

WANESSA REJANE DE ALMEIDA

**FRAGMENTAÇÃO DE HABITATS E DOMINAÇÃO DAS ASSEMBLÉIAS
POR PLANTAS PIONEIRAS: EVIDÊNCIAS DE UMA VELHA PAISAGEM
DA FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA**

RECIFE

2009

WANESSA REJANE DE ALMEIDA

**FRAGMENTAÇÃO DE HABITATS E DOMINAÇÃO DAS ASSEMBLÉIAS
POR PLANTAS PIONEIRAS: EVIDÊNCIAS DE UMA VELHA PAISAGEM
DA FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA**

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

Orientador: Dr. Marcelo Tabarelli

RECIFE

2009

Almeida, Wanessa Rejane de

Fragmentação de habitats e dominação das assembléias por plantas pioneiras: evidências de uma velha paisagem da floresta atlântica nordestina / Wanessa Rejane de Almeida. – Recife: O Autor, 2009.

52 folhas: fig., tab.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCB. Pós-Graduação em Biologia Vegetal, 2009.

Inclui bibliografia e anexos.

1. Ecologia florestal – Nordeste – Brasil 2. Florestas 3. Diversidade vegetal I. Título.

577.3

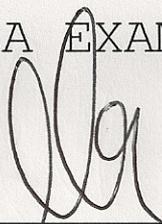
CDD (22.ed.)

UFPE/ CCB – 2010- 094

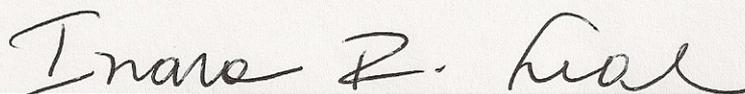
WANESSA REJANE DE ALMEIDA

“FRAGMENTAÇÃO DE HÁBITATS E DOMINAÇÃO
DAS ASSEMBLÉIAS POR PLANTAS PIONEIRAS:
EVIDÊNCIAS DE UMA VELHA PAISAGEM DA
FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA”

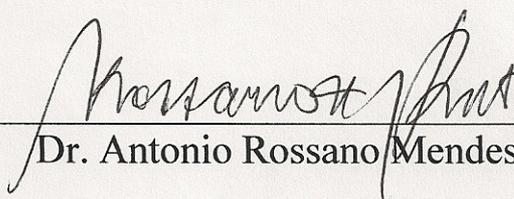
BANCA EXAMINADORA:



Dr. Marcelo Tabarelli (Orientador) – UFPE



Dra. Inara Roberta Leal - UFPE



Dr. Antonio Rossano Mendes Pontes - UFPE

Recife- PE
2009

Dedico esse trabalho a todos que vêm me ensinando a fazer ciência e a minha família, que incondicionalmente me apóia para que isso seja possível.

I. AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos;

À Usina Serra Grande (USGA), ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte para a realização desse trabalho;

Ao Dr. Marcelo Tabarelli pela orientação, oportunidade, confiança e incentivo;

Ao Herbário UFP – Geraldo Mariz, da Universidade Federal de Pernambuco, em especial à curadora Marlene Barbosa, pela compreensão e ajuda, que tornou meu trabalho bem mais fácil;

Às Dr^{as} Inara R. Leal e Jarcilene S. Almeida-Cortez por me deixarem utilizar o Laboratório Interação Planta-Animal para triar e guardar o material coletado;

A Marcondes Albuquerque de Oliveira por compartilhar seus conhecimentos sobre a flora da Usina Serra Grande, que foram fundamentais para a identificação das plântulas;

A Severino Rodrigo Ribeiro Pinto (Biu) pela sua boa vontade de nos conduzir em todas as viagens, como também por sua ajuda em campo. Biu, com toda certeza sem a sua ajuda não teríamos terminado o campo tão rápido;

A Marcos Gabriel Figueiredo Mendes pela confecção dos mapas para coletas dos dados;

À Danielle Gomes Pereira de Lima (Danidark) pela ajuda na coleta das plântulas;

A Felipe Pimentel Lopes de Melo e a Antônio Venceslau de Aguiar Neto (Patriota) pela ajuda e críticas no manuscrito e por todas as palavras de apoio. Obrigada!

Aos membros da banca examinadora;

A Severino Rodrigo Ribeiro Pinto (Biu), Marcos Gabriel Figueiredo Mendes e Danielle Gomes Pereira de Lima (Danidark) por todos os momentos de descontração e alegria em campo. Isso que é equipe;

Aos amigos Antônio Venceslau de Aguiar Neto (Patriota), Bruno Karol Cordeiro Filgueiras, Edgar Alberto do Espírito Santo, Elânie Maria dos Santos Ribeiro, José Domingos Ribeiro Neto, Juliana Gomes Pessoa, Laura Carolina Leal de Sousa, Manoel Vieira de Araujo Junior, Úrsula Andres Silveira da Costa pela agradável convivência no alojamento em Serra Grande.

À Marinalva e Caetano pelo amparo em Iateguara;

Ao povoado de Coimbra pelo acolhimento e principalmente pelo carinho de todas as crianças;

A todos os integrantes dos laboratórios de Ecologia Vegetal, de Interação Planta-Animal e de Ecologia e Restauração da Biodiversidade pela amizade e saudável ambiente de trabalho;

A todos os professores do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal pelos ensinamentos;

Aos amigos de curso Anacy Muniz Miranda, Danielle Gomes Pereira de Lima, Gabriel Figueiredo Mendes, José Domingos Ribeiro Neto, Lenyneves Duarte Alvino, Luiz Oliveira da Costa Filho, Marcelo Sobral Leite, Marina de Sá Costa Lima, Mateus Dantas de Paula, Mércia Patrícia Pereira Silva e Sheila Milena Neves Araújo Soares pela amizade e incentivo;

À Catarina Maria Aragão de Melo, Giselly Maria de Sá Santana e Lidiane Pereira de Albuquerque pela amizade;

A Jean Carlos Santos pelo apoio e incentivo;

À Walkiria Rejande de Almeida pela ajuda e incentivo incondicional em todas as etapas do Mestrado e à Manoel Vieira de Araujo Junior pela revisão no manuscrito e apoio;

E em especial a toda minha família, sem a qual nada disso seria possível, pela confiança, torcida, companheirismo, estímulo, apoio e amor. Amo muito vocês!

Muito obrigada!

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1. Riqueza de espécies arbóreas nos estágios de adulto, juvenis e plântulas em uma paisagem da floresta Atlântica hiper-fragmentada ao norte do estado de Alagoas, Brasil. As barras representam o erro padrão.....39
- FIGURA 2. Percentual de espécies e indivíduos de espécies arbóreas pioneiras nos estágios de adultos, juvenis e plântulas em uma paisagem da floresta Atlântica hiper-fragmentada ao norte do estado de Alagoas, Brasil. As barras representam o erro padrão.....40
- FIGURA 3. Percentual de espécies e indivíduos de espécies arbóreas com sementes pequenas nos estágios de adultos, juvenis e plântulas em uma paisagem da floresta Atlântica hiper-fragmentada ao norte do estado de Alagoas, Brasil. As barras representam o erro padrão.....41
- FIGURA 4. Similaridade taxonômica entre os três estágios ontogenéticos das espécies arbóreas em 20 fragmentos, localizados na Usina Serra Grande, Brasil. Adultos (círculos pretos) juvenis (círculos brancos) plântulas (triângulos pretos) ordenados pelo escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS), baseado no índice de Bray-Curtis.....42

LISTA DE TABELAS

TABELA 1.	Análise de espécies indicadoras dos três estágios ontogenéticos das espécies arbóreas em 20 fragmentos, localizados na Usina Serra Grande, Brasil. ER: Estratégia de regeneração; Grupo: 1 adultos , 2 juvenis e plântulas; IV: Valor de indicação; VI: Aleatorização entre os grupos.....	36
-----------	--	----

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	vi
LISTA DE TABELAS	vii
1. APRESENTAÇÃO	1
2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	3
2.1 Fragmentação Florestal	3
2.2 Regeneração Florestal	7
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	9
4. MANUSCRITO	16
RESUMO	18
ABSTRACT	19
MÉTODOS.....	22
RESULTADOS	25
DISCUSSÃO.....	27
5. CONCLUSÕES.....	43
6. RESUMO	44
7. ABSTRACT	45
8. ANEXO.....	46

1. APRESENTAÇÃO

Nas últimas décadas, a crise na biodiversidade mundial tem adquirido uma enorme relevância nos estudos de ecologia e da biologia da conservação, principalmente buscando a compreensão dos processos que conduzem a perdas de diversidade (DIRZO; RAVEN, 2003). As principais ameaças à diversidade biológica são fortemente associadas à ação antrópica, incluindo as modificações nas paisagens naturais, seja pelo uso intenso da terra para fins agropecuários ou pela intensa urbanização (WRIGHT; MULLER-LANDAU, 2006; FISCHER; LINDENMAYER, 2007). Esses processos vêm ocorrendo em vários ecossistemas como, por exemplo, na floresta Atlântica, que tem apresentado altos índices de perda de habitat e fragmentação, com apenas 12% da área original onde mais de 80% fragmentos florestais são menores que 50 ha (METZGER, 2009). Tudo isso tem sido consequência de um sinergismo entre o intenso processo de desmatamento atrelado ao cultivo de cana-de-açúcar, à pressão de corte seletivo, à caça e ao fogo (COIMBRA-FILHO; CÂMARA, 1996; SILVA; TABARELLI, 2000; TABARELLI *et al.*, 2004).

Em resposta à nova configuração do habitat, resultado da redução da área da floresta, das mudanças nas características abióticas e bióticas dos fragmentos florestais e do aumento do isolamento entre eles, existe uma diminuição na possibilidade de re-colonização das espécies, aumentando o risco de extinções (HANSKI; GILPIN, 1997; HENLE *et al.*, 2004). Tal processo desencadeia uma sucessão de mudanças drásticas na estrutura e na composição das assembléias de plantas (LAURANCE, 2001; HOBBS; YATES, 2003). De maneira geral, as principais alterações que ocorrem num fragmento florestal envolvem: (1) aumento na mortalidade de árvores tolerantes à sombra e emergentes, (2) proliferação de espécies pioneiras, (3) aumento na taxa de herbivoria e predação de sementes e (4) a interrupção de eventos de polinização e dispersão de sementes (BENITIZ-MALVIDO, 1998; SILVA; TABARELLI, 2000; LAURANCE *et al.*, 2002; OLIVEIRA *et al.*, 2004; MELO *et al.*, 2006; OLIVEIRA *et al.*, 2008). Em consequência, ocorre uma limitação no recrutamento e no estabelecimento de várias espécies arbóreas em todas as fases dos seus ciclos de vida.

Deste modo, o processo de fragmentação florestal indicaria perdas direcionais na composição funcional e taxonômica das assembléias de árvores, modificando mecanismos chaves que controlam a regeneração florestal. Isso sugere que, futuramente, esses fragmentos abrigarão apenas uma pequena parcela da flora original e, por consequência, não alcançarão a complexidade estrutural e ecológica de uma floresta madura. Sendo assim, o presente trabalho

buscou avaliar como a fragmentação pode levar a mudanças na composição taxonômica e funcional entre estágios ontogenéticos (plântulas, juvenis e adultos) da assembléia de árvores.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Fragmentação Florestal

A fragmentação florestal consiste na transformação de uma paisagem florestada contínua em um conjunto de fragmentos menores, os quais permanecerão imersos em um novo tipo de habitat não florestado (VALLADARES *et al.*, 2006). Esse fenômeno tem ocorrido em todo o mundo, com uma taxa de desmatamento anual excedendo os 150.000 km² só em áreas de florestas tropicais (WHITMORE, 1997). A criação dessas paisagens severamente fragmentadas, afeta negativamente a diversidade de espécies, resultando em uma redução na densidade populacional de animais e plantas e conduzindo muitas espécies à extinção (DIDHAM *et al.*, 1996; KRUESS; TSCHARNTKE, 2000).

As modificações nas paisagens podem estar associadas a alterações sofridas pelo habitat, relacionadas principalmente a subdivisão e perda de habitats (FISCHER; LINDENMAYER, 2007). Essas alterações nos habitats conduzem a uma imediata redução da área dos fragmentos e, dependendo de seu tamanho, ocorre um declínio no número de espécies, principalmente aquelas que necessitam de uma grande área de uso (TURNER, 1996; TABARELLI *et al.*, 2004). Outra grave consequência da fragmentação é o isolamento entre os fragmentos, que também ocasiona mudanças nas taxas de migração e dispersão das populações de plantas e animais, levando a uma diminuição da variabilidade genética através de processos como: deriva gênica, depressão endogâmica e redução do fluxo gênico, acarretando também em um declínio populacional (CORDEIRO; HOWE, 2001).

