distance to nearest conspecific tree has a weak or no effect on seed predation in small forest fragments. We placed seeds of *T. guianensis* near (1 m) and far (15 m) from conspecific trees with different types of exclosures for vertebrates and insects in mature forest areas inside a large remnant and small forest fragments and observed the seed fate monthly during a four month period. We detected no influence of distance to nearest conspecific tree on seed predation in both habitats, as approximately 73% and 83% were predated at both distances in mature forest and small fragments, respectively. Seed predation was faster in free access plots, achieving almost 100% in the first month; however, when insects and vertebrates were excluded predation became slower. In addition, seeds in plots with access only for insects were predated faster in small fragments, reaching 78% in the first month, while in mature forest only 49% were predated in the same period of time. We concluded that the higher abundance of *T. guianensis* in small fragments is not a result of a relaxation in distance-dependent seed predation. Indeed, vertebrates and insects that predate seeds of *T. guianensis* apparently are present in both habitats and our results indicate a higher seed predation by insects in small fragments.

Keywords: Forest fragmentation, Janzen-Connell model, seed survival, *Tapirira guianensis*, tropical forest.

1. INTRODUCTION

Tropical forests in human-modified landscapes have suffered from a severe rearrangement of their biological communities (Karp et al. 2012; Tabarelli et al. 2012). The most common scenario in tropical regions (except in the Amazonian and Congo basins) is that of fragmented landscapes where small forest fragments, scattered in an inhospitable matrix, are suffering a strong modification in species relative abundances (FAO 2011). We know that the physical conditions of these “new” landscapes impose edge effects, microclimate alterations and lack of connectivity among forest patches, which by its self may cause drastic alterations in tree communities (see Laurance et al. 2011 for a review). However, little is known about the ecological triggers of changes in biological communities, especially for trees that depend on animals to complete their life cycles, and more specifically those that depend on seed dispersal to escape from distance-dependent mortality of early life stages (Paine et al. 2012; Webb and Peart 2001; Wotton and Kelly 2011). In short, we do not fully understand how habitat modification alters mechanisms of species coexistence or what the role is of distance-dependent mortality on the proliferation of certain species in human-disturbed tropical landscapes (Liu et al. 2012; Norden et al. 2009).

Empirical data of both plants and animals support the idea that the rearrangement of biological communities in human-modified landscapes can result from releases in top-down ecological processes (Almeida et al. 2008; Wyatt and Silman 2004). In terms of plant communities, the decreased abundance or the absence of natural enemies, such as seed predators, in disturbed areas can result in an increase in the recruitment of some species, mainly near parental trees (Wyatt and Silman 2004). Proliferating tree species may therefore be favoured by a relaxation of the distance-

dependent mortality that allows them to recruit near parental trees, thus compensating for a lack of seed dispersal due to the elimination of most seed dispersers from highly disturbed tropical forests (Melo et al. 2010; Melo et al. 2009).

Despite the fact that these mechanisms of distance-dependent mortality have been studied for more than 40 years, little is known about their functioning in human-modified landscapes. These landscapes consists of patches of natural areas surrounded by human-created matrices (Melo et al. 2013), where ecological processes have been severely modified due to local extinctions and disruption of plant-animal interactions (both antagonistic and mutualistic). Theoretically, it is reasonable to expect that human-modified landscapes may experience a relaxation in distance-dependent seed predation, at least for two reasons. First, due to impacts such as deforestation and hunting, many tropical forests around the world have experienced severe changes in faunal composition (Chiarello 1999; Farwig et al. 2008; Wright et al. 2007), which may decrease the rates of seed predation. Second, the fauna of disturbed habitats tend to be dominated by generalists (Tscharntke et al. 2002), which usually consume seeds independently of distance to parental tree (Janzen 1970). As a result, human-modified landscapes may exhibit an increase in seedling recruitment near parental trees, consequently reducing the number of coexisting species and compromising the maintenance of biodiversity.

This may be the case for some fragmented tropical forest landscapes. Large areas of tropical forest have been converted into sets of small and isolated fragments with large amounts of edge-affected areas (Ranta et al. 1998; Tabarelli et al. 2004), that are severely defaunated (da Silva and Mendes Pontes 2008; Silva and Tabarelli 2000). In fact, much empirical evidence demonstrate that fragmented forests have reduced abundances of vertebrates (e.g., Canale et al. 2012; Michalski and Peres 2007),

including rodents, an important group of seed predators (Chiarello 1999). In the Brazilian Atlantic forest, for example, approximately 83% of the remaining forest fragments are smaller than 50 ha (Ribeiro et al. 2009). Moreover, the proliferation of pioneer trees caused by the creation of edges apparently creates favourable conditions for the increment of generalist invertebrate fauna (Barbosa et al. 2005; Wirth et al. 2008). Finally, some tree species found in seedling assemblages of Brazilian Atlantic forest show elevated densities in small forest fragments compared with those in the interior of a large remnant (E. E. Santo-Silva, *unpublished data*). Therefore, it is reasonable to expect that these fragmented landscapes are experiencing a relaxation in seed mortality caused by vertebrates and insects.

Here, we reported a field experiment with *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), a pioneer tree species that presents elevated density in small forest fragments of the northeast Brazilian Atlantic forest. Our aim was to evaluate the hypothesis that there is a relaxation in distance-dependent seed predation in small forest fragments. We expected that seed predation of *T. guianensis* by vertebrates and insects would be either not influenced or influenced to a lesser extent by the distance to the nearest adult tree in small fragments than in mature forest areas in a large remnant. We built a multi factorial experiment and evaluated, during four months, seed predation/removal by vertebrates and insects near and far from the nearest conspecific tree in small forest fragments (6.6-91.2 ha) and in a large remnant (3500 ha). Finally, we discussed the processes that affect seed predation in severely fragmented landscapes.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Study area

The study was carried out at Usina Serra Grande, a private landholding located in the Atlantic forest in the Brazilian northeast (8°30' S, 35°50' W). This landscape retains approximately 9000 ha of forest, which represents ca. 40% of the original area. This remaining vegetation consists of 109 forest fragments ranging between 1.67 and 3500 ha and is surrounded by a sugarcane matrix. This configuration dates back to the 19th century and the shape and size of fragments remain stable because these remnants are protect against wildfire and logging to ensure the water supply for sugarcane irrigation (Santos et al. 2008). Moreover, Serra Grande landscape retains the biggest and best preserved remnant of the northeast Brazilian Atlantic forest – Coimbra forest (3500 ha), which retains areas of mature forest with old-growth tree assemblages (Santos et al. 2008). The climate is tropical, with average annual rainfall of 2000 mm (IBGE 1985). The vegetation is low montane rain forest, a type of Brazilian Atlantic forest that occurs at 100 to 600 m above sea level (Veloso et al. 1991). The most common families are Lauraceae, Sapotaceae, Moraceae, and Fabaceae (Grillo et al. 2005).

2.2. Study species

To conduct the experiment we selected the tree species *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), a pioneer species that is typical of the forest canopy. This native species is widely distributed, being found in all Brazilian ecosystems (Silva-Luz and Pirani 2014). *T. guianensis* is a zoochorous species that produces many drupe fruits

approximately 1.7 cm in length and seeds that are 1.1 cm. It fruits annually in the period between December and July (Santos and Ferreira 2013), but fruits of this species can be found in the study area almost throughout the whole year (Portes 2012). This species is very abundant in the study area, mainly in small forest fragments, where it presents a density nearly three times higher than in mature forest areas in the interior of Coimbra forest (E. E. Santo-Silva, *unpublished data*).

2.3. Seed predation experiment and data analysis

We placed seeds of *T. guianensis* in exclosure treatments at two different distances around 39 conspecific adult trees (DBH > 10 cm) in two habitat types: (1) mature forest areas – 20 trees in stands of old-growth forest inside Coimbra forest; and (2) small forest fragments – 19 trees in 10 forest fragments ranging between 6.6 and 91.2 ha that are completely surrounded by a sugarcane matrix. Around each tree we placed six plots (25 × 25 cm) in two distance treatments, three plots 1 m from the trunk and under the crown (near), and three 15 m from the trunk (far), which is approximately four-times the crown radius of *T. guianensis* in the study area (3.8 ± 1.0 m, $N = 20$). At both distances, the plots were placed 1 m from each other. Even though other studies addressing effects of distance to parental trees on seed predation adopted greater distances than we use here (e.g. Blendinger and Diaz-Velez 2010; Norghauer et al. 2006; Sugiyama and Peterson 2013), a distance of 15 m to the nearest conspecific tree represents the best scenario of isolation from the crown area due to the high density of *T. guianensis* in our study area (mean distance to the nearest conspecific tree = 11.2 ± 7.5 m, $N = 17$). We placed 15 seeds of *T. guianensis* in each plot, totalling 3510 seeds in the whole experiment. Seeds were collected from different individuals of *T. guianensis*

located in the northeast Brazilian Atlantic forest. At each distance from the trunk we used three exclosure treatments, one for each plot: (1) free access – plots with no exclosures, where vertebrates and insects could access seeds freely; (2) partial-access – plots covered by a wire mesh (1.5 by 2.5 cm mesh) that permitted the entry of only insects and excluded vertebrates, such as the rodent *Oryzomys oniscus*, which is present in the study area (Pinto et al. 2009); and (3) no access – plots with a wire mesh and covered by a voile textile that excluded vertebrates and insects.

Seeds were placed in September of 2011 and we inspected their fate for the following four months. We removed the pulp from all seeds for two reasons: (1) to decrease the likelihood of infection by microorganisms between the period of collection and the beginning of the experiment; and (2) to verify the state of the seeds and discard those with signs of rot. We considered all seeds that were destroyed or removed as predated, except those seeds that were apparently decomposed by microorganisms. We considered seed removal as predation because once the seeds had no pulp, the only attraction was the seed itself. Finally, we performed a repeated measures ANOVA, adopting the percentage of predated seeds in each month as the response variable and (1) habitat type, (2) distance to nearest conspecific tree, (3) exclosure treatment, and (4) time as factors. The Greenhouse-Geisser correction was applied due to the violation of the assumption of sphericity. We analyzed only those trees that retained all six plots intact at the end of the experiment; the analysis was performed in Statistica 7.

3. RESULTS

All plots around 30 out of the 39 trees initially included in the experiment remained intact after four months, 16 in mature forest areas and 14 in nine small fragments. Of the seeds placed around these 30 trees (2700 seeds), at the end of experiment 83% (1050) of the seeds placed in small forest fragments were predated, while in mature forest areas 73% (1055) were predated.

There was no evidence of distance-dependent seed predation for both mature forest and small fragments as seeds placed near and far from conspecific trees presented the same likelihood of being predated (Table 1; Fig. 1). Although $64\% \pm 4.3$ (mean $\pm$ SE) of seeds were predated in small fragments and $51\% \pm 4.3$ in mature forest in the first month, there was no difference between habitats in the speed of seed predation when we considered all the exclosure treatments (Table 1; fig. 1).

However, we detected an interaction between exclosure treatment and habitat type (Table 1; Fig. 2). In both habitats, plots that allowed more access to seed predators presented the highest seed predation. Seed predation in free access plots did not differed between habitats, reaching almost 100% in the first month. However, in partial-access plots, seed predation was faster in small fragments, reaching $78\% \pm 3.9$ in the first month, while in mature forest only $49\% \pm 5$ were predated in the same period of time. Although at the end of the experiment seeds in free and partial-access plots presented almost the same seed predation (100% and $98\% \pm 1.3$, respectively), the speed of seed predation in free access plots was much higher than in partial-access plots. Finally, the number of missing seeds in no access plots at the end of the experiment was two times higher in small fragments than in mature forest.

4. DISCUSSION

The hypothesis that there is a relaxation in distance-dependent seed predation in small forest fragments was refuted. In fact, seeds placed in small forest fragments were removed faster than in mature forest, suggesting that this type of habitat is less suitable for further recruitment of the studied species. Although *T. guianensis* presents a population density three-fold higher in small forest fragments in comparison to areas in the interior of Coimbra forest, we did not observe any influence of distance to nearest conspecific tree on seed predation in either of the habitats. In addition, the differences in seed predation between the three exclosure treatments provided evidence that both vertebrates and insects predate seeds of *T. guianensis*, but only insects were influenced by habitat type, since they effected a high speed of seed predation in small fragments. Therefore, seeds of *T. guianensis* have a lower probability of survival in small forest fragments than in mature forest inside a large remnant.

