

MARCOS GABRIEL FIGUEIREDO MENDES

FRAGMENTAÇÃO DE HABITAT, COMPLEXIDADE ESTRUTURAL E
SIMPLIFICAÇÃO DE GRUPOS FUNCIONAIS DA ASSEMBLEIA ARBÓREA EM
REMANESCENTES NA FLORESTA ATLÂNTICA DO NORDESTE DO BRASIL

Recife 2013

Marcos Gabriel Figueiredo Mendes

FRAGMENTAÇÃO DE HABITAT, COMPLEXIDADE ESTRUTURAL E SIMPLIFICAÇÃO DE GRUPOS
FUNCIONAIS DA ASSEMBLEIA ARBÓREA EM REMANESCENTES NA FLORESTA ATLÂNTICA DO
NORDESTE DO BRASIL

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia
Vegetal (PPGBV) da Universidade Federal de Pernambuco
como parte dos requisitos necessários a obtenção do grau de
Doutor em Biologia Vegetal

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Tabarelli

Área de concentração: Ecologia

Linha de pesquisa: Ecologia de populações e comunidades vegetais

Recife 2013

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Mendes, Marcos Gabriel Figueiredo

Fragmentação de habitat, complexidade estrutural e simplificação de grupos funcionais da assembleia arbórea em remanescentes na Floresta Atlântica do Nordeste do Brasil/ Marcos Gabriel Figueiredo Mendes– Recife: O Autor, 2013.

93 folhas : fig., tab.

Orientador: Marcelo Tabarelli

**Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco,
Centro de Ciências Biológicas, Biologia Vegetal, 2013.**

Inclui bibliografia

- 1. Mata Atlântica 2. Fragmentação na paisagem 3. Árvores I.
Tabarelli, Marcelo (orientador) II. Título**

577.30981

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB- 2013- 063

Marcos Gabriel Figueiredo Mendes

FRAGMENTAÇÃO DE HABITAT, COMPLEXIDADE ESTRUTURAL E SIMPLIFICAÇÃO DE GRUPOS
FUNCIONAIS DA ASSEMBLEIA ARBÓREA EM REMANESCENTES NA FLORESTA ATLÂNTICA DO
NORDESTE DO BRASIL

BANCA EXAMINADORA:

Dr. Marcelo Tabarelli (Orientador)

Dr. Felipe Pimentel Lopes de Melo (interno)

Dr. André Mauricio Melo Santos (externo)

Dr. Antonio Rossano Mendes Pontes (externo)

Dr. Bráulio Almeida Santos (externo)

AGRADECIMENTOS

Meus agradecimentos...

à Deus por me proporcionar saúde e oportunidades, e me tornar capaz de alcançar meus objetivos;

à minha esposa (Kelaine Demétrio), pela companhia durante todo o percurso de minha formação profissional (graduação, mestrado e doutorado) e como parte fundamental da minha formação como ser humano, sempre me incentivando, respeitando e depositando confiança;

à minha família (Marcos, Lêda, Carol e Lúbyla), pelo apoio e confiança depositada dentro de um lar saudável;

ao meu orientador Dr. Marcelo Tabarelli e “mi tutor” Dr. Victor Arroyo-Rodriguez, por fornecerem todo o suporte intelectual e logístico necessário para o desenvolvimento desta pesquisa;

aos amigos Severino Rodrigo e Wanessa Almeida, pelas idas a campo, pelas discussões e amadurecimento desta pesquisa, pela camaradagem e incentivo;

aos amigos de laboratório, Danielle, Paulo, Edgar, Dione e Joana pela adorável companhia durante as expedições e importantes momentos de confraternização em campo;

à todos os demais integrantes do Laboratório de Ecologia Vegetal por proporcionar um ambiente de trabalho saudável e produtivo;

à Marinalva e Caetano do Planalto Serrano, como ponto de apoio importantíssimos durante as estações desfavoráveis e presteza em ajudar;

à Seu Dudé, dono por direito do vale do dudé, velho sábio e detentor de grande conhecimento biológico;

a Usina Serra Grande (USGA), ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), a Fundação de Amparo a Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV) pelo suporte logístico e financeiro para a realização desse trabalho.

ÍNDICE

1. APRESENTAÇÃO	1
2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	3
2.1 HISTÓRIA DE VIDA DAS ESPÉCIES E GRUPOS FUNCIONAIS	
2.2 NICHOS E A ESTRUTURA FUNCIONAL DA COMUNIDADE	
2.3 ESTRUTURA FUNCIONAL DA COMUNIDADE E A REESTRUTURAÇÃO DO HABITAT	
2.4 A NOVA COMUNIDADE EM ECOSISTEMAS EMERGENTES	
2.5 CONSIDERAÇÕES DA REVISÃO PARA ESTUDOS EM PAISAGENS PERTURBADAS	
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	13
4. CAPÍTULO 1 - Patch/landscape attributes and the functional profile of tree assemblages in a fragmented landscape of Atlantic forest	20
5. CAPÍTULO 2 - Efeitos da diversidade funcional sobre a complexidade estrutural do habitat em pequenos fragmentos florestais.....	56
6. CONCLUSÕES.....	90
7. RESUMO.....	91
8. ABSTRACT	92
9. ANEXO (normas para submissão ao periódico).....	93

1. APRESENTAÇÃO

Identificar mecanismos que esclarecem os padrões espaciais de diversidade tem sido um objetivo intensamente perseguido durante toda história do desenvolvimento da ecologia (RICKLEFS; SCHLUTER, 1994). Atualmente, em virtude da preocupação com a grande proporção de paisagens modificadas pelo homem (MITTERMEIER et al., 2000) onde o funcionamento adequado dos ecossistemas apresenta fortes desvios (HOBBS et al., 2009), surge cada vez mais a necessidade de entender os novos padrões de organização das paisagens antrópicas. Este cenário engatilha uma série de questões que vão além de como as comunidades se estruturam, dentre elas, qual a trajetória sucessional desses ecossistemas, e qual o valor de conservação dessas novas paisagens visando à provisão dos serviços ecossistêmicos necessários a manutenção da vida.

Esta tese parte do pré-suposto de que é verídica a diferença na habilidade das espécies em colonizar diferentes ambientes, o que implica na existência de regras de montagem de assembleia baseadas em nicho durante o desenvolvimento das comunidades. Admitir a existência de forças estruturadoras da comunidade é aceitar que as espécies são selecionadas de acordo com características próprias, as quais conferem a elas valor/habilidade adaptativa distinta, aperfeiçoada ao longo da evolução e expressa morfológica, fisiológica ou geneticamente (PLA et al., 2012). Esse raciocínio é extremamente importante quando se pretende entender os processos estruturados da comunidade em paisagens submetidas a perturbações permanentes, nas quais os desvios experimentados pela estrutura funcional da comunidade têm efeitos importantes sobre a estrutura física do habitat, uma vez que grande parte das características de ecossistemas terrestres é determinada pela composição da comunidade de plantas.

Estudando a assembleia de árvores em uma paisagem fragmentada da floresta Atlântica, o primeiro capítulo desta tese busca indícios de dois mecanismos complementares baseados em nicho capazes de explicar o desenvolvimento da estrutura funcional da comunidade: (i) a especialização e eficiência na utilização do recurso ao longo de um determinado gradiente da paisagem, onde as características físicas limitam a ocorrência de espécies (i.e. filtro ambiental; KEDDY, 1992) e (ii) o efeito das interações entre as espécies sobre a ocorrência delas na comunidade, admitindo uma maior sobreposição de nicho como principal força exclusiva, onde a especialização acarretaria o aumento de diversidade de espécies (i.e. limitação de similaridade; PACALA; TILMAN, 1994).

Após se validar a existência destes dois padrões como regras de montagem de assembleia com enfoque nas estratégias de vida das espécies e considerando que certas características dos ecossistemas terrestres são determinadas pela distribuição e frequência de alguns atributos chave da comunidade de plantas, no segundo capítulo abordamos as implicações da diversidade funcional, sobre as características físicas locais e variabilidade estrutural do habitat. Para isso, utilizamos modelos estruturados entre a diversidade funcional da comunidade arbórea e a complexidade estrutural do habitat avaliando diferentes respostas em habitats sob diferentes níveis de perturbação.

Em síntese, a tese se estrutura em dois capítulos que discutindo a adequação das regras de assembleia em paisagens antrópicas e os efeitos da reorganização funcional (diversidade funcional) sobre a estrutura física do habitat tenta esclarecer qual a nova ordem de organização das paisagens submetidas a perturbações antrópicas de longa duração e quais as implicações deste processo para a reestruturação física dos ecossistemas tropicais, contribuindo na compreensão do verdadeiro papel desses ecossistemas emergentes, seja na retenção de biodiversidade nobre ou apenas como repositórios de espécies adaptadas à perturbação.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 HISTÓRIA DE VIDA DAS ESPÉCIES E GRUPOS FUNCIONAIS

Em meio à complexidade dos sistemas biológicos, agrupamentos são sugeridos para se facilitar o estudo dos fenômenos naturais, desde a mais ampla esfera como a delimitação de conjuntos de ecossistemas característicos a formar um bioma, até o mais restrito universo como agrupamento de moléculas que desempenham papéis metabólicos específicos. Naturalmente, o estudo das comunidades permite tal paralelo e ecólogos têm recorrido ao uso deste artifício.

Tratar de tipos funcionais de plantas, segundo DIAZ & CABIDO (2001), é agrupá-las em subgrupos da comunidade que apresentem respostas semelhantes ao ambiente e efeitos similares sobre processos ecossistêmicos, sem que esse agrupamento represente necessariamente relações filogenéticas. É certo que espécies filogeneticamente relacionadas compartilham características fenotípicas mais semelhantes entre si do que com as espécies distantemente aparentadas. Tal sinal filogenético tem sido reconhecido em alguns trabalhos (WIENS; GRAHAM, 2005; LOSOS, 2008) como ferramenta útil para o entendimento do desenvolvimento das comunidades, medindo a covariação entre a filogenia e o valor dos atributos na comunidade (PILLAR; DUARTE, 2010). Contudo, comunidades não são puramente reflexos da história evolutiva das espécies, mas também das interações presentes com o ambiente, que podem ou não desencadear uma forte estruturação filogenética na comunidade quando atributos são fortemente conservados em determinados clados (KRAFT et al., 2008; SANTOS et al., 2010).

Considerando as estratégias de vida das espécies/indivíduos, também chamadas de traços ou atributos funcionais, podemos agrupá-las em tipos que expressam “respostas” ao ambiente biológico e abiótico, tal como condições climáticas, regimes de distúrbios e disponibilidade de recursos. A outra parte desse conjunto de atributos se encarrega de expressar os “efeitos” sobre processos ecossistêmicos como produtividade e ciclagem de nutrientes. Essa definição arbitrária em atributos de resposta e atributos de efeito (*sensu* DIAZ; CABIDO, 2001) ainda permite que estes dois grupos coincidam em um determinado tipo que possa atuar ao mesmo tempo como elo entre os efeitos das características do ambiente e a condução do funcionamento do ecossistema. Nesse sentido, saber reconhecer e classificar plantas em tipos funcionais (v. CORNELISSEN et al., 2003) é tão importante quanto escolher os atributos adequados que possam

responder as questões ecológicas (HODGSON et al., 1999), da mesma forma que devemos reconhecer que além da equivalência em nível populacional, o efeito *per capita* do indivíduo também pode ser de grande importância para comunidade (ROSENFELD, 2002), principalmente tratando de processos que atuam em nível de organismos (e.g. decomposição, predação).

Acredita-se que grande parte dos processos e serviços em ambientes terrestres sejam regidos pela composição funcional de plantas (DÍAZ et al., 2003) e que a perda de tipos funcionais únicos que desempenham papéis insubstituíveis na paisagem possa acarretar no comprometimento de processos fundamentais para manutenção equilibrada do sistema (GRIME, 1998). Por isso, a degeneração funcional em florestas tropicais (*sensu* SANTOS et al., 2008) apresenta uma complexidade ainda maior de efeitos sobre a paisagem do que a simples perda de espécies. Nesse sentido, manter certo nível de redundância funcional representa uma segurança contra a perda de funções na comunidade (GITAY et al., 1996), pois a perda de uma espécie redundante não acarretaria a perda imediata de uma determinada função. Por outro lado, a perda de espécies com funcionalidades insubstituíveis gera um déficit funcional, o qual pode afetar a estabilidade da comunidade, comprometendo principalmente sua resiliência a eventos futuros de perturbação (CHAPIN III et al., 2002).

Atualmente sabe-se que apenas subgrupos de espécies mais generalistas que compõem estágios sucessionais iniciais em florestas modificadas pelo homem serão os representantes da comunidade com o envelhecimento dessas paisagens (SANTOS et al., 2008; LOPES et al., 2009; TABARELLI, 2010). Isso pode ser percebido na significativa diminuição da abundância de espécies emergentes (LAURANCE et al., 1997, 2000), de sub-bosque (TABARELLI et al., 1999), de crescimento lento (MICHALSKI et al., 2007) e tolerantes a sombra (LAURANCE et al., 2001) em paisagens fragmentadas. Estes impactos da reorganização funcional das comunidades sobre o funcionamento adequado dos ecossistemas podem ser entendidos através de duas hipóteses principais: a primeira que aborda o efeito da diversidade funcional e homogeneidade da distribuição dos estados dos atributos da comunidade; e a segunda que aborda os efeitos da maior produtividade de um tipo funcional na comunidade.

A teoria da diversidade–função admite que grande parte dos processos ecossistêmicos é mantida pelo alto grau de complementaridade funcional em comunidades mais diversas (LOREAU; HECTOR, 2001; SCHNEIDERS et al., 2012). Isso ocorre, pois maior diversidade funcional aumenta a probabilidade de que existam

espécies desempenhando funções específicas na comunidade (ASHTON et al., 2010). Essa hipótese destaca o papel das espécies transitórias e subordinadas no funcionamento do ecossistema (GRIME, 1998). Por outro lado, a teoria da taxa de massa sugere que o controle de processos do sistema é proporcional à produtividade primária do grupo mais abundante, no qual grande parte dos processos é afetada principalmente pela frequência de atributos dominantes, mas pouco sensível à riqueza de atributos transitórios e subordinados (HUSTON, 1997).

Apesar da importância da diversidade sobre a manutenção de processos ecossistêmicos ser mais bem identificada em escalas mais amplas (HOOPER et al., 2012) ela ainda permanece como um mecanismo bastante eficiente na explicação de alterações em processos ecossistêmicos em paisagens com variados tipos de perturbação. Por outro lado, diversas evidências empíricas e teóricas suportam que os processos são fortemente influenciados pela abundância das espécies dominantes (HUSTON, 1997; GRIME, 1998), alertando para os efeitos da proliferação de determinados grupos funcionais favorecidos por modificações humanas nas paisagens atuais (v. LAURANCE et al., 2002; 2006).

2.2 NICHOS E A ESTRUTURA FUNCIONAL DA COMUNIDADE

A ideia de nicho e o princípio da exclusão competitiva têm sido utilizados frequentemente para explicar diversos fenômenos ecológicos relacionados a interações entre espécies, mas principalmente como base para mecanismos estruturadores das comunidades (KRAFT et al., 2008) dependentes basicamente da diferença entre a capacidade de colonização e dispersão das espécies. A teoria da diversidade baseada no nicho sugere que comunidades mais diversas são formadas em resposta a um conjunto de espécies com habilidades distintas de utilização dos recursos no ambiente (SILVERTOWN, 2004). Assim, ambientes mais heterogêneos exerceriam papel fundamental na manutenção de altos níveis de diversidade (TILMAN; PACALA, 1993), pois apresentariam um amplo espectro de recursos resultando em menor exclusão por competição e sobreposição de nicho, permitindo maior coocorrência de espécies (TILMAN, 1982; HOOPER, 1998).

A proposta de nicho hipervolumétrico de Hutchinson delimita bem este espaço potencial ocupado pelas espécies em um modelo multidimensional de recursos, onde as taxas de crescimento populacional se mantêm positivas até o ponto de maior sobreposição desses nichos. Assim, com base nas habilidades diferenciadas entre as

espécies (e.g. aquisição de recursos, dispersão e colonização de novos ambientes), dois mecanismos baseados em nicho atuam complementarmente como regras de montagem de assembleia levando a comunidade a diferentes padrões de organização (GRIME, 2006): (i) a *limitação de similaridade*, controlando a sobreposição de nicho e favorecendo o aumento da diversidade em escala local (v. MACARTHUR; LEVINS, 1967; PACALA; TILMAN, 1994); e (ii) a existência do *filtro ambiental*, responsável por selecionar características distintas entre as espécies, tornando a comunidade mais similar (KEDDY, 1992). Apesar de consideramos que a diversificação e a convergência de atributos atuam simultaneamente no recrutamento de espécies durante o desenvolvimento da comunidade, estas impõem efeitos contrastantes sobre similaridade dos estados de atributos e na coocorrência das espécies, levando a comunidade a diferentes estados de equilíbrio (SAMUELS; DRAKE, 1997).

Em 1972, R. H. Macarthur interpretou os níveis de diversidade em uma comunidade como uma característica diretamente relacionada ao volume de nicho disponível no habitat e sugeriu que quanto menor fosse o volume de nicho e maior a sobreposição das espécies, mais intensa seria a competição por recursos (v. TILMAN, 1982). Dessa forma, naturalmente haveria um controle na similaridade entre as estratégias de vida das espécies através da exclusão competitiva (MACARTHUR; LEVINS, 1967). Atualmente considera-se que através da exclusão por competição, a limitação na sobreposição de nichos é o fator primordial que rege o padrão de divergência funcional nas comunidades (GRIME, 2006). De maneira geral, entendemos como divergência funcional, um aumento na dispersão dos estados de atributos em resposta a competição por recursos na comunidade (SAMUELS; DRAKE, 1997). Considerando que o padrão divergente é resultado de um processo fundamentalmente dependente das relações ecológicas entre organismos, a divergência funcional reestrutura a comunidade promovendo a coexistência estável entre organismos com habilidades distintas de utilização de recursos. Assim, um dos efeitos diretos da divergência funcional na comunidade é o aumento da diversidade funcional e produtividade local, atrelado a otimização do uso dos recursos (CHAPIN III et al., 2002; GRIME, 2006).

Por outro lado, o padrão de convergência funcional representa o aumento da similaridade funcional na comunidade (SAMUELS; DRAKE, 1997). Este fenômeno leva a comunidade a um estado de equilíbrio onde haja uma coexistência de espécies que apresentam semelhanças nas suas estratégias de vida, morfologia ou fisiologia

(PLA et al., 2012). Este padrão resulta primordialmente da existência de filtros ambientais responsáveis por selecionar atributos mais adequados à persistirem em determinadas condições ambientais (CINGOLANI et al., 2007), tornando as espécies detentoras destas estratégias fortes competidoras em detrimento das espécies com estratégias inadequadas ao ambiente e que por isso tendem a desaparecer localmente (MCKINNEY; LOOWOOD, 1999). Além das variações latitudinais (RICKLEFS; SCHLUTER, 1994), topográficas (CHEN et al., 2007; LAURANCE et al., 2010) e de produtividade (BALVANERA; AGUIRRE, 2006), que atuam como filtros ambientais, paisagens modificadas pelo homem apresentam casos bastante claros de filtros ambientais com efeitos sobre a estrutura da comunidade. Por exemplo, a criação de bordas florestais em paisagens fragmentadas gera gradientes de distância de borda que favorecem à proliferação de espécies com baixo requerimento ambiental nas proximidades da matriz (LAURANCE, 2002), comparado às que ocorrem naturalmente em interior de floresta (CARSON; SCHNITZER, 2008).

Apesar da grande aceitação desses dois padrões na estruturação das comunidades (i.e. convergência e divergência), teorias alternativas tem sido de grande importância para testar a validade destes dois padrões de organização baseados em nicho ecológico. Sem dúvida, a alternativa à teoria de nicho mais provocativa é a Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia, que assume que indivíduos são ecologicamente idênticos e os padrões de diversidade e estrutura da comunidade não são explicados necessariamente por características de nicho (HUBBELL, 2001; ROSINDELL, 2011). Essa teoria admite uma chance aleatória das espécies do *pool* regional colonizarem os ambientes, produzindo assim, comunidades imprevisíveis. Tal possibilidade de rearranjo ecológico deve-se em primeiro lugar pela equivalência do *fitness* entre as espécies, e em segundo, por processos aleatórios como a probabilidade de morte, taxas de imigração e de especiação. Esta combinação de premissas manifesta que outro organismo qualquer do *pool* regional possa se estabelecer nesta comunidade caso um indivíduo venha a morrer ou deixar um espaço vago (HUBBELL, 2001).

Com discutido anteriormente, teorias baseadas em nicho partem da premissa de que espécies diferentes tendem a possuir diferentes estratégias de vida e capacidades competitivas, que resultam em rearranjos bem estruturados da comunidade atual. Essa afirmação deve ser admitida como verdade quando tratamos dos padrões de organização funcional baseados em nicho. Porém, identificar a atuação de processos estruturadores dependentes de nicho sobre as comunidades atuais é, em alguns casos, uma tarefa de

difícil execução, pois dependem da precisão de como a partição de nicho *via* efeitos passados de competição ou processos evolutivos são capturados. Assim, apesar de extremamente contestada e colocada à prova, uma das principais contribuições da teoria de S. P. Hubbell está no fato de que, independentemente da teoria mais adequada para explicar padrões globais de diversidade, a teoria neutra nos oferece um modelo nulo simples e elegante com premissas bem definidas (STOKES; ARCHER, 2010; HARPOLE, 2012), como ponto de partida para se confrontar diversas teorias e nos responder se mecanismos complexos, como teorias baseadas em nicho, explicam com eficiência às questões do mundo real.

