

FELIPE PIMENTEL LOPES DE MELO

**O PAPEL DO EFEITO DE BORDA SOBRE A CHUVA DE SEMENTES E O
RECRUTAMENTO INICIAL DE PLÂNTULAS: O CASO DAS GRANDES
SEMENTES.**

RECIFE 2004

FELIPE PIMENTEL LOPES DE MELO

**O PAPEL DO EFEITO DE BORDA SOBRE A CHUVA DE SEMENTES E O
RECRUTAMENTO INICIAL DE PLÂNTULAS: O CASO DAS GRANDES
SEMENTES.**

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

RECIFE 2004



**O PAPEL DO EFEITO DE BORDA SOBRE A CHUVA DE
SEMENTES E O RECRUAMENTO INICIAL DE
PLÂNTULAS: O CASO DAS GRANDES SEMENTES**

FELIPE PIMENTEL LOPES DE MELO

Orientador:

Dr. Marcelo Tabarelli
(Universidade Federal de Pernambuco – UFPE)

Examinadores:

Dra. Ariadna Valentina de Freitas Lopes
(Universidade Federal de Pernambuco – UFPE)

Dr. Ademir Reis
(Universidade Federal de Santa Catarina – UFSC)

“Em tudo deus butô nome
Si o hôme num sabe é por que inda
num cunhiceu.”

“Apois, seno a mata o cabelo da terra,
num há di sê u piôî hôme qui vai
dexá-la pelada.”

Ao Sr. Heleno

Agradecimentos

Aos meus pais, sempre comigo.

À minha querida esposa Marina e aos filhos que um dia daremos ao mundo.

À Mila e Daniel por serem meus irmãos.

Ao meu orientador Marcelo Tabarelli “O Taba” pela orientação valiosa, mas principalmente pela amizade e conversas informais sobre filosofia, ciência, política e outros devaneios. Durante esses anos aprendi que a boa ciência para conservação só se faz com muita dedicação e trabalho duro.

Aos professores Ariadna Lopes (Adinha), Inara Leal, José Maria, Jarcylene (Tia Jarcy) e Rainer Wirth pela amizade e ajudas sinceras durante meus anos de UFPE.

Aos meus companheiros de trabalho que compartilharam comigo as agruras e alegrias de Serra Grande: Patriota, Alexandre, Marcondes, Domingos, Caio, Michele, Patrícia, Mãe Layana, Biu, Val, Mané, Poliana, Pille, Olivier, Bráulio, Amaro, Paulinho Vanchola, Karina, Raimundo e outros que por lá passaram.

Aos meus bons e velhos amigos de sempre: Antônio, Olímpio, Érico, Tom, Felipão, Jarbas, Tomás, Léo Pierrot, David, por algumas das horas mais etílicas e felizes da minha vida. Seguiremos juntos.

Ao povo de Coimbra, e principalmente às crianças: Ninha, Pilau, Bumba, Nena, Beto, Mandinha, Mininha, Goia, Cá, Galego, Lau, Teta, Edna, Ná, Ratin, Vanzin, Calin, Leandin, Novo, Edi, Tarcísio, Heleninha, Rubiana, Rubiene, Maria, Joelma, Pierre, Biu, Xôxa, Marconi, Ferrugem, Cezinha e muitos outros que alegravam as tardes de domingo com muita gritaria e pipoca.

Ao Sr. João Inácio e D. Marina pela hospitalidade e pelas frutas deliciosas de seu sítio riquíssimo.

À Marinalva, por sua comida gostosa e calor humano, além das notícias mais quentes de Ibateguara.

Ao Sr. Heleno, um verdadeiro homem do campo cuja sabedoria assombrosa ele nunca fez questão de partilhar com os “doutores” que o visitavam para um café com cigarro palheiro à beira do seu fogão à lenha.

Às grandes árvores de Coimbra, testemunhas vivas das andanças de Zumbi do Palmares.

Índice

Introdução	I
Revisão Bibliográfica	III
Fragmentação florestal	IV
Dispersão de sementes e manutenção da diversidade de árvores	VI
Chuva de sementes	VII
Recrutamento de plântulas	VIII
Manuscrito	1
1. Introdução	2
2. Material e Métodos	4
2.1 Área de estudo	4
2.2 Módulos experimentais	4
2.3 Chuva de sementes	5
2.4 Recrutamento e mortalidade de plântulas	6
2.5 Germinação de grandes sementes	6
2.6 Análise estatística	8
3. Resultados	8
3.1 Chuva de sementes	8
3.2 Recrutamento e mortalidade de plântulas	10
3.3 Germinação de grandes sementes	10
4. Discussão	11
4.1 Chuva de sementes	12
4.2 Recrutamento e mortalidade de plântulas	13
4.3 Germinação de grandes sementes	15
4.4 Conclusão	16
5. Referências bibliográficas	18
6. Resumo	22
7. Resumen	23
8. Abstract	24
9. Lista de Tabelas	25
10. Lista de figuras	26

Introdução

A consequência mais imediata da fragmentação florestal nos trópicos é a criação de remanescentes isolados de floresta tropical circundados por um mar de habitats não florestados (Gascon *et al.* 2000). A maioria dos trabalhos realizados com a intenção de prever e modelar os efeitos da fragmentação florestal sobre a perda de espécies tem como pano de fundo a teoria de “Biogeografia de Ilhas” de McArthur e Wilson (1967). Como predito nessa teoria, grande parte dos estudos que enfocou os efeitos da fragmentação sobre comunidades biológicas detectou alguma relação entre a diversidade das comunidades de plantas e animais e o tamanho dos fragmentos (Laurance *et al.* 1997, 1998; Benitez-Malvido 1998; Gascon & Lovejoy 1998; Bruna 1999; Chiarello 1999; Scariot 1999; Terborgh *et al.* 2001; Benitez-Malvido & Martinez-Ramos 2003). Auxiliados por condições experimentais controladas, esses trabalhos têm possibilitado conclusões robustas a respeito dos efeitos deletérios da fragmentação dos habitats sobre as espécies, efeitos esses que levam à erosão da biodiversidade e a alterações na composição e estrutura das comunidades de plantas e animais em fragmentos. (Laurance 2001).

A perda de habitat está por trás de grande parte das extinções locais e interrupções de processos ecológicos de interações entre espécies como, por exemplo, a dispersão de sementes (Simberloff & Abele 1982; Cordeiro & Howe 2001). Algumas dessas interações planta-animal respondem como principais processos responsáveis pela manutenção da diversidade de plantas nos trópicos (Wright 2002). Entretanto essas interações estão sendo sujeitas a severas alterações em fragmentos de floresta que não suportem populações viáveis de plantas e/ou de seus dispersores (Asquit *et al.* 1999).

Além da perda de habitat florestal, outra perturbação causada pela fragmentação florestal é o aumento drástico das áreas de borda nos remanescentes de floresta (Williams-Linera 1990). O microclima encontrado nessas áreas de floresta próximas à borda é significativamente mais quente e seco do que aquele encontrado no seu interior, livre das influências da borda (Kapos 1989). Esse microclima hostil a muitas espécies de plantas, acelera a dinâmica da vegetação influenciada por ele, aumentando as taxas de mortalidade e de crescimento de plantas (Laurance *et al.* 1998). O resultado é uma maior mortalidade de árvores nas áreas de borda, seguido de um incremento da descontinuidade do dossel (abertura de clareiras) e a gradativa substituição das espécies de floresta madura por

espécies associadas a estágios mais iniciais de sucessão ecológica (Laurance *et al.* 1997). Levando portanto ao estabelecimento de uma assembléia de árvores menos diversa nas áreas de borda, com dominância de pioneiras e pioneiras tardias em sua composição (Oliveira 2003).

Em uma floresta tropical, os padrões de chuva de sementes representam a fase inicial da sua organização e estrutura (Harper 1977). Por isso, devido ao fato de poucas árvores tropicais produzirem sementes com longos períodos de dormência (Garwood 1983), a maior parte da regeneração de uma floresta tropical depende da deposição recente de propágulos via chuva de sementes. Entretanto, a chuva de sementes pode variar de acordo com a composição de adultos reprodutivos do sítio onde foi medida, e também com a composição da fauna dispersora local e seu comportamento (Clark *et al.* 2001). Ademais, em florestas tropicais húmidas, entre 50 a 90% das espécies de plantas têm grandes sementes (Gentry 1982) que dependem de vertebrados dispersores para sua movimentação e colonização de novas áreas (Howe & Smallwood 1982; Foster 1986). Com a ausência de dispersores em pequenas porções isoladas de floresta, ou em florestas que sofrem grande pressão de caça, essas árvores que são naturalmente raras, tornam-se extremamente vulneráveis a extinção local por terem diminuídas a capacidade de movimentação de suas sementes e conseqüentemente de regeneração de suas populações (Howe 1997). Portanto, é razoável esperar que extinções de espécies de plantas em fragmentos não ocorram aleatoriamente, mas significativamente mais concentradas no grupo de plantas raras que possuem grandes sementes que dependem de dispersores.

Esse processo de extinção local em fragmentos pode também não ser aleatório no espaço. Condições microclimáticas estressantes da borda podem diminuir as taxas de germinação (Bruna 1999) e incrementar as taxas de mortalidade de plântulas (Benitez-Malvido & Martinez-Ramos 2003). É possível então, que mesmo as áreas de borda de grandes fragmentos, nunca cheguem a alcançar uma estrutura e composição de árvores semelhantes às do núcleo, ainda que essas florestas contenham área nuclear suficiente para abrigar uma floresta madura com grandes árvores fontes de propágulos. Portanto, se a alta mortalidade de árvores já excluiu muitas espécies das bordas de fragmentos, por outro lado, no interior dos mesmos, as populações dessas árvores ainda residentes têm pouca probabilidade de colonizar as bordas devido à interrupção do fluxo de sementes via

dispersores. Tudo isso pode resultar numa borda definitivamente mais pobre que o núcleo do fragmento.

Revisão da Literatura

Quando da chegada européia na América tropical, a vastidão das matas aqui encontradas causou espanto e admiração nos invasores/colonizadores. A umidade elevada, o clima quente, assim como o tamanho descomunal e a aparência dos seres vivos que aqui habitavam, levaram à conclusão por parte dos filósofos escolásticos da época, de que essa era uma terra (continente) “recém soerguida das profundezas do oceano”, ou seja, foi uma das últimas porções do globo descobertas pelas águas do dilúvio bíblico (Gerbi 1996). Na verdade, os europeus trataram logo de fazer a prospecção dos recursos naturais da imensa massa florestal que agora estava a seu desfrute. Uma quantidade sem dimensão de naturalistas se aventurou pelas terras tropicais de todo o continente americano em busca de espécies novas de plantas e animais. Essa foi por muito tempo a principal função de um naturalista, a prospecção biológica e sua descrição. Esse também foi o paradigma vigente nas ciências biológicas por muito tempo, mais precisamente até o final do século XIX, quando a visível devastação das áreas naturais por todo o mundo, impulsionou a criação dos primeiros parques que protegiam a natureza da depredação causada pela voracidade das culturas ocidentais.

Entretanto, com o advento da era industrial, os avanços tecnológicos do ocidente, levaram a um aumento exponencial da população humana e o conseqüente aumento na demanda por terras agricultáveis e por recursos naturais. A vastidão das florestas começara a ser ameaçada pela atividade agro-industrial crescente. O resultado era a conversão de áreas contínuas de floresta em um “arquipélago de ilhas de floresta” em meio à vegetação não florestal. Esse processo significava antes de qualquer coisa a perda de habitats naturais. A partir de então, os naturalistas se deram conta de que o mundo poderia perder muitas espécies antes mesmo de essas serem descobertas e descritas por eles. Começou-se então a se desenhar uma nova frente de pesquisa – a ciência para a conservação – que absorve hoje grande parte dos biólogos e naturalistas que agora dedicam suas vidas e profissões à conservação da biodiversidade (Davenport & Rao 2002). Portanto já é chegada a hora de

biólogos e naturalistas em geral, deixarem de ser meros prospectores/descriptores de espécies e se converterem em conservacionistas sob pena de vermos a imensa biodiversidade desse planeta desaparecer diante de nossa impotência e falta de engajamento.

Fragmentação florestal

O termo ‘fragmentação’ quando aplicado em ecologia de ecossistemas ou de paisagem, refere-se a qualquer tipo de processo que resulte na redução da área original de um habitat, criando muitas e pequenas porções desse habitat (Lovejoy *et al.* 1986). A fragmentação de ecossistemas pode ter origens antrópicas ou não-humanas como eventos climáticos. Ambos têm em comum o isolamento de porções de floresta em meio a um “mar” não florestado. Devido a essas semelhanças estruturais entre os fragmentos de floresta e as ilhas oceânicas, a teoria da “Biogeografia de Ilhas” (McArthur & Wilson 1967), que foi desenvolvida para explicar padrões de riqueza de espécies em ilhas oceânicas, serviu como uma boa ferramenta para uma aproximação inicial ao problema da dinâmica biológica em mosaicos de habitats decorrentes da fragmentação. De acordo com o modelo, a Biogeografia de Ilhas prediz que o número de espécies em uma ilha ou fragmento de habitat varia diretamente com o logaritmo do seu tamanho e está em equilíbrio através de taxas de extinção e de imigração semelhantes, conservando portanto um número de espécies relativamente constante. Por isso a consequência inicial e mais óbvia da fragmentação é a perda de habitat e a diminuição da riqueza de espécies (Powell & Powell 1987; Rylands & Keuroghlian 1988; Kein 1989; Bierregaard *et al.* 1992).

Muitas causas têm sido sugeridas como responsáveis pela perda de espécies em fragmentos, mas a explicação mais parcimoniosa é a de que muitas espécies são perdidas da área remanescente de um fragmento pela perda de heterogeneidade do habitat (Simberloff & Abele 1982). Por serem os habitats tropicais naturalmente heterogêneos, a fragmentação resulta em uma perda não aleatória de habitats, e conseqüentemente das suas espécies associadas (Zimmerman & Bierregaard 1986). Se considerarmos que muitas espécies apresentam tamanhos populacionais diminutos e muitas delas são raras, ou mesmo que pequenas porções de floresta possuem alto endemismo (Gentry 1986), muitas espécies

podem ser excluídas dos fragmentos que não fornecem área mínima para a sua sobrevivência (Spironelo 1987).

