

# RESSALVA

Atendendo solicitação do autor,  
o texto completo desta tese será  
disponibilizado somente a partir  
de 16/10/2022.

---

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE**

---

**O PAPEL DA DISPERSÃO DE SEMENTES POR AVES NA MANUTENÇÃO DA  
DIVERSIDADE DE PLANTAS DE UMA FLORESTA TROPICAL**

**Paulo Henrique Santos Araujo Camargo**

Rio Claro – SP  
Setembro – 2020

**PAULO HENRIQUE SANTOS ARAUJO CAMARGO**

**O PAPEL DA DISPERSÃO DE SEMENTES POR AVES NA MANUTENÇÃO  
DA DIVERSIDADE DE PLANTAS DE UMA FLORESTA TROPICAL**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, campus Rio Claro, como requisito para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Biodiversidade.

**Orientador:** Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo  
Ferreira

Rio Claro – SP  
Setembro – 2020

C172p

Camargo, Paulo Henrique Santos Araujo

O papel da dispersão de sementes por aves na manutenção da diversidade de plantas de uma floresta tropical / Paulo Henrique Santos Araujo Camargo. -- Rio Claro, 2020

284 p. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientador: Marco Aurélio Pizo Ferreira

1. Florestas tropicais. 2. Mata Atlântica. 3. Frugivoria. 4. Dispersão de sementes. 5. Restauração florestal. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: O PAPEL DA DISPERSÃO DE SEMENTES POR AVES NA MANUTENÇÃO DA DIVERSIDADE DE PLANTAS DE UMA FLORESTA TROPICAL

AUTOR: PAULO HENRIQUE SANTOS ARAUJO CAMARGO

ORIENTADOR: MARCO AURELIO PIZO FERREIRA

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE, área: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. MARCO AURELIO PIZO FERREIRA (Participação Virtual)  
Departamento de Biodiversidade / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Prof. Dr. MILTON CEZAR RIBEIRO (Participação Virtual)  
Departamento de Biodiversidade / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Prof. Dr. ALEXANDER VICENTE CHRISTIANINI (Participação Virtual)  
Departamento de Ciências Ambientais / Universidade Federal de São Carlos - Câmpus de Sorocaba / SP



Profa. Dra. DÉBORA CRISTINA ROTHER (Participação Virtual)  
Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal / Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz - Piracicaba/SP



Prof. Dr. LUCAS NAVARRO PAOLUCCI (Participação Virtual)  
Departamento de Biologia Geral - Centro de Ciências Biológicas e da Saúde / Universidade Federal de Viçosa - MG



Rio Claro, 16 de outubro de 2020

*Aos pais mais maravilhosos do mundo,  
Sidney e Ofélia;  
Aos melhores irmãos que já nasceram,  
José Eduardo e Matheus;  
Aos meus sobrinhos Aninha, Tê, Lu e  
Francisquinho;  
À Dani, minha namorada, amiga e  
incentivadora.*

## **Agradecimentos**

Muitas pessoas me ajudaram ao longo desses anos em que desenvolvi essa tese. Por isso, gostaria de deixar aqui meus agradecimentos a todos vocês que tornaram tudo mais fácil.

Agradeço a Deus que, em sua infinita misericórdia, me permitiu chegar até aqui. Obrigado por me guiar, me inspirar, me dar forças nos momentos de fraqueza e me proteger.

Agradeço aos meus pais, Sidney e Ofélia, por tantas lutas durante todos os anos de minha formação. Obrigado por serem exemplos de pais, pelo amor, carinho, compreensão e orações. Obrigado por sempre me apoiarem e me incentivarem em tudo. Obrigado também por me ajudarem a localizar as propriedades rurais para a pesquisa, pela ajuda com o carro para facilitar meus campos. Obrigado por tudo, vocês foram fundamentais para a conclusão de mais esta etapa da minha vida. Esta conquista também é nossa! Amo vocês!

Ao meu orientador, Marco Aurélio Pizo, por ter confiado em mim à sua orientação, por sua paciência com minhas dificuldades, pela convivência sempre agradável, por sua objetividade na construção dessa tese e nos seus ensinamentos, por todo aprendizado durante todos esses anos. Serei sempre grato, Marco!

Ao meu supervisor no exterior, Tomás Carlo, que se tornou um grande amigo. Por ter me recebido na sua casa, me emprestado o carro e seus perros Tucky e Exu, pelo qual também agradeço sua esposa Nereyda. Agradeço ainda, pela tentativa de churrasco brasileiro hehe e por todo aprendizado e contribuição ao meu trabalho, com certeza, fez toda a diferença no resultado obtido. ¡Dale!

Ao Prof. Pedro Brancalion pela ajuda no delineamento do projeto, na escolha das espécies plantas dos experimentos e pela colaboração nos manuscritos.

Aos meus irmãos, Zédu e Matheus, pela amizade, pelo carinho, incentivo, pelos conselhos e torcida. Por muitas vezes renunciarem a coisas em função da minha formação. Zé, obrigado por ir buscar as plantas comigo e por transportar as madeiras para o campo. Matheus, obrigado por ir a campo comigo, me ajudar a capinar e arrumar as cercas. Amo vocês! Agradeço também minhas cunhadas, Juliana e Alexia, por sempre torcerem por mim.

Às minhas sobrinhas Ana Clara, Maria Teresa e Luísa, minhas três “ajudantes de campo” e meu sobrinho José Francisco, riquezas da minha vida, por me ensinarem uma nova forma de amor, por serem motivos de minha alegria e por me inspirarem a seguir em frente sempre.

À Dani, por ser minha namorada e amiga, estando ao meu lado e sempre me apoiando em tudo. Por estar desde o momento da prova do doutorado até a conclusão, por me ajudar a

pintar a casa e arrumar tudo bonitinho. Por suportar minhas ausências físicas – não foi fácil ficar longe durante meu período no exterior – e ausências afetivas (mesmo eu estando presente fisicamente). Pelas companhias em campo, ajuda em triar os materiais, pelas críticas, sugestões trabalho. Simplesmente, por me dar carinho e amor. Te amo!

Aos meus queridos sogros, Daniel e Jane, e aos meus cunhados, Daniel Jr. e Mariana, pelo carinho, pela ajuda com minha “casinha” em Rio Claro, pelas velas acesas, torcida para tudo dar certo sempre e por serem minha segunda casa. Muito obrigado por tudo.

À minha amada e saudosa vizinha Arminda, que mesmo com pouco estudo e sem entender o que eu fazia, sempre torceu para as “plantinhas vingarem”. Te amo para sempre, Vó!

Agradeço às pessoas que me ajudaram na busca pelas propriedades e pelo contato com seus proprietários: Airi G. Basso, Francis Dantas Avelino, Gustavo Araujo de Oliveira, Juliana G. Basso de Araujo, Lucas Miguel de Camargo, Luiz Fernando I. Negrão, Mario R. V. de Albuquerque, Romildo Agapto, Vantuil R. A. Aires e Welington Lucas de Oliveira.

Agradeço imensamente a todos os proprietários que gentilmente cederam suas áreas para a realização deste trabalho: Adilson Carmignani, Antonio César Bragagnolo (*in memoriam*), Cacildo Maiolo, Flavia Blattler, Giancarlo Di Croce, Jacob Liebe, João Carlos L. R. Menck, João Gallo, José Fernandez, José Nivaldo Mantelato, Wilson Bumaruf (*in memoriam*) e Marlene Landucci, Luiz Gonzaga M. de Napoli. Agradeço ainda, aos funcionários das fazendas, em especial ao Branco, Dedé e João Carlos, que tanto me ajudaram em campo.

Agradeço ao Sidnei Negrão, seu Clementino e toda a equipe que me ajudaram durante a instalação dos experimentos. Agradeço também ao Victor F. G. Vieira e ao Cedraique Alves de S. Filho que gentilmente transportaram os palanques de madeira até as propriedades.

Agradeço ao Elton J. T. Muniz, Laís Petri, Osni B. Cafundó e Vanessa M. Silva pela ajuda com a identificação das plantas e sementes.

Ao Prof. Milton Ribeiro e ao Rafael Souza (Urucum) que gentilmente me emprestaram algumas câmeras-trap.

Aos queridos amigos Henrique Machado (Fofão) e Ricardo Agapito que muito me ajudaram em campo.

Aos colegas de laboratório Ana, Liana, Natália, em especial ao Erison Carlos, que tanto me ajudou com entregas de documentos. Também aos colegas de laboratório nos EUA, em especial, Walter e Mitzy. Aos colegas, Raul, Larissa, Vitinho, Mineiro e a todos os demais colegas que convivi durante o doutorado.

Aos Professores Mauro Galetti, Miltinho Ribeiro, Alexander V. Christianini, Débora C. Rother e Lucas N. Paolucci membros da banca de qualificação/defesa pela leitura crítica e sugestões para melhoria deste trabalho.