The absence of distance-dependent seed predation by vertebrates may be explained by the fact that many animals in this group exhibit low species specificity and large foraging areas, which is characteristic of animals with no specific targets (Wright 2002). In a review made by Hammond and Brown (1998), from 24 studies investigating seed mortality by vertebrates, only one supported the Janzen-Connell model. However, although many insects present specific targets, we did not observe any influence of distance to nearest conspecific tree in seed predation by insects either. This absence of distance-dependent seed predation was also observed for the congeneric *Tapirira mexicana* in a highly deforested region in Costa Rica (Sugiyama and Peterson 2013). It is likely that *T. guianensis* does not present a species-specific interaction with either vertebrate or insect seed predators.

The most surprising result was the faster seed predation in small fragments observed in partial-access plots, i.e. plots without access for vertebrates. Although we did not sample insect communities, we believe that this faster seed predation in small fragments can be attributed to an increased abundance of insects, as observed for some groups in edge-affected areas in Amazonian and Atlantic forest (Barbosa et al. 2005; Fowler et al. 1993). In edge areas, some groups of insects can be favoured due to the disappearance of insectivorous birds (Laurance et al. 2002), i.e. a relaxation in top-down regulation. We acknowledge that our study did not investigate the effects of edge distance on seed predation, nevertheless small fragments have large amounts of edge areas and even the central areas of these fragments appear to face the same impacts faced by edge areas in a large remnant (Lopes et al. 2009; Santos et al. 2008; Tabarelli et al. 2010). Moreover, it is reasonable to expect that the proliferation of *T. guianensis* in small fragments may promote an increased abundance of insect seed predators.

Two points need to be clarified about our experiment. First, although we did not monitor the fate of the removed seeds, we do not believe that these seeds were secondarily dispersed instead of predated. Given that we used only seeds without pulp, there was no attraction for seed dispersers. However, the removal of the seed pulp appears to have no influence on the searching capabilities of predators, since ~100% of the seeds in free access plots and ~63% in partial-access plots were predated in the first month. Second, even with total exclusion of seed predators, the no-access plots presented a high number of missing seeds, which was higher in small fragments than in the interior of Coimbra forest. It is likely that these seeds were quickly decomposed by microorganisms, making their observation impossible.

If seeds of *T. guianensis* have a low probability of survival in small fragments, why does *T. guianensis* exhibit an increased density in these habitats? On the one hand,

although we did not find distance-dependent mortality on seeds, this is not the only stage that can suffer mortality according the Janzen-Connell model. Soil pathogens and insects can also cause distance-dependent mortality on seedlings (Li et al. 2009; Swamy and Terborgh 2010). Therefore, we suggest that the increased density of *T. guianensis* in small fragments could result from a relaxation in distance dependent seedling mortality. On the other hand, some authors report that *T. guianensis* is favoured in fragmented habitats due to its being a pioneer species (Santos et al. 2008; Tabarelli et al. 2008). Pioneer species would initially be favoured in these habitats by the increased entrance of light due to the creation of edge habitat, and after reaching the canopy, the increased abundance in seed rain and the constant disturbance occasioned by the proximity with the edge would create favourable conditions for the maintenance of the high abundance of these species (Tabarelli et al. 2008). Moreover, the depletion of shade-tolerant trees in small fragments could liberate space for the recruitment of pioneer species (see Santo-Silva et al. 2013). However, regeneration strategy does not appear to be the only explanation for the proliferation of species such as *T. guianensis*, since the majority of pioneer species found in the Serra Grande landscape do not proliferate in small fragments (E. E. Santo-Silva, *unpublished data*). Thus, given the hotter and drier microclimate in edge-affected habitats (Kapos 1989), we also suggest that the increased density of *T. guianensis* and other proliferating trees could be a result of a high tolerance to hydric stress.

In synthesis, reduced seed predation by vertebrates and insects does not explain the increased density of *T. guianensis* in small forests fragments. In fact, seed predation represents a stronger bottleneck in small fragments than in the interior of Coimbra forest. What are the mechanisms responsible for the hyper-abundance of some species in human-modified landscapes remains as an open question. In order to answer it, we

suggest that further researches investigate if there is a relaxation in distance-dependent mortality in other stages of life, as young seedlings. Also, we suggest evaluating the role played by ecophysiological attributes, which is poorly understood in human-modified landscapes.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Paulo Portes for help with fieldwork, and Maria P. Silva for help with the manufacturing of exclosures. Usina Serra Grande and Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN) provided logistical support during the fieldwork. We are grateful to Conselho Nacional de Ciência e Tecnologia (CNPq) and Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for research grant to MT, and Fundação de Amparo a Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE) for doctorate fellowship to EESS (process 0455-2.05/09). We also thank CAPES for a doctorate “sandwich” scholarship to EESS (process 17547/12-1).

REFERENCES

- Almeida, W.R., Wirth, R., Leal, I.R., 2008. Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 129, 251-257.
- Barbosa, V.S., Leal, I.R., Iannuzzi, L., Almeida-Cortez, J., 2005. Distribution pattern of herbivorous insects in a remnant of Brazilian Atlantic forest. *Neotropical Entomology* 34, 701-711.
- Blendinger, P.G., Diaz-Velez, M.C., 2010. Experimental field test of spatial variation in rodent predation of nuts relative to distance and seed density. *Oecologia* 163, 415-423.
- Canale, G.R., Peres, C.A., Guidorizzi, C.E., Gatto, C.A.F., Kierulff, M.C.M., 2012. Pervasive Defaunation of Forest Remnants in a Tropical Biodiversity Hotspot. *Plos One* 7.
- Chiarello, A.G., 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89, 71-82.
- da Silva, A.P., Jr., Mendes Pontes, A.R., 2008. The effect of a mega-fragmentation process on large mammal assemblages in the highly-threatened Pernambuco Endemism Centre, north-eastern Brazil. *Biodiversity and Conservation* 17, 1455-1464.
- FAO, 2011. *Status of the world's forests*, 9th edn. Food and Agriculture Organization of the United States, Rome.
- Farwig, N., Bleher, B., von der Gonna, S., Bohning-Gaese, K., 2008. Does forest fragmentation and selective logging affect seed predators and seed predation rates of *Prunus africana* (Rosaceae)? *Biotropica* 40, 218-224.

- Fowler, H.G., Silva, C.A., Venticinque, E., 1993. Size, taxonomic and biomass distributions of flying insects in Central Amazonia - forest edge vs understory. *Revista De Biologia Tropical* 41, 755-760.
- Grillo, A.S., Oliveira, M.A., Tabarelli, M., 2005. Árvores, In *Diversidade biológica e conservação da floresta Atlântica ao norte do rio São Francisco*. eds K. Pôrto, J.S. Almeida-Cortez, M. Tabarelli, pp. 191-216. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Hammond, D.S., Brown, V.K., 1998. Disturbance, phenology and lifehistory characteristics: factors influencing distance/density dependent attack on tropical seeds and seedlings, In *Dynamics of tropical communities*. eds N.D. M., P.H.H. T., B.N. D., pp. 51-78. Blackwell, Oxford.
- IBGE, 1985. *Atlas Nacional do Brasil: Região Nordeste*. IBGE, Rio de Janeiro.
- Janzen, D.H., 1970. Herbivores and number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104, 501-&.
- Kapos, V., 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5, 173-185.
- Karp, D.S., Rominger, A.J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P.R., Daily, G.C., 2012. Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales. *Ecology Letters* 15, 963-970.
- Laurance, W.F., Camargo, J.L.C., Luizao, R.C.C., Laurance, S.G., Pimm, S.L., Bruna, E.M., Stouffer, P.C., Williamson, G.B., Benitez-Malvido, J., Vasconcelos, H.L., Van Houtan, K.S., Zartman, C.E., Boyle, S.A., Didham, R.K., Andrade, A., Lovejoy, T.E., 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation* 144, 56-67.

- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G., Sampaio, E., 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology* 16, 605-618.
- Li, R., Yu, S., Wang, Y., Staehelin, C., Zang, R., 2009. Distance-dependent effects of soil-derived biota on seedling survival of the tropical tree legume *Ormosia semicastrata*. *Journal of Vegetation Science* 20, 527-534.
- Liu, X., Liang, M., Etienne, R.S., Wang, Y., Staehelin, C., Yu, S., 2012. Experimental evidence for a phylogenetic Janzen–Connell effect in a subtropical forest. *Ecology Letters* 15, 111-118.
- Lopes, A.V., Girao, L.C., Santos, B.A., Peres, C.A., Tabarelli, M., 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 142, 1154-1165.
- Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., Tabarelli, M., 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in ecology & evolution* 28, 462-468.
- Melo, F.P.L., Martinez-Salas, E., Benitez-Malvido, J., Ceballos, G., 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26, 35-43.
- Melo, F.P.L., Rodriguez-Herrera, B., Chazdon, R.L., Medellin, R.A., Ceballos, G., 2009. Small tent-roosting bats promote dispersal of large-seeded plants in a Neotropical forest. *Biotropica* 41, 737-743.

- Michalski, F., Peres, C.A., 2007. Disturbance-mediated mammal persistence and abundance-area relationships in Amazonian forest fragments. *Conservation Biology* 21, 1626-1640.
- Norden, N., Chave, J., Belbenoit, P., Caubere, A., Chatelet, P., Forget, P.M., Riera, B., Viers, J., Thebaud, C., 2009. Interspecific variation in seedling responses to seed limitation and habitat conditions for 14 Neotropical woody species. *Journal of Ecology* 97, 186-197.
- Norghauer, J.M., Malcolm, J.R., Zimmerman, B.L., Felfili, J.M., 2006. An experimental test of density- and distant-dependent recruitment of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia. *Oecologia* 148, 437-446.
- Paine, C.E.T., Norden, N., Chave, J., Forget, P.-M., Fortunel, C., Dexter, K.G., Baraloto, C., 2012. Phylogenetic density dependence and environmental filtering predict seedling mortality in a tropical forest. *Ecology Letters* 15, 34-41.
- Pinto, S.R.R., Santos, A.M.M., Tabarelli, M., 2009. Seed predation by rodents and safe sites for large-seeded trees in a fragment of the Brazilian Atlantic forest. *Brazilian Journal of Biology* 69, 765-773.
- Portes, P.V.A., 2012. Chuva de sementes em uma paisagem de floresta Atlântica: graves falhas no processo de dispersão de sementes, In Departament of Botany. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Ranta, P., Blom, T., Niemela, J., Joensuu, E., Siitonen, M., 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 7, 385-403.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest

- distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142, 1141-1153.
- Santo-Silva, E.E., Almeida, W.R., Melo, F.P.L., Zickel, C.S., Tabarelli, M., 2013. The Nature of Seedling Assemblages in a Fragmented Tropical Landscape: Implications for Forest Regeneration. *Biotropica* 45, 386-394.
- Santos, B.A., Peres, C.A., Oliveira, M.A., Grillo, A., Alves-Costa, C.P., Tabarelli, M., 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141, 249-260.
- Santos, P.L., Ferreira, R.A., 2013. Fenologia de *Tapirira guianensis* AUBL. (Anacardiaceae) no município de São Cristóvão, Sergipe. *Revista Árvore* 37, 129-136.
- Silva-Luz, C.L., Pirani, J.R., 2014. Anacardiaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available in: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB4408>>. Access in: 30 Jan. 2014.
- Silva, J.M.C., Tabarelli, M., 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404, 72-74.
- Sugiyama, A., Peterson, C.J., 2013. Edge Effects Act Differentially on Multiple Early Regeneration Stages of a Shade-tolerant Tree *Tapirira mexicana*. *Biotropica* 45, 37-44.
- Swamy, V., Terborgh, J.W., 2010. Distance-responsive natural enemies strongly influence seedling establishment patterns of multiple species in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 98, 1096-1107.

- Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Girao, L.C., Peres, C.A., Lopes, A.V., 2010. Effects of pioneer tree species hyperabundance on forest fragments in Northeastern Brazil. *Conservation Biology* 24, 1654-1663.
- Tabarelli, M., Da Silva, M.J.C., Gascon, C., 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13, 1419-1425.
- Tabarelli, M., Lopes, A.V., Peres, C.A., 2008. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. *Biotropica* 40, 657-661.
- Tabarelli, M., Peres, C.A., Melo, F.P.L., 2012. The 'few winners and many losers' paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation* 155, 136-140.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., Thies, C., 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research* 17, 229-239.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., Lima, J.C.A., 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- Webb, C.O., Peart, D.R., 2001. High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters* 4, 491-499.
- Wirth, R., Meyer, S.T., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2008. Plant herbivore interactions at the forest edge, In *Progress in Botany*. eds U. Luttge, W. Beyschlag, J. Murata, pp. 423-448.
- Wotton, D.M., Kelly, D., 2011. Frugivore loss limits recruitment of large-seeded trees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Wright, S.J., 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130, 1-14.

