



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ – UESC
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA
BIODIVERSIDADE – PPGEGB

MILENA GAMA OLIVEIRA

INFLUÊNCIA DE ÁRVORES REMANESCENTES DE INCÊNDIOS NA CHUVA DE
SEMENTES EM FRAGMENTOS DE MATA ATLÂNTICA

ILHÉUS – BAHIA

2021

MILENA GAMA OLIVEIRA

**INFLUÊNCIA DE ÁRVORES REMANESCENTES DE INCÊNDIOS NA CHUVA DE
SEMENTES EM FRAGMENTOS DE MATA ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual de Santa Cruz, para obtenção do título de mestre em Ecologia e Conservação da Biodiversidade

Área de concentração: Ecologia e Conservação de Comunidades

Orientadora: Prof^a. Dr^a Eliana Cazetta
Co-orientador: Prof. Dr. Pavel Dodonov

ILHÉUS – BAHIA

2021

O48

Oliveira, Milena Gama.

Influência de árvores remanescentes de incêndios na chuva de sementes em fragmentos de Mata Atlântica / Milena Gama Oliveira. – Ilhéus, BA: UESC, 2021.

44f. : il.

Orientadora: Eliana Cazetta.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade – PPGECB

Inclui referências e apêndice.

1. Incêndios florestais. 2. Florestas – Reprodução. 3. Estrutura do solo. 4. Sementes – Dispersão. I. Título.

CDD 634.9618

MILENA GAMA OLIVEIRA

**INFLUÊNCIA DE ÁRVORES REMANESCENTES DE INCÊNDIOS NA CHUVA DE
SEMENTES EM FRAGMENTOS DE MATA ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual de Santa Cruz, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Ilhéus, 29 de março de 2021

Dra. Eliana Cazetta
Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC)
(Orientadora)

Dra. Débora Rother
Universidade de São Paulo (USP)

Dr. Rafael de Oliveira Xavier
Universidade de Campinas

*À minha família, e em especial, à
minha avó Luzinete (in memoriam)*

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual de Santa Cruz, por conceder a infraestrutura para o desenvolvimento da pesquisa.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela oportunidade de cursar o mestrado, e às secretárias Iky Anne Dias e Amáville Kruschewsky por serem atenciosas e prestativas.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB), pela concessão da bolsa de estudo.

Ao ICMBIO pela concessão da licença para realização das coletas nas áreas do Refúgio da Vida Silvestre de Una, e ao proprietário da Fazenda Votuporanga por permitir a realização da pesquisa em sua propriedade.

Ao Laboratório de Ecologia Aplicada a Conservação – LEAC pela infraestrutura para realização da pesquisa.

À minha orientadora Dra. Eliana Cazetta, pela qual tenho muita admiração, agradeço pelo incentivo, pelas palavras de ânimo, pela orientação e motivação.

Ao meu co-orientador Dr. Pavel Dodonov, que me fez ver a pesquisa de uma forma mais leve, agradeço pela orientação, apoio, incentivo e motivação.

Aos membros da banca, Dr. Rafael Xavier e Dra. Débora Rother pela disponibilidade e contribuição com valiosas sugestões.

Agradeço à Adson Francisco (Bii), que me auxiliou nos trabalhos de campo e que não mediu esforços para que as coletas fossem realizadas mesmo durante a pandemia, sua ajuda foi essencial para a continuidade desta pesquisa.

Aos meus amigos pelo apoio, carinho, companheirismo e por me ajudarem direta ou indiretamente a concluir este trabalho.

Agradeço à minha família, à minha irmã Mychelle, aos meus irmão Maicon e Luíz e aos meus pais por todo apoio, carinho, amor, paciência e pelo suporte nos momentos difíceis. Em especial à minha mãe Adalgiza, que me ajudou a dar vida aos meus sonhos e sempre me deu forças para continuar. À Nívia, por sempre ouvir sobre esse trabalho com muito entusiasmo (mesmo na centésima vez), por pacientemente me ajudar a encontrar soluções durante esse percurso, pelo companheirismo, amor e por toda ajuda.

SUMÁRIO

Introdução Geral	8
Referências.....	12
Capítulo I	15
Resumo	15
Abstract.....	16
Introdução	17
Métodos	20
<i>Área de estudo</i>	20
<i>Desenho amostral</i>	21
<i>Registro da chuva de sementes</i>	22
<i>Triagem e identificação do material coletado</i>	22
<i>Distância da fonte</i>	23
<i>Análise de dados</i>	23
Resultados	25
Discussão	32
Considerações finais.....	36
Referências.....	38
APÊNDICE A	45

Introdução geral

Os incêndios florestais estão se tornando cada vez mais frequentes nos trópicos, ocasionando a erosão de bordas de florestas fragmentadas, podendo comprometer a oferta de diversos serviços ecossistêmicos (COCHRANE, 2003; ROGERS et al., 2020). Este tipo de perturbação pode alterar drasticamente a estrutura florestal, por afetar diretamente a vegetação local (COCHRANE; SCHULZE, 1999; MENEZES et al., 2019). Dentre as principais modificações observadas em florestas que sofrem com o processo de queimada, estão mudanças na biomassa e no estoque de nutrientes, alterações do ciclo hídrico e redução da riqueza de espécies de animais e plantas nativas (NEPSTAD et al., 1999).

O fogo natural nas florestas tropicais é um evento raro, ocorrendo em grandes intervalos de tempo, chegando a centenas ou milhares de anos (COCHRANE, 2003), de modo que não fez parte do processo evolutivo desse sistema e as plantas que o compõem não possuem adaptações para sobreviver aos incêndios (STAVER et al., 2019). Sendo assim, os efeitos das queimadas nas florestas tropicais podem ser devastadores, com alta mortalidade de árvores e fortes efeitos sobre processos ecológicos (STAVER et al., 2019; BARLOW et al., 2012).

A degradação pelo fogo nos trópicos não é algo novo, já que está associada a mudanças no uso da terra, e no Brasil, acompanha a conversão da floresta para a agricultura (NEPSTAD, 1999). Apesar destas florestas serem em geral menos suscetíveis ao fogo devido ao seu sistema natural de aprisionamento da umidade, a qual garante que a floresta permaneça úmida mesmo em períodos de seca, elas têm sido atingidas pelo fogo em grandes extensões (COCHRANE, 2003). Em primeira instância isso ocorre devido a distúrbios antropogênicos como o desmatamento, que modifica a estrutura florestal, podendo reduzir a cobertura do dossel, o que provoca o aumento da entrada de raios solares ocasionando um microclima mais seco e por consequência deixando a floresta mais suscetível a incêndios (FEARNSIDE, 2020), além de ser possível a influência e interação com outros distúrbios como a fragmentação (DRISCOLL et al., 2021). Em segundo lugar, pela inserção indiscriminada do fogo pelo homem, que pode ocorrer de maneira acidental ou não, ao manejar a terra, uma vez que queimadas naturais ainda que em florestas já perturbadas são eventos esporádicos (FEARNSIDE, 2020; NEPSTAD, 1999). Assim, nota-se a existência de uma sinergia entre as perturbações que primeiro alteram a estrutura da floresta, gerando bordas, e a utilização do fogo, sendo que ambos os processos possuem uma forte relação com a agricultura, que tem sido um dos principais fatores responsáveis por essas perturbações (MALHI, et al 2014). Essa sinergia contribui com a alta

taxa de mortalidade de árvores e pela perda da fauna em diversos fragmentos florestais queimados (BOND; KEANE, 2017). Como consequência, todos esses impactos levam ao comprometimento da regeneração florestal.

A capacidade de recuperação da vegetação florestal após o fogo e outros distúrbios envolve quatro processos principais: sobrevivência das árvores, rebrota de árvores danificadas, recrutamento a partir do banco de sementes e chuva de sementes (NIEUWSTADT et al., 2001). Todavia, em muitos casos, os três primeiros processos podem ser inviabilizados devido aos efeitos fogo, ocasionando eliminação de plântulas, inviabilização da rebrota de árvores e parcial ou total remoção do banco de sementes do solo. Em se tratando de banco de sementes de florestas tropicais, por exemplo, a ocorrência do fogo é um fator determinante para a perda da riqueza de espécies que o compõem, podendo predominar espécies pioneiras com destaque para gramíneas (MELO et al., 2007; MONANCO et al., 2003; SOUZA; MATOS, 2006; YAO et al. 1999).

Assim, a chuva de sementes torna-se um elemento chave para a regeneração dessas áreas, uma vez que é o processo caracterizado pela chegada de sementes - responsável pela regeneração direta e formação de banco de sementes e plântulas. Esse processo possui estreita relação com a dispersão de sementes, que para diversas espécies requer que agentes dispersores removam as sementes das imediações da planta-mãe e as transportem até aquele lugar (JANZEN, 1970; HOWE & MIRITI, 2004). Essa remoção e transporte ocorre por diferentes vetores, que podem ser abióticos, como o vento (anemocoria) e a água, ou bióticos, por animais (zoocoria), sendo que as características do fruto determinam o mecanismo de dispersão de suas sementes (PIJL, 1972, CRISTIANINI; MARTINS, 2015).

Em florestas tropicais, há um predomínio de espécies com dispersão zoocórica (50% a 90%); – na Mata Atlântica especificamente, a produção de frutos carnosos pode representar 87% de todas as árvores, chegando a 90% em determinadas áreas (FLEMING et al. 1987; GALETTI, 1996), de modo que há uma alta porcentagem de espécies de plantas que dependem de animais para dispersar suas sementes (CRISTIANINI; MARTINS, 2015). Devido a esse predomínio, uma floresta tropical queimada necessita especialmente da atração de espécies frugívoras dispersoras para que as sementes das espécies características sejam depositadas nos fragmentos degradados. (LUNDBERG; MOBERG, 2003), permitindo a colonização de diversas espécies de plantas fundamentais para a regeneração florestal (JORDANO et al., 2006).

O fluxo de sementes entre fragmentos com diferentes estágios de regeneração contribui para a dinâmica de populações e restauração florestal, somado ainda ao fato de que, após

eventos de fogo intenso o banco de plântulas e sementes podem ser severamente comprometidos e a regeneração de árvores fica limitada sobretudo à chegada de diásporos após o distúrbio (GARWOOD, 1989). Os animais frugívoros que contribuem para esse fluxo de sementes ao se movimentar entre fragmentos são chamados de *mobile links* ou conectores móveis, porque são eles que, durante a sua movimentação, irão conectar diferentes fragmentos através da dispersão de sementes (MUELLER et al. 2014). Esse processo é crucial para a regeneração das áreas queimadas, sendo perceptível a importância de mecanismos que favorecem a dispersão de sementes zoocóricas para essas áreas (CADAVID-FLOREZ et al., 2020; CRISTIANINI; MARTINS, 2015; KENNARD et al.; 2002,).

Em áreas perturbadas, espécies dispersoras de sementes tendem a ser atraídas pela existência de poleiros, ou seja, pontos de pouso que consistem em árvores e arbustos em meio à vegetação ainda em estágio primário de sucessão ecológica, podendo também ser poleiros artificiais colocados com este propósito (CUBIÑA; AIDE, 2001, MORES; BOBROWSKI, 2018). No cenário pós-incêndio florestal, esses poleiros podem ser as árvores e arbustos mortos ainda eretos ou árvores que sobreviveram ao incêndio; essas árvores remanescentes podem atrair animais, principalmente aves e morcegos, por fornecerem local para alimentação e descanso enquanto se deslocam de um fragmento florestal para outro, uma vez que, em geral, as aves dos ecossistemas florestais evitam espaços abertos e, ao atravessá-las, utilizam essas árvores como poleiro (BOCCHESI et al., 2008; GUEVARA et al., 1986; SCHUPP et al., 2010. Portanto, árvores vivas ou mortas que permanecem após o incêndio podem servir como núcleos de estabelecimento de espécies durante a sucessão secundária (MCCLANAHAN; WOLFE 1993; REID 1989; VIEIRA et al. 1994).

Árvores remanescentes de incêndios podem contribuir para regeneração via chuva de sementes autóctone onde indivíduos podem representar uma fonte direta de sementes para o local, ou alóctone, onde árvores vivas e mortas podem exercer a função de poleiros contribuindo para a chegada de sementes oriundas de outros fragmentos (MARTÍNEZ-RAMOS; SOTO-CASTRO, 1993). Ao desempenhar essas funções, essas árvores são consideradas trampolins ecológicos e legados biológicos, devido respectivamente à sua capacidade de possibilitar a movimentação da fauna entre fragmentos (FISHER; LINDENMAYER, 2002) e por consistirem em estruturas que persistiram após uma perturbação e que podem influenciar nas taxas de recuperação de uma área perturbada (LINDERMAYER et al, 2000). Por essas e outras funções desempenhadas por árvores remanescentes, as mesmas são descritas como estruturas-chave, devido aos efeitos que podem causar no funcionamento do ecossistema considerando a pequena

área que ocupam (FISHER et al. 2010, PREVEDELLO et al. 2017), por este motivo, podem ser muito importantes para o processo de regeneração natural de áreas queimadas.

Tendo em vista o aumento das queimadas em florestas tropicais e a importância da chuva de sementes em áreas queimadas, bem como a necessidade de atração de espécies frugívoras dispersoras de sementes para que esse processo ocorra de modo efetivo, é importante compreender quais fatores são capazes de sustentar a dinâmica de chuva de sementes nesses locais para favorecer a eficiência da regeneração natural. Assim, no presente trabalho, objetivamos determinar a importância das árvores remanescentes na chuva de sementes durante a regeneração pós-fogo em fragmentos da Mata Atlântica.