À Universidade Estadual Paulista (Unesp) e ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Biodiversidade que ofereceram suporte em diversas áreas para minha pesquisa. Da mesma forma, gostaria de agradecer a todos os professores do programa pela inestimável contribuição à minha formação. Agradeço ainda, à Ivana T. Brandt, supervisora da seção técnica de pós-graduação e à

Maria Cristina A. Antunes, secretária do departamento de Ecologia, sempre eficientes em seus trabalhos. Agradeço aos faxineiros, aos cozinheiros do RU e a todos os funcionários da Unesp que são responsáveis pelo nosso bem-estar dentro da Universidade.

À minha querida cidade de Paranapanema, “cidade poema, das tardes serenas, do céu multicolor, Paranapanema, meu berço querido, meu torrão florido, meu mundo de amor” (Dino Franco e João Carvalho). À minha “Princesinha do Vale”, todo meu agradecimento pelas suas belezas naturais pouco reconhecidas e, ainda, por permitir fazer minha pesquisa no “quintal de casa”.

Às agências que financiaram meu projeto. À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo auxílio à pesquisa, Processo 2016/17194-0. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. Agradeço à CAPES pela bolsa de doutorado e pela bolsa de doutorado sanduíche no exterior (PDSE), através da qual tive a oportunidade de passar um período na Penn State University (EUA).

## Resumo

A diversidade das florestas tropicais é fortemente moldada por interações mutualísticas envolvendo plantas e frugívoros que dispersam suas sementes. No entanto, ainda é pouco conhecido como frugívoros podem afetar os padrões de dispersão de sementes, a composição da comunidade de plantas e a coexistência de espécies em paisagens de floresta tropical. Outra lacuna no nosso conhecimento é entender como a variação das características de plantas e frugívoros ligadas a dispersão de sementes se combinam para estruturar as redes de interações. E ainda, como essa combinação de características de plantas e frugívoros podem ser aproveitadas na restauração florestal. Assim, ao longo de três capítulos, tentei elucidar cada uma dessas lacunas no nosso conhecimento através de um extensivo trabalho de campo em 12 paisagens fragmentadas na Mata Atlântica. Monitorei a produção de sementes dispersas por aves e a abundância de aves em fragmentos florestais, e amostréi a chuva de sementes e a atividade de aves atraídos para núcleos de árvores experimentais estabelecidos em pastagens adjacentes. No capítulo 1, mostro que a dispersão de sementes por aves pode ser manipulada em projetos de restauração com base na combinação de características entre plantas e aves, a fim acelerar a recuperação da floresta. No capítulo 2, mostro que os frutos proporcionalmente raros em fragmentos de Mata Atlântica têm uma probabilidade maior do que o esperado de dispersão de sementes devido ao efeito equalizador proporcionado por aves frugívoras, e que este efeito é aumentado com a diversidade de aves. Finalmente, no capítulo 3, mostro que uma maior diversidade funcional de aves e plantas permite uma maior correspondência de características e uma rede de interações mais conectada, o que proporciona uma maior riqueza funcional da chuva de sementes. Em conclusão, essa tese contribui para o nosso entendimento sobre o papel da dispersão de sementes por aves na manutenção da diversidade estrutural e funcional de plantas, bem como para a resiliência de uma floresta tropical.

**Palavras-chave:** dependência de densidade negativa, diversidade funcional, interação planta-ave, manutenção da diversidade, mutualismos, restauração florestal, sucessão florestal.

## Abstract

The diversity of tropical forests is strongly shaped by mutualistic interactions involving plants and frugivores that disperse their seeds. However, little is known on how frugivores can affect seed dispersal patterns, plant community composition and species coexistence in tropical forest landscapes. Another gap in our knowledge is to understand how the trait diversity of plant and frugivores match to structure interaction networks, and how this plant-bird trait-matching can be used in forest restoration. Thus, over three chapters, I tried to clarify each of these knowledge gaps through extensive fieldwork in 12 fragmented landscapes in the Atlantic Forest. I monitored the production of bird-dispersed seeds and bird abundance in forest fragments and sampled the seed rain and the activity of birds attracted to experimental tree nuclei established in adjacent pastures. In chapter 1, I show that seed dispersal by birds can be manipulated in restoration projects through the plant-bird trait-matching to accelerate forest recovery. In chapter 2, I show that proportionally rare fruit resources in fragments of the Atlantic Forest have a greater than expected probability of seed dispersal due to the equalizing effect provided by frugivorous birds and that this effect is increased with bird diversity. Finally, in Chapter 3, I show that a greater functional diversity of birds and plants allows for a greater trait-matching and a more connected interaction network, which creates a greater functional richness in the seed rain. In conclusion, this thesis contributes to our understanding of the role of seed dispersal by birds in maintaining the structural and functional diversity of plants as well as the resilience of a tropical forest.

**Keywords:** forest restoration, forest succession, functional diversity, maintenance of diversity, mutualisms, negative density-dependence, plant-bird interaction

## SUMÁRIO

|  |            |
|--|------------|
| <b>1 Introdução Geral .....</b>  | <b>12</b>  |
| 1.1 Padrões de diversidade .....   | 12         |
| 1.2 Frugivoria e dispersão de sementes.....  | 15         |
| 1.3 Diversidade Funcional .....  | 19         |
| 1.4 Papel dos frugívoros na regeneração florestal .....  | 22         |
| <b>2 Objetivos e estrutura da tese .....</b>   | <b>23</b>  |
| <b>3 Material e Métodos.....</b>   | <b>24</b>  |
| 3.1 Área de estudo.....  | 24         |
| <br>   |            |
| <b>Capítulo 1. Fruit traits of pioneer trees structure seed dispersal across distances on<br/>tropical deforested landscapes: implications for restoration.....</b>  | <b>26</b>  |
| Introduction .....   | 30         |
| Materials and methods.....   | 33         |
| Results .....  | 37         |
| Discussion.....  | 40         |
| References .....   | 45         |
| Supplementary material.....  | 60         |
| <br>   |            |
| <b>Capítulo 2. Frugivore diversity promotes plant diversity by magnifying equalizing<br/>effects on the seed rain on deforested tropical landscapes.....</b>   | <b>76</b>  |
| Introduction .....   | 79         |
| Materials and methods.....   | 82         |
| Results .....  | 87         |
| Discussion.....  | 91         |
| References .....   | 99         |
| Supplementary material.....  | 115        |
| <br>   |            |
| <b>Capítulo 3. Functional diversity of frugivorous birds and trait matching structure plant-<br/>bird interaction network and increase the functional diversity of seed rain in tropical<br/>deforested landscapes .....</b> | <b>195</b> |
| Introduction .....   | 198        |

|                               |            |
|-------------------------------|------------|
| Materials and methods.....    | 201        |
| Results .....                 | 207        |
| Discussion.....               | 210        |
| References .....              | 216        |
| Supplementary material.....   | 238        |
| <br>                          |            |
| <b>Conclusões gerais.....</b> | <b>275</b> |
| <br>                          |            |
| <b>Referências .....</b>      | <b>276</b> |

## **1 Introdução Geral**

### *1.1 Padrões de diversidade*

Em florestas tropicais de alta diversidade, a maior parte da diversidade vegetal é composta por espécies consideradas raras (Hubbell 2001; Chave et al. 2002; Dinerstein et al. 2002; Tonhasca Jr. 2005; Hubbell 2013). Acredita-se que os trópicos abriguem entre 40.517 a 53.345 espécies de plantas arbóreas (Slik et al. 2015), das quais estima-se que pelo menos 50% são raras ou muito raras (Hubbell 2013). Na Amazônia, a porcentagem de espécies arbóreas raras se aproxima de 70% (ver Steege et al. 2013), chegando a 88% em algumas regiões (Pitman et al. 1999), enquanto que na Mata Atlântica a porcentagem de espécies arbóreas raras também é elevada, chegando a 59% (Caiafa e Martins 2010).

Durante anos, ecólogos têm procurado compreender os mecanismos que levam a esse padrão de espécies raras e de distribuição das espécies durante a montagem das comunidades (Flather e Sieg 2007). Todavia, é importante ressaltar que há diferença entre como esse padrão ocorre e como ele é mantido. Duas teorias contrastantes tentam explicar a estruturação das comunidades e os mecanismos condutores da distribuição e composição de espécies nestas comunidades: a Teoria do Nicho (MacArthur e Levins 1967) e a Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia (Hubbell 2001). A primeira teoria prediz que os recursos (ver Pocheville 2015 para um histórico sobre a definição do termo) são utilizados de forma diferente pelas espécies e que a especialização na obtenção de determinado recurso pode diminuir a eficiência na obtenção de outro (Tilman 2004). A teoria é centrada na competição entre as espécies (i.e., a distribuição de espécies é determinada por interações competitivas entre as espécies) e prevê que as habilidades competitivas das espécies mais aptas devem excluir as demais (Chesson 2000; Pocheville 2015). Desta forma, apenas espécies com nichos suficientemente diferenciados podem coexistir em uma mesma comunidade (Kneitel e Chase 2004) e as características ambientais podem determinar o padrão de composição das espécies.