2.3 ESTRUTURA FUNCIONAL DA COMUNIDADE E A REESTRUTURAÇÃO DO HABITAT

A heterogeneidade do habitat tem sido utilizada com um bom preditor da abundância e diversidade das espécies (GONZÁLEZ-MEGÍAS et al., 2007). Como dito anteriormente, ambientes mais heterogêneos favorecem a ocorrência de um maior número de espécies devido à amplitude de condições e recursos disponíveis para espécies com as mais variadas estratégias de vida. Por exemplo, a diversidade florística é altamente afetada por mudanças nas variáveis de solo, onde manchas com diferentes valores na razão C:N e pH exercem grande efeito sobre a estrutura da comunidade (BOHLMAN et al., 2008). Este, entre outros exemplos, reafirma a relação diversidade–heterogeneidade como determinantes da distribuição das espécies.

Embora seja evidente que a heterogeneidade afete a diversidade local, o contrário também pode ocorrer. A heterogeneidade ambiental pode ser acessada através de características da estrutura da vegetação como, por exemplo, percentual de cobertura de uma espécie dominante, complexidade vertical e diversidade de plantas, e exercer influência significativa na diversidade de outros organismos (GONZÁLEZ-MEGÍAS et al., 2007). Isso ocorre porque a estrutura dos habitats terrestres responde principalmente a complexidade vertical e heterogeneidade horizontal proporcionada por distúrbios naturais passados ou modificações humanas sobre a comunidade de plantas. Ou seja, diversos atributos chave que caracterizam a estrutura dos habitats como, variação no diâmetro das árvores, cobertura de herbáceas e altura do dossel (v. MCELHINNY et al., 2005) estão diretamente relacionados a composição da comunidade. Nesse sentido, é extremamente lógico pensar que alterações na abundância de um conjunto de espécies funcionalmente semelhantes, ou na diversidade desses grupos funcionais afetaria significativamente a estruturação do habitat.

As espécies que de alguma forma afetam outras por meio de criação ou modificação nos habitats são comumente chamadas “engenheiras de ecossistemas” (JONES et al., 1994). A partir da década de 90, o termo *ecosystem engineer* passou a ser implementado com a conotação dos efeitos proporcionados pela capacidade das espécies em alterar o ambiente, afetando a estrutura de populações, comunidades, funcionamento do ecossistema e estrutura da paisagem (JONES et al., 1994, 1997; WRIGHT; JONES, 2004). Apesar de haver, atualmente, inconsistências na utilização do termo, ora como apenas agentes modificadores do ambiente, ora como organismos que modificam esse beneficiam por isso (v. WILSON 2007), este conceito passou a ser importante para se entender as relações interespecíficas mediadas pelo efeito de certas espécies no meio abiótico (JONES et al., 2010; WRIGHT; JONES, 2004).

Hoje, estudos têm focado na capacidade dessas espécies de alterar o ambiente para o uso aplicado na restauração de habitats degradados (BYERS et al., 2006). Tal abordagem baseia-se na capacidade destas espécies em reestruturarem o ambiente, considerando que o grande responsável por parte da trajetória sucessional das comunidades deve-se ao meio abiótico. O papel desses engenheiros de ecossistemas consiste desde deseutrofização de ambientes aquáticos ricos em fósforo por sedimentação, aumento de produtividade em desertos, até dessalinização de solos em ecossistemas florestais secos (BYERS et al., 2006). Apesar desta forma racionalizada da utilização de engenheiros de ecossistemas, os impactos da modificação da composição funcional da comunidade em ecossistemas florestais – pelos mais variados motivos – podem ter efeitos imprevisíveis sobre o meio físico e biológico.

Sabe-se que a alta frequência de espécies que compõem estágios sucessionais tardios aumenta o sequestro de carbono e área basal média nos habitats (CHAPIN III et al., 2002; CARSON; SCHNITZER, 2008). Da mesma forma, o próprio desenvolvimento da comunidade de árvores durante as séries sucessionais promove alterações na cobertura foliar que modifica verticalmente a estrutura do habitat (OLIVER; LARSON, 1996; FRANKLIN et al., 2002). O mesmo se percebe com diferentes combinações entre a frequência de espécies pioneiras e tolerantes a sombra, produzindo um dossel multi estratificado (MOURELLE et al., 2001) com efeitos sobre variações na penetração de luz. Isso reafirma a importância da diversidade de espécies, mas principalmente da diversidade funcional da assembleia de árvores na estruturação e heterogeneidade dos habitats.

Em paisagens fragmentadas, este cenário torna-se ainda mais evidente, pois nota-se uma redução na complexidade estrutural dos habitats com o incremento de áreas afetadas pela borda (HARPER et al., 2005), onde a frequência da mortalidade de grandes árvores é significativamente maior do que no interior de florestas (LAURANCE et al., 2000). Alterações na proporção de espécies com diferentes estratégias na captação de luz em razão da mortalidade de espécies com maior biomassa (LAURANCE et al., 2010) e arquiteturas mais complexas em bordas florestais; além da perda dos estratos emergentes com consequente redução do dossel (OOSTERHOON; KAPPELLE, 2000; SANTOS et al., 2008) são os principais fatores da simplificação estrutural de ecossistemas florestais (LIIRA et al., 2007). Esse conjunto de tipos funcionais – representados na assembleia de árvores – responsáveis pelo incremento na complexidade estrutural tem extrema relevância na manutenção da heterogeneidade ambiental em paisagens modificadas, com implicações evidentes sobre a diversidade de espécies e funcionamento do ecossistema (CHAPIN III et al., 2002).

2.4 A NOVA COMUNIDADE EM “ECOSSISTEMAS EMERGENTES”

Estudos atuais tem chamado atenção ao surgimento de ecossistemas híbridos em termos de composição, abundância e importância relativa de espécies, como resposta a modificações humanas na paisagem (HOBBS et al., 2009). Estes ambientes descritos como novos ou emergentes (MILTON, 2003; HOBBS et al., 2006; WILLIS; BIRKS, 2006) refletem um rearranjo de espécies, incorporando exóticas e nativas em uma comunidade adaptada a condições ambientais antropogênicas (LUGO, 2004). Ou seja, esta reestruturação da comunidade se reflete não só no favorecimento e entrada de espécies invasoras oportunistas (LINDENMEYER et al., 2008), mas também na proliferação de determinado subgrupo de espécies nativas com grande potencial de ocupação de novos habitats. Apesar de não se ter certeza de qual percentual da terra tenha sido transformado em ecossistemas híbridos (i.e. acredita-se que c.a. 35% seja coberto por eles), se admite que os impactos desses novos ambientes atuem em escala global (MARRIS, 2009) e que este rearranjo na estrutura da comunidade, principalmente acompanhado de perda de diversidade biológica representa um dos mais importantes fatores responsáveis por desencadear desvios nas características e funcionamento dos ecossistemas (HOBBS et al., 2009).

Além de alterações percebidas na produtividade e no uso dos recursos (HOOPER, 1998), alterações na diversidade e riqueza de espécies podem implicar na

perda de estabilidade e resistência da comunidade (CHAPIN III et al., 2002). Estudos mostram que a identidade das espécies perdidas tem efeito primordial sobre a produtividade e decomposição (HOOPER et al., 2012). Embora comunidades com maior redundância funcional possam ser mais resistentes a mudanças ambientais (e.g. maior *ecological insurance*) pois até 75% das espécies podem desaparecer antes que um grupo funcional desapareça (FONSECA; GANADE, 2001), alguns estudos mostram que a maior complementaridade de utilizações dos recursos por espécies diferentes vem a favorecer a estabilidade e resiliência do sistema (TILMAN, 1996). Assim, as alterações na bioestrutura da comunidade, sejam pela perda ou proliferação de espécies – aumento de redundância funcional –, ou pelo incremento de espécies – aumento da diversidade funcional – pode levar a comunidade a estados de equilíbrios distintos e de difícil predição.

Apesar de frequentemente abordados os aspectos negativos do surgimento desses ecossistemas emergentes em termos biológicos e de processos (HOBBS et al., 2009), é importante reconhecer que estes ecossistemas emergentes possam representar, em determinadas situações, áreas de incremento de diversidade, com efeitos positivos sobre a complementaridade de funções no ambiente. Por isso, generalizar ecossistemas emergentes como paisagens distorcidas e sem valor biológico histórico, é no mínimo precoce (MARRIS, 2009), visto que a definição de sistemas naturais ou históricos ainda é incerta, bem como o valor biológico de conservação dessas áreas. Embora haja um consenso dos impactos das mudanças na composição de espécies sobre sistemas (HOOPER et al., 2005), o surgimento de novos ecossistemas é uma tendência mundial e por isso deve-se admitir que estes ambientes possam traçar novas rotas no desenvolvimento da comunidade com aspectos positivos sob influência humana, seja em relação a esfera biológica, social ou econômica.

2.5 CONSIDERAÇÕES DA REVISÃO PARA ESTUDOS EM PAISAGENS PERTURBADAS

As seções anteriores tentam sintetizar uma série de informações obtidas durante os últimos 50 anos, explicando os mecanismos biológicos que inter-relacionam as espécies durante o desenvolvimento da comunidade e o efeito recíproco dos organismos sobre o ambiente físico. Apesar de uma crescente evolução nos procedimentos matemático e tipos específicos de abordagens para as questões relacionadas a estruturação e desenvolvimento das comunidades, grande parte das teorias e conceitos preenchem parcialmente as lacunas existentes, principalmente devido a natureza

multivariada dos fenômenos biológicos e a incapacidade de generalização dos padrões dependentes de diferentes contextos das paisagens atuais.

Atualmente, o contexto de paisagens perturbadas tem obtido cada vez mais espaço dentro dos estudos em ecologia, dada a preocupação com a grande proporção de ambientes modificados pelo homem. Os sistemas que integram habitats distintos como, agroflorestas, remanescentes florestais afetados por borda, segmentos de floresta em estágios sucessionais iniciais e tardios, plantações de espécies exóticas e segmentos relictuais de floresta primária em uma só paisagem, têm se tornado comuns em diversos ecossistemas terrestres (TABARELLI, 2010). Além disso, este cenário é ainda mais complexo em florestas tropicais, cujos efeitos dependem do contexto socioeconômico das paisagens submetidas a constantes ciclos de desflorestamento com supressão de florestas primárias e alternâncias entre outros métodos de ocupação do solo dependente de necessidades econômicas.

Por isso, preencher na íntegra as lacunas de conhecimento sobre a estruturação das comunidades em paisagens modificadas pelo homem e entender a miríade de formas pelas quais as espécies alteram o ambiente físico parece ser um objetivo ainda longe de ser alcançado. Certamente, as espécies respondem a modificações na paisagem (LEBRIJA-TREJOS; et al., 2010), contribuem de maneira diferenciada na estruturação dos habitats (JONES et al., 1994) e afetam processo ecossistêmicos (DÍAZ; CABIDO, 2001), contudo, nuances contexto-dependentes nesses processos devem ser esperadas, com implicações na trajetória dessas paisagens. Neste sentido, esforços continuam a ser realizados, adequando conceitos e teorias ao contexto variável que as paisagens apresentam, o que justifica uma tendência em se reavaliar diversas teorias de estruturação de comunidades e modificação ecossistêmica, principalmente no contexto da fragmentação e perda de habitat. Tal iniciativa, além de reavaliar a adequação de teorias de manutenção de diversidade nesses ambientes perturbados, deve ser encarada como um passo necessário para a mitigação da perda da diversidade biológica, utilizando este conhecimento intelectual como ferramenta prática de monitoramento e restauração dessas paisagens.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ASHTON, I. W.; MILLER, A. E.; BOWMAN, W. D.; SUDING, K. N. Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms. **Ecology**, v. 91, p. 3252–3260, 2010.
- BALVANERA, P.; AGUIRRE, E. Tree Diversity, Environmental Heterogeneity, and Productivity in a Mexican Tropical Dry Forest. **Biotropica**, v. 38, p. 479–491, 2006.
- BOHLMAN, S. A.; LAURANCE, W. F.; LAURANCE, S. G.; NASCIMENTO, H. E. M.; FEARNSIDE, P. M.; ANDRADE, A. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. **Journal of Vegetation Science**, v. 19, p. 863–874, 2008.
- BYERS, J. E.; CUDDINGTON, K.; JONES, C. G.; TALLEY, T. S.; HASTINGS, A.; LAMBRINOS, J. G.; CROOKS, J. A.; WILSON, W. G. Using ecosystem engineers to restore ecological systems. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, p. 493–500, 2006.
- CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A. **Tropical forest community ecology**. Blackwell Publishing, UK, 2008.
- CHAPIN III, F. S.; MATSON, P. A.; MOONEY, H. A. **Principles of terrestrial Ecosystem Ecology**. Springer-Verlag, NY, 2002.
- CHEN, X. F.; CHEN, J. M.; AN, S. Q.; JU, W. M. Effects of topography on simulated net primary productivity at landscape scale. **Journal of Environmental Management**, v. 85, p. 585–596, 2007.
- CINGOLANI, A. N.; CABIDO, M.; GURVICH, D. E.; RENISON, D.; DÍAZ, S. Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? **Journal of vegetation science**, v. 18, p. 911–920, 2007.
- CORNELISSEN, J. H. C.; LAVORAL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; ter STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; van der HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian journal of botany**, v. 51, p. 335–380, 2003.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, p. 646–655, 2001.

- DÍAZ, S.; SYMSTAD, A.J.; CHAPIN III, F.S.; WARDLE, D.A.; HUENNEKE, L.F. Functional diversity revealed by removal experiments. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 3, p. 140–146, 2003.
- FONSECA, C. R.; GANADE, G. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystem. **Journal of Ecology**, v. 89, p. 118–125, 2001.
- FRANKLIN, J. F.; SPIES, T. A.; VAN PELT, R.; CAREY, A. B.; THORNBURGH, D. A. BERG, D. R.; LINDENMAYER, D. B.; HARMON, M. E.; KEETON, W. S.; SHAW, D. C.; BIBLE, K.; CHEN, J. Disturbance and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-Fir forests as an example. **Forest Ecology and Management**, v. 155, p. 399–423, 2002.
- GITAY, H.; WILSON, J. B.; LEE, W. G. Species redundancy: a redundant concept? **Journal of Ecology**, v. 84, p. 121–124, 1996.
- GONZÁLES-MEGÍAS, A.; GÓMEZ, J. M.; SÁNCHEZ-PIÑERO, F. Diversity-habitat heterogeneity relationship at different spatial and temporal scales. **Ecography**, v. 30, p. 31–41, 2007.
- GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, v. 86, p. 902–910, 1998.
- GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, p. 255–260, 2006.
- HARPER, K. A.; MACDONALD, S. E.; BURTON, P. J.; CHEN, J.; BROSOFSKE, K. D.; SAUNDERS, S. C.; EUSKIRCHEN, E. S.; ROBERTS, D.; JAITEH, M. L.; ESSEEN, P. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 768–782, 2005.
- HARPOLE, W. Neutral theory of species diversity. **Nature Education Knowledge**, v. 3, n. 10, pp. 60, 2012.
- HOBBS, R. J.; ARICO, S.; ARONSON, J.; BARON, J. S.; BRIDGEWATER, P.; CRAMER, V. A.; EPSTEIN, P. R.; EWEL, J. J.; KLINK, C. A.; LUGO, A. E.; NORTON, D.; OJIMA, D.; RICHARDSON, D. M.; SANDERSON, E. W.; VALLADARES, F.; VILÀ, M.; ZAMORA, R.; ZOBEL, M. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. **Global Ecology and Biogeography**, v. 15, p. 1–7, 2006.

- HOBBS, R. J.; HIGGS, E.; HARRIS, J. A. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 11, p. 599–605, 2009.
- HODGSON, J. G.; WILSON, P. J.; HUNT, R.; GRIME, J. P.; THOMPSON, K. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. **Oikos**, v. 85, p. 282–294, 1999.
- HOOPER, D. U. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. **Ecology**, v. 79, n. 2, p. 704–719, 1998.
- HOOPER, D. U.; CHAPIN III, E. S.; EWEL, J. J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; LAWTON, J. H.; LODGE, D. M.; LOREAU, M.; NAEEM, S.; SCHMID, B.; SETALA, H.; SYMSTAD, A. J.; VANDERMEER, J.; WARDL, D. A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, v. 75, p. 3–35, 2005.
- HOOPER, D. U.; ADAIR, E. C.; CARDINALE, B. J.; BYRNES, J. E. K.; HUNGATE, B. A.; MATULICH, K. L.; GONZALEZ, A.; DUFFY, E.; GAMBFELDT, L.; O’CONNOR, M. I. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. **Nature**, v. 486, p. 105–109, 2012.
- HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton, NJ, Princeton University Press, 2001.
- HUSTON, M.A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. **Oecologia**, v. 110, p. 449–460, 1997.
- JONES, C. G.; LAWTON, J. H.; SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers. **Oikos**, v. 69, p. 373–386, 1994.
- JONES, C. G.; LAWTON, J. H.; SHACHAK, M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. **Ecology**, v. 78, p. 1946–1957, 1997.
- JONES, C. G.; GUTIÉRREZ, J. L.; BYERS, J. E.; CROOKS, J. A.; LAMBRINOS, J. G.; TALLEY, T. S. A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. **Oikos**, v. 119, p. 1862–1869, 2010.
- KEDDY, P.A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, p. 157–164, 1992.
- KRAFT, N. J. B.; VALENCIA, R.; ACKERLY, D. D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. **Science**, v. 322, p. 580–582, 2008.

- LAURANCE, S. G. W.; LAURANCE, W. F.; ANDRADE, A.; FEARNSTIDE, P. M.; HARMS, K. E.; VICENTINI, A.; LUIZÃO, R. C. C. Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: a landscape-scale study. **Journal of Vegetation Science**, v. 21, p. 96–106, 2010.
- LAURANCE, W. F. Hyperdynamism in fragmented habitats. **Journal of vegetation Science**, v. 13, p. 595–602, 2002.
- LAURANCE, W. F.; LAURANCE, S. G.; FERREIRA, L. V.; RANKIN-DE MERONA, J. M.; GASCON, C.; LOVEJOY, T. E. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. **Science**, v. 278, p. 1117–1118, 1997.
- LAURANCE, W. F.; DELAMÔNICA, P.; LAURANCE, S. G.; VASCONCELOS, H. L.; LOVEJOY, T. E. Rain forest fragmentation kills big trees. **Nature**, v. 404, p. 836, 2000.
- LAURANCE, W. F.; WILLIAMSON, G. B.; DELAMÔNICA, P.; OLIVEIRA, A.; LOVEJOY, T. E.; GASCON, C.; POHL, L. Effects of a strong drought on Amazonian forest fragments and edges. **Journal of Tropical Ecology**, v. 7, p. 771–785, 2001.
- 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. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Tree**, v. 11, p. 450–453, 2002.
- LAURANCE, W. F.; NASCIMENTO, H. E. M.; LAURANCE, S. G.; ANDRADE, A. C.; FEARNSTIDE, P. M.; RIBEIRO, J. E. L.; CAPRETZ, R. L. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. **Ecology**, v. 87, p. 469–482, 2006.
- LEBRIJA-TREJOS, E.; PÉREZ-GARCIA, E. A.; MEAVE, J. A.; BONGERS, F.; POORTER, L. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, v. 91, p. 386–398, 2010.
- LIIRA, J.; SEPP, T.; PARREST, O. The forest structure and ecosystem quality in conditions of anthropogenic disturbance along productivity gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 250, p. 34–46, 2007.
- LINDENMAYER, D.; HOBBS, R.J.; MONTAGUE-DRAKE, R.; ALEXANDRA, J.; BENNETT, A.; BURGMAN, M.; CALE, P.; CALHOUN, A.; CRAMER, V.; CULLEN, P.; DRISCOLL, D.; FAHRIG, L.; FISCHER, J.; FRANKLIN, J.; HAILA, Y.; HUNTER, M.; GIBBONS, P.; LAKE, S.; LUCK,

- G.; MACGREGOR, C.; MCINTYRE, S.; NALLY, R.M.; MANNING, A.; MILLER, J.; MOONEY, H.; NOSS, R.; POSSINGHAM, H.; SAUNDERS, D.; SCHMIEGELOW, F.; SCOTT, M.; SIMBERLOFF, D.; SISK, T.; TABOR, G.; WALKER, B.; WIENS, J.; WOINARSKI, J.; ZAVALA, E. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. **Ecology Letters**, v. 11, p. 78–91, 2008.
- LOPES, A. V.; GIRÃO, 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.
- LOREAU, M.; HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature**, v. 412, p. 71–76, 2001.
- LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology Letters**, v. 11, p. 995–1007, 2008.
- LUGO, A. E. The outcome of alien tree invasions in Puerto Rico. **Frontier in Ecology and the Environment**, v. 2, p. 265–273, 2004.
- MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **The American naturalist**, v. 101, n. 921, p. 377–385, 1967.
- MARRIS, E. Ragamuffin earth. **Nature**, v. 460, p. 450–453, 2009.
- MCELHINNY, C.; GIBBONS, P.; BRACK, C.; BAUHUS, J. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. **Forest Ecology and Management**, v. 218, p. 1–24, 2005.
- MCKINNEY, M.; LOOCKWOOD, J. L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Tree**, v. 11, p. 450–453, 1999.
- 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.
- MILTON, S. J. ‘Emerging ecosystems’: a washing-stone for ecologists, economists and sociologists? **South African Journal of Science**, v. 99, p. 404–406, 2003.
- MITTERMEIER, R. A.; MYERS, N.; MITTERMEIER, C. G. **Hotspots: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions**. México: Cemex. 430p., 2000.

