



SIMONE BENEDET FONTOURA

**TRAJETÓRIAS POPULACIONAIS DE ESPÉCIES ARBÓREAS
SOB EFEITO DE FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL NA
AMAZÔNIA CENTRAL**

LAVRAS – MG

2017

SIMONE BENEDET FONTOURA

**TRAJETÓRIAS POPULACIONAIS DE ESPÉCIES ARBÓREAS SOB EFEITO DE
FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL NA AMAZÔNIA CENTRAL**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais em Paisagens Fragmentadas e Agroecossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

Prof. Dr. Lucas Del Bianco Faria

Orientador

Dr. José Luís Campana Camargo

Coorientador

LAVRAS – MG

2017

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca Universitária da UFLA,
com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Fontoura, Simone Benedet.

Trajetórias populacionais de espécies arbóreas sob efeito de
fragmentação florestal na Amazônia Central / Simone Benedet
Fontoura. - 2017.

115 p. : il.

Orientador: Lucas Del Bianco Faria.

Coorientador: José Luís Campana Camargo.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2017.

Bibliografia.

1. Árvores grandes. 2. Densidade de coespecíficos. 3.
Mortalidade. I. Faria, Lucas Del Bianco. II. Camargo, José Luís
Campana. III. Título.

SIMONE BENEDET FONTOURA

**TRAJETÓRIAS POPULACIONAIS DE ESPÉCIES ARBÓREAS SOB EFEITO DE
FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL NA AMAZÔNIA CENTRAL**

***POPULATION TRAJECTORIES OF TREE SPECIES UNDER THE EFFECT OF
FOREST FRAGMENTATION IN CENTRAL AMAZON***

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais em Paisagens Fragmentadas e Agroecossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 28 de junho de 2017.

Prof. Dr. Eduardo Van den Berg	UFLA
Dr. Luiz Fernando Silva Magnago	UFLA
Prof. Dr. Marco Aurélio Leite Fontes	UFLA
Profa. Dra. Gislene Maria da Silva Ganade	UFRN

Prof. Dr. Lucas Del Bianco Faria
Orientador

Dr. José Luís Campana Camargo
Coorientador

LAVRAS – MG

2017

*Às minhas filhas: Maíra, Anita e Anahy,
que dão beleza e leveza à vida*

e

*Ao Simão, o maravilhoso companheiro
que eu, às vezes, nem acredito que existe,*

DEDICO

*Ao meu pai, Adroaldo
E ao meu irmão, Geovanne,*

OFEREÇO

À minha mãe Juracy

Ao meu grande mestre na educação Paulo Saul

Ao meu grande mestre no Ioga Carlos Luz (in memoriam)

AGRADECIMENTOS

Em primeiríssimo lugar às minhas filhas Maíra, Anita e Anahy que, mesmo sendo crianças, respeitaram os períodos de minha ausência para realizar este trabalho. A compreensão delas foi fundamental para que eu pudesse me concentrar na tese. Por me mostrarem o quanto ainda preciso aprender, por me amarem incondicionalmente, por sorrirem nos momentos mais tensos a lembrar-me que são nas pequenas coisas que nos encontramos, nos desconstruímos e tornamos a caminhar.

Ao Simão, meu grande amor, companheiro e amigo de literalmente todas as horas. Por caminhar e crescer junto, intelectual e espiritualmente. Por aceitar minhas loucuras, por sonhar junto, por me ouvir, por me ensinar a ser paciente, e por ter sido o maior incentivador deste doutorado. Sem sua cumplicidade essa tese seria impossível, ela nem existiria. Conviver com esse homem é conhecer a paz.

Ao IFAM - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Amazonas, pelo apoio à minha formação. Em especial, aos professores do Campus Manaus Zona Leste: José Eurico Ramos de Souza, Aldenir Caetano e Jacira Dall'Alba por concederem meu afastamento sem objeções e por apoiarem a licença de acompanhamento do meu esposo, sem a qual eu não haveria continuado no curso. À Pró-reitora de Pós-graduação, Pesquisa e Inovação, por todo apoio e disposição em resolver burocracias prontamente. O trabalho dessas pessoas mostra que o serviço público pode ser eficiente, proativo e saudável para o convívio humano.

À FAPEAM - Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas, pela bolsa concedida, por meio do edital RH-Doutorado Fluxo contínuo para formação de servidores sediados no Amazonas.

Ao PDBFF – Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, pela base de dados das espécies, sem os quais essa tese não estaria aqui. Especialmente, a Ana Andrade por toda a disposição em conceder os bancos de dados, buscar informações e prestar apoio com muita eficiência. Ao Dr. William Laurance, Dr. Thomas Lovejoy e Dra. Susan Laurance, por me confiarem o uso do banco de dados e pelas contribuições ao primeiro capítulo. Manifesto todo meu respeito à vanguarda na ecologia da fragmentação que esses ecólogos representam, eu era apenas um bebê quando essas pessoas já estavam colocando parcelas na Amazônia para estudar a fragmentação florestal.

À UFLA - Universidade Federal de Lavras, pelo excelente ambiente de ensino, pelo agradável espaço verde, pelos funcionários solícitos e toda infraestrutura que nos deixa à vontade como se estivéssemos em casa.

Ao PPG-Ecologia Aplicada pelo ciclo de aprendizado junto aos professores e colegas durante as disciplinas. À Ellen, que desempenha mais que um trabalho de secretária, caminha com os alunos, por vezes sofre suas tensões, sempre disposta a ajudar até além de suas funções.

Ao Professor Dr. Lucas Faria, por aceitar orientar alguém com um medo transcendental de estatística e uma tendência exponencial a abraçar mil hipóteses, ideias e projetos. Por indicar caminhos e discutir a boa ecologia. Por apoiar meu trabalho, pelo respeito as minhas decisões, indecisões e inconstâncias e, sobretudo, pela paciência com o meu caminhar. Como dizia Paulo Freire, é impossível professor e aluno saírem os mesmos após um processo de ensino-aprendizagem.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia e Complexidade da UFLA: Angelo Monteiro (vulgo “Bruto”), Juliana Tuller, Laís Maia e Igor Boratto com os quais tive o prazer de conviver por período maior e que me proporcionaram um ambiente de trabalho amistoso, leal e de elevado nível humano. Em especial ao Angelo e a Ju por tudo que me ensinaram nas estatísticas e no programa R.

Ao Pesquisador Dr. José Luís Camargo, por coorientar esse trabalho e me inspirar com a sua paixão pela grande floresta encantada amazônica. Pelas horas ao telefone discutindo ecologia da floresta, por mostrar o método científico, por estar disposto a ensinar sempre, porque assumiu que essa é sua missão. Pela força, amizade e por caminhar ao meu lado quando tive medo, por me pedir calma. Fiquei apaixonada pela ecologia outra vez.

Ao Professor Dr. Mauricio Lima, por me receber em seu laboratório em Santiago do Chile em meu curto período sanduíche, por ensinar a explorar os dados e mostrar luzes da ecologia de populações. Por ter me ajudado a pensar as análises dos dados de forma pragmática, por ensinar a pensar biologicamente as hipóteses. Pelo ambiente agradável de seu laboratório, pelo sempre excelente bom humor e as histórias de um uruguaio no Brasil.

À Carla Rivera, do laboratório de Ecología de Poblaciones da Universidad Católica por efetivamente me tirar do analfabetismo da linguagem R, pela paciência em me ensinar e pelo massivo tempo que dispendeu ajudando em minhas análises. Pela grande amizade que fizemos, e pela parceria. Ao José Montero, ao Ariel e Manuel pelo agradável convívio nos poucos meses que fiquei por lá.

À Dona Oriana e Nolo por terem me recebido em Santiago e me proporcionado o convívio na família chilena, contribuindo para o aprimoramento de meu espanhol, pela amizade, comidinhas, risadas e carinho.

Ao Prof. Dr. Eduardo Van den Berg e a Prof^a Dra. Dulcinéia Carvalho por terem acompanhado o desenvolvimento da tese durante o curso de doutorado e trazido sugestões ricas e úteis. Pelo entusiasmo com meu trabalho.

À Professora Dra. Thelma Sáfadi que me suportou por três semestres, em sua disciplina de séries temporais, tendo paciência em lidar com alguém que entrava em pânico ao ver fórmulas. Pela amizade e colaboração nas análises das séries, que mesmo não entrando na tese, constituirão certamente um trabalho futuro promissor e bonito.

Ao Prof. Dr. Marcos Vital (UFAL), por tudo que me ensinou de programa R, sobre o qual eu era absolutamente leiga. Sua didática, senso de humor e paixão pela ciência transformaram meu medo ancestral de estatística em alívio, superação e até porque não dizer prazer em analisar dados e ver os lindos gráficos pulando do computador! À equipe do IPÊ – Instituto de Pesquisas Ecológicas por proporcionar um curso maravilhoso e fundamental na vida de todo ecólogo, sem o qual eu não teria de forma alguma realizado minhas análises de maneira autônoma.

Aos colegas de IFAM: Rosana Palheta, pela ajuda com todas as burocracias possíveis e imagináveis a serem resolvidas a distância, ao Prof. Dr. Valdely Kinupp, por ter incentivado o estudo do uxi e apoiado todo o processo de me representar junto a Natura quando meu primeiro projeto foi selecionado.

À Valéria que cuidou da nossa casa, da nossa comida e da bagunça generalizada decorrente da loucura da tese. Pela amizade, pelo carinho imenso às meninas, pelo cuidado e delicadeza conosco, pelos aprendizados e muitas risadas. Sentiremos saudades.

Ao meu pai Adroaldo e ao meu irmão Geovanne, que sempre estão torcendo pela minha caminhada, por compreenderem meu distanciamento dos últimos meses e pelo amor que nos une.

Às amigas Gabriela e Aretha, fiéis escudeiras, sempre me tirando da tensão, oferecendo alegria e tranquilidade. Pelas conversas sobre ecologia, universo e tudo mais. Pela grande e verdadeira amizade que é rara de encontrar, pela preocupação com minha saúde mental, por não me deixar abater.

Às amigas Manoela (Manaus), Carla (PiauÍ), Cecília (Brasília), Melissa (Manaus), Fernanda (Natal) e ao amigo Rodrigo (Belo Horizonte) por estarem sempre disponíveis quando precisei de força, de ouvir algo engraçado ou até mesmo “você vai conseguir”. Ao

amigo Sully (Manaus), por todas as vibrações que mandou para mim, pelas palavras de tranquilidade e alegria, pela disponibilidade em confortar meu desespero em inúmeros momentos, durante esse doutorado, pelo companheirismo de sempre de tantos anos. À grande amiga Elisa Wandelli (Manaus) que primeiro avaliou meu pré-projeto de tese quando ainda estava em gestação e concorrendo à vaga no curso de doutorado, por ter sido a pessoa que me apresentou a linda Amazônia há 16 anos, e pela amizade de uma irmã mais velha que passei a ter.

A todas as amigas e aos amigos que fiz aqui em Lavras, nesses quase cinco anos: Gabriela, Carol, Aretha, Luciano, Priscila, Lucas, Patrícia, Ian, Luciana e Carlos, pela amizade e todo o apoio que sempre estiveram prontos a dar nas horas mais difíceis com as crianças quando precisei trabalhar na tese. À Margarete, Vicente, Neire, Wandro, Kika e Edson, pelas conversas no sítio Ouro Verde, pelas jantas regadas à alegria, pela torcida, e pela amizade. À Joceone, Alex, Margarete, Regina e Waleria por tantas vezes terem quebrado galhos, buscado a Maíra na escola e prestado todo apoio que precisamos, e pela amizade.

Aos amigos do GTC – Grupo Teatro Construção de Lavras: Ricardo Calixto, Évila, Atíla, Gabriel, Ernani, Marina, Letícia e Felipe pela amizade, acolhida no grupo e carinho. Por terem me ensinado o quanto é maravilhoso libertar-se e descobrir-se por meio da arte, pela oportunidade de fazer parte do grupo e vivenciar a arte nos momentos em que a mente, demasiadamente imersa na ciência, poderia causar certas deficiências no olhar profundo do humano. A ciência é maravilhosa e a arte é necessária.

Por fim, agradeço à grande floresta Amazônica o privilégio de caminhar em seu solo, comer seus maravilhosos frutos, sentir o microclima de seu sub-bosque, nadar em seus igarapés, escutar a música de seus habitantes e enxergar tantos micromundos em um único lugar a ponto de compreender a insignificância de nossa existência nesse cosmos.

TODA MINHA PROFUNDA GRATIDÃO!

*“Liberdade é pouco,
o que desejo ainda não tem nome.”*

Clarice Lispector

*“Se não saís de ti,
não chegas a saber quem és.”*

José Saramago

RESUMO GERAL

Neste estudo, objetivou-se avaliar como as populações de 55 espécies arbóreas de dossel e subdossel poderiam ter seus parâmetros demográficos afetados pela densidade relativa de coespecíficos em um contexto de fragmentação florestal na Amazônia Central. Os parâmetros demográficos estudados foram recrutamento, mortalidade e crescimento intrínseco (λ) como variáveis resposta e densidade inicial (nº indivíduos/ha) como variável explicativa. Utilizamos o banco de dados do experimento de longo prazo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF). Na área de estudo, 66 parcelas de 1-ha foram dispostas nos diferentes tamanhos de fragmentos (1-ha, 10-ha e 100-ha) e floresta contínua (controle) onde todas as árvores com DAP ≥ 10 cm vêm sendo monitoradas de 1980 a 2009. No primeiro estudo, avaliamos os efeitos do tamanho do fragmento florestal sobre os parâmetros demográficos recrutamento e mortalidade, e também como os mesmos parâmetros variaram em relação às diferentes espécies arbóreas. O recrutamento aumentou significativamente nos fragmentos de 100-ha e para seis espécies da família Chrysobalanaceae e duas da família Humiriaceae. A mortalidade não foi afetada significativamente no geral, mas algumas espécies sofreram maior mortalidade: cinco espécies da família Chrysobalanaceae e uma da família Caryocaraceae. No segundo estudo, avaliamos os efeitos do tamanho do fragmento florestal e da densidade inicial sobre o crescimento populacional intrínseco das espécies, assim como o efeito do tamanho do fragmento e presença da borda sobre o crescimento individual de cada espécie em comparação aos controles (floresta contínua e interior de floresta). Com base nos dados de monitoramento das árvores, testamos quais as chances de as populações sofrerem alterações ou de crescerem de acordo com a densidade inicial, sofrendo efeito do tamanho de fragmento e do efeito de borda. As populações inicialmente menos densas tiveram menos chances de alterações e maiores chances de crescimento. Um limite de densidade inicial de 10 indivíduos/ha foi identificado, sendo que abaixo dele as diferenças entre tamanho de fragmento e presença da borda foram significativas nas chances de alteração populacional, e acima do limite não houve diferenças entre as áreas. Dentre as 55 espécies analisadas, apenas 10 foram significativamente afetadas em seu crescimento populacional intrínseco pelo tamanho do fragmento ou de borda. Destas, apenas 2 espécies tiveram crescimento positivo ao longo dos 29 anos: *Rinorea racemosa* e *Licania blackii*, ambas espécies comuns e de maiores densidades populacionais. Concluímos que as condições iniciais de densidade local foram fundamentais para a definição das trajetórias populacionais dessas espécies arbóreas, que o tamanho do fragmento e a distância de borda afetam as populações de forma negativa e que a mortalidade dependente da densidade de coespecíficos opera independente do tamanho do fragmento.

Palavras-chave: Árvores grandes. Densidade de coespecíficos. Mortalidade. Efeito de borda.

GENERAL ABSTRACT

This study had the objective of evaluating how the relative density of conspecifics could affect the demographic parameters of the populations of 55 canopy and sub-canopy tree species in the context of forest fragmentation in Central Amazon. The studied demographic parameters were recruitment, mortality and intrinsic growth (λ) as response variables, and initial density (n° of individuals/ha) as explanatory variable. The database of the long-term experiment Biological Dynamics of Forest Fragments Project (PDBFF) was used. At the study area, 66 plots of 1 ha were arranged in the different fragments sizes (1 ha, 10, ha and 100 ha) and continuous forest (control) in which all trees with $DBH \geq 10$ cm have been monitored from 1980 to 2009. In the first study, the effect of forest fragment size over the demographic parameters of recruitment and mortality were evaluated, as well as how these parameters varied in relation to the different tree species. Recruitment increased significantly in the fragments of 100 ha and for six species of the Chrysobalanaceae family and two of the Humiriaceae family. Mortality was not significantly affected, in general, however, a few species suffered higher mortality: five species of the Chrysobalanaceae family and one of the Caryocaraceae family. In the second study, the effects of forest fragment size and initial density over the intrinsic population growth of the species, and the effect of the fragment and presence of forest edge over the individual growth of each species in relation to the control (continuous forest and forest interior) were evaluated. Based on the data from tree monitoring, the chances of change in the populations or in growth were tested according to initial density undergoing effect from fragment size and edge effect. The initially less dense populations presented less chance of change and higher chance of growth. An initial density limit of 10 individuals/ha was identified. Below this limit, the differences between fragment size and presence of edge were significant for the chances of population change, and, above it, there were no differences between the areas. Among the 55 analyzed species, only 10 were significantly affected in intrinsic population growth and size of fragment or edge. Of these, only two species had positive growth over the 29 years: *Rinorea racemosa* and *Licania blackii*, both common and high density population species. In conclusion, the initial conditions of local density were fundamental for defining the population trajectories of these tree species, that fragment size and edge distance negatively affect the populations and that mortality dependent on the density of conspecifics operates independent from fragment size.

Keywords: Large trees. Conspecific density. Mortality. Edge effect.

SUMÁRIO

	PRIMEIRA PARTE	15
1	INTRODUÇÃO	15
2	REFERENCIAL TEÓRICO	18
2.1	Fragmentação e florestas: o começo sem volta?	18
2.2	Comunidades e populações arbóreas sob efeito da fragmentação florestal	19
2.3	A importância ecológica das árvores longevas de grande porte	22
2.4	Os impactos da fragmentação florestal sobre grandes árvores	24
2.5	Densidade relativa e sua influência sobre a dinâmica de espécies arbóreas	25
2.6	A relevância do tamanho do fragmento para as espécies arbóreas	27
2.7	A relevância da borda para as espécies arbóreas	28
2.8	Respostas específicas das árvores à fragmentação florestal	28
3	CONCLUSÕES	30
	REFERÊNCIAS	31
	SEGUNDA PARTE – ARTIGOS	48
	ARTIGO 1 - PARÂMETROS POPULACIONAIS DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE DOSSEL E SUB - DOSSEL SÃO AFETADAS PELO TAMANHO DE FRAGMENTO FLORESTAL NA AMAZÔNIA CENTRAL? ...	48
	ARTIGO 2 - EFEITO DA FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL SOBRE O CRESCIMENTO POPULACIONAL INTRÍNSECO DE ESPÉCIES ARBÓREAS NA AMAZÔNIA CENTRAL	71

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO

A história de uso da terra pela espécie humana é antiga, complexa e se traduz em alterações dos ecossistemas (Ellis et al. 2013). No entanto, foi a partir do século 17 que a biosfera terrestre passou pela grande transição do predomínio de uma paisagem “natural” ao predomínio de uma paisagem antropogênica, sendo que ao início do século 20 mais da metade dos ecossistemas terrestres já estavam completamente modificados (Ellis et al. 2010). Durante a história da ocupação humana no planeta, o uso e a supressão de florestas aumentou gradualmente, mas de forma mais agressiva a partir do período industrial (Williams 2006; Ellis et al. 2013). Desde então, configurou-se uma nova paisagem contendo habitats “naturais” entrecortados e entremeados por ambientes agrícolas, urbanos, rodovias, represamentos de rios, dentre outros ambientes antropogênicos, resultando no que se chama de fragmentação de habitats (Fahrig 2003).

Como processo de erosão da biodiversidade, a fragmentação de habitats expõe as populações de diversas espécies a condições ambientais muito distintas das quais estiveram sujeitas ao longo de milhares de anos de evolução biológica (Cheptou et al. 2016). Em geral, áreas fragmentadas abrigam menos espécies (Halley e Iwasa 2011), e ainda a perda do habitat pode resultar em isolamento reprodutivo dos indivíduos ou de subpopulações, podendo aumentar os riscos de extinção local (Gilpin e Soulé 1986; Tilman et al. 1994), em razão de eventos estocásticos (Matthies et al. 2004). Geralmente, em fragmentos pequenos, podem ocorrer extinções de forma mais dinâmica (Joshi et al. 2006). No entanto, os fragmentos também são apontados com importância para a conservação de várias espécies de plantas em paisagens altamente modificadas (Turner e Corlett 1996; Krauss et al. 2010), representando fontes de conservação *in situ*.

Atividades antropogênicas são as principais causas de fragmentação de ecossistemas florestais no mundo todo, representando a ameaça mais proeminente à biodiversidade global (Haddad et al. 2015). De toda superfície da terra não coberta por gelo, 40% é ocupada por terras cultivadas (Foley et al. 2011). Os habitats destruídos pela agricultura e urbanização dividem as populações de árvores em fragmentos (Saunders et al. 1991), sendo que a agricultura é a atividade humana que representa maior ameaça à extinção de espécies (IUCN 2015), fazendo com que a demanda por terras agricultáveis e o crescimento de áreas de *comodities* florestais sejam constantes ameaças aos remanescentes de habitats naturais em todo o planeta (FAO 2011; Laurance et al. 2014a).

As florestas tropicais constituem os biomas mais biodiversos do mundo e contêm uma grande porção da diversidade mundial (Myers et al. 2000). Aproximadamente, um terço das árvores do planeta estão contidas nas florestas tropicais (Crowther et al. 2015), sendo que as grandes árvores tropicais desempenham funções ecológicas críticas no regime hídrico, na ciclagem de nutrientes e nos processos ecossistêmicos (Lindenmayer e Laurance 2016). A floresta Amazônica, e especificamente a região brasileira, tem sido suprimida e fragmentada, em razão das mudanças no uso da terra (Gibbs et al. 2010).

Parte dessas mudanças, iniciou-se na década de 1960, quando um programa governamental criou incentivos fiscais para que fossem estabelecidas pastagens para criação de gado na região próxima a Manaus. Concomitante ao processo de supressão de florestas um experimento foi estabelecido junto às fazendas recém-criadas. Assim, surgiu o Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF – INPA/STRI) por meio da manutenção de fragmentos florestais de diferentes tamanhos imersos em uma matriz de pastagem para gado. Desde 1980, um conjunto de 60 mil árvores em floresta sob efeito de fragmentação ou dentro de um contínuo florestal têm sido monitoradas. A reunião dessas informações coletadas pelo monitoramento de um conjunto tão grande de árvores em ambientes fragmentados ou não permitiu fazer comparações sobre vários aspectos que tratam da dinâmica de populações de árvores.

A oportunidade levou à elaboração dessa tese, a qual teve como objetivo principal compreender como o processo de fragmentação florestal, considerando os aspectos associados ao tamanho dos fragmentos, ao efeito de borda florestal e às condições iniciais de densidade populacional poderiam afetar as trajetórias populacionais de um conjunto de 55 espécies arbóreas que compõem o dossel e o subdossel das florestas da Amazônia Central. Para melhor compreensão, o estudo foi dividido em duas partes. Na primeira parte, foram descritos os principais tópicos que envolvem a temática principal da tese que é o processo de fragmentação florestal. Enquanto que na segunda parte da tese foram desenvolvidos dois artigos inéditos resultantes da pesquisa realizada durante o programa de doutorado.

Os principais pontos discutidos na primeira parte são referentes à fragmentação de habitats em um contexto de ecossistema florestal. Descrevemos aspectos relevantes tais como os efeitos da fragmentação florestal sobre comunidades e populações de espécies arbóreas. Especificamente, sobre a importância ecológica e os impactos da fragmentação florestal para árvores longevas de grande porte. E ainda, a influência da densidade relativa de coespecíficos sobre a dinâmica das espécies arbóreas, bem como a relevância do tamanho do fragmento, do

efeito de borda e das características ecológicas que podem influenciar as respostas ao processo de fragmentação florestal.

A segunda parte contém dois artigos que revelam os resultados do projeto desenvolvido ao longo do doutorado. Ambos os artigos têm como tema principal a ecologia das populações de 55 espécies arbóreas analisadas sob efeito de fragmentação florestal. Desenvolvemos hipóteses centradas nas condições iniciais de densidade populacional das espécies e seus efeitos sobre as trajetórias populacionais das espécies 29 anos depois que a fragmentação florestal ocorreu.

No primeiro artigo, consideramos as possíveis alterações ocorridas nos parâmetros populacionais recrutamento e mortalidade, após 29 anos de início do processo de fragmentação florestal, procurando compreender se alguma espécie apresentaria respostas diferentes em suas taxas populacionais. No segundo artigo, consideramos as taxas intrínsecas de crescimento populacional como probabilidades das populações se manterem estáveis, crescerem ou diminuir, buscando compreender quais espécies tiveram crescimento afetado pelo tamanho do fragmento e pelo efeito de borda.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Fragmentação e florestas: o começo sem volta?

A fragmentação de habitats é considerada uma ameaça direta e imediata à biodiversidade (Sala et al. 2000; Haddad et al. 2015) e há décadas está dentre os maiores desafios e preocupações em conservação biológica (Wilcove et al. 1998; Pimm e Raven 2000). Suas consequências imediatas são a redução da riqueza (Krauss et al. 2010; Lima et al. 2015; Haddad et al. 2015) e a mudança na composição (Harper et al. 2005; Laurance et al. 2006c; Santos et al. 2008; Collins et al. 2017) de espécies. Ao longo do tempo, as interações ecológicas são alteradas, interferindo na estrutura e funcionamento de redes tróficas (Terborgh et al. 2001; Estes et al. 2011), desenvolvendo efeitos cascata nas propriedades dos ecossistemas (Tabarelli et al. 2012; Ewers et al. 2017) e mudando os padrões de adaptação e dinâmicas evolutivas das espécies (Cheptou et al. 2016; Dubois e Cheptou 2016). O processo resulta da supressão de áreas naturais por consequência direta de atividades humanas como a expansão urbana e agrícola de larga escala (Alberti 2005; McDonald et al. 2008; DeFries et al. 2010; Foley et al. 2011). A preocupação dos conservacionistas é justificada, tendo em vista que para as próximas décadas a expansão das áreas de cultivo e de cidades só tende a crescer (DeFries et al. 2010; Seto et al. 2011; Seto et al. 2012).

Considerando os ambientes florestais, por exemplo, somente na metade do último século foi perdido um terço da cobertura florestal mundial (Hansen et al. 2013). Consequentemente, hoje em dia, mais de 40% das florestas do planeta estão a 1 km de uma borda florestal e 20% a apenas 100 m, portanto muito próximas aos efeitos deletérios dos ambientes externos à floresta ou matrizes altamente modificadas (Haddad et al. 2015). Na região tropical, a biodiversidade também está sob a ameaça da fragmentação de florestas (Gibson et al. 2011), cujos remanescentes encontram-se em grande parte na bacia Amazônica a qual vem sendo fortemente afetada, principalmente, pela agricultura de larga escala (Gibbs et al. 2010). Na Amazônia brasileira, o uso da terra para criação de gado vem produzindo uma paisagem em manchas florestais, que gera anualmente até 38.000 km de bordas florestais (Broadbent et al. 2008).

Conceitos aplicados oriundos da teoria da biogeografia de ilhas (MacArthur e Wilson 1967) reiteram a ideia de que os efeitos da fragmentação florestal resultam dos processos de isolamento de populações (Laurance 2008). Os principais efeitos da fragmentação florestal sobre os seus remanescentes incluem de imediato o efeito de borda, a redução da área e posterior aumento do isolamento entre os fragmentos, prejudicando o fluxo gênico das

espécies (Fahrig 2003) e, assim, contribuindo para reduzir sua variabilidade genética (Ortego et al. 2010). Tais efeitos contribuem para a degradação das funções ecossistêmicas das florestas tais como retenção de nutrientes, produtividade e polinização (Ghazoul e McLeish 2001; Haddad et al. 2015), evapotranspiração e interceptação de chuvas pela vegetação do entorno, podendo esta última provocar uma grande variação temporal no fluxo dos cursos d'água (Trancoso 2008).

2.2 Comunidades e populações arbóreas sob efeito da fragmentação florestal

A fragmentação pode levar aos remanescentes florestais alterações na composição e riqueza de espécies arbóreas (Laurance et al. 2006c; Collins et al. 2017), sendo que em alguns cenários pós-fragmentação passa a ocorrer uma divergência na composição florística inicial, em decorrência das elevadas taxas de *turnover* de espécies (Collins et al. 2017). Tais alterações iniciam com a redução das populações (Cheptou et al. 2016), que é uma consequência direta da diminuição da área florestal causada pela fragmentação (MacArthur e Wilson 1967; Soininen 2010). Com as populações reduzidas aumentam as chances de estocasticidade ambiental ou demográfica e os riscos de extinção local para as espécies (Shaffer 1981; Tilman et al. 1994). As alterações populacionais podem levar à perda de interações entre as espécies como, por exemplo, polinização e dispersão de sementes que, em longo prazo, passam a alterar as comunidades como um todo (Orrock e Watling 2010; Cheptou et al. 2016). Um dos efeitos mais importantes da fragmentação florestal sobre as espécies arbóreas é a alteração nas taxas de crescimento das populações, as quais têm forte influência na reprodução e sobrevivência dos indivíduos adultos (Bruna 2003; Bruna e Oli 2005).

Considerando que a distância entre as populações aumenta com a fragmentação florestal (Jump e Penuelas 2006), determinadas paisagens ao redor desses fragmentos podem limitar o movimento de polinizadores e dispersores de sementes (Westerbergh e Saura 1994; Kwak et al. 1998), prejudicando o fluxo gênico e a produção de sementes das plantas (Nason e Hamrick 1997; Lienert 2004) e impactando ainda mais o tamanho das populações (Young et al. 1996; Aguilar et al. 2008). Como as árvores tropicais em geral dependem da polinização mediada por animais para a produção de suas sementes (Bawa 1990), uma baixa visitação por polinizadores pode resultar em baixa abundância de sementes (Somanathan e Borges 2000). Embora os polinizadores pequenos como insetos não tenham dificuldades em percorrer distâncias entre os remanescentes florestais, evidências apontam que eles devem visitar preferencialmente plantas vizinhas umas às outras (Rasmussen e Brødsgaard 1992). Dessa

forma, a reprodução das árvores pode ficar comprometida em florestas fragmentadas entremeadas de áreas antropogênicas (Gigord et al. 1999; Ghazoul e McLeish 2001).

As formas pelas quais a fragmentação pode afetar a polinização vão da diminuição das chances de um polinizador encontrar árvores florindo, em decorrência do decréscimo populacional das árvores (Ghazoul 2005), a alteração do comportamento dos polinizadores (Donaldson et al. 2002; Townsend e Levey 2005) ou mesmo pelo efeito de borda que altera os processos de floração e frutificação (Murcia 1995). Resulta que em áreas fragmentadas as populações pequenas têm reduzida produção de sementes, principalmente para espécies polinizadas por insetos (Loiselle e Blake 2002; Ghazoul 2005; Aguilar et al. 2006).

Já o efeito da fragmentação florestal sobre a dispersão dos frutos vai depender principalmente do tamanho da semente (Cramer et al. 2007a), do tamanho das populações de dispersores e se eles movimentam-se entre os remanescentes (Jorge 2008). Em populações arbóreas com reduzido número de adultos, a densidade de sementes dispersadas e proporção de sementes viáveis decresce, indicando uma limitação de pólen (Nagamitsu et al. 2014). O movimento de dispersão de sementes grandes muitas vezes é reduzido, principalmente quando a matriz circundante é contrastante às condições microclimáticas e de estrutura da vegetação dos remanescentes florestais (Silva e Tabarelli 2000; Melo et al. 2006; Cramer et al. 2007b; Melo et al. 2010). Assim, a intensidade com a qual as populações de determinada espécie terão sua reprodução afetada pela fragmentação depende também do grau de impedimento da dispersão entre os fragmentos (Holbrook et al. 2002; Cramer et al. 2007a; Ortego et al. 2010; Cheptou et al. 2016; Niissalo et al. 2017).

No entanto, a dispersão das sementes é uma etapa do sucesso de reprodução de uma árvore. O estabelecimento das plântulas nas florestas tropicais, que representa a etapa do ciclo de vida mais difícil para uma espécie arbórea (Benitez-Malvido et al. 1999; Comita et al. 2014), é afetado pela fragmentação florestal em diversos tipos de florestas (Wright e Duber 2001; Herrera e Garc 2010; Barbeta et al. 2011; Santo-Silva et al. 2013; Zambrano et al. 2014a). Espécies típicas de interior de floresta geralmente tendem a ter suas plântulas mais afetadas pela fragmentação, em razão da competição com espécies pioneiras, condições contrastantes das áreas próximas a bordas e clareiras ou mesmo danos físicos causados pela queda de galhos e folhas que compõem a serrapilheira (Scariot 2000; Benitez-Malvido e Martinez-Ramos 2003; Benítez-Malvido et al. 2005). Algumas vezes são as espécies de sementes grandes ou de dossel que têm suas taxas de recrutamento mais afetadas em áreas fragmentadas (Melo et al. 2010; Morales et al. 2016). Dependendo do grau de isolamento entre os remanescentes e da conexão entre eles pode ocorrer uma diminuição dos predadores

de topo da cadeia alimentar e, como efeito de cascata trófica, provocar o aumento do número de herbívoros comprometendo o estabelecimento de espécies arbóreas pelo aumento da predação de suas plântulas (Terborgh et al. 2008). As espécies tolerantes à sombra ou de dossel também podem ser afetadas, pelo aumento de herbívoros e inimigos naturais de suas plântulas nas áreas fragmentadas (Benitez-Malvido et al. 1999; Vasconcelos e Dirzo 2008; Dohm et al. 2011; Morales et al. 2016). Portanto, o sucesso de dispersão da semente pode determinar o grau de adensamento de plântulas no espaço, gerando ou não maior mortalidade, em razão dos efeitos dependentes da densidade coespecífica ou atração de patógenos especialistas (Andrews e Rouse 1982; Bell et al. 2006; Freckleton e Lewis 2006; Mangan et al. 2010; Marden et al. 2017).

A sobrevivência de indivíduos adultos é outro parâmetro importante na definição do crescimento populacional das espécies arbóreas sob efeito de fragmentação (Zambrano e Salguero-Gómez 2014b). Um dos primeiros impactos da fragmentação florestal acontece com as condições microclimáticas alteradas, as quais geram um gradiente de temperatura que pode adentrar nos remanescentes (Arroyo-Rodríguez et al. 2016). Secas prolongadas e aumento dos distúrbios em áreas diminutas contribuem para uma alta mortalidade de indivíduos adultos por dissecação, desenraizamento ou morte do indivíduo ainda em pé (D'Angelo et al. 2004; Phillips et al. 2010; O'Brien et al. 2017). Os ciclos de mortalidade tornam-se crônicos de forma a alterar a estrutura populacional com um grande número de indivíduos jovens não reprodutivos (Santos et al. 2012; Zambrano et al. 2014b) que, com o passar do tempo, geram um déficit de adultos reprodutivos que possam contribuir para as novas coortes da população (Santos et al. 2012).