Embora a Teoria do Nicho tenha suporte empírico em diversos trabalhos que investigaram a montagem das comunidades (e.g., Tilman 1981; Interlandi e Kilham 2001), Hubbell (2001) propôs a Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia segundo a qual todos os indivíduos da comunidade têm as mesmas chances de migrar, reproduzir-se, morrer e “especiar” (ver De Marco Jr. 2006 para explicação do termo), uma vez que todos são funcionalmente equivalentes. Neste sentido, ele afirma que a abundância de espécies é dependente do acaso e não da superioridade competitiva de uma espécie. A competição pode até ocorrer na comunidade, todavia, é altamente simétrica (Pocheville 2015). Relações tróficas e mutualismos assimétricos não são abordados no modelo (Bell 2001). Hubbell

(2001) prevê que os padrões de composição das espécies estão ligados às suas capacidades de dispersão (i.e., montagem da comunidade através de dispersão), sendo que as diferenças na composição e abundância das espécies derivam de processos probabilísticos na colonização e extinção dos indivíduos. Outra questão deste modelo é que, diferentemente da Teoria de Nicho, Hubbell (2001) propõe que a coexistência entre as espécies não é estável, principalmente devido à igualdade de aptidões entre elas. Coexistência instável é quando não há tendência para recuperação das densidades das espécies e, a longo prazo, elas não são mantidas no sistema. Por outro lado, a coexistência estável entre as espécies significa que as densidades das mesmas tendem a se recuperar em situações em que estejam baixas (Chesson 2000). Embora este ponto seja criticado pelo fato da maioria das comunidades apresentarem coexistência estável entre as espécies e ser difícil encontrar aptidões idênticas, ele pode ser verificado quando as diferenças de aptidão se equivalem às taxas de competição intraespecífica da espécie com maior aptidão (mecanismo de estabilização, ver abaixo) (Chesson 2000).

Em relação à manutenção da diversidade, há duas classes principais de mecanismos: efeitos de equalização que minimizam a aptidão e diferenças competitivas entre espécies e efeitos de estabilização que aumentam os efeitos negativamente dependentes da densidade quando as espécies se tornam mais abundantes (Chesson 2000; Muller-Landau 2008; Fig. 1). Este último mecanismo ocorre muitas vezes quando os efeitos de interações intraespecíficas (e.g., competição intraespecífica) são “mais negativos” do que os efeitos das interações interespecíficas (Chesson 2000). Neste sentido, os mecanismos de equalização e de estabilização, atuando juntos, podem aumentar as chances ou a durabilidade da coexistência (Chesson 2000; Adler et al. 2007). Por exemplo, demandas conflitantes (*trade-off*) interespecíficas que envolvem a capacidade de colonização e competição podem contribuir fortemente para a manutenção da diversidade de espécies de plantas devido aos efeitos equalizadores e/ou estabilizadores que essas demandas exercem nas comunidades (Chesson 2000; Muller-Landau 2008, Chesson 2018; Fig. 1).

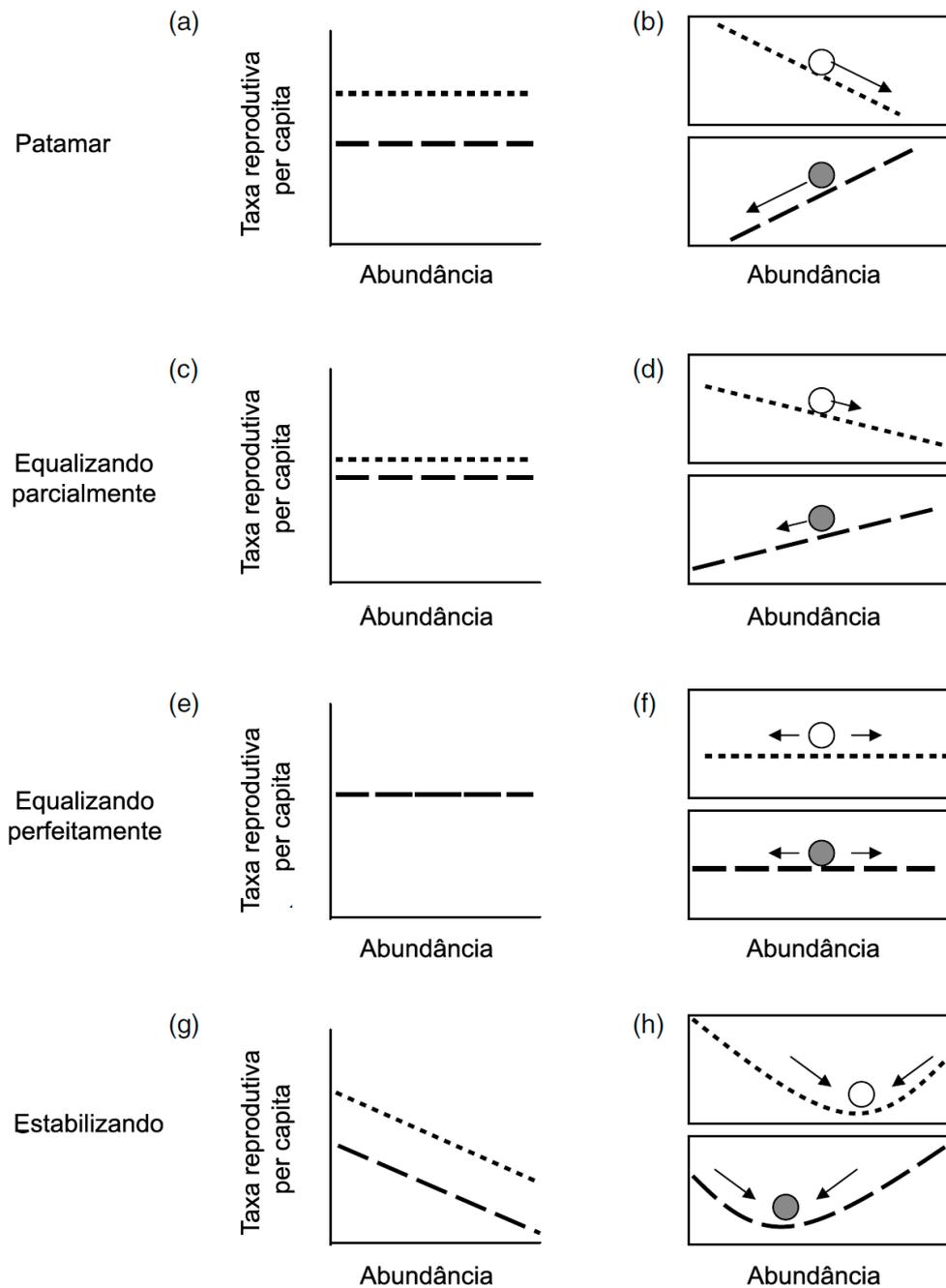


Fig. 1. Considere uma situação na qual existem diferenças competitivas fixas entre as espécies em suas taxas reprodutivas per capita (a) - diferenças que deterministicamente levariam à exclusão competitiva das espécies com a menor taxa reprodutiva (linha tracejada) pelas espécies com a maior taxa reprodutiva (linha pontilhada). Nesse caso, podemos pensar em cada espécie como uma bola precariamente localizada em uma encosta íngreme (b), pela qual ela inevitavelmente rolará, com as espécies mais fracas movendo-se para a abundância zero e a comum para a dominância. Se adicionarmos uma influência parcialmente equalizadora, as taxas reprodutivas das duas espécies tornam-se mais semelhantes (c), mas como uma ainda é superior, as espécies mais fracas ainda serão inevitavelmente perdidas, embora a uma taxa mais lenta (d). No caso extremo de influências perfeitamente equalizadoras, as taxas reprodutivas das duas espécies tornam-se idênticas (e). Este caso é análogo àquele em que ambas as espécies são bolas em uma mesa plana (f): não há nenhuma inclinação que os faça aumentar ou diminuir

em abundância, mas ambos estão sujeitos à deriva aleatória que pode resultar em sua abundância indo a zero ou ao domínio. Se, em vez disso, adicionarmos uma influência estabilizadora, então a taxa reprodutiva de cada espécie diminui à medida que se torna mais abundante e aumenta à medida que se torna mais rara (g); aqui, existem pares de abundâncias em que as espécies têm taxas reprodutivas iguais e podem coexistir de forma estável. Nesse caso, é como se cada espécie fosse uma bola dentro de uma tigela (h): qualquer perturbação de sua abundância para níveis superiores ou inferiores induzirá feedbacks negativos que a retornarão à sua posição de equilíbrio estável. Por exemplo, se sua abundância for reduzida, sua taxa reprodutiva aumentará e, assim, ele retornará ao seu equilíbrio de abundância. Adaptado integralmente de Muller-Landau (2008).