- Wright, S.J., Stoner, K.E., Beckman, N., Corlett, R.T., Dirzo, R., Muller-Landau, H.C., Nunez-Iturri, G., Peres, C.A., Wang, B.C., 2007. The plight of large animals in tropical forests and the consequences for plant regeneration. *Biotropica* 39, 289-291.
- Wyatt, J.L., Silman, M.R., 2004. Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia* 140, 26-35.

TABLE

Table 1. Results of repeated measures ANOVA. We tested the effect of habitat type (small forest fragments vs. mature forest), distance to conspecific tree and exclosure treatment on the percentage of predated/removed seeds of *Tapirira guianensis*.

	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
<i>Between-subject effects</i>			
Habitat type	24.257	1	<0.0001
Distance	0.036	1	0.850
Exclosure treatment	468.778	2	<0.0001
Habitat type × Distance	1.037	1	0.310
Habitat type × Exclosure treatment	7.176	2	0.001
Distance × Exclosure treatment	0.078	2	0.925
Habitat type × Distance × Exclosure treatment	0.342	2	0.711
<i>Within-subject effects*</i>			
Time	140.870	1.770	<0.0001
Time × Habitat type	0.766	1.770	0.451
Time × Distance	0.148	1.770	0.837
Time × Exclosure treatment	36.716	3.539	<0.0001
Time × Habitat type × Distance	0.413	1.770	0.637
Time × Habitat type × Exclosure treatment	12.833	3.539	<0.0001
Time × Distance × Exclosure treatment	0.940	3.539	0.433
Time × Habitat type × Distance × Exclosure treatment	0.952	3.539	0.427

*Greenhouse-Geisser probabilities are reported for within-subject effects because the sphericity assumption was violated. Greenhouse-Geisser $\varepsilon = 0.59$.

FIGURE LEGENDS

Fig. 1. Percentage of seeds of *Tapirira guianensis* predated/removed near and far from nearest conspecific adult in small fragments and mature forest areas in the Serra Grande landscape, northeast Brazil. Error bars indicates standard error.

Fig. 2. Percentage of seeds of *Tapirira guianensis* predated/removed in different exclosure treatments in small fragments and mature forest areas in the Serra Grande landscape, northeast Brazil. Error bars indicates standard error.

FIGURES

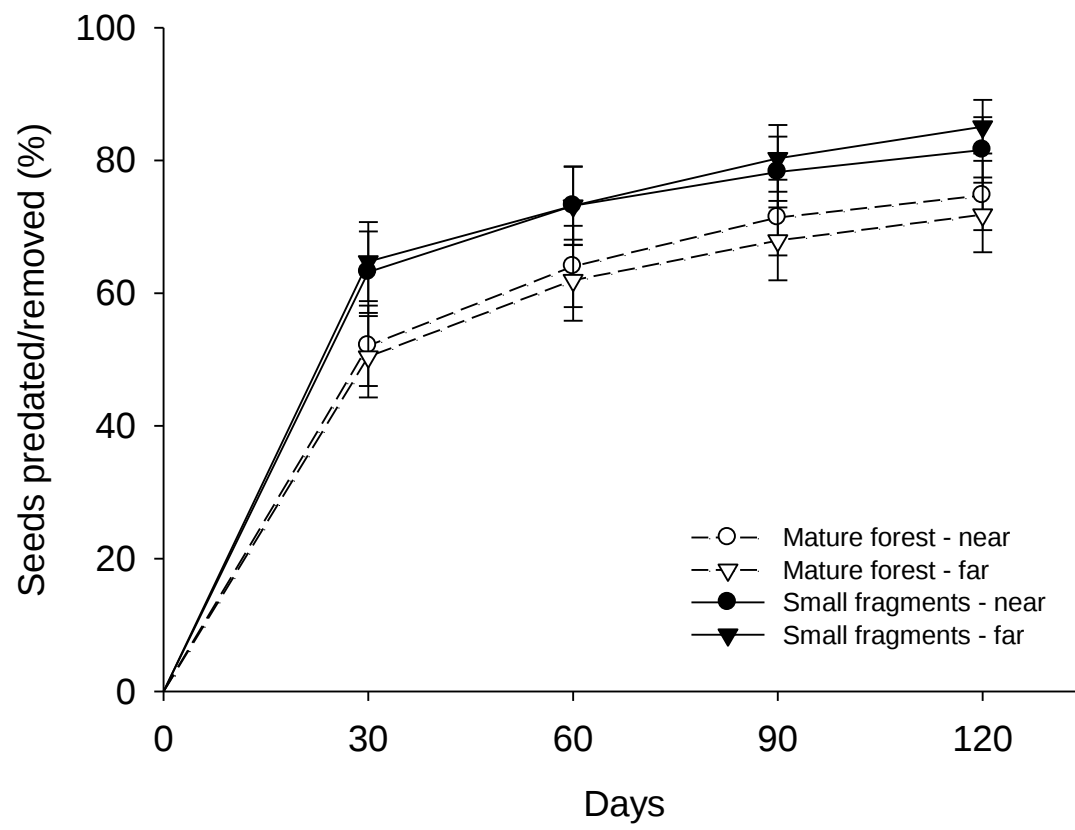


Fig. 1

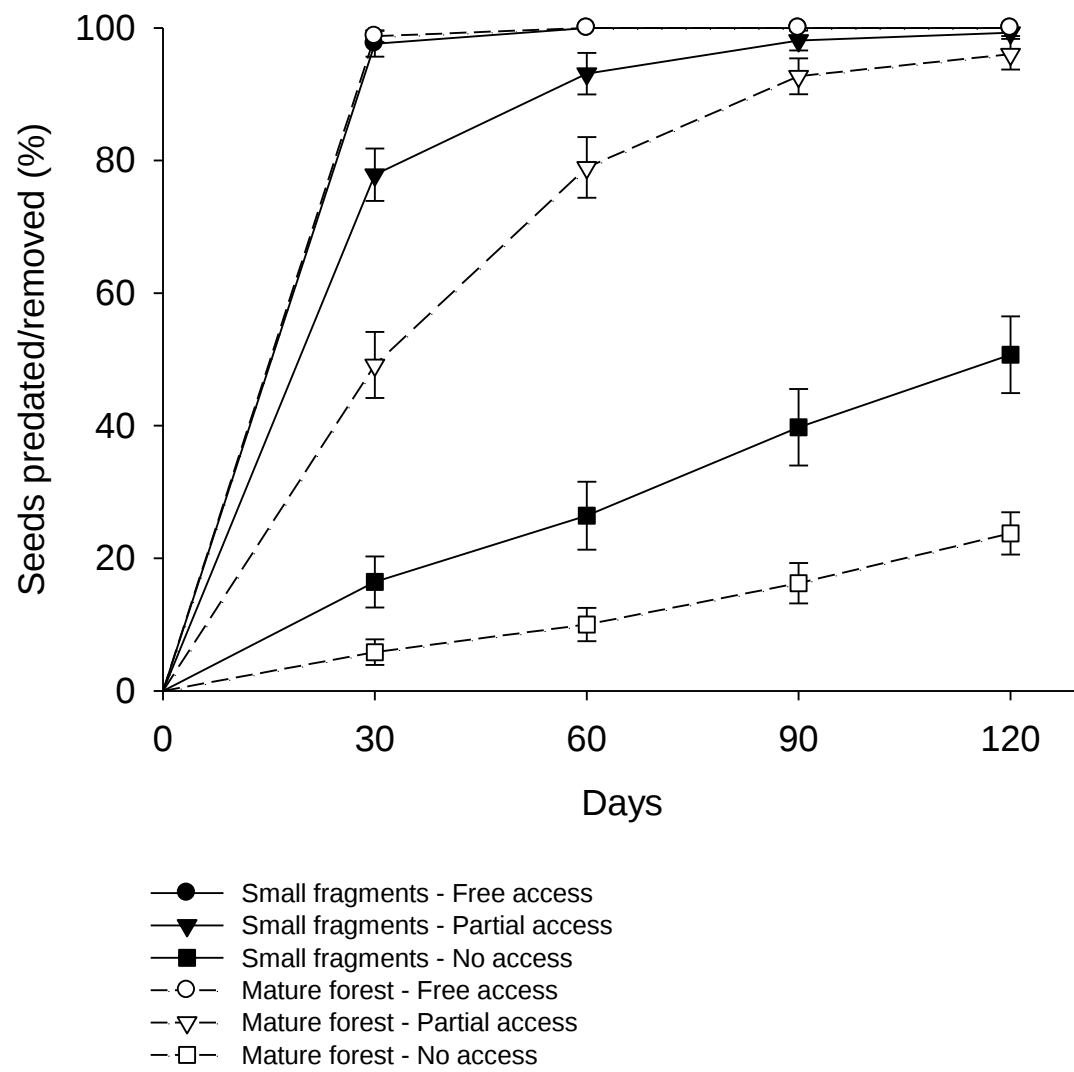


Fig. 2

7. CONCLUSÕES

Nesta tese busquei evidências que indicassem a existência de relaxamento na mortalidade de árvores dependente da densidade e distância em uma paisagem fragmentada de Floresta Atlântica, uma vez que nos pequenos fragmentos florestais dessa paisagem existe uma baixa diversidade de árvores e já havia sido diagnosticado um incremento de até três vezes na densidade de algumas espécies. Em síntese, meus resultados demonstram que: (1) um pequeno grupo de espécies pioneiras apresenta um aumento na densidade populacional em pequenos fragmentos florestais, sendo esse aumento de até 52 vezes; (2) não existe uma redução na distância de recrutamento (distância entre jovens e adultos coespecíficos) nos pequenos fragmentos ao analisar todas as espécies, apenas quando analisadas somente as espécies pioneiras; (3) exceto pela pequena redução na distância média (2 m) entre adultos coespecíficos, não há evidências que demonstrem uma agregação nas populações nos pequenos fragmentos florestais; (4) não existe um relaxamento na predação de sementes dependente da distância em *Tapirira guianensis*, uma espécie pioneira que apresenta densidades elevadas nesses fragmentos.

Embora eu tenha observado um maior adensamento e uma redução na distância do pico de recrutamento de espécies pioneiras, os resultados indicam que a estrutura das assembleias arbóreas nos pequenos fragmentos não é resultado de relaxamentos na mortalidade dependente da densidade e distância (MDDD), uma vez que tanto nas assembleias de jovens como de adultos não foi observada uma agregação significativa entre os indivíduos coespecíficos. O modelo de Janzen-Connell propõe que os inimigos naturais diminuem a probabilidade de recrutamento próximo ao adulto parental, o que resultaria em populações cujos indivíduos manteriam uma distância mínima uns dos

outros. Assim, um relaxamento na MDDD nos pequenos fragmentos criaria populações cujos indivíduos se estabeleceriam mais próximos uns dos outros. Ainda, os pequenos fragmentos apresentaram altos níveis de predação de sementes de *T. guianensis* (quase 100% das sementes desprotegidas foram predadas em um mês), sendo mais rápida que em áreas de floresta madura no maior remanescente da paisagem – Mata de Coimbra (3500 ha).

É importante salientar que nessa tese testei apenas um mecanismo de MDDD, a predação de sementes. Além deste, a mortalidade de plântulas por herbívoros ou patógenos também são mecanismos que podem ocasionar MDDD. É plausível que ocorra um relaxamento na MDDD de plântulas por insetos herbívoros nesses pequenos fragmentos uma vez que insetos especialistas parecem ser raros nesse ambiente perturbado. Todavia, é difícil gerar hipóteses a respeito da MDDD por patógenos, pois pouco se sabe sobre como a perda e fragmentação de habitat podem influenciar esses micro-organismos, principalmente patógenos de solo, cuja atividade como agente de MDDD tem sido amplamente documentada.