Além da perda de espécies, processos ecológicos podem ser afetados pela fragmentação de uma floresta. Na Amazônia central, Powell & Powell (1987) mostraram que a frequência de visitas de abelhas euglossine às flores de árvores em fragmentos é menor, se comparada às visitas às mesmas flores numa floresta contínua. As baixas taxas de recrutamento de árvores de floresta madura encontradas por Cordeiro & Howe (2001) em fragmentos de floresta tropical africana foram provavelmente resultado de baixas taxas de dispersão de suas sementes, decorrentes da eliminação dos dispersores. Benitez-Malvido (1998) encontrou uma menor densidade e maior mortalidade de plântulas nas áreas de borda e pequenos fragmentos quando comparados com a floresta contínua. Laurance *e colaboradores* (1998), detectaram maior mortalidade de árvores adultas e maior crescimento de jovens em bordas e pequenos fragmentos se comparados à floresta contínua. Todos esses processos podem ser afetados também pelo tipo de matriz que circunda os fragmentos de floresta (Gascon *et al.* 1999). Ou seja, alterações que vão além da perda de espécies, por vezes até um incremento no número de espécies em certos grupos biológicos e passando por interrupções de processos ecológicos são efeitos óbvios da fragmentação dos habitats (Gascon & Lovejoy 1998), e suas conseqüências para a manutenção da biodiversidade nos fragmentos de floresta ainda são pouco entendidas. Portanto o escopo limitado da “Biogeografia de Ilhas” (tamanho dos fragmentos) falhou na sua promessa como uma ferramenta para se entender e explicar as alterações na dinâmica biológica dos fragmentos de floresta. Parte desse fracasso se deve ao contraponto do conhecimento gerado até hoje que sugere que boa parte das alterações é devida a efeitos de borda associados à configuração da paisagem e ao tipo de matriz circundante dos fragmentos (Murcia 1995).

A formação de bordas é a conseqüência mais imediata da fragmentação das florestas, que não possuíam esses ambientes antes da fragmentação. As bordas distinguem-se basicamente das zonas ecotonais naturais no contraste entre os dois ambientes que se coalescem. Naturalmente, existe muito pouco contraste entre dois ambientes adjacente, entretanto num fragmento de floresta esse contraste é abrupto (p. ex. floresta vs. campo). Em florestas não fragmentadas a penetração da luz se dá apenas de maneira vertical pelos

poucos espaços entre as copas das árvores. Em um fragmento isolado a penetração da luz se dá também lateralmente através da borda e pode causar alterações microclimáticas severas nas porções do fragmento que estão sujeitas a essas alterações (Kapos 1989; Williams-Linera 1990; Murcia 1995). No entanto essas mudanças não são permanentes, e a borda se fecha com o crescimento da vegetação (Camargo & Kapos 1995). Portanto as alterações microclimáticas, ainda que temporárias, provavelmente explicam as mudanças estruturais na floresta, na mortalidade de árvores e na mudança de composição da comunidade vegetal (Laurance *et al.* 1998). Essa modificação na estrutura da comunidade de árvores afeta por consequência o recrutamento de plântulas e a regeneração das populações vegetais (Sizer & Tanner 1999). Portanto os efeitos decorrentes da criação da borda parecem ser tão importantes quanto o tamanho do fragmento na influência exercida sobre a diversidade de espécies em florestas fragmentadas (Laurance *et al.* 1998). Mais especificamente, a razão entre a quantidade de floresta de um fragmento que sofre influência da borda e a porção livre de seus efeitos, parece ser tão importante quanto o seu tamanho para determinar sua capacidade de abrigar espécies (Laurance *et al.* 1998).

Dispersão de sementes e manutenção da diversidade de árvores

Uma questão central em ecologia de comunidades trata do que controla a alfa diversidade nos trópicos, ou o número de espécie capazes de coexistir num espaço em pequena escala. A diversidade de plantas alcança níveis astronômicos nos trópicos, por exemplo, um único hectare de floresta amazônica pode conter mais de 280 espécies de árvores (DAP > 10 cm) (Oliveira & Mori 1999). Até hoje muitas hipóteses foram propostas para explicar como tantas espécies de árvores podem coexistir nos trópicos (Janzen 1970; Connell 1971; Connell *et al.* 1984; Denslow 1987; Tilman & Pacala 1996; Hubbell *et al.* 1999). Uma revisão de todas elas tomaria uma dissertação inteira, entretanto vale salientar que todas elas por contrastantes que sejam, prevêem alguma interação entre plantas e outros organismos, sejam eles patógenos, dispersores, ou mesmo outras plantas competidoras. Numa breve revisão é importante salientar que essas interações são influenciadas pelos efeitos decorrentes da fragmentação, e que a manutenção da diversidade de árvores nos fragmentos de floresta passa pelo entendimento de como esses processos são afetados (Wright 2002).

O principal e mais bem estudado desses processos é a dispersão de sementes. A dispersão de diásporos é um dos principais eventos envolvidos no sucesso de estabelecimento, na determinação da estrutura demográfica e na manutenção local de populações vegetais (Haper 1977). As vantagens da dispersão incluem a redução nos níveis de predação, associados ao grau de proximidade da planta matriz; colonização de novas áreas, ocupação de sítios adequados à regeneração e o aumento do fluxo de gênico (Levey *et al.* 1994). Conforme Clark e Clark (1981), na ausência de agentes de dispersão muitas espécies tornam-se vulneráveis a extinção local, pois não há liberação de diásporos em sítios adequados ao recrutamento de novos indivíduos. Por exemplo, Cordeiro & Howe (2002) encontraram baixos níveis de recrutamento de espécies zoocóricas em fragmentos de floresta tropical úmida africana que tiveram sua fauna de dispersores eliminada, ainda que esses fragmentos abrigassem populações dessas árvores em idade reprodutiva. Em florestas com fauna de dispersores bem preservada, mais de 60% das espécies de plântulas são originadas por sementes que foram de alguma maneira dispersas (Webb & Peart 2001). Do contrário, em florestas onde a composição da fauna de dispersores é de alguma maneira alterada, o recrutamento das espécies que deles dependem diminui sensivelmente (Chapman & Chapman 1996; Asquit *et al.* 1999).

Chuva de sementes

Poucas espécies de árvores tropicais de floresta úmida produzem sementes com longos períodos de dormência (Garwood 1993; Vasquez-Yanez & Orozco-Segovia 1993). Conseqüentemente, com a exceção de umas poucas pioneiras que formam bancos de sementes (Loiselle *et al.* 1996), a regeneração da maioria das espécies de floresta madura depende da deposição recente de propágulos via chuva de sementes (Uhl *et al.* 1981; Alvarez-Bullya & Martinez-Ramos 1990; Ribbens *et al.* 1994; Loiselle *et al.* 1996). Os padrões de dispersão e sobrevivência de sementes e de plântulas são influenciados por uma grande variedade de fatores bióticos e abióticos, mas também por fatores que atuam aleatoriamente (Augspurger 1983; Hubbel & Foster 1986; Martinez-Ramos & Soto-Castro 1993). As espécies de plantas que são dispersas por animais apresentam padrões de chuva de sementes que são especialmente difíceis

de prever porque variam de acordo com o comportamento do dispersor (Levey 1988; Howe 1989).

Os estudos que enfocam a chuva de sementes são surpreendentemente raros na literatura. A maioria deles trata da chuva de sementes em pastos abandonados através de dispersores que utilizam as árvores remanescentes como poleiros (Guevara *et al.* 1986; Parrota 1995; Silva *et al.* 1996; Carrière *et al.* 2002; Martinez-Garza & González-Montagut 2002). Outros pesquisadores realizaram estudos descritivos de padrões de chuva de sementes em clareiras e sub-bosque se não, sobre variações sazonais ou espaciais (Loiselle *et al.* 1996; Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002; Hardesty & Parker 2003). Outros como Hubbell *e colaboradores* (1999) e Harms *e colaboradores* (2000), utilizaram os padrões de chuva de sementes numa comunidade de árvores de Barro Colorado no Panamá para testar hipóteses sobre a manutenção da diversidade de árvores nos trópicos. Os estudos comparativos de chuva de sementes entre borda e interior de fragmentos e mesmo entre fragmentos não existem na literatura. Entretanto, estudos descritivos da chuva de sementes em diferentes florestas tropicais sugerem que a chuva de sementes é local e temporalmente heterogênea e que a maioria das espécies de semente ocorre em baixa frequência na chuva (Denslow & Gomes Dias 1990; Loiselle *et al.* 1996; Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002). A abundância e distribuição espacial de árvores em frutificação parecem ter um importante papel na diversidade da chuva de sementes e podem influenciar na composição da chuva de sementes que cai em um determinado lugar da floresta (Martinez-Ramos & Soto-Castro 1993). Ademais, essa distribuição da chuva de sementes depende também do tipo de dispersão e da disponibilidade e eficiência dos agentes dispersores (Clark *et al.* 2001).

A abundância de diásporos também varia sazonalmente e essa variação pode depender inclusive do tipo de dispersão. As espécies autocóricas e anemocóricas, geralmente têm seu pico de frutificação e liberação dos diásporos na estação seca, enquanto as espécies zoocóricas, liberam suas sementes na estação chuvosa (Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002). Penhalber e Mantovani (1997) sugerem que uma alta porcentagem de sementes dispersas pelo vento, são geralmente associadas a sítios com um certo grau de perturbação. Entretanto, em florestas semi-decíduais, um grande número de sementes anemocóricas pode ser encontrado devido à árvores do estrato emergente que têm suas sementes dispersas

pelo vento mas são características de floresta madura (Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002). Estudos que enfatizam as diferenças nos padrões de chuva de sementes em ambientes contrastantes são portanto fundamentais para a compreensão dos efeitos da fragmentação sobre a diversidade de árvores.

Recrutamento de plântulas

Uma plântula é um indivíduo vegetal desenvolvido a partir de uma semente (Raven et al. 2001) e, em um sentido estritamente fisiológico, um indivíduo será uma plântula (1) enquanto depender da reserva de sua semente, (2) enquanto uma porção significativa da sua biomassa for oriunda das reservas da semente, ou (3) apresentar alguma estrutura funcional produzida a partir das reservas da semente (Garwood 1996; Kitajima 1996). Dentro do ciclo de vida de plantas com sementes, o recrutamento, o desenvolvimento e a sobrevivência das plântulas são eventos cruciais para o crescimento e/ou manutenção das populações (Harper 1977). Recrutamento significa o ingresso de indivíduos em uma categoria qualquer e, no caso de plântulas, este evento depende da germinação de sementes — emissão da radícula, e da emissão das superfícies fotossintéticas — e do estabelecimento das plântulas (Harper 1977).

A fase de plântula é, via de regra, uma das mais vulneráveis dentre os estádios ontogenéticos de um vegetal. As altas taxas de mortalidade nesta fase só são ultrapassadas pelas de sementes (Kitajima 1996). São muitos os fatores que afetam o desenvolvimento e a sobrevivência das plântulas, patógenos (Janzen 1970), estresse hídrico (Kitajima 1996), danos mecânicos (Clark & Clark 1989), herbivoria e competição intra e interespecífica (Benitez-Malvido 1998). A maneira como cada espécie vegetal responde a estes fatores é determinada, em parte, por adaptações morfo-fisiológicas das plântulas, as quais representam respostas evolutivas a estes fatores (Garwood 1983). Por exemplo, plântulas de espécies pioneiras geralmente possuem cotilédones fotossintetizantes enquanto que as tolerantes a sombra apresentam cotilédones com reserva energética (Garwood 1996).

Sob o dossel fechado de uma floresta ou fragmento, as plântulas são a principal fonte de regeneração das chamadas tolerantes a sombra ou climáticas (Denslow 1987; Martinez-ramos & Soto-Castro 1993). A destruição das florestas e a fragmentação aumentam a vulnerabilidade da comunidade de árvores a perturbações (Williams-Linera 1990), e

termina por levar a drásticas modificações no sub-bosque de um fragmento (Kapos 1989; Camargo & Kapos 1995). Benitez-Malvido & Martinez-Ramos (2003) sugerem que a riqueza e abundância de espécies de plântulas de árvores diminuem com a fragmentação. Os mesmos autores encontraram freqüências muito altas de certas morfoespécies de plântulas nos fragmentos menores que não se repetiram nos maiores e na floresta contínua, sugerindo portanto uma alteração na composição e estrutura da comunidade de plântulas. Em outro trabalho no mesmo sítio, Scariot (1999) encontrou o mesmo padrão para plântulas de palmeiras, sendo que as mais freqüentes em pequenos fragmentos eram também as mais tolerantes a perturbações. Ademais, a alta luminosidade nas áreas de borda de um fragmento pode favorecer o recrutamento de espécies pioneiras em detrimento das tolerantes a sombra que não suportam as condições drásticas presentes na borda de um fragmento (Sizer & Tanner 1999). Portanto o entendimento de como a fragmentação e o efeito de borda influenciam a dinâmica de plântulas é de fundamental importância para a compreensão dos efeitos da destruição das florestas sobre a regeneração de populações de árvores.

Referências Bibliográficas

- ALVAREZ-BULLYA, E.R. e MARTINEZ-RAMOS, M. Seed bank vs. seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84, p.314-325, 1990.
- ASQUITH, N. M., TERBORGH, J., ARNOLD, A. E. e RIVEROS, C. M. The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15, p. 229-235, 1999.
- AUGSPURGER, C.K. Seed dispersal of a tropical tree, *Platipodium elegans* and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71: 759-771, 1983.
- BENITEZ-MALVIDO, J. e MARTINEZ-RAMOS, M. 2003. Impacts of Forest fragmentation on understory species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17, p. 389-400, 2003.
- BENITEZ-MALVIDO, J. Impacts of Forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12(2), p. 380-389, 1998.
- BIERREGAARD, R.O., LOVEJOY, T.E., KAPOV, V., DOS SANTOS, A.A. e HUTCHINGS R.W. The biological dynamics of tropical rain forest fragments. *Bioscience* 42, p. 859-866, 1992.
- BRUNA, E.M. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402, p.139-139, 1999.
- CAMARGO, J.L.C. e KAPOV, V. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in Central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11, p. 205-221, 1995.
- CARRIÈRE, S.M., ANDRÉ, M., LETOURMY, P., OLIVIER, I. e McKEY, D.B. Seed rain beneath remnant trees in a slash and burn agricultural system in southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 18, p. 353-374, 2002.
- CHAPMAN, C. A. e CHAPMAN, L. J. Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six African tree species. *Journal of Tropical Ecology* 12, p. 491-504, 1996.
- CHIARELLO, A.G. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89, p. 71-82, 1999.
- CLARK, C.J., POULSEN, J.R. e PARKER, V.T. The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica* 33, p. 606-620, 2001.

- CLARK, D.A. e CLARK, D.B. Effects of seed dispersal by animals on the regeneration of *Bursera graveolens* (Burseraceae) on Santa Fe Island, Galapagos. *Oecologia* 49, p. 73-75, 1981.
- CLARK, D.B. e CLARK, D.A. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. *Oikos* 55, p. 225-230, 1989.
- CONNELL, J.H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animal and rain forest trees. In: BOER, P.J. e GRADWELL, G.R. (Eds.). *Dynamics of Populations*. Wageningen, Holanda, 1971, p.298-312.
- CONNELL, J.H., TRACEY, J.G. e WEBB, L.J. Compensatory recruitment, growth and mortality as factor maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs* 54, p. 141-164, 1984.
- CORDEIRO, N.J. e HOWE, H.F. Low recruitment of trees dispersed by animals on African forest fragments. *Conservation Biology* 15, p. 1733-1741, 2001.
- DAVENPORT, L. e RAO, M. A história da proteção: paradoxos do passado e desafios do futuro. In: TERBORGH, J., VAN SCHAIK, C., DAVENPORT, L. e RAO, M. (Eds.). *Tornando os Parques Eficientes: estratégias para a conservação da natureza nos trópicos*. Editora UFPR, Fundação o Boticário, Curitiba, 2002. p. 52-76.
- DENSLOW, J.S. e GOMEZ-DIAS, A.E. Seed rain to treefall gaps in neotropical rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 20, p. 642-648, 1990.
- DENSLOW, J.S. tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematic* 18, p.431-451, 1987.
- FOSTER, S. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *The Botanical Review* 52, p. 260-299, 1986.
- GARWOOD, N.C. Functional morphology of tropical forest tree seedlings. In: SWAINE, M.D (Ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO/Parthenon, Paris/Canforth, 1996, p. 59-129.
- GARWOOD, N.C. Seed germination in a seasonal tropical forest in a Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53, p. 159-181, 1983.
- GASCON, C. e LOVEJOY, T.E. Ecological impacts of forest fragmentation in Central Amazonia. *Zoology* 101, p. 273-280, 1998.