- MOURELLE, C.; KELLMAN, M.; KWON, L. light occlusion at forest edges: an analysis of tree architectural characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 154, p. 179–192, 2001.
- OLIVER, C. D.; LARSON, B. C. **Forest stand Dynamics**. McGrawHill, NY, 520pp, 1996.
- OOSTERHOORN, M.; KAPPELLE, M. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. **Forest Ecology and Management**, v. 126, p. 291–307, 2000.
- PACALA, S. W.; TILMAN, D. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. **American Naturalist**, v. 143, p. 222–257. 1994.
- PILLAR, V. D.; DUARTE, L. D. S. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. **Ecology letters**, v. 13, p. 587–596, 2010.
- PLA, L.; CASANOVES, F.; DI RIENZO, J. **Quantifying functional biodiversity**. Springer Dordrecht Heidelberg, London, NY. 2012.
- RICKLEFS, R.; SCHLUTER, D. **Species Diversity in Ecological Communities: historical and geographical perspectives**. University of Chicago Press, 1994.
- ROSENFELD, J. S. Functional redundancy in ecology and conservation. **Oikos**, v. 98, p. 156–162, 2002.
- ROSINDELL, J.; HUBBELL, S. P.; ETIENNE, R. S. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 7, p. 340–348, 2011.
- SAMUELS, C. L.; DRAKE, J. A. Divergent perspectives on community convergence. **Tree**, v. 12, n. 11, p. 427–432, 1997.
- 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.
- 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. *PlosOne*, v. 5, n. 9, e12625, 2010.
- SCHNEIDERS, A.; VAN DAELE, T.; VAN LANDUYT, W.; VAN REETH, W. Biodiversity and ecosystem services: Complementary approaches for ecosystem management? **Ecological Indicators**, v. 21, p. 123–133, 2012.

- SILVERTOWN, J. Plant coexistence and the niche. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 9, n. 11, p. 605–611, 2004.
- STOKES, C. J.; ARCHER, S. R. Niche differentiation and neutral theory: an integrated perspective on shrub assemblages in a parkland savanna. *Ecology*, v. 91, p. 1152–1162, 2010.
- TABARELLI, M. Tropical Biodiversity in Human-Modified Landscapes: What is our Trump Card? **Biotropica**, v. 42, p. 553-554, 2010.
- TABARELLI, M.; MANTOVANI, W.; PERES, C. A. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 91, p. 119–127, 1999.
- TILMAN, D. **Resource competition and community structure**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 1982.
- TILMAN, D. Biodiversity: population versus ecosystem stability. **Ecology**, v. 72, n. 2, p. 350–363, 1996.
- TILMAN, D.; PACALA, S. The maintenance of species richness in plant communities. In: RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. (eds.) **Species diversity in ecological communities**. University of Chicago Press, Chicago, p. 13–25, 1993.
- WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. **Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, 36, 519–539, 2005.
- WILLIS, K. J.; BIRKS, H. J. B. What is natural? The need for a long-term perspective in biodiversity conservation. **Science**, v. 314, p. 1261–1265, 2006.
- WILSON, W. G. A new spirit and concept for ecosystem engineering? In: CUDDINGTON, K.; BYERS, J. E.; WILSON, W. G.; HASTINGS, A. (eds.). **Ecosystem engineers. Plant to protists**. Theoretical Ecology Series. Academic Press, Elsevier, USA. 2007.
- WRIGHT, J. P.; JONES, C. G. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. **Ecology**, v. 85, p. 2071–2081, 2004.

4. CAPÍTULO 1

PATCH/LANDSCAPE ATTRIBUTES AND THE FUNCTIONAL PROFILE OF TREE ASSEMBLAGES IN
A FRAGMENTED LANDSCAPE OF ATLANTIC FOREST

Artigo submetido ao periódico *Journal of Tropical Ecology*

Journal of Tropical Ecology – Original research paper

Patch/landscape attributes and the functional profile of tree assemblages in a fragmented landscape of Atlantic forest

Gabriel Mendes¹, Víctor Arroyo-Rodríguez², Wanessa R. Almeida¹, Severino R. R. Pinto³, Valério D. Pillar⁴ & Marcelo Tabarelli^{1,*}

¹ Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Laboratório de Ecologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE 50 670-901, Brasil.

² Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Laboratorio de Ecología de Paisajes Fragmentados, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México.

³ Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste, Recife, PE 50 740-000, Brasil.

⁴ Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia Quantitativa, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS 91 540-000, Brasil.

* Corresponding author. E-mail: mtrelli@ufpe.br

Key Words: Brazilian Atlantic forest, Dispersal strategies, Environmental filtering, Forest fragmentation, Functional traits.

ABSTRACT

Understanding community assembly rules is a central topic in ecology, with critical implications for biodiversity conservation. Here we examine in which extent environmental filtering and niche-partitioning mechanisms influence tree species assembly and community-level functional diversity in a fragmented landscape of Atlantic forest via the concepts of trait-convergence (TCAP) and trait-divergence assembly pattern (TDAP). We adopted four functional plant traits describing regeneration and dispersal strategies in order to examine the influence of patch area, shape complexity, connectivity and distance of sampling plots to the nearest forest edge on TCAP, TDAP and functional diversity (FD) exhibited by tree assemblages in an old (> 200-yrs old) and severely fragmented landscape. Patch area was the main driver for TDAP related to dispersal syndrome and seed size. Patch area and shape complexity also drive TCAP towards a specific spectrum of zoochorous and high stratum species. Also, patch area, connectivity and edge distance were the main drivers of tree FD. Our results suggest that spatial distribution of life-history traits and tree assembly respond to presence of environmental gradients along which ecological filtering and niche-partitioning are operating as forces of community organization at landscape spatial scale. Whatever the biological mechanisms driving functional profile of tree assemblages: (1) ecological filtering and biotic niche-based mechanisms are operating simultaneously, (2) many life-history traits are simultaneously linked to assembly forces and (3) a wide set of spatial attributes influences assembly patterns. These findings reinforce the notion that biodiversity persistence in human-modified landscapes is highly dependent on landscape spatial configuration as it influences patterns of species assembly.

INTRODUCTION

Community assembly may depend on a large number of interrelated mechanisms, such as biotic interactions, spatial dispersal limitation, habitat disturbance, and environmental filtering (Grime 2006, Wilson 1999). Species inhabiting sites with similar environmental conditions may share similar functional traits through the process of environmental filtering, a phenomenon that may lead to trait convergence (Keddy 1992, Weiher *et al.* 1998). At the same time, co-existence of species with similar functional traits can lead to inter-specific competition, and result in trait differentiation or divergence to allow species co-existence (Diamond 1975, MacArthur & Levins 1967, Pacala & Tilman 1994, but see Mayfield & Levine 2010). Thereby trait convergence and trait divergence may occur simultaneously along environmental gradients (Grime 2006, Pillar *et al.* 2009), such as those resulting from human-induced disturbances.

Because functional traits strongly influence the performance (growth, reproduction and survival) of organisms, and affect interspecific interactions at community level (Lavorel & Garnier 2002, Violle *et al.* 2007), functional diversity is expected to play a central role in terms of ecosystem functioning (Luck *et al.* 2009). Identifying the forces controlling community assembly processes and the role played by particular functional traits is therefore critical to understand both community and ecosystem responses to human disturbances (Pla *et al.* 2012), and may help us to design appropriate conservation strategies (Pla *et al.* 2012, Samuels & Drake 1997). In this sense, understanding community assembly rules is a central topic in ecology, with critical implications for conservation biology.

Habitat loss and fragmentation represent well-known causes of disturbance and non-random species extinction worldwide (Fischer & Lindenmayer 2007, Laurance *et al.* 2006a, Lopes *et al.* 2009, Sala *et al.* 2000, Santos *et al.* 2008). Disturbance is

considered a strong driver of trait divergence and species co-existence at a local scale (Grime 2006) by creating opportunities for the establishment of new species. However, the physical, biological and ecological shifts that typically occur in tropical fragmented landscapes (Laurance 2002, Laurance *et al.* 2002, Saunders *et al.* 1991) may impose important environmental filters, which favors the persistence of some species but leads to the extinction of others (*e.g.* Ewers & Didham 2006, Henle *et al.* 2004). Such winner-looser paradigm (*sensu* McKinney & Lockwood 1999) is directly related to plant life-history traits and their vulnerability to forest fragmentation (*e.g.* Ewers & Didham 2006, Henle *et al.* 2004, Lôbo *et al.* 2011).

In fact, it has been proposed that large seeded, emergent, and those tree species exhibiting pollination by specialized vectors and supra annual reproduction, among other ecological groups, are potentially vulnerable in edge affected habitats (Laurance *et al.* 2006a, Lopes *et al.* 2009, Santos *et al.* 2008, Silva & Tabarelli 2000, Tabarelli *et al.* 2010). This is partially explained by altered microclimatic conditions (*e.g.* increased wind turbulence, light availability and desiccation) that typically dominate smaller forest patches and edge-affected habitats (reviewed by Laurance *et al.* 2002, Saunders *et al.* 1991), as such conditions increase the rates of tree mortality and reduce seed germination and seedling establishment of many late-successional shade-tolerant species (González-Di Pierro *et al.* 2011, Laurance *et al.* 2002). Concomitantly, edge-induced shifts increment the abundance of pioneer species (Laurance *et al.* 2006a). Moreover, populations of large-bodied frugivorous mammals which act as key dispersal agents for large-seeded species (> 1 cm in length) (Peres & van Roosmalen 2002, Stevenson *et al.* 2005) usually collapse in human-modified landscapes (Chiarello 1999, Stoner *et al.* 2007), preventing seed dispersal and seedling recruitment of large-seeded species (Melo *et al.* 2006, 2010).

Here we examine in which extent environmental filtering and niche-partitioning mechanisms influence tree species assembly and community-level functional diversity in a fragmented landscape of Atlantic forest. We adopted the concept of trait-convergence (TCAP) and trait-divergence assembly pattern (TDAP) according to Pillar *et al.* (2009), and addressed tree assemblages along different patch-scale gradients in an old (> 200-yr old) and severely fragmented landscape in the Brazilian Atlantic forest. As seed dispersal and forest regeneration represent fundamental processes for tropical forest persistence, and are particularly vulnerable to changes in landscape spatial pattern (*e.g.* Laurance *et al.* 2006b, Melo *et al.* 2010, Santos *et al.* 2008, Silva & Tabarelli 2000), we considered four plant functional traits relative to both regeneration (*i.e.* regeneration niche and species forest stratum) and seed dispersal strategies (*i.e.* seed dispersal syndrome and seed size). First, we identify the subset of traits maximizing TCAP and TDAP perception along these patch-scale gradients (patch area, connectivity, shape complexity, and edge-plot distance). Second, we evaluate the effect of these gradients on convergence and divergence patterns related to this subset of key functional traits. Finally, we examine potential relationships between spatial attributes and tree functional diversity (FD).

As it has been recognized that habitat loss is the most important variable limiting species persistence in human-modified landscapes (Fahrig 1999, 2003), it is reasonable to expect that patch area will be the main factor affecting tree functional organization expressing both TCAP and TDAP and will be positively related to FD. However, connectivity, shape complexity and edge-plot distance can also affect tree functional organization as: (1) connectivity is directly related to inter-patch animal movements, and can limit seed arrival in more isolated patches (Lees & Peres 2008); (2) shape complexity can increase the hyper-dynamism of forest patches, by increasing both

colonization rates and edge-related local species extirpation (*e.g.* Ewers & Didham 2006, Laurance 2002); and (3) edge effects decrease as distance to the nearest forest edge increases (Laurance *et al.* 2002). Therefore, we expect that gradients with increasing connectivity, shape complexity and edge-plot distance will produce TDAP and tend to be positively related to FD. In the opposite extremity of these gradients, TCAP will emerge as small seeded species, those dispersed by abiotic agents, shade intolerants and those inhabiting forest canopy tend to be favored.

METHODS

Site description

The Brazilian Atlantic rainforest represents one of the most important biodiversity hotspots in the world (Myers *et al.* 2000). Although it used to cover around 150 million ha, deforestation in the last centuries has resulted in the loss of approximately 84% of its original forest cover (Ribeiro *et al.* 2009). The remaining forest is poorly protected (only 1% forest cover is protected in nature reserves) and highly fragmented (*ca.* 250000 forest patches, 80% of which < 50 ha, Ribeiro *et al.* 2009).

The study was conducted in the Pernambuco Center of Endemism (Santos *et al.* 2007), an exclusive biogeographic region of Atlantic forest located in the state of Alagoas, northeastern Brazil. The study landscape belongs to a large sugarcane company, the Usina Serra Grande (8°30'S, 35°50'W; Fig. 1). This landholding still retains *ca.* 9000 ha (9.2%) of forest cover, distributed in 109 forest fragments ranging from 1.7 to 3500 ha. The fragments are surrounded by a stable and uniform matrix of sugarcane monoculture. The 3500-ha Coimbra forest represents the best preserved and largest forest fragment in the region and retains many plant groups typical of vast undisturbed tracts of Atlantic forest (Santos *et al.* 2008, 2010). Annual rainfall is ~ 2000

mm, with a pronounced dry season between November and January (< 60 mm/mo). Climate, soil and flora information have been detailed elsewhere (*e.g.* Grillo *et al.* 2006, Santos *et al.* 2008).

Sampling method and functional traits

Tree species inventories were done in seven forest patches ranging from 9.7 to 83.6 ha. In the center of each patch, a 40×40 -m (0.16-ha) permanent plot was established (Fig. 1). Within each plot, all trees with DBH > 10 cm were inventoried and identified. A total of 670 stems was recorded. Based on recent specialized scientific literature (*e.g.* Gama *et al.* 2002, Oliveira *et al.* 2011, Pessoa 2008, Stefanello *et al.* 2010, Vaccaro 1997, Zipparro *et al.* 2005) we compiled information on traits describing key regeneration and dispersal strategies of 94 plant species. These sources were further supplemented by our own personal knowledge on the life-history traits of Atlantic forest tree species (see Melo *et al.* 2006, 2007, Oliveira *et al.* 2004, Silva & Tabarelli 2000, Tabarelli & Mantovani 2000, Tabarelli & Peres 2002, Tabarelli *et al.* 1999, Tabarelli *et al.* 2010). Among the traits, we considered as regeneration strategy the regeneration niche (*i.e.* pioneer and shade-tolerant species) and location in the forest stratum where the species typically occur (*i.e.* understory, understory/canopy, canopy, canopy/emergent, and emergent). Intermediary levels (understory/canopy and canopy/emergent) were created to avoid information loss, and to be able to include also those species with contrasting classifications in different bibliographical sources. For dispersal strategy we considered seed dispersal syndrome (*i.e.* non-zoochorous and zoochorous species) and seed size [*i.e.* small-seeded (seeds < 15 mm) and large-seeded (seeds ≥ 15 mm) species]. The plant vouchers (1569 to 2513) are available at CSTR herbarium, Universidade Federal de Campina Grande, Brazil. All procedures and

criteria used here to assign tree species to the above mentioned trait states are described elsewhere (Melo *et al.* 2006, Santos *et al.* 2010, Silva & Tabarelli 2000, Tabarelli *et al.* 2003).

Patch-scale attributes and gradients

Four patch attributes were considered as their spatial variation determines environmental gradients: patch area, patch connectivity (*i.e.* the percentage of natural vegetation in its 1 km surroundings), patch shape complexity, and distance of sampling plots to the nearest forest edge in the same patch (edge-plot distance). Following Laurance & Yensen (1991), shape complexity was assessed as $SI = P / 200 [(\pi TA)^{0.5}]$, where P is the fragment perimeter and TA is the fragment area. These metrics were estimated with ArcGis 9.2, after image classification on ERDAS Imagine 8.0, based on a set of Landsat and Spot satellites images and a mosaic of 160 aerial photos (further details can be found in Santos *et al.* 2008).

Data analysis

Following the procedures described by Pillar *et al.* (2009) and using the software SYNCSA (Pillar & Orlóci 1993), we identified the subset of traits maximizing the perception of Trait-Convergence (TCAP) and Trait-Divergence Assembly Pattern (TDAP) related to each patch-scale gradient individually. In a meta-community (Leibold *et al.*, 2004), TCAP and TDAP refer to patterns resulting from different community assembly processes from a given species pool (Pillar & Duarte 2010, Pillar *et al.* 2009). TCAP occurs when species within sites with similar environmental conditions share similar traits, and shifts in these traits are related to the environmental gradient (Pillar *et al.* 2009). TDAP occurs when shifts (*i.e.* increase dispersion) on trait-

based community components are related to some parts of the gradient and make sites under similar conditions holding species with more dissimilar traits (Pillar *et al.* 2009).

For this analysis (see Pillar *et al.* 2009), three data matrices were used: (1) a matrix **W** of species by plots with their proportional abundances; (2) a matrix **B** of species by functional traits (i.e. regeneration niche, forest stratum, seed dispersal syndrome, and seed size); and (3) matrices **E** of different patch-scale attributes by plots. For TCAP, a matrix of community weighted mean traits by plots was computed as $\mathbf{T} = \mathbf{B}'\mathbf{W}$, and the strength of the linkage between community resemblances based on **T** and patch-scale attributes in **E** was evaluated by matrix correlation $r(\mathbf{TE})$. For TDAP, a matrix **X** of species by plots was generated after fuzzy-weighting of the species proportional abundances in **W**, that is $\mathbf{X} = \mathbf{U}'\mathbf{W}$, where in **U** each species defines a fuzzy set to which every species has a degree of belonging proportional to its trait similarity to the species defining the fuzzy set. The strength of the linkage between TDAP and patch-scale attributes in **E** was expressed by partial matrix correlation $r(\mathbf{XE.T})$, in which the effect of TCAP was removed from the overall matrix correlation $r(\mathbf{XE})$. The correlations for TCAP and TDAP were tested against null models based on the permutation of matrices **B** for TCAP and **U** for TDAP, retaining the observed community structure in **W**. In this way the test incorporates any temporal or spatial autocorrelation in the community matrix **W** (see further details in Pillar *et al.* 2009), avoiding the need for a spatial autocorrelation test. For the analyses, regeneration strategy, dispersal syndrome and seed size were transformed to binary traits and forest stratum were transformed to ordinal traits (Table 2a). For data normalization, patch area was previously root square-transformed, edge-plot distance and shape complexity were log-transformed, and connectivity was arcsine-transformed.

To help TCAP interpretation, we explored trends of community-weighted means for particular traits along patch-scale gradients. To help TDAP interpretation, we analyzed matrix **X** by Principal Coordinates Analysis (PCOA) and identified the species in the ordination plot by the respective plant functional type (PFT). The PFTs were found by cluster analysis (complete linkage method) of the species based on their Gower similarities considering only the subset of optimal traits that revealed maximal correlation for TDAP (Pillar *et al.* 2009). Both Cluster Analysis and PCOA were performed using the Multivariate Statistical Package (MVSP) version 3.0 (Kovach 1998).

We also used Rao's quadratic entropy (Rao 1982) for measuring plant FD within each plot. This index expresses the expected dissimilarity in terms of functional traits between two individuals selected at random with replacement in a community (Ricotta & Szeidl 2009). Rao's quadratic entropy varies between 0, when all species are identical for the traits, to a value equal to the Gini-Simpson index when all species are completely distinct for the traits (*i.e.* with all their pairwise dissimilarities equal to 1). It was calculated with the software SYNCSA based on Gower dissimilarities (Podani 1999) between species. We adopted a generalized linear model to examine the influence of patch area, connectivity, shape complexity and edge-plot distance on the FD, using the software JMP 6.0 SAS. These four variables were used as fixed plausible explanatory variables for the FD variation. We selected a normal distribution with an identity link-function for the response variable, after verifying data normality with the Shapiro-Wilk test. Finally, we explored trends of plant FD within communities related to these significant patch-scale gradients.

RESULTS

Overall, patch-scale attributes were highly variable (Table 1), confirming our assumption that such attributes impose gradients along which tree species assemble. In terms of shape complexity and connectivity for instance, variation achieved 1-2 orders of magnitude, even plot distance to the nearest edge varied nearly 300% (*i.e.* it ranged from 101 to 444 m). Across these patches, tree assemblages were dominated by pioneer and canopy species (> 50% of all stems), with plots supporting up to 77 stems of pioneer species/0.1 ha. Plots were also dominated by vertebrate-dispersed species with a predominance of small-sized seeds.