Os aspectos acima mencionados a respeito de reprodução e sobrevivência de espécies arbóreas sob efeito de fragmentação florestal são relevantes para, ao longo do tempo, contribuir para o aumento das taxas de extinção local, redução do número de indivíduos e, potencialmente, de espécies, levando os remanescentes ao empobrecimento filogenético (Oliveira et al. 2008; Santos et al. 2010; Santos et al. 2014; Santo-Silva et al. 2016; Rocha-Santos et al. 2017). Estudos de longo prazo têm mostrado que algumas condições iniciais são fundamentais na definição da trajetória pós-fragmentação das comunidades arbóreas, tais como a composição de espécies (Ewers et al. 2017) e histórico de uso da terra da matriz circundante (Mesquita et al. 2001; Mesquita et al. 2015). No entanto, todas as consequências acima descritas podem levar décadas para serem detectadas (Jackson e Sax 2010; Haddad et al. 2015; Alstad et al. 2016) e, mesmo assim, podem refletir apenas estados transitórios

alternativos (Fukami e Nakajima 2011), sobretudo se considerarmos espécies de vida longa como as árvores de grande porte (Martínez-Ramos e Alvarez-Buylla 1998; Zuidema et al. 2009; Ibáñez et al. 2014).

2.3 A importância ecológica das árvores longevas de grande porte

A definição de árvores longevas de grande porte diz respeito a diversas características (como, por exemplo: idade, altura, diâmetro, copa, presença de cavidades, etc.) as quais variam entre diferentes ecossistemas. Aqui serão referidas como grandes árvores as que atingem o dossel ou subdossel da floresta e/ou podem viver mais de 500 anos. Em conjunto elas desempenham funções ecológicas fundamentais no regime hídrico, na ciclagem de nutrientes e em diversos processos ecossistêmicos (Lindenmayer e Laurance 2016).

A função ecológica primária dessas árvores é conferir uma estrutura física a floresta, promovendo uma heterogeneidade vertical de hábitas (Brokaw e Scheiner 1989; Brown et al. 1997; Bernard 2001). Elas desempenham fundamental função na interceptação da chuva que drena para o interior da floresta (Poppenborg e Hölscher 2009) ajudando a manter o microclima, umidade e temperatura favoráveis para diversas espécies animais (Dean et al. 1999). Em razão do expressivo volume gerado pelas folhas de suas copas, contribuem para a formação de nuvens de evapotranspiração que em períodos de seca auxiliam na manutenção das condições microclimáticas para outras plantas que vivem no sub-bosque da floresta (Nepstad et al. 1994).

Nas regiões tropicais as grandes árvores constituem em poucos indivíduos em suas respectivas populações, mas, por outro lado, contribuem para a maior porção de biomassa das mesmas (Clark e Clark 1996; Keith et al. 2009). Assim, grandes quantidades de biomassa são acumuladas, por meio desses indivíduos (Stephenson et al. 2014), o que contribui para o estoque de carbono das florestas (Slik et al. 2013; Chen e Luo 2015). E, mesmo após morrerem, os troncos e ramos laterais das grandes árvores geram detritos lenhosos que contribuem como nutrição e microhábitat a diversos organismos que vivem no solo da floresta (Killey et al. 2010).

A densidade da madeira dessas grandes árvores pode explicar a produção de 69% da biomassa abaixo do solo em florestas tropicais (Slik et al. 2013) e, além disso elas são fortes indicadores de mudanças climáticas, pois respondem relativamente rápido e de forma negativa às secas prolongadas (Kauppi et al. 2015). A presença do profundo sistema de raízes e suas associações com micorrizas aumentam a disponibilidade de nutrientes no solo da

floresta, em razão da alta atividade microbiana a transformar os nutrientes orgânicos em inorgânicos (Zhang et al. 2011; Bennett et al. 2017).

A presença das grandes árvores pode determinar a estrutura de toda uma comunidade de organismos (Plieninger et al. 2015; Stahlheber et al. 2015), pois exerce forte influência sobre a distribuição espacial e abundância tanto de outros indivíduos da mesma espécie, quanto como sobre as populações de diversas outras espécies de animais e de plantas (Lindenmayer et al. 2014; Punci-Manage et al. 2015). Primeiramente, seus brotos, flores, frutos e sementes são fonte de alimento para um amplo espectro de animais (Felton et al. 2010). A estrutura física da árvore, como a presença de cavidades dos troncos, representa substrato chave para o habitat da fauna (Remm e Löhmus 2011), pois, ao acumularem água, são usadas como fonte para animais vertebrados e como microhabitat para sapos e diversos invertebrados (Lindenmayer e Laurance 2016). Também serve de substrato para plantas epífitas e briófitas em troncos laterais e bifurcações dos ramos (Watson 2001; Thor et al. 2010; Kartzinel et al. 2013).

Grandes árvores podem funcionar como pontos focais onde vão ocorrer interações sociais entre grupos de mamíferos (Cockburn e Lazenby-Cohen 1992). E, nessas visitas dos animais às árvores, são criados ‘hotspots’ de propágulos e nutrientes que ao caírem enriquecem o solo, promovendo o crescimento de outras plantas do sub-bosque (Neilan et al. 2006; Jayasekara e Weerasinghe 2007). Em situações de perigo eminente como o fogo, as grandes árvores também podem servir de refúgio para vários animais (Brennan et al. 2011). A presença de determinadas espécies animais está condicionada a ocorrência de grandes árvores (Lindenmayer et al. 2014), em alguns casos exclusivamente associados a elas (Le Roux et al. 2015). Os efeitos competitivos supressivos que as árvores de grande porte exercem sobre as outras espécies de plantas têm um efeito organizador da demografia de outras espécies de árvores (Lutz et al. 2013; Fauset et al. 2015; Punci-Manage et al. 2015).

Em um contexto de fragmentação florestal as árvores de grande porte podem servir de habitat por dar suporte em áreas onde a paisagem adjacente é inabitável (Dean et al. 1999). Por atraírem animais polinizadores (Arthur et al. 2010) e dispersores (Neilan et al. 2006), atuam como fonte de propágulos e facilitam o movimento de polinizadores e dispersores entre os remanescentes florestais (Plieninger et al. 2015). Eventualmente, as grandes árvores podem ser reprodutivamente dominantes, desempenhando função ecológica fundamental na produção de novos propágulos (Fischer et al. 2009; Weiner et al. 2009; Wenk e Falster 2015), de grande importância para a regeneração em paisagens agrícolas.

2.4 Os impactos da fragmentação florestal sobre grandes árvores

Talvez um dos indicadores mais notáveis de alteração nos ecossistemas florestais seja a desestruturação florestal (Lutz et al. 2013), em razão da morte de árvores grandes, sobretudo as que formam o dossel ou as emergentes (D'Angelo et al., 2004; Haddad et al., 2015; Laurance et al., 2000; Laurance et al., 2006; Lindenmayer et al., 2012), as quais parecem ser mais vulneráveis à fragmentação (Briant et al. 2010). Os primeiros impactos surgem com a criação da interface floresta-matriz, deixando as árvores mais expostas a distúrbios como ventos, provocando maior intensidade de tombamentos de indivíduos grandes, principalmente se a matriz for composta de área desflorestada (Mesquita et al. 1999; Laurance et al. 2000). A mortalidade está relacionada tanto aos danos físicos, resultando em tombamento, quanto por estresse fisiológico ou doença, causando a morte do indivíduo ainda em pé (D'Angelo et al. 2004). O estresse fisiológico, decorrente de mudanças nas condições microclimáticas é o principal causador da mortalidade de árvores nos primeiros anos após a fragmentação florestal, mas, ao longo do tempo, passa a estar mais relacionado a distúrbios causados pelo vento (Laurance et al. 2016).

Tais eventos de mortalidade abrem espaço físico através das bordas e clareiras conduzindo a uma mudança drástica na composição de espécies, em decorrência, principalmente, das alterações nas taxas de recrutamento, mortalidade e *turnover* das populações presentes (Laurance et al. 2006a; Laurance et al. 2006b; Santo-Silva et al. 2016). As explicações para as mudanças na composição de espécies dos remanescentes florestais parecem ser mecânicas e não-randômicas (Santo-Silva et al. 2016). Dentre elas, a proliferação de espécies pioneiras em lugar das espécies com sementes grandes (Oliveira et al. 2008) e espécies emergentes (Santos et al. 2008). Quando as espécies pioneiras passam a dominar em escalas local e regional a paisagem fragmentada, pode ocorrer o empobrecimento de assembleias de árvores (Tabarelli et al. 2010; Lôbo et al. 2011) e redução do recrutamento de espécies tolerantes à sombra (Santo-Silva et al. 2013). Em paisagens dominadas por pastagens e florestas secundárias, tal como na Amazônia, esse cenário pode levar a um colapso de flora de árvores de crescimento lento e proliferação de pioneiras (Laurance et al. 2006a; Benchimol e Peres 2015).

A continuidade desse ciclo e a manutenção das condições ambientais como um todo dificulta a regeneração das árvores típicas de florestas maduras (Cole et al. 2011), pois, além de limitar a dispersão de sementes (Cordeiro & Howe, 2001) aumenta o consumo das mesmas (Galetti et al. 2006) reduzindo as taxas de recrutamento (Laurance et al. 1998b; Aguilar et al.

2006). Todos esses efeitos já observados podem levar, conseqüentemente, a uma lacuna de regeneração natural de espécies tardias, ou mesmo alterar a estrutura das florestas, por meio da diminuição da altura média do dossel (Camargo 2004), do aumento da frequência de indivíduos de menor porte (Zambrano et al. 2014b), ou mesmo de jovens não reprodutivos que não contribuirão para novas coortes da população (Santos et al. 2012).

2.5 Densidade relativa e sua influência sobre a dinâmica de espécies arbóreas

Uma das maneiras de compreender a mudança das comunidades afetadas pela fragmentação florestal é considerar a abundância ou densidade relativa das espécies (Liu et al. 2016; Collins et al. 2017). A densidade relativa pode influenciar o crescimento populacional de espécies arbóreas de várias maneiras, sendo que algumas hipóteses lançadas para explicar essa influência fazem referência a processos ecológicos como competição e facilitação. O mecanismo conhecido por mortalidade dependente da densidade (ou “self-thinning rule”), é considerado uma regra geral em ecologia vegetal por alguns autores e envolve a competição (Yoda et al. 1963; White e Harper 1970; Liu et al. 2016). Já a densidade-dependência de coespecíficos foi uma hipótese desenvolvida a partir de processos ecológicos de competição e predação sobre espécies arbóreas em florestas tropicais (Janzen 1970; Burkey 1994; Comita et al. 2014). Por último, a hipótese do gradiente de estresse envolve mecanismos de facilitação (Bertness e Callaway 1994; Jia et al. 2011).

A conhecida lei do autodesbaste (“self-thinning rule”) ou mortalidade dependente da densidade estabelece uma relação entre crescimento populacional e ganho de biomassa dos indivíduos (Yoda et al. 1963; White e Harper 1970). Ela preconiza que uma população cresce até uma densidade máxima, a partir da qual haverá ganho da biomassa corporal dos indivíduos sobreviventes e concomitante diminuição da densidade populacional (Yoda et al. 1963; Weller 1987). Por exemplo, em uma comunidade de árvores amazônicas sem distúrbios, ocorreu esse padrão de diminuição da densidade populacional com simultâneo aumento da biomassa dos indivíduos sobreviventes (Laurance et al. 2004b). Segundo a regra, o declínio populacional seria causado por competição (Morris 1999), que se dá pela quantidade de recursos disponíveis a todos os indivíduos (Stamp et al. 2004). No interior da floresta, a competição assimétrica por luz é fundamental para as árvores (Weiner 1990; Yokozawa e Hara 1992; Muller-Landau et al. 2006), já que as grandes árvores suprimem as pequenas (Kikuzawa 1996). No entanto, a resposta à “self-thinning rule” pode variar conforme a espécie (Charru et al. 2012). E sob condições de distúrbios, como os que ocorrem em áreas sob efeito de fragmentação e borda (Laurance et al. 2006a; Tabarelli et al. 2008;

Magnago et al. 2015; Santo-Silva et al. 2016) e semelhantes aos que ocorrem na abertura de clareiras no interior da floresta (Clark 1992), há uma alteração na estrutura das populações, podendo alterar os padrões de “self-thinning” existentes (Schietti et al. 2016).

A hipótese de Janzen-Connell prevê que a mortalidade de plântulas e sementes de uma árvore tende a ser maior quanto menor a distância de um adulto coespecífico e quanto maior o adensamento de jovens (Janzen 1970; Connell 1971). Os efeitos negativos da denso-dependência sobre a sobrevivência de plântulas (Clark e Clark 1984; Silva et al. 2013), sobre o crescimento e sobrevivência de jovens (Hubbell et al. 1990; Condit et al. 1992) e dos adultos (Hubbell et al. 1990; Alvarez-buylla 1994; Gilbert et al. 1994) já foram amplamente registrados. Em florestas tropicais, o aumento da densidade pode afetar negativamente a sobrevivência das árvores (Condit et al. 1994), promover o aumento do consumo de suas sementes (Watkinson et al. 1989), além de aumentar a mortalidade por ataque de patógenos (Augspurger e Kelly 1984; Gilbert et al. 1994; Bell et al. 2006; Bagchi et al. 2010; Liu et al. 2012; Bagchi et al. 2014). Especificamente, estudos que analisaram mais atentamente os parâmetros populacionais encontraram que o recrutamento e a mortalidade podem estar diretamente relacionados a fatores denso-dependentes (Sarukhán et al. 1985; Denslow et al. 1991). Em florestas tropicais, as árvores consideradas com uma distribuição altamente densa (>2 ind./ha) são compostas por no máximo 10% das espécies (Martínez Ramos e Álvarez Buylla 1995). Assim, enquanto alguns trabalhos tenham encontrado maiores efeitos negativos da denso-dependência sobre espécies arbóreas pouco densas, outros encontraram o contrário, mostrando que as espécies com populações mais densas tendem a ter uma regulação populacional maior. Apesar de ainda haver dúvidas se o grau de denso-dependência é suficiente para explicar a regulação das populações (Condit et al. 1994), há evidências de fortes efeitos da densidade sobre a reestruturação das florestas tropicais (Wills et al. 1997). Todavia, o efeito da densidade de árvores sobre as dinâmicas populacionais em longo prazo ainda é pouco conhecido para áreas que passaram pelo processo de fragmentação florestal. Fatores como hiperdinamismo, que operam naturalmente em áreas fragmentadas trazendo maiores taxas de recrutamento e mortalidade (Laurance 2002), podem intensificar os efeitos denso-dependentes (Sarukhán et al. 1985), através de zonas de mortalidade próximas a adensamentos de adultos (Sarukhán et al. 1985; Denslow et al. 1991).

De acordo com a “hipótese do gradiente de estresse” (Bertness e Callaway 1994; Jia et al. 2011), sob condições de maior estresse hídrico e seca, como são fragmentos menores e bordas (Magnago et al. 2015; Arroyo-Rodríguez et al. 2016), os efeitos da densidade coespecífica podem ser positivos para populações de baixa densidade local aumentando as

chances de ocorrer a facilitação. Nesse caso, a facilitação seria promovida pelo sombreamento de indivíduos adultos em locais em condições de seca mais frequente, já que para as espécies típicas de interior da floresta seriam limitantes para crescimento populacional (Jia et al. 2011; Olsen et al. 2016). Por outro lado, as condições de estresse fisiológico podem ser relativas e estariam favorecendo grupos de espécies tolerantes a tais condições e, assim, aumentando as taxas de recrutamento no local (Tabarelli et al. 2008). Em paisagens fragmentadas, as áreas de borda frequentemente são colonizadas por espécies pioneiras de vida curta e longa, altamente capazes de dominar as áreas (Laurance et al. 2006a; Santos et al. 2012; Santo-Silva et al. 2013). No entanto, apenas as de vida curta seguem mantendo suas populações crescentes, enquanto que as pioneiras de vida longa e as tolerantes à sombra tendem a diminuir suas populações (Santos et al. 2012).

2.6 A relevância do tamanho do fragmento para as espécies arbóreas

O tamanho do fragmento é vital para definir populações de muitas espécies (Laurance et al. 2016). Plântulas de espécies arbóreas tolerantes à sombra têm suas populações reduzidas conforme menor é o tamanho do fragmento (Benitez-Malvido e Martinez-Ramos 2003). Os fragmentos florestais menores podem apresentar uma alta proporção de espécies arbóreas que têm seus padrões de abundância alterados (Santo-Silva et al. 2016), onde as espécies pioneiras favorecidas pelas novas condições da floresta passam a dominar (Tabarelli et al. 2008; Pütz et al. 2011) podendo representar mais da metade do pool de espécies mais abundantes (Santo-Silva et al. 2016). Além disso, há nos fragmentos menores uma dominância de espécies arbóreas de sementes pequenas (Santos et al. 2008; Melo et al. 2010; Santo-Silva et al. 2013), podendo este *turnover* de composição florística observado em áreas fragmentadas levar espécies arbóreas de sementes grandes ao declínio de suas populações (Melo et al. 2010; Santo-Silva et al. 2016).

Tais padrões de alterações florísticas encontrados nas áreas altamente fragmentadas são atribuídos ao efeito de borda e falha na dispersão das sementes. Com o passar do tempo pós-fragmentação, fragmentos diminutos de florestas tropicais passam a ter uma menor proporção de espécies raras em detrimento das espécies comuns (Santo-Silva et al. 2016). Em razão da variabilidade genética de plantas ser espacialmente estruturada (Chung e Epperson 2000), remanescentes florestais muito pequenos, por conter população reduzida, proveem menor variabilidade genética e alto grau de parentesco entre os indivíduos (Ghazoul e McLeish 2001).

2.7 A relevância da borda para as espécies arbóreas

Os efeitos de borda estão entre os principais fatores a operar a dinâmica de fragmentos florestais (Laurance et al. 2016) e podem adentrar até 300 m na área do fragmento (Laurance 2002). As novas condições microclimáticas criadas com a borda florestal, como maior intensidade de luz, calor e redução de umidade (Camargo e Kapos 1995) provocam uma proliferação de árvores de sucessão secundária (Silva e Tabarelli 2000; Laurance et al. 2006a; Tabarelli et al. 2008). Nas áreas de borda, surge um conjunto distorcido de árvores em relação a taxonomia e funções ecológicas anteriores ao processo de fragmentação (Laurance et al. 2006b; Tabarelli et al. 2008). Então, as bordas passam a operar como um sistema de sucessão inicial (Tabarelli et al. 2008) que leva à diminuição: da diversidade florística, funcional e filogenética (Santos et al. 2008; Santos et al. 2010), da estrutura de tamanho das árvores (Oliveira et al. 2008), e da abundância relativa de árvores com frutos grandes, fazendo com que vertebrados frugívoros tenham habitats de menor qualidade (Tabarelli et al. 2010).

Espécies típicas de interior da floresta passam então a ter limitações de recrutamento, em razão das restrições competitivas com essa nova composição de pioneiras da borda (Laurance et al. 2006b; Santos et al. 2014; Santo-Silva et al. 2016). Muitas delas são afetadas pela dissecação e morte por estresse fisiológico e a alta permeabilidade dos efeitos da borda aos primeiros anos pós-fragmentação (D'Angelo et al. 2004; Laurance et al. 2004b). Com o passar dos anos, a proliferação de lianas torna as bordas menos permeáveis, as árvores no local mais suscetíveis a tombamentos e esse padrão passa a operar como o novo maior causador de mortes nas bordas florestais (Laurance et al. 2014b). Os efeitos da borda são cumulativos, quanto maior o número de bordas em um fragmento maior é a intensidade dos efeitos observados (Laurance et al. 2016). No entanto, a composição da matriz circundante pode mudar a intensidade dos efeitos de borda (Mesquita et al. 1999; Nascimento et al. 2006), servindo como um espaço para trânsito de polinizadores (Dick et al. 2003) e dispersores de sementes (Jorge 2008; Bobrowiec e Gribel 2010; Boyle e Smith 2010).

2.8 Respostas específicas das árvores à fragmentação florestal

Partindo de um contexto de comunidades, a teoria neutra prediz que espécies arbóreas em ambientes tropicais são competitivamente equivalentes, dada a alta diversidade coexistindo sob limitações de espaço e recursos. Quando sob condições fragmentadas, sobretudo na presença de distúrbios, espécies localmente abundantes teriam menor propensão à extinção do que as espécies localmente menos abundantes. Dessa forma, se esperaria que espécies localmente abundantes dominassem a composição dos fragmentos após algum tempo

de início do processo (Hubbell 2001). No entanto, respostas espécie-específicas à fragmentação florestal têm sido observadas em plantas no geral (Debinski e Holt 2000; Bissonette e Storch 2002; Benitez-Malvido e Martinez-Ramos 2003; Damschen et al. 2008). Como exemplo, o conjunto de resultados do experimento de longo prazo do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) concluiu, após décadas de estudo, que a perda de espécies em áreas fragmentadas não é randômica e não é neutra (Laurance et al. 2016). Embora a teoria tenha dado boas previsões a respeito das taxas de extinção local e de mortalidade de árvores, a taxa de mudança das espécies foi muito mais rápida do que se supunha (Gilbert et al. 2006), e ao invés de fragmentos dominados por espécies localmente abundantes ao início do processo de fragmentação, o que se observou foi uma proliferação de espécies pioneiras que eram inicialmente raras (Laurance et al. 2006a).

O conjunto de evidências do PDBFF conclui então que a vulnerabilidade de plantas à fragmentação depende de fatores diversos que parecem estar associados: elevada mortalidade de árvores, rápido crescimento de espécies pioneiras e lianas, redução da sobrevivência e crescimento de indivíduos adultos (Laurance et al. 2016). Todos eles conferem maior vulnerabilidade às espécies de crescimento lento e adaptadas a condições de baixa luminosidade e alta umidade do interior da floresta (Bruna e Oli 2005; Laurance et al. 2006b). No entanto, estudos considerando os efeitos da fragmentação na floresta Atlântica brasileira em longo prazo, os traços funcionais que garantem a persistência de espécies em paisagens fragmentadas é uma questão longe de ser compreendida (Santo-Silva et al. 2016).

3 CONCLUSÕES

Os dois artigos que seguem irão mostrar que o tamanho do fragmento afeta os parâmetros populacionais para parte das espécies e que o tamanho das populações ao início do processo de fragmentação florestal afeta a dinâmicas populacionais das espécies analisadas 29 anos depois. O tamanho do fragmento afetou o recrutamento e mortalidade de algumas espécies, e as populações localmente com maiores densidades apresentaram as maiores probabilidades de alteração, mas também menor crescimento populacional intrínseco. A borda florestal influenciou a probabilidade de crescimento das populações das espécies analisadas.

Os parâmetros recrutamento e mortalidade não foram afetados de maneira geral pelo tamanho do fragmento no conjunto das 55 espécies. No entanto, ao observar as respostas individuais algumas espécies foram afetadas, sendo a maioria da família Chrysobalanaceae, Humiriaceae e Caryocaraceae. Das 55 espécies analisadas, apenas 10 tiveram seu crescimento populacional significativamente afetado pelo tamanho do fragmento ou da borda. As espécies que apresentaram crescimento populacional após 29 anos do início da fragmentação florestal são características de ambientes de transição entre biomas e de ampla distribuição. No entanto, as espécies que tiveram suas populações em declínio possuem características ecológicas contrastantes entre si, indicando que estudos filogenéticos e de ecologia funcional são importantes no futuro para melhor compreender as respostas espécie-específicas à fragmentação florestal na Amazônia.

REFERÊNCIAS

- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: Review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol Lett* 9:968–980. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x
- Aguilar R, Quesada M, Ashworth L, Herrerias-Diego Y, Lobo J (2008) Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: Susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Mol Ecol* 17:5177–5188. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03971.x
- Alberti M (2005) The Effects of Urban Patterns on Ecosystem Function. *Int Reg Sci Rev* 28:168–192. doi: 10.1177/0160017605275160
- Alstad AO, Damschen EI, Givnish TJ, Harrington JA, Leach MK, Rogers DA, Waller DM (2016) The pace of plant community change is accelerating in remnant prairies. *Sci Adv* 2:e1500975–e1500975. doi: 10.1126/sciadv.1500975
- Alvarez-buylla ER (1994) Density Dependence and patch dynamics in tropical rain forests : matrix models and applications to a tree species. *Am Nat* 143:155–191.
- Andrade ER, Jardim JG, Santos BA, Melo FPL, Talora DC, Faria D, Cazetta E (2015) Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. *For Ecol Manage* 349:73–84. doi: 10.1016/j.foreco.2015.03.049
- Andrews, JH.;Rouse D (1982) Plant pathogens and the theory of r-and K-selection. *Am. Nat.*
- Arroyo-Rodríguez V, Saldanha-Vázquez RA, Fahrig L, Santos BA (2016) Does forest fragmentation cause an increase in forest temperature? *Ecol Res* 32:1–8. doi: 10.1007/s11284-016-1411-6
- Arthur AD, Li J, Henry S, Cunningham SA (2010) Influence of woody vegetation on pollinator densities in oilseed Brassica fields in an Australian temperate landscape. *Basic Appl Ecol* 11:406–414. doi: 10.1016/j.baae.2010.05.001
- Augsburger CK, Kelly CK (1984) Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61:211–217. doi: 10.1007/BF00396763
- Bagchi R, Gallery RE, Gripenberg S, Gurr SJ, Narayan L, Addis CE, Freckleton RP, Lewis OT (2014) Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature* 506:85–8. doi: 10.1038/nature12911
- Bagchi R, Swinfield T, Gallery RE, Lewis OT, Gripenberg S, Narayan L, Freckleton RP (2010) Testing the Janzen-Connell mechanism: Pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecol Lett* 13:1262–1269. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01520.x
- Barbeta A, Peñuelas J, Ogaya R, Jump AS (2011) Reduced tree health and seedling production in fragmented *Fagus sylvatica* forest patches in the Montseny Mountains (NE Spain). *For Ecol Manage* 261:2029–2037. doi: 10.1016/j.foreco.2011.02.029

- Bawa K (1990) Plant-Pollinator Interactions In Tropical Rain Forests. *Annu Rev Ecol Syst* 21:399–422. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.21.1.399
- Baynes J, Herbohn J, Chazdon RL, Nguyen H, Firn J, Gregorio N, Lamb D (2016) Effects of fragmentation and landscape variation on tree diversity in post-logging regrowth forests of the Southern Philippines. *Biodivers Conserv*. doi: 10.1007/s10531-016-1098-6
- Bell T, Freckleton RP, Lewis OT (2006) Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. *Ecol Lett* 9:569–574. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00905.x
- Benchimol M, Peres CA (2015) Edge-mediated compositional and functional decay of tree assemblages in Amazonian forest islands after 26 years of isolation. *J Ecol* 103:408–420. doi: 10.1111/1365-2745.12371
- Benitez-Malvido J, García-Guzmán G, Kossmann-Ferraz ID (1999) Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. *Biol Conserv* 91:143–150. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00090-7
- Benitez-Malvido J, Martinez-Ramos M (2003) Influence of Edge Exposure on Tree Seedling Species Recruitment in Tropical Rain Forest Fragments '. *Biotropica* 35:530–541.
- Benítez-Malvido J, Martínez-Ramos M, Camargo JLC, Ferraz IDK (2005) Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. *J Trop Ecol* 21:397–406. doi: 10.1017/S0266467405002439
- Bennett JA, Maherali H, Reinhart KO, Lekberg Y, Hart MM, Klironomos J (2017) Plant-soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics. *Science* (80-) 355:181–184.
- Bernard E (2001) Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *J Trop Ecol* 17:115–126. doi: 10.1017/S0266467401001079
- Bertness MD, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9:187–191. doi: 10.1016/0169-5347(94)90087-6
- Bissonette JA, Storch I (2002) Fragmentation : Is the Message Clear ? *Conserv Ecol* 6:14.
- Bobrowiec PED, Gribel R (2010) Effects of different secondary vegetation types on bat community composition in Central Amazonia , Brazil. *Anim Conserv* 1–13. doi: 10.1111/j.1469-1795.2009.00322.x
- Boyle SA, Smith AT (2010) Can landscape and species characteristics predict primate presence in forest fragments in the Brazilian Amazon? *Biol Conserv* 143:1134–1143. doi: 10.1016/j.biocon.2010.02.008
- Brennan KEC, Moir ML, Wittkuhn RS (2011) Fire refugia: The mechanism governing animal survivorship within a highly flammable plant. *Austral Ecol* 36:131–141. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02127.x
- Briant G, Gond V, Laurance SGW (2010) Habitat fragmentation and the desiccation of forest canopies: A case study from eastern Amazonia. *Biol Conserv* 143:2763–2769. doi: 10.1016/j.biocon.2010.07.024

- Broadbent EN, Asner GP, Keller M, Knapp DE, Oliveira PJC, Silva JN (2008) Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biol Conserv* 141:1745–1757. doi: 10.1016/j.biocon.2008.04.024
- Brokaw VL., Scheiner SM (1989) Species Composition in Gaps and Structure of a Tropical Forest. *Ecology* 70:538–541.
- Brown GW, Nelson JL, Cherry KA (1997) The influence of habitat structure on insectivorous bat activity The influence of habitat structure on insectivorous bat activity in montane ash forests of the Central Highlands, Victoria. *Aust For* 60:138–146. doi: 10.1080/00049158.1997.10674709
- Bruna EM (2003) Are plant populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests with an Amazonian herb. *Ecology* 84:932–947.
- Bruna EM, Oli MK (2005) Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: life-table response experiments. *Ecology* 86:1816–1824.
- Burkey T V. (1994) Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. *Oecologia* 97:533–540. doi: 10.1007/BF00325893
- Camargo JLC (2004) Alterações na dinâmica e demografia de árvores tropicais após fragmentação florestal na Amazônia Central.
- Camargo JLC, Kapos V (1995) Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *J. Trop. Ecol.* 11:205–221.
- Charru M, Seynave I, Morneau F, Rivoire M, Bontemps JD (2012) Significant differences and curvilinearity in the self-thinning relationships of 11 temperate tree species assessed from forest inventory data. *Ann For Sci* 69:195–205. doi: 10.1007/s13595-011-0149-0
- Chen HYH, Luo Y (2015) Net aboveground biomass declines of four major forest types with forest ageing and climate change in western Canada's boreal forests. *Glob Chang Biol* 21:3675–3684. doi: 10.1111/gcb.12994
- Cheptou P, Hargreaves A, Bonte D, Jacquemyn H (2016) Adaptation to fragmentation: Evolutionary dynamics driven by human influences. *Philos Trans R Soc B.* doi: 10.1098/not
- Chung MG, Epperson B K (2000) Clonal and spatial genetic structure in *Eurya emarginata* (Theaceae). *Heredity (Edinb)* 84:170–177.
- Clark D, Clark DB (1984) Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *Am Nat* 124:769–788. doi: 10.1086/284316
- Clark DB, Clark DA (1996) Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *For. Ecol. Manage.* 80:235–244.
- Clark JS (1992) Density- Independent Mortality , Density Compensation , Gap Formation , and Self-thinning in Plant Populations. *Theor Popul Biol* 42:172–198.
- Cole RJ, Holl KD, Keene CL, Zahawi RA (2011) Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest. *For Ecol Manage* 261:1590–1597. doi:

10.1016/j.foreco.2010.06.038

Collins CD, Brudvig LA, Foster BL, Cook WM, Damschen EI, Andrade A, Austin M, Camargo JL, Driscoll DA, Holt RD, Laurance WF, Nicholls AO, Orrock JL (2017) Fragmentation affects plant community composition over time. *Ecography (Cop)* 40:119–130. doi: 10.1111/ecog.02607

Comita LS, Queenborough SA, Murphy SJ, Eck JL, Xu K, Krishnadas M, Beckman N, Zhu Y (2014) Testing predictions of the Janzen–Connell hypothesis: A meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *J Ecol* 102:845–856. doi: 10.1111/1365-2745.12232

Condit R, Hubbell SP, Foster RB (1994) Density dependence in two understorey tree species in a neotropical forest. *Ecology* 75:671–680.

Condit R, Hubbell SP, Foster RB (1992) Recruitment Near Conspecific Adults and the Maintenance of Tree and Shrub Diversity in a Neotropical Forest. *Am Nat* 140:261–286.

Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer PJ, Gradwell GR (eds) *Dynamics of Numbers in Populations*. Centre for Agricultural Publication and Documentation, Proceedings of the Advanced Study Institute, Osterbeek, Wageningen, The Netherlands, pp 298–312

Cordeiro NJ, Howe HF (2001) Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conserv Biol* 15:1733–1741. doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.99579.x

Cramer JM, Mesquita RCG, Williamson GB (2007a) Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. doi: 10.1016/j.biocon.2007.02.019

Cramer JM, Mesquita RCG, Bentos TV, Moser B, Williamson GB (2007b) Forest Fragmentation Reduces Seed Dispersal of *Duckeodendron cestroides*, a Central Amazon Endemic. *39:709–718*.