Referências

- BOCCHESI, R.A., OLIVEIRA, A.K.M., FAVERO, S. GARNÉS, S.J.S. LAURA, V.A. (2008). Chuva de sementes e estabelecimento de plântulas a partir da utilização de árvores isoladas e poleiros artificiais por aves dispersoras de sementes, em área de Cerrado, Mato Grosso do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Ornitologia**. 19(3): 207-213p
- BOND, W. J.; KEANE, R. E., Ecological Effects of Fires. **Reference Module in Life Sciences**, n. February 2016, p. 1–11, 2017.
- CADAVID-FLOREZ, L., LABORDE, J., MCLEAN, D.J. 2020. Isolated trees and small woody patches greatly contribute to connectivity in highly fragmented tropical landscapes. **Landscape and Urban Planning** 196, 103745.
- CHRISTIANINI, A., MARTINS, M. (2015). 1.2. Frugivoria e dispersão de sementes. In: Piña-Rodrigues, F.; Figliolia, M.; Silva, A. **Sementes Florestais Tropicais: da ecologia à produção**. Associação Brasileira de Tecnologia de Sementes – ABRATES. pp.83-101
- COCHRANE, M. (2003). Fire science for rainforests. **Nature** 421, 913–919.
- COCHRANE, M. A., AND M. D. SCHULZE. 1999. Fire as a recurrent event in tropical forests of the eastern Amazon: Effects on forest structure, biomass, and species composition. **Biotropica** 31:2–16.
- CUBIÑÁ, A.; AIDE, T. M. 2001. The Effect of Distance from Forest Edge on Seed Rain and Soil Seed Bank in a Tropical Pasture. *Biotropica* v. 33, n. 2, p. 260-267
- FEARNSIDE, P.M. 2020. **Desmatamento na Amazônia brasileira: História, índices e consequências**. p. 7-19. In: Fearnside, P.M. (ed.) *Destruição e Conservação da Floresta Amazônica*, Vol. 1. Editora do INPA, Manaus. 368 p. ISBN: 978-85-211-0193-2.
- FISCHER, J., J. STOTT, AND B. S. LAW. 2010. The disproportionate value of scattered trees. **Biological Conservation** 143:1564–1567.
- FISCHER, J., LINDENMAYER, D.B. 2002. The conservation value of paddock trees for birds in a variegated landscape in southern New South Wales. 2. Paddock trees as stepping stones. **Biodiversity and Conservation** 11, 833–849. <https://doi.org/10.1023/A:1015318328007>
- FLEMING, T. H.; BREITWISCH, R.; WHITESIDES, G.H. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics** 1987 18:1, 91-109
- GALETTI M, PIZO M.1996. Fruit eating by birds in a forest fragment in southeastern Brazil. **Ararajuba**, 4(2):103–105
- GARWOOD, N. C. Tropical soil seed banks: a review. In: LECK, M.A.; PARKER, T.V.; SIMPSON, R.L. (Eds.) **Ecology of soil seed banks**, New York; Academic Press, 1989. P. 49-210.

- GUEVARA, S., PURATA, S. E. & VAN DER MAAREL, E. The role of remnant trees in tropical secondary succession. **Vegetatio**, v.66, p77-84, 198
- HOWE, H. F.; MIRITI, M. N. When seed dispersal matters. **BioScience**, v. 54, n. 7, p. 651–660, 2004.
- JANZEN, D.H.1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist**, v.104, p.501-528.
- JORDANO P. GALETTI M, PIZO M.A, SILVA W. R (2006) Ligando Frugivoria e Dispersão de sementes à biologia da conservação. Pages 411-436. In: Duarte CF, Bergallo HG, Dos Santos MA (eds.). **Biologia da conservação: essências**. Editorial Rima, São Paulo, Brasil.
- KENNARD, D.K., GOULD, K., PUTZ, F.E., FREDERICKSEN, T.S., MORALES. 2002.Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. **Forest Ecology and Management** **162**, 197–208.
- LINDENMAYER, D., MACMAHON, J. A., MCKEE, A., MAGNUSON, J., PERRY, D. A., WAIDE, R., & FOSTER, D. Threads of continuity: ecosystem disturbances, biological legacies and ecosystem recovery. **Conservation Biology in Practice**, 1, 8-16. 2000.
- LUNDBERG, J.; MOBERG, F. Mobile link organisms and ecosystem functioning: Implications for ecosystem resilience and management. **Ecosystems**, v. 6, n. 1, p. 87–98, 2003.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M., & SOTO-CASTRO, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. **Vegetatio** 107–108: 299–318.
- MCCLANAHAN, T.R.; WOLFE, R.W. Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches. **Conservation Biology**, v.07, n.02, p.279-288, 1993
- MELO, A.C.G., DURIGAN, G., GORENSTEIN, M.R.2007. Efeito do fogo sobre o banco de sementes em faixa de borda de Floresta Estacional Semidecidual, SP, Brasil. **Acta botânica brasílica** 21(4): 927-934.
- MENEZES, G. S. C.; CAZETTA, E.; DODONOV, P. Vegetation structure across fire edges in a Neotropical rain forest. **Forest Ecology and Management**, v. 453, p. 117587, 2019.
- MONACO, L.M, MESQUITA, R.C. G., WILLIAMSON, G. B. Banco de sementes de uma floresta secundária amazônica dominada por *Vismia*. **Acta Amazonica**. 2003; 33: 41-52.
- MORES, G.J. & BOBROWSKI, R. 2018. Efeitos da presença e distância de poleiros artificiais na dispersão de sementes de uma área degradada em Irati, Paraná. **Acta biológica Catarinense**. 5(2):106-17.
- MUELLER, T., J. LENZ, T. CAPRANO, W. FIEDLER, AND K. BÖHNING-GAESE. 2014. Large frugivorous birds facilitate functional connectivity of fragmented landscapes. **Journal of Applied Ecology** 51:684–692

- NEPSTAD, D.C., MOREIRA, A.G. & ALENCAR, A.A. 1999. **Flames in the rain forest: origins, impacts and alternatives to Amazonian fires.** The World Bank, Brasília, DF.
- PREVEDELLO, J. A., M. ALMEIDA-GOMES, AND D. B. LINDENMAYER. 2018. The importance of scattered trees for biodiversity conservation: A global meta-analysis. **Journal of Applied Ecology** 55:205–214.
- REID, N., 1989. Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. **Ecology** 70, 137–145.
- ROGERS, B. M. et al. Focus on changing fire regimes: interactions with climate, ecosystems, and society. **Environmental Research Letters**, v. 15, n. 3, p. 030201, 2020.
- SCHUPP, E.W., JORDANO, P., GÓMEZ, J.M., 2010. Tansley review: seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. **New Phytol.** 188, 333–353.
- SILVA, U. S., R.; MATOS, D. M. S. The invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 15, n. 9, p. 3035-3043, 2006.
- SILVA JUNIOR, C.H.L.; ARAGÃO, L.E.O.C.; FONSECA, M.G.; ALMEIDA, C.T.; VEDOVATO, L.B.; ANDERSON, L.O. Deforestation-Induced Fragmentation Increases Forest Fire Occurrence in Central Brazilian Amazonia. **Forests** 2018, 9, 305. <https://doi.org/10.3390/f9060305>
- STAVER, A.C., BRANDO, P.M., BARLOW, J., MORTON, D.C., PAINE, C.T., MALHI, Y., ARAUJO MURAKAMI, A. AND DEL AGUILA PASQUEL, J. (2019), Thinner bark increases sensitivity of wetter Amazonian tropical forests to fire. **Ecol Lett**, 23: 99-106
- UHL, C.; KAUFFMAN, J. B. Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the eastern Amazon. **Ecology**, v. 71, n. 2, p. 437–449, 1990.
- VAN DER PIJL L (1972) **Principles of Dispersal in Higher Plants.** Springer-Verlag, Berlin.
- VAN NIEUWSTADT, M. G. L., SHEIL, D. & KARTAWINATA, K. The ecological consequences of logging in the burned forests of East Kalimantan, Indonesia. **Conserv. Biol.** 15, 1183–1186 (2001).
- VIEIRA, D. C. M. 2004. Chuva de sementes, banco de sementes e regeneração natural sob três espécies de início de sucessão em uma área restaurada em Iracemópolis (SP). Piracicaba. Dissertação (Mestrado).
- YAO, J, HOLT RD, RICH PM, MARSHALL W. S. (1999) Woody plant colonization in an experimentally fragmented landscape. **Ecography** 22, 715-728.

O papel de árvores remanescentes na chuva de sementes em áreas queimadas da Mata Atlântica

Milena Gama Oliveira^a; Pavel Dodonov^b; Eliana Cazetta^a

^a Programa de pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC);

^b Laboratório de Ecologia Espacial, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia (UFBA).

RESUMO

Diversos distúrbios decorrentes da crescente conversão de florestas para agricultura têm ameaçado a biodiversidade mundial. Assim como o desmatamento, os incêndios florestais estão crescendo em tamanho e frequência em florestas tropicais. Os efeitos desses incêndios podem dificultar a regeneração florestal, destruindo as mudas e o banco de sementes e impedindo o crescimento das árvores, tornando a regeneração dependente da chuva de sementes. Portanto, a chegada de sementes alóctone (vinda de outras áreas florestadas) passa a ser essencial. Nesse contexto, por serem consideradas trampolins ecológicos e núcleos de regeneração em paisagens perturbadas, as árvores remanescentes podem agir como estruturas chave para a regeneração de florestas queimadas. Assim, nosso objetivo foi determinar a importância das árvores remanescentes na chuva de sementes durante a regeneração pós-fogo em remanescentes de Mata Atlântica no sul da Bahia - Brasil. Em três fragmentos queimados estabelecemos 90 pontos amostrais, sendo 30 por sítio, subdivididos em árvores mortas em pé, árvores vivas e pontos desprovidos de cobertura lenhosa – sem árvores. Em cada ponto registramos a chuva de sementes de novembro de 2019 a outubro de 2020, utilizando coletores de sementes. As sementes coletadas foram identificadas, medidas e categorizadas de acordo com a síndrome de dispersão. Também calculamos a distância entre os pontos amostrais e o fragmento florestal mais próximo. Durante o período de amostragem foram coletadas 23.062 sementes no total. Os resultados revelaram que a abundância e riqueza do total de sementes (zoocóricas e não zoocóricas) e de sementes zoocóricas foi maior sob árvores remanescentes, mas não afetou a chegada de sementes de dispersão não-zoocórica. Todavia, a contribuição de árvores vivas e mortas não foi equitativa considerando a riqueza, uma vez que as árvores mortas tiveram riqueza menor do que as vivas. A distância da fonte de sementes influenciou apenas a abundância de sementes zoocóricas. E não encontramos variação no diâmetro das sementes com a distância ou entre os tratamentos, possivelmente devido a predominância de sementes pequenas na amostra - 93%. Nossos resultados suportam a hipótese de que as árvores remanescentes favorecem a chuva de sementes em áreas queimadas, sendo pontos com alta deposição de sementes. Apesar das árvores mortas contribuírem menos, essas árvores podem atuar como potenciais núcleos de regeneração, podendo ser incluídas em planos de manejo e conservação de áreas queimadas.

Palavras-chave: incêndios florestais. regeneração. estruturas chave. dispersão de sementes.

ABSTRACT

The conversion of tropical forests to agriculture has been steadily increasing and, associated with this, several disturbances have threatened the world's biodiversity. Like deforestation, forest fires are growing in size and frequency in tropical forests. In addition, the local effects can hamper forest recovery by destroying the seedling and seed bank and by precluding tree regrowth, directing regeneration to the seed rain. Therefore, the arrival of allochthonous seeds (i.e. seeds from other forested areas) becomes essential. In this context, for being described in many disturbed landscapes as stepping stones and as regeneration nuclei, the remaining trees can act as keystone structures for the regeneration of burnt forests. Thus, our objective was to determine the importance of remnant trees in seed rain during post-fire regeneration in the Atlantic rain forest in the south of Bahia - Brazil. We established in three burnt fragments, 90 sample points, 30 per site, subdivided into three treatments: snag trees, live trees, and areas where trees are absent - no trees. We recorded the seed rain for 12 months, from November of 2019 to October of 2020 using seed traps (1m²) installed at each point. We also measured the distance between the sampling points and the adjacent forest patch. The seeds were identified, measured, and categorized according to their dispersal syndrome. During the sampling period, we collected 23,062 seeds in total. The results revealed that the remaining trees positively affected the total seed abundance and richness (non-zoochoric and zoochoric) and zoochoric species but did not affect the arrival of non-zoochoric seeds. However, the contribution of live and snag trees was not equitable when considering richness, since snag trees had less richness than live trees. The distance from the seed source influenced only the abundance of zoochoric seeds. We did not find variation in the seed diameter with the distance or between treatments, possibly due to the predominance of small seeds in the sample - 93%. Our results support the hypothesis that the remaining trees positively influence the seed rain in burnt areas, being spots with high seed deposition. Although dead trees contribute less, these trees can act as potential nuclei for regeneration and can be included in management plans and conservation of burnt areas.