The patch-scale gradients with strongest effects on TCAP were patch area and shape complexity. The traits that maximally revealed TCAP along the patch area gradient were seed dispersal syndrome and forest stratum [r (TE) = 0.76, p = 0.039; Table 2b]. Individually, patch area presented significant correlation with dispersal syndrome toward biotically dispersed species (r^2 = 0.68, p = 0.023; Fig. 2a), but a weak and non-significant correlation with forest stratum (r^2 = 0.30, p = 0.203; Fig. 2b). The trait that maximally revealed TCAP along the shape complexity gradient was forest stratum [r (TE) = 0.50, p = 0.033; Table 2b], leading the community toward species placed on the higher forest strata in more complex shaped fragments (r^2 = 0.57, p = 0.048; Fig. 2c).

Patch area also had the strongest correlation with TDAP. The traits maximally revealing TDAP of species associated to the patch area were seed dispersal syndrome and seed size [r (XE.T) = 0.73, p = 0.047; Table 2b]. After cluster analysis, we found four PFTs with minimal degree of overlap regards to trait subsets. The species in PFT-1 were characterized by zoochorous and large-seeded species. PFT-2 included zoochorous and small-seeded species. PFT-3 was represented by large-seeded non-zoochorous

species and finally, PFT-4 included small-seeded non-zoochorous species. PCOA diagram (Fig. 3) express TDAP related to patch area presenting the distributions of these four PFTs around the patches. No subset of traits revealed significant TDAP or TCAP related to connectivity and edge-plot distance gradients. However, the generalized linear model suggested patch area ($\chi^2 = 12.25$, d.f. = 1, $p = 0.0005$), edge-plot distance ($\chi^2 = 16.98$, d.f. = 1, $p < 0.0001$) and connectivity ($\chi^2 = 16.98$, d.f. = 1, $p < 0.0001$) as main drivers of plant FD (Table 3), which was positively related to connectivity (Fig. 4b) and negatively related to patch area and edge-plot distance (Fig. 4a and c). Shape complexity did not affected significantly plant FD ($\chi^2 = 2.17$, d.f. = 1, $p = 0.1411$).

DISCUSSION

Our results propose that spatial distribution of life-history traits and tree assembly respond to presence of environmental gradients along which ecological filtering (evidence by the presence of TCAP) and niche-partitioning (evidenced by TDAP) are operating as forces of community organization at landscape spatial scale. Precisely, spatial metrics drive local tree community to distinct functional profiles, including scores of FD. Patch area lead the community to both divergent and convergent patterns, while shape complexity to a convergent pattern related to traits associated to dispersal strategies and forest stratum/tree stature. It implies that local tree assemblages inhabiting the habitats available in human-modified landscapes, such as the Serra Grande, are not composed by a random subset of life history-traits. In fact, they represent determinist subsets of species inhabiting particularly portions of environmental gradients associated to variations on patch area, shape complexity, and connectivity.

Predicting species assembly and community organization remain a key topic in ecology (Diamond 1975, Samuels & Drake 1997, Weiher *et al.* 1998; see also Kraft *et al.* 2008, Rosindell *et al.* 2011), and it has experienced renewed interest in the context of tropical human-modified landscapes as the resulting patterns define which portion of tropical biodiversity is likely to persist across such emerging habitats (Wright 2006). In this ecological context, however, attention has moved from organization of local communities along environmental gradients (meta-community organization/assembly) as both human-disturbances and habitat protection/management operate at this spatial scale (Tabarelli 2010).

Overall, our results reinforce the notion that (1) both ecological filtering and interspecific competition operate as community assembly forces, and (2) tree assemblages consist of a deterministic subset of species at local and landscape scales (Laurance *et al.* 2006b). Spatial distribution of other traits, such as those related to tree stature (Laurance *et al.* 2000, Oliveira *et al.* 2008, Tabarelli *et al.* 1999), pollination system (Girão *et al.* 2007, Lopes *et al.* 2009), regeneration strategy and sexual system (Laurance *et al.* 2006b, Michalski *et al.* 2007) and reproductive phenology (Tabarelli *et al.* 2010) have already suggested that ecological filtering would be operating as a key force structuring tree assemblages across human-modified landscapes, particularly across the dichotomy forest interior vs. edge-affected habitats. These two habitats apparently represent macro-categories in terms of spatial organization of tree assemblages across human-modified landscapes. However, our results suggest that edge-affected habitats (here represented by a set of small fragments) represent another axis along which convergence (toward vertebrate-dispersed and large-statured species) and divergence of dispersal strategies operates as patches become larger. Conversely,

tree assemblage converges by the reduction of vertebrate-dispersed and large-statured tree species as patches become smaller.

Environmental filtering acting upon dispersal syndrome across a gradient of patch area probably involves disruptions on seed germination and seedling recruitment. Depressed seed germination and seed/seedling survivorship among vertebrate-dispersed and large-seeded tree species in response to (1) habitat desiccation and augmented leaf-litter (Benitez-Malvido & Martinez-Ramos 2003, Bruna 2002), (2) increased seed predation by rodents (Pinto *et al.* 2009) are potential mechanisms. In addition to these filtering-related processes, depressed arrival of vertebrate-dispersed and large seeds across edge-affected habitats (Melo *et al.* 2006, 2007) probably contribute for the increased frequency of vertebrate-dispersed species as patches become larger. It has been documented that the impoverishment of frugivorous assemblages, as observed in the Serra Grande landscape (Melo *et al.* 2006, Silva & Tabarelli 2000), promotes severe cascading effects in rainforest patches (Melo *et al.* 2010, Peres & Palacios 2007, Stoner *et al.* 2007, Wilkie *et al.* 2011), compromising seed rain, mainly of large-seeded tree species (Chapman *et al.* 2003, Melo *et al.* 2006, 2007). As vertebrate-dispersed and large-seeded species (most of them shade-tolerant trees) become more abundant in large patches, interspecific competition apparently gains force, as suggested by the occurrence of TDAP.

In fact, TCAP and TDAP result from different community assembly processes (Pillar & Duarte 2010, Pillar *et al.* 2009), and thereby, they are not mutually excluding. This occurs because a specific environmental gradient may favor sets of traits, increasing its relative frequency on the assembly, resulting in convergence along contrasting environmental conditions (see Grime 2006, MacArthur & Levins 1967). On the other side, the same set of traits may increase its dispersion on the community under

similar conditions, resulting in stable coexistence between organisms due to different adaptive capacity (MacArthur & Levins 1967). The increment in the relative abundance of large-statured tree species as forest patches become larger apparently refers to a classical example in which ecological filtering represent a force structuring tree assemblages in human-modified landscapes. Evidence accumulated so far indicates that edge-affected habitats are more exposed to wind turbulence leading to increased mortality of large trees along forest edges due to uprooting and physiological stress (D'Angelo *et al.* 2004, Laurance *et al.* 2000). Moreover, trees inhabiting forest edges and small fragments are approximately 30% shorter in comparison to those inhabiting forest interior areas, what implies a depressed height/diameter in response to wind exposition across edge-affected habitats (Oliveira *et al.* 2008).

Although scientists have put less attention on the effects of shape complexity on biodiversity, our results also detected significant convergence toward assemblages with higher proportion of canopy and emergent tree species in patches with more complex shapes. At Serra Grande landscape, the disappearance of canopy-to-emergent strata has been reported in smaller forest patches, near forest edges and in secondary forests (Oliveira *et al.* 2004, Santos *et al.* 2008). We argue that even though patches with more complex shapes may hold higher proportion of edge-affected habitats (see Laurance & Yensen 1991) more complex fragments were those covering irregular terrain including bottom valley, a microhabitat where emergent and large canopy trees might be less exposed to wind turbulence, i.e. the major factor for increased mortality of large trees across edge-affected habitats (Laurance *et al.* 2000, 2002). Hence, these findings strengthens mainly the importance of seed dispersal for structuring plant assemblages in fragmented landscapes (see Melo *et al.* 2010, Peres & Palacios 2007, Stoner *et al.* 2007,

Wilkie *et al.* 2011), as well as the patch area and shape complexity as environmental filters.

Our results also indicate that diversity of life-history traits is affected by landscape spatial metrics; tree assemblages inhabiting small and more connected fragments and those located close to forest edges tend to exhibit higher scores of FD. Edge-affected habitats, such as the small fragments examined here, are expected to support a reduced abundance of emergent (Laurance *et al.* 2000), large-seeded tree species (Melo *et al.* 2006), those pollinated by specialized vectors (Lopes *et al.* 2009) and those bearing supra-annual reproduction (Tabarelli *et al.* 2010). Such increased diversity is thus unexpected, but probably result from an increasing abundance of vertebrate-dispersed, large-seeded and large-tree species as fragments become larger and more complex. Such trends, although beneficial for the persistence of these fragmentation-sensitive groups (Tabarelli *et al.* 2004) apparently reduce, not necessarily the richness, but the evenness of life-history trait distribution as fragments become larger. With a higher proportion of small-seeded species and a smaller proportion of medium/large-seeded species, these trait-states became more evenly distributed and improve plant FD. In other words, connected fragments may support more balanced assemblages in terms of trait abundance, although such profile deviates from that observed in forest interior areas, i.e. increased abundance of shade-tolerant, vertebrate-dispersed, large-seeded and large tree species (Oliveira *et al.* 2004, Santos *et al.* 2008).

Whatever the biological mechanisms driving TCAP/TDAP and FD in this hyper-fragmented landscape of Atlantic forest, our results support the notion that (1) ecological filtering and biotic niche-based mechanisms are operating simultaneously, (2) many life-history traits are simultaneously linked to assembly forces, (3) a wide set of spatial attributes are influencing assembly patterns and patterns of community

organization, (4) tree assemblages represent non-random subsets of species, and (5) tree assemblages can be operationally organized according two environmental axes or classes of habitat into hierarchal categories: the primary one varying from edge-affected habitats towards forest interior areas, and another represented by variations on patch area, shape complexity and connectivity (a secondary or subordinated category).

Moving briefly to the conservation ground we should mention that in the Serra Grande landscape, a reasonable proportion of canopy and emergent tree species are large-seeded (56% in our dataset), animal-dispersed (76%), and shade-tolerant typical of old-growth forests, which according to our results are at great risk of disappearance in small forest patches, particularly within those isolated in the landscape. However, in addition to the presence of large forest patches (Tabarelli *et al.* 2008, Tabarelli *et al.* 2010), biodiversity persistence in human-modified landscapes is highly dependent on landscape spatial configuration, not just in terms of species requirements (as already proposed) but also in terms of community functional structure since assembly rules are apparently driven by spatial attributes such as patch area, shape complexity and connectivity. Rather than targeting particular single sites, conservation initiatives should guarantee the maintenance or even the reestablishment of biodiversity-friendly landscapes in which a network of connected patches provided suitable habitat for sensitive groups and the establishment of assemblages with appropriate scores of functional diversity.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are very grateful to L.A. Bezerra and J.C. Bakker for authorizing our field work at the Usina Serra Grande landscape, and to M. Lohbeck for her invaluable comments on the first paper draft. The Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste and Centro de

Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México provided logistical support. This research was funded by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq (M. Tabarelli project funding), Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco - FACEPE and Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES (PNPD).

LITERATURE CITED

- BENITEZ-MALVIDO, J. & MARTINEZ-RAMOS, M. 2003. Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest fragments. *Biotropica* 35:520–541.
- BRUNA, E. M. 2002. Effects of Forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132:235–243.
- CHAPMAN, C. A., CHAPMAN, L. J., VULINEC, K., ZANNE, A. & LAWES, M. J. 2003. Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: An initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica* 35:382–393.
- CHIARELLO, A. G. 1999. Effects of the fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89:71–82.
- 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.
- DIAMOND, J. M. 1975. Assembly of species communities. Pp. 342–444 in CODY, M. L. & DIAMOND, J. M. (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press. London, UK.
- EWERS, R. M. & DIDHAM, R. K. 2006. Confound factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81:117–142.

- FAHRIG, L. 1999. Forest loss and fragmentation: which has the greater effect on persistence of forest-dwelling animals? Pp. 87–95 in ROCHELLE, J. A., LEHMANN, L. A. & WISNIEWSKI, J. (eds.). *Forest fragmentation: wildlife and management implications*. Leiden, Netherlands.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487–515.
- FISCHER, J. & LINDENMAYER, D. B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265–280.
- GAMA, J. R. V., BOTELHO, S. A. & BENTES-GAMA, M. M. 2002. Composição florística e estrutura da regeneração natural de floresta secundária de várzea baixa no estuário amazônico. *Árvore* 5:559–566.
- 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.
- GONZÁLEZ-DI PIERRO, A., BENÍTEZ-MALVIDO, J., MÉNDEZ-TORIBIO, M., ZERMEÑO, I., ARROYO-RODRÍGUEZ, V. & STONER, K. E. 2011. Effects of the physical environment and primate gut passage on the early establishment of *Ampelocera hottlei* Standley in rain forest fragments. *Biotropica* 43:459–466.
- GRILLO, A. S., OLIVEIRA, M. A. & TABARELLI, M. 2006. Árvores. Pp. 191–216 in PÔRTO, C., ALMEIDA-CORTEZ, J. S. & TABARELLI, M. (eds.). *Diversidade biológica e conservação da floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco*. Série Biodiversidade n. 14, MMA, Brasília, BR.
- GRIME, J. P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17:255–260.

- HENLE, K., DAVIES, K. F., KLEYER, M., MARGULES, C. & SETTELE, J. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13:207–251.
- KEDDY, P. A. 1992. A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* 6:621–626.
- KOVACH, W. L. 1998. *MVSP – A Multivariate Statistical Package for Windows*, ver. 3.0. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales.
- KRAFT, N. J. B., VALENCIA, R. & ACKERLY, D. D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322:580–582.
- LAURANCE, W. F. 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science* 13:595–602.
- LAURANCE, W. F. & YENSEN, E. 1991. Predicting impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55:77–92.
- LAURANCE, W. F., DELAMÔNICA, P., LAURANCE, S. G., VASCONCELOS, H. L. & LOVEJOY, T. E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404:836.
- 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.
- LAURANCE, W. F., NASCIMENTO, H. E. M., LAURANCE, S. G., ANDRADE, A. C., FEARNSIDE, P. M., RIBEIRO, J. E. L. & CAPRETZ, R. L. 2006a. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87:469–482.
- LAURANCE, W. F., NASCIMENTO, H. E. M., LAURANCE, S. G., ANDRADE, A., RIBEIRO, J. E. L. S., GIRALDO, G. P., LOVEJOY, T. E., CONDIT, R., CHAVE,

- J., HARMS, K. E. & D'ÂNGELO, S. 2006b. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 103:19010–19014.
- LAVOREL, S. & GARNIER, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545–556.
- LEES, A. C. & PERES, C. A. 2008. Conservation value of remnant riparian forest corridors of varying quality for Amazonian birds and mammals. *Conservation Biology* 22:439–449.
- LEIBOLD, M. A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J. M., HOOPES, M. F., HOLT, R. D., SHURIN, J. B., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. & GONZALEZ, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613.
- 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., GIRÃO, 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.
- LUCK, G. W., HARRINGTON, R., HARRISON, P. A., KREMEN, C., BERRY, P. M., BUGTER, R., DAWSON, T. P., DE BELLO, F., DÍAZ, S., FELD, C. K., HASLETT, J. R., HERING, D., KONTOGIANNI, A., LAVOREL, S., ROUNSEVELL, M., SAMWAYS, M. J., SANDIN, L., SETTELE, J., SYKES, M. T., VAN DEN HOVE, S., VANDEWALLE, M. & ZOBEL, M. 2009. Quantifying

- the contribution of organisms to the provision of ecosystem services. *Bioscience* 59:223–235.
- MACARTHUR, R. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101:377–385.
- MAYFIELD, M. M. & LEVINE J. M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13:1085–1093.
- MCKINNEY, M. & LOCKWOOD, J. L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 11:450–453.
- 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. *Écoscience* 14:124–129.
- MELO, F. P. L., MARTÍNEZ-SALAS, E., BENÍTEZ-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.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., DA FONSECA, G. A. B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- OLIVEIRA, L. S. B., MARANGON, L. C., FELICIANO, A. L. P., DE LIMA, A. S., CARDOSO, M. O. & DA SILVA, V. F. 2011. Florística, classificação sucessiona

- síndromes de dispersão em um remanescente de floresta Atlântica, Moreno-PE. *Brazilian Journal of Agricultural Science* 6:502–507.
- 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.
- PACALA, S. W. & TILMAN, D. 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environment. *The American Naturalist* 143:222–257.
- 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.
- PERES, C. A. & VAN ROOSMALEN, M. G. M. 2002. Primate frugivory in two species-rich Neotropical forests: Implications for the demography of large-seeded plants in overhunted areas. Pp. 407–421 in LEVEY, D. J., SILVA, W. R. & GALETTI, M. (eds.). *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- PESSOA, M. S. 2008. *Comparação da comunidade arbórea e fenologia reprodutiva de duas fisionomias em floresta Atlântica no sul da Bahia, Brasil*. MSc thesis, Universidade Estadual de Santa Cruz, Brazil.
- PILLAR, V. D. & DUARTE, L. S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* 13:587–596.

- PILLAR, V. D. & ORLÓCI, L. 1993. *Character-based community analysis: the theory and application program*. Electronic edition. Available at <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/software.html>.
- PILLAR, V. D., DUARTE, L. S., SOSINSKI, E. E. & JONER, F. 2009. Discriminating trait-convergence and divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20:334–348.
- 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* 69:763–771.
- PLA, L., CASANOVES, F. & DI RIENZO, J. 2012. *Quantifying functional biodiversity*. Springer Dordrecht Heidelberg, London, NY.
- PODANI, J. 1999. Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon* 48:331–340.
- RAO, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21:24–43.
- 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 disturbed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142:1141–1153.
- RICOTTA, C. & SZEIDL, L. 2009. Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy. *Theoretical Population Biology* 76:299–302.
- ROSINDELL, J., HUBBELL, S. P. & ETIENNE, R. S. 2011. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at age ten. *Trends in Ecology and Evolution* 26:340–348.

- SALA, O. E., CHAPIN III, 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., LEROY POFF, N., SYKES, M. T., WALKER, B. H., WALKER, M. & WALL, D. H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770–1774.
- SAMUELS, C. L. & DRAKE, J. A. 1997. Divergent perspectives on community convergence. *Tree* 12:427–432.
- 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, B. A., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., MORENO, C. E. & TABARELLI, M. 2010. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. *PloS ONE* 5:e12625.
- SANTOS, R. M., VIEIRA, F. A., FAGUNDES, M., NUNES, Y. R. F. & GUSMÃO, E. 2007. Riqueza e similaridade florística de oito remanescentes florestais no norte de Minas Gerais, Brasil. *Árvore* 31:135–144.
- SAUNDERS, D. A., HOBBS, R. J. & MARGULES, C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18–32.
- 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.
- STEFANELLO, D., IVANAUSKAS, N. M., MARTINS, S. V., SILVA, E. & KUNZ, S. H. 2010. Síndromes de dispersão de diásporos das espécies de trechos de vegetação ciliar do rio das Pacas, Querência – MT. *Acta Amazonica* 40:141–150.

- STEVENSON, P. R., PINEDA, M. & SAMPER, T. 2005. Influence of seed size on dispersal patterns of woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua Park, Colombia. *Oikos* 110:435–440.
- STONER, K. E., RIBA-HERNANDEZ, P., VULINEC, K. & LAMBERT, J. E. 2007. The role of mammals in creating and modifying seed shadows in tropical forests and some possible consequences of their elimination. *Biotropica* 39:316–327.
- TABARELLI, M. 2010. Tropical biodiversity in human-modified landscapes: what is our trump card? *Biotropica* 42:553–554.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 2000. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology* 148:149–155.
- 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., 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., PINTO, L. P., SILVA, J. M. C. & COSTA, C. M. R. 2003. The Atlantic forest of Brazil: endangered species and conservation planning. Pp. 86–94 in GALINDO-LEAL, C. & CÂMARA, I. G. (eds.). *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, trends, and outlook*, Center for Applied Biodiversity Science and Island Press, Washington.
- TABARELLI, M., SILVA, J. M. C. & GASCON, C. 2004. Forest fragmentation, synergism and the impoverishment of neotropical forest. *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., AGUIAR, A. V., GIRÃO, L. C., PERES, C. A. & LOPES, A. V. 2010. Effects of pioneers trees species hyperabundance on forest fragments in northeastern Brazil. *Conservation Biology* 24:1654–1663.
- VACCARO, S. 1997. *Caracterização fitossociológica de três fases sucessionais de uma floresta estacional decidual, no município de Santa Tereza-RS*. MSc thesis, Universidade Federal de Santa Maria, Brazil.
- VIOLLE, C., NAVAS, M., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I. & GARNIER, E. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* 116:882–892.
- WEIHER, E., CLARKE, G. D. P. & KEDDY, P. A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81:309–322.
- WILKIE, D. S., BENNETT, E. L., PERES, C. A. & CUNNINGHAM, S. A. 2011. The empty forest revisited. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223:120–128.
- WILSON, J. B. 1999. Assembly rules in plant communities. Pp. 130–164 in WEIHER, E. & KEDDY, P. (eds.). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press.
- WRIGHT, S. J. & MULLER-LANDAU, H. C. 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica* 38:287–301.
- ZIPPARRO, V. B., GUILHERME F. A. G., ALMEIDA-SCABBIA, R. J. & MORELLATO, P. C. 2005. Levantamento florístico de floresta Atlântica no sul do estado de São Paulo, Parque Estadual Intervales, base Saibadela. *Biota Neotropica* 5:1–24.