Crowther TW, Glick HB, Covey KR, Bettigole C, Maynard DS, Thomas SM, Smith JR, Hintler G, Duguid MC, Amatulli G, Tuanmu M-N, Jetz W, Salas C, Stam C, Piotta D, Tavani R, Green S, Bruce G, Williams SJ, Wiser SK, Huber MO, Hengeveld GM, Nabuurs G-J, Tikhonova E, Borchardt P, Li C-F, Powrie LW, Fischer M, Hemp A, Homeier J, Cho P, Vibrans AC, Umunay PM, Piao SL, Rowe CW, Ashton MS, Crane PR, Bradford MA (2015) Mapping tree density at a global scale. *Nature* 525:201–205. doi: 10.1038/nature14967

Damschen EI, Brudvig L a, Haddad NM, Levey DJ, Orrock JL, Tewksbury JJ (2008) The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105:19078–19083. doi: 10.1073/pnas.0802037105

DAngelo S a., Andrade ACS, Laurance SG, Laurance WF, Mesquita RCG (2004) Inferred causes of tree mortality in fragmented and intact Amazonian forests. *J Trop Ecol* 20:243–246. doi: 10.1017/S0266467403001032

Dean WRJ, Milton SJ, Jeltsch F (1999) Large trees, fertile islands, and birds in arid savanna. *J Arid Environ* 41:61–78. doi: 10.1006/jare.1998.0455

- Debinski DM, Holt RD (2000) A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conserv Biol* 14:342–355.
- DeFries RS, Rudel T, Uriarte M, Hansen M (2010) Deforestation driven by urban population growth and agricultural trade in the twenty-first century. *Nat Geosci* 3:178–181. doi: 10.1038/ngeo756
- Denslow JS, Newell E, Ellison AM (1991) The effect of understory palms and *Cyclanths* on the growth and survival of *Inga* Seedlings. *Biotropica* 23:225–234.
- Dick CW, Etchelecu G, Austerlitz F (2003) Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Mol Ecol* 12:753–64.
- Dohm C, Leal IR, Tabarelli M, Meyer ST, Wirth R (2011) Leaf-cutting ants proliferate in the Amazon: an expected response to forest edge? *J Trop Ecol* 27:645–649. doi: 10.1017/S0266467411000447
- Donaldson J, Nanni I, Zachariades C, Kemper J (2002) Effects of Habitat Fragmentation on Pollinator Diversity and Plant Reproductive Success in Renosterveld Shrublands of South Africa. *Conserv Biol* 16:1267–1276. doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.99515.x
- Dubois J, Cheptou P-O (2016) Effects of fragmentation on plant adaptation to urban environments. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*. doi: 10.1098/rstb.2016.0038
- Ellis EC, Goldewijk KK, Siebert S, Lightman D, Ramankutty N (2010) Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Glob Ecol Biogeogr* 19:589–606. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00540.x
- Ellis EC, Kaplan JO, Fuller DQ, Vavrus S, Klein Goldewijk K, Verburg PH (2013) Used planet: A global history. *Proc Natl Acad Sci* 110:7978–7985. doi: 10.1073/pnas.1217241110
- Estes JA, Terborgh J, Brashares JS, Power ME, Berger J, Bond WJ, Carpenter SR, Essington TE, Holt RD, Jackson JBC, Marquis RJ, Oksanen L, Oksanen T, Paine RT, Pickett EK, Ripple WJ, Sandin SA, Scheffer M, Schoener TW, Shurin JB, Sinclair ARE, Soulé ME, Virtanen R, Wardle DA (2011) Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* (80-) 333:301–306. doi: 10.1126/science.1205106
- Ewers RM, Andrade A, Laurance SG, Camargo JL, Lovejoy TE, Laurance WF (2017) Predicted trajectories of tree community change in Amazonian rainforest fragments. *Ecography (Cop)* 40:26–35. doi: 10.1111/ECOG.02585
- Fahrig L (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu Rev Ecol Environ Syst* 34:487–515. doi: 10.1146/132419
- FAO (2011) State of the world's forests. *Forestry* 164.
- Fauset S, Johnson MO, Gloor M, Baker TR, Monteagudo M. A, Brienens RJW, Feldpausch TR, Lopez-Gonzalez G, Malhi Y, ter Steege H, Pitman NCA, Baraloto C, Engel J, Pétronelli P, Andrade A, Camargo JLC, Laurance SGW, Laurance WF, Chave J, Allie E, Vargas PN, Terborgh JW, Ruokolainen K, Silveira M, Aymard C. GA, Arroyo L, Bonal D, Ramirez-Angulo H, Araujo-Murakami A, Neill D, Hérault B, Dourdain A, Torres-Lezama A, Marimon

- BS, Salomão RP, Comiskey JA, Réjou-Méchain M, Toledo M, Licona JC, Alarcón A, Prieto A, Rudas A, van der Meer PJ, Killeen TJ, Marimon Junior B-H, Poorter L, Boot RGA, Stergios B, Torre EV, Costa FRC, Levis C, Schiatti J, Souza P, Groot N, Arets E, Moscoso VC, Castro W, Coronado ENH, Peña-Claros M, Stahl C, Barroso J, Talbot J, Vieira ICG, van der Heijden G, Thomas R, Vos VA, Almeida EC, Davila EÁ, Aragão LEOC, Erwin TL, Morandi PS, de Oliveira EA, Valadão MBX, Zagt RJ, van der Hout P, Loayza PA, Pipoly JJ, Wang O, Alexiades M, Cerón CE, Huamantupa-Chuquimaco I, Di Fiore A, Peacock J, Camacho NCP, Umetsu RK, de Camargo PB, Burnham RJ, Herrera R, Quesada CA, Stropp J, Vieira SA, Steininger M, Rodríguez CR, Restrepo Z, Muelbert AE, Lewis SL, Pickavance GC, Phillips OL (2015) Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nat Commun* 6:6857. doi: 10.1038/ncomms7857
- Felton AM, Felton A, Foley WJ, Lindenmayer DB (2010) The role of timber tree species in the nutritional ecology of spider monkeys in a certified logging concession, Bolivia. *For Ecol Manage* 259:1642–1649. doi: 10.1016/j.foreco.2010.01.042
- Fischer J, Stott J, Zerger A, Warren G, Sherren K, Forrester RI (2009) Reversing a tree regeneration crisis in an endangered ecoregion. *Proc Natl Acad Sci* 106:10386–10391. doi: 10.1073/pnas.0900110106
- Foley JA, Ramankutty N, Brauman KA, Cassidy ES, Gerber JS, Johnston M, Mueller ND, O’Connell C, Ray DK, West PC, Balzer C, Bennett EM, Carpenter SR, Hill J, Monfreda C, Polasky S, Rockström J, Sheehan J, Siebert S, Tilman D, Zaks DPM, O’Connell C (2011) Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478:337–42. doi: 10.1038/nature10452
- Freckleton RP, Lewis OT (2006) Pathogens, density dependence and the coexistence of tropical trees. *Proc Biol Sci* 273:2909–2916. doi: 10.1098/rspb.2006.3660
- Fukami T, Nakajima M (2011) Community assembly: Alternative stable states or alternative transient states? *Ecol Lett* 14:973–984. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01663.x
- Galetti M, Donatti CI, Pires AS, Guimarães PR, Jordano P (2006) Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: The combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Bot J Linn Soc* 151:141–149. doi: 10.1111/j.1095-8339.2006.00529.x
- Ghazoul J (2005) Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biol Rev* 80:413. doi: 10.1017/S1464793105006731
- Ghazoul J, McLeish M (2001) Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmentend habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecol* 153:335–345. doi: 10.1007/978-94-017-3606-0
- Gibbs HK, Ruesch AS, Achard F, Clayton MK, Holmgren P, Ramankutty N, Foley JA (2010) Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proc Natl Acad Sci* 107:16732–16737. doi: 10.1073/pnas.0910275107
- Gibson L, Lee TM, Koh LP, Brook BW, Gardner TA, Barlow J, Peres CA, Bradshaw CJA, Laurance WF, Lovejoy TE, Sodhi NS (2011) Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478:378–382. doi: 10.1038/nature12933
- Gigord L, Picot F, Shykoff JA (1999) Effects of habitat fragmentation on *Dombeya acutangula* (Sterculiaceae), a native tree on La Reunion (Indian Ocean). *Biol Conserv* 88:43–

51. doi: 10.1016/S0006-3207(98)00092-5

Gilbert B, Laurance WF, Leigh Jr EG, Nascimento HEM (2006) Can Neutral Theory Predict the Responses of Amazonian Tree Communities to Forest Fragmentation ? *Am Nat* 168:304–317.

Gilbert GS, Foster RB, Hubbell SP (1994) Density and distance-to-adult effects of a canker disease of trees in a moist tropical forest. *Oecologia* 98:100–108. doi: 10.1007/BF00326095

Gilpin ME, Soulé ME (1986) Minimum viable populations: processes of species extinctions. Pages. In: Soule ME (ed) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates Inc, Sunderland, Massachusetts, pp 19–34

Haddad NM, Brudvig L a., Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton JO, Austin MP, Collins CD, Cook WM, Damschen EI, Ewers RM, Foster BL, Jenkins CN, King a. J, Laurance WF, Levey DJ, Margules CR, Melbourne B a., Nicholls a. O, Orrock JL, Song D-X, Townshend JR (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci Adv* 1:1–9. doi: 10.1126/sciadv.1500052

Halley JM, Iwasa Y (2011) Neutral theory as a predictor of avifaunal extinctions after habitat loss. *Proc Natl Acad Sci* 108:2316–2321. doi: 10.1073/pnas.1011217108

Hansen MC, Potapov P V, Moore R, Hancher M, Turubanova S a, Tyukavina A, Thau D, Stehman S V, Goetz SJ, Loveland TR, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice CO, Townshend JRG (2013) High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* (80-) 342:850–853. doi: 10.1126/science.1244693

Harper K a., Macdonald SES, Burton PJ, Chen J, Brosnokske KD, Saunders SC, Euskirchen ES, Roberts D, Jaiteh MS, Esseen PA (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv Biol* 19:768–782. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00045.x

Herrera M, Garc D (2010) Effects of Forest Fragmentation on Seed Dispersal and Seedling Establishment in Ornithochorous Trees. 24:1089–1098. doi: 10.1111/j.1523-1739.2010.01459.x

Holbrook KM, Smith TB, Hardesty BD (2002) Implications of long-distance movements of frugivorous rain forest hornbills. *Ecography (Cop)* 25:745–749. doi: 10.1034/j.1600-0587.2002.250610.x

Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)*. Princeton University Press

Hubbell SP, Condit R, Foster RB (1990) Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 330:269–281. doi: 10.1098/rstb.1990.0198

Ibáñez I, Katz DSW, Peltier D, Wolf SM, Connor Barrie BT (2014) Assessing the integrated effects of landscape fragmentation on plants and plant communities: The challenge of multiprocess-multiresponse dynamics. *J Ecol* 102:882–895. doi: 10.1111/1365-2745.12223

IUCN (2015) *The IUCN red list of threatened species (no. Version 2015.2)*. In: *Red List*

Threat. species. www.iucnredlist.org. Accessed 22 May 2017

Jackson ST, Sax DF (2010) Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends Ecol Evol* 25:153–160. doi: 10.1016/j.tree.2009.10.001

Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat* 104:501–528. doi: 10.1086/282687

Jayasekara P, Weerasinghe U (2007) Identifying diurnal and nocturnal frugivores in the terrestrial and arboreal layers of a tropical rain forest in Sri Lanka. *Ecotropica* 7–15.

Jia X, Dai XF, Shen ZX, Zhang JY, Wang GX (2011) Facilitation can maintain clustered spatial pattern of plant populations during density-dependent mortality: Insights from a zone-of-influence model. *Oikos* 120:472–480. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18674.x

Jorge MLSP (2008) Effects of forest fragmentation on two sister genera of Amazonian rodents (*Myoprocta acouchy* and *Dasyprocta leporina*). *Biol Conserv* 141:617–623. doi: 10.1016/j.biocon.2007.11.013

Joshi J, Stoll P, Rusterholz HP, Schmid B, Dolt C, Baur B (2006) Small-scale experimental habitat fragmentation reduces colonization rates in species-rich grasslands. *Oecologia* 148:144–152. doi: 10.1007/s00442-005-0341-8

Jump AS, Penuelas J (2006) Genetic effects of chronic habitat fragmentation in a wind-pollinated tree. *Proc Natl Acad Sci* 103:8096–8100. doi: 10.1073/pnas.0510127103

Kartzinel TR, Trapnell DW, Shefferson RP (2013) Critical importance of large native trees for conservation of a rare neotropical epiphyte. *J Ecol* 101:1429–1438. doi: 10.1111/1365-2745.12145

Kauppi PE, Birdsey RA, Pan Y, Ihalainen A, Nöjd P, Lehtonen A (2015) Effects of land management on large trees and carbon stocks. *Biogeosciences* 12:855–862. doi: 10.5194/bg-12-855-2015

Keith H, Mackey BG, Lindenmayer DB (2009) Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests. *Proc Natl Acad Sci* 106:11635–11640. doi: 10.1073/pnas.0901970106

Kikuzawa K (1996) Effect of Canopy Structure on Degree of Asymmetry of Competition in Two Forest Stands in Northern Japan. *Ann Bot* 77:565–571.

Killey P, Mcelhinny C, Rayner I, Wood J (2010) Modelling fallen branch volumes in a temperate eucalypt woodland: Implications for large senescent trees and benchmark loads of coarse woody debris. *Austral Ecol* 35:956–968. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02107.x

Krauss J, Bommarco R, Guardiola M, Heikkinen RK, Helm A, Kuussaari M, Lindborg R, Öckinger E, Pärtel M, Pino J, Pöyry J, Raatikainen KM, Sang A, Stefanescu C, Teder T, Zobel M, Steffan-Dewenter I (2010) Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecol Lett* 13:597–605. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x

Kwak MM, Velterop O, van Andel J (1998) Pollen and gene flow in fragmented habitats. *Appl Veg Sci* 1:37–54. doi: 10.2307/1479084

Laurance (2002) Hyperdynamism in fragmented habitats. *J Veg Sci* 13:595. doi: 10.1658/1100-9233(2002)013[0595:HIFH]2.0.CO;2

Laurance W, Ferreira L V, Rankin-de-Merona JM, Laurance SG, Hutchings RW, Lovejoy TE (1998) Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conserv Biol* 12:460–464. doi: 10.1111/j.1523-1739.1998.97175.x

Laurance WF (2008) Habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biol Conserv* 141:1731–1744. doi: 10.1016/j.biocon.2008.05.011

Laurance WF, Camargo JLC, Fearnside PM, Lovejoy TE, Williamson GB, Mesquita RCG, Meyer CFJ, Bobrowiec PED, Laurance SGW (2016) An Amazonian Forest and Its Fragments as a Laboratory of Global Change. In: Nagy L, Forsberg B, Artaxo P (eds) *Interactions between Biosphere, Atmosphere and Human Land Use in the Amazon Basin*, Ecological. Springer, Berlin, pp 407–440

Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade AC, Fearnside PM, Ribeiro JEL, Capretz RL (2006a) Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87:469–482. doi: 10.1890/05-0064

Laurance WF, Oliveira AA, Laurance SG, Condit R, Nascimento HEM, Sanchez-thorin AC, Lovejoy TE, Andrade A, D'Angelo S, Ribeiro JE, Dick CW (2004) Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* 428:171–175. doi: 10.1038/nature02383

Laurance WF, Sayer J, Cassman KG (2014a) Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends Ecol Evol* 29:107–116. doi: 10.1016/j.tree.2013.12.001

Laurance WIF, Andrade AS, Magrach A, Camargo JLC, Valsko JJ, Campbell M, Fearnside PM, Edwards W, Lovejoy TE, Laurance SG (2014b) Long-term changes in liana abundance and forest dynamics in undisturbed Amazonian forests. *Ecology* 95:1604–1611.

Laurance, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade A, Giraldo JP, Lovejoy TE, Condit R, Chave J, Harms KE, Angelo SD (2006b) Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments.

Le Roux DS, Ikin K, Lindenmayer DB, Manning AD, Gibbons P (2015) Single large or several small? Applying biogeographic principles to tree-level conservation and biodiversity offsets. *Biol Conserv* 191:558–566. doi: 10.1016/j.biocon.2015.08.011

Lienert J (2004) Habitat fragmentation effects of fitness of plant populations - A review. *J Nat Conserv* 12:53–72. doi: 10.1016/j.jnc.2003.07.002

Lima PB, Lima LF, Santos BA, Tabarelli M, Zickel CS (2015) Altered herb assemblages in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Biol Conserv* 191:588–595. doi: 10.1016/j.biocon.2015.08.014

Lindenmayer DB, Barton PS, Lane PW, Westgate MJ, McBurney L, Blair D, Gibbons P, Likens GE (2014) An empirical assessment and comparison of species-based and habitat-

based surrogates: A case study of forest vertebrates and large old trees. *PLoS One* 9:12–15. doi: 10.1371/journal.pone.0089807

Lindenmayer DB, Laurance WF (2016) The ecology, distribution, conservation and management of large old trees. *Biol Rev* 0:00–00. doi: 10.1111/brv.12290

Lindenmayer DB, Laurance WF, Franklin JF (2012) Global decline in large old trees. *Science* (80-) 338:1305–1306. doi: 10.1126/science.1231070

Liu G, Shi P, Xu Q, Dong X, Wang F, Wang GG, Hui C (2016) Does the size-density relationship developed for bamboo species conform to the self-thinning rule? *For Ecol Manage* 361:339–345. doi: 10.1016/j.foreco.2015.11.030

Liu X, Liang M, Etienne RS, Wang Y, Staehelin C, Yu S (2012) Experimental evidence for a phylogenetic Janzen-Connell effect in a subtropical forest. *Ecol Lett* 15:111–118. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01715.x

Lôbo D, Leão T, Melo FPL, Santos AMM, Tabarelli M (2011) Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Divers Distrib* 17:287–296. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x

Loiselle B, Blake J (2002) 26 Potential Consequences of Extinction of Frugivorous Birds for Shrubs of a Tropical Wet Forest. *Seed dispersal frugivory Ecol ...* 397–406.

Lutz JA, Larson AJ, Freund JA, Swanson ME, Bible KJ (2013) The importance of large-diameter trees to forest structural heterogeneity. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0082784

MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey

Magnago LFS, Rocha MF, Meyer L, Martins SV, Meira-Neto JAA (2015) Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. *Biodivers Conserv* 24:2305–2318. doi: 10.1007/s10531-015-0961-1

Mangan SA, Schnitzer SA, Herre EA, Mack KML, Valencia MC, Sanchez EI, Bever JD (2010) Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature* 466:752–5. doi: 10.1038/nature09273

Marden JH, Mangan SA, Peterson MP, Wafula E, Fescemyer HW, Der JP, Depamphilis CW, Comita LS (2017) Ecological genomics of tropical trees : How local population size and allelic diversity of resistance genes relate to immune responses, cosusceptibility to pathogens, and negative density dependence. *Mol Ecol*. doi: 10.1111/mec.13999

Martínez-Ramos M, Alvarez-Buylla ER (1998) How old are tropical rain forest trees? *Trends Plant Sci* 3:400–405. doi: 10.1016/S1360-1385(98)01313-2

Martínez Ramos M, Álvarez Buylla E (1995) Ecología de poblaciones de plantas en una selva de México. *Bol Soc BotMéxico* 56:121–153.

Matthies D, Bräuer I, Maibom W, Tschardt T (2004) Population size and the risk of local extinction : Empirical evidence from rare plants. *Oikos* 105:481–488. doi: 10.1111/j.0030-

1299.2004.12800.x

Mcdonald RI, Kareiva P, Forman RTT (2008) The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation. *Biol Conserv* 141:1695–1703. doi: 10.1016/j.biocon.2008.04.025

Melo FPL, Dirzo R, Tabarelli M (2006) Biased seed rain in forest edges: Evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biol Conserv* 132:50–60. doi: 10.1016/j.biocon.2006.03.015

Melo FPL, Martínez-Salas E, Benítez-Malvido J, Ceballos G (2010) Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *J Trop Ecol* 26:35. doi: 10.1017/S0266467409990435

Mesquita RCG, Delamônica P, Laurance WF (1999) Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biol Conserv* 91:129–134.

Mesquita RCG, Eduardo P, Santos DOS, Jakovac CC, Bentos TV, Williamson GB (2015) Amazon Rain Forest Succession : Stochasticity or Land-Use Legacy ? *Bioscience* 65:849–861. doi: 10.1093/biosci/biv108

Mesquita RCG, Ickes K, Ganade G, Williamson GB (2001) Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *J Ecol* 89:528–537. doi: 10.1046/j.1365-2745.2001.00583.x

Morales NS, Perry GLW, Burns BR (2016) Fencing is not enough to reinstate regeneration: Evidence from a large fruited canopy tree *Beilschmiedia tawa*. *For Ecol Manage* 376:36–44. doi: 10.1016/j.foreco.2016.05.048

Morris EC (1999) Density-dependent Mortality Induced by Low Nutrient Status of the Substrate. *Ann Bot* 84:95. doi: 10.1006/anbo.1999.0898

Muller-Landau HC, Condit RS, Chave J, Thomas SC, Bohlman SA, Bunyavejchewin S, Davies S, Foster R, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Harms KE, Hart T, Hubbell SP, Itoh A, Kassim AR, LaFrankie J V., Lee HS, Losos E, Makana JR, Ohkubo T, Sukumar R, Sun IF, Nur Supardi MN, Tan S, Thompson J, Valencia R, Muñoz GV, Wills C, Yamakura T, Chuyong G, Dattaraja HS, Esufali S, Hall P, Hernandez C, Kenfack D, Kiratiprayoon S, Suresh HS, Thomas D, Vallejo MI, Ashton P (2006) Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecol Lett* 9:575–588. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00904.x

Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol Evol* 10:58–62. doi: 10.1016/S0169-5347(00)88977-6

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. doi: 10.1038/35002501

Nagamitsu T, Kikuchi S, Hotta M, Kenta T, Hiura T (2014) Effects of Population Size, Forest Fragmentation, and Urbanization on Seed Production and Gene Flow in an Endangered Maple (*Acer miyabei*). *Am Midl Nat* 172:303–316. doi: 10.1674/0003-0031-172.2.303

Nascimento HEM, Andrade ACS, Camargo JLC, Laurance WF, Laurance SG, Ribeiro JEL (2006) Effects of the Surrounding Matrix on Tree Recruitment in Amazonian Forest Fragments. *Conserv Biol* 20:853–860. doi: 10.1111/j.1523-1739.2006.00344.x

- Nason JD, Hamrick JL (1997) Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *J Hered* 88:264–276.
- Neilan W, Catterall CP, Kanowski J, McKenna S (2006) Do frugivorous birds assist rainforest succession in weed dominated oldfield regrowth of subtropical Australia? *Biol Conserv* 129:393–407. doi: 10.1016/j.biocon.2005.11.007
- Nepstad DC, de Carvalho CR, Davidson EA, Jipp PH, Lefebvre PA, Negreiros GH, da Silva ED, Stone TA, Trumbore SE, Vieira S (1994) The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372:666–669.
- Niissalo MA, Leong-Škorničková J, Khew GS, Webb EL (2017) Very small relict populations suggest high extinction debt of gingers in primary forest fragments of a tropical city. *Am J Bot* 104:182–189. doi: 10.3732/ajb.1600313
- O'Brien MJ, Engelbrecht B, Joswig J, Pereyra G, Schuldt B, Jansen S, Kattge J, Landhäusser S, Levick S, Preisler Y, Väänänen P, Macinnis-Ng C (2017) A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. *J Appl Ecol* Accepted. doi: 10.1111/1365-2664.12874
- Oliveira MA, Santos AMM, Tabarelli M (2008) Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. *For Ecol Manage* 256:1910–1917. doi: 10.1016/j.foreco.2008.07.014
- Olsen SL, Töpper JP, Skarpaas O, Vandvik V, Klanderud K (2016) From facilitation to competition: Temperature-driven shift in dominant plant interactions affects population dynamics in seminatural grasslands. *Glob Chang Biol* 22:1915–1926. doi: 10.1111/gcb.13241
- Orrock JL, Watling JI (2010) Local community size mediates ecological drift and competition in metacommunities. *Proc Biol Sci* 277:2185–2191. doi: 10.1098/rspb.2009.2344
- Ortego J, Bonal R, Muñoz A (2010) Genetic consequences of habitat fragmentation in long-lived tree species: The case of the mediterranean holm oak (*Quercus ilex*, L.). *J Hered* 101:717–726. doi: 10.1093/jhered/esq081
- Phillips OL, van der Heijden G, Lewis SL, López-González G, Aragão LEOC, Lloyd J, Malhi Y, Monteagudo A, Almeida S, Dávila EA, Amaral I, Andelman S, Andrade A, Arroyo L, Aymard G, Baker TR, Blanc L, Bonal D, de Oliveira ÁCA, Chao KJ, Cardozo ND, da Costa L, Feldpausch TR, Fisher JB, Fyllas NM, Freitas MA, Galbraith D, Gloor E, Higuchi N, Honorio E, Jiménez E, Keeling H, Killeen TJ, Lovett JC, Meir P, Mendoza C, Morel A, Vargas PN, Patiño S, Peh KSH, Cruz AP, Prieto A, Quesada CA, Ramírez F, Ramírez H, Rudas A, Salamão R, Schwarz M, Silva J, Silveira M, Ferry Slik JW, Sonké B, Thomas AS, Stropp J, Taplin JRD, Vásquez R, Vilanova E (2010) Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytol* 187:631–646. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03359.x
- Pimm SL, Raven P (2000) Extinction by numbers. 843–845.
- Plieninger T, Levers C, Mantel M, Costa A, Schaich H, Kuemmerle T (2015) Patterns and drivers of scattered tree loss in agricultural landscapes: Orchard meadows in Germany (1968–2009). *PLoS One* 10:1–19. doi: 10.1371/journal.pone.0126178
- Poppenborg P, Hölscher D (2009) The influence of emergent trees on rainfall distribution in a

cacao agroforest (Sulawesi, Indonesia). *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants* 204:730–736. doi: 10.1016/j.flora.2008.10.003

Punchi-Manage R, Wiegand T, Wiegand K, Getzin S, Huth A, Savitri Gunatilleke CV, Nimal Gunatilleke IAU (2015) Neighborhood diversity of large trees shows independent species patterns in a mixed dipterocarp forest in Sri Lanka. *Ecology* 96:1823–1834. doi: 10.1890/14-1477.1

Pütz S, Groeneveld J, Alves LF, Metzger JP, Huth A (2011) Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: A modelling study for Brazilian Atlantic forests. *Ecol Modell* 222:1986–1997. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2011.03.038

Rasmussen IR, Brødsgaard B (1992) Gene flow inferred from seed dispersal and pollinator behaviour compared to DNA analysis of restriction site variation in a patchy population of *Lotus corniculatus* L. *Oecologia* 89:277–283. doi: 10.1007/BF00317228

Remm J, Löhmus A (2011) Tree cavities in forests - The broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *For Ecol Manage* 262:579–585. doi: 10.1016/j.foreco.2011.04.028

Rocha-Santos L, Benchimol M, Mayfield MM, Faria D, Pessoa MS, Talora DC, Mariano-Neto E, Cazetta E (2017) Functional decay in tree community within tropical fragmented landscapes : Effects of landscape-scale forest cover. *PLoS One* 12:e0175545.

Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Blommfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Pof NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* (80-) 287:1770–1774. doi: 10.1126/science.287.5459.1770

Santo-Silva EE, Almeida WR, Melo FPL, Zickel CS, Tabarelli M (2013) The nature of seedling assemblages in a fragmented tropical landscape: Implications for forest regeneration. *Biotropica* 45:386–394. doi: 10.1111/btp.12013

Santo-Silva EE, Almeida WR, Tabarelli M, Peres CA (2016) Habitat fragmentation and the future structure of tree assemblages in a fragmented Atlantic forest landscape. *Plant Ecol* 217:1129–1140. doi: 10.1007/s11258-016-0638-1

Santos A, Peres CA, Oliveira MA, Grillo A (2008) Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biol Conserv* 141:249–260. doi: 10.1016/j.biocon.2007.09.018

Santos BA, Arroyo-Rodríguez V, Moreno CE, Tabarelli M (2010) Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. *PLoS One* 5:1–7. doi: 10.1371/journal.pone.0012625

Santos BA, Tabarelli M, Melo FPL, Camargo JLC, Andrade A, Laurance SG, Laurance WF (2014) Phylogenetic impoverishment of Amazonian tree communities in an experimentally fragmented forest landscape. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0113109

Santos GGA, Santos BA, Nascimento HEM, Tabarelli M (2012) Contrasting Demographic Structure of Short- and Long-lived Pioneer Tree Species on Amazonian Forest Edges.

Biotropica 44:771–778. doi: 10.1111/j.1744-7429.2012.00882.x

Sarukhán J, Pinero D, Martínez-Ramos M (1985) Plant demography: a community-level interpretation. In: White J (ed) *Studies on plant demography: A Festschrift for John L. Harper*. Academic Press, London, UK, pp 17–31

Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991) Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A review. *Conserv Biol* 5:18–32. doi: 10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x

Scariot A (2000) Seedling Mortality by Litterfall in Amazonian Forest Fragments. *Biotropica* 32:662–669.

Schiatti J, Martins D, Emilio T, Souza PF, Levis C, Baccaro FB, Pinto JLP da V, Moulatlet GM, Stark SC, Sarmento K, de Araujo RNO, Costa FRC, Schngart J, Quesada CA, Saleska SR, Tomasella J, Magnusson WE, Nardoto GB (2016) Forest structure along a 600 km transect of natural disturbances and seasonality gradients in central-southern Amazonia. *J Ecol* 104:1335–1346. doi: 10.1111/1365-2745.12596

Seto KC, Fragkias M, Guneralp B, Reilly MK (2011) A meta-analysis of global urban land expansion. *PLoS One* 6:e23777. doi: 10.1371/Citation

Seto KC, Güneralp B, Hutyra LR (2012) Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proc Natl Acad Sci U S A* 109:16083–16088. doi: 10.1073/pnas.1211658109

Shaffer ML (1981) Minimum Population Sizes for Species Conservation. *Bioscience* 31:131–134.

Silva DM, Freckleton RP, Watkinson AR (2013) The Role of Density Dependence in the Population Dynamics of a Tropical Palm. *Ecology* 80:2635–2650. doi: 10.2307/177246

Silva JMC da, Tabarelli M (2000) Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404:72–74. doi: 10.1038/35003563

Slik JWF, Paoli G, Mcguire K, Amaral I, Barroso J, Bastian M, Blanc L, Bongers F, Boundja P, Clark C, Collins M, Dauby G, Ding Y, Doucet JL, Eler E, Ferreira L, Forshed O, Fredriksson G, Gillet JF, Harris D, Leal M, Laumonier Y, Malhi Y, Mansor A, Martin E, Miyamoto K, Araujo-Murakami A, Nagamasu H, Nilus R, Nurtjahya E, Oliveira Á, Onrizal O, Parada-Gutierrez A, Permana A, Poorter L, Poulsen J, Ramirez-Angulo H, Reitsma J, Rovero F, Rozak A, Sheil D, Silva-Espejo J, Silveira M, Spironelo W, ter Steege H, Stevart T, Navarro-Aguilar GE, Sunderland T, Suzuki E, Tang J, Theilade I, van der Heijden G, van Valkenburg J, Van Do T, Vilanova E, Vos V, Wich S, Wöll H, Yoneda T, Zang R, Zhang MG, Zweifel N (2013) Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Glob Ecol Biogeogr* 22:1261–1271. doi: 10.1111/geb.12092

Soininen J (2010) Species Turnover along Abiotic and Biotic Gradients: Patterns in Space Equal Patterns in Time? *Bioscience* 60:433–439. doi: 10.1525/bio.2010.60.6.7

Somanathan H, Borges RM (2000) Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India. *Biol Conserv* 94:243–256. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00170-6

- Stahlheber KA, Crispin KL, Anton C, D'Antonio CM (2015) The ghosts of trees past: savanna trees create enduring legacies in plant species composition. *Ecology* 96:2510–2522.
- Stamp N, Bradfield M, Li S, Alexander B (2004) Effect of Competition on Plant Allometry and Defense. *Am Midl Nat* 151:50–64. doi: 10.1674/0003-0031(2004)151[0050:EOCOPA]2.0.CO;2
- Stephenson NL, Das AJ, Condit R, Russo SE, Baker PJ, Beckman NG, Coomes DA, Lines ER, Morris WK, Rüger N, Álvarez E, Blundo C, Bunyavejchewin S, Chuyong G, Davies SJ, Duque Á, Ewango CN, Flores O, Franklin JF, Grau HR, Hao Z, Harmon ME, Hubbell SP, Kenfack D, Lin Y, Makana J-R, Malizia A, Malizia LR, Pabst RJ, Pongpattananurak N, Su S-H, Sun I-F, Tan S, Thomas D, van Mantgem PJ, Wang X, Wiser SK, Zavala MA (2014) Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature* 507:90–93. doi: 10.1038/nature12914
- Tabarelli M, Aguiar A V., Girão LC, Peres CA, Lopes A V. (2010) Effects of pioneer tree species hyperabundance on forest fragments in Northeastern Brazil. *Conserv Biol* 24:1654–1663. doi: 10.1111/j.1523-1739.2010.01529.x
- Tabarelli M, Lopes A V., Peres CA (2008) Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica* 40:657–661.
- Tabarelli M, Peres CA, Melo FPL (2012) The “few winners and many losers” paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biol Conserv* 155:136–140. doi: 10.1016/j.biocon.2012.06.020
- Terborgh J, Lopez L, Nuñez P, Rao M, Shahabuddin G, Orihuela G, Riveros M, Ascanio R, Adler GH, Lambert TD, Balbas L (2001) Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* (80-) 30:1923–1926.
- Terborgh J, Nunez-Iturri G, Pitman NC a, Valverde FHC, Alvarez P, Swamy V, Pringle EG, Paine CET (2008) Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* 89:1757–1768.
- Thor G, Johansson P, Jönsson MT (2010) Lichen diversity and red-listed lichen species relationships with tree species and diameter in wooded meadows. *Biodivers Conserv* 19:2307–2328. doi: 10.1007/s10531-010-9843-8
- Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak M a. (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371:65–66.
- Townsend PA, Levey DJ (2005) An experimental test of whether habitat corridors affect pollen transfer. *Ecology* 86:466–475. doi: 10.1890/03-0607
- Trancoso R (2008) Hydrological impacts of deforestation in small catchments in Brazilian Amazonia. National Institute for Amazonian Research (INPA), Manaus, Brazil
- Turner IM, T. Corlett R (1996) The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends Ecol Evol* 11:330–333. doi: 10.1016/0169-5347(96)10046-X

- Vasconcelos HL, Dirzo R (2008) Effects of Amazonian forest fragmentation on the interaction between plants, insect herbivores, and their natural enemies. 57–64. doi: 10.1017/S0266467407004592
- Watkinson AR, Lonsdale WM, Andrew MH (1989) Modelling the population dynamics of an annual plant *Sorghum intrans* in the wet-dry tropics. *J Ecol* 77:162–181.
- Watson DM (2001) Mistletoe - A keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annu Rev Ecol Syst* 32:219–249.
- Weiner J (1990) Asymmetric competition in plant populations. *Tree* 5:360–364.
- Weiner J, Campbell LG, Pino J, Echarte L (2009) The allometry of reproduction within plant populations. *J Ecol* 97:1220–1233. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01559.x
- Weller DE (1987) Self-thinning exponent correlated with allometric measures of plant geometry. *Ecology* 68:813–821. doi: 10.2307/1942637
- Wenk EH, Falster DS (2015) Quantifying and understanding reproductive allocation schedules in plants. *Ecol Evol* 5:5521–5538. doi: 10.1002/ece3.1802
- Westerbergh A, Saura A (1994) Gene Flow and Pollinator Behaviour in *Silene dioica* Populations. *Oikos* 71:215–224.
- White J, Harper JL (1970) Correlated Changes in Plant Size and Number. *J of Ecol* 58:467–485.
- Wilcove DS, Rothstein D, Dubow J, Phillips A, Losos E (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48:607–615. doi: 10.2307/1313420
- Williams M (2006) *Deforesting the Earth. From Preshistory to global crisis. An Abridgment.* The University of Chicago Press, Chicago
- Wills C, Condit R, Foster RB, Hubbell SP (1997) Strong density- and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *Proc Natl Acad Sci* 94:1252–1257. doi: 10.1073/pnas.94.4.1252
- Wright SJ, Duber HC (2001) Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyracea*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* 33:583–595. doi: 10.1111/j.1744-7429.2001.tb00217.x
- Yoda K, Kira T, Ogawa H, Hozumi K (1963) Self - thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J Biol* 14:107–129.
- Yokozawa M, Hara T (1992) A Canopy Photosynthesis Model for the Dynamics of Size Structure and Self-thinning in Plant Populations. *Ann Bot* 70:305–316.
- Young A, Boyle T, Brown T (1996) The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol Evol* 11:413–418. doi: 10.1016/0169-5347(96)10045-8

Zambrano J, Coates R, Howe HF (2014a) Effects of forest fragmentation on the recruitment success of the tropical tree *Poulsenia armata* at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *J Trop Ecol* 30:209–218. doi: 10.1017/S0266467414000108

Zambrano J, Salguero-Gómez R (2014b) Forest Fragmentation Alters the Population Dynamics of a Late-successional Tropical Tree. *Biotropica* 46:1–9.