As modificações também podem ocorrer em resposta às condições da paisagem, como, por exemplo, o efeito de borda (FISCHER; LINDENMAYER, 2007), que ocorre em resposta a uma mudança na estrutura da floresta e no seu entorno, acarretando em modificações nas condições abióticas e bióticas da floresta (LOVEJOY *et al.*, 1986; MURCIA, 1995). O efeito de borda pode ser dividido em três tipos: (1) os abióticos, provocados por mudanças nas condições ambientais dos fragmentos, relacionadas a proximidade da floresta com a matriz circundante e estruturalmente dissimilar, (2) os biológicos diretos, envolvendo alterações na abundância e na distribuição das espécies, devido às alterações físicas próximas à borda e determinada pela tolerância fisiológica das espécies às condições da borda, e (3) os biológicos indiretos, os quais envolvem mudanças nas interações ecológicas entre as espécies tais como

polinização, herbivoria, parasitismo, predação, dispersão de sementes e competição (ver MURCIA, 1995).

Em uma escala local, o efeito de borda modifica completamente as características abióticas (*e.g.* aumento da temperatura e da turbulência dos ventos e redução da umidade) nas porções dos fragmentos mais próximas a borda da floresta (MURCIA, 1995; LAURENCE *et al.*, 2002). Isso pode causar mudanças na estrutura da comunidade de árvores devido a uma elevada taxa de mortalidade, resultantes principalmente da elevada turbulência e do estresse fisiológico em decorrência das novas condições do ambiente (FERREIRA; LAURANCE, 1997). Assim, com o passar do tempo, os fragmentos florestais tendem a perder biomassa e tornar-se menos estratificados (LAURANCE *et al.*, 2000; LAURANCE, 2001; OLIVEIRA *et al.*, 2004). Em relação ao recrutamento de plântulas, também se verifica uma alta mortalidade devido ao aumento de serrapilheira e a danos físicos (NIGEL *et al.*, 2000), como, também, pela diminuição de nichos favoráveis à germinação das espécies tolerantes à sombra, culminando em uma redução no estabelecimento de novos indivíduos (SIZER; TANNER, 1999; BRUNA, 1999; LAURANCE *et al.*, 2002; TABARELLI *et al.*, 2004). Por outro lado, este ambiente fica mais propício à colonização por espécies de plantas pioneiras e, em consequência disso, a assembléia de plantas nas bordas florestais e em pequenos fragmentos é dominada por essas espécies (LAURANCE *et al.*, 2006). De fato, isso foi observado recentemente em uma área de floresta Atlântica no nordeste do Brasil, dominada por fragmentos bastante antigos, isolados há, no mínimo, 60 anos, onde se verificou que a paisagem era dominada principalmente por uma assembléia de espécies de árvores pioneiras (OLIVEIRA *et al.*, 2004; GRILLO, 2005).

Em alguns casos, o tipo da matriz ou isolamento entre os fragmentos poderá ser permeável ou constituir uma barreira à movimentação dos polinizadores (PORTO *et al.*, 2006). Como resultado de mais essa consequência do processo de fragmentação, ocorrem alterações no comportamento das espécies e/ou entre as interações inter-específicas (LOVEJOY *et al.*, 1986; TURNER, 1996; SILVA; TABARELLI, 2000). Por exemplo, a fragmentação florestal afeta a diversidade de polinizadores entre áreas de borda e interior de floresta ou em pequenos fragmentos, sendo os polinizadores especialistas os mais afetados por serem mais vulneráveis as novas condições do habitat (GHAZOUL, 2004; GIRÃO *et al.*, 2007). Deste modo, as espécies vegetais que dependem do serviço desses organismos têm seu sucesso reprodutivo prejudicado. Já os polinizadores generalistas, seriam os menos afetados, o que garantiria um alto fluxo de pólen entre os fragmentos florestais (SIMBERLOFF, 1988;

DICK, 2001). A fragmentação também altera o comportamento de forrageio de alguns polinizadores, aumentando o tempo de visita em um mesmo indivíduo ou flor que, por consequência aumenta o nível de auto-polinização, reduzindo a produção de sementes em espécies auto-incompatíveis (AIZEN; FEINSINGER, 1994; CASCANTE *et al.*, 2002; FUNCHS *et al.*, 2003). Desta forma, a fragmentação de habitat altera a dinâmica do fluxo de pólen, implicando em um menor sucesso reprodutivo das espécies e, dessa maneira, diminuindo a produção de frutos e sementes.

A ausência de animais frugívoros de médio e grande porte nos fragmentos, também pode interferir no desempenho das árvores prejudicando principalmente, aquelas espécies que possuem grandes sementes e que necessitam desses frugívoros para realizar os serviços de dispersão, tornando-as mais vulneráveis ao colapso demográfico (CORDEIRO; HOWE, 2001; MELO *et al.*, 2006; TERBORGH; NUÑEZ-ITURRI, 2006). Silva e Tabarelli (2000) estimaram que aproximadamente 34% da flora da floresta Atlântica nordestina pode se extinguir regionalmente, principalmente em consequência da interrupção dos processos de dispersão de seus diásporos. Os referidos autores ainda sugerem que a floresta pode vir a ser dominada por espécies de plantas dispersas por mecanismos abióticos e por pequenos vertebrados frugívoros, em ambos os casos, espécies menos vulneráveis aos efeitos do processo de fragmentação florestal. De fato, Melo e colaboradores (2006), observaram a chuva de sementes entre os habitats de borda e interior de uma área de floresta Atlântica nordestina e verificou uma menor frequência de grandes sementes em áreas de borda, o que poderia evidenciar a ausência de dispersores nesses locais, refletindo em um menor estabelecimento de plântulas com grandes sementes em áreas de borda e em pequenos fragmentos quando comparados a áreas de interior de floresta. Outro problema advindo da ausência de dispersores é a agregação de sementes próximas a plantas mãe, resultando em uma maior suscetibilidade aos fatores denso-dependentes, como competição, predação e herbivoria, aumentando assim, o fracasso no recrutamento das plântulas (JANZEN, 1970; DENSLOW *et al.*, 1991; SILVA *et al.*, 2007). Além disso, o relaxamento das forças topo-base também pode ocorrer, o que resultaria na liberação ecológica de herbívoros e predadores de sementes causadas pela extinção de seus predadores, culminando na redução no recrutamento de sementes e plântulas devido ao aumento de seus herbívoros e predadores (BENITEZ-MALVIDO, 1998; BRUNA, 1999; TERBORGH *et al.*, 2001; ALMEIDA *et al.*, 2008).

Assim, os efeitos da fragmentação podem atingir direta ou indiretamente todos os estágios ontogenéticos de inúmeras espécies arbóreas, desencadeando perdas direcionais no recrutamento e no estabelecimento de certos grupos funcionais que possuem histórias de vida similares e que são desfavorecidos pela pressão do ambiente (LAURANCE, 2001; TABARELLI; GASCON, 2005). Como exemplo, espécies especialistas de habitat, isto é, aquelas que apresentam requerimentos ecológicos restritos a certas condições ambientais, são freqüentemente substituídas por espécies generalistas (MCKINNEY; LOCKWOOD, 1999). Essas espécies generalistas suportam uma maior variedade de condições ambientais e/ou são mais favorecidas pelas novas condições, de modo que passam a dominar o ambiente, tanto em número de espécies como em número de indivíduos (MCKINNEY; LOCKWOOD, 1999). Como consequência disso, as florestas fragmentadas tendem a reter apenas um subgrupo não-aleatório de espécies da flora original (LAURANCE, 2001; TABARELLI; GASCON, 2005).

Recentemente, estudos realizados em uma paisagem severamente fragmentada, sugerem níveis alarmantes de empobrecimento e de perda não-aleatória de grupos ecológicos com estratégias distintas de reprodução. Por exemplo, Oliveira *et al.*, (2008), mostraram o colapso estrutural da flora arbórea, com o empobrecimento das espécies de grandes árvores, principalmente aquelas do estrato emergente. Girão *et al.*, (2007), também apontaram a redução da diversidade funcional da flora arbórea, com o empobrecimento de espécies polinizadas por morcegos, aves, mamíferos e esfingídeos, que é dominada por espécies polinizadas por invertebrados generalistas. Santos *et al.*, (2008), demonstram que a flora arbórea de áreas de borda e pequenos fragmentos é mais similar a flora de áreas em regeneração (< 45 anos) do que áreas de floresta madura. Deste modo, a fragmentação florestal em uma paisagem antiga sugere mudanças na estrutura e na composição funcional e taxonômica das assembléias de árvores, com perdas não-aleatórias de grupos ecológicos (*e.g.* espécies tolerantes à sombra, com polinizadores especializados e com grandes sementes) e a dominação de outros grupos (*e.g.* espécies pioneiras, com polinizadores generalistas e com pequenas sementes). Isso impediria o avanço da regeneração para estádios sucessionais mais complexos, uma vez que os processos-chave à manutenção de populações de árvores estão sendo modificados.

2.2 Regeneração Florestal

A regeneração florestal pode ser definida como o processo em que uma floresta perturbada atinge características de floresta madura (SALDARRIAGA; UHL, 1991). A velocidade da regeneração depende da intensidade da perturbação, entretanto, para ser iniciada, requer a interrupção da fonte perturbadora (UHL *et al.*, 1981; TABARELLI, 1997). A perturbação pode ser natural (*e.g.* clareiras naturais, enchentes e furacões) ou antrópica (*e.g.* agricultura e extração seletiva de madeira) (HARTSHORN, 1980; TERBORGH, 1992). De maneira geral, o avanço para estádios sucessionais mais tardios é caracterizado por mudanças direcionais da estrutura (aumento de área basal, densidade e estratificação do dossel), riqueza e composição de espécies e no funcionamento do ecossistema (ciclagem de nutrientes, produtividade primária líquida e luminosidade) (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001).

Para facilitar o entendimento da dinâmica de regeneração das florestas, muitos autores procuram classificar as espécies em diferentes grupos funcionais o que permite o reconhecimento das estratégias sucessionais (KAGEYAMA; CASTRO, 1989; BROWN; LUGO, 1990; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Para tanto, as espécies de árvores têm sido classificadas de acordo com suas preferências por luz durante as fases de germinação, estabelecimento e crescimento (DENSLOW, 1980; SWAINE; WHITMORE, 1988). Por exemplo, baseados nos requerimentos para a germinação e no estabelecimento das plântulas, as espécies arbóreas podem ser classificadas em duas estratégias, resumidamente definidas como pioneiras e tolerantes à sombra (DENSLOW, 1980; SWAINE; WHITMORE, 1988; WHITMORE, 1989). As espécies pioneiras tipicamente possuem sementes pequenas, os jovens se estabelecem em clareiras naturais, enquanto que as tolerantes à sombra possuem semente maior e podem germinar sob o dossel fechado da floresta e persistir como juvenis ou crescer vagarosamente (HARTSHORN, 1978; SWAINE; WHITMORE, 1988; SCHUPP *et al.*, 1989).

A regeneração florestal é controlada pelos mecanismos de limitação no recrutamento nas fases iniciais do ciclo de vida das plantas (ALVES; METZGER, 2006). Essa limitação pode ser devido a um pequeno número de sementes produzidas e/ou dispersas, ou mesmo a processos pós-dispersão que afetam o sucesso de estabelecimento de plântulas (ALVES; METZGER, 2006). Em ambientes de florestas tropicais, diferenças no sucesso de estabelecimento ocorrem basicamente devido a mudanças nas taxas de germinação, competição, herbivoria e estresse hídrico e microclimático, que alteram a sobrevivência e o

crescimento das plântulas (BROKAW, 1985; CLARK; CLARK, 1989; DENSLOW; GUZMAN, 2000). Assim, a regeneração florestal após um distúrbio ocorre através da produção de sementes ou rebrota, pelo recrutamento das plântulas sobreviventes e pela contribuição do banco de sementes do solo e/ou provenientes da chuva de sementes (UHL *et al.*, 1981).