- GASCON, C., LAURENCE, W.F. E LOVEJOY, T.E. Fragmentação florestal e biodiversidade na Amazônia Central. In: GARAY, I. e DIAS, B. (Eds) *Conservação da biodiversidade em ecossistemas tropicais: avanços conceituais e revisão de novas metodologias de avaliação e monitoramento*. Editora Vozes, Petrópolis, RJ. 2001, p. 112-127.
- GASCON, C., LOVEJOY, T.E., BIEREGAARD, R.O.JR., MALCOM, J.R., STOUFFER, P.C., VASCONCELOS, H.L., LAURANCE, W.F., ZIMMERMAN, B., TOCHER, M. E BORGES, S. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91, p. 223-229, 1999.
- GENTRY, A. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolution Biology* 15, p. 1-84, 1982.
- GENTRY, A.H. Endemism in tropical versus temperate plant communities. In: *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity* (ed) SOULÉ, M.E. Sinauer Associates, Saunderland, Massachusetts. 1986, p. 153-181.
- GERBI, A. O novo mundo: história de uma polêmica. Companhia das letras, São Paulo, Brasil. 1996, 596p.
- GROMBONE-GUARANTINI, M.T., e RODRIGUES, R.R. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18, 759-774, 2002.
- GUEVARA, S., PURATA, S. e VAN DER MAAREL, E. The role of remnant trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66, p. 74-84, 1986.
- HARDESTY, BD. e PARKER, VT. Community seed rain patterns and a comparison to adult community structure in a West African tropical forest. *Plant Ecology* 164(1), p. 49-64, 2003.
- HARMS, K.E., WRIGHT, J.W., CALDERON, O., HERNANDEZ, A. e HERRE, E.A. Pervasive density dependent recruitment enhance seedling diversity in tropical forest. *Nature* 404, p. 493-495, 2000.
- HARPER, J. *The population biology of plants*. Academic Press, London. 1977, 489p.
- HOWE, H.F. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology*, 58, p.539-550, 1977.

- HOWE, H.F. e SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematic* 13, p. 201-228, 1982.
- HOWE, H.F. Scatter and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79, p. 417-426, 1989.
- HUBBELL, S.P. e FOSTER, R.B. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: DIAMOND, J. e CASE, T.J. (eds.) *Community Ecology*, Harper and Row, New York, USA. 1986. p. 314-329.
- HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B., O'BRIAN, S.T., HARMS, K.E., CONDIT, R., WESCHLER, B., WRIGHT, S.J. e de LAO, S.L. Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in neotropical fores. *Science* 283, p. 554-557, 1999.
- JANZEN, D. H. Herbivory and the number of species in tropical forest. *Am. Nat.*, 104, p. 501-528, 1970.
- KAPOS, V. Effects of isolation on the water status of forest patches in Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5, p. 173-185, 1989.
- KITAJIMA, K. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: MULKEY, S.S., CHAZDON, R.L. e SMITH, A.P. *Tropical forest plant ecophysiology*. New York: Chapman e Hall, 1996. p. 559 – 596.
- LAURANCE, W.F. FERREIRA, L.V., RANKIN-DE-MERONA, J.D., e LAURANCE, S.G. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree community. *Ecology* 79, p. 2032-2040, 1998.
- LAURANCE, W.F. Fragmentation and plant communities: synthesis and implications for landscape management. In: BIERREGAARD, R.O.Jr., GASCON, C., LOVEJOY, T.E e MESQUITA, R.G. (Eds.). *Lessons from amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, 2001, p. 158-168.
- LAURANCE, W.F., LAURANCE, S.G., FERREIRA, L.V. RANKIN-DE-MERONA, J.M. GASCON, C., e LOVEJOY, T.E. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278, p. 1117-1118, 1997.
- LEVEY, D.J. Tropical wet forest treefall gaps and distribution of understory birds and plants. *Ecology* 69, p. 1076-1089, 1998.
- LOISELLE, B.A., RIBBENS, E. e VARGAS, O. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 28, p. 82-95, 1996.

- LOVEJOY, T.E., BIERREGAARD, R.O., RYLANDS, A.B., MALCOM, J.R., QUINTINELA, C.E., HARPER, L.E., BROWN, K.S.Jr., POWELL, A.H., 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, MA, 1996, p. 257-285.
- MARTÍNEZ-GARZA, C. e GONZÁLEZ-MONTAGUT. Seed rain of fleshy fruits species in tropical pastures in Los Tuxlas, México. *Journal of Tropical Ecology* 18, p. 457-462, 2002.
- MARTINEZ-RAMOS, M. e SOTO-CASTRO, A. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108, p. 229-318, 1993.
- McARTHUR, R.H. e WILSON, E.O. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NY. 1967. 325p.
- MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in ecology and Evolution* 10, p.58-62, 1995.
- OLIVEIRA, A.A. E MORI, S.A. A central amazonian terra firme Forest: high tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation* 8, p. 1219-1244, 1999.
- OLIVEIRA, M.A. O efeito da fragmentação de habitats sobre as árvores da floresta atlântica nordestina. Dissertação de Mestrado, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, 2003.
- PARROTA, J.A. Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. *Journal of Vegetation Science* 6, p. 627-636, 1995.
- PENHALBER, E.F. e MANTOVANI, W. Floração e chuva de sementes em mata secundária em São Paulo, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 20, p. 205-220, 1997.
- POWELL, A.H. e POWELL, G.V.N. Population dynamics of *Euglossinea* bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19, p. 176-179, 1987.
- RAVEN, P.H., EVERT, R.F. e EICHHORN, S.E. *Biologia vegetal*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 2001.
- RIBBENS, E., SILANDER, J.A. e PACALA, S.W. Seedling recruitment in forests: calibration model to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* 75, p. 1794-1806, 1994.

- RYLANDS, A.B. e KEUROGHLIAN, A. Primate population in continuous forest and forest fragments in Central Amazonia. *Acta Amazonica* 18, p. 291-307, 1988.
- SCARIOT, A. Forest fragmentation effects on palm diversity in Central Amazonia. *Journal of Ecology* 87, p. 66-76, 1999.
- SILVA, J.M.C., UHL, C. e MURRAY, G. Plant succession, landscape management and the ecology of frugivorous birds in abandoned amazonian pastures. *Conservation Biology* 10, p. 491-503, 1996.
- SIMBERLOFF, D. e ABELE L.G. Refuge design and island geography theory: effects of fragmentation. *American Naturalist* 120, p. 41-45, 1992.
- SIZER, N. e TANNER, E.V.J. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rain forest, Amazonia. *Biological Conservation* 91, p. 135-142, 1999.
- SPIRONELLO, W.R. Range size of a group of *Cebus apella* in central Amazonia. *American Journal of Primatology* 8, p.522, 1987.
- TERBORGH, J., LAWRENCE, L. PERCY NUÑEZ, V., RAO, M., SHAHABUDDIN, G., ORIHUELA, G., RIVEROS, M., ASCANIO, R., ADLER, G.H., LAMBERT, T.D., e BALBAS, L. Ecological meltdown in predator-free Forest fragments. *Science* 294, p. 1923-1925, 2001.
- TILMAN, D. e PACALA, S. The maintenance of species richness in plant communities . In: RICKLEFS, R.E. E SCHLUTER, D. (eds.). *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, EUA. 1993, p. 13-25.
- UHL, C., CLARK, K. e MURPHY, P. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro of the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 69, p. 631-634, 1981.
- VASQUEZ-YANES, C. e OROZCO-SEGOVIA, A. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematic* 24, p. 69-87, 1993.
- WEBB, C.O. e PEART, D.R. High seed dispersal rates in faunally intact tropical forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters* 4, 491-499, 2001.
- WILLIAMS-LINERA, G. Origin and development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica* 22, p. 235-241, 1990.

WRIGHT, S.J. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130, p. 1-14, 2002.

ZIMMERMAN, B.L. e BIERREGAARD, R.O. JR. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography with an exemple from Amazonia. *Journal of Biogeography* 13, 133-143, 1986.

MANUSCRITO A SER ENVIADO AO PERIÓDICO BIOLOGICAL CONSERVATION.

O PAPEL DO EFEITO DE BORDA SOBRE A CHUVA DE SEMENTES E O RECRUTAMENTO INICIAL DE PLÂNTULAS: O CASO DAS GRANDES SEMENTES.

Felipe Pimentel Lopes de Melo¹

Marcelo Tabarelli ¹

¹ Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica. Av. Prof. Moraes Rego s/n. Cidade Universitária, Recife PE, Brasil.

Mensagem eletrônica para: fplmelo@yahoo.com.br

1. Introdução

Por todo o mundo, populações humanas e pressões econômicas crescentes estão levando a uma ampla conversão das florestas tropicais em um mosaico de habitats alterados e remanescentes isolados (Gascon, et al., 2001; Trejo e Dirzo, 2000). Por isso, muito esforço tem sido feito para modelar e prever as consequências da fragmentação sobre a perda de diversidade biológica (McArthur e Wilson, 1967; Laurance et al., 1997; Laurance et al. 1998a; Terborgh et al. 2001). Um consenso em torno da teoria da Biogeografia de Ilhas (McArthur e Wilson, 1967) como ferramenta para prever a perda de diversidade biológica em função do tamanho do habitat perdurou por muitos anos (Gascon, et al., 2001). Entretanto com o avanço do conhecimento sobre a dinâmica biológica dos fragmentos florestais, outros fatores determinantes da diversidade biológica nessas ilhas de florestas, além do seu tamanho, foram trazidos à tona (Bierregaard et al., 1992).

Um desses fatores é o incremento de áreas de borda, que podem ser definidas como transições abruptas de um continuum de vegetação florestal para uma ambiente não florestal (Bierregaard et al., 2001). A criação de bordas possibilita a penetração lateral de luz e vento na floresta, que terminam por dessecar o ar e o solo entre 40 e 300 m adentro na borda (Kapos, 1989). Portanto, a proporção de área de um fragmento que é afetada pelos efeitos decorrentes da criação de bordas, parece ser tão determinante quanto o tamanho desse fragmento na capacidade de uma ilha de floresta em abrigar espécies de plantas (Murcia, 1995). Ademais esses efeitos de borda não atuam da mesma maneira e intensidade sobre todas as espécies. Entre as árvores, as que mais sofrem com os efeitos da fragmentação são aquelas espécies de floresta madura, grandes árvores que terminam por

desaparecer das porções do fragmento que sofrem influências de ventos laterais e de condições microclimáticas drásticas da borda (Laurance et al. 1998b; Gascon et al., 2000). Além disso, muitas dessas espécies de árvores de floresta madura são possuidoras de grandes sementes (Foster, 1986) e dependem de grandes animais dispersores para a manutenção de suas populações (Howe e Smallwood, 1982). Entretanto, esses grandes animais necessitam de grandes territórios e são, geralmente, os primeiros a desaparecerem dos pequenos fragmentos e bordas florestais (Chapman e Onderdonk, 1998; Chiarello, 1999; Silva e Tabarelli, 2000).

Os padrões de chuva de sementes representam a fase inicial da organização e estrutura de uma floresta tropical (Harper, 1977). Por isso, devido ao fato de poucas árvores tropicais produzirem sementes com longos períodos de dormência (Garwood, 1983), a maior parte da regeneração de uma floresta tropical depende da deposição recente de propágulos via chuva de sementes. Entre populações de árvores de floresta madura, a dispersão de seus propágulos e conseqüentemente sua representatividade na chuva de sementes pode variar de acordo com a composição de adultos reprodutivos do sítio onde foi medida (Loiselle et al., 1995), mas também com a composição e comportamento da fauna dispersora que freqüenta este sítio (Clark et al., 2001). Portanto, a disponibilidade local de dispersores de sementes, assim como seu comportamento, podem ter uma importância fundamental na composição da chuva de sementes e conseqüentemente no recrutamento de plântulas, pois sua movimentação possibilita o fluxo de sementes e a conseqüente formação de ricas assembléias locais de plântulas (Webb e Peart, 2001; Levine e Murrell, 2003). Entretanto, alterações nos padrões de dispersão de sementes podem comprometer a regeneração de populações de árvores (Melo e Tabarelli, 2003), principalmente daquelas espécies de floresta madura cujas grandes sementes dependem de um agente dispersor para colonizar novas áreas e escapar dos efeitos nocivos densidade-dependente (Howe e Smallwood, 1982).

Alguns estudos propõem que um sinergismo entre disponibilidade de propágulos e condições microclimáticas drásticas na borda de fragmentos podem diminuir a densidade de plântulas nesse local assim como alterar profundamente a composição de espécies (Benitez-Malvido, 1998; Sizer e Tanner, 1999; Benitez-Malvido e Martinez-Ramos, 2003). Os últimos autores sugerem uma mudança na composição da comunidade de plântulas que

vai da predominância de espécies clímax na floresta contínua, para a dominância de pioneiras e lianas em pequenos fragmentos e bordas de floresta. Entretanto, não se sabe ao certo em que grau essas alterações na composição de espécies de plântulas estão ligadas ao tipo de resposta que cada espécie apresenta ao contato com as condições microclimáticas adversas da borda, ou à disponibilidade de propágulos via chuva de sementes nesse ambiente (Oosterhoorn e Kappelle, 2000).