Entretanto, devemos também considerar o fato que as interações biológicas talvez não representem a grande força estruturadora das assembleias arbóreas em pequenos fragmentos e que esse papel possa ser exercido pelos filtros ambientais. As alterações no ambiente físico resultantes da criação de áreas de borda transformaram alguns fragmentos florestais em locais inóspitos para muitas espécies. Mesmo espécies pioneiras estão apresentando reduções em sua densidade nos pequenos fragmentos. Dessa forma, é provável que esse filtro ambiental esteja selecionando apenas espécies com atributos ecofisiológicos que confirmam uma maior tolerância a esse ambiente (e.g., maior tolerância ao déficit hídrico).

Em conclusão, os resultados obtidos não indicam que as mudanças observadas na estrutura das assembleias arbóreas nos pequenos fragmentos resultam de relaxamentos na MDDD. Entretanto, mesmo após 200 anos, os pequenos fragmentos florestais ainda apresentam respostas negativas à fragmentação e perda de habitat. A flora futura desses fragmentos provavelmente será composta por um subgrupo de espécies pioneiras hiperabundantes e conterà um número reduzido de espécies raras. Assim, os estudos oriundos desta tese trazem contribuições tanto para um melhor entendimento do mecanismo proposto por Janzen-Connell como para o funcionamento de processos ecológicos em florestas fragmentadas.

8. RESUMO

Dentre as hipóteses criadas para explicar a manutenção da diversidade de árvores em florestas tropicais, uma das mais aceitas é a hipótese de Janzen-Connell. Essa hipótese propõe que inimigos naturais diminuem a probabilidade de sobrevivência de sementes e plântulas quando estas estão adensadas ou próximas ao adulto parental. Entretanto, é provável que esse mecanismo proposto por Janzen-Connell seja menos intenso em florestas fragmentadas. Esta tese teve como objetivo avaliar se a alta densidade de determinadas espécies arbóreas em paisagens fragmentadas é resultado de um relaxamento na mortalidade dependente da densidade e distância. Foram realizados três estudos em uma paisagem fragmentada de Floresta Atlântica, comparando pequenos fragmentos florestais com áreas de floresta madura no interior de um grande remanescente. No primeiro, foram analisados os padrões de mudança nas densidades de populações arbóreas no estágio de plântula e adulto para investigar quais espécies tendem a predominar em pequenos fragmentos florestais. No segundo, foi analisada a distribuição espacial de árvores adultas e jovens para inferir se a distância entre indivíduos coespecíficos é menor nos pequenos fragmentos. No terceiro, foi realizado um experimento de predação de sementes com a espécie *Tapirira guianensis* para avaliar se existe uma redução na predação de sementes em pequenos fragmentos florestais. Em síntese, os resultados demonstram que: (1) apenas um pequeno grupo de espécies pioneiras apresenta um aumento na densidade populacional em pequenos fragmentos florestais, enquanto muitas espécies tendem a se extinguir localmente ou apresentar abundâncias extremamente baixas nesses fragmentos; (2) não existe uma redução na distância entre jovens e adultos coespecíficos nos pequenos fragmentos ao analisar todas as espécies, apenas quando analisadas somente as espécies pioneiras; (3)

exceto pela pequena redução na distância média (2 m) entre adultos coespecíficos, não foi observada uma agregação nas populações nos pequenos fragmentos florestais; (4) não existe um relaxamento na predação de sementes dependente da distância em *Tapirira guianensis*. Os resultados obtidos não indicam que as mudanças observadas na estrutura das assembleias arbóreas nos pequenos fragmentos resultam de relaxamentos na mortalidade dependente da densidade e distância. Entretanto, mesmo após 200 anos, esses fragmentos ainda apresentam uma redução na diversidade de árvores.

Palavras-chave: Comunidades vegetais, diversidade de árvores, espécies pioneiras, florestas tropicais, fragmentação florestal, Janzen-Connell, predação de sementes.

9. ABSTRACT

The Janzen-Connell hypothesis is one of the most accepted explanations for the high tree diversity in tropical forests. This hypothesis proposes that natural enemies reduce the survivorship of seeds and seedlings when they occur at high density or close to parental trees. However, this mechanism may be weaker in fragmented forests. The aim of this thesis was to evaluate if the high density of some tree species in fragmented forests is a result of a relaxation in density- and distance-dependent mortality. Three studies were carried out in a fragmented landscape of Atlantic Forest, in which I compared small forest fragments with mature forest areas inside a large remnant. In the first study, the densities of tree populations in the seedling and adult phases were analyzed in order to investigate what species tend to predominate in small forest fragments. In the second, the spatial distribution of saplings and adult trees was analyzed to infer if the distance between conspecific individuals is smaller in small fragments. In the third, a field experiment of seed predation with *Tapirira guianensis* was realized to evaluate if there is a reduction in seed predation in small fragments. In synthesis, the results demonstrate that: (1) only a small group of pioneer species is increasing their density in small fragments, while many species tend to be locally extinct or to present very low abundances in these fragments; (2) there is no reduction in the distance between saplings and conspecific adults when considering all species, but this reduction was observed when pioneer species were analyzed in isolation; (3) except for the small reduction in the average distance (2 m) between conspecific adults, there is no aggregation in populations in small fragments; (4) there is no relaxation in distance-dependent seed predation for *Tapirira guianensis*. The results do not indicate that the changes observed in the structure of tree assemblages in small

fragments are a result of a relaxation in density- and distance-dependent mortality. However, even after 200 years, tree diversity loss persists in these small fragments.

Key words: forest fragmentation, Janzen-Connell, pioneer species, plant communities, seed predation, tree diversity, tropical forests.

10. ANEXOS

GUIA PARA FORMATAÇÃO DE MANUSCRITOS PARA SUBMISSÃO AO PERIÓDICO BIOLOGICAL CONSERVATION

NEW SUBMISSIONS

Submission to this journal proceeds totally online and you will be guided stepwise through the creation and uploading of your files. The system automatically converts your files to a single PDF file, which is used in the peer-review process. As part of the Your Paper Your Way service, you may choose to submit your manuscript as a single file to be used in the refereeing process. This can be a PDF file or a Word document, in any format or lay-out that can be used by referees to evaluate your manuscript. It should contain high enough quality figures for refereeing. If you prefer to do so, you may still provide all or some of the source files at the initial submission. Please note that individual figure files larger than 10 MB must be uploaded separately.

Please use correct, continuous line numbering and page numbering throughout the document.

References

There are no strict requirements on reference formatting at submission. References can be in any style or format as long as the style is consistent. Where applicable, author(s) name(s), journal title/book title, chapter title/article title, year of publication, volume number/book chapter and the pagination must be present. Use of DOI is highly encouraged. The reference style used by the journal will be applied to the accepted article by Elsevier at the proof stage. Note that missing data will be highlighted at proof stage for the author to correct.

Formatting requirements

There are no strict formatting requirements but all manuscripts must contain the essential elements needed to convey your manuscript, for example Abstract, Keywords, Introduction, Materials and Methods, Results, Conclusions, Artwork and Tables with Captions.

If your article includes any Videos and/or other Supplementary material, this should be included in your initial submission for peer review purposes. Divide the article into clearly defined sections.

Tables and Figures

Please place legends above Tables and below Figures. They should follow the References at the end of the manuscript.

REVISED SUBMISSIONS

Use of word processing software

Please use correct, continuous line numbering and page numbering throughout the document.

It is important that the file be saved in the native format of the word processor used. The text should be in single-column format. Keep the layout of the text as simple as possible. Most formatting codes will be removed and replaced on processing the article. In particular, do not use the word processor's options to justify text or to hyphenate words. However, do use bold face, italics, subscripts, superscripts etc. When preparing tables, if you are using a table grid, use only one grid for each individual table and not a grid for each row. If no grid is used, use tabs, not spaces, to align columns. The electronic text should be prepared in a way very similar to that of conventional manuscripts (see also the Guide to Publishing with Elsevier: <http://www.elsevier.com/guidepublication>). Note that source files of figures, tables and text graphics will be required whether or not you embed your figures in the text. See also the section on Electronic artwork.

To avoid unnecessary errors you are strongly advised to use the 'spell-check' and 'grammar-check' functions of your word processor.

Please use single spacing throughout the document. Use continuous line numbering throughout the document. Avoid full justification, i.e., do not use a constant right-hand margin. Ensure that each new paragraph is clearly indicated. Number every page of the manuscript, including the title page, references tables, etc. Present tables and figure legends on separate pages at the end of the manuscript. Layout and conventions must conform with those given in this guide to authors. **Journal style has changed over time so do not use old issues as a guide.** Number all pages consecutively. Italics are not to be used for expressions of Latin origin, for example, *in vivo*, *et al.*, *per se*. Use decimal points (not commas); use a space for thousands (10 000 and above).

Use of word processing software

Regardless of the file format of the original submission, at revision you must provide us with an editable file of the entire article. Keep the layout of the text as simple as possible. Most formatting codes will be removed and replaced on processing the article. The electronic text should be prepared in a way very similar to that of conventional manuscripts (see also the Guide to Publishing with Elsevier: <http://www.elsevier.com/guidepublication>). See also the section on Electronic artwork.

To avoid unnecessary errors you are strongly advised to use the 'spell-check' and 'grammar-check' functions of your word processor.

Cover letter

Submission of a manuscript must be accompanied by a cover letter that includes the following statements or acknowledgements:

- The work is all original research carried out by the authors.
- All authors agree with the contents of the manuscript and its submission to the journal.
- No part of the research has been published in any form elsewhere, unless it is fully acknowledged in the manuscript. Authors should disclose how the research featured in the manuscript relates to any other manuscript of a similar nature that they have

published, in press, submitted or will soon submit to *Biological Conservation* or elsewhere.

- The manuscript is not being considered for publication elsewhere while it is being considered for publication in this journal.
- Any research in the paper not carried out by the authors is fully acknowledged in the manuscript.
- All sources of funding are acknowledged in the manuscript, and authors have declared any direct financial benefits that could result from publication.
- All appropriate ethics and other approvals were obtained for the research. Where appropriate, authors should state that their research protocols have been approved by an authorized animal care or ethics committee, and include a reference to the code of practice adopted for the reported experimentation or methodology. The Editor will take account of animal welfare issues and reserves the right not to publish, especially if the research involves protocols that are inconsistent with commonly accepted norms of animal research.
- Please include a short paragraph that describes the main finding of your paper, and its significance to the field of conservation biology.
- The authors should state in the cover letter if the paper in any form has previously been submitted to *Biological Conservation*. In that case the authors should specify the original manuscript number.

Article structure

Subdivision - numbered sections

Divide your article into clearly defined and numbered sections. Subsections should be numbered 1.1 (then 1.1.1, 1.1.2, ...), 1.2, etc. (the abstract is not included in section numbering). Use this numbering also for internal cross-referencing: do not just refer to 'the text'. Any subsection may be given a brief heading. Each heading should appear on its own separate line.

Introduction

State the objectives of the work and provide an adequate background, avoiding a detailed literature survey or a summary of the results.

Material and methods

Provide sufficient detail to allow the work to be reproduced. Methods already published should be indicated by a reference: only relevant modifications should be described.

Theory/calculation

A Theory section should extend, not repeat, the background to the article already dealt with in the Introduction and lay the foundation for further work. In contrast, a Calculation section represents a practical development from a theoretical basis.

Results

Results should be clear and concise.

Discussion

This should explore the significance of the results of the work, not repeat them. A combined Results and Discussion section is often appropriate. Avoid extensive citations and discussion of published literature.

Conclusions

The main conclusions of the study may be presented in a short Conclusions section, which may stand alone or form a subsection of a Discussion or Results and Discussion section.

Glossary

Please supply, as a separate list, the definitions of field-specific terms used in your article.

Appendices

If there is more than one appendix, they should be identified as A, B, etc. Formulae and equations in appendices should be given separate numbering: Eq. (A.1), Eq. (A.2), etc.; in a subsequent appendix, Eq. (B.1) and so on. Similarly for tables and figures: Table A.1; Fig. A.1, etc.

Essential title page information

- **Title.** Concise and informative, yet not overly general. If appropriate, include the species or ecosystem that was the subject of the study, or the location where the study was done. Titles are often used in information-retrieval systems. Avoid abbreviations and formulae where possible.
- **Author names and affiliations.** Where the family name may be ambiguous (e.g., a double name), please indicate this clearly. Present the authors' affiliation addresses (where the actual work was done) below the names. Indicate all affiliations with a lower-case superscript letter immediately after the author's name and in front of the appropriate address. Provide the full postal address of each affiliation, including the country name and, if available, the e-mail address of each author.
- **Corresponding author.** Clearly indicate who will handle correspondence at all stages of refereeing and publication, also post-publication. **Ensure that phone numbers (with country and area code) are provided in addition to the e-mail address and the complete postal address. Contact details must be kept up to date by the corresponding author.**
- **Present/permanent address.** If an author has moved since the work described in the article was done, or was visiting at the time, a 'Present address' (or 'Permanent address') may be indicated as a footnote to that author's name. The address at which the author actually did the work must be retained as the main, affiliation address. Superscript Arabic numerals are used for such footnotes.