No entanto, a perturbação contínua de uma área pode levar ao esgotamento progressivo do banco de sementes e de plântulas, tornando mais restrita a regeneração para estádios sucessionais tardios (KAGEYAMA; CASTRO, 1989). Como por exemplo, o aumento da predação e herbivoria (TERBORGH *et al.*, 2001; TABARELLI; PERES, 2002; WIRTH *et al.*, 2008). Restam, portanto, os eventos de dispersão de sementes (i.e., chuva de sementes) como o principal mecanismo de reestabelecimento da vegetação (UHL, 1982; BAIDER *et al.*, 2001). No entanto, a composição da chuva de sementes depende da composição florística dos arredores, da disponibilidade e comportamento dos animais dispersores de sementes, da distância e do tipo da fonte de propágulos mais próxima (*e.g.*, floresta madura) (DIRZO; MIRANDA, 1990; HARDWICK *et al.*, 1997; GUARIGUATA; PINARD, 1998; SILVA; TABARELLI, 2000; CORDEIRO; HOWE, 2001; TABARELLI; PERES, 2002; MELO, 2004), como, também, da garantia da sobrevivência das plântulas devido à curta viabilidade das sementes e da necessidade de microhabitats favoráveis ao seu estabelecimento (UHL *et al.*, 1981; GARWOOD, 1983; UHL, 1987).

Devido a sua complexidade, é necessário um conhecimento sobre o processo de regeneração das florestas, para posterior identificação das barreiras ecológicas que dificultam ou impedem a regeneração natural e diminuem a resiliência do ecossistema (ENGEL; PARROTA, 2003). Deste modo, alterações na estrutura do componente de regeneração, como diminuição na riqueza e mudanças na composição funcional e taxonômica das comunidades de árvores, poderiam ser bons indicadores do processo de regeneração, partir disso, seria possível propor efetivamente ações de recuperação, manejo e restauração dos ecossistemas de florestas tropicais (ENGEL; PARROTA, 2003).

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIZEN, M.A.; FEINSINGER, P. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. **Ecology**, v. 75, p. 330-351. 1994.
- ALMEIDA, W.R.; WIRTH, R.; LEAL, I.R. Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 129, p. 251-257, 2008.
- ALVES, L.F.; METZGER, J. P. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. **Biota Neotropica** 6(2), 2006.
- BAIDER, C.; TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. The soil seed bank during Atlantic forest regeneration in southeast Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 61, p. 35-44. 2001.
- BENITEZ-MALVIDO, J. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. **Conservation Biology**, v. 12, p. 380-389. 1998.
- BROKAW, N.V. L. Gap-phase regeneration in a tropical forest. **Ecology**, v. 66, p. 682-687, 1985.
- BROWN, S.; LUGO, A.E. Tropical secondary forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 6, p. 1-31, 1990.
- BRUNA, E.M. Seed germination in rainforest fragments. **Nature**, v. 402, p. 139, 1999.
- CASCANTE, A.; QUESADA, M.; LOBO, J.J.; FUCHS, E.A. Effects of dry forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. **Conservation Biology**, v. 16, p. 137-147. 2002.
- CLARK, D.B.; CLARK, D.A. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. **Oikos**, v. 55, p. 225-230. 1989.
- COIMBRA-FILHO, A. F.; CÂMARA, I. G. **Os Limites Originais do Bioma Mata Atlântica na Região Nordeste do Brasil**. Rio de Janeiro: Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza (FBCN), 1996.
- CORDEIRO, N.J.; HOWE, H.F. Low recruitment of trees dispersed by animals on African forest fragments. **Conservation Biology**, v. 15, p. 1733-1741. 2001.
- DENSLOW, J.S. Gap partitioning among tropical forest trees. **Biotropica**, v. 12, p. 45-47. 1980.

- DENSLOW, J.S.; GUZMAN, S. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. **Journal of Vegetation Science**, v. 11, p. 201-212. 2000.
- DENSLOW, J.S.; NEWELL, E.; ELLISON, A.M. The effect of understory palms and cyclanthus on the growth and survival of Inga seedlings. **Biotropica**, v. 23, p. 225-234. 1991.
- DICK, C.W. Genetic rescue of remnant tropical tree by an alien pollinator. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 268, p. 2391-2396. 2001.
- DIDHAM, R.K.; GHAZOUL, J.; STORK, N.E.; DAVIS, A.J. Insects in fragmented forests: a functional approach. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 11, p. 255-260. 1996.
- DIRZO, R.; MIRANDA, A. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity: a sequel to John Terborgh. **Conservation Biology**, v. 4, p. 444-447. 1990.
- DIRZO, R.; RAVEN, P. H.. Global state of biodiversity and loss. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 28, p. 137-167. 2003.
- ENGEL, V. L.; PARROTA, J.A. Definindo a restauração ecológica: tendências e perspectivas mundiais. In **Restauração ecológica de ecossistemas naturais** (P. Y. Kageyama, R.E. Oliveira, L.F.D. Moraes, V. L. Engel; F.B. Gandarra, eds). Fundação de Estudos e Pesquisas Agrícolas Florestais, Botucatu, 2003, p. 1-26.
- FERREIRA, L.; LAURANCE, W.F. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. **Conservation Biology**, v. 3, p. 797-801. 1997.
- FISCHER, J.; LINDENMAYER, D.B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, p. 265-280. 2007.
- FUCHS E.J.; LOBO, J.A.; QUESADA, M. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *pachira quinata*. **Conservation Biology**, v. 17, p. 149-157. 2003.
- GARWOOD, N.C. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. **Ecological Monographs**, v. 53, p. 159-181. 1983.
- GHAZOUL, J. Alien abduction: disruption of native plant-pollinator interactions by invasive species. **Biotropica**, v. 36, p. 156-164. 2004.
- GIRÃO, L.C.; LOPES, A.V.; TABARELLI, M.; BRUNA, E.M. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. **PLoS One**, e908. 2007.

- GRILLO, A.S. **As implicações da fragmentação e da perda de habitats sobre a assembléia de árvores na floresta Atlântica ao norte do São Francisco.** Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil. 2005.
- GUARIGUATA, M.R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, p. 185-206. 2001.
- GUARIGUATA, M.R.; PINARD, M.A. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical trees: implications for natural forest management. **Forest Ecology and Management**, v. 112, p. 87-99, 1998.
- HANSKI, I.A.; GILPIN, M.E. **Metapopulation Biology. Ecology, Genetics, and Evolution.** San Diego, London, Academic Press. 1997.
- HARDWICK, K.; HEALEY, J.; ELLIOTT, S.; GARWOOD, N.; ANUSARNSUNTHORN, V. Understanding and assisting natural regeneration processes in degraded seasonal evergreen forests in northern Thailand. **Forest Ecology and Management**, v. 99, p. 203-214. 1997.
- HARTSHORN, G.S. Neotropical rainforest dynamics. **Biotropica**, v. 12, p. 23-30. 1980.
- HARTSHORN, G.S. **Treefalls and tropical forest dynamics. In: Tropical Trees as Living Systems.** (P.B. Tomlinson; M.H. Zimmermann eds). Cambridge University Press, New York, p. 617-638, 1978.
- HENLE, K.; DAVIES, K.F.; KLEYER, M.; MARGULES, C.; SETTELE, J. Predictors of species sensitivity to fragmentation. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 207-251. 2004.
- HOBBS, R.J.; YATES, C.J. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. **Australian Journal of Botany**, v. 51, p. 471-488. 2003.
- JANZEN, D.H. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. **American Naturalist**, v. 104, p. 501-528. 1970.
- KAGEYAMA, P. Y.; CASTRO, C.F.A. Sucessão secundária, estrutura genética e plantações de espécies arbóreas nativas. *Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais*, v. 41/42, p. 83-93. 1989
- KRUESS, A.; TSCHARNTKE, T. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. – **Oecologia**, v. 122, p. 129-137. 2000.

- LAURANCE, W.F, DELAMONICA, P.; LAURANCE, S.G.; VASCONCELOS, H.L.; LOVEJOY, T.E. Rainforest fragmentation kills big trees. **Nature**, v. 404, p. 836-836. 2000.
- LAURANCE, W.F. Fragmentation and plant communities: synthesis and implications for landscape management. In: BIERREGAARD, Jr. R.O.; GASCON, C.; LOVEJOY, T.E.; MESQUITA, R.C.G. (eds.). **Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest**. Yale University Press, New Haven. 2001. p. 158-168.
- LAURANCE, W.F.; LOVEJOY, L.E.; VASCONCELOS, H.L.; BRUNA, E.M.; DIDHAM, R.K.; STOUFFER, P. C.; GASCON, C.; BIERREGAARD JR, R.O.; LAURANCE, S.G.; SAMPAIO, E. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation Biology**, v. 16, p. 605-618. 2002
- LAURANCE, W.F.; NASCIMENTO, H.E.M.; LAURANCE, S.G.; ANDRADE, A.; RIBEIRO, J.E.L.S.; GIRALDO, G.P. ; LOVEJOY, T.E.; CONDIT, R.; CHAVE, J, HARMS, K.E.; D'ÂNGELO, S. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, p. 19010-19014. 2006A.
- LAURANCE, W.F.; NASCIMENTO, H.E.M.; LAURANCE, S.G.; ANDRADE, A.C.; FEARNSIDE, F.; RIBEIRO, J.E.L.S.; CAPRETZ, R.L. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. **Ecology**, v. 87, p. 469-482. 2006B.
- LOVEJOY, T.E.; BIERREGAARD, R.O. Jr.; RYLANDS, A.B.; MALCOLM, J.R.; QUINTELA, C.E.; HARPER, L.H.; BROWN JR.; K.S.; POWELL, A.H.; POWELL, G.V. N.; SCHUBART, H.O.R. e HAYS, M.B. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: SOULÉ, M.E. (Ed.). **Conservation biology: the science of scarcity and diversity**, Sinauer, Sunderland, 1986, p. 257-285.
- MCKINNEY, M.L.; LOCKWOOD, J.L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Tree**, v. 14, p. 450-453. 1999
- MELO, F.P. L. **O papel do efeito de borda sobre a chuva de sementes e o recrutamento inicial de plântulas: o caso das grandes sementes**. Tese de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil. 2004.
- MELO, F.P. L.; DIRZO, R.; TABARELLI, M. Biased seed rain in forest edges: evidence from the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v. 132, p. 50-60. 2006.
- METZGER, J.P. Conservation issues in the Brazilian Atlantic Forest, **Biological Conservation**, v.142, p.1138–1140, 2009.

- MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 10, p. 58-62, 1995.
- NIGEL, C.S.; TANNER, E.V. J.; FERRAZ, I.D.K. Edges effects on litterfall mass and nutrient concentrations in forest fragments in central Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, v16, p. 853-863.2000.
- OLIVEIRA, M.A.; GRILLO, A.S.; TABARELLI, M. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. **Oryx**, v. 38, p. 389-394. 2004.
- OLIVEIRA, M.A.; SANTOS, A.M.M.; TABARELLI, M. Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. *Forest Ecology and Management*. In Press, doi:10.1016/j.foreco.2008.07.014. 2008.
- PORTO, K.; CORTEZ, J.A.; TABARELLI, M. **Diversidade biológica e conservação da floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, Coleção Biodiversidade 14. 2006.
- SALDARRIAGA, J. G.; UHL, C. Recovery of forest vegetation following slash-and-burn agriculture in the upper rio Negro, pp. 303-312. In: A. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore; M. Hadley (eds.), **Tropical rain forest: regeneration and management**, Blackwell, New York. 1991,
- SANTOS, B.A.; PERES, C.A.; OLIVEIRA, M.A.; GRILLO, A.; ALVES-COSTA, C.P. ; TABARELLI, M. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 141,p. 249–260. 2008.
- SCHUPP, E. W.; HOWE, H. F.; AUGSPURGER, C. K; LEVEY, D. J. Arrival and survival in tropical treefall gaps. **Ecology**, v. 70, p. 562-564, 1989.
- SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. **Nature**, v. 404, p. 72-73. 2000.
- SILVA, P.S.D.da ; LEAL, I.R.; WIRTH, R.; TABARELLI, M . Harvesting of *Protium heptaphyllum* Aublet (March.) seeds (Burseraceae) by the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. promotes seed aggregation and seedling mortality. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, p. 553-560, 2007.
- SIMBERLOFF, D. S. The contribution of population and community biology to conservation science. **Annual review of ecology and systematics**, v. 19, p. 473-511. 1988.
- SIZER, N.; TANNER, V. J. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. **Biological Conservation**, v. 91, p. 135-142. 1999.

- SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. **Vegetatio**, v. 75, p. 81-86. 1988.
- TABARELLI, M. **A regeneração da floresta Atlântica Montana**, Tese de doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1997.
- TABARELLI, M.; GASCON, C. Lessons from fragmentation research: improving management and policy guidelines for biodiversity conservation. **Conservation Biology**, v. 19, p. 734-739. 2005.
- TABARELLI, M.; PERES, C.A. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. **Biological Conservation**, v. 106, p. 165-176. 2002.
- TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C.; GASCON, C. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 419-1425. 2004.
- TERBORGH, J. Maintenance of biodiversity in tropical forests. **Biotropica**, v. 24, p. 283-292. 1992.
- TERBORGH, J.; LOPEZ, L.; NUÑEZ, P. ; RAO, M.; SHAHABUDDIN, G.; ORIHUELA, G.; RIVREOS, M.; ASCANIO, R.; ADLER, G. H.; LAMBERT, T. D.; BALBAS, L. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. **Science**, v. 294, p. 1923-1926. 2001.
- TERBORGH, J.; NUÑEZ-ITURRI, G. Dispersal-free tropical forests await an unhappy fate. In: LAURANCE, W.F.; PERES, C.A. (eds.). **Emerging threats to tropical forests**, The University of Chicago Press, Chicago, 2006. pp. 241-252.
- TURNER, I.M. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidences. **Journal of Applied Ecology**, v. 33, p. 200-209. 1996.
- UHL, C. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. **Journal of Ecology**, v. 75, p. 377-407. 1987.
- UHL, C. Recovery following disturbances of different intensities in the Amazon rain forest of Venezuela. **Interciencia**, v. 7, p. 19-24. 1982.
- UHL, C.; CLARK, C.; CLARK, H.; MURPHY, P. Early plant succession after cutting and burning in the upper rio Negro of the Amazon Basin. **Journal of Ecology**, v. 69, p. 631-649. 1981.
- VALLADARES, G.; SALVO, A.; CAGNOLO, L. Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. **Conservation Biology**, v. 20, p. 212-217. 2006.

- WHITMORE, T.C. Changes over twenty-one years in the Kolombangara rain forests. **Journal of Ecology**, v. 77, p. 469-483, 1989.
- WHITMORE, T.C. **Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In: Tropical forest remnants: ecology management, and conservation of fragmented communities** (W.F. Laurance; R.O. Bierregaard Jr, eds). The University of Chicago Press, Chicago; London, 1997. p. 3-12.
- WIRTH, R.; MEYER, S.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M.. Plant-herbivore interactions at the forest edge. **Progress in Botany**, v. 68, p. 423-448, 2008.
- WRIGHT, S. J.; MULLER-LANDAU, H. C. The future of tropical forest species. **Biotropica**, v. 38, p. 287–301. 2006.

4. MANUSCRITO

**FRAGMENTAÇÃO DE HABITATS E DOMINAÇÃO DAS ASSEMBLÉIAS
POR PLANTAS PIONEIRAS: EVIDÊNCIAS DE UMA VELHA PAISAGEM
DA FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA**

(MANUSCRITO A SER SUBMETIDO AO PERIÓDICO BIOTROPICA)

**Fragmentação de habitats e dominação das assembléias por plantas pioneiras:
evidências de uma velha paisagem da floresta Atlântica nordestina**

Wanessa Rejane de Almeida¹ & Marcelo Tabarelli²

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Moraes Rego, s/n, Cidade Universitária, Recife-PE; CEP: 50.670-901, Brasil.

²Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Moraes Rego, s/n, Cidade Universitária, Recife-PE; CEP: 50.670-901, Brasil.

RESUMO

A fragmentação florestal tem afetado a capacidade de regeneração de espécies arbóreas nos fragmentos florestais, o que sugere que, futuramente, esses abrigarão apenas uma parcela ínfima da flora original. O presente estudo teve como objetivo comparar: (i) a riqueza da assembléia de plântulas, jovens, e adultos, (ii) avaliar se o banco de plântulas apresenta uma maior proporção de indivíduos de espécies pioneiras e com sementes pequenas, e (iii) se há uma diferenciação taxonômica entre os estágios de plântula, juvenis e adultos. Foram amostradas plântulas (indivíduos com até 50 cm de altura, sem indícios de propagação vegetativa) e juvenis (indivíduos com $DAP \geq 2$ e ≤ 5 cm) em parcelas de 0,1 ha em 20 fragmentos com tamanhos entre 3,4 e 91,1 ha, em uma paisagem severamente fragmenta. A comparação com a flora de adultos foi possível por conta de um levantamento pretérito. Foram encontradas diferenças entre a riqueza de espécies nos três estágios ontogenéticos, com a riqueza do estágio de plântulas apresentando 27% menos espécies que a riqueza no estágio de adultos. Não foi observada diferença entre os estágios de plântulas e juvenis, nem entre juvenis e adultos. Além disso, o estágio de plântulas apresentou em média 10% mais indivíduos e 11% mais espécies arbóreas com sementes pequenas do que o estágio de juvenis. Através da técnica do NMDS, foi identificada uma diferenciação na composição taxonômica entre os estágios ontogenéticos. Nossos resultados sugerem que o longo período de fragmentação florestal mantém a flora arbórea dos fragmentos florestais sempre em estágios iniciais de regeneração, e com a composição funcional e taxonômica simplificadas, não alcançando a complexidade estrutural e ecológica de uma floresta madura.

Palavras-Chave: árvores, composição funcional, composição taxonômica, espécies lenhosas, empobrecimento, juvenis, plântulas, regeneração florestal.

ABSTRACT

Forest fragmentation has affected the ability of tree species to regenerate. Under these circumstances, forest remnants will retain only a limited subset of their original flora. Our study aimed to compare the (i) seedling, sapling, and adult community richness, (ii) evaluate if the seedling bank composition is dominated by pioneers and small seeded species, and (iii) if there is a noticeable taxonomic differentiation among seedlings, saplings, and adults. We sampled saplings (individuals with $DBH \geq 2$ e ≤ 5 cm) and seedlings (all individuals with less than 50 cm high, without evidence of vegetative propagation) in plots of 0.1 ha of 20 fragments of sizes between 3.4 and 91.1 ha, in a severely fragmented landscape. A comparison with adult tree flora was possible by using data of a previous assessment. For each of the three stages ontogenetic, we sampled 1596 individuals of woody species, from 243 species/morphospecies. We found differences on the species richness between the three ontogenetic stages, with the seedling richness being 27% lower than adult richness. We did not observed differences between seedlings and saplings, nor saplings and adults. Moreover, the seedling stage presented 10% more individuals and 11% more species with small seeds than the sapling stage. The NMDS identified taxonomic differentiation between ontogenetic stages. Our results suggest that the lengthy fragmentation process can prevent the tree flora to reach advanced regeneration, leaving the functional and taxonomic composition always analogous to early successional stages.

Key words: forest regeneration, functional composition, impoverishment, sapling, seedling, taxonomic composition, trees, woody species.

MODIFICAÇÕES NAS PAISAGENS NATURAIS SÃO UM DOS PRINCIPAIS FATORES que conduzem à perda da biodiversidade global (Dirzo & Raven 2003) e estão fortemente atreladas à ação antrópica, como, por exemplo, substituição de áreas de floresta madura por áreas agricultáveis e/ou urbanizadas (Wright & Muller-Landau 2006). Essas modificações ocorrem por todo o mundo e vêm transformando paisagens de florestas contínuas em um conjunto de fragmentos florestais pequenos e imersos numa matriz não-florestada (Valladares *et al.* 2006). Tal processo pode provocar sérias mudanças na configuração da paisagem, assim como nas características abióticas e bióticas dos fragmentos florestais levando à alterações na estrutura e dinâmica florestal (Murcia 1995, Laurence *et al.* 2002, Fischer & Lindenmayer 2007).

Uma das conseqüências mais importantes da fragmentação florestal é a alteração das interações planta-animal (Terborgh *et al.* 2001). Por exemplo, a redução ou desaparecimento de polinizadores e de dispersores de sementes pode afetar a produção de frutos/sementes e o movimento de propágulos dentro e entre fragmentos (Silva & Tabarelli 2000, Girão *et al.* 2007). Essas alterações tendem a reduzir o recrutamento das plântulas nos fragmentos florestais, tornando-os mais empobrecidos em longo prazo (Laurance *et al.* 2000). Outra conseqüência da fragmentação é o efeito de borda, que é caracterizado por um grande número de modificações nas condições abióticas da floresta como o aumento na incidência de luz, aumento na temperatura, maior freqüência de queda de árvores devido à turbulência dos ventos laterais, e diminuição na umidade do ar e do solo (Murcia 1995, Laurance *et al.* 2001). Em resposta a essas modificações, muitas espécies vegetais podem ter seu recrutamento e o estabelecimento reduzido devido a altas taxas de mortalidade de plântulas por dessecação, aumento da camada de serrapilheira e elevada queda de árvores e galhos (Benítez-Malvido, 1998, Laurance *et al.* 2001, Hobbs & Yates 2003).

Após a fragmentação, é possível reconhecer alguns grupos funcionais ganhadores como as espécies pioneiras (Oliveira *et al.* 2004). Esse grupo de espécies beneficia-se do aumento da luminosidade e rapidamente domina pequenos fragmentos e bordas florestais (Laurance *et al.* 2006). Por outro lado, é possível reconhecer alguns grupos funcionais perdedores, como as espécies com grandes sementes, polinizadas por vetores especializados e que são dispersas por grandes vertebrados (Girão *et al.* 2007, Santos *et al.* 2008). Essas espécies têm suas taxas de dispersão reduzidas devido à extinção dos frugívoros de médio e grande porte e chegam a tornar-se ausentes na chuva de sementes de áreas próximas às bordas florestais (Silva & Tabarelli 2000, Melo *et al.* 2006). As espécies com estratégias de vida associadas a habitats perturbados e cujos processos ecológicos como a dispersão de sementes não sofreram grandes alterações com a fragmentação, passam a dominar o ambiente (Laurance *et al.* 2006). Por outro lado, as espécies com estratégias de vida associadas à floresta madura e cujos processos ecológicos de manutenção de suas populações foram severamente alterados, reduzem sua representatividade nas assembléias de árvores, com conseqüências para os juvenis e as plântulas. Como resultado, os fragmentos tendem a apresentar uma flora mais simples e homogênea em termos taxonômicos e funcionais (McKinney & Lockwood 1999, Henle *et al.* 2004).

Entretanto, se os processos ecológicos perdidos ou alterados com a fragmentação fossem capazes de se reestabelecer em longo prazo (décadas), seria razoável esperar que a flora arbórea se recompusesse ao longo do tempo (Butler & Chazdon 1998). Por outro lado, se nos processos ecológicos (*e.g.* baixas taxas de dispersão de semente e polinização) são afetados por perturbações duradouras ou até permanentes (*e.g.* efeito de borda, fogo, caça), é razoável esperar que a regeneração desses fragmentos seja: (1) incapaz de recompor uma flora arbórea semelhante à originalmente presente (Tabarelli *et al.* 2008) ou num cenário mais extremo, (2)

a regeneração pode chegar a ser “retrogressiva” e dar sinais de na erosão de biodiversidade dentro dos grupos funcionais mais vulneráveis devido às contínuas fontes de perturbação. Se isso é correto, sinais de empobrecimento e conseqüente simplificação da flora dos fragmentos florestais devem ser facilmente percebidos nas fases de plântula e/ou jovens. Portanto, uma comparação da composição funcional e taxonômica entre assembléias de plântulas, jovens e adultos em fragmentos florestais, deve indicar que o “pool” regenerativo (i.e. jovens e plântulas) seja similar a composição dos adultos. Isso sugeriria uma permanência ou pouca modificação e nenhum incremento da diversidade da flora futura. Num cenário mais severo, um aumento na proporção de plântulas de espécies pioneiras (i.e. associadas a estádios iniciais de regeneração) e espécies de plântulas com sementes pequenas (dispersas por generalistas) caracterizariam inclusive uma regeneração retrogressiva, ou “degeneração” (i.e. perda contínua de espécies) dos fragmentos. Diante deste cenário, o objetivo deste trabalho foi testar as seguintes hipóteses: (i) a assembléia de plântulas e jovens apresentam menor riqueza de espécies, quando comparados à assembléia de adultos; (ii) o banco de plântulas apresenta a maior proporção de indivíduos e de espécies pioneiras e com sementes pequenas e (iii) há uma diferenciação taxonômica entre os estágios de plântula, juvenis e adultos. Além disso, também discutiremos como o processo de fragmentação severa dirige mudanças nas assembléias de espécies arbóreas de pequenos fragmentos e quais as implicações dos padrões encontrados para a persistência da biodiversidade em fragmentos florestais.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO. O estudo foi conduzido em um trecho da floresta Atlântica, denominado como Centro de Endemismo Pernambuco, o qual compreende as áreas ao norte

do rio São Francisco, desde o estado de Alagoas até o Rio Grande do Norte (Silva & Castelletti 2003, Santos *et al.* 2008). Especificamente, o estudo foi realizado nas propriedades pertencentes à Usina Serra Grande (USGA) localizada no norte do estado de Alagoas, nos municípios de São José da Laje e Ibateguara (8° 30' S, 35° 50' O). O cultivo de cana-de-açúcar nesta paisagem data do século XIX, quando houve um forte incentivo à derrubada da floresta para dar lugar a áreas de cultivo (Santos *et al.* 2008). Atualmente, a USGA possui aproximadamente 9.000 ha de floresta distribuídos em 109 fragmentos de diferentes tamanhos (1,67 a 3.500 ha), circundados por uma matriz homogênea de cana-de-açúcar. Todos os fragmentos são protegidos contra o fogo e o corte de madeira, com intuito de conservar as nascentes de água e, assim, manter o suprimento para irrigação do plantio de cana-de-açúcar (Santos *et al.* 2008).