Portanto, a diminuição do fluxo de sementes via dispersores, pode impedir que as grandes sementes de árvores de floresta madura alcancem as bordas dos fragmentos. Isso, associado ao baixo recrutamento e a alta mortalidade de plântulas em bordas florestais devido às condições microclimáticas drásticas desse ambiente, podem impedir que as espécies de árvores de floresta madura se estabeleçam na borda do fragmento. Neste estudo, foi testada a hipótese de que grandes sementes (> 15 mm; *sensu* Silva e Tabarelli, 2000) de árvores de floresta madura têm pouca probabilidade de estabelecimento nas bordas de fragmentos florestais. Se esta hipótese está correta, é razoável esperar que a chuva de sementes na borda seja mais pobre, principalmente em grandes sementes zoocóricas de árvores de floresta madura. É de se esperar também que a assembléia de plântulas na borda seja menos rica, menos densa e sofra maiores taxas de mortalidade do que a do interior do fragmento. E finalmente que grandes sementes que por ventura alcancem a borda, não tenham a mesma chance de germinar quanto teriam no interior do fragmento.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

O presente estudo foi conduzido na Usina Serra Grande (9° S, 35° 52' W), uma propriedade privada de 200 Km² de área, localizada no estado de Alagoas, no Nordeste de Brasil (Fig. 1). O estudo foi conduzido na mata de Coimbra, fragmento de floresta de 3500 ha completamente circundado por lavoura de cana-de-açúcar e isolado há mais de 50 anos, segundo informações de moradores locais. Coimbra está localizado em um platô de baixa altitude (500-600 m), onde os solos são predominantemente latossolos e podzólicos (IBGE, 1985). O clima é tropical, com uma estação seca com 3 meses de duração (< 60 mm por

mês), de dezembro a fevereiro. A precipitação anual está em torno de 2000 mm, e o período mais chuvoso é de abril a agosto. A vegetação pode ser classificada como floresta tropical baixo-montana, uma das fisionomias da floresta atlântica do Brasil que ocorre a altitudes entre 100-600 m acima do nível do mar (Veloso et al., 1991). Regionalmente, as famílias botânicas Leguminosae, Lauraceae e Sapotaceae são as mais representativas em termos de riqueza de espécies (Tavares et al., 1971).

2.2 Módulos Experimentais

A chuva de sementes, o recrutamento e a mortalidade de plântulas no fragmento de Coimbra, AL, foram medidos em sua borda e interior (i.e. distância maior que 500 m da borda). Para tanto, foi utilizado um total de 200 Módulos Experimentais (ME's) distribuídos de forma equitativa entre a borda e o interior do fragmento florestal. Cada M.E. foi composto de: 1 armadilha para captura de sementes; 1 quadrante no solo para coleta de sementes e 1 quadrante no solo para acompanhamento do recrutamento e mortalidade das plântulas de espécies lenhosas e palmeiras.

As armadilhas para sementes foram construídas com tela de *nylon* verde contra mosquito, cortada no formato quadrado e medindo 1 m de lado. Seus lados foram fixados com arame galvanizado de 3,65 mm de espessura, que foi trançado na borda da tela, conferindo rigidez e forma às armadilhas. Essas foram suspensas a uma altura de cerca de 1 m do solo e amarradas a troncos de árvores com fitilhos de plástico. Distantes cerca de 2 m das armadilhas de sementes, localizavam-se os quadrantes do solo para coleta de sementes e acompanhamento das plântulas, os quais foram demarcados com estacas de madeira e fitilhos, ambos os quadrantes também mediam 1 m de lado.

Finalmente, foram montados 100 ME's na borda do fragmento e outros 100 no interior do mesmo, orientados por transectos medindo 1500 m de comprimento, um na borda e outro no interior da floresta. Em cada transecto, 100 ME's foram dispostos em pares, um ME em cada lado do transecto distando cerca de 25 m entre eles e também entre os pares. Ao longo dos dois transectos que consistiam em trilhas mais ou menos retas, uma paralela à borda distando cerca de 20 da mesma e outra no interior da floresta, a mais de 500 m de distância da borda, as clareiras foram evitadas aumentando portanto, a distância entre alguns pares de ME's.

2.3 Chuva de sementes

A chuva de sementes foi acessada pelo período de 1 ano, que compreendeu o intervalo entre outubro de 2002 e setembro de 2003 através de coletas quinzenais. A cada leitura, as armadilhas de sementes e os quadrantes do solo foram vasculhados em busca de frutos, sementes e fezes de animais que contivessem algum vestígio de sementes. Os quadrantes demarcados no solo que foram destinados à coleta de sementes podiam receber sementes trazidas por dispersores terrestres ou mesmo sementes e frutos de arbustos de sub-bosque mais baixos que a altura de 1m (altura das armadilhas para sementes). Esses quadrantes foram vasculhados somente em busca de sementes visíveis na serrapilheira. As sementes encontradas nas trilhas do transecto também foram coletadas e levadas em conta somente como parte da riqueza da comunidade, mas não da abundância.

A cada leitura, todas as sementes encontradas foram coletadas e armazenadas em sacos plásticos individualizados por ME. Essas sementes foram posteriormente triadas, contadas, classificadas em morfoespécies e agrupadas nas seguintes classes de tamanho: I) até 3 mm; II) entre 3,1 e 6 mm; III) entre 6,1 e 15 mm; IV) entre 15,1 e 30 mm e V) maiores que 30 mm de comprimento medido no seu maior eixo. Devido à impossibilidade operacional de se contar morfoespécies de sementes muito pequenas e que são produzidas em grande quantidade (e.g. *Cecropia sp.*, *Miconia sp.* e *Ficus sp.*), essas quando encontradas nas peneiras em grande quantidade, eram contadas até um máximo de 300 sementes por ME, mesmo que a quantidade fosse visivelmente muito superior. Essa subestimação foi operacionalmente necessária, entretanto 300 sementes por ME correspondem a uma ordem de grandeza muito maior do que a encontrada para qualquer das outras morfoespécies durante o estudo.

Uma coleção de referência foi montada para auxiliar na distinção entre morfoespécies e posterior dedução das suas síndromes de dispersão. A cada leitura, o número total de sementes, o número de morfoespécies e a classe de tamanho à qual pertenciam as sementes coletadas foram anotados. Foram registradas também a cada coleta, a quantidade de sementes e morfoespécies que apresentaram algum sinal evidente de manipulação ou dispersão, como marcas de dentes ou de bico nos frutos e sementes, ou mesmo sementes presentes em bolos fecais.

2.4 Recrutamento e mortalidade de plântulas

Com a intenção de verificar como o efeito de borda afeta o recrutamento inicial de plântulas e sua taxa de mortalidade, os quadrantes demarcados no solo para este fim, tiveram sua área livre das plântulas já estabelecidas. Essas foram arrancadas dos quadrantes quinze dias antes do início de experimento que teve a mesma duração que o da chuva de sementes (1 ano). A cada verificação quinzenal, todos os recrutamentos (i.e. plântulas emersas da serrapilheira) foram marcados com cordões plásticos. Somente plântulas de espécies lenhosas ou palmeiras foram consideradas. O número de recrutamentos na borda e no interior do fragmento foi anotado individualmente para cada ME. A taxa de mortalidade de plântulas na borda e no núcleo do fragmento foi acessada através da razão entre o número de plântulas mortas a cada coleta e o total de plântulas vivas até a última coleta. O número total de morfoespécies de plântulas nascidos em cada um dos ambientes foi inferido através da coleta nos arredores dos quadrantes, de exemplares semelhantes aos que recrutaram no quadrante de estudo, quando esse procedimento não foi possível devido à raridade do exemplar, o registro foi feito e a plântula marcada para ser coletada apenas no final do estudo. Uma coleção de referência de plântulas também foi montada no decorrer do estudo com a finalidade de auxiliar na distinção entre as mesmas.

2.5 Germinação de grandes sementes

Objetivando saber se a germinação de grandes sementes responde às condições microclimáticas encontrados nas bordas do fragmento, ensaios de germinação foram realizados *in situ* com três espécies de árvores de grandes sementes e uma espécie de liana de floresta madura também possuidora de grandes sementes. As sementes utilizadas nesse experimento foram coletadas de pelo menos dois indivíduos diferentes de cada espécie. As espécies de árvore utilizadas foram *Lecythis lurida* (Miers.) Mori (Lecythidaceae), uma árvore de dossel tolerante à sombra, com frutos indeiscentes que contém entre 4 e 12 sementes que mediam no maior eixo $46,5 \pm 5,6$ mm ($n = 30$), *Eschweilera ovata* (Camb.) Miers (Lecythidaceae), uma árvore de dossel superior com frutos deiscentes que contém no máximo 4 sementes ($22 \pm 1,5$ mm; $n = 30$) e *Virola gardneri* (A.DC.) Warb (Myristicaceae), árvore do extrato emergente com frutos deiscentes com uma única semente

($26 \pm 1,2$ mm; $n = 30$) coberta com um arilo fibroso (van Roosmalen, 1985). Daqui por diante essas espécies serão chamadas por seus nomes populares de Sapucarana, Imbiriba e Urucuba respectivamente. A espécie de liana foi uma Cucurbitaceae conhecida localmente como Imbé, cujo tronco é vigoroso e somente é encontrado no fragmento estudado em áreas de floresta bem preservadas, seus frutos são drupas indeiscentes com uma única semente ($34 \pm 2,6$ mm; $n = 30$).

As sementes de Imbiriba, Urucuba e Imbé sofreram os seguintes tratamentos para cada ambiente (i.e. borda e interior do fragmento): 1) 100 sementes enterradas; 2) 100 sementes sobre o solo e 3) 100 sementes sobre o solo e protegidas contra vertebrados predadores. As sementes de Sapucarana sofreram os seguintes tratamentos: no interior do fragmento, 1) 100 sementes enterradas, 2) 100 sementes sobre o solo, 3) 100 sementes sobre o solo e protegidas, 4) 100 frutos sobre o solo e 5) 55 frutos sobre o solo e protegidos. Na borda do fragmento, somente 1) 100 sementes enterradas, 2) 100 sementes sobre o solo e 3) 70 frutos desprotegidos sobre o solo foram utilizados. Os frutos indeiscentes de Sapucarana foram considerados nas análises como uma única semente.

Os experimentos com todas as espécies foram conduzidos seguindo o mesmo padrão, orientados em transectos de 20 m de comprimento marcados com fitilho plástico. As sementes de Urucuba, Imbé e Imbiriba foram dispostas ao longo de 3 fileiras paralelas ao transecto contendo 10 sementes cada uma. Cada fileira abrigou um tratamento, isto é, uma fileira com 10 sementes enterradas a 1 cm de profundidade, outra com mais 10 sementes colocadas sobre o solo e finalmente outra fileira com 10 sementes sobre o solo mas com proteção contra predadores vertebrados. A proteção contra predadores foi feita com tela de arame ou plástico rígido, com 1 cm de espaçamento. O mesmo desenho experimental foi seguido para as sementes de Sapucarana, entretanto acrescentou-se no núcleo, uma fileira com frutos protegidos e outra com frutos desprotegidos (que nas análises foram considerados como uma única semente). A dedução do agente causador da remoção das sementes foi feita através da observação do padrão de manipulação, principalmente do tamanho das marcas de dentes encontradas nas sementes. A duração do experimento foi de pelo menos 9 meses para Imbiriba, 12 meses para Urucuba, 14 meses para Imbé e 18 meses para Sapucarana. A leitura do experimento foi feita quinzenalmente nos 6 primeiros meses e após esse período, mensalmente, anotando-se sempre o destino das sementes. Aos

destinos finais das sementes foi dada a seguinte classificação: 1) removidas, 2) germinadas, e 3) indeterminado. As plântulas nascidas dessas sementes, também tiveram seu destino acompanhado até o final do estudo.

2.6 Análise estatística

As diferenças entre as frequências de sementes de cada uma das classes de tamanho na borda e núcleo, assim como suas abundâncias foram testadas com um teste *G* ou *Qui-Quadrado*, esse último quando as matrizes continham zeros (Sokal e Rohlf, 1995). A diferença entre os números médios de morfoespécies encontradas por coleta em cada ambiente foi testada por meio de um teste *t* pareado. Testes *G* ou *Qui-quadrado* foram utilizados para testar as diferenças entre a frequência de recrutamento e de mortalidade de plântulas entre os ambientes e entre os morfotipos de plântulas. As diferenças nas taxas quinzenais de recrutamento e mortalidade de plântulas foram testadas mediante um teste *t* pareado. Finalmente, as diferenças entre as taxas de germinação, remoção de sementes, e mortalidade de plântulas nascidas das sementes dos experimentos de germinação na borda e no núcleo, foram também testadas com um teste *G* ou *Qui-quadrado* (Sokal e Rohlf, 1995).

3. Resultados

3.1 Chuva de sementes

Um total de 76207 sementes foi amostrado no fragmento como um todo, deste total, 63% ($n = 47986$) foram registrados nos ME's da borda e 37% ($n = 28221$) nos do interior do fragmento, na sua porção teoricamente livre do efeito de borda. No decorrer de um ano de estudo, um total de 146 morfoespécies de sementes foi encontrado no fragmento como um todo, sendo que 121 dessas morfoespécies foram registradas no interior e 73 na borda do mesmo. O número de morfoespécies de sementes encontrados a cada coleta em cada um dos dois ambientes (i.e. borda e interior) variou bastante ao longo do ano (Fig.2). No entanto, uma média de $21,5 \pm 7,2$ morfoespécies de sementes foi amostrada a cada coleta no interior do fragmento, enquanto uma média de apenas $17,25 \pm 6,8$ morfoespécies a cada coleta foi registrada na borda ($t_{par} = 3,7944$; $gl = 23$; $p = 0,0009$).

A borda abrigou uma maior riqueza de morfoespécies da classe I ($G = 5,5417$; $gl = 1$; $p = 0,0186$) e da classe II ($G = 6,1453$; $gl = 1$; $p = 0,0132$), enquanto que o interior do

fragmento foi mais rico em morfoespécies de semente da classe IV ($G = 8,3137$; $gl = 1$; $p = 0,0039$). A riqueza de morfoespécies de sementes das classes de tamanho III e V não apresentaram diferenças significativas entre os ambientes (Tabela 1). O número de morfoespécies zoocóricas respondeu por 76,03% ($n = 92$) da riqueza encontrada no interior do fragmento, e por 62,16% ($n = 46$) na borda do mesmo ($G = 3,7016$; $gl = 1$; $p = 0,0544$). Do núcleo para a borda, as grandes sementes em geral (i.e maiores que 15 mm), caíram de 27,2% para 9,6% ($G = 9,5068$; $gl = 1$; $p = 0,002$) em sua representatividade na riqueza da chuva de sementes, enquanto que entre as sementes médias (classe III) essa queda foi de 55,3% para 47,9% ($G = 1,0070$; $gl = 1$; $p = 0,3156$), e para as pequenas sementes (classes I e II) houve, ao contrário, um aumento do núcleo para a borda de 17,3% para 42,4% ($G = 14,3318$; $gl = 1$; $p < 0,0001$) da representatividade dessa classe de sementes (Tabela 1).

A maior parte das sementes encontradas em cada um dos ambientes pertenceu à classe I, tanto na borda (69,8%; $n = 33535$) quanto no interior do fragmento (68,3 %; $n = 19262$), entretanto essas proporções foram subestimadas devido à limitação logística na contagem das sementes dessa classe de tamanho. A frequência (abundância) de sementes da classe I foi significativamente maior para a borda do que para o interior do fragmento ($G = 22,1525$; $gl = 1$; $p < 0,0001$), e da mesma forma a frequência de sementes da classe II ($G = 687,3859$; $gl = 1$; $p < 0,0001$). Esse padrão se inverte, sendo maiores no interior do fragmento, as frequências das sementes pertencentes à classe III ($G = 607,2772$; $gl = 1$; $p < 0,0001$), à classe IV ($G = 358,9587$; $gl = 1$; $p < 0,0001$) e à classe V ($X^2 = 10,203$; $gl = 1$; $p = 0,0014$).