Keywords: wildfire, regeneration, keystone structure, seed dispersal.

Introdução

Nas últimas décadas o fogo tem se tornado uma das principais ameaças à biodiversidade nas florestas tropicais, ultrapassando o desmatamento por corte e queima em termos de área total afetada (Cochrane, 2003; Lizundia-Loiola et al. 2020; Staver, 2020). Os efeitos desses incêndios incluem aumento das emissões de CO₂ (Brando et al. 2020), alterações no estoque de biomassa (Alencar *et al.*, 2006; Brown, 1997; Fearside, 2000; Fearnside 2002; Silva et al., 2021), alteração do ciclo hídrico (Nepstad *et al.*, 1994) e das propriedades químicas e físicas do solo (Thomaz, *et al.*, 2020), além de grandes perdas em termos de fauna e flora (Barlow e Peres 2004). Os impactos podem ser de longo prazo, comprometendo também a regeneração, uma vez que a disponibilidade de sementes pode ser reduzida em até 85%, sendo essencial a chegada de propágulos de fontes adjacentes para que a área se regenere (Cochrane, 2003).

Os impactos do fogo podem moldar as características de uma floresta tropical queimada, uma vez que resultam em altas taxas de mortalidade de árvores e a eliminação de espécies, principalmente aquelas com baixa densidade, podendo reduzir significativamente a cobertura do dossel e levar a um aumento substancial na densidade de espécies pioneiras (Cochrane & Schulze, 1999; Fiedler *et al.*, 2004; Menezes et al. 2019; Silva, et al., 2005). Desse modo, em áreas queimadas é comum observar uma grande quantidade de troncos caídos (Menezes et al. 2019), a quase inexistência de fauna e algumas árvores que persistem eretas após o incêndio, sejam elas vivas ou mortas (Silva et al. 2005; Menezes et al. 2019).

Essas árvores que persistem são elementos conspícuos, que se destacam do resto da vegetação e são referidas na literatura como árvores remanescentes ou árvores dispersas (Maning et al. 2009). Em áreas queimadas, elas podem resultar da morte de grandes árvores, através do aquecimento do caule ou raízes além dos limites de tolerância, e podem demorar anos para cair – resultando em árvores mortas eretas. Além disso, pode haver a queima desigual da área afetada, deixando áreas com árvores vivas, árvores mortas em pé e áreas destituídas de vegetação lenhosa ereta (Liesenfeld & Vieira, 2016 Dickinson & Johnson, 2001). Em resumo, a distribuição de árvores vivas e mortas em pé em uma área queimada depende de uma combinação de fatores que envolvem as características da vegetação, como aspectos morfológicos e fisiológicos, e do comportamento do fogo, como a intensidade e heterogeneidade (Dodonov et al., 2014; Nepstad et al., 1999).

As árvores remanescentes podem ser consideradas componentes chave na dinâmica ecológica de áreas degradadas, desempenhando uma gama de funções em paisagens sejam elas naturais, culturais ou recentemente modificadas (Fischer et al., 2010; Manning et al. 2006;

Prevedello et al, 2017). Dentre as funções desempenhadas pelas árvores remanescentes, estão: abrigo para fauna (Law et al. 2000), local para nidificação e forrageamento (Frizzo et al, 2013; Gutzat & Dormann, 2018; Zwarts et al. 2019), fornecimento de sombra (Manning et al. 2006), melhoria do microclima (Siqueira et al. 2007) e facilitação do estabelecimento de plântulas (Manning et al., 2006). Em escala de paisagem, as árvores remanescentes contribuem para conectividade entre fragmentos para animais e plantas (Cadavid-Florez et al. 2020; Fisher & Lindermayer, 2002; Guevara & Laborde, 1993; Manning et al., 2006; Manning & Fisher, 2010), cobertura florestal (no caso de árvores vivas) e núcleos de regeneração (Elmqvist et al. 2002; Guevara et al. 1992; Toh et al. 1999, Prevedello et al. 2017), ou seja, pontos em que a taxa de regeneração pode ser alta devido à alta deposição de sementes e condições abióticas favoráveis para o recrutamento (Sandor & Chadzon, 2014).

Os papéis desenvolvidos pelas árvores remanescentes como núcleos de regeneração e na conectividade estão diretamente relacionados e são particularmente importantes para a recuperação de florestas tropicais degradadas. Isso ocorre porque as florestas tropicais são caracterizadas por uma alta porcentagem de produção de frutos zoocóricos, os quais dependem de fauna dispersora (Fleming, 1987; Galetti, 1996). Assim, estruturas que atraem a fauna em uma floresta perturbada podem ser importantes para ampliar a chegada das sementes zoocóricas (Mueller et al., 2014). Dentre os vertebrados frugívoros que mais contribuem para a regeneração natural de florestas através da zoocoria, estão as aves e morcegos (Bello *et al*, 2017, Fleming & Heithaus, 1981; Machado *et al*, 2006). Esses dispersores são chamados de “conectores móveis” por estabelecerem uma conexão entre fragmentos, através do fluxo de sementes que são dispersas ao se alimentarem do fruto e liberarem as sementes por meio das fezes ou regurgito (Lundberg & Moberg, 2003; Stiles & White, 1986).

Nesse sentido, as árvores remanescentes podem exercer a função de poleiros para esses dispersores durante a sua movimentação, funcionando como trampolins ecológicos, uma vez que facilitam a conexão entre as áreas perturbadas e preservadas (Herrera & García, 2009; Lasky e Keitt, 2012; Prevedello et al. 2017). Esta função é fundamental, considerando o comportamento dos animais frugívoros, como algumas aves, que evitam atravessar grandes extensões de áreas abertas diminuindo o risco de predação e o gasto energético (Silva *et al*. 2020). Assim, a presença desses poleiros em áreas degradadas irá mediar a passagem desses animais (Saura et al. 2014). Em razão do processo de utilização dos poleiros, a chegada de sementes nas áreas degradadas pode ser desigual, uma vez que as árvores remanescentes podem favorecer uma alta deposição de sementes zoocóricas e por isso podem representar uma

vantagem quando comparadas com áreas abertas, enfatizando o seu possível papel como núcleos de regeneração (Cavallero et al., 2012; Carlo et al. 2013; Shupp et al., 2002).

Além disso, outros fatores podem atuar na regulação da dinâmica da chuva de sementes em áreas perturbadas, gerando padrões na deposição de sementes. Um destes fatores é a distância de um fragmento preservado, considerado nesse contexto como fonte de sementes, onde os dispersores se alimentam e partem para fragmentos adjacentes. De fato, a distância de fragmentos preservados é um fator chave para a regeneração florestal, (McClanahan, 1986), de modo que diversos estudos apontam para uma relação negativa entre a chuva de sementes (considerando densidade, abundância e riqueza de sementes) e a distância do fragmento-fonte (Barnes et al. 2014; Silva et al. 1996; Siqueira, 2017; Piotto et al., 2019). Nesse sentido, espera-se que em pontos mais distantes da fonte, a chuva de sementes seja mais limitada. Todavia, enquanto alguns estudos tem encontrado uma relação positiva entre distância da fonte e uso de poleiros (Lasky e Keitt, 2012, Silva et al. 2020), em outros, o efeito da distância tem sido considerado secundário, sendo a presença de poleiros mais importante para explicar os padrões relacionados à chuva de sementes (McClanahan e Wolf, 1987; Wunderle, 1997). Essas divergências podem ser um reflexo das diferenças entre as paisagens estudadas e desse modo não há um padrão fixo quando se trata de distância da fonte/fragmento preservado.

Assim, estudos que analisem a importância de árvores remanescentes em paisagens queimadas são importantes, uma vez que confirmado o seu efeito positivo em padrões ecológicos, elas podem ser incluídas em programas de manejo de áreas perturbadas. No entanto, a maioria dos estudos sobre árvores remanescentes estão concentrados em paisagem agrícolas ou que passaram por outro tipo de perturbação (Guevara & Laborde, 1993). Em áreas queimadas, destacam-se os trabalhos de Cavallero et al., (2012) na Patagônia, e Elmqvist, *et al.* (2002) em uma Reserva da Floresta Tropical da Península de Tafua, em Samoa (Polinésia), todavia, ambos os estudos não compararam o efeito de árvores remanescentes vivas e mortas e não analisaram os efeitos de distância e diâmetro das sementes. Além disso, considerando o contexto do Brasil, entender mecanismos que favorecem a regeneração pós fogo é importante devido a frequência em que esse distúrbio tem ocorrido, somente entre 1999 e 2019 a ocorrência de fogo Amazonia e na Mata Atlântica foi responsável por 48,23 % dos focos de incêndios (Silva-Junior et al. 2020). A Mata atlântica, por exemplo, atualmente conta com apenas com 12% da sua cobertura original (SOS Mata Atlântica, 2020) e constitui um dos *hotspots* mundiais em biodiversidade (Myers et al., 2000), todavia, essa biodiversidade é fortemente ameaçada pelas pressões antrópicas como fogo e desmatamento (SOS Mata Atlântica, 2020). Diante desse contexto, estudos complementares que possibilitem um amplo entendimento sobre a função

ecológica das árvores remanescentes na chuva de sementes em florestas tropicais brasileiras atingidas pelo fogo são essenciais, e podem subsidiar a tomada de decisões em ações que visam a recuperação de áreas degradadas, uma vez que as queimadas têm aumentado a cada ano e as ações de manejo nessas áreas são escassas.

Nesse sentido, os objetivos deste trabalho foram determinar a importância das árvores remanescentes de incêndios para a chuva de sementes durante a regeneração pós-fogo em fragmentos da Mata Atlântica e entender qual a influência da distância nesse processo. Nossa hipótese é que as árvores remanescentes de queimadas (vivas e mortas) favorecem a chuva de sementes de espécies zoocóricas em áreas queimadas, devido a sua ação como poleiros. Especificamente, esperávamos uma maior riqueza e abundância de sementes zoocóricas próximo a árvores remanescentes quando comparadas com áreas sem árvores, havendo ainda maior deposição sob as árvores vivas. Com relação às espécies cuja a dispersão se dá por meios abióticos (não-zoocóricas), a nossa hipótese é que as árvores remanescentes não influenciariam a chegada de sementes, não afetando a riqueza e abundância de sementes entre os tratamentos estudados. Por último, acreditávamos que a chuva de sementes seria negativamente relacionada à distância da floresta madura (fonte de sementes), por esse motivo, esperávamos encontrar menor riqueza e abundância em distâncias maiores. A mesma relação foi esperada para o diâmetro das sementes, na qual sementes maiores seriam mais escassas em distâncias maiores.

Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em remanescentes da Mata Atlântica localizados no Refúgio da Vida Silvestre Una – Bahia (Revis Una, 15°08'15" S, 39° 00'39" W). Esta região é caracterizada por clima úmido a sub-úmido, com média anual de precipitação acima de 1.300mm, temperatura média anual em torno de 23°C (SEI-BA,1988). A vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa (UC Brasil, 2020). O sub-bosque dos remanescentes são dominados por uma samambaia exótica, *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon, sendo também frequentes as pioneiras *Trema micrantha*, *Solanum crinitum*, e *Cecropia sp.* (Menezes et al., 2019). A densidade de árvores remanescentes no período entre julho de 2017 e fevereiro de 2018 era de em média 500 árvores vivas e 1000 árvores mortas por hectare (Menezes et al., 2019), podendo haver uma diferença na quantidade de indivíduos no período de realização do presente estudo devido à queda de árvores mortas.

Desenho amostral

Foram selecionados três fragmentos pertencentes à Revis de Una, que compreendem 28, 63 e 260 hectares (Fig.1a-b). Estas áreas foram atingidas por incêndios acidentais de superfície, com duração aproximada de um mês, entre dezembro de 2015 e fevereiro de 2016 – período que coincidiu com uma seca severa ocasionada pelo El Niño. Com base nas características dos sítios amostrais, foram definidos três tratamentos: dois representando as árvores remanescentes (1) vivas e (2) mortas e um terceiro tratamento que corresponde às (3) áreas sem árvores remanescentes, ou seja, onde a cobertura lenhosa (viva ou morta) é ausente (Cavallero *et al.*, 2012). Esses tratamentos foram estabelecidos em 30 pontos amostrais selecionados aleatoriamente em cada um dos sítios, sendo 10 pontos por tratamento, respeitando uma distância mínima de 30 metros. No total, foram estabelecidos 90 pontos amostrais considerando os três fragmentos.