A paisagem estudada situa-se entre 300–500 m acima do nível do mar. O clima da região é tropical quente e úmido, com temperaturas variando entre 22 e 24° C. A precipitação média anual é de aproximadamente 2000 mm, com seis meses de estação seca (outubro a março), sendo mais pronunciada nos meses de novembro a janeiro, com precipitação inferior a 60 mm/mês. Nesta paisagem predominam os solos dos tipos latossolo vermelho-amarelo e podzólico vermelho-amarelo (IBGE 1985) e a vegetação apresenta dois tipos de fisionomia: a floresta ombrófila aberta e a floresta semidecidual (Veloso *et al.* 1991), com as famílias Leguminosae, Lauraceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae e Lecythidaceae sendo as mais representativas na região (Oliveira *et al.* 2004, Grilo *et al.* 2006).

SELEÇÃO DOS FRAGMENTOS. Para este estudo foram selecionados 20 fragmentos com tamanhos variando entre 3,4 e 91,1 ha, nos quais havia um inventário prévio da flora adulta de espécies arbóreas com diâmetro a altura do peito (DAP) ≥ 10 cm (Oliveira *et al.* 2008). Durante os meses de outubro de 2007 a março de 2008, foram inventariadas as floras de espécies arbóreas nos estágios de juvenis (indivíduos com DAP ≥ 2 e ≤ 5 cm) e plântulas

(indivíduos com até 50 cm de altura, sem indícios de propagação vegetativa). Foi utilizada uma área de 0,1 ha (10 X 100 m) no centro de cada fragmento para a coleta de dados. As coletas das plântulas e juvenis foram padronizadas de acordo com o número de indivíduos adultos coletados em um levantamento pretérito (Oliveira *et al.* 2008). Para a coleta aleatória dos indivíduos foi elaborado um *grid* 10 X 100 m, nas quais foram sorteados os pontos de coleta dos juvenis e das plântulas. Quando o local indicado não possuía nenhum indivíduo, o mais próximo a este local foi coletado.

RIQUEZA, COMPOSIÇÃO FUNCIONAL E COMPOSIÇÃO TAXONÔMICA. Todo o material biológico foi identificado em gênero ou espécie a partir de comparações com o material depositado no herbário UFP – Geraldo Mariz, da Universidade Federal de Pernambuco e com o auxílio de taxonomistas. Todo o material testemunho será depositado no herbário UFP. Para investigar o empobrecimento e a simplificação da assembléia arbórea em uma paisagem fragmentada foram realizadas três abordagens diferentes entre comparações nos estágios de adultos, juvenis e plântulas de espécies arbóreas. A primeira foi com o intuito de saber se existe um empobrecimento da assembléia de árvores entre os diferentes estágios de vida (plântulas, juvenis e adultos). Para isso, foi calculado o número de espécies por fragmento para cada um desses três estágios ontogenéticos. A segunda abordagem foi referente à modificação na composição funcional, na qual todas as espécies foram classificadas de acordo com dois grupos funcionais, segundo sua estratégia de regeneração em: pioneiras, aquelas que requerem altas taxas de luminosidade para sua regeneração, como em bordas florestais e clareiras tolerantes à sombra, aquelas capazes de regenerar em locais sombreados e espécies pioneiras (Hartshorn 1978, Swaine & Whitmore 1988, Schupp *et al.* 1989) e o tamanho de suas sementes: pequenas (< 1,5 cm) e grandes (\geq 1,5 cm), segundo Lorenzi 1992, 1998; Oliveira *et al.* 2004). Por fim, foi calculado percentual de indivíduos e de espécies pioneiras, como também o percentual de indivíduos e de espécies com sementes

pequenas para cada estágio ontogenéticos em todos os fragmentos. A terceira abordagem foi relativa à diferenciação na composição taxonômica, na qual foi realizada uma comparação de similaridade taxonômica entre três estágios ontogenéticos.

ANÁLISE DE DADOS. Para testar a hipótese que o estágio de plântula possui menor riqueza do que nos estágios de juvenis e adultos foram utilizadas análises de variância (ANOVA um fator) seguidas por um teste de Tukey *a posteriori*. Os mesmos testes foram usados para testar a hipótese que no estágio de plântula o percentual médio de indivíduos e espécies pioneiras é maior do que nos estágios de juvenis e adultos, como também, o percentual de indivíduos e de espécies com sementes pequenas é maior do que nos estágios de juvenis e adultos. Todos os dados percentuais foram transformados em arcosseno para satisfazer os pressupostos exigidos pelo teste. Para todas as análises foram verificadas a homogeneidade das variâncias e a normalidade dos resíduos. Para testar a hipótese que a composição taxonômica difere entre os três estágios ontogenéticos foi realizada a técnica de ordenação escalonamento multidimensional não-métrico (do inglês: NMDS), com base no índice de similaridade de Bray-Curtis calculado através da abundância das espécies. Posteriormente, foi realizada a análise das espécies indicadoras utilizando o teste de Monte Carlo ($p = 0,05$), com base em dois grupos: o grupo 1, formado exclusivamente pelos adultos e o grupo 2, formado pelas plântulas e juvenis. As análises foram executadas utilizando os programas Primer 5 (Clarke & Gorley 2001) e PC-Ord (McCune & Mefford 1999).

RESULTADOS

Foram encontradas diferenças entre a riqueza de espécies nos três estágios ontogenéticos ($F_{2,57} = 4,348$; $p = 0,017$; Fig 1). O estágio de plântulas apresentou em média a menor riqueza, aproximadamente 27% a menos de espécies que no estágio de adultos ($p = 0,013$; Fig 1), mas

não foi observada diferença entre os estágios de plântulas e juvenis ($p = 0,447$; Fig 1), nem entre juvenis e adultos ($p = 0,208$; Fig 1). Não houve diferença no percentual de indivíduos ($F_{2,57} = 0,485$; $p = 0,617$; Fig. 2) ou de espécies arbóreas ($F_{2,57} = 1,318$; $p = 0,275$; Fig. 2) pioneiras entre os estágios de plântulas, juvenis e adultos, com todos os três estágios ontogenéticos apresentando alto percentual de indivíduos e espécies pioneiras (Fig. 2). Foram encontradas diferenças entre o percentual de indivíduos com sementes pequenas entre os três estágios ontogenéticos. O estágio de plântulas apresentou em média 10% mais indivíduos ($F_{2,57} = 4,255$; $p = 0,019$; Fig. 3) e 11% mais espécies arbóreas ($F_{2,57} = 9,403$; $p < 0,005$; Fig. 3) com sementes pequenas do que o estágio de juvenis ($p = 0,014$; Fig. 3). No entanto, não houve diferença entre o percentual de indivíduos com sementes pequenas entre os estágios de plântulas e adultos ($p = 0,244$; Fig. 3), como também entre os juvenis e adultos ($p = 0,407$; Fig. 3). Ademais, o estágio de plântula apresentou em média 6% a mais de espécies com sementes pequenas do que no estágio de adulto ($p = 0,011$; Fig. 3), contudo, não houve diferença entre o percentual médio de espécies com sementes pequenas entre os estágios de juvenis e adultos ($p = 0,447$; Fig. 3).

Foi identificada uma evidente diferenciação na composição taxonômica entre os estágios de adultos, juvenis e plântulas pela técnica do NMDS, suportadas por um baixo nível de estresse ($S = 0,18$; Fig. 4). Finalmente, foi indicado o conjunto de 54 (22%) espécies indicadoras nos três estágios ontogenéticos estudados. O grupo de adultos apresentou 74% das espécies indicadoras e o grupo de juvenis e plântulas apresentou 26% (Tabela 1). No grupo de adultos 70% das espécies indicadoras foram pioneiras, e destas, *Tabebuia* sp., *Pisonia* sp., *Bowdichia virgilioides*, *Byrsonimia sericea*, *Ocotea glomerata*, *Cordia sellowiana*, *Cupania* sp. e *Sapium* sp. estavam presentes em mais de 50% dos fragmentos, enquanto as espécies tolerantes à sombra foram restritas a menos de 25% dos fragmentos. No grupo de juvenis e plântulas as espécies indicadoras também foram em sua maioria espécies

pioneiras (71%). Nos estágios de juvenis e plântulas as espécies indicadoras *Thyrsodium spruceanum*, *Cupania racemosa* e *Cupania oblogifolia* foram presentes em mais de 50% dos fragmentos, as demais espécies pioneiras estavam presentes entre 22% a 30% dos fragmentos. Já as espécies tolerantes à sombra *Ocotea* sp., *Guapira opposita* e *Sorocea hilarii*, estavam presentes em mais de 50% dos fragmentos nos estágios de juvenis e plântulas (Tabela 1).

DISCUSSÃO

Os resultados desse trabalho indicam uma diminuição na riqueza de espécies arbóreas no estágio de plântulas, como também, a dominância de indivíduos e espécies pioneiras nos três estágios ontogenéticos. Além disso, evidenciou-se um aumento no percentual de indivíduos e espécies com sementes pequenas no estágio de plântulas. Por fim, os estágios de adultos, juvenis e de plântulas apresentaram uma separação na composição taxonômica. Esse conjunto de respostas sugere a degeneração da assembléia de espécies arbóreas em fragmentos pequenos, e, por conseqüência, a manutenção dos fragmentos em estádios intermediários de regeneração, impedindo o aumento na riqueza e complexidade biológica.

O padrão de empobrecimento no estágio de plântulas de espécies arbóreas encontrado nesse estudo já era esperado, pois os efeitos da fragmentação envolvem alterações nas interações planta-animal que interferem diretamente nos processos de recrutamento e estabelecimento de plântulas e podem agir simultaneamente e explicar a diminuição na riqueza de espécies (Tabarelli *et al.* 2004). Por exemplo, o aumento de herbívoros em áreas de borda e em pequenos fragmentos causam danos nas plântulas, sendo uma das principais causas de fracasso de recrutamento (Benitez-Malvido *et al.* 1999, Lopez & Terborgh 2007). No entanto, a explicação mais parcimoniosa para a perda de espécies no estágio de plântulas é a redução de espécies de grupos funcionais específicos, como espécies tolerantes à sombra e

de sementes grandes. Esse padrão pode ser consequência da interação de dois fatores chaves (1) perturbação das condições ambientais nos fragmentos florestais que não favorece o recrutamento de tais grupos (Benitez-Malvido 1998, Laurance *et al.* 1998, 2002, Tabarelli *et al.* 1999, Metzger 2000, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007) e (2) ausência de animais que realizem o serviço de dispersão das grandes sementes, levando à diminuição na chuva de sementes alóctones (Melo *et al.* 2006, Terborgh & Nuñez-Iturri 2006). De qualquer maneira, independente do processo subjacente, não ocorrerá o incremento na riqueza de espécies para que o processo de regeneração avance para estádios de maior diversidade florística.

