

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALFENAS**

**Marina Pereira Souza de Oliveira**

**A diversidade de respostas das aves, cobertura florestal e sazonalidade das chuvas como principais fatores que afetam a resiliência da paisagem**

**Alfenas/MG**

**2019**

Marina Pereira Souza de Oliveira

A diversidade de respostas das aves, cobertura florestal e sazonalidade das chuvas como principais fatores que afetam a resiliência da paisagem

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientador: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Érica Hasui

Alfenas/MG

2019

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)  
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal de Alfenas

O48d Oliveira, Marina Pereira Souza de.  
A diversidade de respostas das aves, cobertura florestal e sazonalidade das chuvas como principais fatores que afetam a resiliência da paisagem  
Marina Pereira Souza de Oliveira. -- Alfenas/MG, 2020.  
53f. il. –

Orientadora: Erica Hasui.  
Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) - Universidade Federal de Alfenas, 2020.

Bibliografia

1. Ecologia das florestas tropicais. 2. Estabilidade. 3. Sensoriamento remoto. I. Hasui, Erica. II. Título.

CDD-577



**MARINA PEREIRA SOUZA DE OLIVEIRA**

**“A diversidade de respostas das aves, cobertura florestal e sazonalidade das chuvas como principais fatores que afetam a variação geográfica da resiliência na paisagem”.**

A Banca julgadora, abaixo assinada, aprova a Dissertação apresentada como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de Concentração: Ciências Ambientais.

Aprovado em: 01 de novembro de 2019.

Prof. Dr. Érica Hasui

Instituição: UNIFAL-MG

Assinatura:

Profa. Dra. Milena Fiuza Diniz

Instituição: UFG

Assinatura:

Prof. Dr. Milton Cezar Ribeiro

Instituição: UNESP

Assinatura:

## **AGRADECIMENTOS**

Dedico este trabalho aos meus pais, Eduardo e Marilda, que me deram apoio incondicional. Ao meu irmão, Eduardo, pelo apoio e companheirismo durante os anos de república.

Ao meu companheiro, Adriano, por toda paciência durante estes anos e por fazer essa jornada mais suave.

À minha orientadora, Érica, por todos os ensinamentos e por ter sido tão paciente comigo e atenciosa durante estes anos.

Aos amigos que fiz durante a graduação e pós-graduação na Unifal, pelo apoio, alegrias e tristezas compartilhadas.

A todos que agregaram conhecimento durante todo este processo.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

“A natureza não é frágil, o que é frágil são os serviços ecossistêmicos dos quais a  
humanidade depende”  
(Levin, 1999)

## RESUMO

A resiliência das florestas tropicais é influenciada pela variação temporal e espacial dos fatores bióticos e abióticos. Identificar qual conjunto de fatores contribui mais para a resiliência é importante para avaliar a estabilidade das florestas sob recentes pressões antrópicas, como perda de habitat e fragmentação. Dessa forma, nosso objetivo foi determinar os principais fatores e interações que influenciam a resiliência da paisagem na Mata Atlântica e como esse processo ecossistêmico afeta a diversidade funcional das aves. Utilizamos análises de caminhos usando modelos lineares generalizados para avaliar os efeitos diretos e indiretos da sazonalidade da chuva, fertilidade do solo, cobertura florestal e diversidade de respostas de aves na resiliência. Estimamos a resiliência através da variação e quantidade de biomassa vegetal entre os anos de 2000 e 2016, dada pelo Índice de Diferença de Vegetação Normalizado (NDVI). Nossos melhores modelos mostraram a influência da cobertura florestal e da sazonalidade das chuvas na resiliência da paisagem. Nossos resultados destacam a fragilidade de áreas a oeste do bioma da Mata Atlântica, que estão relacionadas à uma alta sazonalidade no regime de chuvas e à baixa quantidade de floresta nativa na paisagem. Neste caso, áreas a oeste do bioma são as que mais necessitam de uma restauração ativa a fim de melhorar a resiliência, uma vez que são áreas ambientalmente mais frágeis. A diversidade de resposta das aves onívoras também influenciou fortemente na resiliência da paisagem. A alta diversidade de resposta deste grupo permite que as espécies prosperem mesmo sob mudanças ambientais. Por serem espécies generalistas de dieta e habitat, são mais resistentes a tais mudanças e devido a isso, suas funções ecológicas são mantidas. Dessa forma, destacamos também a importância de um manejo que vise a conservação de determinados grupos funcionais ao invés da quantidade dos mesmos. Sendo assim, é importante pensar em estratégias de conservação que levam em consideração o conjunto de características funcionais das espécies, que sejam relevantes para o processo de dispersão e regeneração.