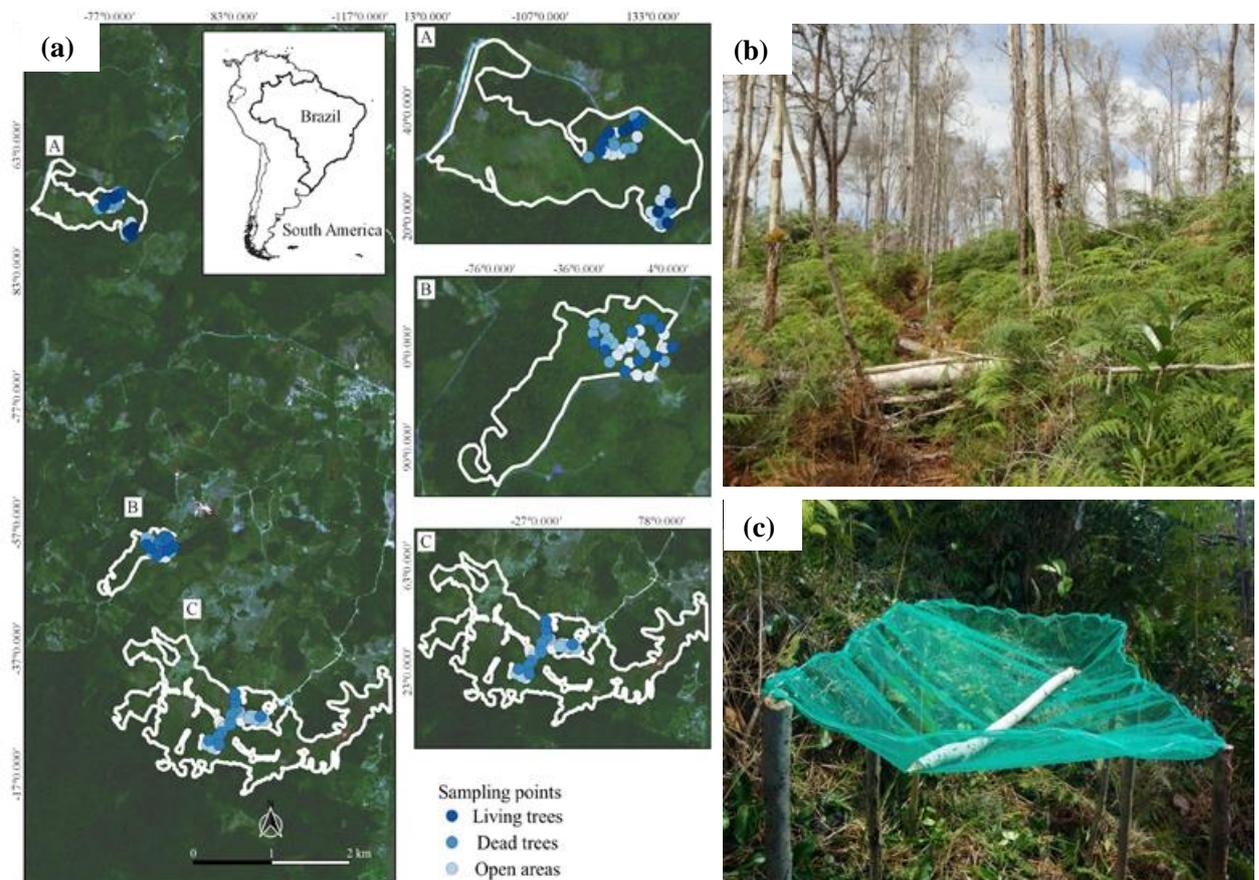


Fig 1: (a) Área de estudo situada no Refúgio da Vida Silvestre de Una – Bahia, Brasil. Mostrando em A, B e C os três fragmentos queimados (sítios amostrais). Os pontos equivalem aos pontos amostrais estabelecidos em cada um dos fragmentos, as cores dos pontos

correspondem aos diferentes tratamentos: árvores vivas, árvores mortas e áreas sem árvores. (b) Área de estudo quatro anos após os incêndios. (c) Coletor de sementes instalado nos pontos amostrais.

Registro da chuva de sementes

Foi realizada a caracterização mensal da chuva de sementes nos pontos amostrais, com intuito de analisar a influência das árvores remanescentes na chuva de sementes das áreas atingidas pelo fogo. Para isso, registramos a chuva de sementes por meio de coletores de sementes, com tamanho de 01 m² (01x01 m), profundidade de 30 cm. Os coletores foram confeccionados com arame galvanizado e área quadricular de 0,25 m² de tela de náilon com malha de 5 x 1 mm (Campos, 2009), fixados em estacas de madeira de 1 metro de altura – para evitar predação das sementes e também impedir que algumas herbáceas formassem barreira para o coletor (Fig. 1c). Os coletores foram instalados em cada um dos pontos amostrais acima descritos, com base nos tratamentos árvores vivas, árvores mortas e áreas sem árvores, sem uma orientação definida. Cabe salientar que esses coletores são mais eficazes para coleta de sementes dispersas principalmente por aves e morcegos (o que atende as nossas previsões), não sendo capazes de capturar sementes oriundas de dispersão secundária por vertebrados e invertebrados no solo, por exemplo. Devido à possibilidade de queda de árvores nas áreas queimadas, foi definido previamente que na ocorrência de queda de árvores com coletores, um novo sorteio seria realizado para substituir aquela unidade amostral. As coletas ocorreram no período de novembro de 2019 a outubro de 2020, totalizando 12 meses de amostragem.

Triagem e identificação do material coletado

O material obtido nas coletas foi triado com intuito de separar a serapilheira das sementes. Os frutos carnosos que caíram intactos sobre o coletor não foram contabilizados, tendo em vista que podem ter caído nas armadilhas diretamente da planta materna. Assim, consideramos apenas as sementes encontradas sem polpa, ou parcialmente despolpadas (isto é, indicando que provêm de fezes ou regurgitações). As sementes coletadas foram acondicionadas em sacos plásticos e etiquetadas para posterior classificação e, quando possível, identificação, que foi realizada com o auxílio de literatura especializada (Duarte & Aona, 2017; Souza-Junior & Brancalion, 2016; Cornejo & Janovec, 2010; Lorenzi, 2002a; 2002b; 2009). Algumas sementes puderam ser identificadas a nível de gênero ou espécie, enquanto outras foram classificadas como morfotipos. Para fins de análises, consideramos os diferentes morfotipos como morfoespécies. Além disso, com base em suas características morfológicas e dados da literatura, as sementes foram classificadas de acordo com a síndrome de dispersão, conforme classificação

proposta por Van Der Pijl (1982), em não-zoocóricas quando dispersas pelo vento, água ou auto-dispersas e zoocóricas quando dispersas por animais. Medimos o diâmetro de até 10 sementes de cada morfoespécie aleatoriamente obtidas; em seguida foi obtida a média aritmética do tamanho das mesmas, o qual foi atribuído à morfoespécie. As sementes foram categorizadas de acordo com o diâmetro, sementes de até 6mm foram classificadas como pequenas, as sementes maiores que 6mm e ≤ 15 mm, foram consideradas médias e aquelas de diâmetro maior que 15mm e menor que 30mm, grandes (Rocha et al *no prelo*).

A partir dos dados brutos, obtivemos as variáveis-resposta de maneiras distintas. Para abundância total, abundância de sementes zoocóricas e abundância de sementes não-zoocóricas, foi realizada a soma dos valores mensais por coletor, obtendo um valor total/anual de abundância de sementes para cada unidade amostral. Para riqueza total de sementes, riqueza de sementes zoocóricas e não-zoocóricas, utilizamos duas métricas, a riqueza média por coletor, considerando todos os meses de coleta, e a riqueza anual, que corresponde ao número de morfoespécies diferentes coletadas em cada coletor ao longo dos 12 meses de coleta. Além disso, obtivemos o diâmetro médio de sementes em cada coletor, tendo como base a média do diâmetro de cada morfoespécie, ponderada pela sua abundância.

Distância da fonte

A distância da fonte foi calculada como a distância de cada ponto amostral ao fragmento florestal mais próximo. Para isso, utilizamos uma imagem de satélite do local (sentinel 2A, cena 24LVJ - 12/03/2016), referente ao período da queimada para melhor distinguir os fragmentos atingidos pelo fogo e definir polígonos de cada uma das possíveis fontes de sementes. Cada ponto amostral foi plotado sobre a imagem (em formato *raster*), juntamente com os polígonos dos fragmentos florestais, para calcularmos a distância mínima de cada ponto até o fragmento próximo. Esses procedimentos foram realizados no *software* QGIS (QGIS Development Team, 2021), utilizando a extensão NNJoin para obtenção das medidas de distância.

Análise de dados

Com o objetivo de avaliar o efeito dos tratamentos (árvores vivas, árvores mortas e áreas sem árvores) e distância da fonte na chuva de sementes, foi realizada seleção de modelos, utilizando Modelos Lineares Generalizados – GLM's com diferentes combinações das variáveis explanatórias e interação entre elas (Tabela 1). As variáveis resposta utilizadas nesse estudo foram riqueza anual de sementes, riqueza média de sementes, abundância total de sementes, diâmetro médio de sementes, riqueza anual de sementes zoocóricas, riqueza anual de sementes não-zoocóricas, riqueza

média de sementes zoocóricas, riqueza média de sementes não-zoocóricas, abundância de sementes zoocóricas, abundância de sementes não-zoocóricas, diâmetro médio de zoocóricas e diâmetro médio de sementes não-zoocóricas. As variáveis preditoras selecionadas foram os tratamentos (áreas sem árvores, árvores mortas e vivas), a distância da fonte e os sítios amostrais, ou seja, os três fragmentos florestais queimados, os quais foram incluídos como variável explanatória em todos os modelos com intuito de excluir qualquer variação oriunda de possíveis diferenças entre as áreas. Para construção dos modelos, utilizamos distribuições diferentes seguindo o critério de melhor ajuste (avaliado através de análise de resíduos em conjunto com os pressupostos dos modelos). Desse modo, para as variáveis abundância (total, de sementes zoocóricas e não-zoocóricas), riqueza média (total, de sementes zoocóricas e não-zoocóricas) e riqueza anual de sementes não-zoocóricas, utilizamos distribuição normal. Enquanto que para a riqueza anual total, foi utilizada a distribuição de Poisson e nos modelos de riqueza média de zoocóricas, a distribuição binomial negativa. A distribuição Gamma foi utilizada nos modelos que incluíam o diâmetro médio das sementes. As variáveis abundância total, de sementes zoocóricas e não-zoocóricas, bem como a riqueza média total, foram logaritimizadas.

A seleção do modelo mais parcimonioso foi baseada no critério de informação de Akaike (AIC). Usamos o limiar $\Delta AIC \leq 2$ juntamente com a quantidade de graus de liberdade de cada modelo, de modo que em situações em que mais de um dos modelos ajustados apresentaram valor de $\Delta AIC \leq 2,0$, o modelo mais simples foi escolhido. Quando o modelo selecionado incluía os tratamentos, ou seja, evidenciava diferença entre os níveis sendo comparados (árvores vivas, árvores mortas e áreas sem árvores), um teste *post hoc* foi realizado, com intuito de entender quais tratamentos diferiam entre si. Todas as análises foram realizadas no software R Core Team (2017), utilizando os pacotes “multcomp”, “MASS”, “hnp” e “bbmle” (Bolke et al., 2020; Hothorn et al., 2008; Moral et al. 2017; Venables & Ripley, 2002)

Tabela 1 - Descrição dos modelos utilizados para a avaliar a relação da chuva de sementes entre tratamentos (árvores vivas, árvores mortas e áreas sem árvores e a distância da fonte após incêndios acidentais em fragmentos florestais no Sul da Bahia – Brasil.

Modelo	Descrição	Equação do modelo
ATDI	Modelo completo: inclui os tratamentos (árvores vivas, árvores mortas e áreas sem árvores), a distância da fonte e a interação entre os tratamentos e a distância.	glm (variável ~ sítios + tratamento + distância + tratamento:distância)

ATD	Inclui os tratamentos (árvores vivas, árvores mortas e áreas sem árvores), a distância da fonte.	glm (variável ~ sítios + tratamento + distância)
AT	Inclui apenas os tratamentos (árvores vivas, árvores mortas e áreas sem árvores).	glm (variável ~ sítios + tratamento)
AD	Inclui apenas a distância da fonte.	glm (variável ~ sítios + distância)
Nulo	Assume que não há efeito. Inclui apenas aos sítios amostrais que representa um fator fixo.	glm (variável~ sítios)

Resultados

Durante o período de 12 meses de amostragem foram coletadas 23.062 sementes, distribuídas em 115 morfoespécies, sendo 69 morfoespécies com síndrome de dispersão zoocórica e 46 com dispersão não zoocórica. Com relação aos tratamentos, as áreas sem árvores tiveram a menor riqueza (36 morfoespécies) e abundância (2.410 sementes), as árvores mortas tiveram riqueza e abundância intermediárias, sendo 65 morfoespécies e 6.888 sementes respectivamente, enquanto as árvores vivas acumularam o maior número de sementes (13.764) e de morfoespécies (95 no total). *Cecropia sp.* foi a espécie mais representativa, correspondendo a 77% da abundância total (17.804 sementes). As sementes pequenas (<6mm) foram predominantes nos três sítios amostrais, equivalendo a 93,1 % das amostras, as sementes médias (>6mm e ≤15mm) corresponderam a 6,5% e as grandes (>15mm e <30mm) a 0,4%. Desse último grupo, apenas uma morfoespécie é zoocórica (*Virola sp.*). Nenhuma semente maior que 30mm foi observada.

Com relação a abundância de sementes, o modelo considerando apenas os tratamentos foi o mais parcimonioso (Tabela 2), evidenciando a diferença entre as áreas sem árvores e árvores remanescentes, todavia, sem haver diferenças significativa na abundância entre as árvores vivas e mortas (Fig. 2a, Tabela A.1). Considerando os valores médios, as áreas sem árvores tiveram abundância aproximadamente cinco vezes menor do que as árvores vivas e duas vezes menor do que as árvores mortas. Já para a abundância de sementes zoocóricas, o modelo mais parcimonioso inclui os diferentes tratamentos e a distância da fonte (Tabela 2), havendo diferença significativa entre árvores remanescentes (vivas mortas) e áreas sem árvores (Fig. 2b, Tabela A.1), sendo a abundância média de sementes em árvores vivas, cerca de sete vezes maior do que em áreas sem árvores, e duas vezes maior do que em árvores mortas. Com

relação a abundância de sementes não-zoocóricas, o melhor modelo não incluía os tratamentos ou a distância - modelo nulo selecionado (Tabela 2 e Fig. 2c).