Zhang Q, Zhang L, Weiner J, Tang J, Chen X (2011) Arbuscular mycorrhizal fungi alter plant allometry and biomass density relationships. *Ann Bot* 107:407–413. doi: 10.1093/aob/mcq249

Zuidema PA, Brien R JW, During HJ, Guneralp B (2009) Do Persistently Fast-Growing Juveniles Contribute Disproportionately to Population Growth A New Analysis Tool.pdf. *Am Nat* 174:709–719. doi: 10.1086/605981

SEGUNDA PARTE - ARTIGOS**ARTIGO 1 - PARÂMETROS POPULACIONAIS DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE
DOSSEL E SUB -DOSSEL SÃO AFETADAS PELO TAMANHO DE FRAGMENTO
FLORESTAL NA AMAZÔNIA CENTRAL?****ARE POPULATION PARAMETERS OF CANOPY AND SUB-CANOPY TREE
SPECIES AFFECTED BY FOREST FRAGMENT SIZE IN CENTRAL AMAZON?**

Simone Benedet Fontoura^{a,b,*}, José Luis C. Camargo^c, Angelo Barbosa Monteiro^a, Carla Natalia Rivera^d, Ana Andrade^c, Susan Laurance^e, William Laurance^e, Thomas J. Lovejoy^f, Lucas Del Bianco Faria^a

^a Biology Department, Federal University of Lavras, Campus Universitário, CP 3037, Lavras, 37200-000, Brazil.

^b Federal Institute of Education, Science and Technology of Amazonas, Campus Manaus Zona Leste, Av. Cosme Ferreira, 8045, Manaus, 69083-000, Brazil.

^c Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP), INPA/Smithsonian Tropical Research Institute, CP 478, Manaus, 69011-970, Brasil.

^d Center for Applied Ecology and Sustainability, Casilla 114-D, CP 6513677, Santiago, Chile.

^e Centre for Tropical Environmental and Sustainability Studies (TESS), James Cook University, 14-88 McGregor Road, Smithfield, Qld 4680, Australia

^f Department of Environmental Science and Policy, George Mason University, Research Hall Room 215, 4400, University Dr, Fairfax, VA22030, United States.

*Corresponding author: Tel: +55 35 99898 2447,
Email addresses: benedet.simone@gmail.com (S.B. Fontoura),

(VERSÃO PRELIMINAR)

Artigo formatado de acordo com a norma do periódico *Biological Conservation*

1 **Resumo**

2

3 Conduzimos este estudo com os dados de monitoramento de 29 anos de 66 parcelas de 1-ha
4 situadas na ARIE Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais na Amazônia. Os parâmetros
5 populacionais de 55 espécies de árvores, organizadas em 13 gêneros e seis famílias foram analisadas.
6 Utilizamos meta-análise do tipo proporção da resposta para testar o efeito do tamanho do fragmento
7 sobre os parâmetros de recrutamento e mortalidade. A heterogeneidade dos dados não foi significativa
8 tanto para recrutamento quanto para mortalidade. No entanto, o efeito calculado foi negativo para
9 fragmentos de 10-ha e positivo para fragmentos de 100-ha em relação ao recrutamento e positivo para
10 ambos tamanhos de fragmento em relação à mortalidade. Em relação ao conjunto total de espécies, o
11 recrutamento foi afetado apenas pelos fragmentos de 100-ha e a mortalidade não foi afetada pelo
12 tamanho do fragmento. No entanto, individualmente algumas espécies da família Chrysobalanaceae,
13 Humiriaceae e Caryocaraceae foram significativamente afetadas tanto no recrutamento quanto na
14 mortalidade. As espécies afetadas não indicam qualquer relação com algum táxon específico,
15 indicando que os efeitos controversos podem acontecer mesmo em espécies aparentadas. Nossos
16 resultados levam à conclusão de que existem poucas espécies favorecidas pelo processo de
17 fragmentação no que se refere ao recrutamento e mortalidade, e que, ao longo do tempo, essa
18 diferenciação nas respostas pode levar a modificações na dominância futura da floresta em fragmentos
19 florestais.

20

21 **Palavras-chave:** Efeito do tamanho. Árvores tropicais. Recrutamento. Mortalidade.

22

23

24 **Abstract**

25

26 This study was conducted using the monitoring data from ~ 29 years, of 66 1 ha plots located
27 at the ARIE Biological Dynamics of Forest Fragments Project in the Amazon. Population parameters
28 of 55 tree species, organized in 13 genera and six families, were analyzed. A ratio-type response meta-
29 analysis was used to test the effect of fragment size on recruitment and mortality parameters. The
30 heterogeneity of the data was insignificant for both recruitment and mortality. However, the calculated
31 effect was negative for 10 ha fragments and positive for 100 ha fragments regarding recruitment, and
32 positive for both fragment sizes regarding mortality. Concerning the total set of species, recruitment
33 was affected only by 100 ha fragments, and mortality was not affected by fragment size. However,
34 individually, a few species of the Chrysobalanaceae, Humiriaceae and Caryocaraceae families were
35 significantly affected in both recruitment and mortality. There is no indication of any relation between
36 the affected species with a specific taxon, demonstrating that the controversial effects can occur even

37 in related species. The results lead to the conclusion that there are few species favored by the
38 fragmentation process in terms of recruitment and mortality, and that, over time, this differentiation in
39 responses may lead to changes in future forest dominance in forest fragments.

40 Keywords: Size effect. Tropical trees. Recruitment. Mortality.

41

42 **1. INTRODUÇÃO**

43

44 A composição e o número de espécies arbóreas tendem a passar por alterações em fragmentos
45 florestais resultantes de um processo de fragmentação de habitats (Laurance et al. 2006a; Collins et al.
46 2017). Evidências apontam que as respostas das espécies de plantas à fragmentação variam de acordo
47 com suas histórias de vida, características ecológicas (Buckley et al. 2010; Arroyo-Rodríguez et al.
48 2012; Santos et al. 2012), abundância local (Côrtes et al. 2013) ou mesmo a estrutura das populações
49 (Zambrano e Salguero-Gómez 2014), sendo que espécies típicas de dossel (e de vida longa) parecem
50 ser mais vulneráveis à fragmentação florestal (Briant et al. 2010). A consequência mais conhecida
51 dessa vulnerabilidade é a expressiva taxa de mortalidade, sobretudo dos indivíduos emergentes ou que
52 formam o dossel (D'Angelo et al., 2004; Haddad et al., 2015; Laurance et al., 2000; Laurance et al.,
53 2006b; Lindenmayer et al., 2012).

54 Dentre os fatores causadores da mortalidade das árvores, pode ser apontada a proliferação de
55 lianas (Laurance et al. 2014b) e as mudanças nas condições microclimáticas dos remanescentes,
56 principalmente associados ao efeito de borda (Arroyo-Rodríguez et al. 2016). Tais efeitos são
57 fundamentais ao ponto de causar modificação na estrutura da vegetação local (Magnago et al. 2015;
58 Laurance et al. 2016). Ocorrem então mudanças na dinâmica florestal, com um ciclo crônico de altas
59 taxas de mortalidade e posterior aumento nas taxas de recrutamento, fenômeno descrito como
60 hiperdinamismo (Laurance 2002). O conjunto de consequências já conhecidas desse processo reforça a
61 ideia de que o tamanho do fragmento seja de vital importância (Laurance et al. 2016), sobretudo para
62 espécies pouco abundantes (Gaston et al. 2000; Gonzales and Hamrick 2005), as que possuem
63 sementes grandes (Melo et al. 2010) e as típicas de interior da floresta (Rocha-Santos et al. 2017).

64 As espécies pouco abundantes podem ser afetadas por efeitos estocásticos comuns em
65 populações diminutas ou de áreas menores (Tilman et al. 1994; Niissalo et al. 2017). As espécies de
66 sementes grandes podem ser afetadas pela falha na dispersão (Cramer et al. 2007; Melo et al. 2010;
67 Vanthomme et al. 2010; McConkey e O'Farrill 2016) e as espécies típicas de interior da floresta são
68 mais vulneráveis às condições de distúrbios dos remanescentes florestais em relação às espécies
69 pioneiras que passam a proliferar nas áreas fragmentadas (Laurance et al. 2006b; Tabarelli et al. 2008;
70 Rocha-Santos et al. 2017). Dessa forma, as formas típicas de ocupação de espaço e abundância local
71 podem ser importantes preditores de como as populações das espécies arbóreas vão ser afetadas em
72 um processo de fragmentação florestal (Collins et al. 2009).

73 Como exemplo, algumas consequências como a redução do número de indivíduos e um
74 aumento na probabilidade de haver taxas locais de extinção podem ser detectadas apenas tardiamente,
75 em decorrência do efeito retardo, também chamado de efeito *lag*, que é o tempo necessário para que
76 uma população futura responda a uma condição de tamanho populacional do tempo passado
77 (Garmendia et al. 2010; Krauss et al. 2010; Haddad et al. 2015a). No entanto, a vida longa de algumas
78 espécies arbóreas também é um limitante na busca por evidências de mudanças populacionais
79 (Martínez-Ramos e Alvarez-Buylla 1998; Zuidema et al. 2009; Ibáñez et al. 2014). Ao longo do
80 tempo, a dinâmica populacional das espécies arbóreas de vida longa pode ser alterada de tal forma que
81 pode modificar também a estrutura da população resultando em um número maior de indivíduos
82 jovens (Zambrano e Salguero-Gómez 2014). Tal alteração, sobretudo se for acompanhada da
83 proliferação de jovens não reprodutivos pode, ao longo do tempo limitar o crescimento populacional
84 pelo déficit de adultos reprodutivos (Santos et al. 2012). Embora exista um amplo conhecimento a
85 respeito do processo de fragmentação florestal envolvendo espécies arbóreas, o efeito do tamanho do
86 fragmento sobre as dinâmicas populacionais pode ser considerado ainda um desafio crítico (Wilson et
87 al. 2016).

88 Para contribuir ao debate, analisamos o efeito do tamanho do fragmento sobre populações de
89 árvores de um monitoramento de 55 espécies por 29 anos, na maioria, árvores de dossel ou sub-dossel,
90 todas exclusivamente da ordem Malpighiales. Buscamos responder, tendo como variáveis resposta o
91 recrutamento e a mortalidade: Como o processo de fragmentação florestal afeta a dinâmica das
92 espécies arbóreas na Amazônia Central? Nossa hipótese principal é de que a fragmentação florestal
93 altera as dinâmicas populacionais das espécies, sendo que os fragmentos de menor tamanho
94 apresentam maior recrutamento e mortalidade. Centramos nossa hipótese na ideia de que o
95 hiperdinamismo desencadeado pelo processo de fragmentação florestal deve operar de forma
96 diferenciada nas populações de fragmentos florestais, por meio de maiores taxas de recrutamento e
97 mortalidade nos fragmentos menores. Recrutamento e mortalidade devem ser maiores em fragmentos
98 menores e deve variar entre as espécies.

99

100 **2. MATERIAL E MÉTODOS**

101

102 **2.1. Área de estudo**

103

104 O estudo foi conduzido na Área de Relevante Interesse Ecológico Projeto Dinâmica Biológica
105 de Fragmentos Florestais (ARIE PDBFF), distante 80 km ao norte de Manaus (2° 30' S, 60° W),
106 Amazônia Central (Lovejoy et al. 1986). Desde 1979, com o intuito de entender a dinâmica de uma
107 paisagem que passou por um processo de fragmentação florestal, o PDBFF estuda fragmentos
108 florestais criados entre 1980-1984 com a abertura de fazendas para gado na região. Com o processo de
109 corte-e-queima de floresta madura, foram deixados experimentalmente fragmentos florestais isolados

110 nessa nova matriz agropastoril (Bierregaard et al. 1992). Atualmente, a região é caracterizada por um
111 mosaico de vegetação, principalmente por florestas de terra-firme contínuas bem estruturadas
112 comumente com quatro estratos arbóreos. Dossel com 35 m de altura em média e árvores emergentes
113 que podem passar dos 40 m de altura. Assim como, florestas experimentalmente fragmentadas,
114 florestas secundárias que juntamente com as pastagens abandonadas compõem uma matriz que
115 envolve os fragmentos florestais (Laurance et al. 1998a). A temperatura média anual é de 26 °C, a
116 precipitação anual varia de 1900 a 3500 mm, com uma estação seca que se estende de junho a outubro
117 (Marques-Filho et al. 1981). O solo é um típico latossolo amarelo argiloso (Embrapa Solos 2013) que
118 faz parte da Formação Barreiras, caracterizada por depósitos terciários fluviolacustres (Chauvel et al.
119 1987; Sombroek 2000).

120

121 **2.2. Delineamento amostral e banco de dados**

122

123 Antes do processo de fragmentação florestal iniciar, um primeiro censo das árvores foi feito
124 em 66 parcelas permanentes de 1 ha (100 x 100 m) distribuídos em cerca de 1000 km² da região
125 (Rankin-de-Merona et al. 1992). Após o processo de fragmentação, parte das parcelas ficou localizada
126 dentro dos novos fragmentos criados e outra parte permaneceu como floresta contínua, permitindo
127 assim realizar estudos comparativos para avaliar o efeito da fragmentação florestal na dinâmica das
128 árvores. Os dados analisados por este estudo são provenientes desse monitoramento de milhares de
129 árvores localizadas em 18 reservas de diferentes tamanhos ao longo de quase três décadas: 4 parcelas
130 em fragmentos de 1 ha, 17 parcelas em fragmentos de 10 ha, 18 parcelas em fragmentos de 100 ha e
131 26 parcelas em florestas contínuas adjacentes aos fragmentos florestais. Em cada parcela permanente,
132 todas as árvores com DAP ≥ 10 cm foram marcadas, numeradas e medidas. Ao longo dos anos, cada
133 parcela foi visitada para nova medição do DAP dos indivíduos marcados, bem como para fazer uma
134 contagem de recrutas e/ou mortos (Laurance et al. 1998a; Laurance et al. 2007; Laurance et al. 2009).

135

136 **2.3. Organização dos dados**

137

138 Utilizamos o intervalo de tempo entre 1980 e 2009 do banco de dados do PDBFF, sendo que o
139 tempo inicial (t_i) foi o ano do censo realizado antes do isolamento e o tempo final (t_f) foi o ano do
140 último censo realizado pós-isolamento. Como as reservas tiveram censos iniciais e finais em diferentes
141 anos, ponderamos todos os cálculos dos parâmetros de acordo com o tempo de monitoramento de cada
142 reserva. Quantificamos o número de indivíduos antes do isolamento (N_i) para cada espécie em cada
143 unidade amostral (parcelas de 1-ha). Consideramos recrutas as árvores de DAP ≥ 10 cm que
144 ingressaram no censo após o isolamento. Os tamanhos de fragmento analisados foram 1-ha, 10-ha,
145 100-ha e áreas de floresta contínua (FC), sendo cada uma das parcelas permanentes ou unidades
146 amostrais de 1-ha, independentemente do tamanho do fragmento florestal.

147 **2.4. Espécies estudadas**

148

149 Um total de 55 espécies de árvores que potencialmente atingissem o dossel e sub-dossel da
 150 floresta, e que representassem um gradiente de abundância na floresta contínua foram selecionadas
 151 para esse estudo. As espécies selecionadas estão taxonomicamente organizadas nas seguintes famílias:
 152 Caryocaraceae (3 spp.), Dichapetalaceae (2 spp.), Chrysobalanaceae (37 spp.), Humiriaceae (8 spp.)
 153 Goupiaceae (1 sp.) e Violaceae (4 spp.) (Ver lista de espécies no material suplementar, Tabela S1).

154

155 **2.5. Parâmetros populacionais e análises estatísticas**

156

157 Para entender como o tamanho do fragmento afetou as populações, utilizamos meta-análise
 158 do tipo “proporção da resposta”, pela média e desvio padrão da variável resposta e modelos de efeitos
 159 randômicos do software MetaWin versão 2.1 (Rosenberg et al. 1997). Analisamos os parâmetros
 160 recrutamento e mortalidade agregando as populações de cada espécie por parcela estudada. O
 161 recrutamento (r) e a mortalidade (m) foram calculados respectivamente como (Sheil et al. 1995; Sheil
 162 et al. 2000):

$$r = 1 - (1 - n_r | N_f)^{1/t}$$

163

$$m = 1 - (N_f | N_i)^{1/t}$$

164 Onde n_r é o número total de recrutas, N_i é o número inicial de indivíduos antes do processo de
 165 fragmentação florestal iniciar, N_f é o número final de indivíduos no último censo realizado, t é o
 166 intervalo (anos) de tempo entre o primeiro e o último censo. Assim, foi produzida uma “Proporção da
 167 resposta” para cada espécie, a qual representa o efeito médio das variáveis resposta (tamanho do
 168 fragmento) sobre cada espécie analisada. Também foi produzida a “Proporção da resposta” (média
 169 geral) da mesma variável sobre o conjunto de todas as espécies analisadas. As variáveis resposta aos
 170 efeitos do tamanho de fragmento utilizadas em nossas análises foram as taxas de recrutamento e
 171 mortalidade. Para a variável preditora tamanho do fragmento utilizamos os tamanhos de 10-ha e 100-
 172 ha. A “proporção da resposta” foi calculada como um logaritmo da razão entre as taxas de
 173 recrutamento e mortalidade das espécies em áreas tratamento e a áreas controle da seguinte forma:

$$\text{Proporção da resposta} = \ln(\text{taxa}_T | \text{taxa}_C)$$

174 onde taxa_T é a taxa populacional (recrutamento ou mortalidade) média das áreas tratamento e taxa_C é a
 175 taxa populacional (recrutamento ou mortalidade) média das áreas controle. Cada tratamento é
 176 comparado com seu respectivo controle. Essa métrica será positiva se a taxa aumentar, e negativa se a
 177 taxa decrescer em relação ao controle. Para testar efeito de tamanho do fragmento sobre as espécies, as
 178 taxas das populações dos fragmentos de 10-ha e 100-ha (tratamentos) foram, cada um deles,
 179 comparados às taxas da floresta contínua (controle).

180 A “proporção da resposta” ponderada (isto é, a razão de resposta logarítmica da taxa
 181 populacionais em cada tamanho de fragmento) e o componente de variância aleatória entre as taxas
 182 populacionais das espécies foram estimados com um modelo de efeitos aleatórios. Em alguns casos
 183 em que não havia número suficiente de dados para o cálculo da “proporção da resposta”, a espécie foi
 184 eliminada da análise (detalhes no Material Suplementar, Tab.S2). Além da “proporção da resposta”,
 185 foi calculada a heterogeneidade dos dados, por meio do teste de Cochran (Lau et al. 1997) o qual
 186 avaliou se as taxas populacionais médias das espécies são iguais, indicando um valor de probabilidade
 187 para dados heterogêneos ($p > 0.05$ se forem iguais).

188

189 3. RESULTADOS

190 Em geral, o recrutamento recebeu um efeito médio de -0.087 (negativo) em relação aos
 191 fragmentos de 10-ha e de 0.385 (positivo) em relação aos fragmentos de 100-ha. No entanto, a
 192 heterogeneidade dos dados não foi significativa. A mortalidade recebeu um efeito médio de 0.383 e
 193 0.216 (ambos positivos), respectivamente em relação aos fragmentos de 10-ha e 100-ha. A
 194 heterogeneidade dos dados também não foi significativa para a mortalidade. O tamanho do fragmento
 195 influenciou significativamente o recrutamento apenas nos fragmentos florestais de 100-ha, enquanto
 196 que a mortalidade não foi influenciada significativamente por nenhum tamanho de fragmento no geral
 197 (Tabela 1).

198 Em relação ao recrutamento das espécies analisadas individualmente, às que foram analisadas
 199 nos fragmentos de 10-ha, apenas três apresentaram significativo aumento no recrutamento: *Couepia*
 200 *caryophylloides*, *Licania caudata* e *Licania kunthiana*, todas da família Chrysobalanaceae. Por outro
 201 lado, seis espécies tiveram significativa diminuição no recrutamento nos fragmentos de 10-ha: *Licania*
 202 *octandra*, *Licania pallida* e *Licania unguiculata* da família Chrysobalanaceae, *Sacoglottis guianensis*
 203 e *Tapura amazonica* ds famílias Humiriaceae e Dichapetalaceae, respectivamente (Fig. 1, Tabela 2).
 204 Das espécies analisadas nos fragmentos de 100-ha, cinco apresentaram aumento significativo no
 205 recrutamento: *Couepia guianensis*, *Licania caudata* e *Licania micrantha* da família Chrysobalanaceae,
 206 *Vantanea deniseae* e *Vantanea macrocarpa* da família Humiriaceae. Outras seis espécies tiveram
 207 significativa diminuição no recrutamento: *Couepia longipendula*, *Licania rodriguesii*, *Licania*
 208 *rufescens*, *Licania sprucei* da família Chrysobalanaceae, *Caryocar villosum* da família Caryocaraceae
 209 e *Tapura amazonica* da família Dichapetalaceae (Fig. 1, Tabela 2).

210 Em relação à mortalidade das espécies analisadas individualmente, às que foram analisadas
 211 nos fragmentos de 10-ha, seis apresentaram significativo aumento na mortalidade: *Hirtella rodriguesii*,
 212 *Licania bracteata*, *Licania fanshawei*, *Licania micrantha* e *Licania unguiculata* da família
 213 Chrysobalanaceae, *Caryocar glabrum* da família Caryocaraceae. Outras seis espécies apresentaram
 214 significativa diminuição da mortalidade: *Licania occultans*, *Licania kunthiana*, *Licania longistyla* e
 215 *Licania sprucei* da família Chrysobalanaceae, *Rinorea guianensis* e *Rinorea racemosa* da família
 216 Violaceae (Fig. 2, Tabela 3). Das espécies analisadas nos fragmentos de 100-ha, apresentaram

217 significativo aumento na mortalidade oito espécies: *Hirtella rodriguesii*, *Licania bracteata*, *Licania*
 218 *fanshawei*, *Licania micrantha*, *Licania rufescens* e *Licania sprucei* da família Chrysobalanaceae e
 219 *Vantanea parviflora* da família Humiriaceae. Outras seis espécies apresentaram significativa
 220 diminuição da mortalidade: *Couepia elata*, *Couepia excelsa*, *Licania heteromorpha*, *Licania*
 221 *kunthiana*, *Licania oblongifolia* da família Chrysobalanaceae e *Amphirrhox longifolia* da família
 222 Violaceae (Fig. 2, Tabela 3).

223 Dentre as 55 espécies estudadas, seis apresentaram efeitos significativos tanto no recrutamento
 224 quanto na mortalidade em um mesmo tamanho de fragmento: *Caryocar glabrum*, *Licania kunthiana*,
 225 *Licania micrantha*, *Licania rufescens*, *Licania sprucei*, *Licania unguiculata*. Espécies que
 226 apresentaram diminuição de recrutamento e aumento de mortalidade foram: *Caryocar glabrum* e
 227 *Licania unguiculata* nos fragmentos de 10-ha, e *Licania rufescens* e *Licania sprucei* nos fragmentos de
 228 100-ha. A espécie *Licania micrantha* apresentou aumento de recrutamento e mortalidade nos
 229 fragmentos de 100-ha. A espécie *Licania kunthiana* apresentou aumento de recrutamento e diminuição
 230 de mortalidade nos fragmentos de 10-ha (Tabela 4).

231

232 4. DISCUSSÃO

233

234 O recrutamento e a mortalidade não foram significativamente afetados nos fragmentos de 100-
 235 ha, mas o recrutamento foi positivamente afetado em geral nos fragmentos de 100-ha. A
 236 heterogeneidade dos dados não ter sido significativa pode ter relação com a natureza dos dados, já que
 237 são espécies de baixa abundância na floresta e alta variação nas taxas.

238 O recrutamento não foi afetado pelo tamanho do fragmento, corroborando com estudos
 239 anteriores, os quais demonstraram que outros aspectos podem afetar mais esse parâmetro, tais como
 240 efeito de borda, taxas de herbivoria e tamanho de semente (Laurance et al. 1998b; Benitez-Malvido
 241 1998; Uriarte et al. 2010). E talvez um aspecto ainda mais importante seja que nosso estudo observou
 242 árvores com DAP ≥ 10 cm, que já atingiram certa estabilidade estrutural e não estão propensas a efeitos
 243 que atingem mais os indivíduos em estádios de vida menores como danos causados por doenças
 244 foliares, herbívoros e efeitos mecânicos da serrapilheira (Augsburger e Kelly 1984; Benitez-Malvido
 245 1998; Herrera e Garc 2010; Swamy e Terborgh 2010; Barbeta et al. 2011; García-Guzmán et al. 2016).

246 No entanto, as espécies que apresentaram significativo aumento no recrutamento nas áreas de
 247 10-ha e 100-h foram, a maioria, pertencentes à família Chrysobalanaceae. Dentre elas, espécies do
 248 gênero *Licania* spp. que, além de ser um dos mais abundantes na região Amazônica (ter Steege et al.
 249 2013) têm hábitos generalistas (Brito et al. 2008). As espécies que apresentaram significativa redução
 250 no recrutamento nas áreas de 10-ha não estão aparentemente relacionadas a algum táxon específico, já
 251 que são pertencentes tanto a famílias de espécies abundantes quanto de espécies raras na floresta:
 252 Chrysobalanaceae, Humiriaceae e Dichapetalaceae, sendo a espécie *Caryocar villosum* uma das
 253 espécies mais raras dentre as estudadas. Há um debate na literatura a respeito da vulnerabilidade de

254 espécies menos abundantes à fragmentação florestal (Gitzendanner e Soltis 2000). Alguns estudos
255 apontam que a abundância das espécies não muda a susceptibilidade, por exemplo, às consequências
256 genéticas da fragmentação florestal (Honnay e Jacquemyn 2007; Vranckx et al. 2012), Existem
257 evidências de que populações menores podem estar mais sujeitas a eventos estocásticos podendo levar
258 à extinção.

259 Em relação à mortalidade tanto as espécies que apresentaram aumento quanto as que
260 apresentaram diminuição nos fragmentos de 10-ha e 100-ha pertencem a famílias Chrysobalanaceae,
261 Caryocaraceae e Violaceae. Embora esse parâmetro não tenha sido afetado significativamente no geral
262 pela fragmentação florestal, as respostas individuais das espécies mostram que para algumas há
263 influência. Há décadas é conhecida a alta mortalidade de árvores grandes nas bordas e fragmentos
264 menores (Laurance et al., 2000), que está associada às condições microclimáticas (Camargo e Kapos
265 1995; Magnago et al. 2015) e ao aumento da abundância e biomassa de lianas (Laurance et al. 2014b),
266 que aumentam a vulnerabilidade de árvores, sobretudo às de dossel (Briant, 2010), contribuindo para o
267 colapso de biomassa dessas áreas (Nascimento e Laurance 2004). Geralmente, taxas de mortalidade
268 elevadas levam ao declínio populacional, mudanças significativas na distribuição diamétrica das
269 populações de árvores, altas taxas de *turnover* e até extinção local (Laurance et al., 2006a).

270 De todas as espécies que apresentaram efeitos significativos da fragmentação, em apenas seis
271 delas houve respostas nas duas taxas concomitantemente e em um mesmo tamanho de fragmento.
272 Destas, quatro espécies parecem estar sendo desfavorecidas pelo processo de fragmentação, já que
273 apresentaram efetiva diminuição de recrutamento e aumento de mortalidade: *C. glabrum*, *L. rufescens*,
274 *L. sprucei* e *L. unguiculata*. O gênero *Caryocar* spp. representa espécies de baixas abundâncias na
275 floresta e se estão sofrendo diminuição das populações tanto via recrutamento quanto mortalidade,
276 representa uma espécie candidata a extinção local. A espécie *L. kunthiana* aparentemente está sendo
277 favorecida pelo processo de fragmentação nas áreas de 10-ha, já que teve aumento do recrutamento e
278 diminuição da mortalidade.

279 É provável que, em geral, e logo após o isolamento, as árvores sobreviventes ao processo de
280 fragmentação florestal tenham realizado um maior investimento em reprodução, consequência de
281 maior disponibilidade de luz (Hartshorn 1978; Hartshorn 1989), causadas pelas novas condições
282 abióticas de borda (Camargo e Kapos 1995) e pela criação de novas clareiras após a maior frequência
283 de queda de árvores (Hartshorn 1978; Laurance et al. 2000). Assim, o investimento em reprodução
284 poderia ser mais expressivo para as populações mais numerosas. Anteriormente, tal padrão foi
285 demonstrado para espécies pioneiras (Laurance et al., 2006b) e ainda resultados semelhantes foram
286 registrados para *Faramea occidentalis* e *Desmopsis panamensis*, árvores tropicais para as quais o
287 recrutamento foi maior em locais onde havia maior densidade de adultos e jovens coespecíficos
288 (Condit et al. 1994). Historicamente, já foi demonstrado que, para plantas, uma maior abundância
289 pode resultar em um maior número de jovens (Harper et al. 1961; Harper e McNaughton 1962). A
290 espécie *L. micrantha* aparentemente sofre o processo de hiperdinamismo com aumento de

291 recrutamento seguido de aumento da mortalidade (Laurance 2002).

292 Estudos têm demonstrado a diminuição da diversidade filogenética em relação às áreas
293 fragmentadas (Santos et al. 2014; Andrade et al. 2015) ou mesmo, mais radicalmente, a extinção local
294 parece não discriminar espécies e ocorrer ao longo de toda filogenia (Arroyo-Rodríguez et al. 2012).
295 O que encontramos pode ser o princípio de um processo de empobrecimento filogenético, uma das
296 consequências da fragmentação florestal (Lôbo et al. 2011) que poderá ser mais fortemente notada
297 apenas tardiamente em decorrência do efeito *lag* (Garmendia et al. 2010; Krauss et al. 2010).

298

299 **4.1. Implicações para a conservação**

300

301 Nossos resultados reafirmam que as espécies apresentam diferentes respostas à fragmentação
302 em relação às seus parâmetros populacionais. No entanto, a maior parte das espécies não apresentou
303 resposta em suas taxas de recrutamento e mortalidade nas áreas fragmentadas. Os fragmentos
304 florestais deste estudo estão rodeados de vegetação secundária, diferente da situação da maior parte
305 dos fragmentos florestais no mundo que são de tamanho diminuto e inseridos em uma matriz
306 altamente modificada (Seto et al. 2011; Lindenmayer et al. 2012). Fica evidente a importância de criar
307 mecanismos concretos no âmbito da governança ambiental para efetivar áreas de amortecimento ao
308 redor desses remanescentes (García e Bañuelos 2003; Jules e Shahani 2003; Hardt et al. 2013).

309 As espécies apresentaram diferentes padrões nos parâmetros populacionais,
310 conseqüentemente, em longo prazo a composição florística dessas áreas tenderá a ser alterada (Ibáñez
311 et al. 2014). Portanto, torna-se necessário que estudos futuros analisem mais profundamente as
312 implicações de perdas na diversidade filogenética sobre as funções ecossistêmicas, inclusive a que
313 tempo de atraso essas perdas poderiam ser detectadas (Haddad et al. 2015). Nossos resultados
314 ressaltam a importância do tamanho do fragmento para espécies de distribuição rara ou de alta
315 especialização de hábitat, que são a maioria das espécies arbóreas na Amazônia (Bohlman et al. 2008;
316 Laurance et al. 2010) e compõem a maior parte do conjunto aqui estudado. Em decorrência do maior
317 efeito do tamanho de área a que estão propensas espécies de baixa abundância (Wilcox e Murphy
318 1985), ressaltamos a importância de conservar fragmentos maiores para que populações desse tipo se
319 mantenham viáveis (Laurance 2005; Peres 2005).

320

321 **5. CONCLUSÕES**

322

323 Concluímos que uma parte das espécies arbóreas aqui estudadas é afetada pela fragmentação
324 florestal. As espécies foram afetadas de formas distintas com relação ao tamanho do fragmento, e isso
325 reflete aspectos ecológicos de suas histórias de vida, bem como suas abundâncias naturais na floresta
326 contínua. Embora para a maior parte das espécies as alterações não tenham ocorrido de forma

327 contudente, é importante ressaltar que a resposta de populações de espécies de vida longa pode ter
 328 um prazo maior para que a fragmentação florestal mostre seus efeitos.

329

330 **6 REFERÊNCIAS**

331

332 Andrade ER, Jardim JG, Santos BA, Melo FPL, Talora DC, Faria D, Cazetta E (2015) Effects of
 333 habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest
 334 landscapes. *For Ecol Manage* 349:73–84. doi: 10.1016/j.foreco.2015.03.049

335 Arroyo-Rodríguez V, Cavender-Bares J, Escobar F, Melo FPL, Tabarelli M, Santos BA (2012)
 336 Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *J Ecol* 100:702–
 337 711. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01952.x

338 Arroyo-Rodríguez V, Saldanha-Vázquez RA, Fahrig L, Santos BA (2016) Does forest fragmentation
 339 cause an increase in forest temperature? *Ecol Res* 32:1–8. doi: 10.1007/s11284-016-1411-6

340 Augspurger CK, Kelly CK (1984) Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies
 341 of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61:211–217.
 342 doi: 10.1007/BF00396763

343 Barbeta A, Peñuelas J, Ogaya R, Jump AS (2011) Reduced tree health and seedling production in
 344 fragmented *Fagus sylvatica* forest patches in the Montseny Mountains (NE Spain). *For Ecol*
 345 *Manage* 261:2029–2037. doi: 10.1016/j.foreco.2011.02.029

346 Benitez-Malvido J (1998) Impact of Forest Fragmentation on Seedling Abundance in a Tropical Rain
 347 Forest. *Conserv Biol* 12:380–389. doi: 10.1046/j.1523-1739.1998.96295.x

348 Bierregaard RO, Lovejoy TE, Kapos V, dos Santos AA, Hutchings RW (1992) The biological
 349 dynamics of tropical rainforest fragments: a prospective comparison of fragments and
 350 continuous forest. *Bioscience* 42:859–866. doi: 10.2307/1312085

351 Bohlman SA, Laurance WF, Laurance SG, Nascimento HEM, Fearnside PM, Andrade A (2008)
 352 Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree
 353 communities. *J Veg Sci* 19:863–874. doi: 10.3170/2008-8-18463

354 Briant G, Gond V, Laurance SGW (2010) Habitat fragmentation and the desiccation of forest
 355 canopies: A case study from eastern Amazonia. *Biol Conserv* 143:2763–2769. doi:
 356 10.1016/j.biocon.2010.07.024

357 Buckley YM, Ramula S, Blomberg SP, Burns JH, Crone EE, Ehrlén J, Knight TM, Pichancourt JB,
 358 Quested H, Wardle GM (2010) Causes and consequences of variation in plant population growth
 359 rate: a synthesis of matrix population models in a phylogenetic context. *Ecol Lett* 13:1182–1197.
 360 doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01506.x

361 Camargo JLC, Kapos V (1995) Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central
 362 Amazonian forest. *J. Trop. Ecol.* 11:205–221.