Abstract

A concise and factual abstract is required (maximum length of 250 words). The abstract should state briefly the purpose of the research, the methods used, the principal results and major conclusions. Please try to keep each sentence as specific as possible, and avoid such general statements as "The management implications of the results are discussed". An abstract is often presented separately from the article, so it must be able to stand alone. For this reason, References should be avoided, but if essential, they must be cited in full, without reference to the reference list. Also, non-standard or uncommon abbreviations should be avoided, but if essential they must be defined at their first mention in the abstract itself.

Graphical abstract

Although a graphical abstract is optional, its use is encouraged as it draws more attention to the online article. The graphical abstract should summarize the contents of the article in a concise, pictorial form designed to capture the attention of a wide readership. Graphical abstracts should be submitted as a separate file in the online submission system. Image size: Please provide an image with a minimum of 531×1328 pixels (h $\times$ w) or proportionally more. The image should be readable at a size of 5×13 cm using a regular screen resolution of 96 dpi. Preferred file types: TIFF, EPS, PDF or MS Office files. See <http://www.elsevier.com/graphicalabstracts> for examples. Authors can make use of Elsevier's Illustration and Enhancement service to ensure the best presentation of their images and in accordance with all technical requirements: [Illustration Service](#).

Highlights

Highlights are mandatory for this journal. They consist of a short collection of bullet points that convey the core findings of the article and should be submitted in a separate file in the online submission system. Please use 'Highlights' in the file name and include 3 to 5 bullet points (maximum 85 characters, including spaces, per bullet point). See <http://www.elsevier.com/highlights> for examples.

Stereochemistry abstract

For each important chiral compound you are requested to supply a stereochemistry abstract detailing structure, name, formula and all available stereochemical information for eventual incorporation into a database. An abstract for only one enantiomer per compound is required.

Keywords

Immediately after the abstract, provide a maximum of 6 keywords, using American spelling and avoiding general and plural terms and multiple concepts (avoid, for example, 'and', 'of'). Be sparing with abbreviations: only abbreviations firmly established in the field may be eligible. These keywords will be used for indexing purposes.

Abbreviations

Define abbreviations that are not standard in this field in a footnote to be placed on the first page of the article. Such abbreviations that are unavoidable in the abstract must be defined at their first mention there, as well as in the footnote. Ensure consistency of abbreviations throughout the article.

Acknowledgements

Collate acknowledgements in a separate section at the end of the article before the references and do not, therefore, include them on the title page, as a footnote to the title or otherwise. List here those individuals who provided help during the research (e.g., providing language help, writing assistance or proof reading the article, etc.).

Nomenclature and Units

Follow internationally accepted rules and conventions: use the international system of units (SI) for all scientific and laboratory data. If other quantities are mentioned, give their equivalent in SI.

Common names must be in lower-case except proper nouns. All common names must be followed by a scientific name in parentheses in italics. For example, bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*). Where scientific names are used in preference to common names they should be in italics and the genus should be reduced to the first letter after the first mention. For example, the first mention is given as *Tursiops aduncus* and subsequent mentions are given as *T. aduncus*.

Math formulae

Present simple formulae in the line of normal text where possible and use the solidus (/) instead of a horizontal line for small fractional terms, e.g., X/Y. In principle, variables are to be presented in italics. Powers of e are often more conveniently denoted by exp. Number consecutively any equations that have to be displayed separately from the text (if referred to explicitly in the text).

Footnotes

Footnotes should be used sparingly. Number them consecutively throughout the article. Many wordprocessors build footnotes into the text, and this feature may be used. Should this not be the case, indicate the position of footnotes in the text and present the footnotes themselves separately at the end of the article. Do not include footnotes in the Reference list.

Table footnotes

Indicate each footnote in a table with a superscript lowercase letter.

Artwork

Electronic artwork

General points

- Make sure you use uniform lettering and sizing of your original artwork.
- Preferred fonts: Arial (or Helvetica), Times New Roman (or Times), Symbol, Courier.
- Number the illustrations according to their sequence in the text.
- Use a logical naming convention for your artwork files.
- Indicate per figure if it is a single, 1.5 or 2-column fitting image.
- For Word submissions only, you may still provide figures and their captions, and tables within a single file at the revision stage.
- Please note that individual figure files larger than 10 MB must be provided in separate source files.

A detailed guide on electronic artwork is available on our website:

<http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

You are urged to visit this site; some excerpts from the detailed information are given here.

Formats

Regardless of the application used, when your electronic artwork is finalized, please 'save as' or convert the images to one of the following formats (note the resolution requirements for line drawings, halftones, and line/halftone combinations given below): EPS (or PDF): Vector drawings. Embed the font or save the text as 'graphics'.

TIFF (or JPG): Color or grayscale photographs (halftones): always use a minimum of 300 dpi.

TIFF (or JPG): Bitmapped line drawings: use a minimum of 1000 dpi.

TIFF (or JPG): Combinations bitmapped line/half-tone (color or grayscale): a minimum of 500 dpi is required.

Please do not:

- Supply files that are optimized for screen use (e.g., GIF, BMP, PICT, WPG); the resolution is too low.
- Supply files that are too low in resolution.
- Submit graphics that are disproportionately large for the content.

Color artwork

Please make sure that artwork files are in an acceptable format (TIFF (or JPEG), EPS (or PDF), or MS Office files) and with the correct resolution. If, together with your accepted article, you submit usable color figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in color on the Web (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in color in the printed version. **For color reproduction in print, you will receive information regarding the costs from Elsevier after receipt of your accepted article.** Please indicate your preference for color: in print or on the Web only. For further information on the preparation of electronic artwork, please see <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

Please note: Because of technical complications that can arise by converting color figures to 'gray scale' (for the printed version should you not opt for color in print) please submit in addition usable black and white versions of all the color illustrations.

Figure captions

Ensure that each illustration has a caption. A caption should comprise a brief title (**not** on the figure itself) and a description of the illustration. Keep text in the illustrations themselves to a minimum but explain all symbols and abbreviations used.

Tables

Number tables consecutively in accordance with their appearance in the text. Place footnotes to tables below the table body and indicate them with superscript lowercase letters. Avoid vertical rules. Be sparing in the use of tables and ensure that the data presented in tables do not duplicate results described elsewhere in the article.

References

Citation in text

Please ensure that every reference cited in the text is also present in the reference list (and vice versa). Any references cited in the abstract must be given in full. Unpublished results and personal communications are not recommended in the reference list, but may be mentioned in the text. If these references are included in the reference list they should follow the standard reference style of the journal and should include a substitution of the publication date with either 'Unpublished results' or 'Personal communication'. Citation of a reference as 'in press' implies that the item has been accepted for publication.

Reference links

Increased discoverability of research and high quality peer review are ensured by online links to the sources cited. In order to allow us to create links to abstracting and indexing services, such as Scopus, CrossRef and PubMed, please ensure that data provided in the references are correct. Please note that incorrect surnames, journal/book titles, publication year and pagination may prevent link creation. When copying references, please be careful as they may already contain errors. Use of the DOI is encouraged.

Web references

As a minimum, the full URL should be given and the date when the reference was last accessed. Any further information, if known (DOI, author names, dates, reference to a source publication, etc.), should also be given. Web references can be listed separately (e.g., after the reference list) under a different heading if desired, or can be included in the reference list.

References in a special issue

Please ensure that the words 'this issue' are added to any references in the list (and any citations in the text) to other articles in the same Special Issue.

Reference management software

This journal has standard templates available in key reference management packages EndNote (<http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>) and Reference Manager (<http://refman.com/support/rmstyles.asp>). Using plug-ins to wordprocessing packages, authors only need to select the appropriate journal template when preparing their article and the list of references and citations to these will be formatted according to the journal style which is described below.

Reference formatting

There are no strict requirements on reference formatting at submission. References can be in any style or format as long as the style is consistent. Where applicable, author(s) name(s), journal title/book title, chapter title/article title, year of publication, volume number/book chapter and the pagination must be present. Use of DOI is highly encouraged. The reference style used by the journal will be applied to the accepted article by Elsevier at the proof stage. Note that missing data will be highlighted at proof stage for the author to correct. If you do wish to format the references yourself they should be arranged according to the following examples:

Reference style

Text: All citations in the text should refer to:

1. *Single author:* the author's name (without initials, unless there is ambiguity) and the year of publication;
2. *Two authors:* both authors' names and the year of publication;
3. *Three or more authors:* first author's name followed by 'et al.' and the year of publication.

Citations may be made directly (or parenthetically). Groups of references should be listed first alphabetically, then chronologically.

Examples: 'as demonstrated (Allan, 2000a, 2000b, 1999; Allan and Jones, 1999). Kramer et al. (2010) have recently shown'

List: References should be arranged first alphabetically and then further sorted chronologically if necessary. More than one reference from the same author(s) in the same year must be identified by the letters 'a', 'b', 'c', etc., placed after the year of publication.

Examples:

Reference to a journal publication:

Van der Geer, J., Hanraads, J.A.J., Lupton, R.A., 2010. The art of writing a scientific article. *J. Sci. Commun.* 163, 51–59.

Reference to a book:

Strunk Jr., W., White, E.B., 2000. *The Elements of Style*, fourth ed. Longman, New York.

Reference to a chapter in an edited book:

Mettam, G.R., Adams, L.B., 2009. How to prepare an electronic version of your article, in: Jones, B.S., Smith, R.Z. (Eds.), *Introduction to the Electronic Age*. E-Publishing Inc., New York, pp. 281–304.

Video data

Elsevier accepts video material and animation sequences to support and enhance your scientific research. Authors who have video or animation files that they wish to submit with their article are strongly encouraged to include links to these within the body of the article. This can be done in the same way as a figure or table by referring to the video or animation content and noting in the body text where it should be placed. All submitted files should be properly labeled so that they directly relate to the video file's content. In order to ensure that your video or animation material is directly usable, please provide the files in one of our recommended file formats with a preferred maximum size of 50 MB. Video and animation files supplied will be published online in the electronic version of your article in Elsevier Web products, including ScienceDirect: <http://www.sciencedirect.com>. Please supply 'stills' with your files: you can choose any frame from the video or animation or make a separate image. These will be used instead of standard icons and will personalize the link to your video data. For more detailed instructions please visit our video instruction pages at <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>. Note: since video and animation cannot be embedded in the print version of the journal, please provide text for both the electronic and the print version for the portions of the article that refer to this content.

Audio Slides

The journal encourages authors to create an AudioSlides presentation with their published article. AudioSlides are brief, webinar-style presentations that are shown next to the online article on ScienceDirect. This gives authors the opportunity to summarize their research in their own words and to help readers understand what the paper is about. More information and examples are available at <http://www.elsevier.com/audioslides>. Authors of this journal will automatically receive an invitation e-mail to create an AudioSlides presentation after acceptance of their paper.

Supplementary data

Elsevier accepts electronic supplementary material to support and enhance your scientific research. Supplementary files offer the author additional possibilities to publish supporting applications, high-resolution images, background datasets, sound clips and more. Supplementary files supplied will be published online alongside the

electronic version of your article in Elsevier Web products, including ScienceDirect: <http://www.sciencedirect.com>. In order to ensure that your submitted material is directly usable, please provide the data in one of our recommended file formats. Authors should submit the material in electronic format together with the article and supply a concise and descriptive caption for each file. For more detailed instructions please visit our artwork instruction pages at <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

The supplementary material should be cited as an online Appendix to the paper, usually in the Methods. If it contains several tables, images and/or figures, these should be cited as Table A1, Figure A1 and so on.

Authors are strongly encouraged to make the data supporting their paper available to readers through an open-access data repository and/or as an Appendix to the paper. For more details on journal data policy see the paragraphs on *Data Depositing and Linking to and depositing data at PANGAEA*.