Palavras-chave: Recuperação florestal. Estabilidade. NDVI.

## ABSTRACT

Tropical forests resilience is affected by spatial and temporal variation of abiotic and biotic factors. Identify which set of factors contributes most to resilience is important to evaluate forest stability under recent anthropogenic pressures, such as habitat loss and fragmentation. Therefore, our aim was to determine the major drivers and its interactions that affect landscape resilience in Atlantic Forest biome, and how this ecosystem process influence bird's FD. We used generalized linear models to evaluate the effects of rainfall seasonality, soil fertility, forest cover and bird's response diversity on resilience. We estimated resilience through the variation of plant biomass quantity between the years of 2000-2016, given by the Normalized Difference of Vegetation Index (NDVI). Our best models showed the influence of forest cover and rainfall seasonality on landscape resilience. Our results highlight the fragility of forest located in the interior of the Atlantic Forest biome, which are related to a high rainfall seasonality and low native forest cover. The response diversity of omnivorous birds strongly influenced landscape resilience. The high response diversity of this group, allows the species to thrive, even under environmental changes. Although they are omnivorous, 30% of their diet is composed of fruits, and some of them are habitat generalists. Thus, they can achieve its resources in distinct type of habitat and through dispersal, contribute to the regeneration process in degraded areas. Therefore, we also highlight the importance of a management aimed at the conservation of species within functional groups rather than the number of groups. It is important to consider conservation strategies that includes a set of species functional traits that are relevant to dispersion and regeneration process.

Keywords: Stability. Forest recovery. NDVI.



## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

FD	Functional Diversity
NDVI	Normalized Difference Vegetation Index
RD	Response Diversity
SEM	Structural Equation Modelling
NDVI STD	Standard Deviation of Normalized Difference Vegetation Index
NDVI TM	Temporal Median of Normalized Difference Vegetation Index
FDis	Functional Dispersion
FRic	Functional Richness
FDiv	Functional Divergency
FEve	Functional Evenness
FGR	Functional Group Richness

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>10</b>
<b>2</b>	<b>REVISÃO DE LITERATURA.....</b>	<b>11</b>
2.1	Resiliência e estado alternativo em florestas tropicais .....	11
2.2	A variabilidade das condições ambientais.....	14
2.3	A biodiversidade como fator que influencia a resiliência de florestas tropicais.....	16
<b>3</b>	<b>CONCLUSÃO.....</b>	<b>19</b>
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>21</b>
<b>4</b>	<b>Main drivers of geographic variation in landscape resilience: forest cover, rainfall seasonality and bird’s response diversity.....</b>	<b>26</b>
<b>5</b>	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>28</b>
<b>6</b>	<b>DESENVOLVIMENTO.....</b>	<b>31</b>
6.1	Study area.....	31
6.2	Sample design.....	31
6.3	Resilience metric.....	32
6.4	Abiotic and landscape factors.....	33
6.5	Measuring bird’s RD.....	34
6.6	Measuring bird’s FD.....	35
6.7	Effect and response traits to evaluate bird’s RD of functional groups....	36

6.8	Statistical Analysis.....	37
6.9	Results.....	38
6.10	Discussion .....	40
6.10.1	Effects of abiotic and biotic factors on landscape resilience.....	40
6.10.2	Ecological restoration recommendations for the Brazilian Atlantic Forest biome.....	42
<b>7</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>44</b>
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>45</b>
	<b>APPENDIX.....</b>	<b>54</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