Um total de 5935 sementes pertencentes a 32 morfoespécies foi considerado dispersas por terem apresentado marcas de bico e/ou dentes, ou por que estavam presentes em bolos fecais ou em massas regurgitadas de polpa de frutos. O número de morfoespécies dispersas foi de 29 no interior do fragmento contra apenas 16 na borda do mesmo, não havendo diferença significativa entre essas riquezas dos ambientes ($G = 0,1079$; $gl = 1$; $p = 0,7426$) (Tabela.2). Do total de sementes dispersas, 3096 foram encontradas nos ME's do interior do fragmento, o que representa 11% do total de sementes encontradas nesse ambiente, as outras 2839 sementes dispersas encontradas na borda, representam somente 5,9% do total de sementes desse ambiente ($G = 610,3214$; $gl = 1$; $p < 0,0001$). Juntas, as pequenas e médias sementes das classes I, II e III responderam por 99,28 e 99,93% da abundância ($G =$

17,8757; $gl = 1$; $p < 0,0001$), e por 62 e 87,5% da riqueza de sementes dispersas no núcleo e na borda do fragmento, respectivamente ($G = 3,551$; $gl = 1$; $p = 0,0595$). O restante da diferença foi devido às grandes sementes das classes IV e V, que totalizaram 0,72 e 0,07% das sementes dispersas, mas que respondem por 48 e 12,5% da riqueza de sementes dispersas no núcleo e na borda respectivamente (Tabela 2). Isso significa que do núcleo para a borda, somadas as classes de tamanho I, II e III, houve um discreto aumento de 0,65% ($n = 237$) na proporção dessas sementes sobre o total de sementes dispersas, enquanto que entre as classes IV e V, do núcleo para a borda, houve um decréscimo drástico de mais de 90% ($n = 20$) na proporção das sementes dessas classes sobre o número de sementes dispersas (Tabela 2).

Ainda que não quantificada, a grande representatividade da classe I entre as sementes dispersas no interior do fragmento foi especialmente devida à grande produção de frutos de *Ficus sp.* e sua dispersão por morcegos (Melo *com. pess.*). Na borda, o grande número de sementes dispersas da classe I foi devido principalmente a dispersão de *Miconia sp.* por aves (Melo *com. pess.*).

3.2 Recrutamento e mortalidade de plântulas

Os resultados sugerem um maior recrutamento de plântulas no interior do fragmento estudado. Um total de 1479 plântulas pertencentes a 49 morfoespécies recrutou nos ME's do fragmento como um todo. O número de morfoespécies foi significativamente diferente entre a borda e o interior, tendo o interior do fragmento contado com o recrutamento de 41 morfoespécies contra apenas 19 na borda do mesmo ($G = 21,8235$; $gl = 1$; $p < 0,0001$). Da mesma forma, o número de plântulas que recrutaram no interior do fragmento durante o período de estudo foi de 897, sendo significativamente maior que aquele encontrado na borda do mesmo, que foi de 582 plântulas ($G = 34,0989$; $gl = 1$; $p < 0,0001$).

A taxa média de mortalidade de plântulas para o interior do fragmento foi de $4,79 \pm 3,13$ plântulas mortas por coleta e para a borda essa taxa foi de $6,36 \pm 4,04$ plântulas mortas por coleta ($t_{par} = -2,6978$; $gl = 1$; $p = 0,0064$). Entretanto, apesar da uma mortalidade média significativamente maior na borda do fragmento, a frequência final de mortes entre as plântulas do interior foi de 41,6% ($n = 373$) e de 43,3% ($n = 252$) para a borda, não apresentando portanto diferença estatística ($G = 0,4256$; $gl = 1$; $p = 0,5141$).

3.3 Germinação de grandes sementes

Os resultados dos experimentos de germinação foram contrastantes, variando de espécie para espécie e também entre os ambientes, entretanto alguns padrões puderam ser evidenciados. A remoção somada das sementes das quatro espécies foi significativamente maior no núcleo do fragmento (68,4%; $n = 927$) se comparada à borda do mesmo (60,3%; $n = 706$) ($G = 17,8874$; $gl = 1$; $p < 0,0001$), ainda que as sementes de Sapucarana tenham sido significativamente mais removidas no núcleo ($G = 27,7948$; $gl = 1$; $p < 0,0001$), e as sementes de Imbé sofrido maiores taxas de remoção na borda ($G = 3,8503$; $gl = 1$; $p = 0,0497$) (Fig. 3a e 3b). Apesar de não quantificada, a maioria dos eventos de remoção foi atribuída a roedores em geral, mas principalmente aos do gênero *Oryzomys* (Rodentia) devido ao padrão de manipulação e marcas de dentes encontradas nas sementes.

Foi constatada também uma diferença significativa entre a taxa somada de germinação na borda, que foi de 8,3% ($n = 97$) das sementes em comparação com a do interior do fragmento que foi de 6,2% ($n = 84$) das sementes ($G = 4,1131$; $gl = 1$; $p = 0,0426$). Entretanto também houve contrastes entre as espécies estudadas. Por exemplo, a frequência de germinação de Imbiriba foi maior na borda ($G = 54,2958$; $gl = 1$; $p < 0,0001$) e a germinação de Imbé, maior no núcleo do fragmento ($G = 14,3433$; $gl = 1$; $p = 0,0002$) não havendo diferença significativa para as outras espécies (Fig. 3a e 3b).

Entre os tratamentos, o destino final das sementes também variou bastante. Somadas as quatro espécies, as sementes desprotegidas responderam por 51,2% ($n = 475$), as protegidas por 32,3% ($n = 300$) e as enterradas por 16,6% ($n = 152$) dos eventos de remoção no núcleo ($G = 376,7615$; $gl = 2$; $p < 0,0001$). Na borda do fragmento, os eventos de remoção também foram significativamente diferentes entre os tratamentos, sendo 62,8% ($n = 444$) dos eventos de remoção registrados entre as sementes desprotegidas, 17,7% ($n = 125$) entre as protegidas e 19,4% ($n = 137$) entre as enterradas ($G = 410,9781$; $gl = 2$; $p < 0,0001$) (Fig. 4a e 4b). Dentre o total de sementes enterradas que foram removidas, a Urucuba e a Sapucarana responderam por 99,99% dessa remoção no núcleo e por 99,97% dos eventos de remoção na borda (Fig. 4a e 4b). Por outro lado somando-se as quatro espécies de grandes sementes, as sementes enterradas representaram 63,1% da germinação no núcleo ($G = 6,7679$; $gl = 1$; $p = 0,0093$) enquanto na borda, essa proporção foi de 57,7% ($G =$

16,2762; $gl = 1$; $p = 0,0003$). Essas taxas são devidas principalmente às espécies que não sofreram remoção de suas sementes enterradas, ou seja, juntas, Imbé e Imbiriba responderam por 92,8% e 92,7% da germinação total do núcleo e da borda respectivamente (Fig. 5a e 5b).

Não houve diferença significativa entre os ambientes quanto às taxas de mortalidade das plântulas isoladas por espécie. Por outro lado, somadas as taxas de mortalidade de plântulas das quatro espécies estudadas, um total de 46,7% ($n = 40$) das plântulas do interior morreu até o final do experimento enquanto somente 18,5% ($n = 18$) das plântulas da borda morreram no mesmo período de tempo ($G = 17,7212$; $gl = 1$; $p < 0,0001$) (Fig. 6). Durante o decorrer do estudo foram registradas situações naturais no mínimo curiosas que se caracterizavam pela altíssima concentração de plântulas pertencentes a várias coortes ao redor de um adulto de Sapucarana e dois outros de Sapucaia (*Lecythis pisonis*. Camb.) cujas sementes são classificadas na classe de tamanho V e que estavam localizados a menos de 20 metros da borda do fragmento. Foi contado um total 33 plântulas de Sapucarana num espaço equivalente à área da copa do adulto, e cerca de 26 e 17 plântulas respectivamente, também sob a área da copa dos dois indivíduos de Sapucaia. Esse padrão não foi encontrado em nenhum indivíduo sequer no interior da floresta onde essas árvores são extremamente mais abundantes que nas bordas.

4. Discussão

A chuva de sementes na borda do fragmento estudado sugere uma perda não aleatória de espécies nesse ambiente. Essa perda foi fortemente concentrada entre as espécies de árvores com grandes sementes principalmente entre as espécies zoocóricas. Conseqüentemente, a assembléia de plântulas na borda do fragmento refletiu essa diminuição na riqueza da chuva de sementes, uma vez que a riqueza de plântulas foi igualmente inferior. Além disso, a borda apresentou baixas taxas de recrutamento e altas taxas de mortalidade da comunidade de plântulas acompanhada, sugerindo que fatores locais podem diminuir a probabilidade de estabelecimento de plântulas nesse ambiente. Entretanto esse padrão de recrutamento e de mortalidade para a comunidade de plântulas contrasta-se com as performances das espécies de grandes sementes nos experimentos de germinação em borda e núcleo. Portanto, apesar de ainda desconhecidos os complexos fatores que levam a padrões diferenciados de chuva

de sementes e de recrutamento de plântulas na borda de fragmentos, os resultados sugerem que a diminuição do fluxo de sementes por falta de dispersores é o principal fator responsável pela baixa frequência de grandes sementes na chuva de sementes da borda e pela conseqüente baixa probabilidade de estabelecimento desse grupo neste ambiente.

4.1 Chuva de sementes

A chuva de sementes na borda do fragmento estudado carece de grandes sementes de árvores de floresta madura, sementes essas que foram bem representadas na chuva de sementes do interior do fragmento. Na literatura, as variações espaciais e temporais na chuva de sementes são bem documentadas para florestas tropicais e geralmente têm ligação com a sazonalidade e a precipitação que juntos determinam picos de frutificação de espécies, mas também de comunidades interias de árvores (Loiselle et al., 1996; Morellato e Leitão-Filho, 1996; Grombone-Guarantini e Rodrigues, 2002). Entretanto, sazonalidade e heterogeneidade ambiental não explicam a discrepância entre as chuvas de sementes acessadas na borda e no interior de um mesmo fragmento. No presente estudo, essa distinção é evidente na quantidade total de sementes encontradas na borda do fragmento, que foi cerca de 1,6 vezes maior do que a encontrada no núcleo, apesar de abrigar apenas 60% ($n = 73$) da sua riqueza. Ademais a representatividade das grandes sementes (i.e. $> 15\text{mm}$) na riqueza da borda foi 2,8 vezes menor que no núcleo do fragmento, enquanto que a das pequenas sementes ($< 6,1\text{ mm}$) foi 1,47 vezes maior. Esse padrão sugere uma dominância de espécies 'r' estrategistas, ou pioneiras, nas bordas do fragmento (Laurance et al., 1998a). Nas florestas tropicais, as árvores pioneiras produzem uma quantidade muito grande de pequenas sementes e geralmente ocupam áreas de clareira ou sítios em estágios sucessionais iniciais (Foster, 1986; Garwood, 1983; Dalling et al., 1998).

Devido à descontinuidade no dossel, resultante da maior frequência de abertura de clareiras, a borda de uma floresta pode ser considerada um ambiente em estágio de regeneração (Williams-Linnerr, 1990; Laurance et al., 1998a), portanto é razoável que a composição de adultos e a chuva de sementes nesse ambiente seja distinta da do interior do fragmento em estágio mais maduro. Oliveira (2003) no mesmo sítio de estudo, encontrou uma proporção em que cerca de 44% das espécies de árvores do interior do fragmento possuíam sementes das classes IV e V contra apenas 15,2% dessas espécies de árvores na

borda. Esses números são proporcionais aos encontrados para a chuva de sementes, que foram de 27,2% para o núcleo e de 9,6% para a borda. Portanto a riqueza e abundância da chuva de sementes no fragmento pode estar sendo fortemente influenciada pela composição local de adultos (Denslow e Gomes-Diaz, 1990). Entretanto, somente baixas taxas de dispersão podem explicar o fato de que grandes sementes presentes no núcleo do fragmento há somente algumas centenas de metros da borda estejam quase completamente ausentes da mesma, ou seja, ocorram numa frequência tão baixa quanto à registrada nesse estudo. Numa floresta tropical do oeste da África, cuja fauna ainda é relativamente preservada, Hardesty e Parker (2003) encontraram que cerca 52% das espécies de sementes coletadas em armadilhas fixas, correspondiam a propágulos vindos de longas distâncias. O mesmo padrão foi anotado por Webb e Peart (2001) na Malásia, que atribuíram cerca de 46% dos indivíduos e cerca de 68% das espécies de plântulas eram resultantes de propágulos vindo de fora do quadrante de estudo que media 1600 m².

A queda desproporcional da representatividade na chuva de sementes de sementes zoocóricas em relação àquelas dispersas por agentes abióticos da borda, também sugere que a ausência de dispersores pode ser um fator importante na pressão de exclusão desse grupo das bordas florestais. Além disso, o pequeno aumento de 0,65% ($n = 237$ sementes) na borda em relação ao núcleo, da representatividade de sementes das classes I, II e III entre as que apresentaram evidências de dispersão, contraste-se com a queda drástica de cerca de 90% ($n = 20$ sementes) dessa mesma proporção a que foram sujeitas as grandes sementes (classes IV e V) na borda do fragmento. Cordeiro e Howe (2001) sugerem que a ausência de médios e grandes animais dispersores de grandes sementes de árvores de floresta madura diminui drasticamente o recrutamento dessas espécies em pequenos fragmentos de floresta, ainda que haja adultos reprodutivos nessas áreas. Portanto a defaunação termina por afetar desproporcionalmente as espécies de árvores que dependem de médios e grandes dispersores para a manutenção de suas populações (Howe, 1986).

4.2 Recrutamento e mortalidade de plântulas

Durante um ano, o acompanhamento do recrutamento inicial e da mortalidade de plântulas suporta a hipótese de que a borda de um fragmento pode ser um ambiente menos propício do que o núcleo ao estabelecimento de plântulas. Entretanto, a maior mortalidade

pode ser interpretada como maiores taxas de mortalidade por período de tempo, uma vez que não houve diferença significativa na proporção final de plântulas mortas. Picos de mortalidade de plântulas em ambos os ambientes podem explicar que as taxas difiram na média, mas não na frequência final. Uma limitação desse experimento é que o acompanhamento por um ano, deixa a desejar com relação ao destino das plântulas que recrutaram próximas ao final do estudo.

Estudos sugerem que menores densidades de plântulas de espécies lenhosas são encontradas na borda de fragmentos se comparadas às densidades do núcleo (Benitez-Malvido, 1998; Laurance et.al., 1998; Bruna, 1999; Benitez-Melvido e Martinez Ramos, 2003). As bordas de fragmentos parecem submeter as plântulas à altas taxas de mortalidade, seja por dessecação, infestação por patógenos, danos físicos causados pela alta frequência de queda de material lenhoso das copas, carência de nutrientes no solo, ou por herbivoria causada principalmente por formigas (Clark e Clark, 1989; Benitez-Malvido et al., 1999; Bruna, 1999; Sizer et al., 2000 Benitez-Malvido e Martinez Ramos, 2003). Todos esses fatores podem ser responsáveis pela maior mortalidade de plântulas na borda do fragmento e conseqüentemente uma menor densidade de plântulas nesse ambiente.