A riqueza anual e média total de sementes e de sementes zoocóricas e não-zoocóricas foram explicadas apenas pelo modelo incluindo os diferentes tratamentos (Tabela 2). Os padrões encontrados nos valores de riqueza anual e média totais e de sementes zoocóricas, indicaram maior número de morfoespécies nas árvores remanescentes quando comparados com as áreas sem árvores, sendo maior nas árvores vivas (Fig.3a-b, 4a-b; Tabela A.1), uma vez que esse tratamento recebeu em média uma riqueza em torno de três vezes maior do que as áreas sem árvores em todo conjunto de sementes (zoocóricas e não zoocóricas) e seis vezes maior considerando apenas as sementes zoocóricas. As diferenças entre os outros tratamentos apesar de significativas, foram menos discrepantes. Ao avaliar a riqueza anual e média de sementes não-zoocóricas, houve diferença entre as áreas sem árvores e as árvores vivas, sendo que a riqueza de sementes sob árvores mortas não diferiu dos outros dois tratamentos (Fig. 3c, 4c; Tabela A.1). Os resultados também indicam relação negativa entre a distância da fonte de sementes e a abundância de zoocóricas (Estimate= -0.003517; Erro padrão= 0.001455; t= -2.416; p= 0.018040) (Tabela 2; Fig.5). O diâmetro médio total, de sementes zoocóricas e não-zoocóricas, não diferiu entre os tratamentos ou variou com a distância da fonte (modelo nulo selecionado) (Tabela 2).

Tabela 2 - Resultados da seleção de modelos baseados no Critério de Informação de Akaike (AIC), utilizados para caracterizar a chuva de sementes em fragmentos florestais no Sul da Bahia – Brasil, através da relação entre as variáveis resposta e preditoras anteriormente definidas.

MODELOS					
	ATDI	ATD	AT	AD	Nulo
VARIÁVEIS RESPOSTA	valores de ΔAIC				
ABUNDÂNCIA DE SEMENTES	4.6	0.0	0.6*	22.0	22.0
ABUNDÂNCIA DE ZOOCÓRICAS	4.8	0.0*	3.7	29.5	29.8
ABUNDÂNCIA DE NÃO-ZOOCÓRICAS	6.7	3.4	1.2	2.1	0.0*
RIQUEZA ANUAL DE SEMENTES	1.3	0.0	0.1*	133.7	134.3
RIQUEZA ANUAL DE ZOOCÓRICAS	2.1	0.1	0.3*	62.9	61.2
RIQUEZA ANUAL DE NÃO-ZOOCÓRICAS	6.4	1.8	0.0*	11.4	9.7

RIQUEZA MÉDIA DE SEMENTES	3.8	0.0	1.3*	82.1	81.4
RIQUEZA MÉDIA DE ZOOCÓRICAS	3.8	0.0	1.3*	82.1	81.4
RIQUEZA MÉDIA DE NÃO-ZOOCÓRICAS	5.4	1.3	0.0*	14.5	13.0
DIÂMETRO MÉDIO DE SEMENTES	7.7	4.3	5.8	0.0	1.5*
DIÂMETRO MÉDIO ZOOCÓRICAS	5.8	3.8	2.8	0.8	0.0*
DIÂMETRO MÉDIO DE NÃO-ZOOCÓRICAS	7.5	3.0	4.1	0.0	1.3*

*modelos selecionados com $\Delta AIC < 2$ e com menor quantidade de graus de liberdade (mais simples).

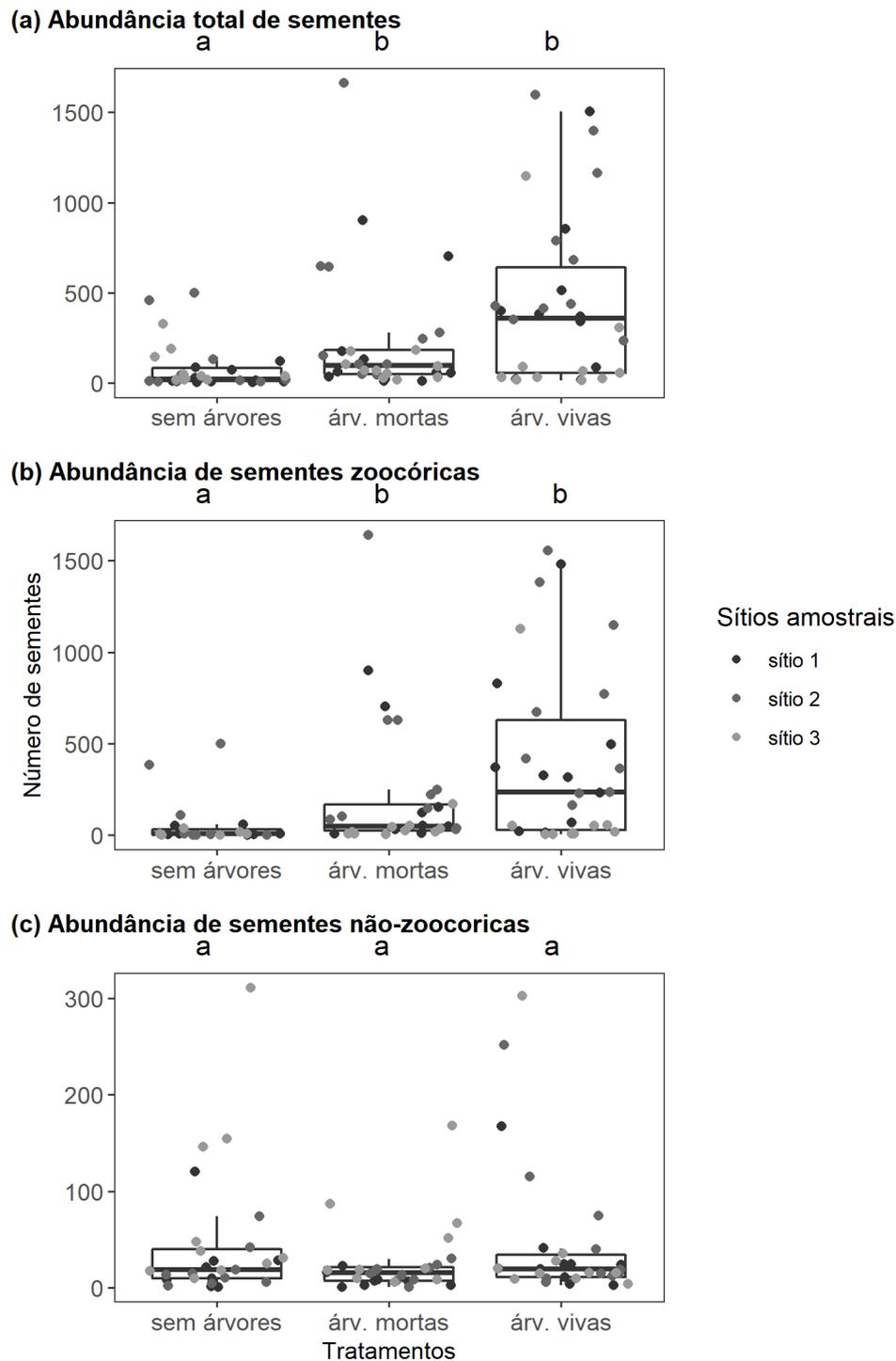


Fig.2: Chuva de sementes em fragmentos florestais queimados no sul da Bahia, Brasil. Os gráficos representam a (a) abundância total de sementes (zoocóricas + não-zoocóricas), (b) abundância de sementes zoocóricas e (c) abundância de sementes não-zoocóricas, representada pela soma do número de sementes coletadas no período de 12 meses, com intervalo de 30 dias. Os diferentes tratamentos analisados (áreas sem árvores, árvores mortas e árvores vivas) estão representados. Os pontos representam o somatório da abundância anual de cada coletor, e as cores representam os três sítios amostrais. As letras no topo de cada gráfico descrevem os resultados das comparações múltiplas realizadas entre os tratamentos. Letras iguais indicam que não há diferenças significativas. Dois tratamentos são considerados significativamente diferentes ($p \leq 0.05$), caso não tenham nenhuma letra em comum.

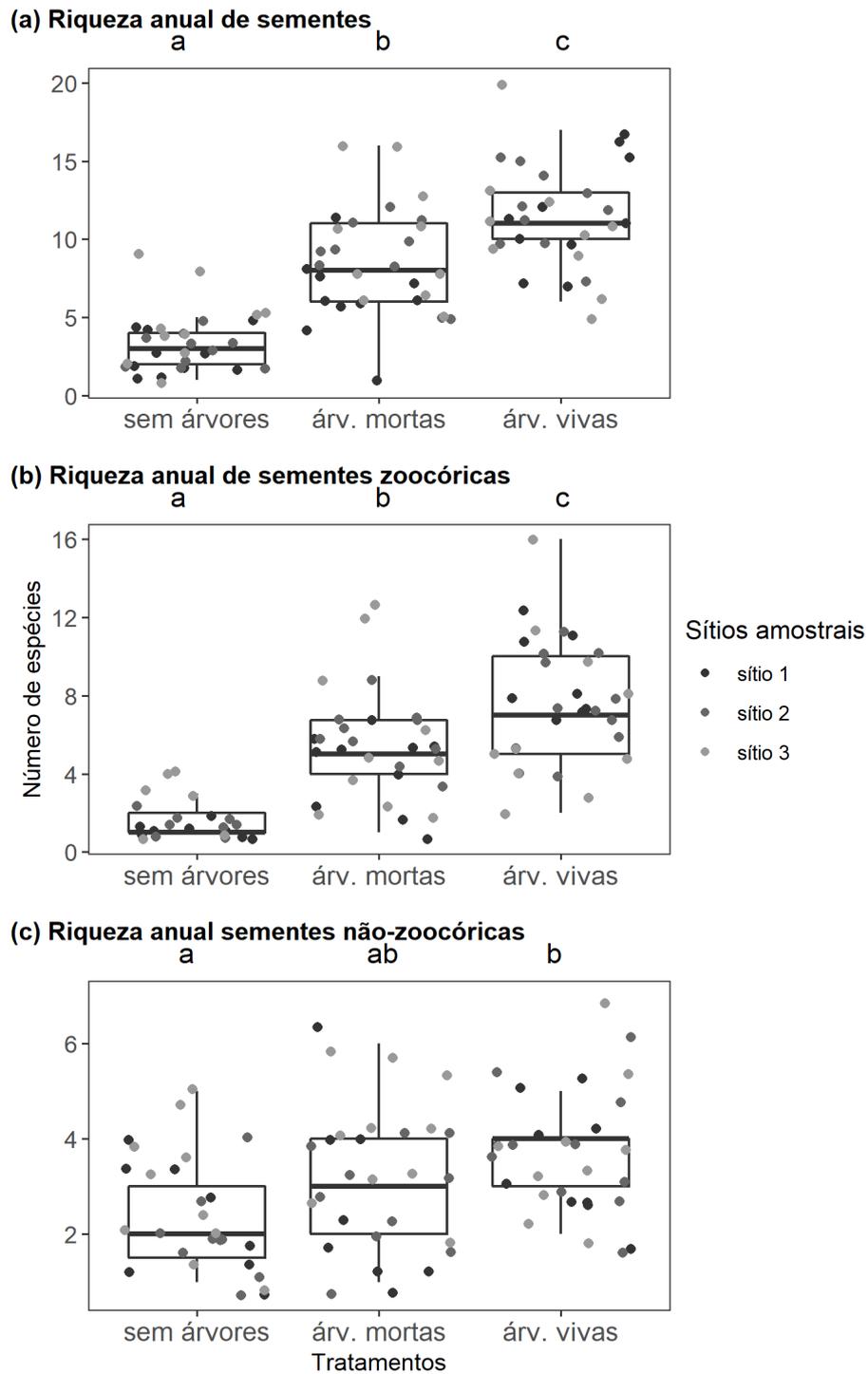


Fig.3: Chuva de sementes em fragmentos florestais queimados no sul da Bahia, Brasil. Os gráficos representam a (a) riqueza anual total de sementes (zoocóricas + não-zoocóricas) (b) riqueza anual de sementes zoocóricas e (c) não-zoocóricas, representada pela contagem do número total de sementes de espécies diferentes coletadas no período de 12 meses, com intervalo de 30 dias. Os diferentes tratamentos analisados (áreas sem árvores, árvores mortas e árvores vivas) estão representados. Os pontos representam a soma anual de espécies diferentes coletadas em cada coletor, e as cores representam os três sítios amostrais. As letras no topo de cada gráfico descrevem os resultados das comparações múltiplas realizadas entre os tratamentos. Letras iguais indicam que não há diferenças significativas. Dois tratamentos são considerados significativamente diferentes ($p \leq 0.05$), caso não tenham nenhuma letra em comum