363 Chauvel A, Lucas Y, Boulet R (1987) On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus,

- 364 Central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43:234–241. doi: 10.1007/BF01945546
- 365 Collins CD, Brudvig LA, Foster BL, Cook WM, Damschen EI, Andrade A, Austin M, Camargo JL,
366 Driscoll DA, Holt RD, Laurance WF, Nicholls AO, Orrock JL (2017) Fragmentation affects
367 plant community composition over time. *Ecography (Cop)* 40:119–130. doi: 10.1111/ecog.02607
- 368 Collins CD, Holt RD, Foster BL, Ollins CAD, Olt RODH (2009) Patch size effects on plant species
369 decline in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* 90:2577–2588. doi: 10.1890/08-
370 1405.1
- 371 Condit R, Hubbell SP, Foster RB (1994) Density dependence in two understorey tree species in a
372 neotropical forest. *Ecology* 75:671–680.
- 373 Côrtes MC, Uriarte M, Lemes MR, Gribel R, Kress WJ, Smouse PE, Bruna EM (2013) Low plant
374 density enhances gene dispersal in the Amazonian understory herb *Heliconia acuminata*. *Mol*
375 *Ecol* 22:5716–5729. doi: 10.1111/mec.12495
- 376 Cramer JM, Mesquita RCG, Williamson GB (2007) Forest fragmentation differentially affects seed
377 dispersal of large and small-seeded tropical trees. doi: 10.1016/j.biocon.2007.02.019
- 378 D'Angelo S a., Andrade ACS, Laurance SG, Laurance WF, Mesquita RCG (2004) Inferred causes of
379 tree mortality in fragmented and intact Amazonian forests. *J Trop Ecol* 20:243–246. doi:
380 10.1017/S0266467403001032
- 381 Embrapa Solos (2013) Sistema Brasileiro de Classificação de Solos, 3º. Serviço de Produção de
382 Informações - SPI
- 383 García-Guzmán G, Trejo I, Sánchez-Coronado ME (2016) Foliar diseases in a seasonal tropical dry
384 forest: Impacts of habitat fragmentation. *For Ecol Manage* 369:126–134. doi:
385 10.1016/j.foreco.2016.03.043
- 386 García D, Bañuelos MJ (2003) Matrix matters for seed dispersal – a comment to Jules & Shahani. *J*
387 *Veg Sci* 14:931. doi: 10.1658/1100-9233(2003)014[0931:MMFSDA]2.0.CO;2
- 388 Garmendia A, Garmendia L, Salvador A (2010) Hurst Coefficient in Long Time Series of Population
389 Size: Model for Two Plant Populations With Different Reproductive Strategies. *Fractals* 18:301–
390 307. doi: 10.1142/S0218348X10004907
- 391 Gaston KJ, Blackburn TIMM, Greenwood JD, Gregory RD, Quinn M, Lawton JH (2000) Abundance -
392 occupancy relationships. *J Appl Ecol* 37:39–59.
- 393 Gitzendanner MA, Soltis PS (2000) Patterns of genetic variation in rare and widespread plant
394 congeners. *Am J Bot* 87:783–792. doi: 10.2307/2656886
- 395 Gonzales E, Hamrick JL (2005) Distribution of genetic diversity among disjunct populations of the
396 rare forest understory herb , *Trillium reliquum*. *Heredity (Edinb)* 95:306–314. doi:
397 10.1038/sj.hdy.6800719
- 398 Haddad NM, Brudvig L a., Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton JO,
399 Austin MP, Collins CD, Cook WM, Damschen EI, Ewers RM, Foster BL, Jenkins CN, King a.
400 J, Laurance WF, Levey DJ, Margules CR, Melbourne B a., Nicholls a. O, Orrock JL, Song D-X,

- 401 Townshend JR (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci*
 402 *Adv* 1:1–9. doi: 10.1126/sciadv.1500052
- 403 Hardt E, Pereira-Silva EFL, Dos Santos RF, Tamashiro JY, Ragazzi S, Lins DBDS (2013) The
 404 influence of natural and anthropogenic landscapes on edge effects. *Landsc Urban Plan* 120:59–
 405 69. doi: 10.1016/j.landurbplan.2013.08.014
- 406 Harper JL., Clatworthy J. N., McNaughton I. H., Sagar G. R. (1961) The Evolution and Ecology of
 407 Closely Related Species Living in the Same Area. *Evolution* (N Y) 15:209–227.
- 408 Harper JL, McNaughton IH (1962) The comparative biology of closely related species living in the
 409 same area: VII. Interference between individuals in pure and mixed populations of *Papaver*
 410 species. *New Phytol* 61:175–188. doi: 10.1111/j.1469-8137.1962.tb06286.x
- 411 Hartshorn GS (1989) Application of Gap Theory To Tropical Forest Management - Natural
 412 Regeneration on Strip Clear-Cuts in the Peruvian Amazon. *Ecology* 70:567–569. doi:
 413 10.2307/1940208
- 414 Hartshorn GS (1978) Tree falls and tropical forest dynamics. *Trop trees as living Syst* 617–638.
- 415 Herrera M, Garc D (2010) Effects of Forest Fragmentation on Seed Dispersal and Seedling
 416 Establishment in Ornithochorous Trees. 24:1089–1098. doi: 10.1111/j.1523-1739.2010.01459.x
- 417 Honnay O, Jacquemyn H (2007) Susceptibility of Common and Rare Plant Species to the Genetic
 418 Consequences of Habitat Fragmentation. *Conserv Biol* 21:823–831. doi: 10.1111/j.1523-
 419 1739.2006.00646.x
- 420 Ibáñez I, Katz DSW, Peltier D, Wolf SM, Connor Barrie BT (2014) Assessing the integrated effects of
 421 landscape fragmentation on plants and plant communities: The challenge of multiprocess-
 422 multiresponse dynamics. *J Ecol* 102:882–895. doi: 10.1111/1365-2745.12223
- 423 Jules ES, Shahani P (2003) A broader ecological context to habitat fragmentation: Why matrix habitat
 424 is more important than we thought. *J Veg Sci* 14:459–464. doi: 10.1111/j.1654-
 425 1103.2003.tb02172.x
- 426 Krauss J, Bommarco R, Guardiola M, Heikkinen RK, Helm A, Kuussaari M, Lindborg R, Öckinger E,
 427 Pärtel M, Pino J, Pöyry J, Raatikainen KM, Sang A, Stefanescu C, Teder T, Zobel M, Steffan-
 428 Dewenter I (2010) Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at
 429 different trophic levels. *Ecol Lett* 13:597–605. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x
- 430 Laurance SGW, Laurance WF, Andrade A, Fearnside PM, Harms KE, Vicentini A, Luiza RCC (2010)
 431 Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity : a landscape-scale study. *J Veg*
 432 *Sci* 21:96–106. doi: 10.1111/j.1654-1103.2009.01122.x
- 433 Laurance SGW, William F, Henrique EM, Andrade A, Rebello ERG, Condit R (2009) Long-term
 434 variation in Amazon forest dynamics. *J Veg Sci* 20:323–333.
- 435 Laurance W, Delamônica P, Laurance S (2000) Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*
 436 404:836.
- 437 Laurance W, Ferreira LV, Rankin-de-Merona JM, Laurance SG (1998a) Rain forest fragmentation and

- 438 the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79:2032–2040. doi: 10.1890/0012-
 439 9658(1998)079[2032:RFFATD]2.0.CO;2
- 440 Laurance W, Ferreira L V, Rankin-de-Merona JM, Laurance SG, Hutchings RW, Lovejoy TE (1998b)
 441 Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conserv*
 442 *Biol* 12:460–464. doi: 10.1111/j.1523-1739.1998.97175.x
- 443 Laurance WF (2002) Hyperdynamism in fragmented habitats. *J Veg Sci* 13:595–602. doi:
 444 10.1658/1100-9233(2002)013[0595:HIFH]2.0.CO;2
- 445 Laurance WF (2005) When bigger is better : the need for Amazonian. *Trends Ecol Evol* 20:645–648.
 446 doi: 10.1016/j.tree.2005.10.009
- 447 Laurance WF, Camargo JLC, Fearnside PM, Lovejoy TE, Williamson GB, Mesquita RCG, Meyer
 448 CFJ, Bobrowiec PED, Laurance SGW (2016) An Amazonian Forest and Its Fragments as a
 449 Laboratory of Global Change. In: Nagy L, Forsberg B, Artaxo P (eds) *Interactions between*
 450 *Biosphere, Atmosphere and Human Land Use in the Amazon Basin*, Ecological. Springer,
 451 Berlin, pp 407–440
- 452 Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade A, Ewers RM, Harms KE, Luiza RCC,
 453 Kingdom U, Rouge B, Effects VE (2007) Habitat Fragmentation , Variable Edge Effects , and
 454 the Landscape-Divergence Hypothesis. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0001017
- 455 Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade AC, Fearnside PM, Ribeiro JEL, Capretz RL
 456 (2006b) Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87:469–
 457 482. doi: 10.1890/05-0064
- 458 Laurance, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade A, Giraldo JP, Lovejoy TE, Condit R, Chave J,
 459 Harms KE, Angelo SD (2006a) Rapid decay of tree-community composition in Amazonian
 460 forest fragments.
- 461 Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade AC, Fearnside PM, Ribeiro JEL, Capretz RL
 462 (2006b) Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87:469–
 463 482.
- 464 Laurance WIF, Andrade AS, Magrach A, Camargo JLC, Valsko JJ, Campbell M, Fearnside PM,
 465 Edwards W, Lovejoy TE, Laurance SG (2014) Long-term changes in liana abundance and forest
 466 dynamics in undisturbed Amazonian forests. *Ecology* 95:1604–1611.
- 467 Lindenmayer DB, Laurance WF, Franklin JF (2012) Global decline in large old trees. *Science* (80-)
 468 338:1305–1306. doi: 10.1126/science.1231070
- 469 Lôbo D, Leão T, Melo FPL, Santos AMM, Tabarelli M (2011) Forest fragmentation drives Atlantic
 470 forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Divers Distrib* 17:287–296. doi:
 471 10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x
- 472 Lovejoy TE, Bierregaard RO, Rylands AB, Malcon JR, Quintela CE, Harper LH, Brown KS, Powell
 473 AH, Powell GVN, Schubart HOR, HAYS MB (1986) Edge and other effects of isolation on
 474 Amazon forest fragments. M E Souté (ed), *Conserv Biol Sci scarcity Divers Sinauer Press* 257–

- 475 285.
- 476 Magnago LFS, Rocha MF, Meyer L, Martins SV, Meira-Neto JAA (2015) Microclimatic conditions at
477 forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments.
478 *Biodivers Conserv* 24:2305–2318. doi: 10.1007/s10531-015-0961-1
- 479 Marques-Filho A de O, Ribeiro M de NG, Santos HM, Santos JM (1981) Estudos climatologicos da
480 reserva florestal Ducke-Manaus AM. - IV. Precipitação. *Acta Amaz.* 11:759–768.
- 481 Martínez-Ramos M, Alvarez-Buylla ER (1998) How old are tropical rain forest trees? *Trends Plant*
482 *Sci* 3:400–405. doi: 10.1016/S1360-1385(98)01313-2
- 483 McConkey KR, O’Farrill G (2016) Loss of seed dispersal before the loss of seed dispersers. *Biol*
484 *Conserv* 201:38–49. doi: 10.1016/j.biocon.2016.06.024
- 485 Melo FPL, Martínez-Salas E, Benítez-Malvido J, Ceballos G (2010) Forest fragmentation reduces
486 recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *J*
487 *Trop Ecol* 26:35. doi: 10.1017/S0266467409990435
- 488 Nascimento HEM, Laurance WF (2004) Biomass dynamics in amazonian forest fragments. *Ecol Appl.*
489 doi: 10.1890/01-6003
- 490 Niissalo MA, Leong-Škorničková J, Khew GS, Webb EL (2017) Very small relict populations suggest
491 high extinction debt of gingers in primary forest fragments of a tropical city. *Am J Bot* 104:182–
492 189. doi: 10.3732/ajb.1600313
- 493 Peres CA (2005) Why We Need Megareserves in Amazonia Why We Need Megareserves in
494 Amazonia. *Conserv Biol* 19:728–733. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00691.x
- 495 Rankin-de-Merona JM., Prance GT., Hutchings RW., Silva MF., Rodrigues WA., Uehling ME (1992)
496 Preliminary results of a large-scale tree inventory of upland rain forest in the Central Amazon.
497 *Acta Amaz* 22:493–534.
- 498 Rocha-Santos L, Benchimol M, Mayfield MM, Faria D, Pessoa MS, Talora DC, Mariano-Neto E,
499 Cazetta E (2017) Functional decay in tree community within tropical fragmented landscapes :
500 Effects of landscape-scale forest cover. *PLoS One* 12:e0175545.
- 501 Rosenberg MS, Adams DC, Gurevitch J (1997) *MetaWin: Statistical software for Meta-Analysis*
502 *Version 2.* Sinauer Associates Inc, Sunderland
- 503 Santos BA, Tabarelli M, Melo FPL, Camargo JLC, Andrade A, Laurance SG, Laurance WF (2014)
504 Phylogenetic impoverishment of Amazonian tree communities in an experimentally fragmented
505 forest landscape. *PLoS One.* doi: 10.1371/journal.pone.0113109
- 506 Santos GGA, Santos BA, Nascimento HEM, Tabarelli M (2012) Contrasting Demographic Structure
507 of Short- and Long-lived Pioneer Tree Species on Amazonian Forest Edges. *Biotropica* 44:771–
508 778. doi: 10.1111/j.1744-7429.2012.00882.x
- 509 Seto KC, Fragkias M, Guneralp B, Reilly MK (2011) A meta-analysis of global urban land expansion.
510 *PLoS One* 6:e23777. doi: 10.1371/Citation
- 511 Sheil D, Burslem DFRP, Alder D (1995) The interpretation and misinterpretation of mortality rate

- 512 measures. *J od Ecol* 83:331–333.
- 513 Sheil D, Jennings S, Savill P (2000) Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in
514 Budongo, a Ugandan rain forest. *J Trop Ecol* 16:785–800. doi: 10.1017/S0266467400001723
- 515 Sombroek W (2000) Amazon landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amaz*
516 30:81–100.
- 517 Swamy V, Terborgh JW (2010) Distance-responsive natural enemies strongly influence seedling
518 establishment patterns of multiple species in an Amazonian rain forest. *J Ecol* 98:1096–1107.
519 doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01686.x
- 520 Tabarelli M, Lopes A V., Peres CA (2008) Edge-effects drive tropical forest fragments towards an
521 early-succesional system. *Biotropica* 40:657–661.
- 522 ter Steege H, Pitman NCA, Sabatier D, Baraloto C, Salomão RP, Guevara JE, Phillips OL, Castilho
523 CV, Magnusson WE, Molino JF, Monteagudo A, Núñez Vargas P, Montero JC, Feldpausch TR,
524 Coronado ENH, Killeen TJ, Mostacedo B, Vasquez R, Assis RL, Terborgh J, Wittmann F,
525 Andrade A, Laurance WF, Laurance SGW, Marimon BS, Marimon BH, Guimarães Vieira IC,
526 Amaral IL, Brien R, Castellanos H, Cárdenas López D, Duivenvoorden JF, Mogollón HF,
527 Matos FDA, Dávila N, García-Villacorta R, Stevenson Diaz PR, Costa F, Emilio T, Levis C,
528 Schiatti J, Souza P, Alonso A, Dallmeier F, Montoya AJD, Fernandez Piedade MT, Araujo-
529 Murakami A, Arroyo L, Gribel R, Fine PVA, Peres CA, Toledo M, Aymard C GA, Baker TR,
530 Cerón C, Engel J, Henkel TW, Maas P, Petronelli P, Stropp J, Zartman CE, Daly D, Neill D,
531 Silveira M, Paredes MR, Chave J, Lima Filho DA, Jørgensen PM, Fuentes A, Schöngart J,
532 Cornejo Valverde F, Di Fiore A, Jimenez EM, Peñuela Mora MC, Phillips JF, Rivas G, van
533 Andel TR, von Hildebrand P, Hoffman B, Zent EL, Malhi Y, Prieto A, Rudas A, Ruschel AR,
534 Silva N, Vos VA, Zent S, Oliveira AA, Schutz AC, Gonzales T, Trindade Nascimento M,
535 Ramirez-Angulo H, Sierra R, Tirado M, Umaña Medina MN, van der Heijden G, Vela CIA,
536 Vilanova Torre E, Vriesendorp C, Wang O, Young KR, Baider C, Balslev H, Ferreira C,
537 Mesones I, Torres-Lezama A, Urrego Giraldo LE, Zagt R, Alexiades MN, Hernandez L,
538 Huamantupa-Chuquimaco I, Milliken W, Palacios Cuenca W, Pauletto D, Valderrama Sandoval
539 E, Valenzuela Gamarra L, Dexter KG, Feeley K, Lopez-Gonzalez G, Silman MR (2013)
540 Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* (80-) 342:1243092. doi:
541 10.1126/science.1243092
- 542 Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak M a. (1994) Habitat destruction and the extinction debt.
543 *Nature* 371:65–66.
- 544 Uriarte M, Bruna EM, Rubim P, Anciães M, Jonckheere I (2010) Effects of forest fragmentation on
545 the seedling recruitment of a tropical herb: Assessing seed vs. safe-site limitation. *Ecology*
546 91:1317–1328. doi: 10.1890/09-0785.1
- 547 Vanthomme H, Bellé B, Forget PM (2010) Bushmeat hunting alters recruitment of large-seeded plant
548 species in Central Africa. *Biotropica* 42:672–679. doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00630.x

- 549 Vranckx G, Jacquemyn H, Muys B, Honnay O (2012) Meta-Analysis of Susceptibility of Woody
550 Plants to Loss of Genetic Diversity through Habitat Fragmentation. *Conserv Biol* 26:228–237.
551 doi: 10.1111/j.1523-1739.2011.01778.x
- 552 Wilcox BA, Murphy DD (1985) Conservation Strategy : The Effects of Fragmentation on Extinction.
553 *Am Nat* 125:879–887.
- 554 Wilson MC, Chen XY, Corlett RT, Didham RK, Ding P, Holt RD, Holyoak M, Hu G, Hughes AC,
555 Jiang L, Laurance WF, Liu J, Pimm SL, Robinson SK, Russo SE, Si X, Wilcove DS, Wu J, Yu
556 M (2016) Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future
557 challenges. *Landsc Ecol*. doi: 10.1007/s10980-015-0312-3
- 558 Zambrano J, Salguero-Gómez R (2014) Forest Fragmentation Alters the Population Dynamics of a
559 Late-successional Tropical Tree. *Biotropica* 46:1–9.
- 560 Zuidema PA, Brienens RJW, During HJ, Guneralp B (2009) Do Persistently Fast-Growing Juveniles
561 Contribute Disproportionately to Population Growth A New Analysis Tool.pdf. *Am Nat*
562 174:709–719. doi: 10.1086/605981
- 563
- 564

Tabela 1. Sumários da meta-análise do efeito de tamanho do fragmento sobre o recrutamento e a mortalidade.

Parâmetro populacional	Tamanho do fragmento	Heterogeneidade	GL	Prob.	Efeito médio	95% IC		Núm. espécies
Recrutamento	10-ha	32.519	33	0.49	-0.087	-0.80	0.62	34
	100-ha	28.1316	24	0.25	0.385	-0.34	1.11	36
Mortalidade	10-ha	39.1676	36	0.33	0.383	-0.30	1.07	37
	100-ha	39.2155	41	0.55	0.216	-0.46	0.89	42

Tabela 2. Proporção da resposta do recrutamento de cada espécie nos diferentes tamanhos de fragmentos ordenadas do maior ao menor valor. Obs. Listadas apenas as espécies que apresentaram efeitos significativos, para todas as espécies ver Material Suplementar Tabela S2. (id) = não foi possível calcular a proporção da resposta para a espécie.

Espécie	Família	código	Tamanho do fragmento			
			10-ha		100-ha	
			Efeito	Variância	Efeito	Variância
<i>Licania.kunthiana</i>	Chrysobalanaceae	27	4.80	1.99	id	id
<i>Licania.caudata</i>	Chrysobalanaceae	21	3.59	1.51	3.97	1.50
<i>Couepia.caryophylloides</i>	Chrysobalanaceae	5	2.08	1.08	0.72	1.66
<i>Licania.sprucei</i>	Chrysobalanaceae	41	1.20	0.79	-3.94	1.43
<i>Licania.rodriquesii</i>	Chrysobalanaceae	38	0.69	2.00	-3.88	2.00
<i>Vantanea.macrocarpa</i>	Humiriaceae	53	0.47	0.88	3.89	1.40
<i>Couepia.guianensis</i>	Chrysobalanaceae	8	0.43	0.63	3.21	0.76
<i>Licania.micrantha</i>	Chrysobalanaceae	31	0.22	1.36	3.25	0.82
<i>Sacoglottis.guianensis</i>	Humiriaceae	48	-2.98	1.98	0.94	1.26
<i>Licania.pallida</i>	Chrysobalanaceae	37	-2.99	1.99	id	id
<i>Licania.unguiculata</i>	Chrysobalanaceae	42	-3.49	1.99	id	id
<i>Tapura.amazonica</i>	Dichapetalaceae	50	-3.80	1.48	-3.01	0.91
<i>Caryocar.glabrum</i>	Caryocaraceae	2	-4.42	1.42	0.39	0.67
<i>Licania.octandra</i>	Chrysobalanaceae	36	-4.58	0.35	0.85	0.12
<i>Vantanea.deniseae</i>	Humiriaceae	52	id	id	3.75	1.44
<i>Couepia.longipendula</i>	Chrysobalanaceae	10	id	id	-2.35	1.13
<i>Caryocar.villosum</i>	Caryocaraceae	4	id	id	-3.14	2.00
<i>Licania.rufescens</i>	Chrysobalanaceae	39	id	id	-3.70	1.44

566

567

Tabela 3. Proporção da resposta da mortalidade de cada espécie nos diferentes tamanhos de fragmentos ordenadas do maior ao menor valor. Obs. Listadas apenas as espécies que apresentaram efeitos significativos, para todas as espécies ver Material Suplementar Tabela S3. (id) = não foi possível calcular a proporção da resposta para a espécie.

Espécie	Familia	código	Tamanho de fragmento			
			10-ha		100-ha	
			Efeito	Variância	Efeito	Variância
<i>Licania.rufescens</i>	Chrysobalanaceae	39	id	id	4.7259	1.3563
<i>Licania.unguiculata</i>	Chrysobalanaceae	42	4.5281	1.4001	3.8642	1.4243
<i>Hirtella.rodriguesii</i>	Chrysobalanaceae	16	4.506	1.3722	2.191	1.1269
<i>Licania.bracteata</i>	Chrysobalanaceae	19	4.1605	1.2969	3.4673	1.2971
<i>Caryocar.glabrum</i>	Caryocaraceae	2	4.1229	2.0242	0.6745	1.4693
<i>Licania.fanshawei</i>	Chrysobalanaceae	22	3.9486	1.4181	2.6683	1.3876
<i>Licania.micrantha</i>	Chrysobalanaceae	31	3.9272	1.3479	4.66	0.6269
<i>Vantanea.parviflora</i>	Humiriaceae	55	0.7817	0.3129	3.5115	0.5261
<i>Couepia.excelsa</i>	Chrysobalanaceae	7	0.6219	1.8619	-2.7055	1.1573
<i>Couepia.elata</i>	Chrysobalanaceae	6	0.5597	0.6168	-4.4312	1.4342
<i>Licania.heteromorpha</i>	Chrysobalanaceae	23	0.3627	1.4301	-1.865	0.7534
<i>Licania.oblongifolia</i>	Chrysobalanaceae	34	-0.349	1.2269	-3.8754	1.1281
<i>Amphirrhox.longifolia</i>	Violaceae	1	-0.3775	0.6363	-3.7551	0.6487
<i>Rinorea.guianensis</i>	Violaceae	46	-1.7591	0.4294	-0.282	1.0725
<i>Licania.sprucei</i>	Chrysobalanaceae	41	-3.0927	1.964	1.757	1.3378
<i>Licania.kunthiana</i>	Chrysobalanaceae	27	-3.2674	1.3934	-3.4769	1.4068
<i>Licania.occultans</i>	Chrysobalanaceae	35	-3.2756	2.0153	1.0984	1.1993
<i>Licania.longistyla</i>	Chrysobalanaceae	30	-3.3912	1.2615	-0.1653	0.6689
<i>Rinorea.racemosa</i>	Violaceae	47	-3.8706	0.5372	id	id

568

569

Tabela 4. Resumo dos efeitos do tamanho dos fragmentos sobre recrutamento e mortalidade para as espécies que foram significativas. (+) Aumento da taxa, (-) diminuição da taxa. As espécies grifadas foram as que apresentaram efeito significativo para ambas as taxas em um mesmo tamanho de fragmento.

Espécie	Família	Recrutamento		Mortalidade	
		10-ha	100-ha	10-ha	100-ha
<i>Amphirrhox.longifolia</i>	Violaceae		-		
<i>Caryocar.glabrum</i>	Caryocaraceae	-		+	
<i>Caryocar.villosum</i>	Caryocaraceae		-		
<i>Couepia.caryophylloides</i>	Chrysobalanaceae	+			
<i>Couepia.elata</i>	Chrysobalanaceae		-		
<i>Couepia.excelsa</i>	Chrysobalanaceae		-		
<i>Couepia.guianensis</i>	Chrysobalanaceae		+		
<i>Couepia.longipendula</i>	Chrysobalanaceae		-		
<i>Hirtella.rodriguesii</i>	Chrysobalanaceae	+	+		
<i>Licania.bracteata</i>	Chrysobalanaceae	+	+		
<i>Licania.caudata</i>	Chrysobalanaceae	+	+		
<i>Licania.fanshawei</i>	Chrysobalanaceae	+	+		
<i>Licania.heteromorpha</i>	Chrysobalanaceae		-		
<i>Licania.kunthiana</i>	Chrysobalanaceae	+		-	-
<i>Licania.longistyla</i>	Chrysobalanaceae	-			
<i>Licania.micrantha</i>	Chrysobalanaceae		+	+	+
<i>Licania.oblongifolia</i>	Chrysobalanaceae		-		
<i>Licania.occultans</i>	Chrysobalanaceae	-			
<i>Licania.octandra</i>	Chrysobalanaceae	-			
<i>Licania.pallida</i>	Chrysobalanaceae	-			
<i>Licania.rodriguesii</i>	Chrysobalanaceae		-		
<i>Licania.rufescens</i>	Chrysobalanaceae		-		+
<i>Licania.sprucei</i>	Chrysobalanaceae		-	-	+
<i>Licania.unguiculata</i>	Chrysobalanaceae	-		+	+
<i>Rinorea.guianensis</i>	Violaceae	-			
<i>Rinorea.racemosa</i>	Violaceae	-			
<i>Sacoglottis.guianensis</i>	Humiriaceae	-			
<i>Tapura.amazonica</i>	Dichapetalaceae	-	-		
<i>Vantanea.deniseae</i>	Humiriaceae		+		
<i>Vantanea.macrocarpa</i>	Humiriaceae		+		
<i>Vantanea.parviflora</i>	Humiriaceae		+		

570

571

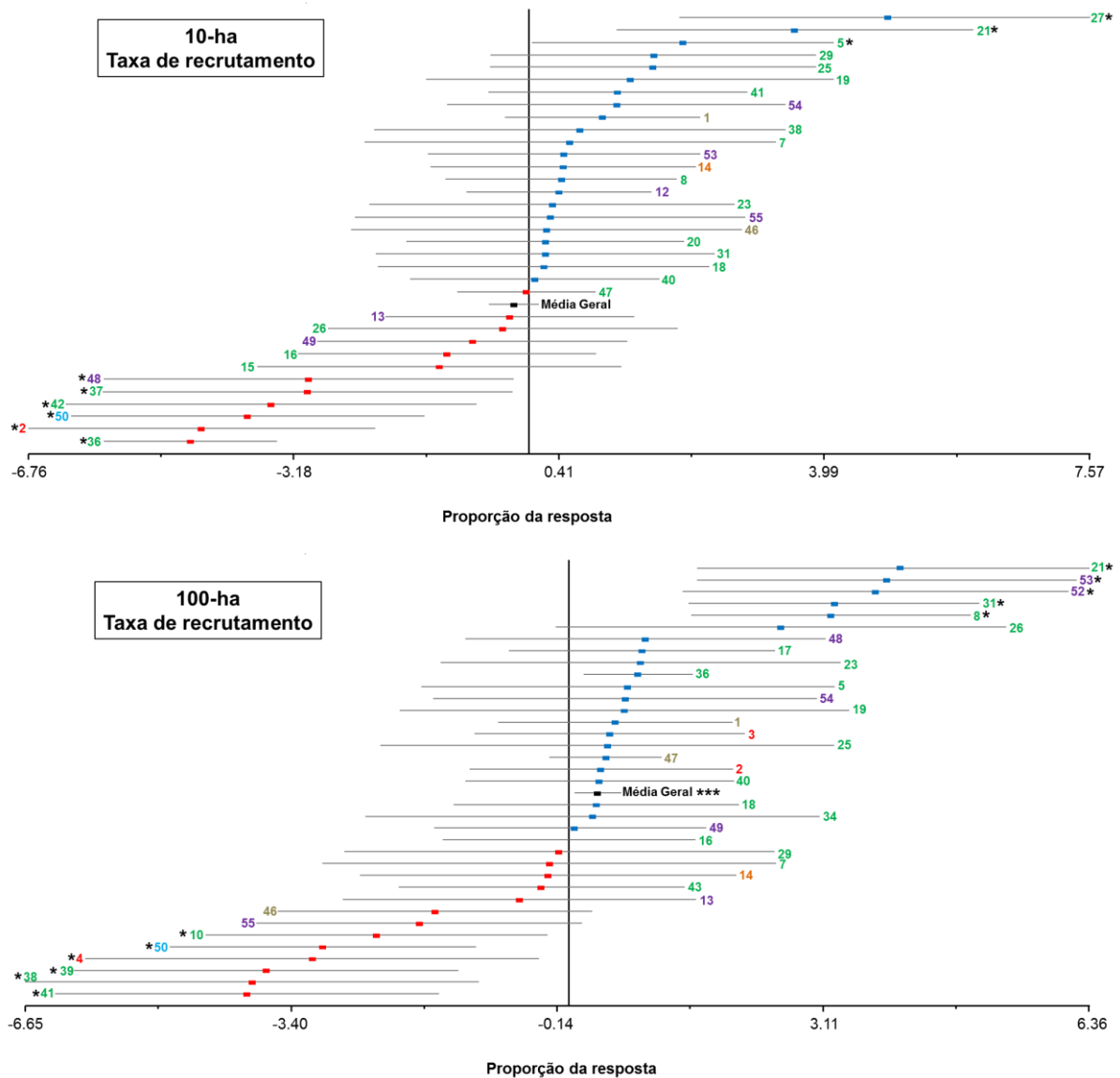


Fig. 1. Log da resposta do recrutamento (r) das espécies estudadas em fragmentos de 10-ha (acima) e 100-ha (abaixo). O efeito médio (média \pm 95% de intervalo de confiança indicado pela linha cinza) está representado nos pontos azuis quando r aumentou, nos pontos vermelhos quando r diminuiu para cada espécie. O ponto preto representa a média geral do tamanho do efeito de cada tamanho de fragmento. O efeito é considerado significativo quando o intervalo de confiança não atinge o zero (* indica as médias significativas para as espécies, *** indica média geral significativa). Números representam código da espécie e cores suas respectivas famílias botânicas (de acordo com apêndice Tabela S1).

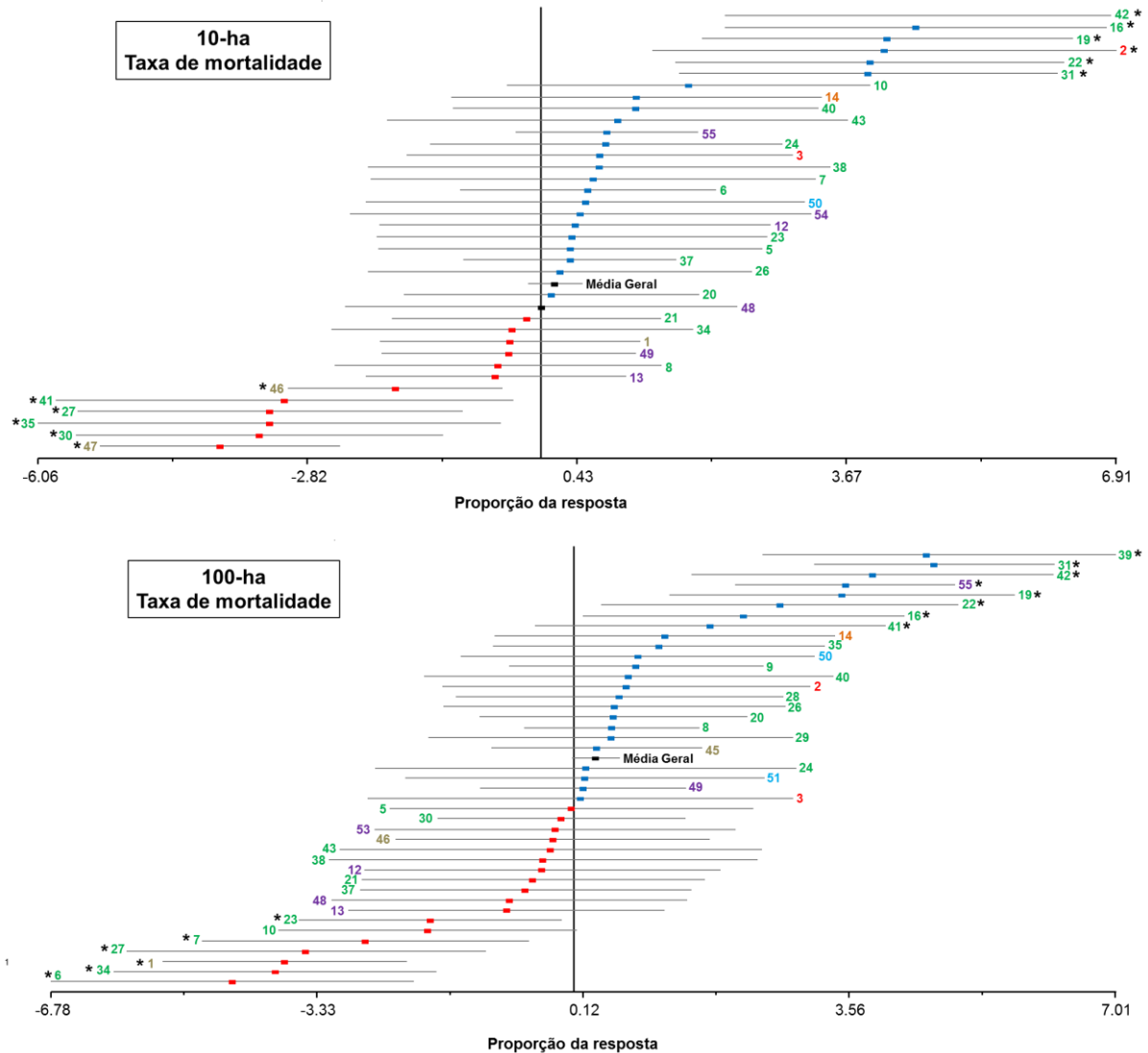


Fig. 2. Log da resposta do mortalidade (m) das espécies estudadas em fragmentos de 10-ha (acima) e 100-ha (abaixo). O efeito médio (média \pm 95% de intervalo de confiança indicado pela linha cinza) está representado nos pontos azuis quando m aumentou, nos pontos vermelhos quando m diminuiu para cada espécie. O ponto preto representa a média geral do tamanho do efeito de cada tamanho de fragmento. O efeito é considerado significativo quando o intervalo de confiança não atinge o zero (* indica as médias significativas para as espécies, *** indica média geral significativa). Números representam código da espécie e cores suas respectivas famílias botânicas (de acordo com apêndice Tabela S1).