A resistência e recuperação são tidos como processos intrínsecos da resiliência (BHAGWAT; NOGUÉ; WILLIS, 2012; CÔTÉ; DARLING, 2016). No conceito de resiliência ecológica, são previstos a existência de múltiplos estados estáveis e a tolerância do ecossistema frente aos distúrbios, que possam facilitar a mudança de um estado estável para outro (HOLLING, 1973; LUDWIG, 1996). Quando perturbações externas ultrapassam a capacidade de resiliência, o ecossistema é forçado a mudar para um estado alternativo onde suas estruturas e funções são alteradas negativamente (THRUSH et al., 2009), o que compromete o fornecimento de serviços ecossistêmicos.

Magnuszewski e colaboradores (2015) demonstraram que a resiliência em paisagens tropicais diminui em função do aumento das pressões das atividades agrícolas, o que aumenta a probabilidade do ecossistema permanecer em um estado desflorestado. Perturbações provocadas por atividades antrópicas afetam drasticamente os estados do ecossistema e reduzem a resiliência (SCHEFFER et al., 2001). As atividades antrópicas são responsáveis por acelerar e intensificar as mudanças no uso do solo, comprometendo a regeneração de florestas (MAGNUSZEWSKI et al., 2015; PULLA et al., 2015; STAVER; ARCHIBALD; LEVIN, 2011). Muitos estudos apontam fatores abióticos e bióticos capazes de influenciar a resiliência em escala regional, tais como o clima, o solo e a biodiversidade (CUMMING, 2011; ELMQVIST et al., 2003; HIROTA et al., 2011; POORTER et al., 2016; PRESCOTT, 2002; SASAKI et al., 2015).

As interações entre as espécies e os processos do ecossistema ao longo de um gradiente de perturbação são mecanismos importantes para avaliar a resiliência (THRUSH et al., 2009). Assim, compreender como a relação de fatores abióticos e bióticos direcionam a resiliência em florestas tropicais é fundamental para prever respostas ecológicas frente às perturbações. Além disso, é importante avaliar a recuperação do sistema para determinar a necessidade de um manejo ativo que vise a restauração funcional (LAKE, 2012), que visa o reestabelecimento da estrutura florestal anterior, assim como as interações entre os elementos bióticos e abióticos do ecossistema.

## 2 REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1 Resiliência e estado alternativo em florestas tropicais

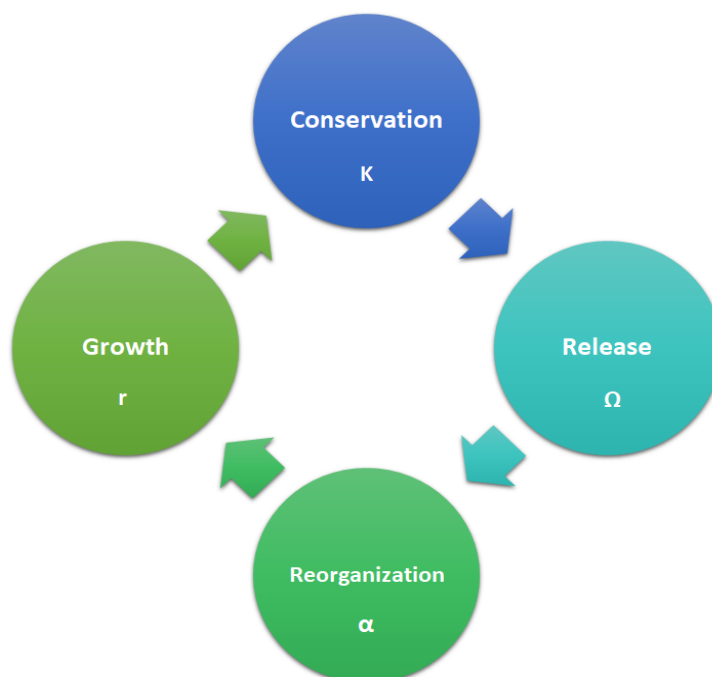
Uma das definições de resiliência considera o tempo que o sistema leva para retornar ao seu estado anterior à perturbação (PIMM, 1984). Outra definição é a capacidade do sistema em absorver as mudanças de suas estruturas e funções e persistir após perturbações (HOLLING, 1973). No entanto, atualmente tanto a capacidade de recuperação quanto a resistência são considerados aspectos da resiliência (OLIVER et al., 2015; STERK et al., 2013). A resiliência pode promover a manutenção dos componentes que desempenham papéis chaves nos processos ecossistêmicos, garantindo a continuidade deles ao longo do tempo (CUMMING & COLLIER, 2005). O ciclo adaptativo de Holling descreve a forma que os padrões e processos do ecossistema se modificam ao longo do tempo, frente aos distúrbios (DAVOUDI et al., 2012; GUNDERSON, 2000)