TABLES

Table 1. Patch and functional tree-assemblage attributes of seven Atlantic forest fragments at Serra Grande landscape, northeast Brazil (670 stems from 94 tree species).

Attributes	Mean $\pm$ SD	Range (number of stems)
Patch		
Area (ha)	41.08 ($\pm$ 24.32)	9.76 – 83.63
Connectivity	15.84 ($\pm$ 8.36)	1.19 – 26.10
Complexity	1161.01 ($\pm$ 859.91)	1.5 - 2321
Edge-plot distance (m)	234.16 ($\pm$ 106.95)	116 – 444
Tree assemblages		
% pioneer stems	50.4 $\pm$ 21.6	23 – 77
% canopy stems	66.4 $\pm$ 36.7	34 – 123
% emergent stems	5.2 $\pm$ 3.6	3 – 10
% understory stems	8.4 $\pm$ 3.6	5 – 15
% vertebrate-dispersed-stems	71.7 $\pm$ 32.1	35 – 120
% small-seeded stems	49.1 $\pm$ 16.8	34 – 79
% large-seeded stems	46 $\pm$ 29.8	17 – 88

- 1 **Table 2.** Plant traits chosen for description of 94 wood tree species (a), and the subsets of functional traits maximizing the expression of trait-
 2 divergence (TDAP) and trait-convergence assembly patterns (TCAP) at the metacommunity level (b) related to four different patch-scale
 3 gradients in a severely fragmented Brazilian Atlantic rainforest.

(a) Traits labels, characteristics and states

Rn	binary	Regeneration niche (0:pionners, 1:shade-tolerant)
Fs	ordinal	Forest stratum (0:understory, 1:understory/canopy, 2:canopy, 3:canopy/emergent, and 4:emergent)
Ds	binary	Dispersion syndrome (0:non-zoochorous, 1:zoochorous)
Ss	binary	Seed size [0:small (seeds < 15 mm), 1:large (seeds ≥ 15 mm)]

(b) Trait-divergent and trait-convergent assembly pattern

Gradient	TDAP				TCAP			
	Patch area	Connectivity	Shape complexity	Edge-plot distance	Patch area	Connectivity	Shape complexity	Edge-plot distance
Optimal trait subset	<i>Ds and Ss</i>	<i>Fs</i>	<i>Rn, Ss and Fs</i>	<i>Ds, Ss and Fs</i>	<i>Ds and Fs</i>	<i>Ss</i>	<i>Fs</i>	<i>Ds</i>
<i>r</i> (TE)	0.185	0.1030	0.029	0.105	0.758	0.680	0.499	0.541
	<i>p</i> = 0.602	<i>p</i> = 0.685	<i>p</i> = 0.531	<i>p</i> = 0.567	<i>p</i> = 0.039	<i>p</i> = 0.057	<i>p</i> = 0.033	<i>p</i> = 0.057
<i>r</i> (XE.T)	0.732	0.476	0.210	0.519	0.030	0.000	0.306	0.000
	<i>p</i> = 0.047	<i>p</i> = 0.128	<i>p</i> = 0.194	<i>p</i> = 0.090	<i>p</i> = 0.539	<i>p</i> = 0.646	<i>p</i> = 0.990	<i>p</i> = 0.395

4 The $r(\mathbf{TE})$ and $r(\mathbf{XE.T})$ expressed the partial correlation coefficient for TCAP and TDAP. The parameters $\mathbf{TE}$ on the r values represent matrixes
5 of correlation between traits by community dissimilarities matrices ($\mathbf{T}$) and ecological gradients by communities dissimilarities matrices ($\mathbf{E}$). The
6 $\mathbf{XE.T}$ represents the matrixes of correlation between dissimilarities matrices of degree of type belongings by community ($\mathbf{X}$) and ecological
7 gradients by community ($\mathbf{E}$), minus the traits by community dissimilarities matrices ($\mathbf{T}$).

Table 3. Results for generalized linear models with four patch-scale gradients and plant functional diversity (Rao's quadratic entropy) on seven fragments of Atlantic tropical rainforest, Brazil.

	Estimate	SE	DF	ChiSquare	<i>p</i>
Intercept	1.518	0.131		21.081	<0.0001
Patch area	0.325	0.056	1	12.248	<0.001
Connectivity	0.433	0.510	1	16.981	<0.0001
Shape complexity	-0.004	0.002	1	2.166	0.1411
Edge-plot distance	-0.731	0.086	1	16.977	<0.0001

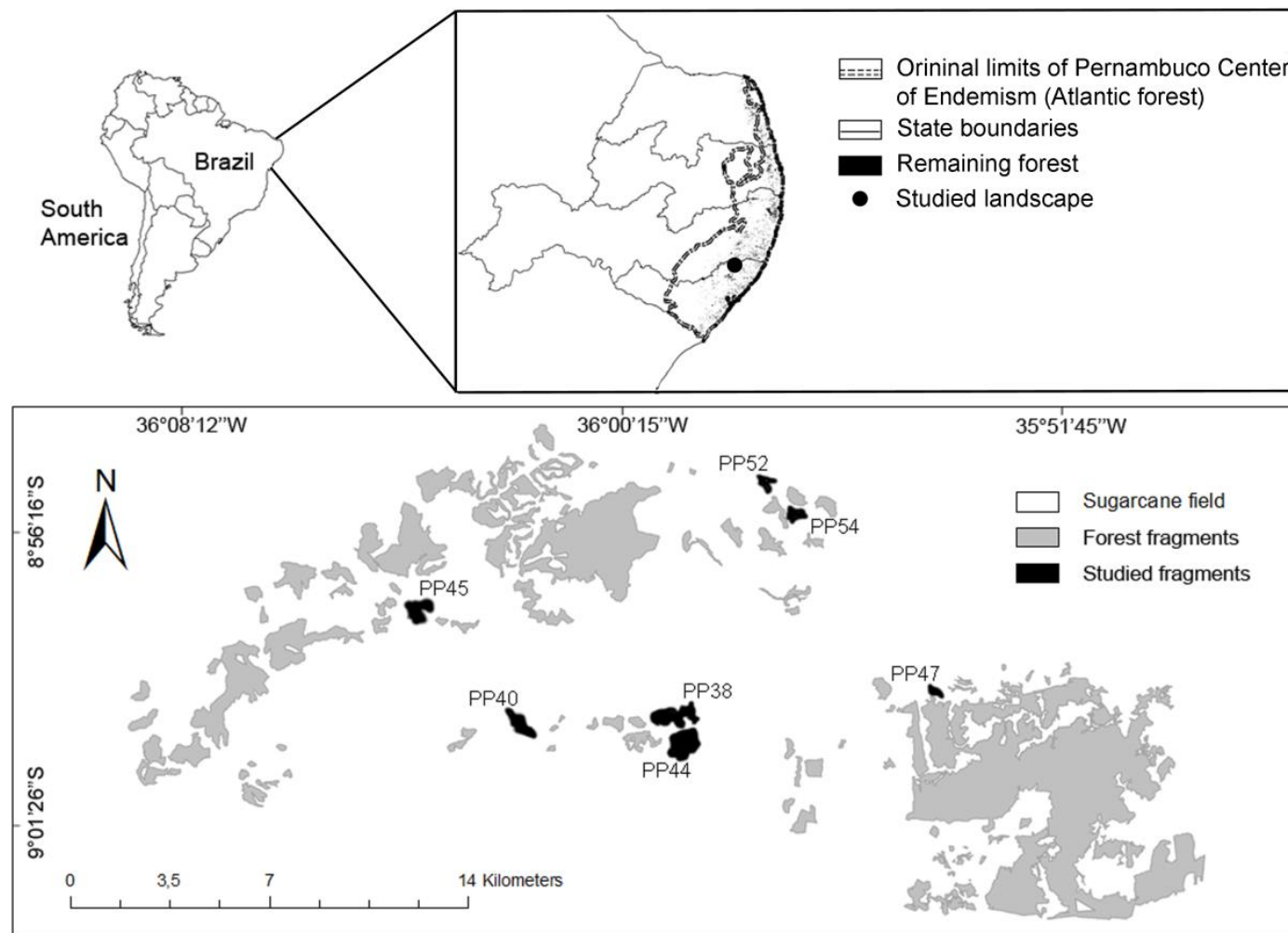


Figure 1. Study forest patches in a severely fragmented Atlantic rainforest in northeastern Brazil.

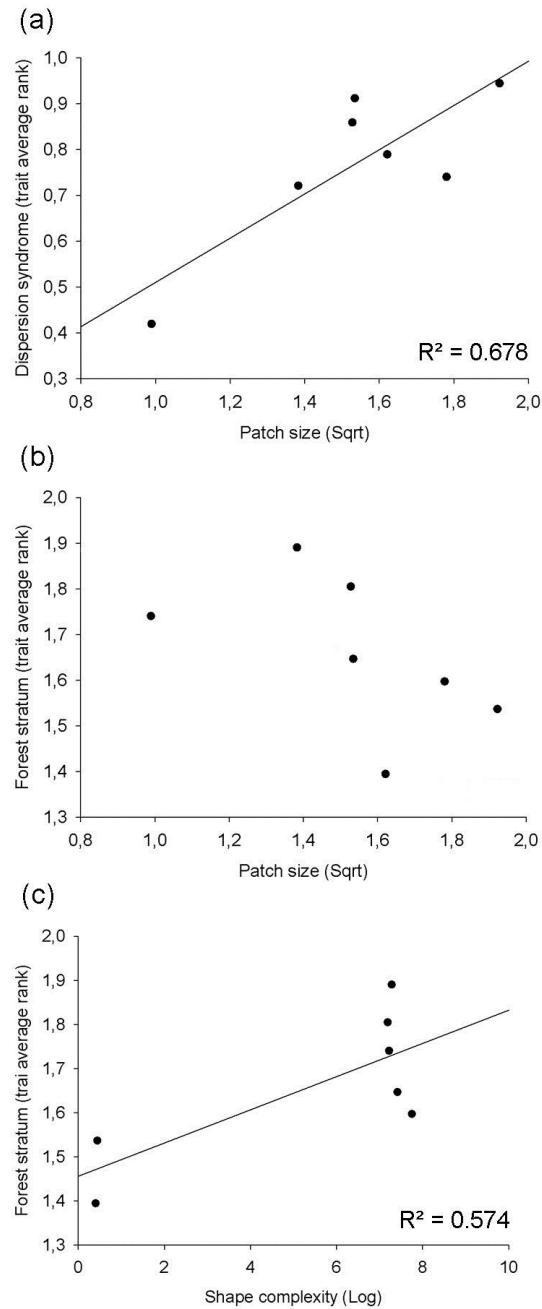


Figure 2. Patterns of trait convergence found in tree assemblages along different patch-scale gradients in a severely fragmented Brazilian Atlantic rainforest. The scatter plots relate community-level averaged traits (individually) with patch area (a and b) and shape complexity (c) gradients. The functional traits were those that maximized the expression of trait convergence on these gradients [seed dispersal syndrome (a) and forest stratum (b, c)]. The values of traits state rank follow the crescent logical: [dispersal syndrome (non-zoochorous - zoochorous)] and [forest stratum (understory - understory/canopy – canopy - canopy/emergent -emergent)]. Only the significant tendencies between trait average ranks and the ecological gradient are indicated with a solid line and the coefficient of determination.

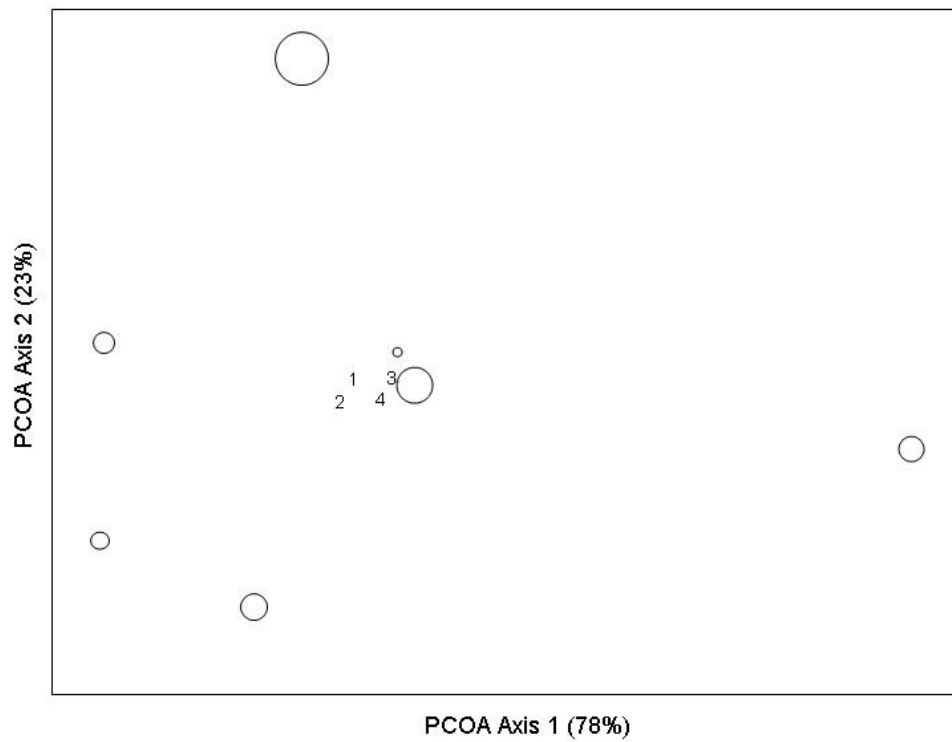


Figure 3. Pattern of trait divergence in tree assemblages related to a patch area gradient in the severely fragmented Brazilian Atlantic rainforest. The PCOA ordination diagram (chord distances) depicts the 94 species included in the study. The numbers 1, 2, 3 and 4, represent the species (considering the overlap of species with equal trait states) of each plant functional type (PFT) as following from cluster analysis based on traits that maximized the expression of TDAP (see Table 2) along the patch area gradient. The size of the hollow circles (patches) is directly proportional to patch area. PFT-1: large-seeded zoochorous species; PFT-2: small-seeded zoochorous species; PFT-3: large-seeded non-zoochorous species and PFT-4: small-seeded non-zoochorous species.

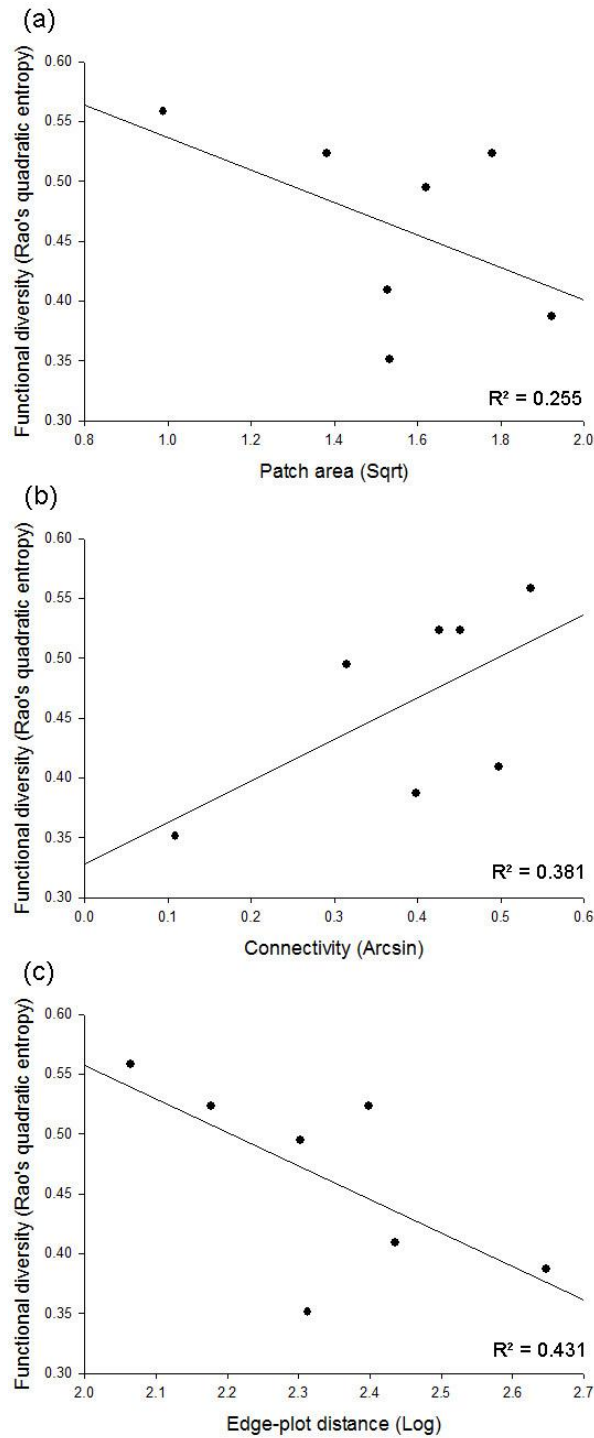


Figure 4. Patterns of functional diversity found in tree assemblages along different patch-scale gradients in a severely fragmented Brazilian Atlantic rainforest. The scatter plots relate Rao's quadratic entropy (functional diversity) within communities with patch area (a), connectivity (b) and edge-plot distance (c) gradients. All tendencies between plant FD and the ecological gradient are indicated with a solid line and the coefficient of determination.

5. CAPÍTULO 2

EFEITOS DA DIVERSIDADE FUNCIONAL SOBRE A COMPLEXIDADE ESTRUTURAL DO HABITAT EM PEQUENOS FRAGMENTOS FLORESTAIS

Artigo a ser submetido ao periódico *Ecological modelling*

Ecological Modeling – Original research paper

Efeitos da diversidade funcional sobre a complexidade estrutural do habitat em pequenos fragmentos florestais

Gabriel Mendes^a & Marcelo Tabarelli^b, *

^a Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Laboratório de Ecologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rego, s/n, Cidade Universitária, Recife, PE, 50 670-901, Brasil. E-mail: mgfmendes@ymail.com.

^b Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Laboratório de Ecologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rego, s/n, Cidade Universitária, Recife, PE, 50 670-901, Brasil. E-mail: mtrelli@ufpe.br.

*Autor para correspondência: Tel.: +55 081 2126 8945; fax: +55 081 2126 8348.

E-mail: mtrelli@ufpe.br (M. Tabarelli).

Resumo

Entender como a Diversidade Funcional (DF) de assembleias de organismos afeta a complexidade estrutural do habitat em paisagens fragmentadas é um passo fundamental para se avaliar o funcionamento adequado do ecossistema e qual valor de conservação desses ambientes modificados pelo homem. Utilizando a DF obtida através de um conjunto de oito atributos funcionais descritos para 1985 indivíduos da assembleia de árvores em 19 comunidades, comparamos dois modelos causais distintos entre a DF e quatro variáveis de complexidade estrutural (produção de serrapilheira, índice de área foliar, área basal e luz transmitida difusa) em dois tipos de habitats: (i) fragmentos florestais < 100 ha e (ii) áreas de floresta primária (controle). Os resultados mostram que a DF afeta estruturalmente o habitat, principalmente no que se refere à produção de serrapilheira e variação da área basal florestal, em grandes segmentos de floresta. Por outro lado, a relação entre DF e complexidade estrutural em fragmentos < 100 ha é inexistente, sugerindo que a estruturação do habitat dependa basicamente do estágio sucessional e pressões provenientes da matriz, as quais os fragmentos são submetidos. Este estudo reforça a importância da DF sobre a estruturação do habitat, mostrando que esta relação em pequenos fragmentos está sujeita à distorções resultantes dos efeitos da frequência relativa de determinadas estratégias de vida favorecidas pela modificação da paisagem e da maior sensibilidade desses habitats aos efeitos físicos provenientes da matriz.

Palavras-chave: Assembleia de árvores, engenheiros de ecossistemas, Structural Equation Modeling, teoria de massa.

1. Introdução

A composição da comunidade de árvores é a principal responsável pelas características e funcionamento dos ecossistemas terrestres (Chapin III et al., 2002), mas as respostas biogeoquímicas e estruturais dos habitats à diversidade biológica devem ser tratadas admitindo-se as diferentes escalas em que operam (Townsend et al., 2008). A importância da diversidade funcional sobre processos ecossistêmicos é percebida principalmente em escalas espaciais amplas (paisagem ou regional), onde nota-se grande parte das respostas biogeoquímicas à alta diversidade das florestas tropicais (Díaz e Cabido, 2001; Díaz et al., 2004; Tilman et al., 1997). Já os mecanismos que conectam a diversidade funcional aos processos ecossistêmicos operam em uma escala mais restrita e dependem, sobre tudo, do efeito local da frequência relativa dos tipos funcionais na estrutura física do habitat (Townsend et al., 2008).