De certa forma, uma abordagem conjunta desses mecanismos (i.e., equalização e estabilização) tende a conciliar a Teoria do Nicho e a Teoria Neutra em uma estrutura unificada (Wennekes et al. 2012). Enquanto a igualdade de aptidões (ou diminuição das diferenças de aptidão) devido a mecanismos equalizadores é o centro da Teoria Neutra, mecanismos estabilizadores que permitem que uma espécie se limite (e.g., por competição intraespecífica) mais do que outras é uma ideia claramente pertencente à Teoria de Nicho (Wennekes et al. 2012; Pocheville 2015). De fato, vários trabalhos têm tentado conciliar abordagens das duas teorias para explicar a manutenção da diversidade e distribuição das espécies (e.g., Gravel et al. 2006; Adler et al. 2007; Chisholm e Pacala 2010). Da mesma forma, vários trabalhos têm levantado abordagens de ambas as teorias para explicar os padrões de raridade das espécies. Por exemplo, os padrões de raridade podem ser explicados por abordagens da teoria neutra como o mecanismo de limitação de dispersão (Volkov et al. 2003), ou por abordagens da teoria do nicho como características das espécies (Arellano et al. 2015) e efeitos dependentes da densidade de indivíduos coespecíficos (Comita et al. 2010).

### *1.2 Frugivoria e dispersão de sementes*

É possível que animais que se alimentam de frutos (frugívoros) tenham grande importância nesse padrão de distribuição de plantas, uma vez que esses animais são responsáveis por dispersar a grande maioria das espécies de plantas lenhosas em florestas tropicais (Jordano 2000). Acredita-se que entre 70% a 90% das plantas lenhosas tropicais sejam dispersas por animais, sendo aves e mamíferos os principais agentes (Jordano 2000 e referências aí indicadas). Na Mata Atlântica, cerca de 75% das plantas lenhosas produzem frutos carnosos (Almeida-Neto et al. 2008). Desta forma, a prevalência de endozocoria nestes sistemas indica a importância de frugívoros dispersores de sementes na manutenção de biodiversidade e torna o estudo da dispersão de plantas em grande parte uma questão de avaliar quais espécies de frugívoros são relevantes para o processo e compreender a probabilidade destes

frugívoros depositarem as sementes em locais apropriados (Schupp et al. 2010). Neste sentido, embora muitos outros grupos de animais como morcegos (e.g., Mello et al. 2011), primatas e ungulados (e.g., Bueno et al. 2013) sejam importantes dispersores, as aves são o grupo de frugívoros mais comum e diversificado nos trópicos e em outras regiões (Fleming e Kress 2011). Além disso, aves frugívoras são os principais dispersores de sementes em vários tipos de ambientes (Sekercioglu 2006).

Apesar disso, até recentemente, poucos estudos exploraram como frugívoros e plantas interagem para gerar padrões de diversidade nas comunidades vegetais, ou seja, quanto da estrutura das comunidades vegetais em termos de composição, abundância e coexistência de espécies é determinada pelos frugívoros. A maioria dos estudos destaca o papel importante dos efeitos dependentes de densidade negativa para a manutenção da diversidade vegetal nos trópicos, mas mostram esse padrão apenas em interações antagônicas, como competição, predação e herbivoria (Chesson 2000; Terborgh 2012). Nesse sentido, recentemente Carlo e Morales (2016) demonstraram que aves frugívoras tendem a apresentar um padrão antiapostático de seleção de frutos (i.e., padrão das aves que tendem a selecionar frutos raros), resultando em quantidades equalizadas de sementes dispersas em relação à disponibilidade de sementes no ambiente (Fig. 2). Assim, eles sugeriram que esse processo que beneficia espécies raras seria um mecanismo que permite o aumento da diversidade nas comunidades de plantas e a coexistência de espécies de plantas (Carlo e Morales 2016; Morán-López et al. 2018a).

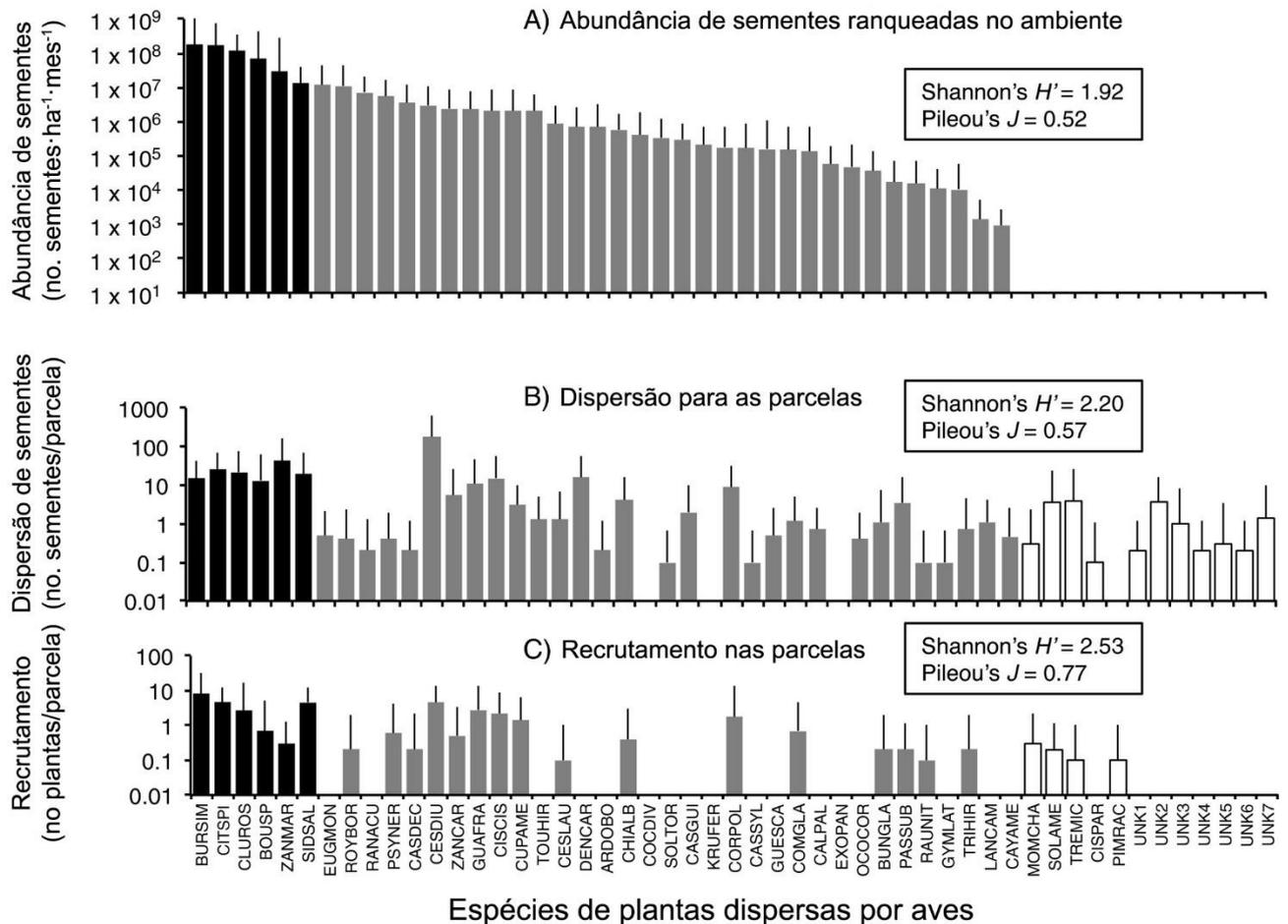


Fig. 2. Efeitos de equalização das aves sobre a dispersão e recrutamento em uma comunidade de 50 espécies de plantas ornitocóricas em Porto Rico registrados por Carlo e Morales (2016). As barras pretas mostram as 10 espécies mais abundantes (> 95% da produção de sementes) na comunidade. Nota-se que não há diferença entre as taxas de dispersão das plantas mais abundantes e raras (i.e., a dispersão foi amplamente equalizada). As taxas de recrutamento também foram altamente equalizadas mostrando como frugívoros podem contribuir para manter as espécies raras, e assim a maioria da diversidade, em comunidades.