**ARTIGO 2 - EFEITO DA FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL SOBRE O
CRESCIMENTO POPULACIONAL INTRÍNSECO DE ESPÉCIES ARBÓREAS NA
AMAZÔNIA CENTRAL**

**EFFECT OF FOREST FRAGMENTATION OVER INTRINSIC POPULATION
GROWTH OF TREE SPECIES IN CENTRAL AMAZON**

Simone Benedet Fontoura^{a,b,*}, Carla Natalia Rivera^c, Mauricio Lima^c, José Luis C. Camargo^d, Ana
Andrade^d, Susan Laurance^e, William Laurance^e, Thomas J. Lovejoy^f, Lucas Del Bianco Faria^a

^a Biology Department, Federal University of Lavras, Campus Universitário, CP 3037, Lavras, 37200-000, Brazil.

^b Federal Institute of Education, Science and Technology of Amazonas, Campus Manaus Zona Leste, Av. Cosme Ferreira, 8045, Manaus, 69083-000, Brazil.

^c Center for Applied Ecology and Sustainability, Casilla 114-D, CP 6513677, Santiago, Chile.

^d Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP), INPA/Smithsonian Tropical Research Institute, CP 478, Manaus, 69011-970, Brasil.

^e Centre for Tropical Environmental and Sustainability Studies (TESS), James Cook University, 14-88 McGregor Road, Smithfield, Qld 4680, Australia

^f Department of Environmental Science and Policy, George Mason University, Research Hall Room 215, 4400, University Dr, Fairfax, VA22030, United States.

*Corresponding author: Tel: +55 35 99898 2447

Email addresses: benedet.simone@gmail.com (S.B. Fontoura),

(VERSÃO PRELIMINAR)

Artigo formatado de acordo com a norma do periódico *Journal of Ecology*

Fragmentação florestal afeta as árvores

RESUMO

Populações de árvores de grande porte podem sofrer reduções drásticas como consequência do processo de fragmentação florestal. Neste estudo, buscamos responder como o crescimento populacional intrínseco (λ) de 55 espécies arbóreas foi afetado pela densidade inicial (nº indivíduos/ha), pelo tamanho do fragmento e pela presença de borda florestal na Amazônia Central. Analisamos dados coletados durante 29 anos de monitoramento de árvores com DAP ≥ 10 cm em 66 parcelas permanentes no Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. Utilizamos modelos lineares generalizados mistos (GLMM) para analisar o efeito de densidade inicial, tamanho de fragmento e presença de borda florestal sobre as taxas de crescimento populacionais convertidas em probabilidades de alteração e crescimento populacional. Os resultados apontaram que as populações tenderam a uma alteração maior e um crescimento menor quanto maior a densidade de indivíduos antes do início do processo de fragmentação. A probabilidade de alteração populacional foi maior em fragmentos menores e nas bordas, enquanto que a probabilidade de crescimento populacional foi similar em todos os fragmentos e floresta contínua e menor em áreas de borda. No entanto, as probabilidades de alteração e crescimento das populações diferenciaram-se entre fragmentos e pela presença de borda sob densidades iniciais de até ~ 10 indivíduos/ha, acima desse valor, houve uma estabilização similar para todas as áreas. Dentre as espécies analisadas, duas espécies comuns apresentaram crescimento populacional, oito sofreram declínio e as demais mantiveram suas populações. Neste estudo, conclui-se que a mortalidade dependente da densidade também ocorre em indivíduos adultos de espécies arbóreas, que a abundância local é importante para entender as respostas das espécies arbóreas ao processo de fragmentação florestal, e que esse processo pode atingir espécies independentes de táxon.

Palavras-chave: Densidade inicial. *Lambda*. Árvores tropicais. Alteração populacional.

26 **ABSTRACT**

27 Populations of large trees can suffer drastic reduction due to the process of forest
28 fragmentation. In this study, the objective was to answer how the intrinsic population growth
29 (λ) of 55 tree species was affected by the initial density (number of individuals/ha), fragment
30 size and presence of forest edge in Central Amazon. Data collected during 29 years of
31 monitoring trees with DBH \geq 10cm, in 66 permanent plots at the Biological Dynamics of
32 Forest Fragments Project were analyzed. Generalized linear mixed models (GLMM) were
33 used to analyze the effect of initial density, fragment size and presence of forest edge over
34 population growth converted into probabilities of population change and growth. The results
35 showed that the populations tended to greater change and smaller growth when individual
36 density was higher, before the beginning of the fragmentation process. The probability of
37 population change was higher in smaller fragments and at the edges, while the probability of
38 population growth was similar in all fragments and continuous forest, and lower in edge areas.
39 However, the probabilities of population change and growth were distinct between fragments
40 and by the presence of edge under initial densities of up to ~10 individuals/ha. Above this
41 value, there was a similar stabilization for all areas. Among the analyzed species, two
42 common species presented population growth, eight declined and the remaining species
43 maintained their populations. In conclusion, density-dependent mortality also occurs in adult
44 individuals of tree species; local abundance is important for understanding the responses of
45 tree species to the forest fragmentation process; and this process can reach species regardless
46 of taxon.

47 **Keywords:** Initial density. *Lambda*. Tropical trees. Population change.

48

49 1. INTRODUÇÃO

50 O processo de fragmentação florestal provoca o declínio populacional de árvores de
51 grande porte, sendo isso mais evidente em fragmentos menores (Laurance et al. 2000). Tal
52 declínio gera uma sequência de eventos que, junto a fatores microclimáticos associados ou
53 decorrentes das bordas florestais (Camargo e Kapos 1995), alteram as dinâmicas
54 populacionais das espécies (Laurance et al. 2006a). Um aumento crônico de recrutamento e
55 mortalidade das árvores passa a operar (Laurance et al. 1998a; Laurance et al. 1998b),
56 caracterizando um hiperdinamismo da comunidade (Laurance 2002; Laurance et al. 2011). Ao
57 longo do tempo, essas alterações tendem a interferir nas taxas de *turnover*, mudando
58 parâmetros importantes, como a composição e a alteração da dominância de algumas espécies
59 dentro da comunidade, contribuindo para uma conseqüente divergência em relação às
60 características das comunidades anteriores presentes ao processo de fragmentação florestal
61 (Collins et al. 2017).

62 Dessa forma, os padrões populacionais encontrados em áreas fragmentadas podem dar
63 perspectivas futuras de comunidades arbóreas (Collins et al. 2009) ou mesmo indicar o quanto
64 o processo afeta de fato tais populações e qual grupo de espécies poderia estar mais
65 vulnerável. Contudo, diversos estudos populacionais de plantas sob fragmentação florestal
66 foram realizados considerando estádios de vida iniciais, sendo que poucos estudos
67 consideraram todos os estádios característicos do ciclo de vida de uma planta (Bruna et al.
68 2009). Para árvores com ciclos de vida longo são conhecidas as dificuldades de focar estudos
69 na fase adulta, mesmo sabendo que os indivíduos adultos têm uma forte influência sobre o
70 crescimento populacional (Olmsted e Alvarez-Buylla 1995; Bruna 2003). Sabe-se que fatores
71 decorrentes da fragmentação florestal tais como maior propensão aos distúrbios e efeitos de
72 borda afetam a sobrevivência de indivíduos adultos com grandes repercussões sobre o
73 crescimento populacional (Bruna 2003; Bruna e Oli 2005). Condit e colaboradores (1998)

74 consideraram que a sobrevivência de árvores adultas em florestas tropicais representava um
75 forte indicativo de mudanças populacionais. Além disso, a sobrevivência de árvores adultas
76 pode ser o maior propulsor do aumento da taxa de crescimento intrínseco de uma população,
77 principalmente, em decorrência de seus impactos sobre a produção de sementes e
78 conseqüentemente das futuras coortes (Aschero et al. 2016).

79 O crescimento de uma população pode ser também afetado pela densidade
80 populacional, por meio da mortalidade dependente da densidade de coespecíficos (Janzen
81 1970; Burkey 1994; Comita et al. 2014). Em florestas, há uma intensa competição por luz,
82 água e nutrientes (Rees et al. 2001; Silvertown 2004). No caso da mortalidade por densidade
83 de coespecíficos, uma alta densidade populacional pode influenciar os indivíduos por limitar a
84 disponibilidade de recursos (Stamp et al. 2004). Com o aumento do número de indivíduos,
85 aumenta também a competição entre os mesmos, fazendo com que ocorra uma maior
86 mortalidade (Zhu et al. 2015), amplamente documentada para florestas tropicais (Comita e
87 Hubbell 2009; Bagchi et al. 2010; Metz et al. 2010; Terborgh 2012). Quanto mais adensadas
88 as populações se encontram, mais cedo ocorrerão as interações entre os indivíduos ainda
89 jovens e maior será a competição entre eles por recursos, afetando a trajetória populacional
90 como um todo (Li et al. 2013).

91 Alguns autores têm enfatizado a importância de considerar a abundância das espécies
92 na compreensão do processo de divergência de comunidades arbóreas sob efeito de
93 fragmentação florestal, ao invés de utilizar métricas simples como apenas o número de
94 espécies (Collins et al. 2017). Em situação de fragmentação florestal, a ruptura do contínuo
95 florestal cria um espaço restrito, que pode também limitar recursos para muitas populações,
96 sendo que, quanto menor tais remanescentes ou fragmentos florestais maior o efeito causado,
97 sobretudo, para as espécies raras (Santo-Silva et al. 2016). O maior desses efeitos seria a
98 extinção local de determinadas espécies através das mudanças causadas pelo processo de

99 fragmentação (Tilman et al. 1994), por eventos estocásticos (Matthies et al. 2004), ou por
100 limitações de polinização (Ghazoul e McLeish 2001) e dispersão de sementes (McConkey e
101 O’Farrill 2016) causados pelo isolamento ou tamanho dos remanescentes sobre populações
102 diminutas (Niissalo et al. 2017).

103 Além disso, simultaneamente à formação dos fragmentos florestais são criadas as
104 bordas florestais, que exercem um impacto com profundas alterações no microclima da
105 floresta principalmente nos primeiros anos após a fragmentação (Kapos 1989), as quais
106 modificam as condições de temperatura e umidade (Camargo e Kapos 1995) na interface entre
107 a floresta e a matriz. Tais alterações microclimáticas tendem a elevar a mortalidade de árvores
108 grandes na borda por estresse fisiológico (D’Angelo et al. 2004) e injúrias mecânicas causadas
109 pelos ventos (Laurance e Curran 2008), cuja intensidade de efeito varia de acordo com a
110 matriz circundante (Mesquita et al. 1999). Essa cadeia de eventos pode alterar a estrutura da
111 vegetação próxima às bordas florestais (Magnago et al. 2015). Ocorre então a supressão de
112 crescimento de espécies típicas do interior da floresta, em razão tanto da competição com
113 plantas de rápido crescimento (Santo-Silva et al. 2016) quanto pela proliferação de parasitas
114 (Laurance et al. 2014) ou mudanças ambientais desfavoráveis. Dessa forma, as novas
115 condições que a borda florestal gera dificultam o estabelecimento das espécies arbóreas
116 tardias (Benitez-Malvido 1998; Benítez-Malvido et al. 2003; Zambrano et al. 2014) e das que
117 possuem sementes grandes (Melo et al. 2010).

118 Além de todos os aspectos mencionados acima, as respostas das populações podem
119 variar entre as espécies de acordo com suas histórias de vida (Buckley et al. 2010). A
120 fragmentação de habitats pode isolar populações (Fahrig 2003; Laurance 2008; Fahrig 2013),
121 e embora a teoria neutra preconize que espécies raras são mais propensas à extinção em
122 comunidades isoladas, em decorrência de processos aleatórios (Hubbell 2001) No entanto, não
123 há evidência de que os efeitos da fragmentação sejam neutros em comunidades arbóreas na

124 Amazônia Central sob efeito de fragmentação florestal (Gilbert et al. 2006). Nessa região da
125 Amazônia, está evidente que aspectos ecológicos intrínsecos das espécies são de extrema
126 relevância para suas respostas às repercussões bióticas e abióticas da fragmentação florestal
127 (Laurance et al. 2006b). Respostas diferenciadas entre espécies estão relacionadas com suas
128 características ecológicas de ocupação de espaço e abundância local (Collins et al. 2009).

129 Os efeitos negativos da densidade, como a mortalidade, variam conforme a
130 abundância das espécies, podendo espécies comuns sofrerem os maiores efeitos por serem
131 mais abundantes (Lin et al. 2012) ou as espécies raras, em decorrência de fatores estocásticos
132 (Hubbell 2001). Em florestas tropicais, os efeitos da competição intraespecífica parecem ter
133 um peso muito maior sobre o crescimento e sobrevivência das árvores do que a competição
134 interespecífica (Clark 2010; Zhu et al. 2015), visto que tendo em vista a alta diversidade e
135 raridade de espécies (Hubbell 2013) há uma concomitante especialização de patógenos e
136 herbívoros (Terborgh 2012). Sabe-se que os efeitos da densidade populacional de
137 coespecíficos são altos sobre plântulas (Comita et al. 2014) e desproporcionalmente maiores
138 sobre espécies comuns (Zhu et al. 2015). A questão a ser levantada, contudo, é se a densidade
139 de coespecíficos afetaria também as populações quando os indivíduos já tivessem
140 ultrapassado os estádios iniciais que são os que trazem maior vulnerabilidade para as plantas
141 se estabelecerem em uma floresta (Comita et al. 2014).

142 Tais prerrogativas nos faz questionar, será que a densidade populacional inicial das
143 populações de indivíduos adultos poderia ser importante a ponto de influenciar a trajetória do
144 crescimento intrínseco populacional ao longo do tempo, após o processo de fragmentação
145 florestal ocorrer? Tal indagação nos levou a examinar se a densidade populacional prévia a
146 fragmentação poderia influenciar as taxas de crescimento populacionais intrínsecas de
147 espécies arbóreas sobre efeito de tamanhos distintos de fragmentos e do efeito de borda
148 florestal. Especificamente, buscamos responder, com base em probabilidades, às seguintes

149 questões: (1) As probabilidades de ocorrer alteração e crescimento populacional podem ser
150 afetadas pelo tamanho do fragmento florestal? (2) As probabilidades de ocorrer alteração e
151 crescimento populacional podem ser influenciadas pelo efeito causado pela borda florestal?
152 (3) As taxas de crescimento populacional intrínseco de cada espécie sob o efeito do tamanho
153 do fragmento florestal e da borda florestal poderiam nos dar alguma indicação de quais
154 espécies estariam mais vulneráveis e, conseqüentemente, com suas populações mais afetadas?

155 Prevemos que a densidade populacional inicial deve influenciar as taxas intrínsecas de
156 crescimento populacionais (λ) de espécies arbóreas sob o efeito de tamanho de fragmento e de
157 borda florestal de maneira negativa. Quanto maior for a densidade populacional, anterior à
158 fragmentação florestal, maiores serão as probabilidades dessas populações sofrerem alterações
159 e maiores chances de serem reduzidas. Além da densidade populacional, o aumento das taxas
160 de recrutamento, como visto no capítulo anterior podem estar tornando as populações, que já
161 eram densas, ficarem ainda mais propensas à competição intraespecífica e subsequente
162 aumento de mortalidade. Tendo em vista as características dos fragmentos e das bordas
163 florestais com relação a propensão aos distúrbios e alterações nas taxas populacionais das
164 espécies, esperamos que populações em áreas contínuas e interior de floresta tenham maior
165 probabilidade de permanecer constantes, e populações em fragmentos e bordas florestais
166 tendam a apresentar alterações nas taxas de crescimento populacional intrínsecas.

167

168 **2. MATERIAL E MÉTODOS**

169 **2.1. Área de estudo**

170 Este estudo foi realizado na Área de Relevante Interesse Ecológico Projeto Dinâmica
171 Biológica de Fragmentos Florestais (ARIE PDBFF), distante 80 km ao norte de Manaus
172 (2°30'S, 60°W), Amazônia Central (Lovejoy et al. 1986). A área em questão começou a ser
173 estudada em 1979, anterior ao processo de fragmentação florestal que, logo em seguida,

174 ocorreu na região, em decorrência da abertura de fazendas para gado. Na ocasião, foram
175 deixados experimentalmente fragmentos florestais isolados nessa nova matriz agropastoril
176 (Bierregaard et al. 1992). A região é caracterizada por um mosaico de vegetação,
177 principalmente por florestas de terra-firme contínuas bem estruturadas comumente com
178 quatro estratos arbóreos, com dossel cerca de 35 m de altura em média e árvores emergentes
179 que podem passar dos 40 m de altura. Há também fragmentos florestais compostos por
180 florestas maduras, florestas secundárias que juntamente com as pastagens abandonadas
181 compõem uma matriz que envolve os fragmentos florestais (Laurance et al. 1998a). A
182 temperatura média anual é de 26 °C, a precipitação anual varia de 1900 a 3500 mm, com uma
183 estação seca que se estende de junho a outubro (Marques-Filho et al. 1981). O solo é um
184 típico latossolo amarelo argiloso (Embrapa Solos 2013) que faz parte da Formação Barreiras,
185 caracterizada por depósitos terciários fluviolacustres (Chauvel et al. 1987; Sombroek 2000).

186

187 **2.2. Banco de dados**

188 Um primeiro censo das árvores, antes de ocorrer o processo de fragmentação florestal,
189 foi feito em 69 parcelas permanentes de 1 ha (100 x 100 m) distribuídos em cerca de 1000
190 km² da região (Rankin-de-Merona et al. 1992). Após o processo de fragmentação ocorrer,
191 parte dessas parcelas ficou localizada dentro dos novos fragmentos criados e outra parte
192 permaneceu como floresta contínua, permitindo assim realizar estudos comparativos para
193 avaliar o efeito da fragmentação na dinâmica florestal das árvores. Os dados analisados por
194 este estudo são provenientes do monitoramento de 29 anos de árvores situadas em fragmentos
195 de diferentes tamanhos: 4 parcelas em fragmentos de 1-ha , 17 parcelas em fragmentos de 10-
196 ha e 18 parcelas em fragmentos de 100-ha; assim como em 26 parcelas localizadas em
197 florestas contínuas adjacentes. Em cada parcela, todas as árvores com DAP \geq 10 cm foram
198 marcadas, numeradas e medidas. Ao longo dos anos cada parcela foi visitada para uma nova

199 medição do DAP dos indivíduos marcados, bem como da contagem de indivíduos novos e/ou
200 mortos (Rankin-de-Merona et al. 1992). Todos os indivíduos marcados foram coletados,
201 identificados e depositados em Herbário.

202

203 **2.3. Espécies estudadas**

204 Um total de 55 espécies de árvores pertencentes à ordem Malpighiales, que fizesse
205 parte do estrato de dossel ou subdossel, e que representassem um ordenamento de
206 abundâncias naturais foram selecionadas para esse estudo. As espécies selecionadas estão
207 taxonomicamente organizadas nas seguintes famílias: Caryocaraceae (3 spp.),
208 Dichapetalaceae (2 spp.), Chrysobalanaceae (37 spp.), Humiriaceae (8 spp.) Goupiaceae (1
209 sp.) e Violaceae (4 spp.) (Ver lista de espécies no material suplementar, Tabela S1).

210

211 **2.4. Parâmetros**

212 Os dados de monitoramento deste estudo foram coletados no período de 1980 a 2009,
213 durante o qual ocorreram de 6 a 8 censos em cada área. Dessa forma, a taxa de crescimento
214 populacional intrínseca (λ) foi ponderada de acordo com a variação temporal de cada reserva.
215 A densidade populacional antes de ocorrer a fragmentação florestal (nº de indivíduos/ha) foi
216 calculada para cada parcela (hectare) de acordo com a data do primeiro censo da respectiva
217 reserva.

218 Para compreender a instabilidade populacional ao longo do tempo de cada espécie
219 estudada conforme a densidade populacional inicial (antes da fragmentação florestal) foi
220 calculada a taxa de crescimento populacional intrínseca (λ) para todas as espécies conforme o
221 tamanho do fragmento ou o efeito de borda por meio da fórmula:

$$\lambda = (N_{t_1} - N_{t_0}) / (t_1 - t_0)$$

222 onde t_0 é o tempo inicial (antes da fragmentação florestal), t_1 é o tempo final (último censo
223 após fragmentação florestal), N_0 é o número de indivíduos no t_0 e N_1 é o número de indivíduos
224 no t_1 . Para a base dos cálculos de densidade e λ , foram tomados o número de indivíduos de
225 cada espécie em cada parcela de 1-ha, sendo que cada grupo de indivíduos dentro de uma
226 parcela foi considerado como uma população com sua respectiva taxa de crescimento e
227 densidade inicial. Para entender se o tamanho do fragmento ou o efeito de borda afetaram as
228 populações foram consideradas duas abordagens. Para efeito de tamanho foram considerados
229 quatro níveis: Floresta contínua (FC), 100-ha, 10-ha e 1-ha. Para efeito de borda foram
230 considerados dois níveis: interior (> 300m distância da interface fragmento-matriz) e borda
231 (até 300 m) (Laurance et al. 1998a).

232

233 **2.5. Análises estatísticas**

234 Para estimar a chance de ocorrer instabilidade ou crescimento populacional ao longo
235 do tempo conforme a densidade populacional inicial, testamos modelos lineares generalizados
236 mistos (GLMM), utilizando a família binomial (Zuur et al. 2009). O pacote “lme4” do
237 programa R foi utilizado para testar os modelos, tendo a taxa de crescimento populacional
238 intrínseca (λ) como a variável resposta. As variáveis preditoras foram a densidade
239 populacional inicial em interação com tamanho de fragmento (para testar se havia efeito de
240 tamanho), ou a densidade populacional inicial em interação com a distância de borda (para
241 testar se havia o efeito de borda). Quando testada a chance de instabilidade populacional, os
242 $\lambda=0$ foram transformados em zero (populações constantes) e os $\lambda \neq 0$ foram transformadas em 1
243 (populações que apresentaram variação populacional). Quando testada a chance de
244 crescimento populacional, foram excluídos os $\lambda=0$ (populações constantes) e, posteriormente,
245 os $\lambda < 0$ foram transformados em zero (populações que decresceram), e os $\lambda > 0$ foram
246 transformados em 1 (populações que cresceram). Como efeito aleatório, foram utilizadas as

247 variáveis aninhadas: tamanho de fragmento e reserva, ambas referentes ao delineamento
 248 amostral do experimento, para amenizar possíveis efeitos de autocorrelação espacial entre as
 249 parcelas de diferentes reservas, oriundos de divergência da paisagem (Laurance et al. 2007).
 250 A seleção dos modelos foi feita, por meio da função *dredge* do pacote “MuMIn”, utilizando o
 251 método de Akaike corrigido (AICc) e desde que o modelo apresentasse parâmetros
 252 significativos (detalhes da seleção de modelos no Material Suplementar, Tabela S2; detalhes
 253 sobre os modelos selecionados, Fig.S1, Tab.S3).

254 Para testar o efeito do tamanho do fragmento e da borda florestal sobre as taxas de
 255 crescimento populacional intrínsecas (λ) das 55 espécies utilizamos uma meta-análise do tipo
 256 “Proporção da resposta”, por meio de média e desvio padrão da variável resposta e modelos
 257 de efeitos randômicos no software MetaWin versão 2.0 (Rosenberg et al. 1997). Assim, foi
 258 produzida uma “Proporção da resposta” para cada espécie, a qual representa o efeito médio
 259 das variáveis resposta (tamanho do fragmento ou presença da borda) sobre cada espécie
 260 analisada. Também foi produzida a “Proporção da resposta” (média geral) da mesma variável
 261 sobre o conjunto de todas as espécies analisadas. A variável resposta aos efeitos dos tamanhos
 262 de fragmento e ao efeito de borda utilizada em nossas análises foi a taxa de crescimento
 263 populacional (λ). Para a variável preditora tamanho do fragmento excluimos os fragmentos de
 264 1-há, em razão da impossibilidade de calcular a proporção da resposta para ~30% das
 265 espécies, em decorrência da baixa abundância de indivíduos. A “Proporção da resposta” foi
 266 calculada como um logaritmo da razão entre as taxas de crescimento das espécies em áreas
 267 tratamento e a áreas controle da seguinte forma:

$$\text{Proporção da resposta} = \ln(\lambda_T | \lambda_C)$$

268 onde λ_T é a taxa de crescimento populacional média das áreas tratamento e λ_C é a taxa de
 269 crescimento populacional média das áreas controle. Cada tratamento é comparado com seu
 270 respectivo controle. Essa métrica será positiva se λ aumentar, e negativa se λ decrescer em

271 relação ao controle. Para testar efeito de tamanho do fragmento sobre as espécies, os λ das
272 populações dos fragmentos de 100-ha e 10-ha (tratamentos) foram, cada um deles,
273 comparados aos λ da floresta contínua (controle). Para testar o efeito de borda sobre as
274 espécies, os λ das populações situadas em todas as bordas florestais (tratamento) foram
275 comparados com os λ das populações situadas no interior da floresta (controle).

276 A “Proporção da resposta” ponderada (isto é, a razão de resposta logarítmica da taxa de
277 crescimento das populações em cada tamanho de fragmento e na borda) e o componente de
278 variância aleatória entre as taxas de crescimento populacionais das espécies foram estimados
279 com um modelo de efeitos aleatórios. Em alguns casos em que não havia número suficiente
280 de dados para o cálculo da “Proporção da resposta”, a espécie foi eliminada da análise
281 (detalhes no Material Suplementar, Tab.S4). Além da “Proporção da resposta”, foi calculada a
282 heterogeneidade dos dados, por meio do teste de Cochran (Lau et al. 1997) o qual avaliou se
283 as taxas de crescimento intrínseco médias das espécies são iguais, indicando um valor de
284 probabilidade para dados heterogêneos ($p > 0.05$ se forem iguais).

285

286 3. RESULTADOS

287 As taxas de crescimento intrínsecas das populações de espécies arbóreas estudadas
288 foram influenciadas significativamente por suas respectivas densidades populacionais, tanto
289 na probabilidade de haver alteração populacional quanto na probabilidade de ter taxas
290 intrínsecas altas indicando que a população em questão apresentou tendência em crescer.
291 Ambos os efeitos, do tamanho do fragmento e da borda florestal, afetaram as taxas, mas o
292 efeito relacionado ao tamanho do fragmento afetou, exclusivamente, a probabilidade de
293 alteração da taxa de crescimento populacional, enquanto que o efeito de borda afetou além da
294 alteração, também o próprio crescimento populacional. Em relação às respostas individuais
295 das populações de cada espécie ao efeito do tamanho do fragmento sobre as taxas de

296 crescimento intrínseco, fragmentos de 100-ha não influenciaram as populações das espécies,
297 enquanto que os fragmentos de 10-ha influenciaram negativamente. Houve um padrão geral
298 no qual mais espécies foram negativamente afetadas em seu crescimento populacional,
299 conforme o tamanho do fragmento diminuiu e também mais espécies negativamente afetadas
300 em seu crescimento populacional na presença de borda florestal.

301 A densidade inicial apresentada pelo conjunto de indivíduos das populações estudadas
302 antes de ocorrer a fragmentação florestal influenciou a forma como essas populações tiveram
303 suas taxas intrínsecas variáveis e/ou apresentam tendência de crescimento após 29 anos de
304 monitoramento: quanto maior a densidade inicial maiores foram as probabilidades de ocorrer
305 alteração e menores foram as probabilidades de haver crescimento. No entanto, as
306 probabilidades de alteração foram gradualmente aumentando conforme aumentou a densidade
307 populacional inicial até atingir uma saturação (i.e., monotônica). Já as probabilidades das
308 populações crescerem foram gradualmente diminuindo conforme aumentou a densidade
309 populacional inicial também atingindo uma estabilidade, a qual ocorreu no ponto aproximado
310 de 10 indivíduos/ha (Fig. 1).

311 Sob as densidades iniciais mínimas, as probabilidades das taxas intrínsecas
312 populacionais serem alteradas foram de 25% na floresta contínua, ~35% nos fragmentos de
313 100-ha e 10-ha, e 55% nos fragmentos de 1-ha. Tanto nos fragmentos florestais como em
314 áreas de floresta contínua, as probabilidades de haver alteração da taxa populacional
315 intrínseca foi aumentando conforme a densidade inicial aumentou. No entanto, em situações
316 que a densidade foi acima de ~10 indivíduos/ha, as diferenças nas probabilidades de alteração
317 das populações ficaram menos pronunciadas entre os fragmentos florestais e a floresta
318 contínua, sugerindo que a partir de ~15 indivíduos/ha o ambiente não influenciaria de fato na
319 alteração populacional (Fig. 1A).

320 Houve maior probabilidade de alteração populacional ao longo do tempo dependente
321 do tamanho do fragmento. A probabilidade de alteração populacional foi 2.7 vezes maiores
322 nos fragmentos de 1-ha ($z=3.75$, $p\leq 0.001$), 1.85 vezes maiores nos fragmentos de 10-ha
323 ($z=3.25$, $p\leq 0.01$), e 1.47 vezes maiores nos fragmentos de 100-ha ($z=1.98$, $p\leq 0.05$)
324 comparados à floresta contínua. As diferenças também foram significativas entre os
325 fragmentos de 1-ha e de 10-ha, mas pouco significativas entre floresta contínua e fragmentos
326 de 100-ha nas probabilidades de alteração das populações (Tabela 1). Por outro lado, o
327 crescimento populacional não esteve associado com o tamanho do fragmento (Fig. 1B,
328 Tabela1).

329 Em relação ao efeito de borda, as populações que estavam em baixas densidades ao
330 início do processo de fragmentação florestal apresentaram 50% de probabilidades de
331 apresentarem alteração em suas taxas de crescimento populacionais intrínsecas nas bordas e
332 apenas 25% no interior do fragmento florestal. Conforme a densidade inicial se apresentava
333 maior para ambos os ambientes, maior foi também a alteração das taxas de crescimento
334 populacionais. No entanto, acima de um valor de ~ 10 indivíduos/ha, a probabilidade de
335 alteração populacional não diferiu entre borda florestal e interior da floresta (Fig. 1C).
336 Enquanto que, em baixas densidades, houve crescimento populacional das espécies estudadas
337 de 25% e 40% respectivamente nas bordas florestais e no interior da floresta. No entanto,
338 conforme a densidade inicial aumentou, houve uma redução na tendência de crescimento das
339 populações. E novamente, a partir de uma densidade de 10 indivíduos/ha a probabilidade de
340 crescimento populacional foi a mesma, independente se havia ou não um potencial efeito de
341 borda (Fig. 1D).

342 Independente da densidade inicial das populações estudadas, as que estavam
343 localizadas próximas às bordas apresentaram alteração nas taxas de crescimento intrínsecas de
344 2.9 vezes maior comparado às populações presentes no interior da floresta ($z=4.97$,

345 $p \leq 0.0001$). Embora as diferenças de valores apresentados entre borda florestal e interior da
346 floresta tenham sido significativas ($z = -2.04$, $p \leq 0.05$) para o crescimento populacional de fato,
347 as bordas florestais representaram um ambiente favorável apenas 0.60 vezes maior do que em
348 relação ao ambiente de interior da floresta (Tabela1).

349 Dentre as 55 espécies, 47 presentes nos fragmentos de 100-ha e 10-ha foram utilizadas
350 para estimar a proporção da resposta sobre as taxas de crescimento populacional e se esse
351 efeito é homogêneo ou não entre as espécies. A proporção da resposta média dos fragmentos
352 de 100-ha, apesar de ter sido positiva, foi homogênea entre as espécies ($Q_{total} = 48.58$, $df = 46$,
353 $p = 0.37$). Já com relação aos fragmentos de 10-ha, a proporção da resposta foi negativa, ao
354 mesmo tempo em que não observamos heterogeneidade entre as espécies ($Q_{total} = 44.95$, $df =$
355 46 , $p = 0.51$). Das 47 espécies analisadas nos fragmentos de 100-ha e 10-ha, apenas sete
356 espécies tiveram suas taxas intrínsecas de crescimento populacional afetadas. A espécie
357 *Rinorea racemosa* (Violaceae) foi a única que apresentou um aumento populacional. As
358 outras seis espécies tiveram decréscimo populacional, sendo *Hirtella obidensis*
359 (Chrysobalanaceae) nas áreas de 100-ha e 10-ha; *Licania micrantha* (Chrysobalanaceae) e
360 *Goupia glabra* (Goupiaceae) apenas nas áreas de 100-ha; e *Licania octandra*
361 (Chrysobalanaceae), *Vantanea deniseae* e *Vantanea parviflora* (Humiriaceae) apenas nas
362 áreas de 10-ha (Fig. 2).

363 Já nas bordas, utilizamos as 55 espécies para estimar a proporção da resposta sobre as
364 taxas de crescimento populacional e se esse efeito é homogêneo ou não entre as espécies. A
365 proporção da resposta média da borda sobre as taxas de crescimento populacionais foi
366 negativa, embora não se observasse heterogeneidade entre as espécies ($Q_{total} = 54.38$, $df = 54$,
367 $p = 0.46$). Das 55 espécies analisadas nas bordas, também sete espécies tiveram suas taxas de
368 crescimento populacionais afetadas. A espécie *Licania blackii* (Chrysobalanaceae) foi a única
369 que apresentou aumento, enquanto que *Couepia longipendula*, *Hirtella obidensis*, *Hirtella*

370 *rodriguesii* e *Licania micrantha* (Chrysobalanaceae), *Vantanea deniseae* e *Vantanea*
 371 *parviflora* (Humiriaceae) tiveram decréscimo populacional nas bordas florestais (Fig. 3).
 372

Tabela 1. Sumários dos melhores modelos generalizados mistos (GLMM) ajustados para os efeitos das variáveis fixas nas taxas de crescimento populacionais (λ) em duas abordagens. (*) Representa os níveis de significância para cada variável e, para variáveis categóricas, diferença significativa entre cada fator e seu respectivo intercepto (que são: floresta contínua para o fator efeito do tamanho e interior para o fator efeito de borda).