O conceito de engenheiros de ecossistemas traduz a importância dos tipos funcionais sobre o ambiente abiótico e seu potencial efeito sobre populações, comunidades, funcionamento de ecossistemas e a estrutura da paisagem (Jones et al., 1997; Wright e Jones, 2004). Apesar de existirem evidências que comprovem que mudanças na estrutura funcional da comunidade de plantas afetem processos ecossistêmicos em escalas espaciais e temporais amplas (Grime, 1998; Díaz et al., 2004; Tilman et al., 1997), ainda são reduzidos os estudos que demonstrem os efeitos locais da alta diversidade de tipos funcionais em florestas hiperdiversas sobre as respostas estruturais do habitat (ver Valbuena et al., 2012). Esta lacuna torna-se ainda mais importante no contexto das paisagens perturbadas, onde a distribuição e frequência relativa dos atributos das espécies na comunidade podem apresentar alterações (Lopes et al., 2009; Santos et al., 2008), transformando-os em sistemas funcionalmente distintos do original (Lugo, 2009; Marris, 2009).

De maneira geral, perturbações como fragmentação e perda de habitat, favorecem a manutenção de um subgrupo de espécies composto, principalmente, por aquelas com baixo requerimento de habitat e alto investimento em colonização e crescimento (Laurance et al., 2006, 2002). Tal grupo colonizador de ambientes perturbados tende a proliferar indeterminadamente nesses habitats (Laurance, 2002), o que o tornaria o principal responsável por remodelar estruturalmente o ambiente. Por exemplo, diferenças na frequência de espécies pioneiras e tolerantes a sombra produzem um dossel multi estratificado (Spies, 1998) e modificam a quantidade e qualidade da radiação local devido as diferentes estratégias de aquisição de luz desses organismos (Mourelle et al., 2001), promovendo variações na complexidade vertical do habitat (Franklin et al., 2002). O mesmo efeito pode ser notado com a perda do estrato emergente em fragmentos de floresta Atlântica (Santos et al., 2008) e aumento da mortalidade de grandes árvores em habitats afetados por borda na Amazônia (Laurance et al., 2000), fenômeno que afeta diretamente o índice de área foliar local desses ambientes.

A alteração na frequência de espécies com diferentes tempos de vida das folhas (i.e. perenifólias e decíduas) e redução na biomassa e produtividade local (Laurance et al., 1997) também interferem na heterogeneidade horizontal em determinados pontos do habitat através de mudanças no descarte e acúmulo de material senescente durante parte do ano e na retenção de carbono e incorporação de matéria orgânica nos solos (Chapin III et al., 2002). Esta interferência no meio abiótico por parte de diferentes espécies é responsável por modificações em processos físicos (e.g. balanço de carbono, retenção de água e outros nutrientes no solo; Aerts et al., 2003), mas principalmente por modificações nas interações bióticas dependentes do contexto físico da paisagem, como

redução da taxa de germinação e recrutamento de novas espécies (Quested e Eriksson, 2006).

De acordo com a teoria da sucessão em florestas tropicais, estes ambientes estruturalmente modificados, tenderiam a se recompor com a chegada de espécies que resgatariam as características naturais do habitat na fase final da sucessão (Carlson e Schnitzer, 2008). Porém, as pressões permanentes provenientes da matriz impedem o curso normal do desenvolvimento da comunidade (Harper et al., 2005; Laurance et al., 2011), levando-a à um estado de equilíbrio alternativo, onde a redução da diversidade local e a seleção de determinado subgrupo de espécies (McKinney e Lookwood, 1999) favoreceriam a manutenção de habitats simplificados (Laurance, 2002). Em síntese, existiria um tipo de auto-substituição de um subgrupo específico do pool regional de espécies no qual um espectro restrito de atributos que respondem positivamente as perturbações em nível de paisagem, não só passaria a remodelar localmente a estrutura do habitat, mas também seria o mesmo beneficiado por este novo habitat estruturalmente distinto. Este raciocínio suportaria a ideia da sucessão retrogressiva sugerida para paisagens hiperfragmentadas (Santos et al., 2008), que tornam-se essencialmente repositórios de espécies adaptadas a perturbação (Tabarelli et al., 2010).

Algumas florestas tropicais já têm reportado processos funcionalmente degenerativos em comunidades arbóreas, na qual pacotes funcionais específicos sensíveis às alterações da paisagem apresentam redução drástica de suas frequências (Lopes et al., 2009; Oliveira et al., 2004; Santos et al., 2008). Isso torna o papel dos tipos funcionais como engenheiros de ecossistema em paisagens perturbadas ainda mais importante, pois a perda ou ganho de grupos funcionais específicos implica em um processo chave na reestruturação do habitat, de forma que não apenas o funcionamento

do ecossistema (em escala regional), como também sua heterogeneidade (em escala local) é modificada.

Lienin e Kleyer (2012) demonstraram a existência de respostas específicas para habitats sobre diferentes tipos de perturbação considerando as relações encontradas entre gradientes ambientais, diversidade funcional e processos ecossistêmicos. Seguindo este mesmo raciocínio e admitindo os efeitos da fragmentação sobre a composição da comunidade e estrutura física do habitat, é razoável esperar que a diversidade funcional se relacione de maneira distinta a estrutura do habitat em pequenos fragmentos, comparado a extensas áreas de floresta. Este comportamento diferenciado representaria o resultado somados de três principais efeitos: (i) a evidente degeneração funcional em pequenos fragmentos florestais e proliferação de subgrupos específicos de atributos, reduzindo o papel das espécies menos frequentes na estruturação do habitat e intensificando o papel das dominantes; (ii) as expressivas modificações estruturais encontradas em habitats afetados por borda devido a influência *per se* de fatores físicos; e (iii) a manutenção prolongada das perturbações provenientes do contraste com a matriz em paisagens com longo histórico de perturbação.

Nesse trabalho, utilizamos dois modelos estruturados baseados em um conjunto de 19 pontos de amostragem da assembleia de árvores para se testar as hipóteses que (i) a complexidade estrutural responde essencialmente a diversidade funcional da assembleia de árvores, e que (ii) estes modelos estruturados propostos para pequenos fragmentos e a extensa área de floresta apresentam diferenças quanto as relações causais entre a diversidade funcional e as variáveis de complexidade estrutural. Especificamente, sugerimos que grande parte da variância encontrada na complexidade estrutural no grande fragmento florestal seja explicada pela diversidade funcional; e que as relações causais em pequenos fragmentos apresentem menores coeficientes de

determinação, sugerindo uma redução do papel da diversidade funcional sobre a reestruturação florestal em habitats afetados por borda.

Finalizamos este trabalho discutindo como alterações na frequência de atributos chave na comunidade afetam a estrutura física de habitats perturbados e de que forma o entendimento deste mecanismo pode servir como descritor da qualidade do habitat e ferramenta para o monitoramento da biodiversidade (ver McElhinny et al., 2005).

2. Materiais e Métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido em uma paisagem fragmentada de floresta Atlântica no estado de Alagoas, nordeste do Brasil, que integra parte da região biogeográfica Centro de Endemismo Pernambuco (Santos et al., 2007). Atualmente, a paisagem de estudo retém ca. 9000 ha de floresta (9,2% de cobertura florestal) distribuídos em 109 fragmentos (1,7 à 3500 ha) imersos em uma matriz de monocultura canavieira, uniforme e estável, (8°30'S, 35°50'W; Fig. 1). Nesta paisagem, pertencente à Usina Serra Grande, a Mata de Coimbra (3500 ha) representa o maior e mais bem preservado fragmento de floresta na região, e que retém vários grupos de plantas vasculares típicas de floresta Atlântica preservada (Oliveira et al., 2004; Santos et al., 2008). A precipitação atinge ca. 2000 mm anuais, com estação seca pronunciada entre novembro e janeiro (< 60 mm/mês). A paisagem compreende um platô de baixa altitude (300-400 a.n.m.) coberta por floresta Atlântica de terras baixas (< 400m a.n.m.).

Embora a extensão da floresta Atlântica Brasileira excedesse mais de 150 milhões de ha, desmatamentos durante o último século resultaram em uma perda de mais de 84% de sua cobertura original (Ribeiro et al., 2009). Hoje os segmentos de floresta restantes permanecem pouco protegidos (apenas 1% da cobertura florestal

protegida por unidades de conservação) e altamente fragmentados (ca. 250000 fragmentos de floresta, cujos 80% são < 50 ha; Ribeiro et al., 2009). O fato de o Centro de Endemismo Pernambuco representar um dos cenários mais preocupantes para conservação da Floresta Atlântica, onde 49% (159585,20 ha) dos remanescentes florestais estão distribuídos em 18079 fragmentos < 100 ha (com. pess. Pontes, ARM), torna a floresta Atlântica brasileira uma oportunidade impar para estudar os efeitos da fragmentação de habitats em um dos mais importantes *hotspots* de conservação mundial (Myers et al., 2000).

2.2 Assembléias de árvores e atributos funcionais

A caracterização das assembléias de árvores foi realizada em nove pequenos fragmentos de floresta de 9,7 a 83,6 ha, e em um extenso segmento de floresta com 3500 ha (Mata de Coimbra). Uma parcela permanente de 40 x 40 m (0,16 ha) foi estabelecida no centro de cada fragmento e em dez pontos de amostragem em áreas de floresta primária em Coimbra (área controle). Em cada parcela permanente, todas as árvores com DAP ≥ 10 cm foram inventariadas e identificadas, somando um total de 1985 indivíduos amostrados. A compilação de informações que descrevem atributos vegetativos e regenerativos das 146 espécies amostradas foi baseada em recente e especializada literatura científica (e.g. Gama et al., 2002; Lorenzi, 2009a; 2009b; 2008; Oliveira et al., 2011; Pessoa, 2008; Stefanello et al., 2010; Vaccaro, 1997; Zipparro et al., 2005). Estes dados foram complementados posteriormente com o conhecimento pessoal dos atributos da história de vida das espécies pertencentes à floresta Atlântica Nordeste (ver Melo et al., 2007, 2006; Oliveira et al., 2004; Silva e Tabarelli, 2000; Tabarelli e Mantovani, 2000; Tabarelli e Peres, 2002; Tabarelli et al., 2010, 1999).

Entre as características utilizadas como atributos funcionais das espécies (Tabela 1a), nós consideramos aqueles relacionados a estratégias regenerativas o (i) nicho de regeneração (**NRe**) – espécies pioneiras (1) e tolerantes a sombra (2); (ii) o tamanho do fruto (**TFru**) – frutos < 1cm (1), de 1 à 5 cm (2), de 6 à 10 cm (3) e frutos > 10 cm (4); (iii) o tamanho da semente (**TSem**) – pequena < 15 mm (1), grande $\geq$ 15 mm (2) e (iv) a síndrome de dispersão (**SDsp**) – anemocoria (1), autocoria (2) e zoocoria (3). Como estratégias vegetativas, consideramos (i) a deciduidade (**DCD**) – decíduas (1), semidecíduas (2) e perenifólias (3); (ii) a densidade específica de madeira (**DMa**); (iii) a altura máxima (**AMax**) – altura máxima atingida por um indivíduo adulto e (iv) a estratificação (**EST**) – o espaço tipicamente ocupado pela espécie na estratificação vertical – sub-bosque (1), sub-bosque/dossel (2), dossel (3), dossel/emergente (4), emergente (5). Os níveis intermediários (sub-bosque/dossel e dossel/emergente) foram criados como meio de se evitar perda de informação e ser possível incluir nas análises as espécies com classificações contrastantes em diferentes fontes bibliográficas. Embora parte dos atributos descritos acima não seja considerado “atributos de efeito”, com efeitos diretos sobre a estruturação do habitat e o funcionamento do ecossistema (*sensu* Diaz e Cabido, 2001), parte deles, por serem de fácil acesso e estarem indiretamente relacionados a outros atributos de difícil medição (Hodgson et al., 1999) puderam ser incorporados como preditores indiretos da estruturação do habitat (ver explicação mais adiante na seção 3.1). Os vouchers das espécies coletadas (1569 à 2513) estão disponíveis no herbário CSTR, na Universidade Federal de Campina Grande, Brasil.

2.3 Variáveis de Complexidade Estrutural (VCE)

Consideramos como *proxi* de complexidade estrutural do habitat, o coeficiente de variação (CV) das seguintes **VCE** (Tabela 1b) mensuradas em cada uma das 19

parcelas amostradas: (i) área basal (**AB**) – a medida do DAP de todos os indivíduos na parcela com $\text{DAP} \geq 10$ cm, (ii) produção de serrapilheira (**LTT**) – medida do peso seco de serrapilheira tomado em nove “armadilhas de serrapilheira” equidistantes dentro das parcelas durante três meses da estação seca (material coletado foi seco a 60°C por 3-4 dias e pesado; ver Vasconcelos e Luizão, 2004), (iii) índice de área foliar (**IAF**) e luz transmitida difusa (**LTD**) – medidos através de fotografias hemisféricas tomadas em nove pontos de coleta equidistantes dentro das parcelas com uma lente olho-de-peixe (ver Wirth et al., 2007) e posteriormente analisadas no software Gap Light Analyzer. As variáveis utilizadas neste estudo compõem um conjunto de características que remetem a heterogeneidade de habitat através do coeficiente de variação de cada uma delas, expressando a complexidade vertical e heterogeneidade horizontal das áreas amostradas (Mcelhinny et al., 2005).

2.4 Análise estatística

Como índice de diversidade funcional, utilizamos a Entropia Quadrática de Rao (Rao, 1982) com base na frequência dos estados dos atributos que descrevem as comunidades considerando diferenças ecológicas das espécies (Botta-Dukát, 2005). Em síntese, a Entropia Quadrática de Rao (**FD_Q**) expressa a diferença funcional média entre dois indivíduos selecionados aleatoriamente em uma comunidade (Ricotta e Szeidl, 2009). Em cada parcela foram gerados valores de **FD_Q** com base no conjunto completo dos atributos que descrevem as espécies, e complementarmente foram gerados mais dois valores de diversidade funcional para cada comunidade. O primeiro, diversidade funcional regenerativa (**FD_{QR}**), baseada apenas no subconjunto de atributos que expressam estratégias regenerativas (i.e. **NRe**, **TFru**, **TSem** e **SDsp**) e o segundo, diversidade funcional vegetativa (**FD_{QV}**), baseada no subconjunto de atributos que

expressam estratégias vegetativas (i.e. **DCD**, **DMa**, **AMax** e **EST**; Tabela 1a). Além disso, foi calculada para cada atributo a média ponderada pela frequência dos atributos nas comunidades (community weighted means - **CWM**). Os valores de **CWM** foram padronizados à medida de uma unidade, onde os valores mais próximos a 1 representam a comunidade com valor médio mais próximo aos valores máximos do estado dos atributos. As diferenças entre os valores de **FD_Q**, **FD_{QR}**, **FD_{QV}**, **CWM** e **VCE** nos dois habitats foram identificadas através de um Teste t ou Mann-Whitney U no software Statistica 7, após avaliação de normalidade por Shapiro-Wilk.

Para quantificar as relações de causalidade entre **FD_Q** nas parcelas e as **VCE**, foram gerados modelos causais que consistem em um tipo de Structural Equation Modeling (SEM) que nos possibilita seu uso como modelo confirmador ou exploratório (Shipley, 2000). Neste estudo, nós utilizamos uma abordagem exploratória, buscando a melhor adequação do modelo inicialmente proposto (Fig. 2; ver explicação na próxima seção) aos dois conjuntos de dados: (i) fragmentos florestais < 100 ha e (ii) o controle de 3500 ha. Em síntese, os parâmetros do modelo inicial são calculados e caso a matriz de covariância dos dados observados sejam consistentes com a matriz do modelo, então, o modelo estrutural é considerado uma plausível explicação à relação entre as variáveis.

Este modelo inicial foi ajustado para os dois habitats, resultando em dois modelos finais de maior adequação com base na não-significância do chi-quadrado (χ^2) associado a três critérios (ver Lienin e Kleyer, 2012): (i) um alto valor de *p*, representando uma forte adequação dos dados ao modelo proposto; (ii) um índice comparativo (CFI > 0,90), reconhecido como relevante critério em modelagens estruturais, e (iii) os índices de modificação (MI) sugeridos pela análise exploratória. Estes ajustes foram realizados mantendo-se a aparência geral do modelo, porém adicionando ou removendo relações causais entre as variáveis para aumentar a

adequação dos dados. Os valores de diversidade funcional e **CWM** foram gerados no software SINCSA v.2.46 (Pillar e Orlóci, 1993) e os modelos causais foram gerados no software AMOS18 (Arbuckle, 2010). Todas as análises foram realizadas após a redução de desvios de normalidade por meio de transformações em raiz quadrada, arco-seno ou logaritmo, dependendo da natureza dos dados (Zar, 2009).

3. Teoria

3.1 Modelo conceitual inicial

A Fig. 2 representa o modelo causal geral sugerido inicialmente para as relações entre a **FD_Q** da assembleia de árvores e as **VCE** dos habitats. A **FD_Q** desempenha o papel de variável exógena (fator que apenas emite setas) que determina o comportamento das variáveis endógenas. Diferentemente, o coeficiente de variação da **LLT**, **LTD**, **IAF** e **AB** desempenham papel de variáveis endógenas (variáveis que recebem setas), cujos comportamentos são determinados pelas variáveis exógenas e/ou demais endógenas que compõem o modelo. De maneira geral, o modelo proposto sugere que a **FD_Q** afete positivamente a variação na complexidade do habitat *via* complementaridade de nicho. Em outras palavras, admitimos que o maior número de combinações de estados de atributos distribuídos mais homogeneamente na comunidade – alta **FD_Q** – afetaria positivamente a variação no descarte de material senescente, área basal, índice de área foliar e penetração de luz no ambiente. Por exemplo, ambientes com maior diversidade de tipos funcionais relacionados à deciduidade de folhas podem resultar em habitats que localmente apresentem grande variação na **LTT**. Efeito semelhante da **FD_Q** pode ser esperado sobre a **AB** da comunidade, pois uma comunidade onde haja grande equabilidade de tipos funcionais relacionados à **DMa** e **AMax**, podem resultar em habitats com **AB** bastante variável. O mesmo corolário pode

ser deduzido para respostas do **IAF** e **LTD** à incrementos na **FD_Q**, ou seja, um dossel multi estratificado em resposta a diferentes estratégias de crescimento e captação de luz das espécies resultaria em maiores variações na arquitetura foliar e consequentemente na penetração de luz. Além da resposta das **VCE** à **FD_Q**, também sugerimos a existência de relações entre **LTT**, **LTD** e **IAF** – todas relacionadas à produção e descarte de folhas –, sendo o **IAF** relacionado positivamente com a **LTT** e negativamente com a **LTD**.

Vale salientar que, apesar de algumas relações propostas entre atributos e a complexidade estrutural não serem de fácil dedução, cada atributo utilizado para gerar os valores de **FD_Q** possuem certo grau de importância na determinação da estrutura do habitat. Por exemplo, atributos relacionados a estratégias de regeneração como **SDsp**, **TSem** e **TFru**, não representam somente a capacidade de alcançar grandes distâncias de dispersão, seja por efeito da produção (pequenas sementes podem ser produzidas em maiores quantidades com o mesmo custo energético) ou por interações ecológicas/físicas (pequenas sementes dispersão naturalmente mais longe da planta mãe). Espécies de sementes/frutos de grande porte estão geralmente relacionados à grande capacidade de competição por demandarem alto custo energético e serem típicas de espécies de crescimento lento, mas que acumulam grande biomassa em estágios tardios de sucessão (Cornelissen et al., 2003). Além disso, o descarte do material reprodutivo (frutos e sementes – relação com **TSem** e **TFru**) é parte fundamental da composição da serrapilheira e incorporação de biomassa vegetal no ciclo de nutrientes (Chapin III et al., 2002), justificando sua utilização como atributos importantes na estruturação física dos habitats.

4. Resultados

Os valores de diversidade funcional e **CWM** nas parcelas foram pouco variáveis, tanto nos fragmentos como em Coimbra (Tabela 2). Apesar dos fragmentos apresentarem **FD_Q** e valores de **CWM** absolutos maiores do que Coimbra, essa diferença não foi significativa. O mesmo se percebe para **LTT**, **IAF**, **AB** e **LTD**, que não apresentaram diferenças significativas nas médias de seus coeficientes de variação entre os dois habitats.

4.1 Adequações ao modelo inicial

De maneira geral, o modelo proposto inicialmente para os dois habitats não obteve uma adequação ideal, admitindo pequenos ajustes nas inter-relações entre variáveis endógenas e exógenas. Após a exclusão das relações causais **FD_Q → LTD** e **AB → IAF**, o modelo de Coimbra apresentou a máxima adequação aos dados ($\chi^2 = 1,7359$; $DF = 6$; $p = 0,9423$), com índice CFI > 0,99, e nenhum índice de modificação (Fig. 3a, Tabela 3). O mesmo ocorreu para o modelo dos fragmentos (Fig. 3b, Tabela 3), no qual a relação causal **FD_Q → AB** foi retirada para gerar um modelo mais adequado aos dados ($\chi^2 = 0,3525$; $DF = 5$; $p = 0,9965$), com índice CFI > 0,99 e também nenhum índice de modificação. A retirada das relações causais não significativas dos modelos só ocorreu para aquelas que de alguma forma diminuía a adequabilidade do modelo final aos dados, mantendo-se as demais, mesmo as não significativas, pois nos permite o melhor entendimento do conjunto de interdependências entre as variáveis e do quanto de suas variâncias são explicadas.