Este ciclo refere-se às 4 distintas fases das mudanças na dinâmica e estrutura do ecossistema, que consistem na estabilidade e desenvolvimento das funções do mesmo, através da reorganização de seus componentes (Fig. 1). Durante a fase de exploração, o sistema é dominado por espécies r-estrategistas, que são as pioneiras na colonização de um ecossistema recentemente perturbado e é nessa fase que a resiliência ecológica é alta. Na fase de conservação, ocorre um lento processo de acumulação e armazenamento de energia e matéria e o sistema passa a ser dominado por espécies k-estrategistas (clímax). A terceira fase é a de liberação, onde a energia e matéria são liberadas por algum tipo de distúrbio natural. Na quarta fase, as espécies e os processos dinâmicos se reorganizam afim de começar um novo ciclo de adaptação (GUNDERSON & HOLLING, 2002). Tal reorganização é dependente da memória ecológica do ecossistema. Ela é composta pelas dinâmicas de interações entre as espécies e estrutura do ecossistema que possibilita a reorganização e recuperação deste através do ciclo adaptativo (BENGTSSON et al., 2003; GUNDERSON, 2000). No entanto, é importante ressaltar que este ciclo não se aplica a todos os sistemas, uma vez que pode haver sequências alternativas que podem refletir na ausência de uma das fases do ciclo (WALKER et al., 2006). Por exemplo, em alguns sistemas pode haver a ausência da fase de liberação, o qual não existe a perda de recursos. Em outras situações, o ecossistema pode ficar estagnado entre as fases de exploração e

conservação, mantendo assim sua estrutura.

No geral, a resiliência pode ser medida através da velocidade de recuperação desde que o sistema tenha limites e perturbações pré-estabelecidas (CARPENTER et al., 2001; HOLLING, 1996; PIMM, 1984). Alguns testes experimentais para a resiliência envolvem o uso de diferentes intensidades de perturbações no espaço e tempo com o objetivo de identificar o nível de perturbação necessária para que haja a troca no regime de estabilidade do ecossistema (CONNELL; SOUSA, 1983; SCHEFFER et al., 2012). Os ecossistemas podem exibir limiares de respostas às mudanças nas condições ambientais, e uma vez que tais limiares são ultrapassados, pode ocorrer uma troca de estado do ecossistema durante a fase de reorganização do ciclo (SCHEFFER et al., 2001). No conceito de resiliência ecológica são previstos a existência de múltiplos estados estáveis (GUNDERSON, 2000; HOLLING, 1973), o qual uma mudança relativamente pequena (e.g. tipping points) nas condições ambientais pode levar à uma mudança abrupta para um estado alternativo do ecossistema (REYER et al., 2015; SCHEFFER et al., 2009). Trocas para um estado alternativo são grandes transições que podem ser detectadas através da modificação na composição da comunidade e dos processos ecológicos (FOLKE et al., 2004; SCHEFFER et al., 2001). Assim, ecossistemas que apresentam baixa resiliência podem ser facilmente levados à uma troca para um estado estável alternativo (NES; SCHEFFER, 2007).