Assim, os mecanismos compensatórios conferem vantagens às espécies de plantas raras, permitindo menores taxas de mortalidade per capita de patógenos, predadores de sementes e herbívoros, e reduzem a competição intraespecífica por recursos quando as plantas existem em baixas densidades populacionais (Janzen 1970; Comita et al. 2010; Johnson et al. 2012; Bagchi et al. 2014). Além disso, as espécies de plantas que produzem proporcionalmente poucos frutos podem fazer um maior investimento de energia por fruto e fornecer uma maior recompensa nutricional aos frugívoros (Howe 1993; Cazetta et al. 2008)

Fatores ambientais e a identidade das espécies que interagem podem afetar a força dos mecanismos compensatórios para espécies de plantas raras. Por exemplo, a magnitude dos efeitos de diversificação que ocorrem por meio da dispersão de sementes com viés para

espécies de plantas raras por frugívoros pode depender da heterogeneidade da paisagem e do comportamento de movimento das aves (Morán-López et al. 2018a). Isso ocorre porque o aumento da heterogeneidade da paisagem e a agregação espacial das plantas afetam os encontros entre plantas e animais e, portanto, as chances de plantas raras serem dispersas (Morán-López et al. 2018a). Além disso, os modelos mostram que a tendência dos frugívoros consumirem os frutos de espécies raras surge do comportamento de forrageamento que maximiza a nutrição equilibrada quando os perfis nutricionais de diferentes espécies de frutos em uma comunidade são complementares entre si (Whelan et al. 1998; Morán-López et al. 2018b).

Os frugívoros variam em tamanho, comportamento alimentar, comportamento de movimento e fisiologia digestiva (Wheelwright 1985; Jordano 2000; Levy e Martínez del Rio 2001; Morales et al. 2013; González-Castro et al. 2015). Da mesma forma, os frutos variam em tamanho, exibição de cores, formato e recompensas nutricionais, características que influenciam a seleção de frutos e a dispersão de sementes pelos frugívoros. Nesse sentido, pode-se esperar que a diversidade de frugívoros também possa influenciar como tais mecanismos compensatórios afetam a dispersão de espécies raras. Por exemplo, as interações entre plantas e frugívoros são caracteristicamente aninhadas, na qual espécies abundantes generalistas são responsáveis pela maioria das interações em toda a comunidade. Em redes de frugivoria aninhadas, espécies raras e especializadas formam subconjuntos das interações das mais abundantes (Bascompte et al. 2003). Assim, com base na arquitetura comum de interações mutualísticas planta-frugívoro (Bascompte et al. 2003), o número de interações aumenta com o número de espécies interagindo em uma comunidade (por exemplo, García e Martínez 2012; Fricke et al. 2018).

Estudos recentes descobriram que diminuições na riqueza de frugívoros levam à perda de interações e co-extinção de espécies de plantas (Caughlin et al. 2015; Rumeu et al. 2017; Srbek-Araujo et al. 2017; Emer et al. 2019; Morán-López et al. 2020), ou mudanças na diversidade genética de populações de plantas (Carvalho et al. 2016; Pérez-Méndez et al. 2016). A regeneração e resiliência da floresta tropical também são afetadas pela atividade e diversidade de frugívoros (González-Castro et al. 2019; Gardner et al. 2019; Albert et al. 2020), o que pode impactar o estoque de carbono em remanescentes florestais (Bello et al. 2015) e plantações de restauração (Brancalion et al. 2018). Ainda assim, o papel da riqueza de frugívoros na manutenção da diversidade de plantas por meio de mecanismos comportamentais que afetam a dispersão de sementes, como a dispersão rara (antiapostática), permanece amplamente desconhecido.

### *1.3 Diversidade Funcional*

Como os frugívoros variam em tamanho, comportamento alimentar, estrato de forrageamento e capacidade digestiva, bem como mobilidade e área de vida (Wheelwright 1985; Jordano 2000; Morales et al. 2013; González-Castro et al. 2015), características que podem moldar seus papéis funcionais como dispersores de sementes, é importante considerar também outras facetas da biodiversidade. Ou seja, a análise da diversidade de frugívoros apenas com riqueza e abundância de espécies nem sempre é capaz de prever a estrutura e funcionamento de suas comunidades e a qualidade dos serviços, principalmente da chuva de sementes gerada (Gagic et al. 2015). Isso porque essas medidas tradicionais não conseguem captar as particularidades de cada espécie envolvida e não consideram efeitos redundantes ou complementares que possam existir na comunidade (Cianciaruso et al. 2009; Mouchet et al. 2010).

A diversidade funcional surgiu como uma abordagem alternativa para descrever a variação de características das espécies dentro de uma comunidade e as funções ecológicas que desempenham (Mouchet et al. 2010; Flynn et al. 2011). De fato, a diversidade funcional mede a gama de características que capturam diferentes aspectos do uso de recursos e requisitos ecológicos das espécies (Villéger et al. 2008). Essas características podem prever potencialmente como as espécies influenciam os processos ecológicos, como a dispersão de sementes (de Bello et al. 2010). Neste sentido, a diversidade funcional pode integrar diferentes componentes e conceitos independentes, muitos dos quais se complementam (Mason et al. 2005; Villéger et al. 2008). Um deles é o espaço funcional, que é o espaço que todas as espécies ocupariam em uma determinada escala (por exemplo, local, regional, continental) se as representássemos em um espaço multidimensional, onde cada eixo representa uma ou mais características funcionais independentes. Dessa forma, podemos definir o nicho funcional de uma espécie como a posição em que ela ocupa no espaço funcional (Rosenfeld 2002). Baseado nas características funcionais das espécies (e.g. características morfológicas, bioquímicas, fisiológicas, estrutural, fenológica ou comportamental, Violle et al. 2007), é possível determinar as funções e o nicho funcional definido dentro do espaço funcional.

A partir do fato de que cada espécie ocupa uma posição dentro do espaço funcional, surge o conceito de riqueza funcional de uma comunidade (FRic). O FRic é expresso como o hipervolume que todas as espécies da comunidade ocupam no espaço funcional (Villéger et al. 2008), ou seja, o volume mínimo que as características funcionais dessas espécies ocupam (Fig. 3). Alta FRic indica que existem muitos traços dentro de uma comunidade (Laliberté et al., 2015) e maior complementaridade de funções. Da mesma forma, Mason et al. (2005) e

Villéger et al. (2008) apresentaram dois outros conceitos que fazem parte da diversidade funcional baseados no conceito de espaço funcional. Eles introduziram o conceito de equitabilidade funcional de uma comunidade (FEve) e a divergência funcional de uma comunidade (FDiv) (Fig. 3). FEve é definida como a regularidade da distribuição das abundâncias das espécies no espaço funcional da comunidade e leva em consideração a distribuição de frequência das espécies dentro do espaço funcional. Maior FEve significaria que os recursos disponíveis são utilizados de forma mais eficiente (Prescott et al., 2016). FDiv mede a distribuição da abundância de caracteres dentro deste volume, aumentando com valores extremos de caracteres (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008; Laliberté & Legendre, 2010). Assim, FDiv maior seria interpretado como uma grande diferenciação entre os nichos funcionais da comunidade e, portanto, menor competição.

Tomadas em conjunto, essas métricas podem indicar os processos de estruturação das comunidades por semelhança de limitação, filtragem de nicho, limitação de dispersão e processos neutros (Villéger et al. 2008; Mouchet et al. 2010). Ao mesmo tempo, podem revelar quais características funcionais específicas em uma comunidade influenciam as interações tróficas entre as espécies e os processos do ecossistema (Mokany et al. 2008; Gagic et al. 2015). Assim, particularmente em mutualismos de dispersão de sementes, o estudo da diversidade funcional de frugívoros e plantas pode nos fornecer uma compreensão mais profunda de como os papéis funcionais das espécies envolvidas atuam para estruturar o próprio processo e as comunidades florestais resultantes (Garnier et al. 2016; Lavabre et al. 2016; Pigot et al. 2016).