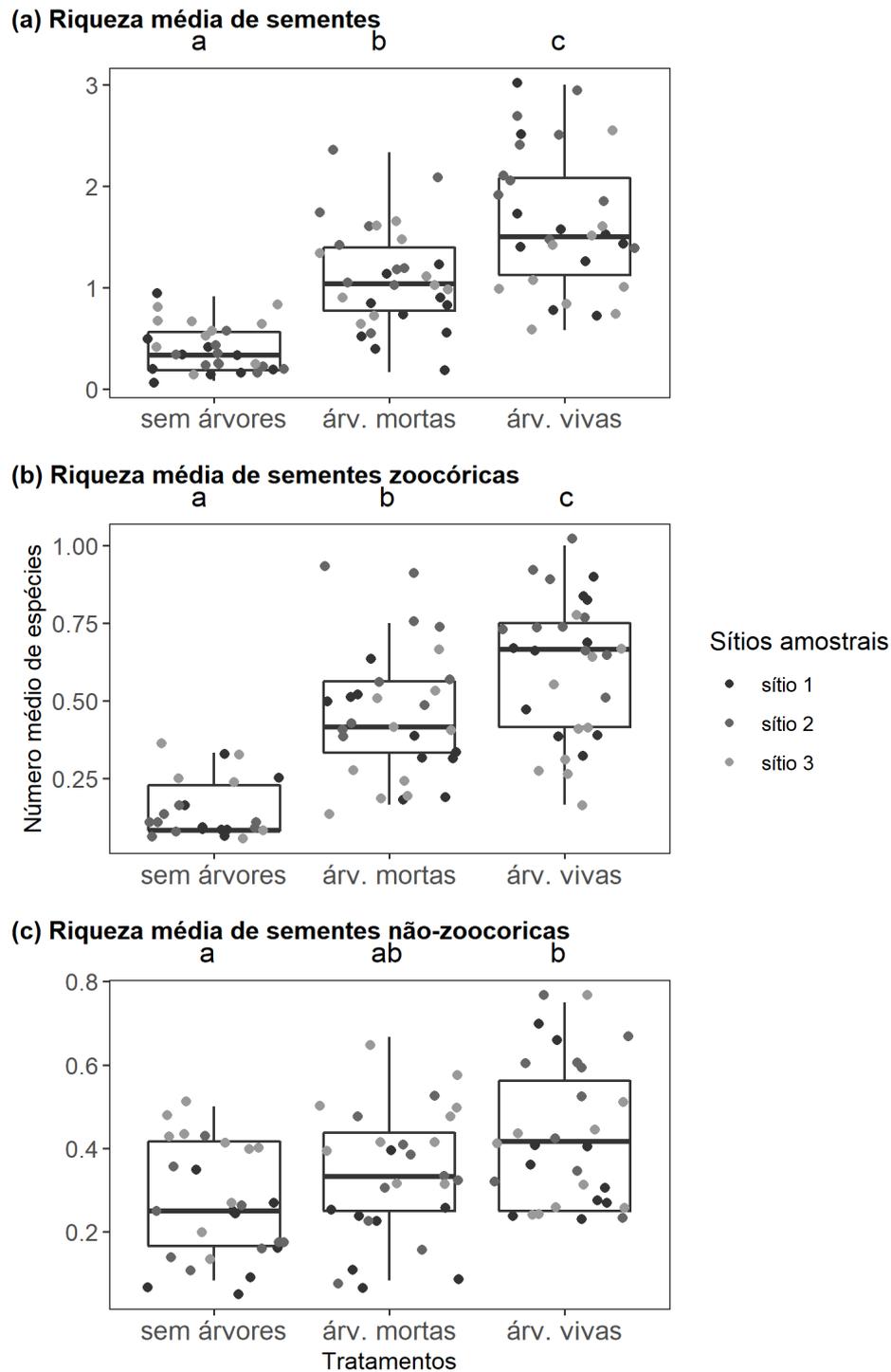


Fig.4: Chuva de sementes em fragmentos florestais queimados no sul da Bahia, Brasil. Os gráficos representam a (a) riqueza média total de sementes (zoocóricas + não-zoocóricas), (b) riqueza média de sementes zoocóricas e (c) não-zoocóricas, representada pela média da riqueza de espécies coletadas no período de 12 meses, com intervalo de 30 dias. Os diferentes tratamentos analisados (sem árvores, árvores mortas e árvores vivas) estão representados. Os pontos representam a soma anual de espécies diferentes coletadas em cada coletor, e as cores representam as três áreas de amostragem. As letras no topo de cada gráfico descrevem os resultados das comparações múltiplas realizadas entre os tratamentos. Letras iguais indicam que não há diferenças significativas. Dois tratamentos são considerados significativamente diferentes ($p \leq 0.05$), caso não tenham nenhuma letra em comum.

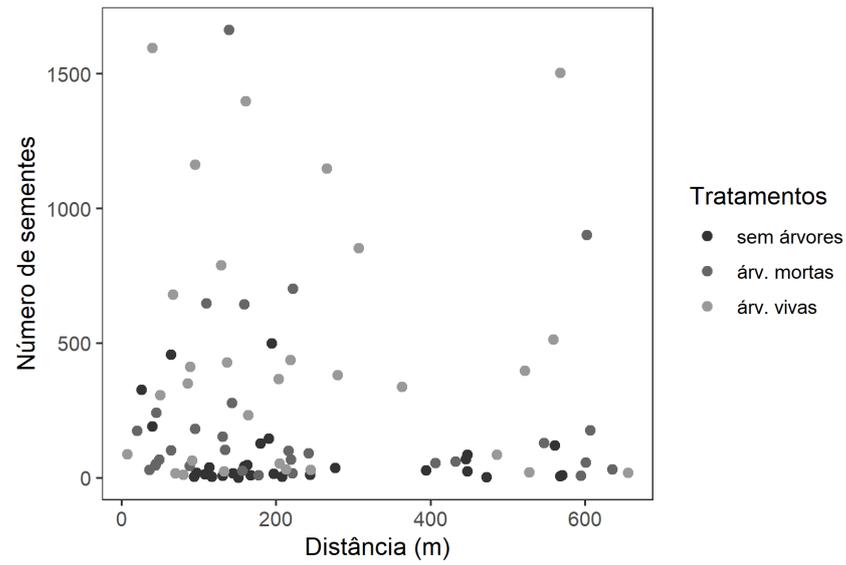


Fig.5: Chuva de sementes em fragmentos florestais queimados no sul da Bahia, Brasil. Os gráficos representam a abundância anual de sementes zoocóricas, nos diferentes tratamentos estudados, em relação à distância da fonte de sementes. O eixo y equivale ao número de sementes zoocóricas depositadas nos coletores de sementes durante o período de coleta – 12 meses, e o eixo x representa a distância, medida em metros, de cada uma das unidades amostrais (coletores) para fonte de sementes. Os pontos representam o somatório da abundância anual de cada coletor, e as cores representam os três tratamentos.

Discussão

Nossos resultados mostraram, pela primeira vez, o papel das árvores remanescentes para áreas queimadas da Mata Atlântica, e sua contribuição para regeneração natural. Confirmamos as nossas previsões de que as árvores remanescentes funcionam como potenciais núcleos de regeneração ao contribuir para a chegada de sementes através da atração da fauna dispersora. Em outras palavras, os resultados demonstram que árvores remanescentes de incêndios afetaram positivamente a chuva de sementes nas áreas estudadas, considerando que elas notavelmente contribuem para o aumento da riqueza e abundância de sementes em geral e de sementes zoocóricas, especialmente. Em contrapartida, as sementes de dispersão não-zoocóricas não foram afetadas especificamente pela presença de árvores remanescentes.

Neste estudo, constatamos um aumento da abundância, riqueza média e anual de todo o conjunto de sementes e, separadamente, das sementes zoocóricas sob as árvores remanescentes, quando comparadas com as áreas sem árvores. Esses resultados estão associados ao uso das árvores remanescentes por frugívoros dispersores que depositam sementes sob as mesmas. Estudos sobre o uso de árvores remanescentes pela fauna dispersora indicam que aves e morcegos utilizam essas árvores como ponto de pouso, abrigo, local para nidificação e alimentação. Esses animais são frequentemente registrados sob as árvores remanescentes em comparação com áreas sem árvores (Huang & Ding, 2017; Fisher et al., 2010; Pizo & Santos, 2011; Prevedello, 2018; Zwarts, 2018). Essa alta taxa de visitação de frugívoros tem resultado no aumento da chuva de sementes sob as árvores remanescentes em diferentes paisagens do mundo como pastagens ativas e abandonadas (Garlindo-González, 2000; Herrera & Garcia, 2009; Siqueira, 2017), bordas (McClanahan e Wolfe, 1993) florestas atingidas por fogo e ciclones (Cavallero, 2012; Elmqvist, 2002) e áreas que sofreram corte-e-queima (Carrière et al., 2002). Tendo como base o aumento da abundância e riqueza de sementes sob árvores remanescentes, entendemos que essas são elementos importantes para áreas queimadas, uma vez que a chuva de sementes costuma ser menor nessas áreas quando comparadas com fragmentos preservados (Rocha et al., *no prelo*; Walker 1993). Portanto, através dos resultados aqui obtidos, sugerimos que as árvores remanescentes vivas e mortas podem catalisar o processo de chuva de sementes em áreas atingidas pelo fogo, onde a quantidade de sementes é limitada, sendo funcionalmente importantes para a conectividade com as áreas adjacentes, agindo como pontos quentes para a chuva de sementes e, assim, podendo influenciar também o recrutamento de novas plantas (Schlawin e Zahawi, 2008).

Cabe salientar que apesar da alta deposição de sementes sob árvores remanescentes ser um indicativo de seu funcionamento como núcleos de regeneração, não é possível afirmar que o recrutamento será de fato otimizado, isso porque as condições no entorno das árvores podem interferir, particularmente em áreas degradadas dominadas por espécies que dificultam o recrutamento de outras plantas. Nas áreas de estudo, por exemplo, há uma super dominância de *P. aracnoideum* a qual pode fornecer um ambiente hostil para o recrutamento, isso se deve a produção de compostos alopáticos liberados no solo (Jatobá et al., 2016) que podem inibir o estabelecimento de plântulas de árvores tropicais (Silva Matos & Berlinato, 2010), sendo capazes de ocasionar o empobrecimento do banco de sementes (Silva & Matos, 2006). Desse modo, a presença dessa planta é considerada um desafio para a conservação, já que são capazes de ocupar grandes extensões e devido aos seus efeitos na recuperação de áreas degradadas (Menezes et al, 2019; Roos et al., 2011).

A contribuição das árvores remanescentes vivas e mortas não foi equitativa, ou seja, as árvores mortas tiveram menor riqueza anual e média total de sementes e de sementes zoocóricas, em comparação com as árvores vivas. No entanto, ainda assim podemos sugerir que ambas são importantes para regeneração, tendo em vista o incremento de sementes nessas árvores comparado com áreas onde as árvores são ausentes. Embora ambas sejam atrativas a fauna dispersora por se sobressaírem da vegetação herbácea (Wunderle, 1997), a diferença na riqueza pode estar associada a preferência de alguns frugívoros por árvores que além da função de poleiros, lhes proporcione também a função de abrigo e alimentação (Dean et al, 1999; Espindola et al. 2003), como as árvores vivas. O motivo de não termos observado essa diferença também na abundância de sementes (no conjunto total e zoocóricas), pode estar associado à superabundância de algumas espécies que compensaram uma possível deposição diferencial de sementes entre os poleiros. Distúrbios como o fogo em geral favorecem algumas espécies, em especial as pioneiras como a *Cecropia sp.*, que foi a espécie mais registrada nas áreas (Araújo et al.,2016; Brokaw, 1998; Mesquita, 2011; Rocha et al., no *prelo*). Essas são normalmente as mesmas espécies que produzem muitas sementes pequenas por fruto (Foster & Janson, 1985). Desse modo, frugívoros que se empoleiraram sob árvores mortas podem ter depositado um grande número de sementes da mesma espécie, compensando a diferença existente entre as árvores mortas e vivas.

Conforme esperado, a abundância de sementes não-zoocóricas não diferiu entre os tratamentos. Todavia, com relação a riqueza, um padrão inesperado foi encontrado, no qual diferenças entre as árvores vivas e as áreas sem árvores foram observadas. Apesar de não ser previsto pelo mecanismo proposto - árvores remanescentes atuando como poleiros - este

resultado corrobora a importância de árvores remanescentes na área queimada, que favoreceriam também a chuva de sementes de dispersão não-zoocóricas. Inclusive com relação a riqueza de sementes desse grupo, o resultado encontrado pode estar associado a processos estocásticos e fatores específicos que regulam a chuva de sementes não-zoocóricas, que não foram avaliados no presente estudo, assim como a produção de sementes pelas próprias árvores avaliadas.

Nossos resultados não evidenciaram influência da distância da fonte para a maioria das variáveis avaliadas. Apesar da relação negativa entre a chuva de sementes e a distância da fonte ser um padrão frequentemente esperado em decorrência do comportamento dos dispersores de evitar pontos mais distantes da floresta (Silva et al., 2020), outros autores também encontraram resultados similares aos observados aqui (McClanahan e Wolf, 1987; Rocha et al., *no prelo*). A presença de poleiros pode neutralizar o efeito da distância da fonte, possibilitando a chegada de dispersores inclusive em locais mais afastados (McClanahan e Wolf, 1987). Em contrapartida, observamos que a distância da fonte de sementes somente influenciou negativamente a abundância de sementes dispersas por animais, novamente esse é um fator que pode estar ligado à superabundância de espécies pioneiras. Essas espécies além de serem normalmente dominantes em áreas perturbadas como um todo, são particularmente abundantes nas bordas antrópicas (Santos et al., 2012), de modo que o distanciamento da borda da floresta, traduzido como afastamento de um local de superabundância de espécies pioneiras, pode resultar em menor abundância de sementes em pontos mais distantes da floresta.