De modo geral, as mudanças na composição funcional de árvores resultam do conjunto de fatores abióticos e bióticos. A criação de bordas florestais tem como consequência uma forte modificação do microclima e estimula a germinação e crescimento de espécies pioneiras (Lovejoy *et al.* 1986, Williams-Linera 1990, Sizer & Tanner 1999). Estudos mostram também que um alto percentual de espécies pioneiras em fragmentos florestais pequenos pode ser comum mesmo em paisagens com um longo histórico de fragmentação (Lawes *et al.* 2005, Santos *et al.* 2008). Nessas paisagens, se espera que o gradiente microclimático entre borda e núcleo de pequenos fragmentos já não seja perceptível, pois os fragmentos comportam-se como uma grande e única borda (Mendes 2008). Isso sugere que a persistência de pioneiras pode ser um processo permanente mesmo em paisagens fragmentadas há muito tempo, onde se supõe que a regeneração já tenha amenizado os efeitos da perturbação inicial da fragmentação (Vellend *et al.* 2006, Laurance *et al.* 2002). Isso explicaria o alto percentual de indivíduos e espécies pioneiras encontradas nesse estudo. Um fator importante para o reestabelecimento da vegetação é a chuva de semente (Baider *et al.* 2001), no entanto, sua composição depende da composição florística do entorno dos fragmentos e da disponibilidade de dispersores (Tabarelli & Peres 2002). Desta maneira, como a flora adulta de toda a região já se encontra dominada por espécies com sementes

pequenas, a chuva de sementes dos fragmentos focais também teria um alto percentual de espécies com sementes pequenas. Conseqüentemente, aumentaria a probabilidade de recrutamento de espécies com estas características. Além disso, a maioria das espécies de sementes pequenas também são espécies pioneiras e por isso encontram sítios favoráveis para germinar nos fragmentos. Assim, fragmentos florestais inseridos em uma paisagem com longo período de perturbação tendem a permanecer em estádios iniciais de sucessão (Santos *et al.* 2008), aumentando cada vez mais, em termos percentuais, a representatividade de espécies típicas estádios iniciais de regeneração (*e.g.* pioneiras e de sementes pequenas). Tal padrão sugere que a regeneração poderá chegar a ser “retrogressiva” e a flora futura pode ser ainda mais empobrecida tanto taxonômica quanto funcionalmente.

Esse empobrecimento pode alterar o potencial regenerativo da floresta (Benitez-Malvido 1998). Algumas das evidências dessas alterações são: a redução na riqueza de espécies no estágio de plântulas, a proliferação de plântulas de espécies com pequenas sementes e intolerantes à sombra. Portanto é razoável supor que esse empobrecimento e a diferenciação no percentual dos grupos funcionais entre os estágios ontogenéticos também se traduza em diferenciação taxonômica. Isso leva a pensar que cada estágio ontogenético passou, ou ainda, passa por filtros ecológicos e ambientais diferentes, explicando a separação na composição taxonômica encontrada nesse estudo entre os estágios de adultos, juvenis e plântulas. Desta maneira, fragmentos pequenos inseridos em uma paisagem antiga tendem a reter uma sub-amostra da flora original, simplificada na composição funcional e taxonômica (Tabarelli *et al.* 2004).

Em síntese, a fragmentação florestal é responsável por manter a flora arbórea dos fragmentos florestais sempre em estádios iniciais de regeneração, empobrecidos e com a composição funcional e taxonômica simplificadas, não alcançando a complexidade estrutural e ecológica de uma floresta madura. Esse estudo mostrou pela primeira vez que a regeneração

de florestas hiper-fragmentadas pode chegar a ser “retrogressiva” devido a perda pronunciada de grupos funcionais no estágio de plântula. Portanto, a fragmentação ocorrida há muitas décadas causa a extinção de importantes agentes mutualísticos (*e.g.* dispersores) e pode limitar severamente as condições ambientais impedindo o avanço do processo de regeneração natural. Como consequência, espécies de plantas típicas de floresta madura tendem a tornar-se cada vez mais raras na paisagem futura, pois são pobremente representadas entre plântulas e juvenis.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arroyo-Rodríguez, V., A. Aguirre, J. Benítez-Malvido, and S. Mandujano 2007. Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 138(1-2): 198-206.
- Baider, C., M. Tabarelli, and W. Mantovani 2001. The soil seed bank during Atlantic forest regeneration in southeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 61: 35-44.
- Benitez-Malvido, J 1998. Impact of Forest Fragmentation on Seedling Abundance in a Tropical Rain Forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- Benitez-Malvido, J., G. García-Guzmán, and I. D. Kossmann-Ferraz 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. *Biological Conservation* 91(2-3): 143-150.
- Butler, B. J., and R. L. Chazdon 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica* 30:214-222.
- Clarke, K. R., and R. N. Gorley 2001. *PRIMER v5: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E Ltd., Plymouth
- Dirzo, R., and P. H. Raven 2003. Global state of biodiversity and loss. 28: 137-167.
- Fischer, J., and D. B. Lindenmayer 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265-280.
- Girão, L. C., A. V. Lopes, M. Tabarelli, and E. M. Bruna 2007. Changes in Tree Reproductive Traits Reduce Functional Diversity in a Fragmented Atlantic Forest Landscape. *PLoS One*. 2(9): e908.
- Hartshorn, G. S 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson, P.B., Zimmermann, M.H. (Eds.), *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, New York, pp. 617-638.

- Henle, K., K. F. Davies, M. Kleyer, C. E. Margules, J. Settele 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13:207-251.
- Hobbs, R. J., and C. J. Yates 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* 51:471-488
- IBGE. 1985. Atlas Nacional do Brasil: Região Nordeste. IBGE, Rio de Janeiro.
- Laurance, W. F 2001. Fragmentation and plant communities: synthesis and implications for landscape management. In: Bierregaard, Jr. R. O., C. Gascon, T. E. Lovejoy, and R. C. G. Mesquita (eds.). *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven. 158-168.
- Laurance, W. F, P. Delamonica, S. G. Laurance, H. L. Vasconcelos, and T. E. Lovejoy 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404:836-836.
- Laurance, W. F., H. E. M. Nascimento, S. G. Laurance, A. C. Andrade, F. Fearnside, J. E. L. S. Ribeiro, and R. L. Capretz 2006. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87:469-482.
- Laurance, W. F., L. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Jr Bierregaard, S. G. Laurance, and E. Sampaio 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16:605-618.
- Laurance, W. F., L. V. Ferreira, J. M. Rankin-De Merona, S. G. Laurance, R. G. Hutching, and T. E. Lovejoy 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 12:460-464.
- Lawes, M. J., C. C. B. Lamb, and S. Boudreau 2005 Area- but no edge-effect on woody seedling abundance and species richness in old Afromontane forest fragments. *Journal of Vegetation Science* 16: 363-372.

- Lopez, L., and J. Terborgh 2007. Seed predation and seedling herbivory as factors in tree recruitment failure on predator-free forested islands. *Cambridge Journals Online*. 23:129-137.
- Lorenzi, H. 1992. *Árvores brasileiras*. 1st volume, Plantarum, Nova Odessa, São Paulo.
- Lorenzi, H. 1998. *Árvores brasileiras*. 2nd volume, Plantarum, Nova Odessa, São Paulo.
- Lovejoy, T. E., R. O. Jr. Bierregaard, A. B. Rylands, J. R. Malcolm, C. E. Quintela, L. H. Harper, K. S. Jr. Brown, A. H. Powell, G. V. N. Powell, H. O. R. Schubart, and M. B. Hays 1986 Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: Soulé, M. E. (Ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland, pp.257-285.
- McCune, B., and M. J. Mefford 1999. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 4.36. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- McKinney, M. L., and J. L. Lockwood 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Tree*, 14: 450-453.
- Melo, F. P. L., R. Dirzo, and M. Tabarelli 2006. Biased seed rain in forest edges: evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 132:50-60.
- Mendes, M. G. F 2008. *Microclima e expressão do efeito de borda em uma paisagem fragmentada na floresta Atlântica nordestina*. Tese de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.
- Metzger, J. P 2000. Tree functional group richness and spatial structure in a tropical fragmented landscape (SE Brazil). *Ecological Applications* 10:1147-1161.
- Murcia, C 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62.

- Oliveira, M. A., A. M. M. Santos, and M. Tabarelli 2008. Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. *Forest Ecology and Management*. In Press, doi:10.1016/j.foreco.2008.07.014.
- Oliveira, M. A., A. S. Grillo, and M. Tabarelli 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38:389-394.
- Santos, B. A., C. A. Peres, M. A. Oliveira, A. Grillo, C. P. Alves-Costa, and M. Tabarelli 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation*. 141:249–260.
- Schupp, E. W., H. F. Howe, C. K. Augspurger and D. J. Levey 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70:562-564.
- Silva, J. M. C., and M. Tabarelli 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404:72-73.
- Silva, J. M. C., C. H. M. Casteleti 2003. Status of the biodiversity of the Atlantic forest of Brazil, in: Galindo-Leal, C., I. G. Câmara (Eds.), *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*. CABS and Island Press, Washington, pp. 43-59.
- Sizer, N., and E. V. J. Tanner 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biological Conservation* 91(2-3): 135-142.
- Swaine, M. D., and T. C. Whitmore 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. *Vegetatio* 75:81-86.
- Tabarelli, M. and C. A. Peres 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation* 106:165-176.
- Tabarelli, M., A. V. Lopes, and C. A. Peres 2008. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. *Biotropica* 40: 657-661.

- Tabarelli, M., J. M. C. Silva, and C. Gascon 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13:1419-1425.
- Tabarelli, M., W. Mantovani, and C. A. Peres 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.
- Terborgh, J., and G. Nuñez-Iturri 2006. Dispersal-free tropical forests await an unhappy fate. In: Laurance, W.F. and C. A. Peres (eds.). *Emerging threats to tropical forests*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 241-252.
- Terborgh, J., L. Lopez, P. Nunez, M. Rao, G. Shahabuddin, G. Orihuela, M. Riveros, R. Ascanio, G. H. Adler, T. D. Lambert, and L. Balbas 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294: 1923-1926.
- Valladares, G., A Salvo, and L. Cagnolo 2006. Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. *Conservation Biology* 20:212-217.
- Vellend, M., K. Verheyen, H. Jacquemyn, A. Kolb, H. Van Calster, G. Peterken, and M. Hermy 2006. Extinction debt persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87:542-548.
- Veloso, H. P., A. L. R. Rangel-Filho, and J. C. A. Lima 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.
- Williams-Linera, G 1990. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica* 22:235-241.
- Wirth, R., S. T. Meyer, W. R. Almeida, M. V. Jr Araújo, V. S. Barbosa, and I. R. Leal 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *Cambridge Journals Online* 23:501-505.
- Wright, S. J. and H. C. Muller-Landau 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica* 38:287–301.

TABELA 1. Análise de espécies indicadoras dos três estágios ontogenéticos das espécies arbóreas em 20 fragmentos, localizados na Usina Serra Grande, Brasil. ER: Estratégia de regeneração; Grupo: 1 adultos , 2 juvenis e plântulas; IV: Valor de indicação; VI: Aleatorização entre os grupos.