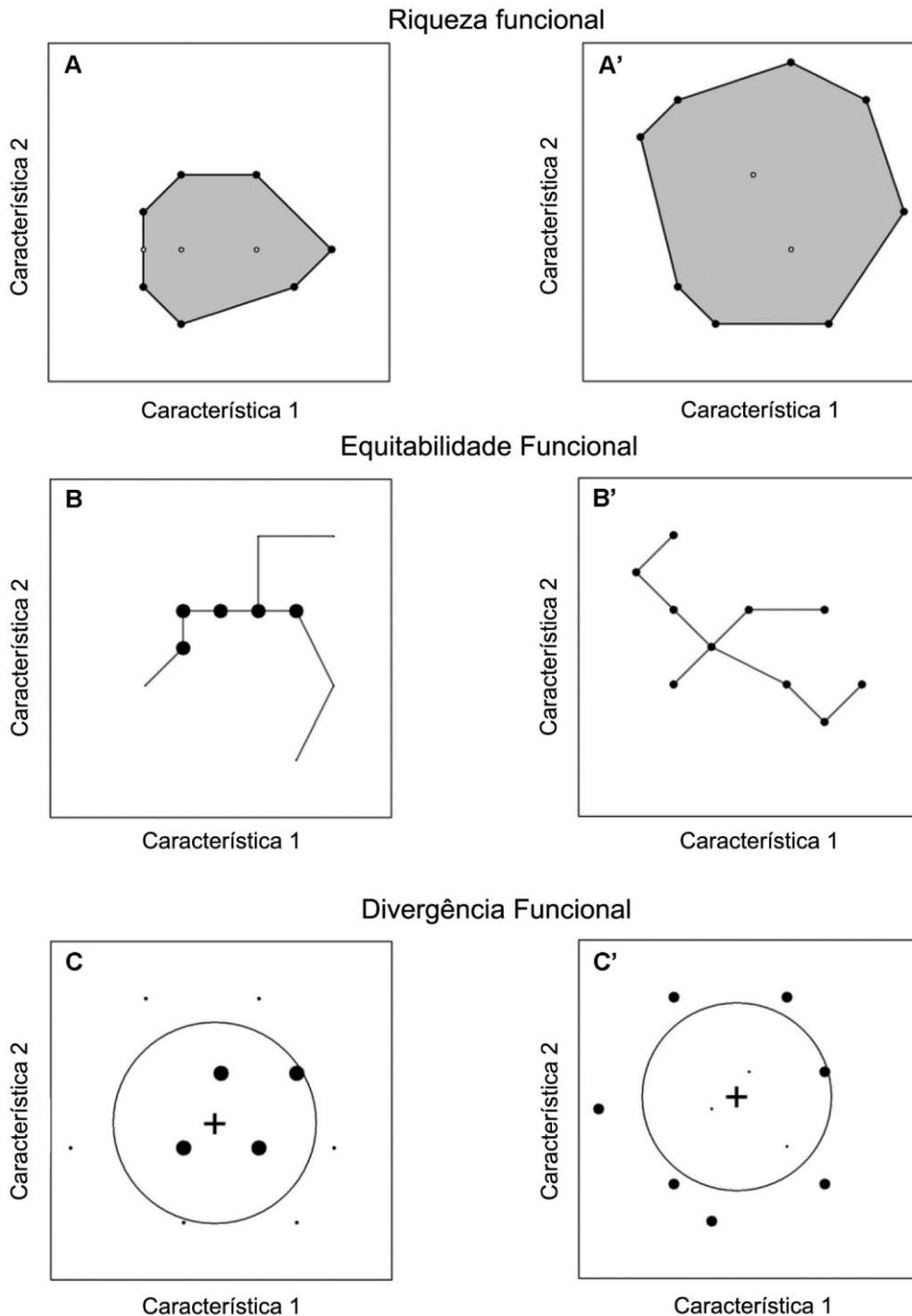


Fig. 3. Apresentação geométrica de índices de diversidade funcional. Duas características definem um espaço funcional bidimensional para uma comunidade local de dez espécies (pontos). As espécies são plotadas neste espaço de acordo com seus respectivos valores de características e com o tamanho do símbolo proporcional às suas abundâncias. A diversidade funcional de uma comunidade é, portanto, a distribuição das espécies e de suas abundâncias neste espaço funcional. Para cada componente da diversidade funcional, duas comunidades contrastantes são representadas, com valores de índice  $a$ ,  $b$ ,  $c$  baixos e  $a'$ ,  $b'$ ,  $c'$  altos. A riqueza funcional  $a$  e  $a'$  é o espaço funcional ocupado pela comunidade, a equitabilidade funcional  $b$  e  $b'$  é a regularidade na distribuição das abundâncias das espécies no espaço funcional, e a divergência funcional  $c$  e  $c'$  quantifica como as abundâncias das espécies divergem do centro do espaço funcional (Mouillot et al. 2011).

#### *1.4 Papel dos frugívoros na regeneração florestal*

Florestas tropicais em regeneração em terras previamente desmatadas oferecem uma excelente oportunidade para investigar e testar mecanismos de manutenção da diversidade que estão relacionados à montagem das comunidades através da dispersão, bem como testar o papel da diversidade funcional de aves e plantas na estruturação de redes de interação. Isso porque, mesmo com todos os impactos, essas florestas ainda abrigam boa parte da biodiversidade terrestre do mundo, suportam processos e fluxos de ecossistemas vitais e são cruciais para a estabilidade climática global (Raven 1988; Bradshaw et al. 2009; Morris 2010; Malhi 2012; Lawrence e Vandecar 2015). Além disso, uma vez que as florestas em regeneração estão entre os principais elementos de paisagens tropicais atuais (Letcher e Chazdon de 2009; Aide et al. 2013), é fundamental saber quão diversas e representativas estas áreas em recuperação podem ser e como mutualismos-chave moldam sua formação. De fato, em especial no Brasil, pouco se sabe efetivamente sobre os mecanismos associados à regeneração e o papel da interação planta-frugívoro neste processo (mas ver Silva et al. 2010; Rodrigues et al. 2011). Assim, compreender os processos que controlam as taxas de regeneração florestal e as regras de montagem que influenciam os padrões de biodiversidade de florestas sucessionais é fundamental para gerenciar com eficácia a biodiversidade remanescente (Chang e HilleRisLambers 2016; Boukili e Chazdon 2017).

Em áreas desmatadas, a dispersão de sementes pode ser severamente limitada, mesmo a alguns metros de distância dos fragmentos de floresta (Aide e Cavalier 1994; Cubiña e Aide 2001). Em parte, isso ocorre porque há relativamente poucas espécies de aves que dispersam sementes e forragem tanto em áreas abertas quanto florestadas (Pizo e dos Santos 2011; Carlo e Morales 2016). Portanto, o desenvolvimento de métodos para atrair dispersores de sementes importantes através de distâncias em paisagens tropicais desmatadas pode contribuir muito para reduzir a limitação de dispersão (Vieira et al. 1994; Slocum 2001; Kelm et al., 2008; Corbin & Holl, 2012; Peters et al. 2016). Estudos também mostraram que espécies de árvores que produzem frutos carnosos promovem mais dispersão do que espécies abioticamente dispersas (Vieira et al. 1994; Slocum 2001) e servem como focos de dispersão de longa distância em paisagens fragmentadas (Carlo et al. 2013). Árvores pioneiras dispersas por aves podem, em particular, desempenhar um papel importante na atração de dispersores de sementes para locais de restauração, dado seu rápido crescimento e produção abundante de frutos amplamente consumidos por muitas espécies de aves (Guevara e Laborde 1993; Guidetti et al. 2016). Uma lacuna de conhecimento crítica para manipular previsivelmente a dispersão de sementes em projetos de restauração é que não se sabe o quanto (ou seja, o

tamanho do efeito) características específicas das árvores pioneiras de frutos carnosos importam como atrativos para aves frugívoras. Esperamos que as características das espécies pioneiras - incluindo a variação no tipo de recompensa de nutrientes entre as espécies de frutos carnosos - afetem fortemente a quantidade, a riqueza e a composição da chuva de sementes produzida por aves frugívoras, uma vez que as redes mutualísticas de dispersão de sementes podem ser estruturadas pela correspondência de características entre as espécies que interagem entre si (Bascompte e Jordano 2007; Schleuning et al. 2015; Morán-López et al. 2020). É importante avaliar isso porque, se os efeitos forem grandes, os métodos de restauração que levam em conta características específicas podem promover a conectividade da paisagem, acelerar a regeneração da floresta e aumentar a recuperação da biodiversidade. Assim, os processos de correspondência de características inerentes às redes de frugivoria podem ter uma influência generalizada na montagem de comunidades florestais sucessionais (Schleuning et al. 2015; González-Castro et al. 2019), especialmente quando as características dos frutos de espécies pioneiras modificam subsequentemente padrões de dispersão de sementes. Esta é uma lacuna importante a ser preenchida para gerenciar a montagem de comunidades mutualísticas de plantas e animais em áreas desmatadas (Martínez e García 2017).

## Conclusões finais

Ao final dessa tese, chegamos às seguintes conclusões

- Compreender os efeitos da correspondência de características entre aves e plantas sobre a chuva de sementes em um gradiente de distância que separa áreas desmatadas de fragmentos florestais é fundamental para melhorar os esforços de restauração, especialmente no contexto de nucleação aplicada em paisagens tropicais desmatadas. Neste sentido, a dispersão de sementes de aves pode ser manipulada em projetos de restauração a fim de aumentar a conectividade e acelerar a recuperação da floresta e a provisão de vários serviços ecossistêmicos que se seguem após a sucessão da floresta.
- Nossos resultados mostram que os frutos proporcionalmente raros em fragmentos de Mata Atlântica têm uma probabilidade maior do que o esperado de dispersão de sementes devido ao efeito equalizador promovido por aves frugívoras, que é um mecanismo importante e geral Dependente da Densidade Negativa que promove a coexistência e a resiliência das comunidades de plantas tropicais. Além disso, há efeito positivo da riqueza de frugívoros no tamanho desse efeito equalizador resultante da dispersão de sementes, o que ressalta a urgência de reduzir a perda de espécies de aves e a simplificação de suas comunidades em paisagens tropicais.
- Descobrimos que uma maior diversidade funcional de aves e plantas permite uma maior correspondência de características entre plantas e aves e uma rede de interações mais conectada. Isso pode gerar uma maior riqueza funcional na chuva de sementes. Nossos resultados destacam a importância da diversidade funcional de frugívoros para a montagem das redes de interação planta-animal e a promoção de uma dispersão de sementes funcionalmente mais diversa em paisagens tropicais.