Data Depositing

Ideally, data should be freely available online through a specialist data centre that provides a permanent archive (repository) for the dataset, and may integrate the data with other datasets using international standards. Examples include PANGAEA, and GBIF and its major contributors such as OBIS and VertNet. Some Ocean Data Centres may also provide this service. Where such a data centre does not exist, we ask that the data be made freely available online from a permanent archive (repository). Where possible, it should follow international data standards. This may be an institutional repository for its staff. The data should be accompanied by sufficient information (metadata) for the reader to understand its composition and origins, and determine if it is fit for their purpose. In particular, the data should allow the results of the publication to be reproduced. Data being downloadable from departmental or personal websites is not regarded as permanently archived.

Open data

This journal supports Open Data, enabling authors to submit any raw (unprocessed) research data with their article for open access publication on ScienceDirect under the CC BY license. For more information, please visit <http://www.elsevier.com/about/research-data/open-data>.

Data at PANGAEA

Electronic archiving of supplementary data enables readers to replicate, verify and build upon the conclusions published in your paper. We recommend that data should be deposited in the data library PANGAEA (<http://www.pangaea.de>). Data are quality controlled and archived by an editor in standard machine-readable formats and are available via Open Access. After processing, the author receives an identifier (DOI) linking to the supplements for checking. As your data sets will be citable you might want to refer to them in your article. In any case, data supplements and the article will be automatically linked as in the following example: [doi:10.1016/0016-7037\(95\)00105-9](https://doi.org/10.1016/0016-7037(95)00105-9). Please use PANGAEA's web interface to submit your data (<http://www.pangaea.de/submit/>).

Google Maps and KML files

KML (Keyhole Markup Language) files (optional): You can enrich your online articles by providing KML or KMZ files which will be visualized using Google maps. The KML or KMZ files can be uploaded in our online submission system. KML is an XML schema for expressing geographic annotation and visualization within Internet-based Earth browsers. Elsevier will generate Google Maps from the submitted KML files and include these in the article when published online. Submitted KML files will also be available for downloading from your online article on ScienceDirect. For more information see <http://www.elsevier.com/googlemaps>.

Interactive Phylogenetic Trees

You can enrich your online articles by providing phylogenetic tree data files (optional) in Newick or NeXML format, which will be visualized using the interactive tree viewer embedded within the online article. Using the viewer it will be possible to zoom into certain tree areas, change the tree layout, search within the tree, and collapse/expand tree nodes and branches. Submitted tree files will also be available for downloading from your online article on ScienceDirect. Each tree must be contained in an individual data file before being uploaded separately to the online submission system, via the 'phylogenetic tree data' submission category. Newick files must have the extension .new or .nwk (note that a semicolon is needed to end the tree). Please do not enclose comments in Newick files and also delete any artificial line breaks within the tree data because these will stop the tree from showing. For NeXML, the file extension should be .xml. Please do not enclose comments in the file. Tree data submitted with other file extensions will not be processed. Please make sure that you validate your Newick/NeXML files prior to submission. For more information please see <http://www.elsevier.com/phylogenetictrees>.

Interactive plots

This journal encourages you to include data and quantitative results as interactive plots with your publication. To make use of this feature, please include your data as a CSV (comma-separated values) file when you submit your manuscript. Please refer to <http://www.elsevier.com/interactiveplots> for further details and formatting instructions.

Submission checklist

The following list will be useful during the final checking of an article prior to sending it to the journal for review. Please consult this Guide for Authors for further details of any item.

Ensure that the following items are present:

One author has been designated as the corresponding author with contact details:

- E-mail address
- Full postal address
- Telephone

All necessary files have been uploaded, and contain:

- Keywords
- All figure captions
- All tables (including title, description, footnotes)

Further considerations

- Manuscript has been 'spell-checked' and 'grammar-checked'

- All references mentioned in the Reference list are cited in the text, and vice versa
- Permission has been obtained for use of copyrighted material from other sources (including the Web)
- Color figures are clearly marked as being intended for color reproduction on the Web (free of charge) and in print, or to be reproduced in color on the Web (free of charge) and in black-and-white in print
- If only color on the Web is required, black-and-white versions of the figures are also supplied for printing purposes

For any further information please visit our customer support site at <http://support.elsevier.com>.

GUIA PARA FORMATAÇÃO DE MANUSCRITOS PARA SUBMISSÃO AO PERIÓDICO BIOTROPICA

BIOTROPICA – JOURNAL OF THE ASSOCIATION FOR TROPICAL BIOLOGY AND CONSERVATION

CHECKLIST FOR PREPARATION OF MANUSCRIPTS AND ILLUSTRATIONS (updated February 2010)

Online submission and review of manuscripts is mandatory effective 01 January 2005.

Please format your paper according to these instructions and then go to the following website to submit your manuscript (<http://mc.manuscriptcentral.com/bitr>). Contact the BIOTROPICA Office for assistance if you are unable to submit your manuscript via Manuscript Central (biotropica@env.ethz.ch).

Authors are requested to provide a **cover letter** that details the **novelty, relevance** and **implications** of their work, and a brief explanation of the suitability of the work for BIOTROPICA. The number of words in the manuscript should also be given in the cover letter.

Owing to limited space within Biotropica we ask authors to place figures and tables that do not have central relevance to the manuscript as online Supporting Information (SI). SI accompanies the online version of a manuscript and will be fully accessible to everyone with electronic access to Biotropica. Authors are welcome to submit supplementary information, including photographs, for inclusion as SI, although all such material must be cited in the text of the printed manuscript. The Editor reserves the right to make decisions regarding tables, figures and other materials in SI. If authors disagree with the Editor's decision, they could ask for such tables and figures to be included in the printed article on the condition that the authors cover the additional page charges incurred at the rate of US \$60 per page.

I. General Instructions

- ❑ Publication must be in English, but second abstract in other languages (such as Spanish, French, Portuguese, Hindi, Arabic, Chinese etc.) may be published as online Supporting Information. BIOTROPICA offers assistance in editing manuscripts if this is required (see English Editorial Assistance below). Second abstracts will **not** be copy-edited and the author(s) must take full responsibility for content and quality.
- ❑ Manuscripts may be submitted in the following categories, based on these suggested word limits:
 - Paper (up to 5000 words)
 - Insights (up to 2000 words)
 - Review (up to 8000 words)
 - Commentary (up to 2000 words)

Word counts exclude title page, abstract(s), literature cited, tables, figures, or appendices.

- ❑ Use 8.5" x 11" page size (letter size). Double space everything, including tables, figure legends, abstract, and literature cited.
- ❑ Use a 1" margin on all sides. Align left. Avoid hyphens or dashes at ends of lines; do not divide a word at the end of a line.
- ❑ Use standard 12 point type (Times New Roman).
- ❑ Indent all but the first paragraph of each section.

- ❑ Use italics instead of underline throughout. Italicize non-English words such as *e.g.*, *i.e.*, *et al.*, *cf.*, *ca.*, *n.b.*, *post-hoc*, and *sensu* (the exceptions being ‘vs.’ and ‘etc.’).
- ❑ Include page number in the centre of all pages. Do use line numbering starting on each page.
- ❑ Cite each figure and table in the text. Tables and figures must be numbered in the order in which they are cited in the text.
- ❑ Use these abbreviations: yr (singular & plural), mo, wk, d, h, min, sec, diam, km, cm, mm, ha, kg, g, L, g/m²
- ❑ For units, avoid use of negative numbers as superscripts: use the notation /m² rather than m⁻².
- ❑ Write out other abbreviations the first time they are used in the text; abbreviate thereafter: "El Niño Southern Oscillation (ENSO) . . ."
- ❑ Numbers: Write out one to ten unless a measurement (*e.g.*, four trees, 6 mm, 35 sites, 7 yr, 10 × 5 m, > 7 m, ± SE) or in combination with other numbers (*e.g.*, 5 bees and 12 wasps). Use a comma as a separator in numbers with **more than** four digits (*i.e.*, 1000, but 10,000); use decimal points as in 0.13; 21°C (no spaces); use dashes to indicate a set location of a given size (*e.g.*, 1-ha plot).
- ❑ Spell out ‘percent’ except when used in parentheses (20%) and for 95% CI.
- ❑ Statistical abbreviations: Use italics for *P*, *N*, *t*, *F*, *R*², *r*, *G*, *U*, *N*, χ^2 (italics, superscripts non-italics); but use roman for: df, SD, SE, SEM, CI, two-way ANOVA, ns
- ❑ Dates: 10 December 1997; Times: 0930 h, 2130 h
- ❑ Latitude and Longitude are expressed as: 10°34’21" N, 14°26’12" W
- ❑ Above sea level is expressed as: asl
- ❑ Regions: SE Asia, UK (no periods), but note that U.S.A. includes periods.
- ❑ Geographical place names should use the English spelling in the text (Zurich, Florence, Brazil), but authors may use their preferred spelling when listing their affiliation (Zürich, Firenze, Brasil).
- ❑ Lists in the text should follow the style: ... : (1)... ; (2)...; and (3)..., as in, “The aims of the study were to: (1) evaluate pollination success in *Medusagyne oppositifolia*; (2) quantify gene flow between populations; and (3) score seed set.”
- ❑ Each reference cited in text must be listed in the Literature Cited section, and vice versa. Double check for consistency, spelling and details of publication, including city and country of publisher.
- ❑ For manuscripts ACCEPTED for publication but not yet published, cite as Yaz (in press) or (Yaz, in press). Materials already published online can be cited using the digital object identifier (doi)
- ❑ Literature citations in the text are as follows:
 - One author: Yaz (1992) or (Yaz 1992)
 - Two authors: Yaz and Ramirez (1992); (Yaz & Ramirez 1992)
 - Three or more authors: Yaz *et al.* (1992), but include ALL authors in the literature cited section.
- ❑ Cite unpublished materials or papers not in press as (J. Yaz, pers. obs.) or (J. Yaz, unpubl. data). Initials and last name must be provided. ‘In prep’ or ‘submitted’ are NOT acceptable, and we encourage authors not to use ‘pers. obs.’ or ‘unpubl. data’ unless absolutely necessary. Personal communications are cited as (K. A. Liston, pers. comm.).
- ❑ Use commas (Yaz & Taz 1981, Ramirez 1983) to separate citations, BUT use semicolon for different types of citations (Fig. 4; Table 2) or with multiple dates per author (Yaz *et al.* 1982a, b; Taz 1990, 1991). Order references by year, then alphabetical (Azy 1980, Yaz 1980, Azy 1985).
- ❑ Assemble manuscripts in this order:

Title page
 Abstract (s)
 Key words
 Text
 Acknowledgments (spelled like this)
 Literature cited
 Tables
 Appendix (when applicable)
 Figure legends (one page)
 Figures

- ❑ For the review purpose, submit the entire manuscript, with Tables, Figure legends and Figures embedded at the end of the manuscript text, as a Microsoft Word for Windows document (*.doc), or equivalent for Mac or Linux. Do NOT submit papers as pdf files.

II. Title Page

(Do not number the title page)

- ❑ Running heads two lines below top of page.

LRH: Yaz, Pirozki, and Peigh (may not exceed 50 characters or six author names; use Yaz *et al.*)

RRH: Seed Dispersal by Primates (use capitals; may not exceed 50 characters or six words)

- ❑ Complete title, flush left, near middle of page, Bold Type and Initial Caps, usually no more than 12 words.
- ❑ Where species names are given in the title it should be clear to general readers what type(s) of organism(s) are being referred to, either by using Family appellation or common name. For example: 'Invasion of African Savanna Woodlands by the Jellyfish tree *Medusagyne oppositifolia*', or 'Invasion of African Savanna Woodlands by *Medusagyne oppositifolia* (Medusagynaceae)'
- ❑ Titles that include a geographic locality should make sure that this is clear to the general reader. For example: 'New Species of Hummingbird Discovered on Flores, Indonesia', and NOT 'New Species of Hummingbird Discovered on Flores'.
- ❑ Below title, include author(s) name(s), affiliation(s), and unabbreviated complete address(es). Use superscript number(s) following author(s) name(s) to indicate current location(s) if different than above. In multi-authored papers, additional footnote superscripts may be used to indicate the corresponding author and e-mail address. **Please refer to a current issue.**
- ❑ At the bottom of the title page every article must include: Received ____; revision accepted ____ . (BIOTROPICA will fill in dates.)

III. Abstract Page

(Page 1)

- ❑ Abstracts should be concise (maximum of 250 words for papers and reviews; 50 words for Insights; no abstract for Commentary). Include brief statements about the intent, materials and methods, results, and significance of findings. The abstract of Insights should emphasise the novelty and impact of the paper.
- ❑ Do not use abbreviations in the abstract.
- ❑ **Authors are strongly encouraged to provide a second abstract in the language relevant to the country in which the research was conducted**, and which will be published as online Supporting Information. This second abstract should be embedded in the manuscript text following the first abstract.