Espécie	Família	ER	Grupo	IV	VI	p
<i>Alseis</i> sp.	Rubiaceae	Pioneira	1	28,4	10,4 ± 4,00	0,007
<i>Apeiba tibourbou</i>	Malvaceae	Pioneira	1	25,0	8,1 ± 3,18	0,004
<i>Attalea oleifera</i>	Arecaceae	Pioneira	1	20,0	7,1 ± 3,02	0,011
<i>Bowdichia virgilioides</i>	Fabaceae	Pioneira	1	65,6	25,5 ± 6,03	0,001
<i>Byrsonima crispera</i>	Malphigiaceae	Pioneira	1	30,0	9,5 ± 3,87	0,002
<i>Byrsonima sericea</i>	Malphigiaceae	Pioneira	1	64,7	17,9 ± 5,08	0,001
<i>Cecropia pachystachya</i>	Urticaceae	Pioneira	1	35,0	10,4 ± 4,02	0,001
<i>Coccoloba</i> sp.1	Polygonaceae	Pioneira	1	15,0	5,7 ± 3,20	0,041
<i>Cordia sellowiana</i>	Boraginaceae	Pioneira	1	58,8	17,5 ± 5,11	0,001
<i>Cryosophyllum</i> aff. <i>viride</i>	Chrysobalanaceae	Tolerante	1	15,0	6,1 ± 2,48	0,022
<i>Cryosophyllum</i> sp. 2	Chrysobalanaceae	Tolerante	1	15,0	6,0 ± 2,80	0,039
<i>Cupania revoluta</i>	Sapindaceae	Pioneira	1	34,2	22,1 ± 5,26	0,034
<i>Cupania</i> sp.	Sapindaceae	Pioneira	1	55,0	15,6 ± 5,11	0,001
<i>Cupania</i> sp. 2	Sapindaceae	Pioneira	1	25,0	8,2 ± 3,55	0,004
<i>Dipteryx odorata</i>	Fabaceae	Pioneira	1	15,0	5,7 ± 3,15	0,038
<i>Eriotheca gracilipes</i>	Malvaceae	Pioneira	1	25,0	8,3 ± 3,44	0,005
<i>Guapira laxa</i>	Nyctaginaceae	Pioneira	1	15,0	6,0 ± 2,69	0,034
<i>Guateria australis</i>	Annonaceae	Tolerante	1	21,9	10,3 ± 3,78	0,020
<i>Hymenaea courbaril</i>	Fabaceae	Tolerante	1	18,2	8,1 ± 3,22	0,024
<i>Inga disantha</i>	Fabaceae	Pioneira	1	23,1	9,2 ± 3,67	0,012
<i>Lecythis pisonis</i>	Lecythidaceae	Tolerante	1	20,0	7,3 ± 3,14	0,010
<i>Luehea speciosa</i>	Tiliaceae	Pioneira	1	20,0	7,1 ± 2,97	0,008
<i>Micropholis</i> sp.	Sapotaceae	Tolerante	1	15,0	5,8 ± 2,87	0,035
<i>Ocotea glomerata</i>	Lauraceae	Pioneira	1	60,0	15,6 ± 4,52	0,001
<i>Ocotea</i> sp.1	Lauraceae	Tolerante	1	20,0	7,1 ± 3,11	0,010
<i>Peschiera</i> sp.	Apocynaceae	Pioneira	1	20,0	7,2 ± 3,23	0,015
<i>Phyllanthus acuminatus</i>	Phyllanthaceae	Pioneira	1	15,0	5,5 ± 3,11	0,034
<i>Pisonia</i> sp.	Nyctaginaceae	Pioneira	1	80,0	19,7 ± 5,14	0,001
<i>Pouteria</i> sp.4	Sapotaceae	Tolerante	1	15,0	5,5 ± 3,11	0,033
<i>Protium giganteum</i>	Burseraceae	Tolerante	1	15,0	5,8 ± 2,83	0,036
<i>Protium</i> sp.	Burseraceae	Tolerante	1	20,0	7,0 ± 3,04	0,010
<i>Protium</i> sp.2	Burseraceae	Tolerante	1	15,0	6,3 ± 2,61	0,031
<i>Psidium</i> sp.	Mrytaceae	Pioneira	1	15,0	5,5 ± 3,12	0,035
<i>Sapium</i> sp.	Euphorbiaceae	Pioneira	1	50,0	13,4 ± 4,49	0,001
<i>Stryphnodendron pulcherimum</i>	Fabaceae	Pioneira	1	25,0	8,4 ± 3,41	0,002
<i>Swartzia macrostachya</i>	Fabaceae	Tolerante	1	25,0	8,4 ± 3,47	0,006
<i>Tabebuia</i> sp.	Bignoniaceae	Pioneira	1	85,0	20,0 ± 4,92	0,001
<i>Tallisia</i> sp.	Sapindaceae	Pioneira	1	20,0	7,1 ± 3,20	0,013

TABELA 1. CONTINUAÇÃO.

Espécie	Família	ER	Grupo	IV	VI	p
<i>Vitex</i> sp.	Lamiaceae	Pioneira	1	35,0	10,7 ± 3,95	0,001
<i>Zeyeria</i> sp.	Bignoniaceae	Pioneira	1	15,0	5,6 ± 2,84	0,030
<i>Chamaecrista ensiformes</i>	Fabaceae	Pioneira	2	25,0	13,8 ± 4,51	0,045
<i>Cupania oblogifolia</i>	Sapindaceae	Pioneira	2	52,1	31,3 ± 6,04	0,010
<i>Cupania racemosa</i>	Sapindaceae	Pioneira	2	67,1	40,2 ± 5,75	0,001
<i>Erthroxylum subrotundum</i>	Erthoxylaceae	Pioneira	2	30,0	15,2 ± 4,82	0,019
<i>Erythroxylum squamatum</i>	Erthoxylaceae	Pioneira	2	25,0	14,1 ± 4,77	0,043
<i>Eugenia</i> sp.2	Mrytaceae	Pioneira	2	22,5	13,6 ± 4,63	0,028
<i>Guapira oposita</i>	Nyctaginaceae	Tolerante	2	70,0	30,8 ± 6,31	0,001
<i>Inga ingoides</i>	Fabaceae	Pioneira	2	27,5	14,8 ± 4,73	0,026
<i>Myrcia</i> sp.	Mrytaceae	Pioneira	2	27,5	14,5 ± 4,60	0,026
<i>Ocotea</i> sp.	Lauraceae	Tolerante	2	85,0	36,0 ± 6,45	0,001
<i>Payparola blanchetiana</i>	Violaceae	Pioneira	2	30,0	15,8 ± 4,85	0,016
<i>Sorocea hilarii</i>	Moraceae	Tolerante	2	50,1	28,1 ± 6,06	0,007
<i>Thyrsodium spruceanum</i>	Anacardiaceae	Pioneira	2	67,9	36,1 ± 5,71	0,001
Lauraceae 1	Lauraceae	-	2	27,5	14,4 ± 4,57	0,026

LEGENDAS DAS FIGURAS

FIGURA 1. Riqueza de espécies arbóreas nos estágios de adulto, juvenis e plântulas em uma paisagem da floresta Atlântica hiper-fragmentada ao norte do estado de Alagoas, Brasil. As barras representam o erro padrão.

FIGURA 2. Percentual de espécies e indivíduos de espécies arbóreas pioneiras nos estágios de adultos, juvenis e plântulas em uma paisagem da floresta Atlântica hiper-fragmentada ao norte do estado de Alagoas, Brasil. As barras representam o erro padrão.

FIGURA 3. Percentual de espécies e indivíduos de espécies arbóreas com sementes pequenas nos estágios de adultos, juvenis e plântulas em uma paisagem da floresta Atlântica hiper-fragmentada ao norte do estado de Alagoas, Brasil. As barras representam o erro padrão.

FIGURA 4. Similaridade taxonômica entre os três estágios ontogenéticos das espécies arbóreas em 20 fragmentos, localizados na Usina Serra Grande, Brasil. Adultos (círculos pretos) juvenis (círculos brancos) plântulas (triângulos pretos) ordenados pelo escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS), baseado no índice de Bray-Curtis

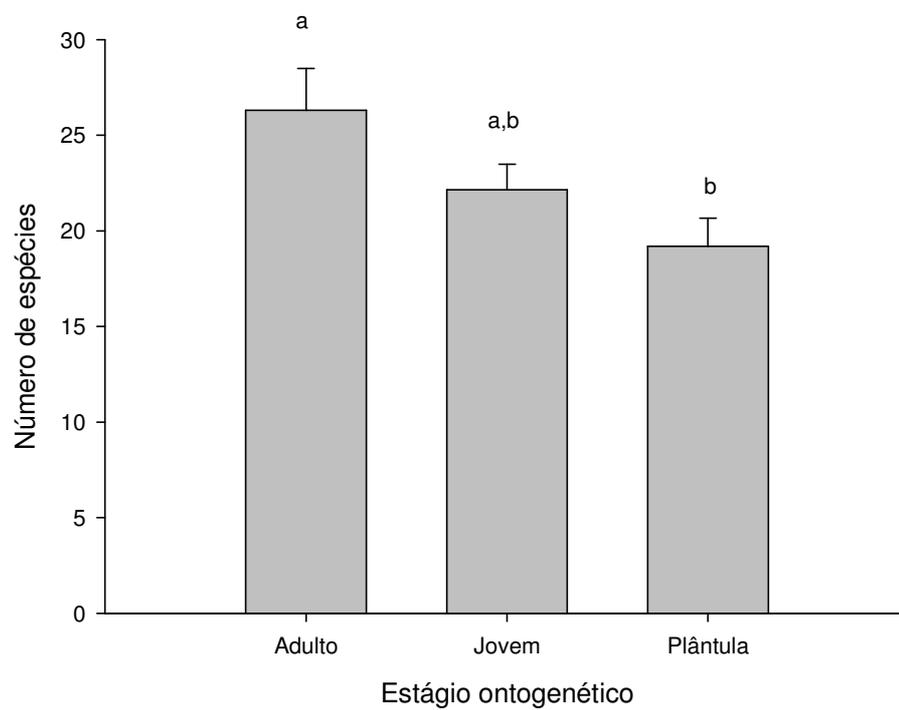


FIGURA 1.

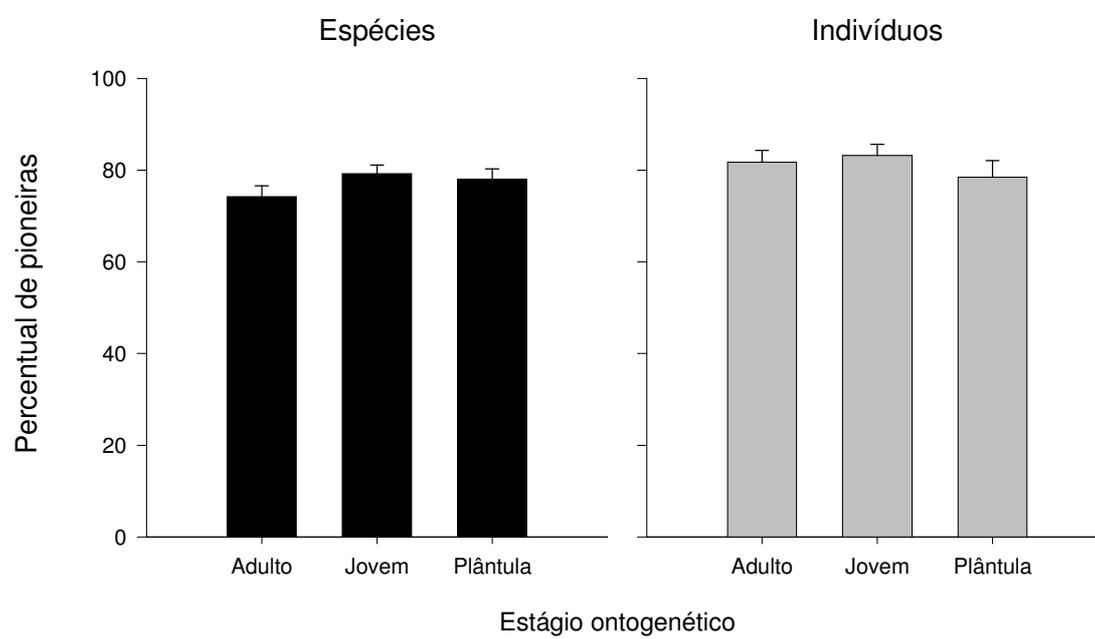


FIGURA 2.

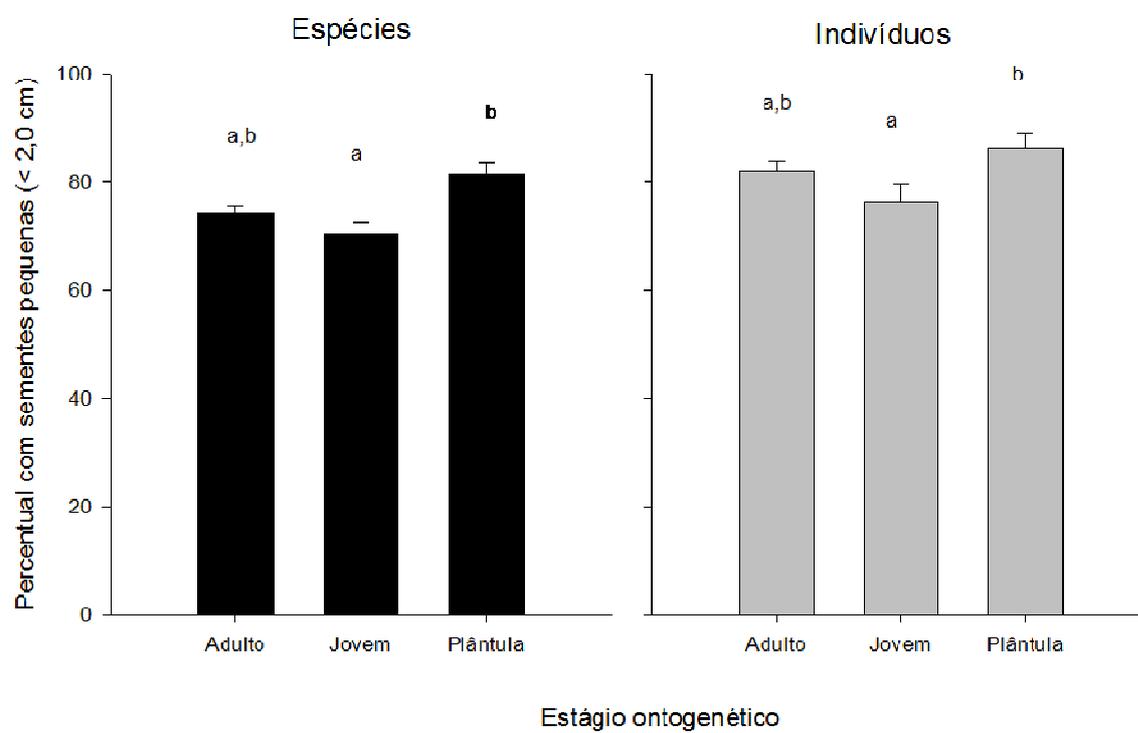


FIGURA 3.