Figura 1 - Ciclo adaptativo



Fonte: DAVOUDI *et al.*, 2012

Legenda: O modelo ilustra as 4 fases das mudanças na estrutura e no funcionamento do ecossistema.

A fase de crescimento e reorganização ( $r$  e  $\alpha$ ) são relacionadas com a estabilidade do sistema por causa do rápido crescimento e estabilização promovido pelas espécies  $r$  estrategistas. As fases de conservação e liberação ( $K$  e  $\Omega$ ) estão relacionadas com o declínio do funcionamento e da estrutura do sistema, e logo após, o ciclo se inicia novamente, a partir da fase de reorganização.

As mudanças de um estado estável para outro podem ser tanto desejáveis quanto indesejáveis, uma vez que o ecossistema pode se estabelecer em um estado degradado. Trocas para um estado alternativo indesejável estão cada vez mais comuns devido às perturbações antrópicas (FOLKE *et al.*, 2004). Os ecossistemas podem apresentar três dinâmicas de transição entre os estados; a primeira é caracterizada por uma transição suave onde pequenas modificações na condição ambiental leva à uma pequena mudança do seu estado de equilíbrio, já as outras duas dinâmicas são caracterizadas por apresentarem comportamento de limiar (e.g. “threshold”) (SHACKELFORD, 2017). Uma delas exibe um comportamento onde uma pequena mudança é capaz de levar o ecossistema a uma resposta ecológica intensa que pode ser revertida. A outra é caracterizada por uma resposta intensa que não pode ser revertida (LUDWIG *et al.*, 1997; SCHACKELFORD, 2017).

Em regiões de florestas tropicais têm sido observadas um aumento no colapso

do ecossistema (DAVIDSON et al., 2012; NEPSTAD et al., 2014), caracterizado pela substituição da mata nativa por pastagens de baixa diversidade biológica (VELDMAN; PUTZ, 2011). Com o aumento das atividades agrícolas, estados florestados de paisagens tropicais podem se tornar cada vez menos possíveis (MAGNUSZEWSKI et al., 2015). Um estado florestado da paisagem neste caso, consiste na quantidade de cobertura florestal nos estádios sucessionais intermediários e avançados. A resiliência a nível de paisagem é considerada como a capacidade de recuperação das manchas de habitat, que sofreram com a extinção local de espécies, através da recolonização e imigração dos organismos em escala ampla (HOLL; AIDE, 2011). Assim, a existência de um estado florestal pode depender da taxa de colonização em paisagens (MAGNUSZEWSKI et al., 2015).

Paisagens florestais estão condicionadas a diversos tipos de perturbações com frequência e magnitudes distintas, o que pode levar à uma variação espacial da resiliência em função da variação espacial dos padrões e processos ecológicos dentro de uma paisagem (CUMMING, 2011; LUCASH et al., 2017), além disso, a estabilidade de ecossistemas tropicais e a capacidade de recuperação pós-distúrbios ainda é pouco esclarecida (COSTER et al., 2015). Alguns autores ressaltam que determinar a resiliência de sistemas complexos frente às transições de um estado para outro constituem em um grande desafio para a ciências ambientais (SCHEFFER, 2009; HIROTA et al., 2011). Devido a isso, é importante saber quais mudanças ambientais levarão o ecossistema ao seu tipping-point e quais fatores irão colaborar efetivamente com o processo de resiliência em uma paisagem tropical perturbada.

## 2.2 A VARIABILIDADE DAS CONDIÇÕES AMBIENTAIS

As oscilações das condições ambientais ocorrem globalmente em todos os ecossistemas; o clima e a disponibilidade de nutrientes por exemplo, estão em constante mudança no espaço e tempo (HUGHES et al., 2013). Um dos maiores desafios em estudos ecológicos consiste em definir qual característica ambiental deve ser modelada, para entender o impacto da variabilidade ambiental nos ecossistemas (VASSEUR; MCCANN, 2007). A variação é um importante atributo que determina as condições ambientais e respostas ecológicas (GHEDINI, 2016; LAWSON; VINDENES; VAN DE POL, 2015). Porém, os impactos das atividades antrópicas podem afetar a variabilidade natural das condições ambientais (VASSUER & MCCANN, 2007).