Abordagem	Variável fixa	Probabilidade de alteração			Probabilidade de crescimento			
		Estimativa	EP	Taxa Prop.	Estimativa	EP	Taxa Prop.	
Efeito do tamanho	Intercepto	-0.93 ***	0.13	0.39	-0.04	0.15	0.96	
	Densidade	0.23 ***	0.03	1.26	-0.39 ***	0.06	0.67	
	Tamanho Fragmento	100ha	0.39 *	0.19	1.47	-	-	-
		10ha	0.61 **	0.19	1.85	-	-	-
		1ha	0.99 ***	0.26	2.71	-	-	-
Efeito de borda	Intercepto	-0.98 ***	0.22	0.37	-0.41 .	0.23	0.66	
	Densidade	0.51 ***	0.09	1.66	-0.27 **	0.09	0.76	
	Ef.Borda	Borda	1.05 ***	0.21	2.87	-0.50 *	0.25	0.60

. p < 0.1; * p < 0.05; ** p < 0.01; *** p < 0.001

Tabela 2. Sumários da meta-análise do efeito de tamanho sobre as taxas de crescimento populacionais.

Tam.Frag.	Heterog.	df	Prob	Efeito med.	95% IC		Nº espécies
10-ha	44.95	46	0.5159	-0.0854	-0.1563	-0.0145	47
100-ha	48.58	46	0.3696	0.02	-0.0593	0.0993	47
Borda	54.38	54	0.4598	-0.1272	-0.2020	0.0524	55

374

375

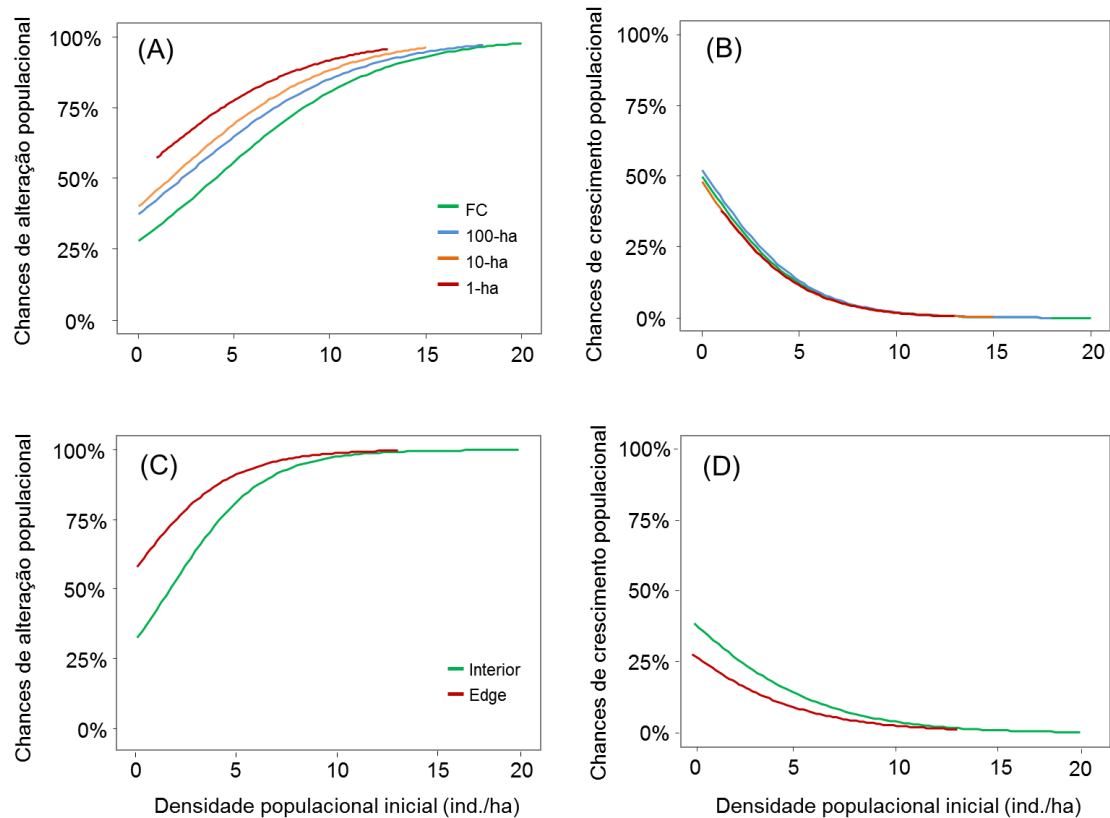


Fig. 1. Probabilidades para, respectivamente, alteração populacional e crescimento populacional em função da densidade populacional inicial e em função do efeito do tamanho do fragmento (A e B) e sob o efeito de borda (C e D), de acordo com o melhor modelo linear generalizado misto ajustado para 55 espécies.

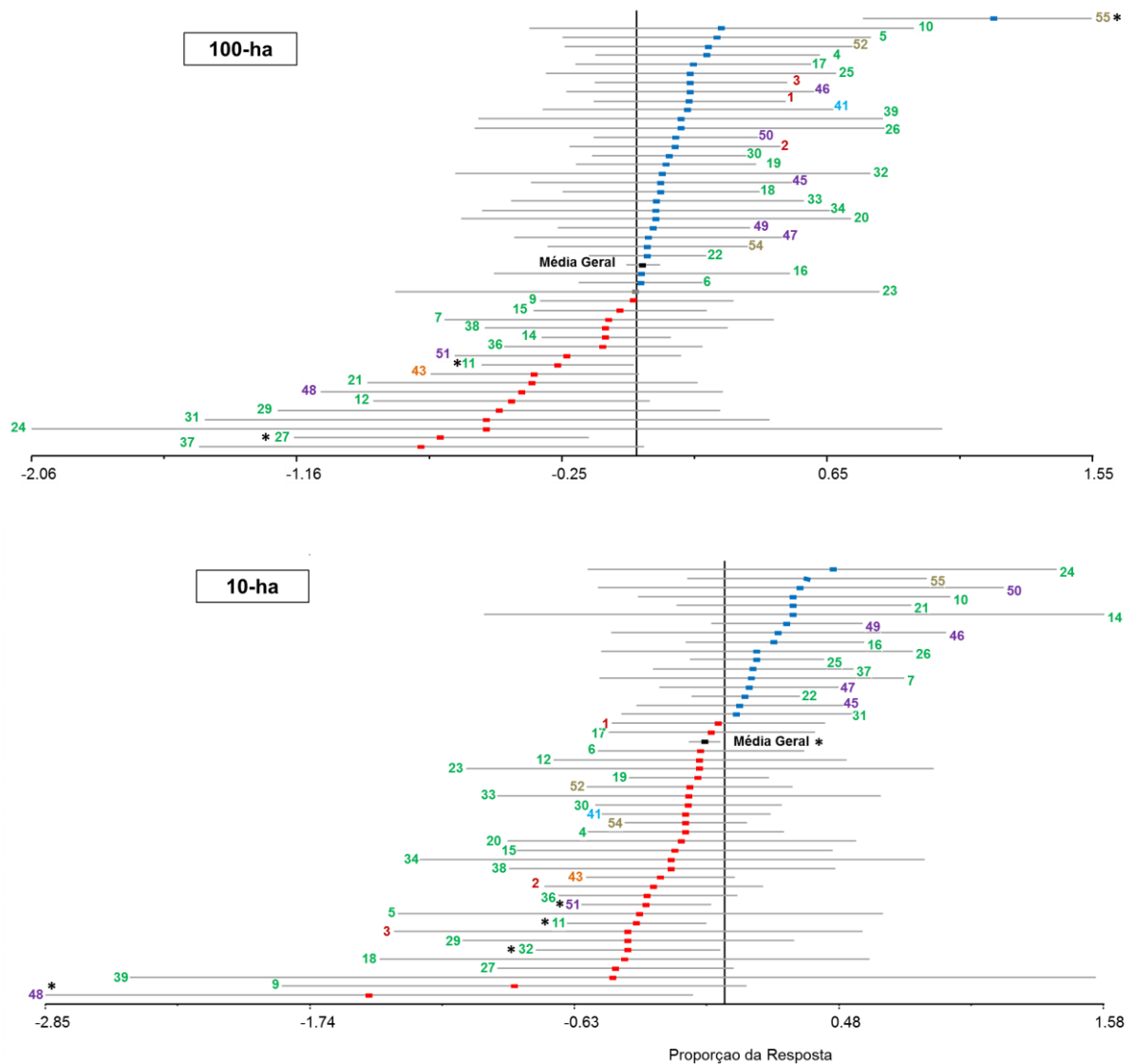


Fig. 2. Log da resposta das taxas intrínsecas de crescimento populacionais (λ) das espécies estudadas em fragmentos de 100-ha (acima) e 10-ha (abaixo). O efeito médio (média \pm 95% de intervalo de confiança indicado pela linha cinza) está representado nos pontos azuis quando λ cresceu, nos pontos vermelhos quando λ diminuiu para cada espécie. O ponto preto representa a média geral do tamanho do efeito de cada tamanho de fragmento. O efeito é considerado significativo quando o intervalo de confiança não atinge o zero (* indica as médias significativas). Números representam código da espécie e cores suas respectivas famílias botânicas (de acordo com apêndice Tabela S1).

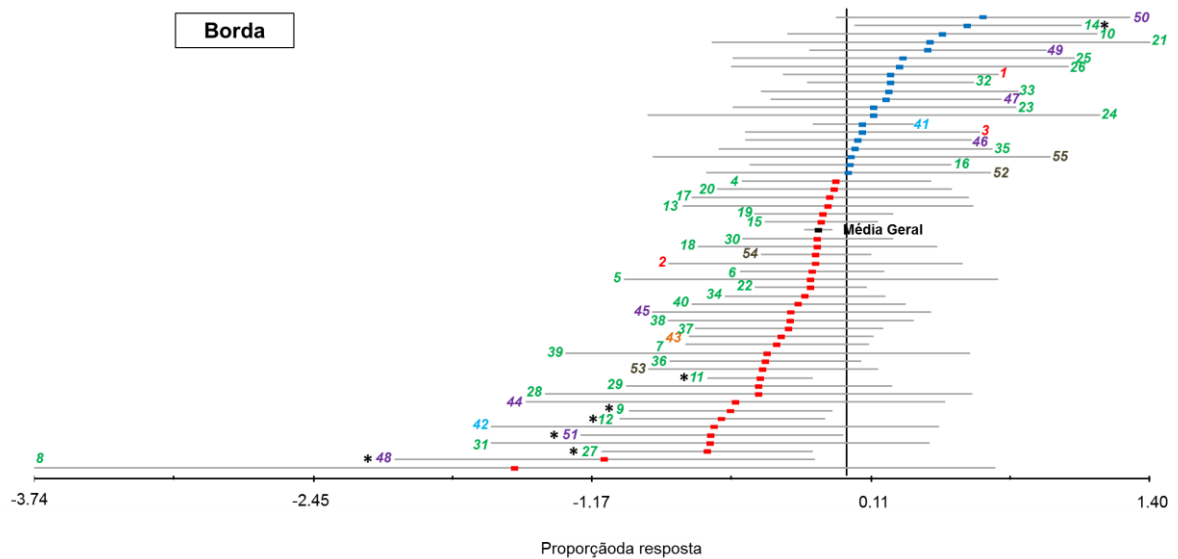


Fig. 3. Log da resposta das taxas de crescimento populacionais (λ) das espécies em bordas florestais. O efeito médio (média \pm 95% de intervalo de confiança indicado pela linha pontilhada cinza) está representado nos pontos azuis quando λ cresceu, nos pontos vermelhos quando λ diminuiu para cada espécie. O ponto preto representa a média geral do tamanho do efeito da borda. O efeito é considerado significativo quando o intervalo de confiança não atinge o zero (* indica as médias significativas). Números representam código da espécie e cores suas respectivas famílias botânicas (de acordo com apêndice Tabela S1).

378

379 4. DISCUSSÃO

380 Três padrões foram evidentes nos resultados, o primeiro padrão foi que as populações
 381 com maiores densidades (acima de 10 indivíduos/ha) tiveram maior probabilidade de
 382 alterações, sendo que a alteração sinaliza um decréscimo populacional 29 anos após a
 383 fragmentação florestal ter iniciado. Já as populações sob densidades mínimas tenderam mais à
 384 estabilidade e ao crescimento positivo, sofrendo menor mortalidade. O segundo padrão
 385 ocorreu nas populações com densidades menores de 10 indivíduos/ha, para as quais houve
 386 uma diferenciação entre tamanhos de fragmento e presença da borda nas respostas das
 387 populações à densidade inicial. O tamanho do fragmento influenciou a probabilidade de
 388 alteração das populações, enquanto que a borda influenciou a probabilidade de alteração e de

389 crescimento das populações. O terceiro padrão foi que houve, dentre as espécies que tiveram
390 suas populações afetadas, mais espécies tendo declínios populacionais do que crescendo as
391 populações. Tanto o tamanho do fragmento quanto o efeito da borda afetaram negativamente
392 as populações de mais espécies.

393 No primeiro padrão, conforme a densidade inicial aumentou, as chances de alteração
394 populacional aumentaram e de crescimento diminuíram, indicando estar ocorrendo maior
395 mortalidade. Uma explicação para esse padrão está relacionada à denso-dependência
396 coespecífica negativa, bem conhecida em florestas tropicais (Wright e Wright 2002; Comita et
397 al. 2010; Mangan et al. 2010). Embora seja amplamente registrada para os estádios iniciais
398 das árvores (Harms et al. 2000; Condit et al. 2011; Comita et al. 2014), recentemente surgiram
399 evidências de que a mortalidade causada pela densidade de coespecíficos se estende a estádios
400 juvenis e adultos (Piao et al. 2015; Zhu et al. 2015; Zambrano et al. 2017). Nossos resultados
401 encontraram um padrão onde a probabilidade de ocorrer decréscimo populacional foram
402 maiores em populações com uma densidade inicial acima de ~10 indivíduos/ha de
403 coespecíficos.

404 Como existe nas florestas tropicais uma maior especialização de inimigos naturais
405 (Terborgh 2012), em razão da alta diversidade (Hubbell 2013) é razoável supor que para esse
406 conjunto de espécies, sob densidades maiores de coespecíficos, existirá maiores chances de
407 que as árvores sejam encontradas por eles, aumentando as chances de mortalidade (Peters
408 2003). O mesmo princípio, por consequência, auxiliaria a explicar o padrão que encontramos
409 para populações com densidades iniciais menores, a quais tiveram menor probabilidade de
410 alteração e maior probabilidade de crescimento. Existem registros de que, nas florestas
411 tropicais, os indivíduos de espécies pouco abundantes tenham uma tendência compensatória,
412 apresentando maiores probabilidades de sobrevivência (Comita e Hubbell 2009; Chen et al.
413 2010). Quando sob baixas densidades há uma diminuição das interações entre coespecíficos

414 (Fricke e Wright 2017), bem como pode haver uma substituição da competição por uma
415 dispersão localizada (Sheffer et al. 2013), esses dois fatores estariam reduzindo as taxas de
416 mortalidade (Zhu et al. 2015) para essas populações de menor densidade inicial.

417 Enquanto o primeiro padrão representa um processo que acontece nas florestas
418 tropicais independente de fragmentação florestal (Comita et al. 2014), o segundo padrão
419 mostra que o tamanho do fragmento e a borda florestal mudaram a resposta das populações à
420 densidade apenas para aquelas populações que estiveram em baixas densidades iniciais. Em
421 fragmentos menores, a probabilidade das populações apresentarem alterações aumentou.
422 Alteração populacional é esperada em áreas fragmentadas, já que são ambientes sob maiores
423 propensões para distúrbios (Laurance et al. 2007; Laurance e Curran 2008; Haddad et al.
424 2015). O próprio ciclo constante de altas taxas de nascimentos e mortes, que caracteriza o
425 hiperdinamismo de áreas fragmentadas (Laurance 2002), explica esse padrão observado. As
426 taxas demográficas são comumente alteradas em processos de fragmentação florestal
427 (Laurance 2002; Laurance et al. 2006b; Laurance et al. 2006a; Laurance et al. 2007), logo as
428 alterações populacionais podem ser resultantes das diferenças entre elas (Buckley et al. 2010),
429 ou de fatores ambientais dos locais de distúrbio (Tye et al. 2016).

430 Embora o tamanho do fragmento tenha influenciado a probabilidade de alteração das
431 populações, não afetou a probabilidade de crescimento populacional para as espécies aqui
432 analisadas. Sabe-se que essas taxas podem ser afetadas por ambientes fragmentados, porém
433 nas classes mais jovens das populações (Zambrano e Salguero-Gómez 2014). Nosso estudo
434 avaliou apenas árvores maiores ou iguais a 10 cm de DAP, de longa vida e que uma vez
435 estabelecidas na floresta suas densidades populacionais tendem a ser estabilizadas, tornando-
436 se mais importante o incremento de biomassa do que o aumento populacional (White e Harper
437 1970; Baker et al. 2004; Nascimento e Laurance 2004). Enfatizamos que embora tenhamos
438 um conjunto de dados de 29 anos, o que é muito para estudos com árvores tropicais, o mesmo

439 representa um pequeno período para organismos de alta longevidade, onde muitos podem
440 inclusive chegar a ser milenares (Laurance et al. 2004).

441 Ainda, esse segundo padrão foi observado também para o efeito de borda. As
442 probabilidades de alteração e crescimento das populações estudadas foram afetadas pela
443 presença da borda florestal para espécies que têm baixas densidades, porém a partir de ~10
444 indivíduos/ha, uma abundância alta para o tipo de floresta estudada (Hubbell 2013), as
445 probabilidades de haver alteração e crescimento populacional foram similares entre a borda e
446 o interior da floresta. As maiores alterações populacionais nas bordas ocorreram, em razão das
447 alterações microclimáticas pós processo de fragmentação florestal (Magnago et al. 2015) as
448 quais interferem diretamente nas taxas de mortalidade e recrutamento (Laurance et al. 2007).
449 As chances de crescimento populacional foram maiores no interior da floresta, porque o
450 ambiente é mais protegido de distúrbios, fazendo com que as populações menores consigam
451 crescer sem que sejam suprimidas pelos danos causados por fatores abióticos constantes na
452 borda. Nas bordas, as populações são mais suscetíveis às condições de distúrbios constantes
453 (Laurance et al. 2006b), causando maior mortalidade (Laurance et al. 2000; D'Angelo et al.
454 2004; Matthews et al. 2016) e proliferação de espécies pioneiras (Laurance et al. 2006a;
455 Santos et al. 2012).

456 No terceiro padrão encontrado, a maior parte das espécies que tiveram suas taxas de
457 crescimento populacionais afetadas foi no sentido de declínio populacional, tanto
458 considerando o efeito do tamanho do fragmento quanto do efeito de borda. Ainda é limitado
459 o conhecimento a respeito de como a fragmentação florestal interfere na dinâmica
460 populacional de espécies tardias (Zambrano e Salguero-Gómez 2014). No entanto, modelos
461 demográficos sugerem que ela afeta negativamente o crescimento populacional (Bruna et al.
462 2009), em razão da redução na fertilidade (Aguilar et al. 2006), na produção de frutos e
463 polinização (Aizen e Feinsinger 1994) e aumento da mortalidade de árvores adultas (Ferreira

464 e Laurance 1997). Apesar da maioria das espécies terem sido afetadas de forma negativa nos
465 fragmentos de 10-ha, algumas ainda foram influenciadas positivamente, o que demonstra que
466 as mesmas ainda possuem viabilidade populacional (Zambrano e Salguero-Gómez 2014). Tais
467 espécies podem viver de 200 a 500 anos (Laurance et al. 2004), e a formação dos fragmentos
468 de nosso estudo datam de 20 a 25 anos. Assim, pode ser cedo para detectar possíveis efeitos
469 negativos que venham a ser causados nessas populações de árvores de vida longa (Zambrano
470 e Salguero-Gómez 2014).

471 Ainda, vale ressaltar que espécies arbóreas podem responder à fragmentação florestal
472 de forma diferenciada de acordo com aspectos de sua história de vida e grupo funcional
473 (Magnago et al. 2014; Barlow et al. 2016), bem como a sensibilidade diferenciada a
474 patógenos do solo, associações de micorrizas (Mangan et al. 2010; Bennett et al. 2017), ou
475 competição com vizinhos coespecíficos e heteroespecíficos (Zambrano et al. 2017).
476 Identificamos 10 espécies que tiveram suas populações significativamente afetadas pelo
477 tamanho do fragmento e presença da borda, das quais é importante ressaltar alguns aspectos.
478 O primeiro é com relação as duas espécies que registramos o crescimento de suas populações:
479 *Rinorea racemosa* (Violaceae) nos fragmentos de 100-ha e *Licania blackii*
480 (Chrysobalanaceae) nas bordas. O segundo tem relação com as oito espécies negativamente
481 afetadas pela fragmentação florestal e pela presença da borda: cinco pertencem à família
482 Chrysobalanaceae, duas à família Humiriaceae e uma à família Goupiaceae. O terceiro
483 aspecto se refere a espécie *Hirtella obidensis* que teve redução de suas populações em todas
484 as situações de tamanho de fragmento e presença de borda.

485 As duas espécies que tiveram aumento populacional pertencem a gêneros conhecidos
486 por serem comuns em áreas de ecótono da floresta amazônica com cerrado e em outros
487 biomas do país como a floresta Atlântica (Paula-Souza 2015; Sothers et al. 2015). *Rinorea*
488 *racemosa* é uma espécie típica de terra-firme, especialista de terrenos que sofrem seca

489 prolongada (Duque e Cavelier 2003) e altamente alelopática (Campbell et al. 1989). Tais
490 características podem conferir a ela habilidades competitivas superiores em condições de
491 fragmentação, visto que as interações solo-planta têm recentemente chamado a atenção de
492 cientistas quanto as suas influências sobre as dinâmicas populacionais de espécies arbóreas
493 (Bennett et al. 2017; Marden et al. 2017). Já o gênero *Licania* sp. é um dos mais ricos em
494 número de espécies e abundante na Amazônia (ter Steege et al. 2013) e em áreas de ecótonos
495 (Haidar et al. 2013), sendo que *Licania blackii* é comum em áreas de transição entre floresta
496 amazônica e cerrado (Brito et al. 2008; Haidar et al. 2013). Dessa forma, não surpreende que
497 *L. blackii* tenha tido suas populações crescendo nas bordas, já que espécies de hábitos
498 generalistas, adaptadas a condições de distúrbios, geralmente atingem maiores abundâncias
499 em áreas fragmentadas e sob efeito de borda (Laurance et al. 2002; Lopes et al. 2009; Lôbo et
500 al. 2011; Baynes et al. 2016).

501 Por outro lado, das oito espécies que tiveram decréscimo populacional observamos
502 que não houve distinção entre famílias ou gêneros, ou mesmo distinção entre o grau de
503 abundância das espécies na área de estudo. Dentre as espécies com declínio populacional,
504 cinco espécies pertencem à família Chrysobalanaceae, comum na área de estudo (Rankin-de-
505 Merona et al. 1992). Já as espécies *Vantanea deniseae* e *V. parviflora*, são de domínio
506 fitogeográfico restrito à Amazônia (Medeiros et al. 2015), portanto adaptadas às condições
507 específicas desse bioma o que poderia levar a maiores dificuldades de ambientação nas
508 condições de áreas fragmentadas. O resultado a princípio mais surpreendente seja de que
509 *Goupia glabra*, uma espécie de dossel (Walter 2015), considerada uma espécie “cicatrizante”
510 em áreas de distúrbios naturais por ser tipicamente pioneira de vida longa (Riera et al. 1990;
511 Bentos et al. 2008), tenha tido decréscimo populacional. No entanto, estudo comparando
512 respostas a fragmentação florestal de espécies pioneiras de vida curta e vida longa demonstrou
513 que *Goupia glabra* é mais afetada negativamente, em razão da proliferação inicial de

514 indivíduos jovens não reprodutivos, resultando ao longo do tempo em um déficit de adultos
515 com potencial de fazer a população crescer (Santos et al. 2012).

516 O fato de que espécies comuns também tenham sido afetadas negativamente pelos
517 efeitos dos fragmentos florestais e das bordas reforça a ideia de que respostas a fragmentação
518 podem ser espécie-específicas (Debinski e Holt 2000; Collins et al. 2009). Embora a
519 heterogeneidade dos dados não tenha sido significativa em nossa meta-análise, mostrando que
520 em geral as taxas populacionais das espécies são semelhantes, é importante ressaltar que
521 grandes variações no cálculo da proporção da resposta podem ser gerados a partir de pequenas
522 diferenças entre os estudos, que aqui seriam as espécies (Santos e Cunha 2013). Nossos
523 resultados mostraram que os efeitos da densidade inicial foram diferenciados entre os
524 fragmentos e a borda apenas para as populações abaixo de 10 indivíduos/ha, reforçando que
525 os efeitos da fragmentação podem ser mais drásticos para as populações menores (Santo-Silva
526 et al. 2016). No entanto, o refinamento das respostas espécie-por-espécie requer estudos mais
527 detalhados na escala filogenética e de traços funcionais das mesmas (Santos et al. 2014).

528

529 **5. CONCLUSÃO**

530 Este estudo contribuiu para o conhecimento sobre o efeito do tamanho do fragmento e
531 da borda florestal na dinâmica de populações de árvores longevas. Demonstramos que o
532 aumento da densidade populacional inicial afetou positivamente a probabilidade das
533 populações variarem e negativamente a probabilidade de crescerem. A densidade local prévia
534 à fragmentação florestal afetou de forma diferenciada as trajetórias populacionais de 55
535 espécies arbóreas para as populações com densidade inicial abaixo de 10 indivíduos/ha.
536 Encontramos duas espécies que apresentaram crescimento populacional e oito que
537 apresentaram declínio ao longo dos 29 anos.

538 Os padrões de resposta à densidade inicial indicam que houve mortalidade dependente
539 de densidade coespecífica para as espécies estudadas, e esse efeito ocorre independente de
540 tamanho de fragmento ou efeito de borda. No entanto, nas populações que tiveram registradas
541 densidades iniciais abaixo de 10 indivíduos/ha, o tamanho do fragmento e presença da borda
542 alteraram os padrões da dependência da densidade. Concluímos que a mortalidade dependente
543 da densidade também ocorre em indivíduos adultos de espécies arbóreas de longa vida e que
544 ela é influenciada pela fragmentação florestal em populações com densidade menor de 10
545 indivíduos/ha.

546 A proporção da resposta média foi negativa apenas nos fragmentos de 10-ha e nas
547 bordas. As duas espécies que apresentaram crescimento populacional intrínseco positivo são
548 comuns, enquanto que as oito espécies que apresentaram declínio populacional não possuem
549 características ecológicas únicas. As demais espécies mantiveram suas populações
550 relativamente estáveis ao longo dos 29 anos. Concluímos que o tamanho do fragmento e o
551 efeito de borda atingem as espécies independente dos táxons e que grande parte das espécies
552 conseguiram manter estáveis suas populações. No entanto, levando em conta que essas
553 populações estão em áreas sob efeito da fragmentação florestal, eventos estocásticos podem
554 ser dramáticos para as populações muito pequenas. Nesse tipo de situação, estabilidade com
555 baixa densidade populacional pode ser um risco iminente de extinção local.

556 Considerando que generalizações a respeito das respostas populacionais à
557 fragmentação florestal possam auxiliar na compreensão das mudanças proferidas às
558 comunidades arbóreas, ressaltamos que estudos refinando a escala de respostas espécie-
559 específicas são importantes para compreender padrões como este.

560

561 **6. REFERÊNCIAS**

562 Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to

- 563 habitat fragmentation: Review e synthesis through a meta-analysis. *Ecol Lett* 9:968–980.
564 doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x
- 565 Aizen MA, Feinsinger P (1994) Forest Fragmentation, Pollination, and Plant Reproduction in
566 a Chaco Dry Forest, Argentina. *Ecology* 75:330–351.
- 567 Aschero V, Morris WF, Vázquez DP, Alvarez JA, Villagra PE (2016) Demography and
568 population growth rate of the tree *Prosopis flexuosa* with contrasting grazing regimes in
569 the Central Monte Desert. *For Ecol Manage* 369:184–190. doi:
570 10.1016/j.foreco.2016.03.028
- 571 Bagchi R, Swinfield T, Gallery RE, Lewis OT, Gripenberg S, Narayan L, Freckleton RP
572 (2010) Testing the Janzen-Connell mechanism: Pathogens cause overcompensating
573 density dependence in a tropical tree. *Ecol Lett* 13:1262–1269. doi: 10.1111/j.1461-
574 0248.2010.01520.x
- 575 Baker TR, Phillips OL, Malhi Y, Almeida S, Arroyo L, Di Fiore A, Erwin T, Higuchi N,
576 Killeen TJ, Laurance SG, Laurance WF, Lewis SL, Monteagudo A, Neill DA, Nunez
577 Vargas P, Pitman NCA, Silva JNM, Vasquez Martinez R (2004) Increasing biomass in
578 Amazonian forest plots. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 359:353–365. doi:
579 10.1098/rstb.2003.1422
- 580 Barlow J, Lennox GD, Ferreira J, Berenguer E, Lees AC, Nally R Mac, Thomson JR, Ferraz
581 SF de B, Louzada J, Oliveira VHF, Parry L, Ribeiro de Castro Solar R, Vieira ICG,
582 Aragão LEOC, Begotti RA, Braga RF, Cardoso TM, Jr RC de O, Souza Jr CM, Moura
583 NG, Nunes SS, Siqueira JV, Pardini R, Silveira JM, Vaz-de-Mello FZ, Veiga RCS,
584 Venturieri A, Gardner TA (2016) Anthropogenic disturbance in tropical forests can
585 double biodiversity loss from deforestation. *Nature* 1–16. doi: 10.1038/nature18326
- 586 Baynes J, Herbohn J, Chazdon RL, Nguyen H, Firn J, Gregorio N, Lamb D (2016) Effects of
587 fragmentation and landscape variation on tree diversity in post-logging regrowth forests

- 588 of the Southern Philippines. *Biodivers Conserv*. doi: 10.1007/s10531-016-1098-6
- 589 Benitez-Malvido J (1998) Impact of Forest Fragmentation on Seedling Abundance in a
590 Tropical Rain Forest. *Conserv Biol* 12:380–389. doi: 10.1046/j.1523-1739.1998.96295.x
- 591 Benítez-Malvido J, Martínez-Ramos M, Dynamics B, Project F, Nacional I, Pesquisas D, Inpa
592 A (2003) Impact of Forest Fragmentation on Understory Plant Species Richness in
593 Amazonia. 17:389–400.
- 594 Bennett JA, Maherali H, Reinhart KO, Lekberg Y, Hart MM, Klironomos J (2017) Plant-soil
595 feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics. *Science*
596 (80-) 355:181–184.
- 597 Bentos T V, Mesquita RCG, Williamson GB (2008) Reproductive Phenology of Central
598 Amazon Pioneer Trees. *Trop Conserv Sci* 1:186–203.
- 599 Bierregaard RO, Lovejoy TE, Kapos V, dos Santos AA, Hutchings RW (1992) The biological
600 dynamics of tropical rainforest fragments : a prospective comparison of fragments and
601 continuous forest. *Bioscience* 42:859–866. doi: 10.2307/1312085
- 602 Brito ER, Martins S V, Oliveira-Filho AT, Silva E, Silva AF (2008) Estrutura fitossociológica
603 de um fragmento natural de floresta inundável em área de Campo Sujo , Lagoa da
604 Confusão , Tocantins. *Acta Amaz* 38:379–386.
- 605 Bruna EM (2003) Are plant populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests
606 with an Amazonian herb. *Ecology* 84:932–947.
- 607 Bruna EM, Fiske IJ, Trager MD (2009) Habitat fragmentation and plant populations : is what
608 we know demographically irrelevant ? *J Veg Sci* 20:569–576.
- 609 Bruna EM, Oli MK (2005) Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb:
610 life-table response experiments. *Ecology* 86:1816–1824.
- 611 Buckley YM, Ramula S, Blomberg SP, Burns JH, Crone EE, Ehrlén J, Knight TM,
612 Pichancourt JB, Quested H, Wardle GM (2010) Causes and consequences of variation in

- 613 plant population growth rate: a synthesis of matrix population models in a phylogenetic
614 context. *Ecol Lett* 13:1182–1197. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01506.x
- 615 Burkey T V. (1994) Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model.
616 *Oecologia* 97:533–540. doi: 10.1007/BF00325893
- 617 Camargo JLC, Kapos V (1995) Complex edge effects on soil moisture and microclimate in
618 central Amazonian forest. *J. Trop. Ecol.* 11:205–221.
- 619 Campbell DG, Richardson PM, Rosas Jr A (1989) Field screening for allelopathy in tropical
620 forest trees, particularly *Duroia hirsuta*, in the Brazilian Amazon. *Biochem Syst Ecol*
621 17:403–407.
- 622 Chauvel A, Lucas Y, Boulet R (1987) On the genesis of the soil mantle of the region of
623 Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43:234–241. doi: 10.1007/BF01945546
- 624 Chen L, Mi X, Comita LS, Zhang L, Ren H, Ma K (2010) Community-level consequences of
625 density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest. *Ecol*
626 *Lett* 13:695–704. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01468.x
- 627 Clark JS (2010) Individuals and variation needed for high species diversity in forest trees.
628 *Science* (80-) 1129–1132.
- 629 Collins CD, Brudvig LA, Foster BL, Cook WM, Damschen EI, Andrade A, Austin M,
630 Camargo JL, Driscoll DA, Holt RD, Laurance WF, Nicholls AO, Orrock JL (2017)
631 Fragmentation affects plant community composition over time. *Ecography (Cop)*
632 40:119–130. doi: 10.1111/ecog.02607
- 633 Collins CD, Holt RD, Foster BL, Ollins CAD, Olt RODH (2009) Patch size effects on plant
634 species decline in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* 90:2577–2588. doi:
635 10.1890/08-1405.1
- 636 Comita LS, Hubbell SP (2009) Local neighborhood and species' shade tolerance influence
637 survival in a diverse seedling bank. *Ecology* 90:328–334. doi: 10.1890/08-0451.1