- ❑ Provide up to eight key words after the abstract, separated by a semi-colon (;). Key words should be listed alphabetically. Include location, if not already mentioned in the title. See style below. Key words should NOT repeat words used in the title. Authors should aim to provide informative key words—avoid words that are too broad or too specific.
- ❑ *Key words*: Melastomataceae; *Miconia argentea*; seed dispersal; Panama; tropical wet forest.—Alphabetized and key words in English only.

IV. Text

(Page 2, etc) See General Instructions above, or recent issue of BIOTROPICA (Section I).

- ❑ No heading for Introduction. First line or phrase of Introduction should be SMALL CAPS.
- ❑ Main headings are **METHODS**, **RESULTS**, and **DISCUSSION**: All CAPITALS and **Bold**. Flush left, one line.
- ❑ One line space between main heading and text
- ❑ Second level headings: SMALL CAPS, flush left, Capitalize first letter, begin sentence with em-dash, same line (*e.g.*, INVENTORY TECHNIQUE.—The ant inventory...).
- ❑ Use no more than second level headings.
- ❑ Do not use footnotes in this section.
- ❑ References to figures are in the form of 'Fig. 1', and tables as 'Table 1'. Reference to online Supporting Information is as 'Fig. S1' or 'Table S1'.

V. Literature Cited

(Continue page numbering and double spacing)

- ❑ No 'in prep.' or 'submitted' titles are acceptable; cite only articles published or 'in press'. 'In press' citations must be accepted for publication. Include journal or publisher.
- ❑ Verify all entries against original sources, especially journal titles, accents, diacritical marks, and spelling in languages other than English.
- ❑ Cite references in alphabetical order by first author's surname. References by a single author precede multi-authored works by the same senior author, regardless of date.
- ❑ List works by the same author chronologically, beginning with the earliest date of publication.
- ❑ Insert a period and space after each initial of an author's name; example: YAZ, A. B., AND B. AZY. 1980.
- ❑ Authors Names: use SMALL CAPS.
- ❑ **Every** reference should spell out author names as described above. BIOTROPICA no longer uses 'em-dashes' (—) to substitute previously mentioned authors.
- ❑ Use journal name abbreviations (see <http://www.bioscience.org/atlas/jourabbr/list.htm>). If in doubt provide full journal name.
- ❑ Double-space. Hanging indent of 0.5 inch.
- ❑ Leave a space between volume and page numbers and do not include issue numbers. 27: 3–12
- ❑ Article in books, use: AZY, B. 1982. Title of book chapter. In G. Yaz (Ed.). Book title, pp. 24–36. Blackwell Publications, Oxford, UK.
- ❑ Dissertations, use: 'PhD Dissertation' and 'MSc Dissertation'.

VI. Tables

(Continue page numbering)

- ❑ Each table must start on a separate page, double-spaced. The Table number should be in Arabic numerals followed by a period. Capitalize first word of title, double space

the table caption. Caption should be italicized, except for words and species names that are normally in italics.

- ❑ Indicate footnotes by lowercase superscript letters (^a, ^b, ^c, etc.).
- ❑ Do not use vertical lines in tables.
- ❑ Ensure correct alignment of numbers and headings in the table (see current issues)
- ❑ Tables must be inserted as a Word table or copy and pasted from Excel in HTML format.

VII. Figure Legends

(Continue page numbering)

- ❑ Double-space legends. All legends on one page.
- ❑ Type figure legends in paragraph form, starting with 'FIGURE' (uppercase) and number.
- ❑ Do not include 'exotic symbols' (lines, dots, triangles, etc.) in figure legends; either label them in the figure or refer to them by name in the legend.
- ❑ Label multiple plots/images within one figure as A, B, C etc, as in 'FIGURE 1. Fitness of *Medusagyne oppositifolia* as indicated by (A) seed set and (B) seed viability', making sure to include the labels in the relevant plot.

VIII. Preparation of Illustrations or Graphs

Please consult <http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/illustration.asp> for detailed information on submitting electronic artwork. We urge authors to make use of online Supporting Information, particularly for tables and figures that do not have central importance to the manuscript. If the editorial office decides to move tables or figures to SI, a delay in publication of the paper will necessarily result. We therefore advise authors to identify material for SI on submission of the manuscript.

- ❑ Black-and-white or half-tone (photographs), drawings, or graphs are all referred to as 'Figures' in the text. Consult editor about color figures. Reproduction is virtually identical to what is submitted; flaws will not be corrected. Consult a recent issue of BIOTROPICA for examples.
- ❑ If it is not possible to submit figures embedded within the text file, then submission as *.pdf, *.tif or *.eps files is permissible.
- ❑ Native file formats (Excel, DeltaGraph, SigmaPlot, etc.) cannot be used in production. When your manuscript is accepted for publication, for production purposes, authors will be asked upon acceptance of their papers to submit:
 - Line artwork (vector graphics) as *.eps, with a resolution of > 300 dpi at final size
 - Bitmap files (halftones or photographs) as *.tif or *.eps, with a resolution of >300 dpi at final size
- ❑ Final figures will be reduced. Be sure that all text will be legible when reduced to the appropriate size. Use large legends and font sizes. We recommend using Arial font (and NOT Bold) for labels within figures.
- ❑ Do not use negative exponents in figures, including axis labels.
- ❑ Each plot/image grouped in a figure or plate requires a label (e.g., A, B). Use upper case letters on grouped figures, and in text references.
- ❑ Use high contrast for bar graphs. Solid black or white is preferred.

IX. Insights (up to 2000 words)

Title page should be formatted as with Papers (see above)

- ❑ No section headings.

- ❑ Up to two figures or tables (additional material can be published as online Supporting Information).

X. Appendices

- ❑ We do NOT encourage the use of Appendices unless absolutely necessary. Appendices will be published as online Supporting Information in almost all cases.
- ❑ Appendices are appropriate for species lists, detailed technical methods, mathematical equations and models, or additional references from which data for figures or tables have been derived (*e.g.*, in a review paper). If in doubt, contact the editor.
- ❑ Appendices must be referred to in the text, as Appendix S1. Additional figures and tables may be published as SI (as described above), but these should be referred to as Fig. S1, Table S1.
- ❑ Appendices should be submitted as a separate file.
- ❑ The editor reserves the right to move figures, tables and appendices to SI from the printed text, but will discuss this with the corresponding author in each case.

English Editorial Assistance

Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscript professionally edited before submission to improve the English and to prepare the manuscript in accordance with the journal style. Biotropica provides this service at the cost of US\$ 25, - per hour. Please contact the Biotropica office at Biotropica@env.ethz.ch if you wish to make use of this service. The service is paid for by the author and use of a service does not guarantee acceptance or preference for publication.

Manuscripts that are scientifically acceptable but require rewriting to improve clarity and to conform to the Biotropica style will be returned to authors with a provisional acceptance subject to rewriting. Authors of such papers may use the Biotropica editing service at the cost of US\$ 25, - per hour for this purpose.

Most papers require between two to four hours, but this is dependent on the work required. Authors will always be contacted should there be any uncertainty about scientific meaning, and the edited version will be sent to authors for final approval before proceeding with publication.

GUIA PARA FORMATAÇÃO DE MANUSCRITOS PARA SUBMISSÃO AO PERIÓDICO ACTA OECOLOGICA

NEW SUBMISSIONS

Submission to this journal proceeds totally online and you will be guided stepwise through the creation and uploading of your files. The system automatically converts your files to a single PDF file, which is used in the peer-review process. As part of the Your Paper Your Way service, you may choose to submit your manuscript as a single file to be used in the refereeing process. This can be a PDF file or a Word document, in any format or lay-out that can be used by referees to evaluate your manuscript. It should contain high enough quality figures for refereeing. If you prefer to do so, you may still provide all or some of the source files at the initial submission. Please note that individual figure files larger than 10 MB must be uploaded separately.

References

There are no strict requirements on reference formatting at submission. References can be in any style or format as long as the style is consistent. Where applicable, author(s) name(s), journal title/book title, chapter title/article title, year of publication, volume number/book chapter and the pagination must be present. Use of DOI is highly encouraged. The reference style used by the journal will be applied to the accepted article by Elsevier at the proof stage. Note that missing data will be highlighted at proof stage for the author to correct.

Formatting requirements

There are no strict formatting requirements but all manuscripts must contain the essential elements needed to convey your manuscript, for example Abstract, Keywords, Introduction, Materials and Methods, Results, Conclusions, Artwork and Tables with Captions.

If your article includes any Videos and/or other Supplementary material, this should be included in your initial submission for peer review purposes.

Divide the article into clearly defined sections.

Please ensure your paper has consecutive line numbering - this is an essential peer review requirement.

Figures and tables embedded in text

Please ensure the figures and the tables included in the single file are placed next to the relevant text in the manuscript, rather than at the bottom or the top of the file.

REVISED SUBMISSIONS

Use the word processor's features to number automatically the pages and the lines.

Use of word processing software

Regardless of the file format of the original submission, at revision you must provide us with an editable file of the entire article. Keep the layout of the text as simple as

possible. Most formatting codes will be removed and replaced on processing the article. The electronic text should be prepared in a way very similar to that of conventional manuscripts (see also the Guide to Publishing with Elsevier: <http://www.elsevier.com/guidepublication>). See also the section on Electronic artwork.

To avoid unnecessary errors you are strongly advised to use the 'spell-check' and 'grammar-check' functions of your word processor.

Articles should be divided into sections in the following sequence: title page, abstract, keywords, introduction, materials and methods, results, discussion, conclusion, acknowledgements, references, tables, legends of figures and figures.

Subdivision - numbered sections

Divide your article into clearly defined and numbered sections. Subsections should be numbered 1.1 (then 1.1.1, 1.1.2, ...), 1.2, etc. (the abstract is not included in section numbering). Use this numbering also for internal cross-referencing: do not just refer to 'the text'. Any subsection may be given a brief heading. Each heading should appear on its own separate line.

Introduction

State the objectives of the work and provide an adequate background, avoiding a detailed literature survey or a summary of the results.

Material and methods

Provide sufficient detail to allow the work to be reproduced. Methods already published should be indicated by a reference: only relevant modifications should be described.

Theory/calculation

A Theory section should extend, not repeat, the background to the article already dealt with in the Introduction and lay the foundation for further work. In contrast, a Calculation section represents a practical development from a theoretical basis.

Results

Results should be clear and concise.

Discussion

This should explore the significance of the results of the work, not repeat them. A combined Results and Discussion section is often appropriate. Avoid extensive citations and discussion of published literature.

Conclusions

The main conclusions of the study may be presented in a short Conclusions section, which may stand alone or form a subsection of a Discussion or Results and Discussion section.

Appendices

If there is more than one appendix, they should be identified as A, B, etc. Formulae and equations in appendices should be given separate numbering: Eq. (A.1), Eq. (A.2), etc.; in a subsequent appendix, Eq. (B.1) and so on. Similarly for tables and figures: Table A.1; Fig. A.1, etc.

Essential title page information

- **Title.** Concise and informative. Titles are often used in information-retrieval systems. Avoid abbreviations and formulae where possible.
- **Author names and affiliations.** Where the family name may be ambiguous (e.g., a double name), please indicate this clearly. Present the authors' affiliation addresses (where the actual work was done) below the names. Indicate all affiliations with a lower-case superscript letter immediately after the author's name and in front of the appropriate address. Provide the full postal address of each affiliation, including the country name and, if available, the e-mail address of each author.
- **Corresponding author.** Clearly indicate who will handle correspondence at all stages of refereeing and publication, also post-publication. **Ensure that phone numbers (with country and area code) are provided in addition to the e-mail address and the complete postal address. Contact details must be kept up to date by the corresponding author.**
- **Present/permanent address.** If an author has moved since the work described in the article was done, or was visiting at the time, a 'Present address' (or 'Permanent address') may be indicated as a footnote to that author's name. The address at which the author actually did the work must be retained as the main, affiliation address. Superscript Arabic numerals are used for such footnotes.