Florestas intactas (e.g. florestas de clímax) são úmidas e com temperaturas estáveis e dossel contínuo (LAUREANCE et al., 2002a). No entanto, a fragmentação florestal pode criar mosaicos que apresentam diferentes propriedades físicas (LAURANCE, 2004). Quando florestas intactas se unem às bordas de áreas alteradas pelas atividades antrópicas por exemplo, tais condições ambientais são alteradas dentro da floresta. As novas condições ambientais podem elevar a temperatura e assim, reduzir a umidade, o que atrapalha o desenvolvimento de espécies vegetais sensíveis à seca (KAPOS, 1989). Assim, a regeneração da vegetação é dependente das variações climáticas locais (FELSMANN et al., 2017; KHAINE et al., 2018; VERBESSELT et al., 2016; ZHOU; WAN, 2010).

Alguns estudos mostram que a redução na precipitação e a seca pode limitar a regeneração já que muitas espécies são sensíveis a variação dos fatores ambientais durante o estágio inicial de desenvolvimento (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017; FELSMANN et al., 2017; KHAINE et al., 2018). Há uma grande variação nos padrões de regeneração natural, uma vez que em sistemas florestais, as sementes podem dispersar e germinar sob distintas condições ambientais (BOSE et al., 2016). Sendo assim, as variações espaciais e temporais do clima exercem alta influência na regeneração da vegetação e conseqüentemente, na resiliência (FELSMANN et al., 2017; HELMUTH et al., 2014; HIROTA et al., 2011; KHAINE et al., 2018; VERBESSELT et al., 2016; ZHOU; WAN, 2010). A regeneração natural pode ser afetada negativamente pela chuva em regiões onde chove pouco (KHAINE et al., 2018), uma alta sazonalidade no regime de chuvas está associada ao surgimento de savanas em regiões tropicais e subtropicais, por levar à uma diminuição da cobertura florestal (STAVER; ARCHIBALD; LEVIN, 2011). Assim, os fatores climáticos influenciam a produtividade primária de acordo com um gradiente geográfico (GILLMAN et al., 2015).

A maior parte das espécies vegetais sofrem um estresse hídrico durante o período seco e, neste caso, a sazonalidade está diretamente relacionada com a deciduidade em florestas (BUSTAMANTE; ALVALÁ; VON RANDOW, 2012). A sazonalidade da precipitação é marcante em regiões mais secas, como as savanas, já florestas tropicais são caracterizadas pela baixa sazonalidade da precipitação, e podem exibir uma menor estabilidade com o aumento de tal sazonalidade (STAVER; ARCHIBALD; LEVIN, 2011). O aumento da sazonalidade das chuvas pode elevar a probabilidade de ocorrência de queimadas. Secas e mudanças na precipitação regionais, aumentam a vulnerabilidade de locais mais secos às trocas na composição

de suas comunidades (BROOKS et al., 2008; VAN DER SANDE, 2016). Uma maior intensidade das perturbações pode acontecer quando eventos climáticos extremos se unem às perturbações crônicas e provoca uma resposta ecológica exacerbada (GHEDINI, 2016).