Portanto, apesar de receber quase o dobro da quantidade de sementes que o núcleo do fragmento, a borda só foi capaz de abrigar 60% da riqueza e 65% da densidade de plântulas registradas para o núcleo. Ou seja, há sem dúvida um fator limitante para o recrutamento de plântulas na borda de fragmentos, fator esse que parece estar mais ligado às condições abióticas da borda do que à disponibilidade de sementes (Pinard et al., 1996). Entretanto a borda do fragmento estudado foi formada há cerca de 50 anos, ou seja, pode ser considerada uma borda em estágio avançado de sucessão ecológica, ou mesmo estabilizada, onde a vegetação secundária já selou a maior parte de suas laterais, amenizando o microclima no interior desse ambiente e diminuindo a quantidade de luz que nele penetra (Camargo e Kapos, 1995; Fox et al., 1997). Como a maioria das sementes que foram registradas para esse ambiente eram de tamanho pequeno (classes I, II), e provavelmente pertenciam a pioneiras, isso significa que essas espécies estão bem representadas entre as árvores reprodutivas de uma borda velha. Entretanto, essa boa representatividade entre os adultos reprodutivos não resulta necessariamente em altos níveis de recrutamento dessas espécies. Principalmente se as condições abióticas de uma borda já estabilizada, onde o

dossel já não é tão descontínuo quanto o de uma borda jovem (Oosternhoorn e Kappelle, 2000), não favoreçam a germinação e o estabelecimento dessas sementes. Na literatura, a maioria dos estudos enfocando os efeitos de borda sobre populações de plântulas foi realizada em bordas relativamente jovens (< 15 anos) (Williams-Linera, 1990; Murcia, 1995; Benitez-Malvido, 1998; Benitez-Malvido et al., 1999; Sizer e Tanner, 1999). Nessas condições, a dinâmica vegetal acelerada de queda de árvores ainda possibilitava a abertura de muitas clareiras, disponibilizando habitats de recrutamento para pioneiras (Laurance, 1998a). Na literatura, as pioneiras (sensu Ackerly, 1996) são definidas como dependentes de clareira em pelo menos uma fase de sua vida, e sua demografia está intimamente relacionada com a dinâmica espacial de criação de clareiras em uma floresta (Dalling et al., 1998). Portanto a maioria das pioneiras ou espécies associadas a estágios iniciais de sucessão ecológica podem ter diminuídas as chances de recrutamento de suas plântulas em bordas mais antigas cujo estágio de sucessão ecológica já não favoreça o estabelecimento de suas plântulas (Van der Meer et al., 1998).

4.3 Germinação de grandes sementes

Então, se a borda estudada é antiga o bastante a ponto de não excluir por estresse microclimático as tolerantes à sombra, mas desfavorecer o estabelecimento de plântulas de pioneiras colonizadoras por falta de luz direta, o único impedimento para o estabelecimento de árvores de floresta madura parece ser a chegada de suas sementes à borda da floresta. Essa hipótese encontra suporte nos experimentos de germinação com grandes sementes. Nesses experimentos a germinação somada de sementes foi maior na borda do que no interior do fragmento. Além disso, a mortalidade das plântulas resultantes desse experimento foi muito maior no núcleo (46,7%) do que na borda (18,5%), sugerindo que o desempenho das plântulas de árvores de floresta madura pode até ser melhorado na borda. Na Malásia, Itoh (1995) não encontrou diferenças entre as taxas de germinação em clareiras e em sub-bosque, de duas espécies de extrato emergente do gênero *Dryobalanops* (Dipterocarpaceae), entretanto a sobrevivência das plântulas foi maior nos ambientes mais luminosos das clareiras do que no sub-bosque escuro, apesar dessas espécies serem típicas de floresta madura. Ademais, Kitajima (1996) argumenta que plântulas de tolerantes à sombra, apesar de estarem evolutivamente adaptadas ao crescimento sob o dossel fechado da floresta, não chegam a sofrer com estresse hídrico se a temperatura em ambientes mais

luminosos (p. ex. bordas de fragmentos ou clareiras) não ultrapassar os níveis de tolerância fisiológica dessas espécies.

De uma maneira geral, o desempenho das grandes sementes foi pior no núcleo do fragmento do que na borda do mesmo. As altas taxas de remoção das sementes em geral foram ainda maiores no interior do fragmento e mesmo as sementes enterradas de Sapucarana e Urucuba sofreram altas taxas de remoção, principalmente no interior do fragmento. O alto índice de remoção de sementes pode ser resultado da libertação ecológica de pequenos roedores predadores de sementes (Terborgh et al., 2001). Num fragmento defaunado, os predadores são os primeiros a desaparecer (Chiarello, 1999), possibilitando altas densidades populacionais desses pequenos roedores. Já que a borda do fragmento estudado é pobre em grandes sementes, as populações de roedores podem estar mais concentradas nas áreas nucleares do fragmento que ofereçam mais recursos (i.e. grandes sementes). Uma evidência da melhor performance de plântulas de tolerantes à sombra na borda do fragmento foi o registro de adensados de plântulas pertencentes a várias coortes sob a copa de adultos reprodutivos de Sapucaia e Sapucarana. Essas árvores (2 indivíduos de Sapucaia e 1 de Sapucarana) se localizavam a poucos metros (< 20 m) da borda do fragmento, e foram os únicos exemplares dessas espécies registrados a essas distâncias. Em dezenas de indivíduos dessas duas espécies que foram visitados no interior do fragmento, não foi encontrada uma quantidade de plântulas sequer semelhante àquelas da borda. Ainda que indiretamente, esses registros sugerem uma menor atividade de predadores de sementes na borda do fragmento estudado, o que pode resultar numa maior sobrevivência de sementes e num maior recrutamento de plântulas.

Resumidamente, as sementes enterradas foram as que apresentaram maior probabilidade de germinação, e o apresentaram justamente por sofrerem menores taxas de predação, principalmente na borda. Steven e Marcel (1999) sugerem que o hábito de enterramento de grandes sementes por pequenos roedores do gênero *Heteromys* constitui um serviço de dispersão, pois enterradas, essas sementes estariam protegidas contra predação, aumentando assim as chances de estabelecimento da plântula. Por outro lado, Peña-Carlos e de Boo (2002) encontraram uma relação inversa entre a idade da floresta (i.e. estágio sucessional) e a remoção de sementes. Ou seja, quanto mais inicial o estágio de sucessão ecológica da porção de floresta, maiores as taxas de remoção de sementes. Portanto, seria de se esperar

maiores taxas de remoção de sementes na borda do fragmento. Então porque o núcleo do fragmento estudado apresentou maiores taxas de remoção de sementes? Em fragmentos defaunados como o de Coimbra (Fernandes, 2003), as populações de pequenos roedores parecem preferir o interior do fragmento que oferece mais recursos alimentares (i.e. grandes sementes). Mas provavelmente em florestas com fauna relativamente preservada, a libertação ecológica desses roedores predadores de sementes se dê nos ambientes mais perturbados, que possivelmente são evitados por seus predadores. Nas porções mais preservadas de floresta, onde há predadores, as sementes dificilmente sofreriam altas taxas de remoção por uma população de pequenos roedores sob o controle de predadores. Portanto o padrão de predação de grandes sementes registrado nas bordas de Coimbra pode ser devido às condições particulares da fauna do fragmento estudado e deve ser vista com cautela.

4.4 Conclusão

Contrariando em parte a hipótese inicial, as menores taxas de remoção de grandes sementes somadas às maiores taxas de germinação, e à baixa competição numa assembléia de plântulas depauperada e dominada por pioneiras, fazem da borda do fragmento estudado um ambiente aparentemente mais favorável que o núcleo para o estabelecimento de árvores de floresta madura com grandes sementes. Entretanto, a probabilidade de estabelecimento de árvores com grandes sementes nas bordas continua baixa devido à interrupção no fluxo de sementes via dispersores, o que as impede de alcançar a borda do fragmento. A redução das populações de dispersores (Chapman e Onderdonk, 1998; Silva e Tabarelli, 2000) associada ao aumento na mortalidade e à baixa capacidade reprodutiva das plantas nas bordas dos fragmentos, provavelmente está reduzindo a riqueza da chuva de sementes e conseqüentemente diminuindo a riqueza da comunidade de plântulas nos fragmentos (Laurance et al., 1997, 2000; Tabarelli et al., 2003). Portanto a erosão da diversidade de árvores nas bordas de fragmentos parece estar fortemente concentrada naquelas espécies de árvores de floresta madura, especialmente nas de grandes sementes que dependem de dispersores. Esse grupo de espécies que sofre altas taxas de mortalidade de adultos na borda de fragmentos (Laurance et al., 1998a) e tampouco está bem representado na comunidade de plântulas da borda (Benitez-Malvido e Martinez-Ramos, 2003) parece não recolonizar as

bordas por interrupção no fluxo de suas sementes. Esse fato aumenta ainda mais a importância dos dispersores como vetores de propágulos para a recolonização das áreas de borda por espécies agora restritas ao núcleo do fragmento, pois aparentemente não há limitação ambiental para o recrutamento de plântulas de grandes árvores nas bordas do fragmento. Portanto a conservação de populações de árvores em fragmentos de florestas passa pela potencial utilização total da área do fragmento, principalmente por populações de espécies raras que sofrem riscos mais altos de extinção local. Entretanto essas as áreas de borda dos fragmentos só poderão se tornar disponíveis à colonização por essas espécies de árvores se houver populações de dispersores capazes de possibilitar o fluxo de sementes entre as áreas nucleares e marginais dos fragmentos.

5. Referências Bibliográficas

- Ackerly, D., 1996. Canopy structure and dynamics: integration of growth processes in tropical pioneer trees. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), *Tropical forest plant ecophysiology*, New York, Chapman and Hall, pp. 619-658.
- Benitez-Malvido, J., Martinez-Ramos, M., 2003. Impacts of Forest fragmentation on understory species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17, 389-400.
- Benitez-Malvido, J., 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12, 380-389.
- Benitez-Malvido, J., Garcia-Guzman, G., Kossmann-Ferraz, I.D., 1999. Leaf fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest: na experimental study. *Biological Conservation* 91, 143-150.
- Bierregaard, Jr.R.O., Laurance, W.F., Gascon, C., Benitez-Malvido, J., Fearnside, P.M., Fonseca, C.R., Ganade, G., Malcolm, J.R., Martins, M.B., Mori, S., Oliveira, M., Rankin-de Mérona, J., Scariot, A., Spironello, W., Willianson, B., 2001. Principles of forest fragmentation and conservation in the Amazon. In R.O. Bierregaard Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy e R.C.G. Mesquita (Eds.), *Lessons from Amazonia: The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest*. Yale University Press, New Haven, pp. 371-385.
- Bierregaard, R.O., Lovejoy, T.E., Kapos, V., dos Santos, A.A., Hutchings R.W., 1992. The biological dynamics of tropical rain forest fragments. *Bioscience* 42, 859-866.
- Bruna, E.M. 1999., Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402, 139-139.
- Camargo, J.L.C., Kapos, V., 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in Central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11, 205-221.
- Chapman, C.A., Onderdonk, D.A., 1998. Forest without primates: primate/plant codependency. *American Journal of Primatology* 45, 127-141.
- Chiarello, A.G., 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89, 71-82.
- Clark, C.J., Poulsen, J.R., Parker, V.T., 2001. The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica* 33, 606-620.
- Clark, D.B., Clark, D.A., 1989. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. *Oikos* 55, 225-230.

- Cordeiro, N.J., Howe, H.F., 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals on African forest fragments. *Conservation Biology* 15, 1733-1741.
- Dalling, J.W., Swaine, M.D., Garwood, N.C., 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* 79, 564-578.
- Denslow, J.S., Gomes-Diaz, A.E., 1990. Seed rain to treefall gaps in neotropical rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 20, 642-648.
- Fernandes, A.C.A., 2003. Censo de mamíferos em alguns fragmentos de floresta atlântica do Nordeste do Brasil. Dissertação de Mestrado, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco.
- Foster, S., 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *The Botanical Review* 52, 260-299.
- Fox, B.J., Taylor, J.E., Fox, M.D., Williams, C., 1997. Vegetation changes across edges of rain forest remnants. *Biological Conservation* 82, 1-13.
- Garwood, N.C., 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in a Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53, 159-181.
- Gascon, C., Williamson, B., Fonseca, G.A.B., 2000. Receding edges and vanishing reserves. *Science* 288, 1356-1358.
- Gascon, C., Laurence, W.F., Lovejoy, T.E., 2001. Fragmentação florestal e biodiversidade na Amazônia Central. In: Garay, I., Dias, B. (Eds.), *Conservação da biodiversidade em ecossistemas tropicais: avanços conceituais e revisão de novas metodologias de avaliação e monitoramento*. Editora Vozes, Petrópolis, RJ, pp. 112-127.
- Grombone-Guarantini, M.T., Rodrigues, R.R., 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18, 759-774.
- Hardesty, B.D., Parker, V.T., 2003. Community seed rain patterns and a comparison to adult community structure in a West African tropical forest. *Plant Ecology* 164, 49-64.
- Harper, J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, San Diego, 892 p.
- Howe, H.F. e Smallwood, J., 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, 201-228.
- Howe, H.F., 1986. Seed dispersal by birds and mammals. In: Murray, J. (Ed.). *Seed dispersal*. Academic press, Sydney, Australia, pp. 123-189.
- IBGE, 1985. *Atlas Nacional do Brasil: Região Nordeste*. IBGE, Rio de Janeiro.

- Itoh, A., 1995. Effects of floor environment on germination and seedling establishment of two Bornean rain forest emergent species. *Journal of Tropical Ecology* 11, 517-527.
- Kapos, V., 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5, 173-185.
- Kitajima, K., 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In Mukley, S.S.; Chazdon, R.L., Smith A.P. (Eds.), *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman e Hall, New York, pp. 559-596.
- Laurance, W.F. Ferreira, L.V., Rankin-de-Merona, J.D., Laurance, S.G., 1998a. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree community. *Ecology* 79, 2032-2040.
- Laurance, W.F., Delamônica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L., Lovejoy, T.E., 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404, 836-836.
- Laurance, W.F., Ferreira, L.V., Rankin-de Mérona, J., Laurance, S.G., Hutchings, R.G., Lovejoy, T.E., 1998b. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 12, 460-464.
- Laurance, W.F., Laurance, S.G., Ferreira, L.V. Rankin-de-Merona, J.M. Gascon, C., Lovejoy, T.E., 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278, 1117-1118.
- Levine, J.M., Murrell, D.J., 2003. The community consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology and Systematic* 34, 549-574.
- Loiselle, B.A., Ribbens, E., Vargas, O., 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 28, 82-95.
- Martinez-Ramos, M., Soto-Castro, A., 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108, 299-318.
- McArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NY.
- Melo, F.P.L., Taberelli, M., 2003. Seed dispersal and demography of pioneer trees: the case of *Hortia arborea*. *Plant Biology* 5, 359-365.
- Morellato, L.P., Leitão-Filho, H.F., 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian Forest. *Biotropica* 28, 180-191.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in ecology and Evolution* 10, 58-62.