Graphical abstract

Although a graphical abstract is optional, its use is encouraged as it draws more attention to the online article. The graphical abstract should summarize the contents of the article in a concise, pictorial form designed to capture the attention of a wide readership. Graphical abstracts should be submitted as a separate file in the online submission system. Image size: Please provide an image with a minimum of 531×1328 pixels (h $\times$ w) or proportionally more. The image should be readable at a size of 5×13 cm using a regular screen resolution of 96 dpi. Preferred file types: TIFF, EPS, PDF or MS Office files. See <http://www.elsevier.com/graphicalabstracts> for examples. Authors can make use of Elsevier's Illustration and Enhancement service to ensure the best presentation of their images and in accordance with all technical requirements: [Illustration Service](#).

Highlights

Highlights are a short collection of bullet points that convey the core findings of the article. Highlights are optional and should be submitted in a separate file in the online submission system. Please use 'Highlights' in the file name and include 3 to 5 bullet points (maximum 85 characters, including spaces, per bullet point). See <http://www.elsevier.com/highlights> for examples.

Keywords

Immediately after the abstract, provide a maximum of 6 keywords, using American spelling and avoiding general and plural terms and multiple concepts (avoid, for example, 'and', 'of'). Be sparing with abbreviations: only abbreviations firmly established in the field may be eligible. These keywords will be used for indexing purposes.

Abbreviations

Define abbreviations that are not standard in this field in a footnote to be placed on the first page of the article. Such abbreviations that are unavoidable in the abstract must be defined at their first mention there, as well as in the footnote. Ensure consistency of abbreviations throughout the article.

Acknowledgements

Collate acknowledgements in a separate section at the end of the article before the references and do not, therefore, include them on the title page, as a footnote to the title or otherwise. List here those individuals who provided help during the research (e.g., providing language help, writing assistance or proof reading the article, etc.).

Math formulae

Present simple formulae in the line of normal text where possible and use the solidus (/) instead of a horizontal line for small fractional terms, e.g., X/Y . In principle, variables are to be presented in italics. Powers of e are often more conveniently denoted by $\exp$. Number consecutively any equations that have to be displayed separately from the text (if referred to explicitly in the text).

Footnotes

Footnotes should be used sparingly. Number them consecutively throughout the article. Many wordprocessors build footnotes into the text, and this feature may be used. Should this not be the case, indicate the position of footnotes in the text and present the footnotes themselves separately at the end of the article. Do not include footnotes in the Reference list.

Table footnotes

Indicate each footnote in a table with a superscript lowercase letter.

Artwork

Electronic artwork

General points

- Make sure you use uniform lettering and sizing of your original artwork.
- Preferred fonts: Arial (or Helvetica), Times New Roman (or Times), Symbol, Courier.
- Number the illustrations according to their sequence in the text.
- Use a logical naming convention for your artwork files.
- Indicate per figure if it is a single, 1.5 or 2-column fitting image.
- For Word submissions only, you may still provide figures and their captions, and tables within a single file at the revision stage.
- Please note that individual figure files larger than 10 MB must be provided in separate source files.

A detailed guide on electronic artwork is available on our website:

<http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

You are urged to visit this site; some excerpts from the detailed information are given here.

Formats

Regardless of the application used, when your electronic artwork is finalized, please 'save as' or convert the images to one of the following formats (note the resolution requirements for line drawings, halftones, and line/halftone combinations given below):

EPS (or PDF): Vector drawings. Embed the font or save the text as 'graphics'.
TIFF (or JPG): Color or grayscale photographs (halftones): always use a minimum of 300 dpi.

TIFF (or JPG): Bitmapped line drawings: use a minimum of 1000 dpi.

TIFF (or JPG): Combinations bitmapped line/half-tone (color or grayscale): a minimum of 500 dpi is required.

Please do not:

- Supply files that are optimized for screen use (e.g., GIF, BMP, PICT, WPG); the resolution is too low
- Supply files that are too low in resolution.
- Submit graphics that are disproportionately large for the content.

Color artwork

Please make sure that artwork files are in an acceptable format (TIFF (or JPEG), EPS (or PDF), or MS Office files) and with the correct resolution. If, together with your accepted article, you submit usable color figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in color on the Web (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in color in the printed version. **For color reproduction in print, you will receive information regarding the costs from Elsevier after receipt of your accepted article.** Please indicate your preference for color: in print or on the Web only. For further information on the preparation of electronic artwork, please see <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

Please note: Because of technical complications that can arise by converting color figures to 'gray scale' (for the printed version should you not opt for color in print) please submit in addition usable black and white versions of all the color illustrations.

Figure captions

Ensure that each illustration has a caption. A caption should comprise a brief title (**not** on the figure itself) and a description of the illustration. Keep text in the illustrations themselves to a minimum but explain all symbols and abbreviations used.

Tables

Number tables consecutively in accordance with their appearance in the text. Place footnotes to tables below the table body and indicate them with superscript lowercase letters. Avoid vertical rules. Be sparing in the use of tables and ensure that the data presented in tables do not duplicate results described elsewhere in the article.

References

Citation in text

Please ensure that every reference cited in the text is also present in the reference list (and vice versa). Any references cited in the abstract must be given in full. Unpublished results and personal communications are not recommended in the reference list, but may be mentioned in the text. If these references are included in the reference list they

should follow the standard reference style of the journal and should include a substitution of the publication date with either 'Unpublished results' or 'Personal communication'. Citation of a reference as 'in press' implies that the item has been accepted for publication.

Reference links

Increased discoverability of research and high quality peer review are ensured by online links to the sources cited. In order to allow us to create links to abstracting and indexing services, such as Scopus, CrossRef and PubMed, please ensure that data provided in the references are correct. Please note that incorrect surnames, journal/book titles, publication year and pagination may prevent link creation. When copying references, please be careful as they may already contain errors. Use of the DOI is encouraged.

Web references

As a minimum, the full URL should be given and the date when the reference was last accessed. Any further information, if known (DOI, author names, dates, reference to a source publication, etc.), should also be given. Web references can be listed separately (e.g., after the reference list) under a different heading if desired, or can be included in the reference list.

References in a special issue

Please ensure that the words 'this issue' are added to any references in the list (and any citations in the text) to other articles in the same Special Issue.

Reference management software

This journal has standard templates available in key reference management packages EndNote (<http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>) and Reference Manager (<http://refman.com/support/rmstyles.asp>). Using plug-ins to wordprocessing packages, authors only need to select the appropriate journal template when preparing their article and the list of references and citations to these will be formatted according to the journal style which is described below.

Reference formatting

There are no strict requirements on reference formatting at submission. References can be in any style or format as long as the style is consistent. Where applicable, author(s) name(s), journal title/book title, chapter title/article title, year of publication, volume number/book chapter and the pagination must be present. Use of DOI is highly encouraged. The reference style used by the journal will be applied to the accepted article by Elsevier at the proof stage. Note that missing data will be highlighted at proof stage for the author to correct. If you do wish to format the references yourself they should be arranged according to the following examples:

Reference style

Text: All citations in the text should refer to:

1. *Single author:* the author's name (without initials, unless there is ambiguity) and the year of publication;
2. *Two authors:* both authors' names and the year of publication;
3. *Three or more authors:* first author's name followed by 'et al.' and the year of publication.

Citations may be made directly (or parenthetically). Groups of references should be listed first alphabetically, then chronologically.

Examples: 'as demonstrated (Allan, 2000a, 2000b, 1999; Allan and Jones, 1999). Kramer et al. (2010) have recently shown'

List: References should be arranged first alphabetically and then further sorted chronologically if necessary. More than one reference from the same author(s) in the same year must be identified by the letters 'a', 'b', 'c', etc., placed after the year of publication.

Examples:

Reference to a journal publication:

Van der Geer, J., Hanraads, J.A.J., Lupton, R.A., 2010. The art of writing a scientific article. *J. Sci. Commun.* 163, 51–59.

Reference to a book:

Strunk Jr., W., White, E.B., 2000. *The Elements of Style*, fourth ed. Longman, New York.

Reference to a chapter in an edited book:

Mettam, G.R., Adams, L.B., 2009. How to prepare an electronic version of your article, in: Jones, B.S., Smith, R.Z. (Eds.), *Introduction to the Electronic Age*. E-Publishing Inc., New York, pp. 281–304.

Journal abbreviations source

Journal names should be abbreviated according to the List of Title Word

Abbreviations: <http://www.issn.org/services/online-services/access-to-the-ltwa/>.

Video data

Elsevier accepts video material and animation sequences to support and enhance your scientific research. Authors who have video or animation files that they wish to submit with their article are strongly encouraged to include links to these within the body of the article. This can be done in the same way as a figure or table by referring to the video or animation content and noting in the body text where it should be placed. All submitted files should be properly labeled so that they directly relate to the video file's content. In order to ensure that your video or animation material is directly usable, please provide the files in one of our recommended file formats with a preferred maximum size of 50 MB. Video and animation files supplied will be published online in the electronic version of your article in Elsevier Web products, including ScienceDirect: <http://www.sciencedirect.com>. Please supply 'stills' with your files: you can choose any frame from the video or animation or make a separate image. These will be used instead of standard icons and will personalize the link to your video data. For more detailed instructions please visit our video instruction pages at <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>. Note: since video and animation cannot be embedded in the print version of the journal, please provide text for both the electronic and the print version for the portions of the article that refer to this content.

Audio Slides

The journal encourages authors to create an AudioSlides presentation with their published article. AudioSlides are brief, webinar-style presentations that are shown next to the online article on ScienceDirect. This gives authors the opportunity to summarize their research in their own words and to help readers understand what the paper is about.

More information and examples are available at <http://www.elsevier.com/audioslides>. Authors of this journal will automatically receive an invitation e-mail to create an AudioSlides presentation after acceptance of their paper.

Supplementary data

Elsevier accepts electronic supplementary material to support and enhance your scientific research. Supplementary files offer the author additional possibilities to publish supporting applications, high-resolution images, background datasets, sound clips and more. Supplementary files supplied will be published online alongside the electronic version of your article in Elsevier Web products, including ScienceDirect: <http://www.sciencedirect.com>. In order to ensure that your submitted material is directly usable, please provide the data in one of our recommended file formats. Authors should submit the material in electronic format together with the article and supply a concise and descriptive caption for each file. For more detailed instructions please visit our artwork instruction pages at <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

Data at PANGAEA

Electronic archiving of supplementary data enables readers to replicate, verify and build upon the conclusions published in your paper. We recommend that data should be deposited in the data library PANGAEA (<http://www.pangaea.de>). Data are quality controlled and archived by an editor in standard machine-readable formats and are available via Open Access. After processing, the author receives an identifier (DOI) linking to the supplements for checking. As your data sets will be citable you might want to refer to them in your article. In any case, data supplements and the article will be automatically linked as in the following example: [doi:10.1016/0016-7037\(95\)00105-9](https://doi.org/10.1016/0016-7037(95)00105-9). Please use PANGAEA's web interface to submit your data (<http://www.pangaea.de/submit/>).

Google Maps and KML files

KML (Keyhole Markup Language) files (optional): You can enrich your online articles by providing KML or KMZ files which will be visualized using Google maps. The KML or KMZ files can be uploaded in our online submission system. KML is an XML schema for expressing geographic annotation and visualization within Internet-based Earth browsers. Elsevier will generate Google Maps from the submitted KML files and include these in the article when published online. Submitted KML files will also be available for downloading from your online article on ScienceDirect. For more information see <http://www.elsevier.com/googlemaps>.

Interactive plots

This journal encourages you to include data and quantitative results as interactive plots with your publication. To make use of this feature, please include your data as a CSV (comma-separated values) file when you submit your manuscript. Please refer to <http://www.elsevier.com/interactiveplots> for further details and formatting instructions.

Submission checklist

The following list will be useful during the final checking of an article prior to sending it to the journal for review. Please consult this Guide for Authors for further details of any item.

Ensure that the following items are present:

One author has been designated as the corresponding author with contact details:

- E-mail address
- Full postal address
- Telephone

All necessary files have been uploaded, and contain:

- Keywords
- All figure captions
- All tables (including title, description, footnotes)

Further considerations

- Manuscript has been 'spell-checked' and 'grammar-checked'
- All references mentioned in the Reference list are cited in the text, and vice versa
- Permission has been obtained for use of copyrighted material from other sources (including the Web)
- Color figures are clearly marked as being intended for color reproduction on the Web (free of charge) and in print, or to be reproduced in color on the Web (free of charge) and in black-and-white in print
- If only color on the Web is required, black-and-white versions of the figures are also supplied for printing purposes

For any further information please visit our customer support site at <http://support.elsevier.com>.