Interações sinérgicas entre os diversos tipos de perturbações podem causar impactos negativos no ecossistema (MANTYKA-PRINGLE; MARTIN; JONATHAN, 2011; OLIVER; MORECROFT, 2014; TURNER, 2010). A interação entre o clima e a fragmentação por exemplo, pode atuar sinergicamente na biodiversidade e gerar feedbacks negativos na vegetação (BROOKS et al., 2008; MANTYKA-PRINGLE et al., 2011). O microclima de fragmentos florestais é afetado negativamente pelas condições climáticas ao exterior da floresta. Este processo reduz a capacidade da floresta de amortecer tal impacto no microclima (EWERS; BANKS-LEITE, 2013), o que prejudica o crescimento de espécies vegetais. Isso contribui para intensificar os efeitos da sazonalidade na regeneração de florestas, uma vez que a alta sazonalidade das chuvas limita a distribuição e ocorrência de florestas tropicais (STAVER; ARCHIBALD; LEVIN, 2011). Além disso, com a intensificação das mudanças do uso do solo pelas atividades antrópicas, os nutrientes podem ser perdidos e assim comprometer a fertilidade e a regeneração da floresta, uma vez que a fertilidade do solo é um fator limitante para o crescimento de cobertura vegetal (PRESCOTT, 2002; PULLA et al., 2015; STAVER; ARCHIBALD; LEVIN, 2011). A produtividade primária e outros fatores bióticos podem aumentar de acordo com a disponibilidade de nutrientes presente no solo (QUESADA et al., 2012). Assim, é importante identificar interações entre fatores climáticos e não climáticos, pois dessa maneira pode ser estabelecido qual o potencial de adaptação do ecossistema às mudanças das condições ambientais (BROWN et al., 2013).

### 2.3 A BIODIVERSIDADE COMO FATOR QUE INFLUÊNCIA A RESILIÊNCIA DE FLORESTAS TROPICAIS

A variabilidade espaço-temporal em habitats pode sustentar uma alta biodiversidade que contribui com a resiliência (ODORICO; BHATTACHAN, 2012). Alterações na estrutura dos habitats podem levar à uma menor complexidade ecológica nos ecossistemas (LAMBIN, 1994), assim paisagens estruturalmente complexas têm a capacidade de suportar uma maior riqueza de espécies do que paisagens simples. A

variação das condições ambientais leva à uma mudança na estrutura e no funcionamento das comunidades ecológicas (PAINE, 1969); elas podem mudar a sua composição como sendo um reflexo das alterações na estrutura do habitat (SHUTHERLAND, 1974). Entender como as espécies de uma comunidade respondem às perturbações do habitat, permite compreender as mudanças na estrutura e no funcionamento dos ecossistemas (NEWBOLD et al., 2012).

A perda do habitat é uma das principais consequências da fragmentação. Este processo é responsável por transformar áreas contínuas de vegetação nativa em áreas descontínuas e menores (FAHRIG, 2003, 2007). A perda de habitat pode se dar de diversas formas (antrópicas ou naturais) que irá resultar em um mosaico de padrões espaciais em uma paisagem, que poderá ser constituída por manchas de habitat com formatos, tamanhos e composição vegetal diferentes (WANG; CALDAS, 2014). Processos do ecossistema tais como a dispersão de sementes e polinização, variam muito entre manchas florestais, dependendo da quantidade de cobertura florestal na paisagem (ARROYO-RODRIGUES et al., 2017). A perda de mosaicos de vegetações naturais implica no desaparecimento de espécies que não são capazes de dispersar a longas distâncias (NILSON, 1997). Sendo assim, a quantidade de habitat influencia fortemente o sucesso da dispersão (e conseqüentemente da regeneração), já que uma maior quantidade de habitat reduz o risco de morte durante dispersão por animais frugívoros (MIGUET et al., 2016).

A degradação do habitat pode diminuir o tamanho da população de espécies especialistas e favorecer as espécies generalistas (PARDINI et al., 2009). Aves não-dependentes de floresta possuem habilidade para adquirir recursos em diferentes tipos de habitats (MIGUET et al., 2016) por serem favorecidas pelo efeito de borda. Generalistas de habitat possuem uma maior habilidade para dispersão do que espécies especialistas de interior de floresta. A dispersão de sementes por frugívoros são processos chaves do ecossistema que influenciam a capacidade de regeneração da floresta (RODRIGUES; FISCHER, 2018) após grandes perturbações. Como agentes indispensáveis da dispersão, a perda das espécies de aves frugívoras em florestas tropicais pode resultar em uma estrutura modificada da vegetação e em uma regeneração prejudicada, em paisagens muito fragmentadas (SEKERCIOGLU; DAILY; EHRLICH, 2005; TERBORGH et al., 2008).