- Oliveira, M.A., 2003. O efeito da fragmentação de habitats sobre as árvores da floresta atlântica nordestina. Dissertação de Mestrado, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco.
- Oosterhoorn, M., Kapelle, M., 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management* 126, 291-307.
- Peña-Carlos, M., de Boo, H., 2002. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* 18, 261-274.
- Pinard, M., Howlett, B., Davidson, D., 1996. Site conditions limit pioneer tree recruitment after logging of a dipterocarp forest in Sabah, Malasia. *Biotropica* 28, 2-12.
- Silva, J.M.C., Tabarelli, M., 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeastern Brazil. *Nature* 404, 72-74.
- Sizer, N. e Tanner, E.V.J., 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rain forest, Amazonia. *Biological Conservation* 91, 135-142.
- Sizer, N. Tanner, E.V.J., Kossman-Ferraz, I.D., 2000. Edge effects on litterfall mass and nutrient concentrations in forest fragments in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 16, 853-863.
- Sokal, R. R., Rohlf, F. J., 1995. *Biometry*. Freeman e Company, New York.
- Steven, B., Marcel, R., 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* 10, 165-174
- Tabarelli, M., Silva, J.M.C., Gascon, C. 2003. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation*, no prelo.
- Tavares, S., Paiva, F.A.F., Tavares, E.J., Machado, O.F., Lima, J.L.S., Souza, S.A., 1971. Inventário florestal de Alagoas - Nova contribuição para o estudo preliminar das Matas remanescentes do estado de Alagoas. *Boletim Recursos Naturais da SUDENE* 9, 5-122.
- Terborgh, J., Lawrence, L. Percy Nuñez, V., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R., Adler, G.H., Lambert, T.D., Balbas, L., 2001. Ecological meltdown in predator-free Forest fragments. *Science* 294: 1923-1925.
- Trejo, I., Dirzo, R. 2000. Deforestation of a seasonally rain forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94, 133-142.

- Van der Meer, P.J. Sterck, F.J., Bongers, F., 1998. Tree seedling performance in canopy gaps in a tropical rain forest at Nouragues, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 14, 119-137.
- Van Roosmalen, M.G.M., 1985. Fruits of the Guianan flora. Utrecht University, Wageningen, Holanda.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., Lima, J.C.A., 1991. Classificação da Vegetação Brasileira Adaptada a um Sistema Universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- Webb, C.O., Peart, D.R., 2001. High seed dispersal rates in faunally intact tropical forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters* 4, 491-499.
- Williams-Linera, G., 1990. Origin and development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica* 22, 235-241.

6. Resumo

Poucas árvores tropicais produzem sementes com longos períodos de dormência, e a maior parte da regeneração de uma floresta tropical depende da deposição recente de propágulos via chuva de sementes. Neste estudo foi testada a hipótese de que as espécies de árvores de grandes sementes não se estabelecem na borda dos fragmentos por três motivos: 1) a chuva de sementes na borda carece de grandes sementes, 2) o recrutamento é menor e a mortalidade de plântulas é maior na borda do que no núcleo do fragmento e 3) as grandes sementes que eventualmente chegam à borda têm menor probabilidade de germinar do que no núcleo do fragmento. Foram medidos a chuva de sementes, o recrutamento inicial e a mortalidade de plântulas na borda e no interior de um fragmento de 3500 ha de Floresta Atlântica. Além disso, ensaios de germinação com 4 espécies de plantas com grandes sementes foram conduzidos na borda e no núcleo do fragmento. A chuva de sementes na borda distinguiu-se bastante da chuva de sementes do interior do fragmento. Um total de 47986 sementes pertencentes a 73 morfoespécies foi registrado na borda contra 28221 sementes no núcleo que estavam distribuídas em 121 morfoespécies. O grupo de grandes sementes (maiores que 15 mm) foi significativamente mais abundante ($n = 586$) e rico ($n = 33$) no interior do fragmento, do que na borda do mesmo ($n = 289$ e $n = 7$, respectivamente). A borda apresentou taxas de recrutamento de plântulas mais baixas e de mortalidade mais altas que o núcleo do fragmento. As grandes sementes utilizadas nos experimentos de germinação sofreram taxas de remoção significativamente mais altas no interior do fragmento do que na borda do mesmo, em consequência a germinação de grandes sementes de uma forma geral foi maior na borda. As menores taxas de remoção de sementes somadas às maiores taxas de germinação, e à baixa competição numa assembléia de plântulas depauperada, aparentemente fazem da borda do fragmento estudado um ambiente mais favorável que o núcleo para o estabelecimento de plântulas de árvores de floresta madura com grandes sementes. Portanto o que impede a colonização das áreas de borda por aquelas espécies de árvores de floresta madura, especialmente as de grandes sementes, é a interrupção no fluxo de suas sementes via dispersores. Esse fato aumenta ainda mais a importância dos dispersores como vetores de propágulos para a recolonização das áreas de borda por espécies agora restritas ao núcleo do fragmento, pois aparentemente não há limitação ambiental para o recrutamento de plântulas de grandes árvores nas bordas

do fragmento. Portanto a conservação de populações de árvores em fragmentos de florestas passa pela potencial utilização total da área do fragmento, principalmente por populações de espécies raras que sofrem mais riscos de extinção local.

7. Resumen

En los bosques tropicales, son pocas las especies de árboles que producen semillas con largos periodos de sopor. Por eso, la regeneración de esos bosques es deuda principalmente a la deposición reciente de propágulos por la lluvia de semillas. En este estudio fue testado la hipótesis de que los árboles con grandes semillas no se establecen en los bordes de fragmentos por tres motivos: 1) en la lluvia de semillas en los bordes no se encuentran grandes semillas, 2) el reclutamiento es menor y la mortalidad de plántulas mayor en los bordes e 3) las grandes semillas que por ventura lleguen al borde no tienen la misma probabilidad de germinarse como la tienen en el núcleo. Fueron medidas la lluvia de semillas, el reclutamiento inicial e la mortalidad de plántulas en el borde e en el núcleo del fragmento de 3500 ha de bosque atlántico. Además, fueron hechos en borde y núcleo, experimentos de germinación con cuatro especies de grandes semillas. La lluvia de semillas fue bastante distinta entre los dos ambientes, al todo 47986 semillas que pertenecían a 73 morfoespecies fueron registradas en el borde, contra solamente 28221 semillas que entretanto se distribuían en 121 morfoespecies. El grupo de las grandes semillas (> 15 mm) fue significativamente más abundante ($n = 586$) e más rico ($n = 33$) en el interior del bosque de que en su borde ($n = 289$ e $n = 7$ respectivamente). El borde del fragmento presentó tasas de reclutamiento menores que el núcleo, sin embargo sus tasas de mortalidad fueron mayores. Las grandes semillas fueron significativamente más removidas en el núcleo de que en el borde, al contrario, la germinación de las grandes semillas fue mayor en el borde de que en el núcleo. Las tasas de remoción más bajas, asociadas a las mayores tasas de germinación y a la débil competencia en una comunidad de plántulas pobre, puede hacer del borde del fragmento estudiado un ambiente más favorable al establecimiento de árboles de bosque maduro de que su núcleo. Por lo tanto, el principal factor que impide a los árboles de bosque maduro colonizar las orillas de los fragmentos es la disminución del flujo de semillas via dispersores. Eso aumenta más aún la importancia de los dispersores como vectores de propágulos para la recolonización de las áreas de borde por especies que ahora están sólo en el interior del fragmento, pues aparentemente no hay ninguna limitación ambiental para el reclutamiento de plántulas de árboles de floresta madura al borde. Por lo tanto, la conservación de poblaciones de árboles en fragmentos de bosque necesita de la potencial utilización total del área del fragmento, principalmente por poblaciones de

especies raras que corren riesgos más altos de extinción local. Sin embargo, esas áreas marginales de los bosques sólo se volverán disponibles si los dispersores de semillas mantengan el flux de semillas entre el interior del bosque y sus porciones marginales.

8. Abstract

Few tropical tree species can produce seeds with large dormancy periods; therefore the regeneration of tropical trees depends larger on recent seed deposition via seed rain. In this study was tested the hypothesis that large seeds of mature forest tree species have low probability of establishment in forest fragment edges because: 1) large seeds occurs in low frequencies in the seed rain of the fragment edge, 2) the edge presents lower seedling recruitment and higher seedling mortality than do the fragment core area and 3) even if the large seeds arrive at the edge their germination will be lower than at the interior of the fragment. Seed rain, initial seedling recruitment and seedling mortality were recorded for both edge and interior of the 3500 ha fragment of Atlantic Forest. Also, germination essays were conducted using 4 plant species with large seeds in both edge and forest interior. After one year, the seed rain of the edge counted with a total of 47986 seeds belonged to 73 morphospecies, on the other hand, seed rain in the forest interior presented a total of 28221 seeds distributed within 121 morphospecies. Seeds larger than 15 mm were significantly more abundant ($n = 586$) and rich ($n = 33$) at forest interior than at its edge ($n = 289$ e $n = 7$, respectively). Edge presented lower recruitment rates but higher mortality of seedlings. The large seeds utilized in the germination essays presented higher removal rates at the forest interior, and higher germination rates at the edge. Contrary with the hypothesis, forest edges seem to be a more suitable site for large seed establishment. Lower removal rates combined with higher germination and lower competition in a poor seedling assemblage makes the edge an apparently more suitable habitat for establishment of large seeded species. Therefore, those species do not recolonize fragment edges principally due to seed flux interruption caused by the defaunation. So, the importance of seed dispersers seems to be high for maintenance of seed flux between edge and forest interior. Also, conservation of mature forest tree species demands the utilization of the total area of the fragment, principally by those species naturally rare and vertebrate dispersal dependent.

Lista de Tabelas

Tabela 1. Riqueza e abundância de morfoespécies de sementes separadas por síndrome de dispersão no fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL.

27

Tabela 2. Riqueza e abundância de morfoespécies de sementes que apresentaram evidência de dispersão no fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL.

28

Lista de Figuras

Figura 1. Localização do local de estudo entre os remanescentes de Mata Atlântica do Nordeste do Brasil.

29

Figura 2. Riqueza de morfoespécies por coleta quinzenal nos ME's de borda e interior do fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL.

30

Figura 3. Representatividade de cada um dos possíveis destinos entre as sementes dos ensaios de germinação no fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL: a) interior do fragmento e b) borda do fragmento.

31

Figura 4. Representatividade de cada tratamento na remoção de sementes dos ensaios de germinação na borda (a) e interior (b) do fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL.

32

Figura 5. Proporção de cada tratamento na germinação das espécies de sementes dos ensaios de germinação no interior (a) e na borda (b) do fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL. 33

Figura 6. Proporção de plântulas mortas de cada espécie nos ensaios de germinação em borda e interior do fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL.

34

Tabela 1. Riqueza e abundância de morfoespécies de sementes separadas por síndrome de dispersão no fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL.

Classe de tamanho	Interior				Borda			
	Riqueza	Abundância	Abióticas	Zoocóricas	Riqueza	Abundância	Abióticas	Zoocóricas
I	8	19262	2	6	13	33535	4	9
II	13	2789	3	10	18	7949	10	8
III	67	5584	20	47	35	6243	12	23
IV	31	580	4	27	7	259	1	6
V	2	6	0	2	0	0	0	0
Total	121	28221	29	92	73	47986	27	46

Tabela 2. Riqueza e abundância de morfoespécies de sementes que apresentaram evidência de dispersão no fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL.

Classe de tamanho	Interior		Borda	
	Riqueza	Abundância	Riqueza	Abundância
I	4	2837	4	2638
II	4	21	3	46
III	10	216	7	153
IV	9	20	2	2
V	2	2	0	0
total	29	3096	16	2839

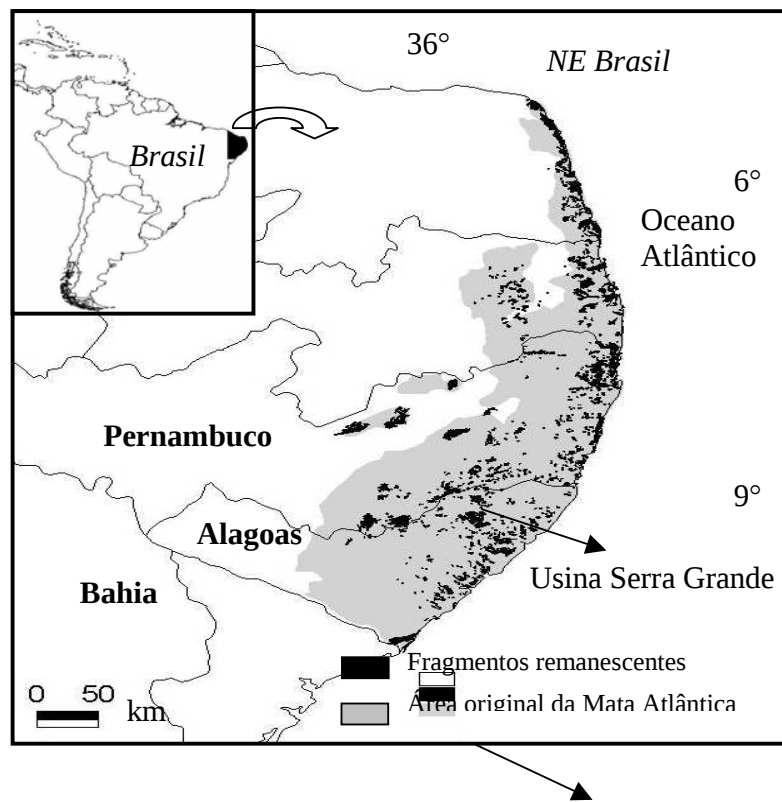


Figura 1. Localização do local de estudo entre os remanescentes de Mata Atlântica do Nordeste do Brasil.