## Referências

- Adler, P. B., HilleRisLambers, J., & Levine, J. M. (2007). A niche for neutrality. *Ecology letters*, 10, 95-104.
- Aide, T. M., & Cavelier, J. (1994). Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology*, 2, 219-229.
- Aide, T. M., Clark, M. L., Grau, H. R., López-Carr, D., Levy, M. A., Redo, D., ... & Muñiz, M. (2013). Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica*, 45, 262-271.
- Albert, S., Flores, O., & Strasberg, D. (2020). Collapse of dispersal trait diversity across a long-term chronosequence reveals a strong negative impact of frugivore extinctions on forest resilience. *Journal of Ecology*, 108, 1386-1397.
- Almeida-Neto, M., Campassi, F., Galetti, M., Jordano, P., & Oliveira-Filho, A. (2008). Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic forest: broad-scale patterns and macroecological correlates. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 503-513.
- Arellano, G., Loza, M. I., Tello, J. S., & Macía, M. J. (2015). Commonness and rarity determinants of woody plants in different types of tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 24, 1073-1087.
- Bagchi, R., Gallery, R. E., Gripenberg, S., Gurr, S. J., Narayan, L., Addis, C. E., ... & Lewis, O. T. (2014). Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, 506, 85-88.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 9383-9387.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567-593
- Bell, G. (2001). Neutral macroecology. *Science*, 293, 2413-2418.
- Bello, C., Galetti, M., Pizo, M. A., Magnago, L. F. S., Rocha, M. F., Lima, R. A., ... & Jordano, P. (2015). Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science advances*, 1, e1501105.
- Boukili, V. K., & Chazdon, R. L. (2017). Environmental filtering, local site factors and landscape context drive changes in functional trait composition during tropical forest succession. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 24, 37-47.
- Bradshaw, C. J., Sodhi, N. S., & Brook, B. W. (2009). Tropical turmoil: a biodiversity tragedy in progress. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 79-87.

- Brancalion, P. H., Bello, C., Chazdon, R. L., Galetti, M., Jordano, P., Lima, R. A., ... & Reid, J. L. (2018). Maximizing biodiversity conservation and carbon stocking in restored tropical forests. *Conservation Letters*, 11, e12454.
- Brancalion, P. H., Niamir, A., Broadbent, E., Crouzeilles, R., Barros, F. S., Zambrano, A. M. A., ... & Strassburg, B. B. (2019). Global restoration opportunities in tropical rainforest landscapes. *Science Advances*, 5, eaav3223.
- Bueno, R. S., Guevara, R., Ribeiro, M. C., Culot, L., Bufalo, F. S., & Galetti, M. (2013). Functional redundancy and complementarities of seed dispersal by the last neotropical megafrugivores. *Plos One*, 8, e56252.
- Caiafa, A. N., & Martins, F. R. (2010). Forms of rarity of tree species in the southern Brazilian Atlantic rainforest. *Biodiversity and conservation*, 19, 2597-2618.
- Carlo, T. A., & Morales, J. M. (2016). Generalist frugivores kick-start diverse tropical forest regeneration via anti-apostatic seed dispersal. *Ecology*, 97, 1819-1831.
- Carlo, T. A., García, D., Martínez, D., Gleditsch, J. M., & Morales, J. M. (2013). Where do seeds go when they go far? Distance and directionality of avian seed dispersal in heterogeneous landscapes. *Ecology*, 94, 301-307.
- Carvalho, C. S., Galetti, M., Colevatti, R. G., & Jordano, P. (2016). Defaunation leads to microevolutionary changes in a tropical palm. *Scientific reports*, 6, 1-9.
- Caughlin, T. T., Ferguson, J. M., Lichstein, J. W., Zuidema, P. A., Bunyavejchewin, S., & Levey, D. J. (2015). Loss of animal seed dispersal increases extinction risk in a tropical tree species due to pervasive negative density dependence across life stages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20142095.
- Cazetta, E., Schaefer, H. M., & Galetti, M. (2008). Does attraction to frugivores or defense against pathogens shape fruit pulp composition?. *Oecologia*, 155, 277-286.
- Chang, C., & HilleRisLambers, J. (2016). Integrating succession and community assembly perspectives. *F1000Research*, 5.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., & Levin, S. A. (2002). Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist*, 159, 1-23.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31, 343-366.
- Chesson, P. (2018). Updates on mechanisms of maintenance of species diversity. *Journal of ecology*, 106(5), 1773-1794.

- Chisholm, R. A., & Pacala, S. W. (2010). Niche and neutral models predict asymptotically equivalent species abundance distributions in high-diversity ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 15821-15825.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., & Batalha, M. A. (2009). Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9, 93-103.
- Cielo-Filho, R., Baitello, J. B., Pastore, J. A., Aguiar, O. T. D., Souza, S. C. P. M. D., Toniato, M. T. Z., ... & Ribeiro, A. P. (2009). Ampliando a densidade de coletas botânicas na região da bacia hidrográfica do Alto Paranapanema: Caracterização florística da Floresta Estadual e da Estação Ecológica de Paranapanema. *Biota Neotropica*, 9, 255-276.
- Comita, L. S., Muller-Landau, H. C., Aguilar, S., Hubbell, S.P. (2010). Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science*, 329,330-332
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E. G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R. B., ... & Hubbell, S. P. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295, 666-669.
- Corbin, J. D. & Holl, K. D. (2012). Applied nucleation as a forest restoration strategy. *Forest Ecology and Management*, 265, 37-46.
- Cubiña, A., & Aide, T. M. (2001). The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica*, 33, 260-267
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., ... Harrison, P.A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2873-2893.
- De Marco Jr., P. (2006). Um longo caminho até uma Teoria unificada para a ecologia. *Oecologia brasiliensis*, 10, 120-126
- Dinerstein, E. (1986). Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 307-318
- Emer, C., Galetti, M., Pizo, M. A., Jordano, P., & Verdú, M. (2019). Defaunation precipitates the extinction of evolutionarily distinct interactions in the Anthropocene. *Science advances*, 5, eaav6699.
- Flather, C. H., & Sieg, C. H. (2007). Species rarity: definition, causes, and classification. In: Raphael MG, Molina R (eds) *Conservation of rare or little-known species: Biological, social, and economic considerations*. Island Press, Washington, pp. 40-66

- Fleming, T. H., & Kress, W. J. (2011). A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica*, 37, 521-530
- Flynn, D. F. B., Mirotnick, N., Jain, M., Palmer, M.I. & Naeem, S. (2011). Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. *Ecology*, 92, 1573–1581.
- Fricke, E. C., Tewksbury, J. J., & Rogers, H. S. (2018). Defaunation leads to interaction deficits, not interaction compensation, in an island seed dispersal network. *Global change biology*, 24, e190-e200.
- Fundação SOS Mata Atlântica. (2013). Atlas dos municípios da Mata Atlântica. Disponível em:  
[http://mapas.sosma.org.br/site\\_media/download/estatisticas/Atlas\\_municipios2014\\_anobase2013.pdf](http://mapas.sosma.org.br/site_media/download/estatisticas/Atlas_municipios2014_anobase2013.pdf). Acesso em: 01 mar 2017
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., ... Bommarco, R. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20142620.
- García, D., & Martínez, D. (2012). Species richness matters for the quality of ecosystem services: a test using seed dispersal by frugivorous birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 3106-3113.
- Gardner, C. J., Bicknell, J. E., Baldwin-Cantello, W., Struebig, M. J., & Davies, Z. G. (2019). Quantifying the impacts of defaunation on natural forest regeneration in a global meta-analysis. *Nature communications*, 10, 1-7.
- Garnier, E., Navas, M.L., & Grigulis, K. (2016). *Plant functional diversity: organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford University Press.
- González-Castro, A., Yang, S., Nogales, M., & Carlo, T. A. (2015). Relative importance of phenotypic trait matching and species' abundances in determining plant–avian seed dispersal interactions in a small insular community. *AoB plants*, 7.
- González-Castro, A., Yang, S., & Carlo, T. A. (2019). How does avian seed dispersal shape the structure of early successional tropical forests?. *Functional ecology*, 33, 229-238.
- Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M., & Messier, C. (2006). Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology letters*, 9, 399-409.
- Guevara, S., & Laborde, J. (1993). Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. In *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects* (pp. 319-338). Springer, Dordrecht.