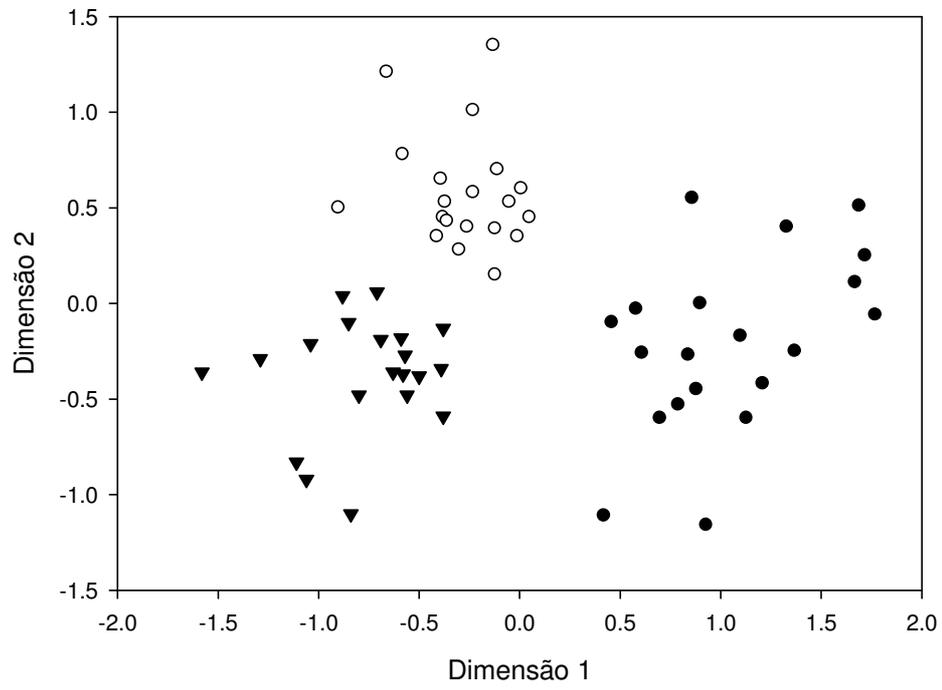


FIGURA 4.

5. CONCLUSÕES

A fragmentação é capaz de produzir mudanças drásticas na regeneração da floresta Atlântica nordestina, mantendo a flora arbórea dos fragmentos florestais sempre em estádios iniciais de regeneração, empobrecidos e com a composição funcional e taxonômica simplificadas, sugerindo que a regeneração possa chegar a ser “retrogressiva” e que a flora futura será ainda mais empobrecida tanto taxonômica quanto funcionalmente.

6. RESUMO

A fragmentação florestal tem afetado a capacidade de regeneração de espécies arbóreas nos fragmentos florestais, o que sugere que, futuramente, esses abrigarão apenas uma parcela ínfima da flora original. O presente estudo teve como objetivo comparar: (i) a riqueza da assembléia de plântulas, jovens, e adultos, (ii) avaliar se o banco de plântulas apresenta uma maior proporção de indivíduos de espécies pioneiras e com sementes pequenas, e (iii) se há uma diferenciação taxonômica entre os estágios de plântula, juvenis e adultos. Foram amostradas plântulas (indivíduos com até 50 cm de altura, sem indícios de propagação vegetativa) e juvenis (indivíduos com $DAP \geq 2$ e ≤ 5 cm) em parcelas de 0,1 ha em 20 fragmentos com tamanhos entre 3,4 e 91,1 ha, em uma paisagem severamente fragmenta. A comparação com a flora de adultos foi possível por conta de um levantamento pretérito. Foram encontradas diferenças entre a riqueza de espécies nos três estágios ontogenéticos, com a riqueza do estágio de plântulas apresentando 27% menos espécies que a riqueza no estágio de adultos. Não foi observada diferença entre os estágios de plântulas e juvenis, nem entre juvenis e adultos. Além disso, o estágio de plântulas apresentou em média 10% mais indivíduos e 11% mais espécies arbóreas com sementes pequenas do que o estágio de juvenis. Através da técnica do NMDS, foi identificada uma diferenciação na composição taxonômica entre os estágios ontogenéticos. Nossos resultados sugerem que o longo período de fragmentação florestal mantém a flora arbórea dos fragmentos florestais sempre em estágios iniciais de regeneração, e com a composição funcional e taxonômica simplificadas, não alcançando a complexidade estrutural e ecológica de uma floresta madura.

Palavras chave: árvores, composição funcional, composição taxonômica, espécies lenhosas, empobrecimento, juvenis, plântulas, regeneração florestal.

7. ABSTRACT

Forest fragmentation has affected the ability of tree species to regenerate. Under these circumstances, forest remnants will retain only a limited subset of their original flora. Our study aimed to compare the (i) seedling, sapling, and adult community richness, (ii) evaluate if the seedling bank composition is dominated by pioneers and small seeded species, and (iii) if there is a noticeable taxonomic differentiation among seedlings, saplings, and adults. We sampled saplings (individuals with $DBH \geq 2$ e ≤ 5 cm) and seedlings (all individuals with less than 50 cm high, without evidence of vegetative propagation) in plots of 0.1 ha of 20 fragments of sizes between 3.4 and 91.1 ha, in a severely fragmented landscape. A comparison with adult tree flora was possible by using data of a previous assessment. For each of the three stages ontogenetic, we sampled 1596 individuals of woody species, from 243 species/morphospecies. We found differences on the species richness between the three ontogenetic stages, with the seedling richness being 27% lower than adult richness. We did not observed differences between seedlings and saplings, nor saplings and adults. Moreover, the seedling stage presented 10% more individuals and 11% more species with small seeds than the sapling stage. The NMDS identified taxonomic differentiation between ontogenetic stages. Our results suggest that the lengthy fragmentation process can prevent the tree flora to reach advanced regeneration, leaving the functional and taxonomic composition always analogous to early successional stages.

Key words: forest regeneration, functional composition, impoverishment, sapling, seedling, taxonomic composition, trees, woody species.

8. ANEXO

NORMAS DE SUBMISSÃO DE MANUSCRITOS AO PERIÓDICO BIOTROPICA

BIOTROPICA – JOURNAL OF THE ASSOCIATION FOR TROPICAL BIOLOGY AND CONSERVATION

CHECKLIST FOR PREPARATION OF MANUSCRIPTS AND ILLUSTRATIONS (updated September 2008)

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

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

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

I. General Instructions

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

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

- ❑ Use 8.5" x 11" page size (letter size). Double space everything, including tables, figure legends, abstract, and literature cited.
- ❑ Use a 1" margin on all sides. Align left. Avoid hyphens or dashes at ends of lines; do not divide a word at the end of a line.
- ❑ Use standard 12 point type (Times New Roman).
- ❑ Indent all but the first paragraph of each section.
- ❑ Use italics instead of underline throughout. Italicize non-English words such as *e.g.*, *i.e.*, *et al.*, *cf.*, *ca.*, *n.b.*, *post-hoc*, and *sensu* (the exceptions being 'vs.' and 'etc.').
- ❑ Include page number in the centre of all pages. Do use line numbering starting on each page.
- ❑ Cite each figure and table in the text. Tables and figures must be numbered in the order in which they are cited in the text.
- ❑ Use these abbreviations: yr (singular & plural), mo, wk, d, h, min, sec, diam, km, cm, mm, ha, kg, g, L, g/m²
- ❑ For units, avoid use of negative numbers as superscripts: use the notation /m² rather than m⁻².

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

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

II. Title Page

(Do not number the title page)

- Running heads two lines below top of page.
LRH: Yaz, Pirozki, and Peigh (may not exceed 50 characters or six author names; use Yaz *et al.*)
RRH: Seed Dispersal by Primates (use capitals; may not exceed 50 characters or six words)
- Complete title, flush left, near middle of page, Bold Type and Initial Caps, usually no more than 12 words.
- Where species names are given in the title it should be clear to general readers what type(s) of organism(s) are being referred to, either by using Family appellation or common name. For example: ‘Invasion of African Savanna Woodlands by the Jellyfish tree *Medusagyne oppositifolia*’, or ‘Invasion of African Savanna Woodlands by *Medusagyne oppositifolia* (Medusagynaceae)’
- Titles that include a geographic locality should make sure that this is clear to the general reader. For example: ‘New Species of Hummingbird Discovered on Flores, Indonesia’, and NOT ‘New Species of Hummingbird Discovered on Flores’.
- Below title, include author(s) name(s), affiliation(s), and unabbreviated complete address(es). Use superscript number(s) following author(s) name(s) to indicate current location(s) if different than above. In multi-authored papers, additional footnote superscripts may be used to indicate the corresponding author and e-mail address.
Please refer to a current issue.
- At the bottom of the title page every article must include: Received ____; revision accepted ____ . (BIOTROPICA will fill in dates.)

III. Abstract Page

(Page 1)

- Abstracts should be concise (maximum of 250 words for papers and reviews; 50 words for Insights; no abstract for Commentary). Include brief statements about the intent, materials and methods, results, and significance of findings. The abstract of Insights should emphasise the novelty and impact of the paper.
- Do not use abbreviations in the abstract.
- **Authors are strongly encouraged to provide a second abstract in the language relevant to the country in which the research was conducted**, and which will be published as Online Supplementary Materials. This second abstract should be embedded in the manuscript text following the first abstract.
- Provide up to eight key words after the abstract, separated by a semi-colon (;). Key words should be listed alphabetically. Include location, if not already mentioned in the title. See style below. Key words should NOT repeat words used in the title. Authors should aim to provide informative key words—avoid words that are too broad or too specific.
- *Key words*: Melastomataceae; *Miconia argentea*; seed dispersal; Panama; tropical wet forest.—Alphabetized and key words in English only.

IV. Text

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

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

V. Literature Cited

(Continue page numbering and double spacing)

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

VI. Tables

(Continue page numbering)

- ❑ Each table must start on a separate page, double-spaced. The Table number should be in Arabic numerals followed by a period. Capitalize first word of title, double space the table caption. Caption should be italicized, except for words and species names that are normally in italics.
- ❑ Indicate footnotes by lowercase superscript letters (^a, ^b, ^c, etc.).
- ❑ Do not use vertical lines in tables.
- ❑ Ensure correct alignment of numbers and headings in the table (see current issues)
- ❑ Tables must be inserted as a Word table or copy and pasted from Excel in HTML format.

VII. Figure Legends

(Continue page numbering)

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

VIII. Preparation of Illustrations or Graphs

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

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

IX. Insights (up to 2000 words)

Title page should be formatted as with Papers (see above; RRH: "Insights")

- ❑ No section headings.
- ❑ Up to two figures or tables (additional material can be published as Online Supplementary Material).

X. Appendices

- ❑ We do NOT encourage the use of Appendices unless absolutely necessary. Appendices will be published as Online Supplementary Material in almost all cases.

- ❑ Appendices are appropriate for species lists, detailed technical methods, mathematical equations and models, or additional references from which data for figures or tables have been derived (*e.g.*, in a review paper). If in doubt, contact the editor.
- ❑ Appendices must be referred to in the text, as Appendix S1. Additional figures and tables may be published as OSM (as described above), but these should be referred to as Fig. S1, Table S1.
- ❑ Appendices should be submitted as a separate file.
- ❑ The editor reserves the right to move figures, tables and appendices to OSM from the printed text, but will discuss this with the corresponding author in each case.

English Editorial Assistance

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

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

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

Questions? Please consult the online user's guide at Manuscript Central first before contacting the editorial office

Phone: 0041 44 632 89 45

Editor's Phone: 0041 44 632 86 27

Fax: 0041 44 632 15 75

biotropica@env.ethz.ch

Please use this address for all inquiries concerning manuscripts and editorial correspondence.