- 638 Comita LS, Muller-Landau HC, Aguilar S, Hubbell SP (2010) Asymmetric density
639 dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science* (80-)
640 329:330–332. doi: 10.1126/science.1190772
- 641 Comita LS, Queenborough SA, Murphy SJ, Eck JL, Xu K, Krishnadas M, Beckman N, Zhu Y
642 (2014) Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: A meta-analysis of
643 experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *J*
644 *Ecol* 102:845–856. doi: 10.1111/1365-2745.12232
- 645 Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2011) Recruitment Near Conspecific Adults and the
646 Maintenance of Tree and Shrub Diversity in a Neotropical Forest Published by: The
647 University of Chicago Press for The American Society of Naturalists Stable URL :
648 <http://www.jstor.org/stable/2462609> . Your use . 140:261–286.
- 649 Condit R, Sukumar R, Hubbell SP, Foster RB (1998) Predicting Population Trends from Size
650 Distributions : A Direct Test in a Tropical Tree Community. *Am Nat* 152:495–509.
- 651 D'Angelo S a., Andrade ACS, Laurance SG, Laurance WF, Mesquita RCG (2004) Inferred
652 causes of tree mortality in fragmented and intact Amazonian forests. *J Trop Ecol*
653 20:243–246. doi: 10.1017/S0266467403001032
- 654 Debinski DM, Holt RD (2000) A survey and overview of habitat fragmentation experiments.
655 *Conserv Biol* 14:342–355.
- 656 Duque A, Cavellier J (2003) Strategies of tree occupation at a local scale in terra firme forest
657 in the Colombian Amazon..pdf. *Biotropica* 35:20–27. doi: 10.1111/j.1744-
658 7429.2003.tb00258.x
- 659 Embrapa Solos (2013) Sistema Brasileiro de Classificação de Solos, 3º. Serviço de Produção
660 de Informações - SPI
- 661 Fahrig L (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu Rev Ecol Environ*
662 *Syst* 34:487–515. doi: 10.1146/132419

- 663 Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *J*
664 *Biogeogr* 40:1649–1663. doi: 10.1111/jbi.12130
- 665 Ferreira L V., Laurance WF (1997) Effects of Forest Fragmentation on Mortality and Damage
666 of Selected Trees in Central Amazonia. *Conserv Biol* 11:797–801. doi: 10.1046/j.1523-
667 1739.1997.96167.x
- 668 Fricke EC, Wright SJ (2017) Measuring the demographic impact of conspecific negative
669 density dependence. *Oecologia*. doi: 10.1007/s00442-017-3863-y
- 670 Ghazoul J, McLeish M (2001) Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and
671 fragmentend habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecol* 153:335–345. doi:
672 10.1007/978-94-017-3606-0
- 673 Gilbert B, Laurance WF, Leigh Jr EG, Nascimento HEM (2006) Can Neutral Theory Predict
674 the Responses of Amazonian Tree Communities to Forest Fragmentation? *Am Nat*
675 168:304–317.
- 676 Haddad NM, Brudvig L a., Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton
677 JO, Austin MP, Collins CD, Cook WM, Damschen EI, Ewers RM, Foster BL, Jenkins
678 CN, King a. J, Laurance WF, Levey DJ, Margules CR, Melbourne B a., Nicholls a. O,
679 Orrock JL, Song D-X, Townshend JR (2015) Habitat fragmentation and its lasting
680 impact on Earth’s ecosystems. *Sci Adv* 1:1–9. doi: 10.1126/sciadv.1500052
- 681 Haidar RF, Fagg F, Pinto JR, Dias RR, Damasco G, Silva LCR, Fagg CW (2013) Florestas
682 estacionais e áreas de ecótono no estado do Tocantins , Brasil : parâmetros estruturais ,
683 classificação das fitofisionomias florestais e subsídios para conservação. *Acta Amaz*
684 43:261–290.
- 685 Harms KE, Wright SJ, Calderón O, Hernández a, Herre E a (2000) Pervasive density-
686 dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404:493–
687 495. doi: 10.1038/35006630

- 688 Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (MPB-32).
689 Princeton University Press
- 690 Hubbell SP (2013) Tropical rain forest conservation and the twin challenges of diversity and
691 rarity. *Ecol Evol* 3:3263–3274. doi: 10.1002/ece3.705
- 692 Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat*
693 104:501–528. doi: 10.1086/282687
- 694 Kapos V (1989) Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian
695 Amazon. *J Trop Ecol* 5:173. doi: 10.1017/S0266467400003448
- 696 Lau J, Ioannidis JPA, Schmid CH (1997) Systematic Review Series Series Editors:
697 Quantitative Synthesis in Systematic Reviews. *Ann Intern Med* 127:820–826. doi:
698 10.7326/0003-4819-127-9-199711010-00008
- 699 Laurance (2002) Hyperdynamism in fragmented habitats. *J Veg Sci* 13:595. doi:
700 10.1658/1100-9233(2002)013[0595:HIFH]2.0.CO;2
- 701 Laurance W, Delamônica P, Laurance S (2000) Rainforest fragmentation kills big trees.
702 *Nature* 404:836.
- 703 Laurance W, Ferreira LV, Rankin-de-Merona JM, Laurance SG (1998a) Rain forest
704 fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79:2032–
705 2040. doi: 10.1890/0012-9658(1998)079[2032:RFFATD]2.0.CO;2
- 706 Laurance WF (2008) Habitat fragmentation research has transcended island biogeographic
707 theory. *Biol Conserv* 141:1731–1744. doi: 10.1016/j.biocon.2008.05.011
- 708 Laurance WF, Camargo JLC, Luizão RCC, Laurance SG, Pimm SL, Bruna EM, Stouffer PC,
709 Williamson GB, Benítez-malvido J, Vasconcelos HL, Houtan KS Van, Zartman CE
710 (2011) The fate of Amazonian forest fragments : A 32-year investigation. *Biol Conserv*
711 144:56–67. doi: 10.1016/j.biocon.2010.09.021
- 712 Laurance WF, Curran TJ (2008) Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests:

- 713 A review and synthesis. *Austral Ecol* 33:399–408. doi: 10.1111/j.1442-
 714 9993.2008.01895.x
- 715 Laurance WF, Ferreira L V., Merona JMR-D, Laurance SG, Hutchings RW, Lovejoy TE
 716 (1998b) Effects of Forest Fragmentation on Recruitment Patterns in Amazonian Tree
 717 Communities. *Conserv Biol* 12:460–464. doi: 10.1046/j.1523-1739.1998.97175.x
- 718 Laurance WF, Nascimento HE., Laurance SG, Condit R, D'Angelo S, Andrade A (2004)
 719 Inferred longevity of Amazonian rainforest trees based on a long-term demographic
 720 study. *For Ecol Manage* 190:131–143. doi: 10.1016/j.foreco.2003.09.011
- 721 Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade A, Ewers RM, Harms KE, Luiza
 722 RCC, Kingdom U, Rouge B, Effects VE (2007) Habitat Fragmentation , Variable Edge
 723 Effects , and the Landscape-Divergence Hypothesis. *PLoS One*. doi:
 724 10.1371/journal.pone.0001017
- 725 Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade AC, Fearnside PM, Ribeiro JEL,
 726 Capretz RL (2006a) Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees.
 727 *Ecology* 87:469–482. doi: 10.1890/05-0064
- 728 Laurance, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade A, Giraldo JP, Lovejoy TE, Condit R,
 729 Chave J, Harms KE, Angelo SD (2006b) Rapid decay of tree-community composition in
 730 Amazonian forest fragments.
- 731 Laurance WIF, Andrade AS, Magrach A, Camargo JLC, Valsko JJ, Campbell M, Fearnside
 732 PM, Edwards W, Lovejoy TE, Laurance SG (2014) Long-term changes in liana
 733 abundance and forest dynamics in undisturbed Amazonian forests. *Ecology* 95:1604–
 734 1611.
- 735 Li L, Weiner J, Zhou D, Huang Y, Sheng L (2013) Initial density affects biomass-density and
 736 allometric relationships in self-thinning populations of *Fagopyrum esculentum*. *J Ecol*
 737 101:475–483. doi: 10.1111/1365-2745.12039

- 738 Lin L, Comita LS, Zheng Z, Cao M (2012) Seasonal differentiation in density-dependent
739 seedling survival in a tropical rain forest. *J Ecol* 100:905–914. doi: 10.1111/j.1365-
740 2745.2012.01964.x
- 741 Lôbo D, Leão T, Melo FPL, Santos AMM, Tabarelli M (2011) Forest fragmentation drives
742 Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Divers Distrib* 17:287–
743 296. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x
- 744 Lopes A V, Girão LC, Santos BA, Peres CA, Tabarelli M (2009) Long-term erosion of tree
745 reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biol Conserv*
746 142:1154–1165. doi: 10.1016/j.biocon.2009.01.007
- 747 Lovejoy TE, Bierregaard RO, Rylands AB, Malcon JR, Quintela CE, Harper LH, Brown KS,
748 Powell AH, Powell GVN, Schubart HOR, HAYS MB (1986) Edge and other effects of
749 isolation on Amazon forest fragments. M E Souté (ed), *Conserv Biol Sci scarcity Divers*
750 *Sinauer Press* 257–285.
- 751 Magnago LFS, Edwards DP, Edwards FA, Martins V, Laurance WF, Magrach A, Gerais M
752 (2014) Functional attributes change but functional richness is unchanged after
753 fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *J Ecol* 102:475–485. doi: 10.1111/1365-
754 2745.12206
- 755 Magnago LFS, Rocha MF, Meyer L, Martins SV, Meira-Neto JAA (2015) Microclimatic
756 conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large
757 Atlantic forest fragments. *Biodivers Conserv* 24:2305–2318. doi: 10.1007/s10531-015-
758 0961-1
- 759 Mangan SA, Schnitzer SA, Herre EA, Mack KML, Valencia MC, Sanchez EI, Bever JD
760 (2010) Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical
761 forest. *Nature* 466:752–5. doi: 10.1038/nature09273
- 762 Marden JH, Mangan SA, Peterson MP, Wafula E, Fescemyer HW, Der JP, Depamphilis CW,

- 763 Comita LS (2017) Ecological genomics of tropical trees : How local population size and
764 allelic diversity of resistance genes relate to immune responses, cosusceptibility to
765 pathogens, and negative density dependence. *Mol Ecol*. doi: 10.1111/mec.13999
- 766 Marques-Filho A de O, Ribeiro M de NG, Santos HM, Santos JM (1981) Estudos
767 climatologicos da reserva florestal Ducke-Manaus AM. - IV. Precipitação. *Acta Amaz.*
768 11:759–768.
- 769 Matthews ER, Schmit JP, Campbell JP (2016) Climbing vines and forest edges affect tree
770 growth and mortality in temperate forests of the U.S. Mid-Atlantic States. *For Ecol*
771 *Manage* 374:166–173. doi: 10.1016/j.foreco.2016.05.005
- 772 Matthies D, Bräuer I, Maibom W, Tschardt T (2004) Population size and the risk of local
773 extinction : Empirical evidence from rare plants. *Oikos* 105:481–488. doi:
774 10.1111/j.0030-1299.2004.12800.x
- 775 McConkey KR, O’Farrill G (2016) Loss of seed dispersal before the loss of seed dispersers.
776 *Biol Conserv* 201:38–49. doi: 10.1016/j.biocon.2016.06.024
- 777 Medeiros H, Holanda ASS, Amorim AMA (2015) Humiriaceae. In: *List. espécies da flora do*
778 *Bras.*
- 779 Melo FPL, Martínez-Salas E, Benítez-Malvido J, Ceballos G (2010) Forest fragmentation
780 reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of
781 southern Mexico. *J Trop Ecol* 26:35. doi: 10.1017/S0266467409990435
- 782 Mesquita RCG, Delamônica P, Laurance WF (1999) Effect of surrounding vegetation on
783 edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biol Conserv* 91:129–134.
- 784 Metz MR, Sousa WP, Valencia R (2010) Widespread density-dependent seedling mortality
785 promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology*
786 91:3675–3685. doi: 10.1890/08-2323.1
- 787 Nascimento HEM, Laurance WF (2004) Biomass dynamics in amazonian forest fragments.

- 788 Ecol Appl. doi: 10.1890/01-6003
- 789 Niissalo MA, Leong-Škorničková J, Khew GS, Webb EL (2017) Very small relict
790 populations suggest high extinction debt of gingers in primary forest fragments of a
791 tropical city. *Am J Bot* 104:182–189. doi: 10.3732/ajb.1600313
- 792 Olmsted I, Alvarez-Buylla ER (1995) Sustainable Harvesting of Tropical Trees : Demography
793 and Matrix Models of Two Palm Species in Mexico. *Ecol Appl* 5:484–500.
- 794 Paula-Souza J (2015) Violaceae. In: List. espécies da Flora do Bras.
795 <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB25008>. Accessed 14 May 2017
- 796 Peters HA (2003) Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative
797 density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecol Lett* 6:757–
798 765. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00492.x
- 799 Piao T, Chun JH, Yang HM, Cheon K (2015) Negative Density Dependence Regulates Two
800 Tree Species at Later Life Stage in a Temperate Forest. *PLoS One*. doi:
801 10.1371/journal.pone.0103344
- 802 Rankin-de-Merona JM., Prance GT., Hutchings RW., Silva MF., Rodrigues WA., Uehling
803 ME (1992) Preliminary results of a large-scale tree inventory of upland rain forest in the
804 Central Amazon. *Acta Amaz* 22:493–534.
- 805 Rees M, Condit R, Crawley M, Pacala S, Tilman D (2001) Long-Term Studies of Vegetation
806 Dynamics. *Science* (80-) 293:650–655. doi: 10.1126/science.1062586
- 807 Riera B, Puig H, Lescure J-P (1990) La dynamique de la forêt naturelle. *Bois forêts des Trop.*
808 219:69–78.
- 809 Rosenberg MS, Adams DC, Gurevitch J (1997) MetaWin: Statistical software for Meta-
810 Analysis Version 2. Sinauer Associates Inc, Sunderland
- 811 Santo-Silva EE, Almeida WR, Tabarelli M, Peres CA (2016) Habitat fragmentation and the
812 future structure of tree assemblages in a fragmented Atlantic forest landscape. *Plant Ecol*

- 813 217:1129–1140. doi: 10.1007/s11258-016-0638-1
- 814 Santos BA, Tabarelli M, Melo FPL, Camargo JLC, Andrade A, Laurance SG, Laurance WF
815 (2014) Phylogenetic impoverishment of Amazonian tree communities in an
816 experimentally fragmented forest landscape. *PLoS One*. doi:
817 10.1371/journal.pone.0113109
- 818 Santos EJJ, Cunha M (2013) Interpretação crítica dos resultados estatísticos de uma meta-
819 análise: estratégias metodológicas. *Millenium* 44:85–98. doi:
820 hdl.handle.net/10400.19/2273
- 821 Santos GGA, Santos BA, Nascimento HEM, Tabarelli M (2012) Contrasting Demographic
822 Structure of Short- and Long-lived Pioneer Tree Species on Amazonian Forest Edges.
823 *Biotropica* 44:771–778. doi: 10.1111/j.1744-7429.2012.00882.x
- 824 Sheffer E, Canham CD, Kigel J, Perevolotsky A (2013) Landscape-scale density-dependent
825 recruitment of oaks in planted forests : More is not always better. *Ecology* 94:1718–
826 1728.
- 827 Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol Evol* 19:605–611. doi:
828 10.1016/j.tree.2004.09.003
- 829 Sombroek W (2000) Amazon landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta*
830 *Amaz* 30:81–100.
- 831 Sothers C, Alves FM, Prance GT (2015) *Chrysobalanaceae*. In: *List. espécies da Flora do*
832 *Bras.* <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB16820>. Accessed 14 May
833 2017
- 834 Stamp N, Bradfield M, Li S, Alexander B (2004) Effect of Competition on Plant Allometry
835 and Defense. *Am Midl Nat* 151:50–64. doi: 10.1674/0003-
836 0031(2004)151[0050:EOCOPA]2.0.CO;2
- 837 ter Steege H, Pitman NCA, Sabatier D, Baraloto C, Salomão RP, Guevara JE, Phillips OL,

- 838 Castilho CV, Magnusson WE, Molino JF, Monteagudo A, Núñez Vargas P, Montero JC,
839 Feldpausch TR, Coronado ENH, Killeen TJ, Mostacedo B, Vasquez R, Assis RL,
840 Terborgh J, Wittmann F, Andrade A, Laurance WF, Laurance SGW, Marimon BS,
841 Marimon BH, Guimarães Vieira IC, Amaral IL, Brienen R, Castellanos H, Cárdenas
842 López D, Duivenvoorden JF, Mogollón HF, Matos FDA, Dávila N, García-Villacorta R,
843 Stevenson Diaz PR, Costa F, Emilio T, Levis C, Schiatti J, Souza P, Alonso A,
844 Dallmeier F, Montoya AJD, Fernandez Piedade MT, Araujo-Murakami A, Arroyo L,
845 Gribel R, Fine PVA, Peres CA, Toledo M, Aymard C GA, Baker TR, Cerón C, Engel J,
846 Henkel TW, Maas P, Petronelli P, Stropp J, Zartman CE, Daly D, Neill D, Silveira M,
847 Paredes MR, Chave J, Lima Filho DA, Jørgensen PM, Fuentes A, Schöngart J, Cornejo
848 Valverde F, Di Fiore A, Jimenez EM, Peñuela Mora MC, Phillips JF, Rivas G, van
849 Andel TR, von Hildebrand P, Hoffman B, Zent EL, Malhi Y, Prieto A, Rudas A, Ruschel
850 AR, Silva N, Vos VA, Zent S, Oliveira AA, Schutz AC, Gonzales T, Trindade
851 Nascimento M, Ramirez-Angulo H, Sierra R, Tirado M, Umaña Medina MN, van der
852 Heijden G, Vela CIA, Vilanova Torre E, Vriesendorp C, Wang O, Young KR, Baider C,
853 Balslev H, Ferreira C, Mesones I, Torres-Lezama A, Urrego Giraldo LE, Zagt R,
854 Alexiades MN, Hernandez L, Huamantupa-Chuquimaco I, Milliken W, Palacios Cuenca
855 W, Pauletto D, Valderrama Sandoval E, Valenzuela Gamarra L, Dexter KG, Feeley K,
856 Lopez-Gonzalez G, Silman MR (2013) Hyperdominance in the Amazonian tree flora.
857 *Science* (80-) 342:1243092. doi: 10.1126/science.1243092
- 858 Terborgh JW (2012) Enemies Maintain Hyperdiverse Tropical Forests. *Am Nat* 179:303–314.
859 doi: 10.1086/664183
- 860 Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak M a. (1994) Habitat destruction and the extinction
861 debt. *Nature* 371:65–66.
- 862 Tye MR, Menges ES, Weekley C, Quintana-Ascencio PF, Salguero-Gómez R (2016) A

- 863 demographic ménage à trois: interactions between disturbances both amplify and
864 dampen population dynamics of an endemic plant. *J Ecol* 104:1778–1788. doi:
865 10.1111/1365-2745.12642
- 866 Walter BMT (2015) Goupiaceae. In: List. espécies da Flora do Bras.
867 <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB84062>.
- 868 White J, Harper JL (1970) Correlated Changes in Plant Size and Number. *J od Ecol* 58:467–
869 485.
- 870 Wright SJ, Wright J (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of
871 species coexistence. *Oecologia* 130:1–14. doi: 10.1007/s004420100809
- 872 Zambrano J, Iida Y, Howe R, Lin L, Umana MN, Wolf A, Worthy SJ, Swenson NG (2017)
873 Neighbourhood defence gene similarity effects on tree performance: a community
874 transcriptomic approach. *J Ecol* 105:616–626. doi: 10.1111/1365-2745.12765
- 875 Zambrano J, Salguero-Gómez R (2014) Forest Fragmentation Alters the Population Dynamics
876 of a Late-successional Tropical Tree. *Biotropica* 46:1–9.
- 877 Zhu K, Woodall CW, Monteiro JVD, Clark JS (2015) Prevalence and strength of density-
878 dependent tree recruitment. *Ecology* 96:2319–2327. doi: 10.1890/14-1780.1
- 879 Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and
880 extensions in ecology with R. Springer, New York
- 881
- 882

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Lista das 55 espécies estudadas e suas respectivas famílias. Cores abaixo das famílias e números nas espécies indicam os códigos utilizados nos gráficos de proporção da resposta da meta-análise.

Família	Código	Espécie
CARYOCARACEAE (vermelho)	1	<i>Caryocar glabrum</i> (Aubl.) Pers.
	2	<i>Caryocar pallidum</i> A. C. Smith
	3	<i>Caryocar villosum</i> (Aubl.) Pers.
CHRYSOBALANACEAE (verde)	4	<i>Couepia caryophylloides</i> Benoist
	5	<i>Couepia elata</i> Ducke
	6	<i>Couepia excelsa</i> Ducke
	7	<i>Couepia guianensis</i> Aubl.
	8	<i>Couepia habrantha</i> Standl.
	9	<i>Couepia longipendula</i> Pilger
	10	<i>Couepia robusta</i> Huber
	11	<i>Hirtella obidensis</i> Ducke
	12	<i>Hirtella rodriguesii</i> Prance
	13	<i>Licania apetala</i> (E. Mey.) Fritsch
	14	<i>Licania blackii</i> Prance
	15	<i>Licania bracteata</i> Prance
	16	<i>Licania canescens</i> Benoist
	17	<i>Licania caudata</i> Prance
	18	<i>Licania fanshawei</i> Prance
	19	<i>Licania heteromorpha</i> Benth.
	20	<i>Licania hirsuta</i> Prance
	21	<i>Licania hypoleuca</i> Benth.
	22	<i>Licania impressa</i> Prance
	23	<i>Licania kunthiana</i> Hook.f.
	24	<i>Licania laevigata</i> Prance
	25	<i>Licania laxiflora</i> Fritsch
	26	<i>Licania longistyla</i> (Hook.f.) Fritsch
	27	<i>Licania micrantha</i> Miq.
	28	<i>Licania minutiflora</i> (Sagot) Fritsch
	29	<i>Licania niloi</i> Prance
	30	<i>Licania oblongifolia</i> Standl.
	31	<i>Licania occultans</i> Prance
	32	<i>Licania octandra</i> (Hoffmans. ex Roem. & Schult.) Kuntze
33	<i>Licania pallida</i> Spruce ex Sagot	
34	<i>Licania rodriguesii</i> Prance	
35	<i>Licania rufescens</i> Klotzsch ex Fritsch	
36	<i>Licania sandwithii</i> Prance	
37	<i>Licania sprucei</i> (Hook. f.) Fritsch	
38	<i>Licania unguiculata</i> Prance	
39	<i>Parinari excelsa</i> Sabine	
40	<i>Parinari parvifolia</i> Sandwith	
DICHAPETALACEAE (azul)	41	<i>Tapura amazonica</i> Poepp. & Endl.
	42	<i>Tapura guianensis</i> Aubl.
GOUPIACEAE (laranja)	43	<i>Goupia glabra</i> Aubl.
HUMIRIACEAE (lilás)	44	<i>Duckesia verrucosa</i> (Ducke) Cuatrec
	45	<i>Endopleura uchi</i> (Huber) Cuatrec
	46	<i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.
	47	<i>Sacoglottis mattogrossensis</i> Malme
	48	<i>Vantanea deniseae</i> W. A. Rodrigues
	49	<i>Vantanea macrocarpa</i> Ducke
	50	<i>Vantanea micrantha</i> Ducke
	51	<i>Vantanea parviflora</i> Lam.
	52	<i>Amphirrhox longifolia</i> (A. St.-Hil.) Spreng.
VIOLACEAE (marrom)	53	<i>Rinorea flavescens</i> (Aubl.) Kuntze
	54	<i>Rinorea guianensis</i> Aubl.
	55	<i>Rinorea racemosa</i> (Mart.) Kuntze

Tabela S2. Tabela de seleção de cada modelo GLMM ajustado para as variáveis de efeito fixos sobre a taxa de crescimento populacional (λ) contendo os modelos candidatos para probabilidade de, respectivamente, alteração populacional e crescimento populacional de acordo com efeito do tamanho do fragmento (A, B) e efeito de borda (C, D). Modelo final selecionado está grifado. Siglas: Tam.Frag =Tamanho do fragmento, Ef.Borda =Efeito de borda, Dens.Inic =Densidade populacional inicial, int = intercepto, gl = grau de liberdade.

MODELO EFEITO TAMANHO: Taxa Cresc. populacional ~ Tamanho do fragmento * Densidade inicial

A) Probabilidade de alteração populacional

Modelo	(Int)	Tam.Frag.	Dens.Inic.	Tam.Frag:Dens.Inic.	gl	logLik	AICc	delta	peso
4	-0.9301	+	0.2356		7	-1065.86	2145.8	0	0.749
8	-0.9022	+	0.2208	+	10	-1064.49	2149.1	3.33	0.141
3	-0.4653		0.2364		4	-1070.8	2149.6	3.85	0.109

B) Probabilidade de crescimento populacional

Modelo	(Int)	Tam.Frag.	Dens.Inic.	Tam.Frag:Dens.Inic.	gl	logLik	AICc	delta	peso
4	0.0056	+	-0.3878		7	-423.072	860.3	0	0.458
3	-0.0423		-0.3943		4	-426.272	860.6	0.3	0.393
8	-0.2498	+	-0.2444	+	10	-421.122	862.5	2.25	0.149

MODELO EFEITO DE BORDA: Taxa Cresc. populacional ~ Presença da borda * Densidade inicial

C) Probabilidade de alteração populacional

Modelo	(Int)	Ef.Borda	Dens.Inic.	Ef.Borda:Dens.Inic.	df	logLik	AICc	delta	peso
4	-0.9824	+	0.5081		5	-426.646	863.4	0	0.734
8	-0.9755	+	0.5026	+	6	-426.642	865.4	2.03	0.266

D) Probabilidade de crescimento populacional

Modelo	(Int)	Ef.Borda	Dens.Inic.	Ef.Borda:Dens.Inic.	df	logLik	AICc	delta	peso
8	-0.611	+	-0.1597	+	6	-213.002	438.2	0	0.513
4	-0.4114	+	-0.2755		5	-214.443	439	0.82	0.341
3	-0.7584		-0.2524		4	-216.334	440.8	2.55	0.143
2	-0.9368	+			4	-221.014	450.1	11.91	0.001
1	-1.189				3	-222.054	450.2	11.95	0.001

885

886

Tabela S3. Sumários dos melhores modelos lineares generalizados mistos (GLMM) ajustados para os efeitos das variáveis aleatórias sobre a taxa de crescimento populacional (λ) nas abordagens de efeito de tamanho do fragmento e efeito de borda.

Abordagem	Efeito aleatório	Probabilidade de alteração		Probabilidade de crescimento	
		Estimativa	EP	Estimativa	EP
Efeito do tamanho	Reserva:Tam.Frag.	3.22E-02	1.79E-01	0.03491	0.1868
	Tamanho do fragmento	0.00E+00	0.00E+00	0	0
Efeito de borda	Reserva:Tam.Frag.	1.87E-01	4.32E-01	0	0
	Tamanho do fragmento	1.49E-09	3.86E-05	0.002617	0.0511

887

888

Tabela S4. Proporção da resposta para cada espécie nos diferentes tamanhos de fragmentos e na borda ordenadas do maior ao menor valor nos fragmentos de 100-ha.

Espécie	Família	Tamanho fragmento		Borda
		100-ha	10-ha	
<i>Rinorea racemosa</i>	Violaceae	1.1606	0.3424	0.0085
<i>Couepia robusta</i>	Chrysobalanaceae	0.2877	0.2877	0.2042
<i>Couepia elata</i>	Chrysobalanaceae	0.2719	-0.3567	-0.1424
<i>Amphirrhox longifolia</i>	Violaceae	0.2436	-0.1484	0.0741
<i>Couepia caryophylloides</i>	Chrysobalanaceae	0.2395	-0.1659	-0.0482
<i>Licania caudata</i>	Chrysobalanaceae	0.1924	-0.0561	-0.1637
<i>Caryocar villosum</i>	Caryocaraceae	0.1823	-0.4054	-0.1590
<i>Licania laxiflora</i>	Chrysobalanaceae	0.1823	0.1335	-0.3190
<i>Sacoglottis guianensis</i>	Humiriaceae	0.1805	0.2231	-1.5274
<i>Caryocar glabrum</i>	Caryocaraceae	0.1791	-0.0298	-0.5346
<i>Tapura amazonica</i>	Dichapetalaceae	0.1729	-0.1643	0.4418
<i>Parinari excelsa</i>	Chrysobalanaceae	0.1491	-0.4700	-0.5108
<i>Licania longistyla</i>	Chrysobalanaceae	0.1490	0.1335	-0.2540
<i>Vantanea micrantha</i>	Humiriaceae	0.1335	0.3159	-0.3005
<i>Caryocar pallidum</i>	Caryocaraceae	0.1292	-0.2993	-0.3965
<i>Licania oblongifolia</i>	Chrysobalanaceae	0.1110	-0.1548	-0.5726
<i>Licania heteromorpha</i>	Chrysobalanaceae	0.0985	-0.1121	-0.0859
<i>Licania octandra</i>	Chrysobalanaceae	0.0870	-0.4054	0.5570
<i>Endopleura uchi</i>	Humiriaceae	0.0831	0.0615	-0.1170
<i>Licania fanshawei</i>	Chrysobalanaceae	0.0817	-0.4213	0.0175
<i>Licania pallida</i>	Chrysobalanaceae	0.0689	-0.1515	-0.0753
<i>Licania rodriguesii</i>	Chrysobalanaceae	0.0646	-0.2231	-0.1335
<i>Licania hirsuta</i>	Chrysobalanaceae	0.0645	-0.1823	-0.1082
<i>Vantanea macrocarpa</i>	Humiriaceae	0.0572	0.2579	-0.0572
<i>Sacoglottis mattogrossensis</i>	Humiriaceae	0.0378	0.1006	0.3878
<i>Rinorea guianensis</i>	Violaceae	0.0372	-0.1643	-0.1658
<i>Licania impressa</i>	Chrysobalanaceae	0.0356	0.0847	0.1278
<i>Licania canescens</i>	Chrysobalanaceae	0.0157	0.2076	0.1252
<i>Couepia excelsa</i>	Chrysobalanaceae	0.0121	-0.1018	0.2617
<i>Licania kunthiana</i>	Chrysobalanaceae	0.0000	-0.1053	0.2451
<i>Couepia longipendula</i>	Chrysobalanaceae	-0.0014	-0.8837	-0.6405
<i>Licania bracteata</i>	Chrysobalanaceae	-0.0578	-0.2120	-0.4055
<i>Couepia guianensis</i>	Chrysobalanaceae	-0.0949	0.1124	-0.4033
<i>Licania unguiculata</i>	Chrysobalanaceae	-0.1053	-0.2231	-0.1329
<i>Licania blackii</i>	Chrysobalanaceae	-0.1054	0.2877	-0.6286
<i>Licania sandwithii</i>	Chrysobalanaceae	-0.1138	-0.3245	0.2017
<i>Vantanea parviflora</i>	Humiriaceae	-0.2364	-0.3303	0.1972
<i>Hirtella obidensis</i>	Chrysobalanaceae	-0.2703	-0.3717	-0.1901
<i>Goupia glabra</i>	Goupiaceae	-0.3490	-0.2715	0.0408
<i>Licania hypoleuca</i>	Chrysobalanaceae	-0.3567	0.2877	-0.3727
<i>Vantanea deniseae</i>	Humiriaceae	-0.3930	-1.4916	-0.2659
<i>Hirtella rodriguesii</i>	Chrysobalanaceae	-0.4268	-0.1050	-0.2588
<i>Licania niloi</i>	Chrysobalanaceae	-0.4700	-0.4054	-0.3646
<i>Licania occultans</i>	Chrysobalanaceae	-0.5108	0.0488	-0.2231
<i>Licania laevigata</i>	Chrysobalanaceae	-0.5109	0.4054	-0.3830
<i>Licania micrantha</i>	Chrysobalanaceae	-0.6673	-0.4585	-0.1420
<i>Licania sprucei</i>	Chrysobalanaceae	-0.7332	0.1176	0.0233
<i>Couepia habrantha</i>	Chrysobalanaceae			0.0535
<i>Duckesia verrucosa</i>	Humiriaceae			0.1817
<i>Licania apetala</i>	Chrysobalanaceae			0.0759
<i>Licania minutiflora</i>	Chrysobalanaceae			-0.6072
<i>Licania rufescens</i>	Chrysobalanaceae			-1.1139
<i>Parinari parvifolia</i>	Chrysobalanaceae			0.3741
<i>Rinorea flavescens</i>	Violaceae			0.6275
<i>Tapura guianensis</i>	Dichapetalaceae			-0.6224

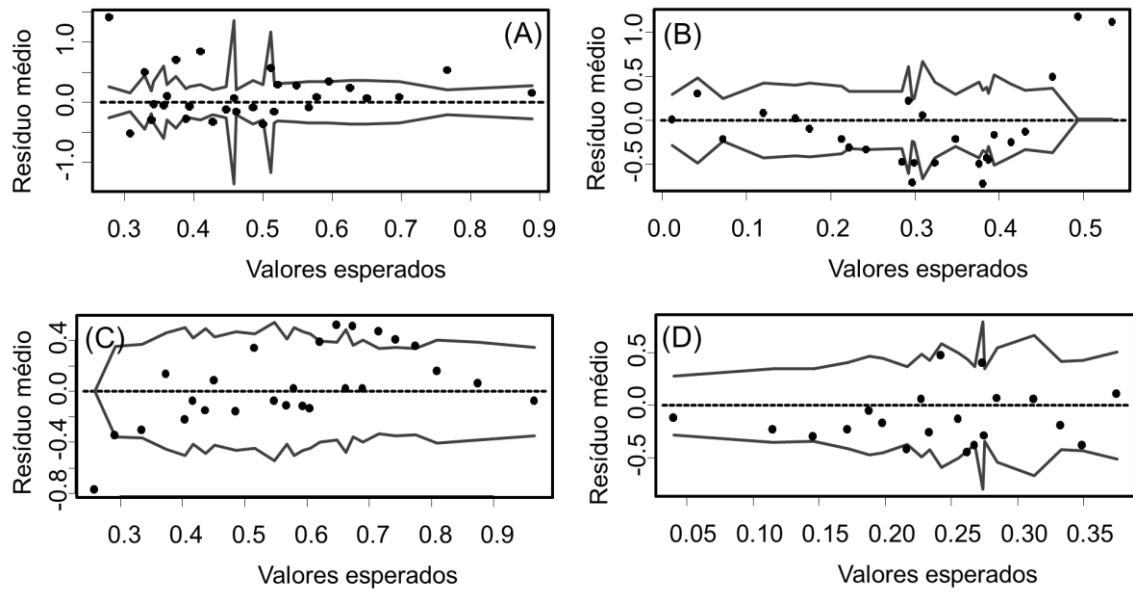


Fig. S1. Conjunto de resíduos dos modelos lineares generalizados mistos (GLMM) ajustados para testar o efeito do tamanho do fragmento e da densidade inicial sobre a probabilidade de alteração populacional (A) e crescimento populacional (B), e da presença da borda sobre a probabilidade de alteração populacional (C) e crescimento populacional (D).