Finalmente, o diâmetro das sementes não variou entre os tratamentos ou com a distância da fonte. Possivelmente a predominância de sementes pequenas explica este resultado. Outros estudos sobre chuva de sementes em áreas queimadas também encontraram resultados similares (Martini e Santos, 2006; Rocha et al., *no prelo*). Esse pode ser um indicativo da baixa visitação de frugívoros dispersores de grande porte, que são capazes de dispersar sementes grandes (Levey, 1987), e o predomínio de visitas de pequenos frugívoros (Jordano, 1995) uma vez que estamos tratando de áreas que sofrem com diversas pressões antrópicas, como a caça, e que podem levar a defaunação (Brooks & Balmford, 1996; Canale, 2012; Garlindo-Leal & Câmara, 2003). Ressaltando, entretanto, que método de amostragem utilizado, não permite a amostragem de sementes grandes dispersas por mamíferos de solo, por exemplo, já que amostragem de sementes grandes é restrita àquelas que são dispersas principalmente por aves de grande porte, as quais aparentemente pouco visitaram os nossos sítios amostrais e eventualmente por outros frugívoros arborícolas que podem ter cruzado as áreas. A baixa visitação desses frugívoros nas áreas atingidas reflete no pequeno número de sementes grandes

e na abundância das sementes de menor tamanho (Galetti *et al.*, 2013; Holbrook & Loiselle, 2009). Todavia, é necessário chamar atenção ao fato de que esse padrão a longo prazo pode ter efeitos sobre o ritmo da sucessão secundária, limitando a colonização apenas a espécies de sementes menores (Teborgh *et al.* 2008), causando o desfavorecimento de espécies de sementes maiores - tardias. Esse processo pode levar à simplificação da floresta e estagnação do da sucessão ecológica - conhecido como secundarização, no qual a floresta passa a ter permanentemente características de capoeiras (Santos *et al.*, 2008; Tabarelli *et al.*, 2008; Tabarelli *et al.* 2009). Nesse caso, é totalmente aconselhado a realização de estudos que visem entender os fatores que estão afetando a chegada de grandes sementes para então conduzir ações que visem melhorias nesse sentido.

Em resumo, nossos resultados suportam a hipótese de que as árvores remanescentes influenciam positivamente a chuva de sementes em áreas atingidas pelo fogo, evidenciando que tanto árvores vivas quanto mortas são eficientes como trampolins ecológicos e potenciais núcleos de regeneração. A presença dos poleiros pode favorecer a chegada de sementes inclusive em áreas mais distantes da fonte de sementes. Em outras palavras, essas árvores devem ser consideradas como ferramentas importantes para a conservação e manejo de áreas degradadas.

Considerações Finais

Diversos estudos têm focado em entender a importância das árvores remanescentes em paisagens modificadas, no entanto, pouco se sabe sobre o papel dessas árvores em áreas queimadas, e ainda menos em florestas tropicais brasileiras atingidas pelo fogo, não havendo nenhum tipo de informação sobre a diferença na contribuição de árvores vivas e mortas para a chuva de sementes dessas áreas. Além disso, a dinâmica da chuva de sementes sob a perspectiva de árvores remanescentes, envolvendo influência da distância da fonte, não era conhecida em paisagens atingidas pelo fogo. Aqui, mostramos que as árvores vivas e mortas em pé que se mantêm após incêndios são importantes para regeneração e que a chuva de sementes em geral não varia com a distância da fonte, sendo que esta influência é restrita a abundância.

Assim, áreas queimadas providas de árvores mortas e vivas podem necessitar de menos esforços para maneja-las, uma vez que a restauração natural pode acontecer de um modo efetivo, entretanto, existem especificidades nas diferentes áreas degradadas e as ações de manejo e restauração devem considera-las, além disso, é preciso destacar alguns pontos importantes. Primeiro, que as árvores mortas, apesar de eficientes, contribuem menos para a riqueza de espécies, sendo importante um acompanhamento um pouco maior em áreas dominadas apenas por árvores mortas, como o monitoramento constante da chuva de sementes. Em segundo lugar, é importante entender como favorecer a chegada de sementes maiores nessas áreas, uma vez que o predomínio de sementes de espécies pequenas pode prejudicar a sucessão ecológica. Uma forma dar início a estes estudos é através da avaliação da visitação de frugívoros nas áreas atingidas, com intuito de entender quais são os principais grupos visitantes e assim ter um poder de inferência maior a respeito, considerando que o atual estudo se restringe a chuva de sementes. Além disso, o controle de pioneiras invasoras é importante para áreas nas quais elas são dominantes, uma vez que podem influenciar negativamente o recrutamento, ainda que a deposição de sementes seja otimizada pelas árvores.

Portanto, a avaliação realizada aqui proporciona uma ferramenta importante para gestores de áreas que foram atingidas pelo fogo, indicando que na presença de árvores remanescentes, a necessidade de ações de manejo voltadas para atração da fauna pode ser relativamente menor, principalmente quando as árvores vivas estão presentes. Isso possibilita que os esforços sejam direcionados a resolver outras problemáticas concernentes à recuperação de áreas queimadas, como por exemplo, o controle de espécies invasoras, como *Pteridium aracnoideum* que pode influenciar na regeneração. Assim, dada a eficácia dessas árvores na

regeneração de áreas degradadas, a retenção de árvores remanescentes em florestas atingidas pelo fogo é importantes e deve ser encorajada aos gestores. Além disso, a extração pós-fogo inclusive de árvores mortas, visando o aproveitamento da madeira, pode ser desaconselhada tendo em vista o seu importante papel ecológico em áreas perturbadas.

Referências

- Alencar, A., Nepstad, D., Del Carmen Vera Diaz, M., 2006. Forest understory fire in the Brazilian Amazon in ENSO and non-ENSO years: Area burned and committed carbon emissions. *Earth Interact.* 10. <https://doi.org/10.1175/EI150.1>
- Araújo, F.C., Santos, R.M., Coelho, P.A., 2016. O papel do distúrbio na regeneração natural dos ecossistemas florestais. *Rev. Ciências Agroambientais* 14, 131–142.
- Barlow, C., Peres, C.A. 2004. Ecological responses to El Niño–induced surface fires in central Brazilian Amazonia: management implications for flammable tropical forests. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 359:367–380
- Barnes AD, Chapman HM. 2014. Dispersal traits determine passive restoration trajectory of a Nigerian mon- tane forest. *Acta Oecologia.*; 56: 32–40.
- Bello, C., Galetti, M.; Montan, D., Pizo, M.A., Mariguela, T.C., Culot, L., Bufalo, F., Labacca, F., Pedrosa, F., Constantini, R., Emer, C., Silva, W.R., Silva, F.R., Ovaskainen, O., Jordano, P. 2017. Atlantic frugivory: a plant–frugivore interaction data set for the Atlantic Forest. *Ecology*, 98(6), pp. 1729
- Bolker, B.; Methods and functions for fitting maximum likelihood models in R. 2020
- Brando, PM, Soares-Filho, B., Rodrigues, L., Assunção, A., Morton, D., Tuchsneider, D., ... & Coe, MT (2020). A tempestade de fogo se formando no sul da Amazônia. *Avanços da ciência*, 6 (2), eay1632.
- Brokaw, N.V.L. 1998. Cecropia schreberiana in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Bot. Rev* 64, 91–120.
- Brooks, T., Balmford, 1996. A. Atlantic forest extinctions. *Nature* 380, 115. <https://doi.org/10.1038/380115a0>
- Brown, S.: 1997, *Estimating Biomass and Biomass Change of Tropical Forests: A Primer*, FAO Forestry Paper 134, Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome, p. 55.
- Cadavid-Florez, L., J. Laborde, and D. J. Mclean. 2020. Isolated trees and small woody patches greatly contribute to connectivity in highly fragmented tropical landscapes. *Landscape and Urban Planning* 196:103745.
- Campos, É.P. de, Vieira, M.F., Silva, A.F. da, Martins, S.V., Carmo, F.M. da S., Moura, V.M., Ribeiro, A.S. de S., 2009. Chuva de sementes em Floresta Estacional Semidecidual em Viçosa, MG, Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 23, 451–458. <https://doi.org/10.1590/s0102-33062009000200017>
- Campos, W. H., Neto, A. M., Peixoto, H. J. C., Godinho, L. B., & Silva, E. 2012. Contribuição da fauna silvestre em projetos de restauração ecológica no Brasil. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 32(72), 429-429.

- Canale, G. R., Peres C.A., Guidorizzi C. E., Gatto, C.A.F., Kierulff, M.C.M. 2012. Pervasive Defaunation of Forest Remnants in a Tropical Biodiversity Hotspot. *PLoS ONE*, 7(8), e41671
- Carlo, T. A., D. García, D. Martínez, J. M. Gleditsch, and J. M. Morales. 2013. Where do seeds go when they go far? Distance and directionality of avian seed dispersal in heterogeneous landscapes. *Ecology* 94:301–307.
- Carrière S.M., Andre, M., Letourmy, P., Olivier, I., Mckey, D. B. 2002. Seed rain beneath remnant trees in a slash-and burn agricultural system in southern Cameroon. *Trop Ecol* 18:353–374
- Cavallero, L., Raffaele, E., Aizen, M.A. 2013. Birds as mediators of passive restoration during early post-fire recovery. *Biological Conservation*. 158, 342–350.
- Cochrane, M. A. 2003. Fire science for rainforests. *Nature* 421:913–919.
- Cochrane, M. A., and M. D. Schulze. 1999. Fire as a recurrent event in tropical forests of the eastern Amazon: Effects on forest structure, biomass, and species composition. *Biotropica* 31:2–16.
- Conejo, F., Janovec, J. 2010, *Seeds of Amazonian plants*. United Kingdom – Princeton University Press. 155 p.
- Dean, W. R. J., Milton, S. J., & Jeltsch, F. 1999. Large trees, fertile islands, and birds in arid savanna. *Journal of Arid Environments*, 41(1), 61-78.
- Dickinson, M. B. & Johnson, E. A. Temperature-dependent rate models of vascular cambium cell mortality. *Canadian Journal of Forest Research*, v. 34, p. 546-559, 2004. DOI: 10.1139/x03-223.
- Dodonov, P., Xavier, R. O., Tiberio, F. C. S. Lucena, I. C., Zanelli, C. B., Matos, D. M. S. 2014. Driving factors of small-scale variability in a savanna plant population after a fire. *Acta Oecologica*, 56, 47-55.
- Duarte, E.F., Aona, L. Y.S. 2018. *Sementes e propágulos: guia de identificação*. Londrina – PR. Abrates, 338 p.
- Elmqvist, T., Wall, M., Berggren, A.L., Blix, L., Fritioff, A., Rinman, U., 2002. Tropical forest reorganization after cyclone and fire disturbance in Samoa: remnant trees as biological legacies. *Conservation Ecology* 5.
- Espíndola, M. B., Vieira, N. K., Reis, A., & Hmeljevski, K. V. (2003). Poleiros artificiais: formas e funções.
- Fearnside, P. M. 2002. Fogo e emissão de gases de efeito estufa dos ecossistemas florestais da Amazônia brasileira. *Estudos Avançados*, 16(44), 99-123.
- Fearnside, P.M. 2000. Global Warming and Tropical Land-Use Change: Greenhouse Gas Emissions from Biomass Burning, Decomposition and Soils in Forest Conversion, Shifting Cultivation and Secondary Vegetation. *Climatic Change* 46,115–158

- Fiedler, N.C., Azevedo, I.N.C., Rezende, A.V., Medeiros, M.B., Venturoili, F. 2004. Efeito De Incêndios Florestais Na Estrutura E Composição Florística De Uma Área De Cerrado Sensu Stricto Na Fazenda Água Limpa-DF1. *Revista árvore*, 28, p 129-138.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B. 2002. The conservation value of paddock trees for birds in a variegated landscape in southern New South Wales. 2. Paddock trees as stepping stones. *Biodiversity and Conservation* **11**, 833–849. <https://doi.org/10.1023/A:1015318328007>.
- Fischer, J., Stott, J., & Law, B. S. 2010. The disproportionate value of scattered trees. *Biological Conservation*, 143, 1564–1567
- Fleming, T. H., and E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous Bats, Seed Shadows, and the Structure of Tropical Forests. *Biotropica* 13:45.
- Foster R.B., Janson, C.H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66:773–780
- Frizzo, T. L. M., & Vasconcelos, H. L. 2013. The potential role of scattered trees for ant conservation in an agriculturally dominated Neotropical landscape. *Biotropica*, 45, 644–651
- Galetti, M., Dirzo, R., 2013. Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biol. Conserv.* 163, <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.020>
- Galindo-González, J., Guevara, S., Sosa, V. J. 2000. Bat- and birdgenerated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14, 1693–1703.
- Galindo-Leal C, Câmara, I.G. 2003. *The Atlantic forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*. Washington: Island Press, Center for Applied Biodiversity Science at Conservation International. 488p
- Guevara, S. & Laborde, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio*.107, 319–338.
- Guevara, S., Meave, J., Moreno-Casasola, P., & Laborde, J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science*, 3, 655–664.
- Gutzat, F., & Dormann, C. F. 2018. Decaying trees improve nesting opportunities for cavity-nesting birds in temperate and boreal forests: A meta-analysis and implications for retention forestry. *Ecology and Evolution*. DOI:10.1002/ece3.4245
- Herrera, J. M., and D. García. 2009. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: Being alone is not always so sad. *Biological Conservation* 142:149–158.
- Holbrook, K. M., & Loiselle, B. A. 2009. Dispersal in a Neotropical tree, *Virola flexuosa* (Myristicaceae): does hunting of large vertebrates limit seed removal?. *Ecology*, 90(6), 1449-1455.
- Hothorn T., Bretz F., Westfall, P. 2008. “Simultaneous Inference in General Parametric Models.” *Biometrical Journal*, 50(3), 346–363.