- Guidetti, B.Y., Amico, G.C., Dardanelli, S., & Rodriguez-Cabal, M.A. (2016). Artificial perches promote vegetation restoration. *Plant ecology*, 217, 935-942.
- Howe, H. F. (1993). Specialized and generalized dispersal systems: where does 'the paradigm' stand?. *Vegetatio*, 107, 3–13.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32)*. Princeton University Press, Princeton. 392p
- Hubbell, S. P. (2013). Tropical rain forest conservation and the twin challenges of diversity and rarity. *Ecology and Evolution*, 3, 3263-3274
- Interlandi, S. J., Kilham, S. S. (2001). Limiting resources and the regulation of diversity in phytoplankton communities. *Ecology*, 82, 1270-1282
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501-528.
- Johnson, D. J., Beaulieu, W. T., Bever, J. D., & Clay, K. (2012). Conspecific negative density dependence and forest diversity. *Science*, 336, 904-907.
- Jordan, P. (2000). Fruits and frugivory. In: Fenner, M. (ed) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CABI, Wallingford, 2. ed., pp.125-166
- Kelm, D.H., Wiesner, K.R. & Helversen, O.V. (2008) Effects of artificial roosts for frugivorous bats on seed dispersal in a Neotropical forest pasture mosaic. *Conservation Biology*, 22, 733-741.
- Kneitel, J. M, & Chase, J. M. (2004). Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, 7, 69-80
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- Laliberté, A.E., Legendre, P., & Shipley, B. (2015). Package FD: Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12.
- Lavabre, J.E., Gilarranz, L.J., Fortuna, M.A., & Bascompte, J. (2016). How does the functional diversity of frugivorous birds shape the spatial pattern of seed dispersal? A case study in a relict plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371, 20150280.
- Laurance, W. F. (2009). Conserving the hottest of the hotspots. *Biological Conservation*, 142, 1137–1137.

- Lawrence, D., & Vandecar, K. (2015). Effects of tropical deforestation on climate and agriculture. *Nature climate change*, 5, 27-36.
- Letcher, S. G., & Chazdon, R. L. (2009). Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 41, 608-617.
- Levey, D. J., & Martinez del Rio, C. (2001). It takes guts (and more) to eat fruits: lessons from avian nutritional ecology. *Auk*, 118, 819-831
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American naturalist*, 101, 377-385
- Malhi, Y. (2012). The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, 100, 65-75.
- Mason, N.W., Mouillot, D., Lee, W.G., & Wilson, J.B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112-118.
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimaraes Jr, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P., & de Aguiar, M. A. M. (2011). The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS One*, 6, e17395.
- Mokany, K., Ash, J., & Roxburgh, S. (2008). Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 96, 884-893.
- Morales, J. M., García, D., Martínez, D., Rodríguez-Pérez, J., & Herrera, J. M. (2013). Frugivore behavioural details matter for seed dispersal: a multi-species model for Cantabrian thrushes and trees. *PloS one*, 8, e65216.
- Morán-López, T., Carlo, T. A., & Morales, J. M. (2018a). The role of frugivory in plant diversity maintenance—a simulation approach. *Ecography*, 41, 24-31.
- Morán-López, T., Carlo, T. A., Amico, G., & Morales, J. M. (2018a). Diet complementation as a frequency-dependent mechanism conferring advantages to rare plants via dispersal. *Functional Ecology*, 32, 2310-2320.
- Morán-López, T., Espíndola, W. D., Vizzachero, B. S., Fontanella, A., Salinas, L., Arana, C., ... & Morales, J. M. (2020). Can network metrics predict vulnerability and species roles in bird-dispersed plant communities? Not without behaviour. *Ecology Letters*, 23, 348-358.

- Morris, R. J. (2010). Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 3709-3718.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867-876.
- Muller-Landau, H. C. (2008). Colonization-related tradeoffs in tropical forests and their role in the maintenance of plant species diversity. In: Carson, W. P., & Schnitzer, S. A. (eds). *Tropical Forest Community Ecology*. Chichester, Wiley-Blackwell, pp. 182–195
- Pérez-Méndez, N., Jordano, P., García, C., & Valido, A. (2016). The signatures of Anthropocene defaunation: cascading effects of the seed dispersal collapse. *Scientific reports*, 6, 24820.
- Peters, V.E., Carlo, T.A., Mello, M.A., Rice, R.A., Tallamy, D.W., Caudill, S.A. & Fleming, T.H. (2016) Using plant–animal interactions to inform tree selection in tree-based agroecosystems for enhanced biodiversity. *BioScience*, 66, 1046-1056.
- Pigot, A.L., Bregman, T., Sheard, C., Daly, B., Etienne, R.S., & Tobias, J.A. (2016). Quantifying species contributions to ecosystem processes: a global assessment of functional trait and phylogenetic metrics across avian seed-dispersal networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20161597.
- Pitman, N. C., Terborgh, J., Silman, M. R., & Nuñez, V. P. (1999). Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, 80, 2651-2661
- Pizo, M. A, & Santos, B. T. (2011). Frugivory, Post-feeding flights of frugivorous birds and the movement of seeds in a brazilian fragmented landscape. *Biotropica*, 43, 335-342.
- Pocheville, A. (2015). The Ecological Niche: History and Recent Controversies. In: Hems, T., Huneman, P., Lecointre, G., & Silberstein, M. (eds) *Handbook of evolutionary thinking in the sciences*. Springer, New York, pp.547-586
- Prescott, G.W., Gilroy, J.J., Haugaasen, T., Uribe, C.A.M., Foster, W.A., & Edwards, D.P. (2016). Reducing the impacts of Neotropical oil palm development on functional diversity. *Biological Conservation*, 197, 139-145.
- Raven, P. H. (1988). Our diminishing tropical forests. *Biodiversity*, eds Wilson EO, Peter FM (National Academy Press, Washington, DC)
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J., & Hirota, M. M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological conservation*, 142, 1141-1153.

- Rodrigues, R. R., Gandolfi, S., Nave, A. G., Aronson, J., Barreto, T. E., Vidal, C. Y., & Brancalion, P. H. (2011). Large-scale ecological restoration of high-diversity tropical forests in SE Brazil. *Forest Ecology and Management*, 261, 1605-1613.
- Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98, 156–162.
- Rumeu, B., Devoto, M., Traveset, A., Olesen, J. M., Vargas, P., Nogales, M., & Heleno, R. (2017). Predicting the consequences of disperser extinction: richness matters the most when abundance is low. *Functional Ecology*, 31, 1910-1920.
- Schleuning, M., Fründ, J., & García, D. (2015). Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait-based concepts to plant–animal interactions. *Ecography*, 38, 380-392.
- Schupp, E. W., Jordano, P., & Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188, 333-353.
- Sekercioglu, C.H. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 464-471.
- Silva, W. R., Pizo, M. A., & Gabriel, V. A. (2010). A avifauna como promotora da restauração ecológica. In: Von Matter, S., Straube, F. C., Accordi, I. A., Piacentini, V. Q., & Cândido Jr., J. F. (Orgs). *Ornitologia e Conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento*. Technical Books, Rio de Janeiro, pp. 505-516
- Ferry, J. W., Luciana, F., Meredith, L., Peter, J., da Conceicao, P., Francis, Q., ... & Robert, K. (2015). An estimate of the number of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.
- Slocum, M. G. (2001). How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology*, 82, 2547-2559.
- Srbek-Araujo, A. C., Gnocchi, A. P., Guimarães, L. J., & Roper, J. J. (2017). Defaunation as a trigger for the additional loss of plant species in fragmented landscapes: considerations on the state of Espírito Santo, southeastern Brazil. *Rodriguésia*, 68, 2001-2017.
- Ter Steege, H., Pitman, N. C., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., ... & Silman, M. R.. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342, 1243092.
- Terborgh, J. (2012). Enemies maintain hyperdiverse tropical forests. *The American Naturalist*, 179, 303-314.
- Tilman, D. (1981). Tests of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae. *Ecology*, 62, 802-815.

- Tilman, D. (2004). Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 10854-10861.
- Tonhasca, A. (2005). *Ecologia e história natural da Mata Atlântica*. Interciência, Rio de Janeiro. 197p
- Vieira, I. C. G., Uhl, C., & Nepstad, D. (1994). The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a 'succession facilitator' in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio*, 115, 91-99.
- Villéger, S., Mason, N.W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P., & Maritan, A. (2003). Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424, 1035-1037.
- Wennekes, P. L., Rosindell, J., & Etienne, R. S. (2012). The neutral—niche debate: a philosophical perspective. *Acta biotheoretica*, 60(3), 257-271.
- Wheelwright, N. T. (1985). Fruit-size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology*, 66, 808-818.
- Whelan, C. J., Schmidt, K. A., Steele, B. B., Quinn, W. J., & Dilger, S. (1998). Are bird-consumed fruits complementary resources?. *Oikos*, 195-205.