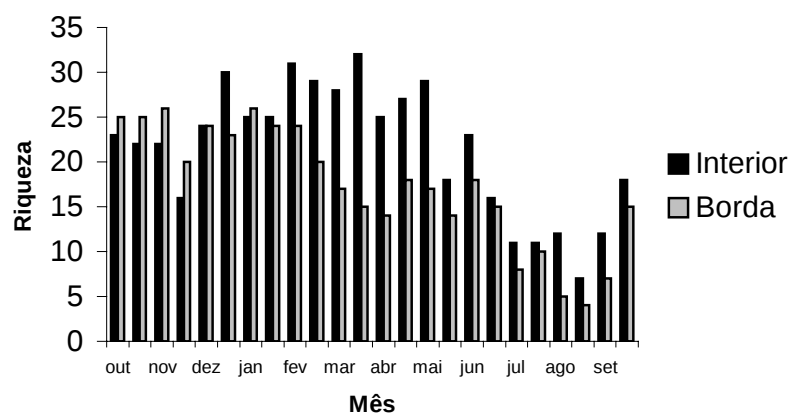


Figura 2. Riqueza de morfoespécies por coleta quinzenal nos ME's de borda e interior do fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL.

a

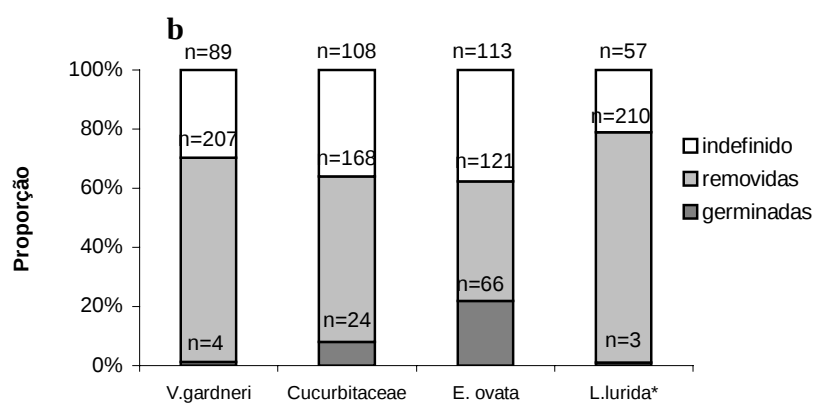
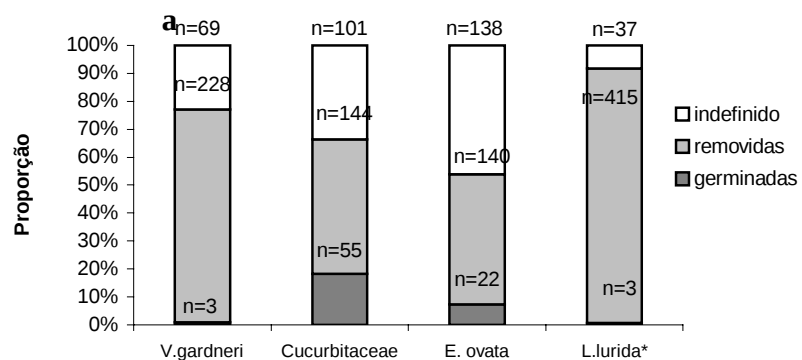


Figura 3. Representatividade de cada um dos possíveis destinos das sementes dos ensaios de germinação no fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL: a) interior do fragmento e b) borda do fragmento.

* *Lecythis lurida* possui tratamentos e número de sementes diferentes por ambiente.

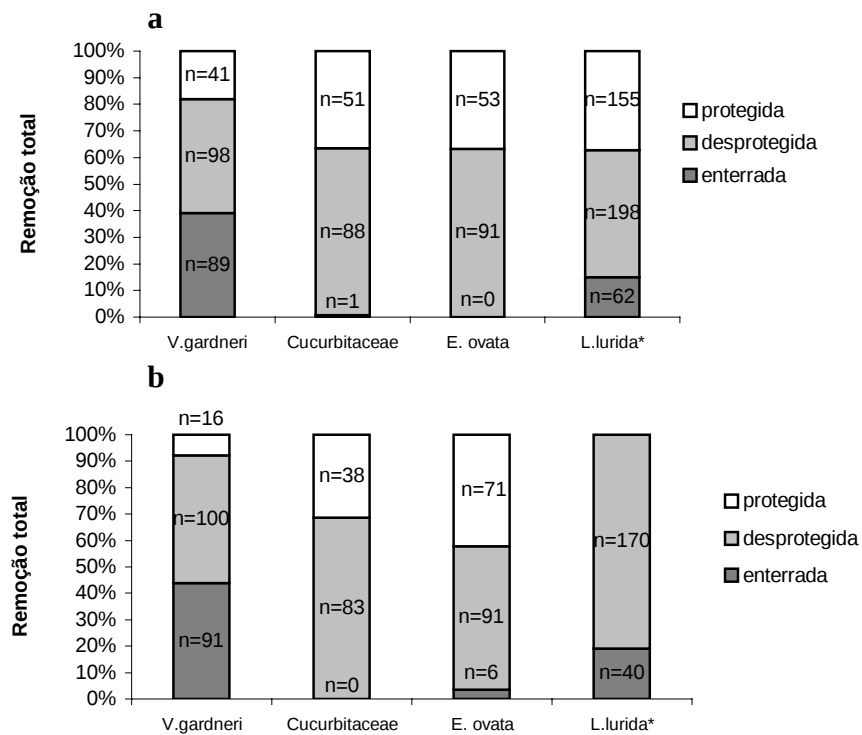


Figura 4. Representatividade de cada tratamento na remoção de sementes dos ensaios de germinação na borda (a) e interior (b) do fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL.

* *Lecyhtis lurida* não possui o tratamento de sementes protegidas na borda.

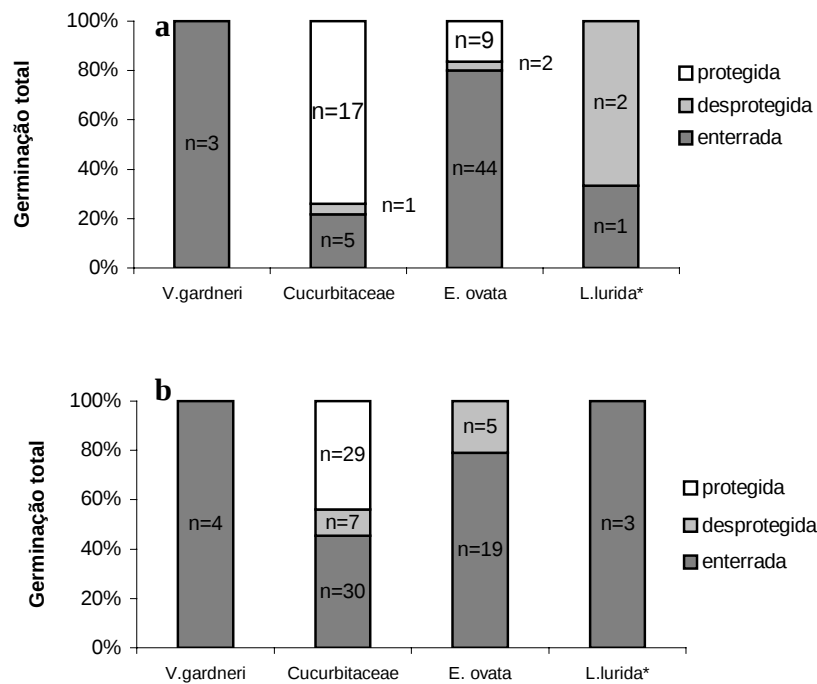


Figura 5. Proporção de cada tratamento na germinação das espécies de sementes dos ensaios de germinação no interior (a) e na borda (b) do fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL.

* Devido à limitação na disponibilidade de sementes, não há o tratamento “protegidas” para essa espécie nesse ambiente.

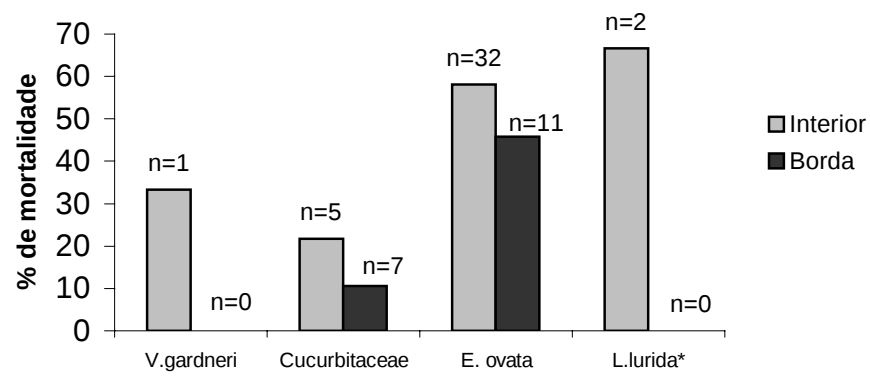


Figura 6. Proporção de plântulas mortas de cada espécie nos ensaios de germinação em borda e interior do fragmento Coimbra, Usina Serra Grande, AL.

ANEXO

Guide for Authors Biological Conservation.

Submission of papers

Submission of a manuscript implies that it is not being considered contemporaneously for publication elsewhere. Submission of a multi-authored manuscript implies the consent of all the participating authors. Submission of a manuscript must be accompanied by a covering letter stating that it is original work, that it is not being submitted elsewhere, that all authors agree with the contents and to the submission, and where necessary all appropriate ethics and other approvals were obtained for the research. All papers will be independently refereed.

Contributors from North, South and Central America should submit their papers to Dr M. W. Schwartz, Department of Environmental Sciences and Policy, University of California, One Shields Avenue, Davis, CA 95616-8576, USA.

Contributors from the Indo-Pacific region, including Australia and New Zealand should submit their papers to Dr D. A. Saunders, c/o CSIRO Sustainable Ecosystems, GPO Box 284, Canberra, ACT 2601, Australia.

Contributors from UK, Europe, Africa and Central Asia should submit their papers to Dr. R. Marrs, School of Biological Science (Derby Building), University of Liverpool, PO Box 147, Liverpool L69 3PX, UK or to Dr. A.S. Pullin, School of Biosciences, University of Birmingham, Edgbaston, Birmingham B15 2TT, UK.

Types of contributions

Original papers on topics of conservation interest; review articles; short reports; announcements; book reviews.

The journal adopts a strict policy of only accepting papers that fit the Aims and Scope of the journal. The paper must have a clear conservation message: Is there a significant contribution to our ability to undertake effective action?

Manuscripts

Three copies should be provided, in double-spaced typing on pages of uniform size, with a wide margin at the left. Generally, the size of the manuscript should not exceed 10,000 words or about 20 printed pages. Each paper should be provided with an Abstract of about 200--250 words, reporting concisely on the purpose and results of the paper, and with five keywords for use by Abstract services.

Authors should consult an issue of the journal for style and layout. The Editors reserve the right to adjust style to certain standards of uniformity.

The SI system should be used for all scientific and laboratory data; if, in certain instances, it is necessary to quote other units, these should be added in parentheses. All variables should be italic; *p* for significance; *n* for number. Use %, not percent.

All scientific names should be italic, no parentheses. Common names in lower-case except proper nouns. All common names must be followed by a scientific name in parentheses.

Tables, references and legends to illustrations should be typed on separate sheets and placed at the end of the paper. Footnotes should be avoided if they contain information which could equally well be included in the text.

Disks

Please submit a disk with the initial submission of the manuscript. The file on disk should correspond exactly to the hard copy. The operating system and the word-processor used should be specified clearly. Word is the preferred format, although other formats can be used.

Illustrations or chemical structures in electronic format may be supplied provided that the file format and the program used to produce them is clearly indicated and that a hard copy is also supplied. More detailed guidelines and further information are available from the publisher.

References

References to published work should be indicated at the appropriate place in the text, according to the Harvard system (i.e. using author(s) name(s) and date), with a reference list, in alphabetical order, at the end of the paper. The list should give name(s) and initial(s) of author(s), the year of publication and the exact title of the paper or book. For journals

there should follow the journal title, volume number, and initial and final page numbers of article. For books there should follow the name(s) of the editor(s) (if appropriate), the name of the publisher and the town and year of publication. Where appropriate, initial and final page numbers should also be quoted. All references in this list should be indicated at some point in the text and vice versa. In the references, the "&" should always be replaced by "and". Unpublished reports may be included in the References if available for consultation by readers; they should include the name of the organisation and a brief address.

Examples of references:

Book

Falconer, D.S., 1989. Introduction to Quantitative Genetics, 3rd edn. Longman, London.

Article

Glesness, N.R., 1977. Gene pool conservation and computer analysis.

International Zoological Yearbook 17, 177--191.

Article in Book

Ralls, G., Ballou, J., 1983. Extinction: lessons from zoos. In Genetics and Conservation, ed. C.M. Schonewald-Cox, pp. 164--184. Benjamin Cummings, New York.

Illustrations

The original and two copies, which may be of a reduced size, of each illustration should be provided. Line drawings may be submitted in any medium providing that the image is black and very sharp. They should preferably all require the same degree of reduction; large diagrams, more than four times final size, are discouraged due to handling difficulties. Lettering should be large enough to be legible after reduction of the illustration to fit in either one or two columns (ideally 7pt lettering after reduction). Photographs should be submitted as contrasting black-and-white prints on glossy paper. Each illustration must be clearly numbered and the name(s) of the author(s) of the paper written on the reverse side.

Colour Illustrations

Submit colour illustrations preferably in electronic format, or otherwise as original photographs, high-quality computer prints or transparencies, close to the size expected in publication, or as 35 mm slides. Polaroid colour prints are not suitable. If, together with

your accepted article, you submit usable colour figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in colour on the web (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in colour in the printed version. For colour reproduction in print, you will receive information regarding the costs from Elsevier after receipt of your accepted article. For further information on the preparation of electronic artwork, please see <http://authors.elsevier.com/artwork>.

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

Proofs

Proofs will be sent to the author (first-named author if no corresponding author is identified on multi-authored papers) by PDF wherever possible and should be returned within 48 hours of receipt, preferably by e-mail. Corrections should be restricted to typesetting errors; any other amendments made may be charged to the author. Any queries should be answered in full. Elsevier will do everything possible to get your article corrected and published as quickly as possible. Therefore, it is important to ensure that all of your corrections are returned to us in one all-inclusive e-mail or fax. Subsequent additional corrections will not be possible, so please ensure that your first communication is complete. Should you choose to mail your corrections, please return them to: Log-in Department, Elsevier Science, Stover Court, Bampfylde Street, Exeter, Devon EX1 2AH, UK.

Page charges and offprints

There will be no page charges. Twenty-five offprints of each paper will be supplied free of charge. Additional copies can be ordered at current printing prices.

Colour charges Authors will be charged for including colour illustrations at the following rates and are encouraged only to consider colour if necessary for clarity or comprehension: 1st page: Euro 350 / USD 350 Every 2nd page: Euro 175 / USD 175 (Prices per October 2003).

Copyright guidelines

All authors must sign the 'Transfer of Copyright' agreement before the article can be published. This transfer agreement enables Elsevier Science Ltd to protect the copyrighted material for the authors, but does not relinquish the author's proprietary rights. The copyright transfer covers the exclusive rights to reproduce and distribute the article, including reprints, photographic reproductions, microform or any other reproductions of similar nature and translations, and includes the right to adapt the article for use in conjunction with computer systems and programs, including reproduction or publication in machine-readable form and incorporation in retrieval systems. Authors are responsible for obtaining from the copyright holder permission to reproduce any figures for which copyright exists.

Conflicts of Interest

To allow scientists, the public, and policy makers to make more informed judgements about published research, this journal adopts a strong policy on conflicts of interest and disclosure. Authors should acknowledge all sources of funding and any direct financial benefits that could result from publication. Editors likewise require referees to disclose current or recent association with authors and other special interest in this work.

Author Enquiries

Authors can keep a track on the progress of their accepted article, and set up e-mail alerts informing them of changes to their manuscript's status, by using the "Track a Paper" feature of Elsevier's Author Gateway (<http://authors.elsevier.com>). Contact details for questions arising after acceptance of an article, especially those relating to proofs, are provided when an article is accepted for publication.