- Huang, J. Y., & Ding, T. S. 2017. Remnant trees and surrounding vegetation determine avian frugivore visitation of restored forest sites in Taiwan. *Forest Ecology and Management*, 394, 20-26.
- Jatoba, J. L., Varela, R. M., Molinillo, J. M. G., Ud Din, Z., Juliano Gualtieri, S. C., Rodrigues-Filho, E., & Macías, F. A. (2016). Allelopathy of bracken fern (*Pteridium arachnoideum*): new evidence from green fronds, litter, and soil. *PloS one*, 11(8), e0161670.
- Jorano, P. 1995. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology* 76: 2627–2639
- Law, B. S., M. Chidel, and G. Turner. 2000. The use by wildlife of paddock trees in farmland. *Pacific Conservation Biology* 6:130–143.
- Lasy, J.R; Keitt, T.H. 2012. The Effect of Spatial Structure of Pasture Tree Cover on Avian Frugivores in Eastern Amazonia. *Biotropica* 44(4): 489–497
- Leey, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *Am. Nat.* 129, 471. doi:10.1086/284652
- Lieenfeld, M. V. A., Vieira, G., & de Andrade Miranda, I. P. 2016. Ecologia do fogo e o impacto na vegetação da Amazônia. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 36(88), 505-517.
- Lizundia-Loiola, J., Pettinari, M.L., Chuvieco, E., 2020. Temporal Anomalies in Burned Area Trends: Satellite Estimations of the Amazonian 2019 Fire Crisis. *Remote Sens.* 12, 151. <https://doi.org/10.3390/rs12010151>
- Lorenzi, H. 2009. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. v.3. Nova Odessa: Plantarum. 384p
- Lornzi, H. 2002a. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. v.1. Nova Odessa: Plantarum. 368p
- Lornzi, H. 2002b. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. v.2. Nova Odessa: Plantarum. 368p
- Lundberg, J., and F. Moberg. 2003. Mobile link organisms and ecosystem functioning: Implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6:87–98.
- Machado, E.L.M., Gonzaga, A.P.D, Macedo, R.L.G., Venturin, N., Gomes, J.E. 2006. Importância da avifauna em programas de recuperação de áreas degradadas. *Revista científica eletrônica de engenharia florestal*. 4(7).
- Maning, A. D., Fischer, J.. 2010. Scattered Paddock Trees: the living dead or lifeline to the future.
- Maning, A. D., J. Fischer, and D. B. Lindenmayer. 2006. Scattered trees are keystone structures - Implications for conservation. *Biological Conservation* 132:311–321.

- Maning, A. D., P. Gibbons, and D. B. Lindenmayer. 2009. Scattered trees: A complementary strategy for facilitating adaptive responses to climate change in modified landscapes? *Journal of Applied Ecology* 46:915–919.
- Martini, A. M. Z., and F. A. M. Dos Santos. 2007. Effects of distinct types of disturbance on seed rain in the Atlantic forest of NE Brazil. *Plant Ecology* 190:81–95.
- McClanahan, T. R. 1986. O efeito de uma fonte de sementes na sucessão primária em um ecossistema florestal. *Vegetatio* 65, 175–178.
- McClanahan, TR, Wolfe, RW.(1987) .Dispersal of ornithochorous seed from forest edge in central Florida. *Vegetatio* 71, 107-112. <https://doi.org/10.1007/BF00044824>
- Menezes, G. S. C., E. Cazetta, and P. Dodonov. 2019. Vegetation structure across fire edges in a Neotropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 453:117587.
- Mesquita, R. C. G. et al. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, Oxford, v. 89, p. 528–537, 2001.
- Moral, R.A., Hinde, J., Demétrio, C.G.B. (2017). “Half-Normal Plots and Overdispersed Models in R: The hnp Package.” *Journal of Statistical Software*, 81(10), 1–23. doi: 10.18637/jss.v081.i10.
- Mueller, T., Lenz, J., Caprano, T., Fiedler, W., Böhning-Gaese, K., 2014. Large frugivorous birds facilitate functional connectivity of fragmented landscapes. *J. Appl. Ecol.* 51, 684–692. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.1224>.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A; Mittermeier. C.G.; Fonseca, G.A.B; Kent, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 2000.
- Nepstad, D. C., de Carvalho, C. R., Davidson, E. A., Jipp, P. H., Lefebvre, P. A., Negreiros, G. H., ... Vieira, S. (1994). The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature*, 372(6507), 666–669. 7
- Nepstad, D. C., Moreira, A., Alencar, A. A. (1999). *A Floresta em Chamas: Origens, Impactos e Prevenção de Fogo na Amazônia*. Programa Piloto para a Proteção das Florestas Tropicais do Brasil, Brasília, Brasil.
- Piotto, D., D. Craven, F. Montagnini, M. Ashton, C. Oliver, and W. W. Thomas. 2019. Successional, spatial, and seasonal changes in seed rain in the Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. *PLoS ONE* 14:1–15.
- Pizo, M. A., & Santos, B. T. P. (2011). Frugivory, post-feeding flights of frugivorous birds and the movement of seeds in a Brazilian fragmented landscape. *Biotropica*, 43, 335–342.
- Prevedello, J. A., Almeida-Gomes, M., & Lindenmayer, D. B. (2017). The importance of scattered trees for biodiversity conservation: A global meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 205–214. doi:10.1111/1365-2664.12943
- QGIS.org, 2021. QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>

- Rocha, J. I. da Silva., Menezes, G. S. C., Cazetta, E. Dodonov, P., Talora, D. C. 2020. Seed rain across fire-created edges in a Neotropical rainforest. *no prelo*.
- Sandor, M. E., Chazdon, R. L. (2014). Remnant trees affect species composition but not structure of tropical second-growth forest. *PloS one*, 9(1), e83284.
- Roos, K., Rödel, H. G., & Beck, E. (2011). Short-and long-term effects of weed control on pastures infested with *Pteridium arachnoideum* and an attempt to regenerate abandoned pastures in South Ecuador. *Weed research*, 51(2), 165-176.
- Santos, B. S., C. A. Peres, M. A. Oliveira, A. Grillo, C. P. Alves-Costa, and M. Tabarelli. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biol. Conserv.* 141: 249– 260.
- Santos, G. G., Santos, B. A., Nascimento, H. E., & Tabarelli, M. (2012). Contrasting demographic structure of short-and long-lived pioneer tree species on Amazonian forest edges. *Biotropica*, 44(6), 771-778.
- Saura, S., Ö. Bodin, and M. J. Fortin. 2014. Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. *Journal of Applied Ecology* 51:171–182.
- Schlawn, J. R., & Zahawi, R. A. (2008). 'Nucleating' succession in recovering neotropical wet forests: The legacy of remnant trees. *Journal of Vegetation Science*, 19(4), 485-492.
- Schupp, E.W., Milleron, T., Russo, S.E. 2002. Disseminations Limitations and the Origin and Maintenance of Species-rich Tropical Forests. In: Levey, D.J., Silva, W.R. & Galetti, M. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Silva, C. M., J. A. C. Pereira, J. D. S. P. Gusmões, B. E. P. Mendes, H. Valente, A. P. Morgan, D. Goulart, and É. Hasui. 2020. Birds' gap-crossing in open matrices depends on landscape structure, tree size, and predation risk. *Perspectives in Ecology and Conservation* 18:73–82.
- Silva, C.A., Santilli, G., Sano, E.E., Laneve, G. Fire Occurrences and Greenhouse Gas Emissions from Deforestation in the Brazilian Amazon. *Remote Sensing*. 2021; 13(3):376. <https://doi.org/10.3390/rs13030376>
- Silva, J. M. C., C. Uhl; G. MURRAY. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conserv. Biol.*, 10: 491–503
- Silva, V. F., Oliveira-Filho, A.T., Venturin, N., Carvalho, W.A.C., Gomes, J. B.V. (2005). Impacto do fogo no componente arbóreo de uma floresta estacional semidecídua no município de Ibituruna, MG, Brasil. *Acta botânica brasílica*. 19(4) p. 701-716.
- Silva Junior, C. A., Teodoro, P.E., Delgado, R.C. et al. (2020). Focos de fogo persistentes em todos os biomas prejudicam o Acordo de Paris no Brasil. *Sci Rep* 10, 16246. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72571-w>

- Silva Matos, D. M., & Belinato, T. A. (2010). Interference of *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon.(Dennstaedtiaceae) on the establishment of rainforest trees. *Brazilian Journal of Biology*, 70(2), 311-316.
- Silva, U. S. R. D., & Matos, D. M. D. S. (2006). The invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, 15(9), 3035-3043.
- Siqueira, F. F., L. V. Calasans, R. Q. Furtado, V. M. C. Carneiro, and E. van den Berg. 2017. How scattered trees matter for biodiversity conservation in active pastures. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 250:12–19.
- Souza Junior, C. N. Brancalion, P.H.S. 2016. *Sementes e mudas: guia para propagação de árvores brasileiras*. São Paulo, Oficina de Textos, 463 p.
- Sos Mata Atlântica, Relatório Anual 2019, São Paulo, 2020, 29p.
- Staver, A.C., Brando, P.M., Barlow, J., Morton, D.C., Paine, C.T., Malhi, Y., Araujo Murakami, A. and del Aguila Pasquel, J. (2020), Thinner bark increases sensitivity of wetter Amazonian tropical forests to fire. *Ecol Lett*, 23: 99-106
- Stiles, E. W., White, D. W. Seed deposition patterns: influence of season, nutrients, and vegetation structure. In: Estrada, A. & Fleming, T. H. (Edit.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. ISBN 90-6193-543-1.1986.
- Tabarelli, M., Lopes, A. V., & Peres, C. A. 2008. Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica*, 40(6), 657-661.
- Tabarelli, M., Pinto, S. R. R., Leal, I. R. 2009. Floresta Atlântica nordestina: fragmentação, degeneração e conservação. *Ciência Hoje*, 44, 36-41.
- Terborgh, J., Nuñez-Iturri, G., Pitman, N. C., Valverde, F. H. C., Alvarez, P., Swamy, V., Paine, C. T. 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology*, 89(6), 1757-1768.
- Thomaz, E. L., Nunes, D. D., & Watanabe, M. (2020). Effects of tropical forest conversion on soil and aquatic systems in southwestern Brazilian Amazonia: A synthesis. *Environmental Research*, 109220.
- Toh, I., M. Gillespie, and D. Lamb. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology* 7:288-297.
- Van der Pijl L (1972) *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Venables, W. N., Ripley, B.D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0.
- Walker, R.L., Neris, L.E. (1993) Posthurricane seed rain dynamics in Puerto Rico. *Biotropica* 25(4): 408-418.
- Wunderle Jr, J. M. (1997). The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*, 99(1-2), 223-235.
- Zwarts, L. E. O., R. G. Bijlsma, and J. A. N. Van Der Kamp. 2019. Arboreal birds do not avoid scattered trees in West Africa. *Bird Conservation International* 29:216–231.

APÊNDICE A

Tabela A.1 - Resultado dos testes *post-hoc* - comparações pareadas da chuva de sementes entre tratamentos (árvores vivas, árvores mortas e áreas sem árvores em fragmentos florestais queimados no Sul da Bahia – Brasil.

Variáveis	Comparações par a par entre os tratamentos					
	árv. morta – sem árvores		árv. viva – sem árvores		árv. viva - árv. morta	
	p-valor	Estimate	p-valor	Estimate	p-valor	Estimate
Abundância de sementes	0.0021	1.2509	<0.001	1.9556	0.1371	0.7047
Abundância de zoocóricas	<1e-04	2.2928	<1e-04	2.9769	0.272	0.6841
Riqueza anual de sementes	< 1e-04	0.90048	< 1e-04	1.20691	0.000657	0.30643
Riqueza anual de zoocóricas	< 1e-04	1.1877	< 1e-04	1.5361	0.00614	0.3484
Riqueza anual de não-zoocóricas	0.0886	0.7351	<0.001	1.3152	0.2033	0.5801
Riqueza média de sementes	< 0.001	1.0871	< 0.001	1.5153	0.00424	0.4282
Riqueza média de zoocóricas	< 0.001	0.30691	< 0.001	0.46524	0.00389	0.15833
Riqueza média de não-zoocóricas	0.0921	0.07999	<0.001	0.16204	0.0716	0.08204