4. 2 Modelos causais finais

Os modelos finais para Coimbra e fragmentos apresentaram distinções que expressam diferentes relações causais nos dois habitats. O modelo final para Coimbra detectou significância estatística apenas nas relações causais $\mathbf{FD_Q} \rightarrow \mathbf{LTT}$ e $\mathbf{FD_Q} \rightarrow \mathbf{AB}$ (Fig. 3a, Tabela 3). Como sugerido inicialmente, encontramos relação positiva da $\mathbf{FD_Q}$ com $\mathbf{LTT}$, sugerindo que o aumento da $\mathbf{FD_Q}$ resulta em aumento da variabilidade na $\mathbf{LTT}$. Apesar da existência de relação causal entre $\mathbf{FD_Q}$ e $\mathbf{AB}$, esta relação foi negativa, sugerindo que o aumento da diversidade resulta em redução da variação da $\mathbf{AB}$ nas parcelas. Apesar de essas relações causais serem relativamente fortes no modelo Coimbra, o $\mathbf{IAF}$ (uma variável endógena) atuou como uma variável de extrema importância preditiva no modelo, a qual controlou primordialmente a variância encontrada na $\mathbf{LTD}$ e parte da encontrada na $\mathbf{LTT}$. Já no modelo ajustado a pequenos fragmentos, nenhuma das $\mathbf{VCE}$ foi controlada pela $\mathbf{FD_Q}$, representadas por correlações fracas e não significativas (Fig. 3b, Tabela 3). Porém, o $\mathbf{IAF}$ também se manteve como principal preditor da variância encontrada na $\mathbf{LTT}$ e $\mathbf{LTD}$, explicando 63 e 94% da variância, respectivamente.

5. Discussão

Neste estudo apresentamos evidências de que a diversidade de atributos na assembleia de árvores desempenha um papel importante na estrutura do habitat, embora existam fragilidades a cerca dos mecanismos que explicam aos efeitos diretos da diversidade funcional sobre algumas $\mathbf{VCE}$ em pequenos fragmentos. Apesar de não haver diferenças entre a diversidade funcional média, nem entre a variação das $\mathbf{VCE}$ nos dois habitats, respostas estruturais à diversidade funcional só são facilmente percebidas na grande mancha florestal Coimbra (controle). Essa ausência de resposta da

estrutura do habitat à diversidade funcional em pequenos fragmentos suporta a ideia de que a relação diversidade–estrutura é uma interação passível de distorções em paisagens modificadas pelo homem. Tais distorções tem sido previamente documentadas em outros estudos realizados na mesma paisagemem, documentando reduções significativas de diversidade funcional nos fragmentos, principalmente no que se refere à diversidade de atributos reprodutivos (Girão et al., 2007; Lopes et al., 2009).

Além de estudos mostrarem que a retenção da diversidade é uma peça chave para manutenção de processos ecossistêmicos (Díaz e Cabido, 2001; Díaz et al., 2004; Grime, 1998; Haddad et al., 2008), o nosso modelo gerado para a floresta Coimbra traz evidências de que a diversidade funcional também afeta a estrutura física do habitat, primeiro, através de variações na produção local de serrapilheira e segundo, através de variações na área basal da comunidade. Além da relação $\mathbf{FD}_Q \rightarrow \mathbf{LTT}$, a $\mathbf{FD}_Q\mathbf{V}$ aumenta com a frequência de espécies perenifólias ($\mathbf{DCD}$; $r^2 = 0,43$; $p = 0,04$; i.e. análises complementares) no interior de Coimbra. Isso reforça o papel das espécies perenifólias sobre a manutenção da heterogeneidade do habitat, principalmente em paisagens modificadas pelo homem, uma vez que espécies perenifólias, de madeira dura, tolerantes a sombra e típicas de interior de floresta, compõem um subconjunto funcional da assembleia mais afetado pela criação de bordas florestais (Laurance, 2002; Laurance et al., 2001; 2000; 1997; Santos et al., 2009).

De maneira geral, espécies decíduas, apesar de reabsorverem proporcionalmente mais nutrientes, contribuem com um descarte local de material senescente substancialmente maior que espécies perenifólias, que por sua vez retêm nutrientes por mais tempo em suas folhas e disponibilizam proporcionalmente menos material senescente (Chapin III et al., 2002; Cornelissen et al., 2003). Nesse sentido, a maior complementaridade entre tipos funcionais relacionados à deciduidade das espécies afeta

diretamente a distribuição e descarte de material senescente, seja aumentando ou diminuindo a produção total de serrapilheira em determinadas áreas, afetando qualitativamente pontos específicos destes habitats.

Em Coimbra, a variabilidade na **AB** das parcelas também responde a mudanças na **FD_Q**, porém de maneira inversa. Este padrão pode ser explicado traçando-se um paralelo a teoria de massa, sugerindo uma influência predominante de um determinado tipo funcional que ocorre em maiores abundâncias na estruturação do habitat. Ou seja, comunidades que apresentam grande variabilidade na **AB** em Coimbra podem ser reflexo da proliferação de uma mesma espécie ou tipo funcional em diferentes estágios ontogenéticos. Por exemplo, a espécie *Mabea piriri* Benth ocorre em grandes densidades (19,7% dos indivíduos amostrados) e a medição feita em vários desses indivíduos, com idades diferentes, resultaria em aumento da variabilidade na **AB**. Isso é possível devido à relação direta existente entre idade do indivíduo e sua área basal (Cornelissen et al., 2003; McElhinny et al., 2005). Já, a proliferação desse único tipo funcional (*M. piriri*) resulta em menor equabilidade funcional com redução da **FD_Q** na comunidade. Assim, o efeito positivo da proliferação de um tipo funcional sobre a variabilidade na **AB** e negativo sobre a **FD_Q** seria uma possível explicação para a relação inversa encontrada entre **FD_Q** e **AB**, em Coimbra.

Apesar dos dados de Coimbra mostrarem correlações inexpressivas entre **AMax** ($r^2 = 0,14$) e **DMad** ($r^2 = 0,06$) com a **AB** (i.e. análises complementares), o que dificulta a interpretação dos resultados relacionados a variabilidade na **AB**, a relação entre **FD_Q** e a **AB** suportam a ideia de que a composição funcional da comunidade tem papel crucial na determinação da estrutura do habitat no que diz respeito a acúmulo de carbono e produção primária em florestas tropicais. Independentemente das direções que as relações causais entre as variáveis assumem no modelo, fica claro que alterações nas

frequências de tipos funcionais atuam estruturando o habitat e modulando a heterogeneidade espacial. Isso faz do efeito da frequência de estados de atributos sobre a estrutura física do habitat, um processo intermediário fundamental para a compreensão dos mecanismos que determinam processos ecossistêmicos e ocorrência de espécies em florestas tropicais.

5. 1 Distorções da resposta estrutural à diversidade funcional em pequenos fragmentos

De acordo com nossa hipótese, o modelo dos fragmentos apresentou uma visível distinção do modelo encontrado para Coimbra (controle). A diversidade funcional na assembléia de árvores nos nove fragmentos analisados não exerce nenhum efeito significativo sobre a heterogeneidade do habitat medido através das **VCE**. Por outro lado, as relações causais entre as **VCE** se intensificam em pequenos fragmentos (i.e. maiores coeficientes de determinação entre o **IAF** e a **LTT**; e o **IAF** e a **LTD**; Fig. 3b) o que sugere uma maior interdependência entre elas, com destaque para o papel determinante do **IAF** sobre as demais.

O **IAF** expressa a complexidade vertical do habitat com base na produtividade dos diversos estratos da floresta (Mcelhinny et al., 2005). Por não sofrer influência da **FD_Q** em pequenos fragmentos, sugerimos que o **IAF** e as variáveis regidas por ela (**LTT** e **LTD**) dependam basicamente do estágio de sucessão em que os fragmentos se encontram. Dados recentes sugerem que processos erosivos na comunidade de árvores podem conduzir fragmentos florestais à estágios sucessionais iniciais (Santos et al., 2008), no qual as comunidades tendem a ser mais desorganizadas e individualistas, ao contrario de estágios mais avançados da sucessão, que tendem a apresentar assembleias funcionalmente mais estruturadas por diferenciação funcional entre as espécies (Richardson, 1980).

Parte desse efeito deve-se a fragmentos pequenos apresentarem grande sensibilidade estrutural a grande proporção de habitats afetados por borda (Laurance et al., 2011; 2001), devido a sua baixa capacidade de amortecer os efeitos provenientes do contraste com a matriz. As áreas mais expostas à dissecação e distúrbio por ventos favorecem a simplificação da complexidade vertical do habitat através da mortalidade de grandes árvores (Laurance et al., 2000) e perda do estrato emergente (Santos et al., 2008). Em adição, o selamento das bordas e proliferação de grupos de espécies que contribuem para menor complexidade vertical nesses habitats também compromete a estrutura local (Harper et al., 2005). Neste sentido, as **VCE** passam a não depender diretamente da quantidade de grupos funcionais, nem de quão homogeneamente os estados de atributos estão distribuídos na comunidade (valor de diversidade), mas sim do adensamento de um conjunto de indivíduos que reduza ou incremente a complexidade vertical em estágios sucessionais iniciais.

6. Conclusões

Neste estudo sugerimos que a diversidade funcional exerça papel importante sobre o desenvolvimento estrutural do habitat, principalmente considerando ambientes estáveis e submetidos à baixa influência de ações antrópicas, onde essa relação causal é mais facilmente percebida. Nesse sentido, a manutenção da diversidade funcional na assembleia de árvores torna-se de grande importância para retenção de biodiversidade nessas áreas, tornando o habitat mais variável espacialmente, possivelmente ampliando o volume de nicho para espécies que lá ocorrem. Porém, em paisagens antropizadas, sugerimos que a homogeneidade de distribuição dos estados de atributos na comunidade perde força se comparada aos efeitos da proliferação de determinadas estratégias de vida (efeito de massa) favorecidas pelas pressões antrópicas na paisagem e seus efeitos

físicos no habitat. Infelizmente, definir a importância relativa da teoria de massa e da diversidade sobre heterogeneidade do habitat em florestas tropicais e principalmente criar modelos preditores generalizáveis globalmente ainda permanece como uma tarefa a afligir ecólogos por muito tempo.

Finalmente, sugerimos que trabalhos futuros devam identificar modelos que explique os mecanismos por trás dos processos funcionalmente degenerativos na assembleia de árvores em paisagens modificadas pelo homem. Saber quais pacotes de atributos são mantidos na comunidade e identificar os mecanismos que favorecem a sua permanência, contendo o processo sucessional e desenvolvimento natural das comunidades, é extremamente importante para se entender a trajetória sucessional da assembleia e estruturação do habitat, a fim de se reconhecer o valor de conservação desses ambientes perturbados. Para isso, sugerimos a utilização de modelos não recursivos (*feedback*) que conectem características da paisagem, composição funcional da comunidade e estrutura do habitat; e que suportem a ideia de que subgrupos de atributos selecionados por aspectos da paisagem sejam os mesmos a ocupar o ambiente estruturalmente simplificado por sua própria ocorrência (e.g. gradientes → diversidade ↔ heterogeneidade).

7. Agradecimentos

Somos imensamente gratos ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste – CEPAN pelo suporte logístico e a L.A. Bezerra e J.C. Bakker pela autorização para nosso trabalho em campo. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq (M. Tabarelli; financiamento do projeto) e a Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco – FACEPE e Coordenação de

Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES (Bolsas PNPd e PhD à G. Mendes).

8. Referências Bibliográficas

- Aerts R, de Caluwe H, Beltman B. Plant community mediated vs. nutritional controls on litter decomposition rates in grasslands. *Ecology* 2003; 84: 3198–208.
- Arbuckle J. AMOS: Analysis of Moment Structures. 2010.
- Botta-Dukát Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 2005; 16: 533–40.
- Carlson WP, Schnitzer SA. Tropical forest community ecology. Blackwell Publishing, UK; 2008.
- Chapin III FS, Natson PA, Mooney HA. Principles of terrestrial Ecosystem Ecology. Springer-Verlag, NY; 2002.
- Cornelissen JHC, Laval S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 2003; 51: 335–80.
- Díaz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 2001; 16: 646–55.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, et al. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 2004; 15: 295–304.
- Franklin JF, Spies TA, Van pelt R, Carey AB, Thornburgh DA, Berg DR, et al. Disturbance and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-Fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* 2002; 155: 399–423.

- Gama JRV, Botelho SA, Bentes-Gama MM. Composição florística e estrutura da regeneração natural de floresta secundária de várzea baixa no estuário amazônico. *Árvore* 2002; 5: 559–66.
- Girão LC, Lopes AV, Tabarelli M, Bruna EM. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *PlosOne* 2007; 2: e908.
- Grime JP. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 1998; 86: 902–10.
- Haddad NM, Holyoak M, Mata TM, Davies KF, Melbourne BA, Preston K. Species traits predict the effects of disturbance and productivity on diversity. *Ecology Letters* 2008; 11: 348–56.
- Harper KA, Macdonald SE, Burton PJ, Chen J, Brosfokske KD, Saunders SC, et al. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 2005; 19: 768–82.
- Hodgson JG, Wilson PJ, Hunt R, Grime JP, Thompson K. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 1999; 85: 282–94.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 1997; 78: 1946–57.
- Laurance WF. Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of vegetation science* 2002; 13: 595–602.
- Laurance WF, Laurance SG, Ferreira LV, Rankin-de Merona JM, Gascon C, Lovejoy TE. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 1997; 278: 1117–18.
- Laurance WF, Delamônica P, Laurance SG, Vasconcelos HL, Lovejoy TE. Rain forest fragmentation kills big trees. *Nature* 2000; 404: 836.

- Laurance WF, Williamson GB, Delamônica P, Oliveira A, Lovejoy TE, Gascon C, et al. Effects of a strong drought on Amazonian forest fragments and edges. *Journal of Tropical Ecology* 2001; 7: 771–85.
- Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade AC, Fearnside PM, Ribeiro JEL, et al. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 2006; 87: 469–82.
- Laurance WF, Camargo JLC, Luizão RCC, Laurance SG, Pimmd SL, Bruna EM, et al. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation* 2011; 144: 56–67.
- Lienin P, Kleyer M. Plant trait response to environment and effects on ecosystems properties. *Basic and Applied Ecology* 2012; 13: 301–11.
- Lopes AV, Girão LC, Santos BA, Peres CA, Tabarelli M. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 2009; 142: 1154-65.
- Lorenzi H. Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Vol. 1, 1ª edição. Plantarum; 2008.
- Lorenzi Ha. Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Vol. 2, 3ª edição. Plantarum; 2009.
- Lorenzi Hb. Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Vol. 3, 1ª edição. Plantarum; 2009.
- Lugo AE. The emerging era of novel tropical forests. *Biotropica* 2009; 41: 589–91.
- Marris E. Ragamuffin earth. *Nature* 2009; 460: 450–3.
- Mcelhinny C, Gibbons P, Brack C, Bauhus C. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management* 2005; 218: 1–24.

- Mckinney M, Loockwood JL. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Tree* 1999; 11: 450–3.
- Melo FPL, Dirzo R, Tabarelli M. Biased seed rain in forest edges: Evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 2006; 132: 50–60.
- Melo FPL, Lemire D, Tabarelli M. Extirpation of large seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic forest fragment. *Écoscience* 2007; 14: 124–9.
- Mourelle C, Kellman M, Kwon L. Light occlusion at forest edges: an analysis of tree architectural characteristics. *Forest Ecology and Management* 2001; 154: 179–92.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 2000; 403: 853–8.
- Oliveira MA, Grillo AS, Tabarelli M. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 2004; 38: 389-94.
- Oliveira LSB, Marangon LC, Feliciano ALP, de Lima AS, Cardoso MO, da Silva VF. Florística, classificação sucessional e síndromes de dispersão em um remanescente de floresta Atlântica, Moreno-PE. *Brazilian Journal of Agricultural Science* 2011; 6: 502–7.
- Pessoa MS. Comparação da comunidade arbórea e fenologia reprodutiva de duas fisionomias em floresta Atlântica no sul da Bahia, Brasil. MSc thesis, Universidade Estadual de Santa Cruz, Brazil; 2008.
- Pillar VD, Orlóci L. Character-based community analysis: the theory and application program. Electronic edition. Available at <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/software.html>; 1993.
- Quested H, Eriksson O. Litter species composition influences the performance of seedlings of grassland herbs. *Functional Ecology* 2006, 20: 522–32.

- Rao CR. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology* 1982; 21: 24–43.
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM. The Brazilian Atlantic forest: how much is left, and how is the remaining forest disturbed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 2009; 142: 1141–53.
- Richardson JL. The organismic community: resilience of an embattled ecological concept. *BioScience* 1980; 30: 465–71.
- Ricotta C, Szeidl L. Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy. *Theoretical Population Biology* 2009; 76: 299–302.
- Santos BA, Peres CA, Oliveira MA, Grillo A, Alves-Costa CP, Tabarelli, M. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 2008; 141: 249–60.
- Santos RM, Vieira FA, Fagundes M, Nunes YRF, Gusmão E. Riqueza e similaridade florística de oito remanescentes florestais no norte de Minas Gerais, Brasil. *Árvore* 2007; 31: 135–44.
- Shipley B. Cause and correlation in biology. A user's guide to patch analysis, structural equations and causal inference. Cambridge University Press, NY; 2000.
- Silva JMC, Tabarelli M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 2000; 404: 72–4.
- Spies TA. Forest structure: a key to the ecosystem. *Northwest Science* 1998; 72: 34–9.
- Stefanello D, Ivanauskas NM, Martins SV, Silva E, Kunz SH. Síndromes de dispersão de diásporos das espécies de trechos de vegetação ciliar do rio das Pacas, Querência – MT. *Acta Amazonica* 2010; 40: 141–50.
- Tabarelli M, Mantovani W. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology* 2000; 148: 149–55.

- Tabarelli M, Peres CA. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic Forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation* 2002; 106: 165–76.
- Tabarelli M, Mantovani W, Peres CA. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 1999; 91: 119–27.
- Tabarelli M, Aguiar AV, Girão LC, Peres CA, Lopes AV. Effects of pioneers trees species hyperabundance on forest fragments in northeastern Brazil. *Conservation Biology* 2010; 24: 1654–63.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 1997; 277: 1300–2.
- Townsend AR, Asner GP, Cleveland CC. The biogeochemic heterogeneity of tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution* 2008; 23: 424–31.
- Vaccaro S. Caracterização fitossociológica de três fases sucessionais de uma floresta estacional decidual, no município de Santa Tereza-RS. MSc thesis, Universidade Federal de Santa Maria, Brazil; 1997.
- Valbuena R, Packalén P, Martín-Fernández S, Maltamo M. Diversity and equitability ordering profiles applied to study forest structure. *Forest Ecology and Management* 2012; 276: 185–95.
- Vasconcelos HL, Luizão FJ. Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. *Ecological Applications* 2004; 14: 884–92.
- Wirth R, Meyer ST, Almeida WR, Araujo MV, Barbosa VS, Leal IR. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 2007; 23: 501–5.

Wright JP, Jones CG. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology* 2004; 85: 2071–81.

Zar JH. *Biostatistical Analysis*. Pearson, 5ª edição; 2009.

Zipparro VB, Guilherme FAG, Almeida-Scabbia RJ, Morellato PC. Levantamento florístico de floresta Atlântica no sul do estado de São Paulo, Parque Estadual Intervales, base Saibadela. *Biota Neotropica* 2005; 5: 1–24.

Tabela 1. Simbologia e descrição dos atributos funcionais das espécies e suas categorias (a); e das variáveis de complexidade estrutural e suas unidades de medida (b).

Variáveis	Símbologia	descrição/estados
<i>(a) Atributos funcionais</i>		
DF (diversidade funcional)	FD _Q	todos atributos (Rao's Quadratic entropy)
DF atributos regenerativos	FD _Q R	NRe; TFru; TSem; SDsp (Rao's Quadratic entropy)
DF atributos vegetativos	FD _Q V	DCD; DMa; AMax; EST (Rao's Quadratic entropy)
Nicho de regeneração	NRe	pioneiras (1); tolerantes a sombra (2)
Tamanho de fruto	TFru	< 1cm (1); de 1 à 5 cm (2); de 6 à 10 cm (3); > 10 cm (4)
Tamanho de semente	TSem	pequena [< 15 mm (1)]; grande [≥ 15 mm (2)]
Síndrome de dispersão	SDsp	anemocoria (1), autocoria (2) e zoocoria (3)
Deciduidade	DCD	decíduas (1); semidecíduas (2); perenifólias (3)
Densidade de madeira	DMa	densidade específica de madeira (g/cm ³)
Altura máxima	AMax	altura máxima atingida por um indivíduo adulto (m)
Estratificação	EST	sub-bosque (1); sub-bosque/dossel (2); dossel (3); dossel/emergente (4); emergente (5)
<i>(b) Variáveis Complexidade Estrutural</i>		
Produção de serrapilheira	LTT	diversidade de microhabitats; g/m ²
Luz transmitida difusa	LTD	gradiente de luminosidade para os estratos mais baixos; mol/m ² /d
Área basal	AB	diversidade de microhabitats e acúmulo de biomassa; m ²
Índice de área foliar	IAF	projeção vertical da copa das árvores; m ² /m ²

Tabela 2. Valores médios (Méd.) para a diversidade funcional (FD_Q, FD_{QR} e FD_{QV}) e para o coeficiente de variação das quatro variáveis de complexidade estrutural. Valores da média ponderada na comunidade (CWM) para cada atributo funcional das espécies, seguido dos valores mínimo (Min.), máximo (Max.) e desvio padrão (DP) amostrados em nove fragmentos < 100 ha (n = 9) e no segmento florestal Coimbra com 3500 ha (n = 10). Resultados para teste-t e Mann-Whitney entre os dois habitats.

Variáveis	Fragmentos				Coimbra				Teste entre habitats			
	Méd./CWM	DP	Min.	Max.	Méd./CWM	DP	Min.	Max.	t-value	u-value	DF	p
<i>Atributos funcionais</i>												
FD _Q	0,5278	0,0708	0,3473	0,5942	0,5254	0,0506	0,4141	0,5812	-0,1148	-	17	0,9100
FD _{QR}	0,5265	0,1039	0,2731	0,6341	0,5251	0,0627	0,3994	0,6088	-0,0851	-	17	0,9331
FD _{QV}	0,5024	0,0484	0,3878	0,5539	0,4966	0,0357	0,4087	0,5247	-	37,0000	17	0,5136
NRe	0,3037	0,1457	0,1163	0,6107	0,3155	0,0223	0,2796	0,3435	-	43,0000	17	0,8703
TFru	0,3304	0,0469	0,2608	0,4094	0,3149	0,0308	0,2736	0,37	-0,9804	-	17	0,3406
TSem	0,3193	0,1013	0,1616	0,4603	0,3068	0,0807	0,1535	0,4327	-1,8121	-	17	0,0877
SDsp	0,3315	0,0368	0,286	0,3731	0,3134	0,0442	0,2239	0,3723	-	42,0000	17	0,8065
DCD	0,3308	0,0436	0,288	0,4108	0,3154	0,0236	0,2715	0,3369	-0,7850	-	17	0,4432
DMA	0,3328	0,0193	0,2987	0,3567	0,3155	0,022	0,2757	0,3457	-0,8688	-	17	0,3971
AMax	0,3248	0,0796	0,2466	0,5101	0,3144	0,0359	0,264	0,3675	-0,3148	-	17	0,7567
EST	0,3297	0,052	0,2547	0,4125	0,3150	0,0294	0,2568	0,3609	-0,9626	-	17	0,3492
<i>Variáveis Complexidade Estrutural</i>												
LTT	0,4529	0,2028	0,2106	0,8123	0,4331	0,1451	0,2618	0,6496	0,5549	-	17	0,5862
LTD	0,1935	0,0881	0,103	0,3758	0,1521	0,0433	0,0985	0,2431	0,6994	-	17	0,4937
AB	0,5788	0,1499	0,4478	0,9607	0,6520	0,1645	0,4471	0,9958	0,8230	-	17	0,4219
IAF	0,0975	0,0344	0,0576	0,1576	0,0736	0,0184	0,043	0,0985	0,1641	-	17	0,8716

Tabela 3. Resultado dos modelos causais (*patch analysis*) propostos para Coimbra e fragmentos < 100 ha, e coeficientes de determinação das relações causais (estimate) entre a FD_Q as variáveis de complexidade estrutural seguidas de sua significância no modelo.

Habitat				Estimate	S.E.	C.R.	P
Coimbra Modelo ($\chi^2 = 1,7359$; DF = 6; p = 0,9423)	IAF	←	FD _Q	-0,3072	0,0948	-0,9686	0,3328
	LTT	←	FD _Q	0,6053	0,5122	3,1337	**
	AB	←	FD _Q	-0,6345	1,2526	-2,4626	*
	LTT	←	IAF	0,7894	1,7136	4,0870	***
	LTD	←	IAF	0,8246	0,4485	4,3731	***
Fragmentos Modelo ($\chi^2 = 0,3525$; DF = 5; p = 0,9965)	IAF	←	FD _Q	0,4541	0,179	1,4602	0,1442
	IAF	←	AB	-0,1415	0,0596	-0,4551	0,6490
	LTD	←	FD _Q	0,1288	0,0983	1,3561	0,1751
	LTT	←	FD _Q	-0,1626	0,9663	-0,6762	0,4989
	LTT	←	IAF	0,8561	1,6787	3,5610	***
	LTD	←	IAF	0,9056	0,1708	9,5323	***

*** = valores de $p < 0,001$; ** = $p < 0,01$; * = $p < 0,05$.

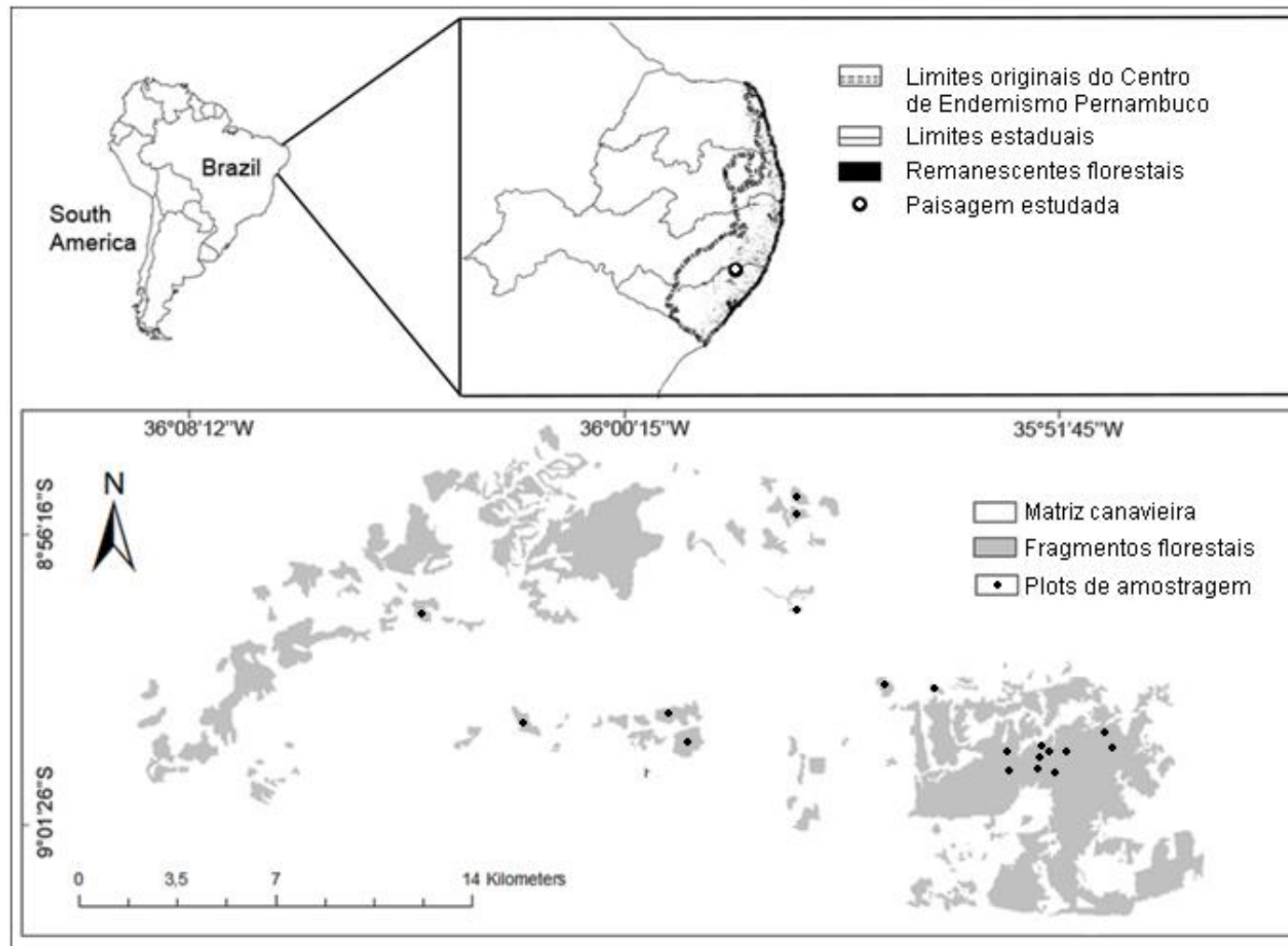


Figura 1. Distribuição das 19 parcelas amostradas em 9 fragmentos florestais e na floresta Coimbra, em uma paisagem severamente fragmentada da floresta Atlântica nordestina, Alagoas, Brasil.

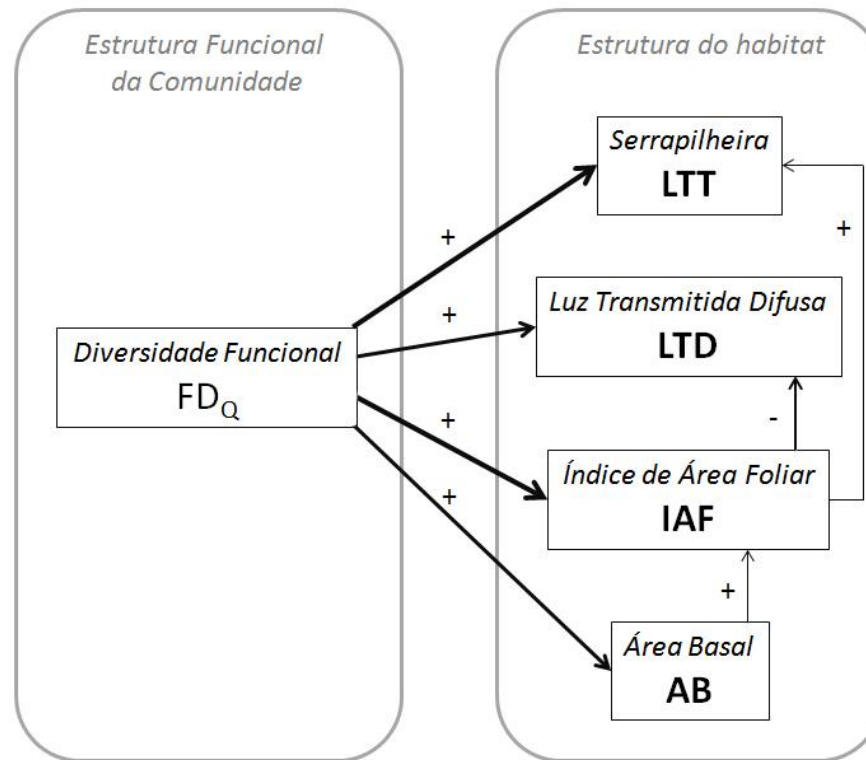


Figura 2. Modelos conceitual inicialmente proposto de relações causais entre diversidade funcional (FD_Q) (compartimento 1:estrutura funcional da comunidade) e o coeficiente de variação das variáveis de complexidade estrutural (LTT, LTD, IAF e AB) (compartimento 2: estrutura do habitat) para os 19 pontos amostrados na paisagem de Serra Grande, Alagoas, Brasil. Setas sólidas indicam relações causais entre as variáveis. Os símbolos + e - próximos às setas indicam relação positiva ou negativa, respectivamente, entre as variáveis exógenas e endógenas. A espessura das setas é proporcional à intensidade das relações.

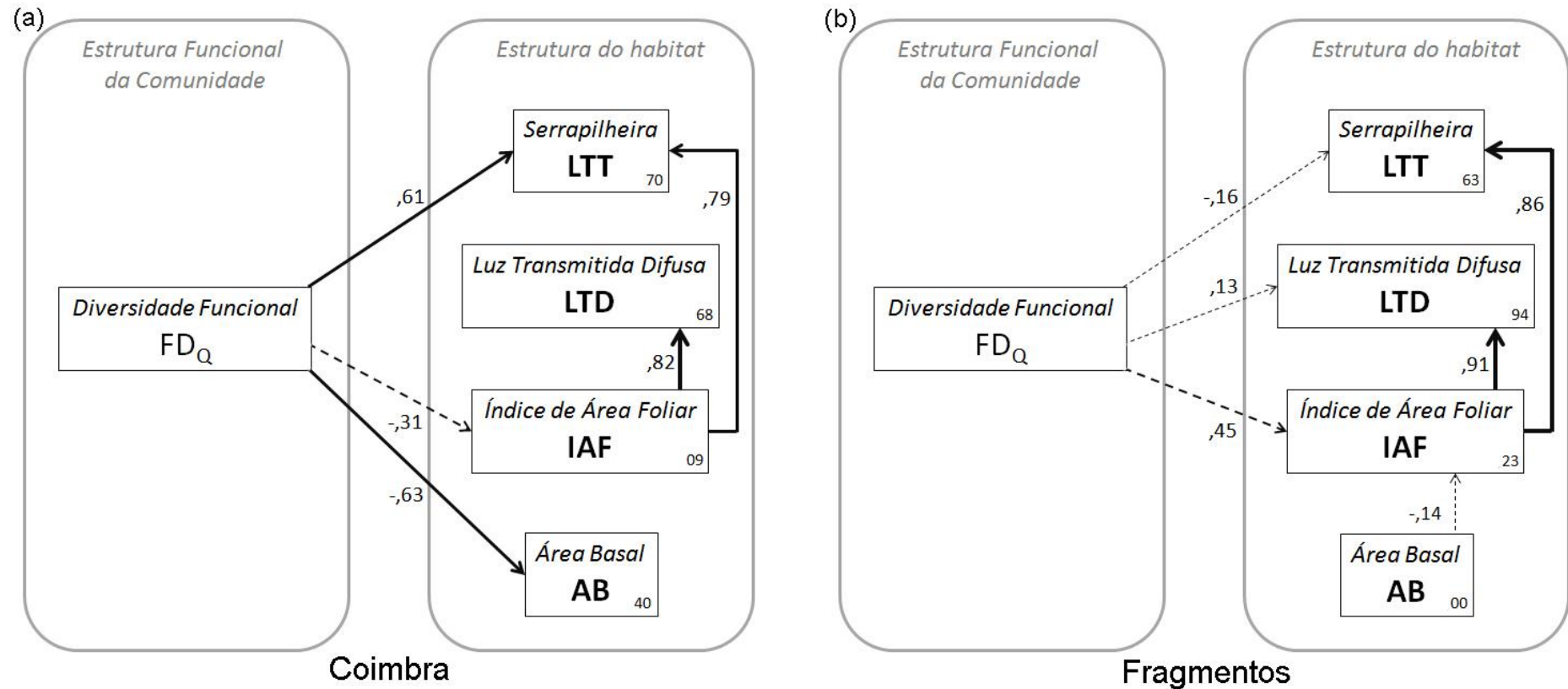


Figura 3. Modelos de relações causais entre diversidade funcional (FD_Q) (compartmento 1: estrutura funcional da comunidade) e o coeficiente de variação das variáveis de complexidade estrutural (LTT, LTD, IAF e AB) (compartmento 2: estrutura do habitat) em dez parcelas na floresta Coimbra (a) e em nove fragmentos < 100 ha (b), na paisagem de Serra Grande, Alagoas, Brasil. Setas sólidas e pontilhadas indicam relações significativas e não significativas entre as variáveis, respectivamente. Valores próximos às setas indicam os coeficientes de determinação (relações causais) entre as variáveis exógenas e endógenas. A espessura das setas é proporcional à intensidade das relações. Valores dentro das caixas indicam o percentual da variância das variáveis endógenas explicado pelo modelo.

6. CONCLUSÕES

Esta tese contribui com a expansão do conhecimento sobre os mecanismos e forças estruturadoras da assembleia de espécies arbóreas em paisagens fragmentadas e com o esclarecimento dos impactos das alterações na composição funcional da comunidade sobre a estrutura do habitat. Neste sentido podemos chamar atenção para duas principais assertivas: Primeiro, a distribuição espacial das estratégias de vida das espécies responde a presença de gradientes da paisagem, na qual o filtro ecológico e a partição de nicho são forças estruturadoras (regras de montagem de assembleia) que operam sobre a organização funcional da comunidade em escala de paisagem. Com isso reforçamos a ideia de que determinados mecanismos baseados em nicho influenciam a distribuição espacial de várias estratégias de vida resultando ora em padrões convergentes, ora divergentes de tipos funcionais específicos. E segundo, a diversidade funcional exerce importante efeito sobre a estruturação do habitat, principalmente em extensos segmentos de floresta, uma vez que a relação entre diversidade funcional e complexidade estrutural do habitat em fragmentos < 100 ha é inexistente ou de difícil percepção. Possivelmente, esta ausência de efeitos da diversidade funcional sobre a complexidade estrutural de pequenos fragmentos deve-se ao efeito da proliferação de determinadas estratégias de vida, o estágio sucessional, e as pressões provenientes da matriz, as quais os pequenos fragmentos estão permanentemente submetidos. Em síntese, alterações na paisagem, modificações na estrutura funcional da comunidade e reestruturação dos habitats são elos de uma cadeia de acontecimentos recorrentes em diversos ecossistemas dada a grande proporção de habitats modificados pelo homem. Assim, alertamos para os efeitos da reorganização da paisagem sobre os padrões de organização funcional da assembleia arbórea em fragmentos de floresta tropical e seus efeitos secundários sobre a estrutura do habitat com possíveis implicações sobre a retenção de biodiversidade. Estudos futuros que acessem as variações funcional e filogenética, considerando diferentes escalas temporais e seus efeitos sobre a estrutura e funcionamento de pequenos fragmentos florestais, são fundamentais para o completo entendimento da trajetória sucessional dessas paisagens modificadas pelo homem.

7. RESUMO

As regras de assembleia responsáveis por estruturar funcionalmente as comunidades tem sido alvo de estudo em ecologia há várias décadas, porém novas informações tem sempre emergido das novas abordagens dadas a esta antiga questão. Da mesma, os efeitos da perda de diversidade sobre estrutura física do habitat é uma perspectiva a ser revisitada, principalmente frente ao surgimento de ecossistemas modificados pelo homem. Conectar estes dois problemas torna-se fundamental para se compreender a trajetória das paisagens modificadas pelo homem na era dos novos ecossistemas. Com base em um extenso grupo de informações sobre atributos de espécies em 19 comunidades amostradas em uma paisagem fragmentada de floresta Atlântica, buscamos compreender quais mecanismos são importantes estruturados da organização funcional da comunidade e quais as implicações da retenção de diversidade para a estrutura física do habitat. O primeiro capítulo da tese sugere que filtro ambiental e a partição de nicho operam complementarmente e simultaneamente como estruturadores da assembleia de árvores em pequenos fragmentos de floresta tropical. Independentemente dos mecanismos que se expressam através de convergência e divergência funcional na comunidade, um grupo de métricas de paisagem influencia a distribuição espacial de várias estratégias de vida. O segundo capítulo reforçam a importância da reestruturação funcional da comunidade sobre a estrutura física do habitat. A relação diversidade funcional – complexidade estrutural do habitat é sensivelmente comprometida em pequenos fragmentos florestais, se comparados a extensas áreas de floresta, sugerindo que a proliferação de determinadas estratégias de vida favorecidas pela modificação da paisagem e a maior sensibilidade desses habitats aos efeitos físicos provenientes da matriz atuam como importantes estruturadores físicos dos habitats, além da diversidade *per se*. Em síntese, a tese contribui reforçando a influência da configuração espacial da paisagem sobre a organização funcional da comunidade e a importância da persistência da biodiversidade para manutenção dos habitats em paisagens modificadas pelo homem.

Palavras-chave: Assembléia arbórea; complexidade do habitat; diversidade funcional; Floresta Atlântica.

8. ABSTRACT

The assembly rules responsible for structuring communities has been studied in ecology for decades, but new information has emerged always given new approaches to this old question. Similarly, the effect of loss of diversity on the physical structure of the habitat is a prospect to be revisited, especially due to the emergence of human-modified ecosystems. Connect these two problems is fundamental to understanding the trajectory of human-modified landscapes in the age of new ecosystems. Based on an extensive set of information about species traits sampled in 19 communities in a fragmented landscape of Atlantic rainforest, we seek to understand which mechanisms play as important functional structuring of the community and what the implications of diversity for retention of the physical structure of the habitat. The first chapter of the thesis suggests that environmental filtering and niche partitioning operate simultaneously and complementarily as structuring the tree assembly in small tropical rainforest fragments. Regardless of the mechanisms that are expressed through functional convergence and divergence in the community, a group of landscape metrics influences the spatial distribution of various life-history traits. The second chapter reinforces the importance of community functional restructure on the physical structure of the habitat. The relationship between functional diversity and structural complexity of the habitat is significantly compromised in small forest fragments, compared to extensive areas of forest, suggesting that the proliferation of certain life-history traits favored by modification of the landscape and the increased sensitivity of these habitats to physical effects from the matrix act as important structuring of physical habitats, beyond the diversity per se. In summary, the thesis contributes stressing the influence of the spatial configuration of the landscape on the community functional structure and the importance of biodiversity persistence for maintaining habitats in human-modified landscapes.

Keywords: Atlantic rainforest; functional diversity; habitat complexity; tree assemblages.

9. ANEXO (normas para submissão ao periódico)

8.1 NORMAS DO PERIÓDICO JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY:

<http://journals.cambridge.org/action/displayMoreInfo?jid=TRO&type=ifc>

8.2 NORMAS DO PERIÓDICO *ECOLOGICAL MODELLING*:

<http://www.elsevier.com/journals/ecological-modelling/0304-3800/guide-for-authors>.