Alterações na estrutura da vegetação e composição das espécies ao longo do tempo, implica em mudanças na diversidade funcional (DIAS et al., 2016). Essa

diversidade é composta pelo conjunto das funções que os organismos exercem dentro de uma comunidade, sendo baseadas na morfologia, comportamento e história de vida de cada espécie (GAGIC et al., 2015). Pode-se atribuir à diversidade funcional, a relação direta com a estabilidade e resiliência das comunidades, a qual depende da complexidade das características funcionais das espécies (LALIBERTE et al., 2010). A perda da capacidade de resiliência pode ser causada pela perda de determinados grupos funcionais através de mudanças nas condições ambientais (THOMPSON et al., 2011). Uma diminuição na abundância e riqueza de diferentes grupos funcionais pode comprometer os serviços ecossistêmicos sustentados por eles (SEKERÇIOGLU et al., 2006). No entanto, é possível que ocorra uma perturbação sem afetar a estrutura da comunidade, isso pode ser o resultado de processos que atuam no combate aos efeitos da perturbação (SHUTHERLAND, 1974). Neste caso, a dinâmica interna das comunidades serve como um tipo de amortecimento às perturbações do habitat. A variação das condições ambientais afeta as espécies de maneiras distintas (SWIFT et al., 2010), assim, a capacidade das espécies em persistir em um ambiente perturbado irá depender de características físicas e comportamentais (NEWBOLD et al., 2012; OLIVER et al., 2015).

A diversidade de resposta das espécies é um conjunto de respostas que os organismos exibem frente às mudanças das condições ambientais, e está relacionada com a resiliência do ecossistema durante a fase de reorganização do mesmo (ELMQVIST et al., 2003). Quando a diversidade de resposta em uma comunidade é baixa a resiliência também será baixa, pois as espécies terão a mesma resposta frente às perturbações do habitat. Tal comunidade será vulnerável a maior parte das perturbações por causa da falta de características funcionais que irão permitir cada espécie responder de maneira diferente à perturbação (ELMQVIST et al., 2003; LALIBERTÉ et al., 2010). Quando a diversidade de resposta de frugívoros é baixa em um ecossistema florestal, a regeneração pode tomar um caminho diferente, o qual pode ser dominado por espécies de plantas dispersas pelo vento ou exóticas (ELMQVIST et al., 2003), e assim estabelecer um estado alternativo do ecossistema, onde ele se encontra degradado.

Assim, a variação na resposta dos indivíduos pode determinar o fornecimento dos serviços ecossistêmicos (MORI et al., 2013; OLIVER et al., 2015) como a dispersão de sementes pelas espécies frugívoras e assim, favorecer a regeneração e colaborar com a resiliência dos ecossistemas florestais. Portanto, as interações entre

os frugívoros e plantas são importantes fatores que colaboram com a resiliência e entender como a biodiversidade pode sustentar a resiliência em florestas, é necessário para melhorar o manejo e práticas de conservação em ecossistemas tropicais (THOMPSON et al., 2011; BREGMAN et al., 2016). Além disso, existem poucos trabalhos que avaliam a diversidade de resposta como sendo um mecanismo a favor da resiliência (BHASKAR et al., 2018; MORI; FURUKAWA; SASAKI, 2013). Por ser um grupo importante na dispersão de sementes (BREGMAN et al., 2016; SITTERS et al., 2016), é necessário investigar como a diversidade de resposta das aves pode afetar no processo de resiliência em paisagens tropicais.

### 3 CONCLUSÃO

Muitos trabalhos focam em utilizar a resistência e recuperação como medidas para avaliar a resiliência em sistemas perturbados. Utilizar a taxa de recuperação como indicativo de resiliência é tida como relevante (LEEMPUT et al., 2018). Assim, a velocidade com que um ecossistema degradado se recupera, é importante para identificar os locais que ainda mantem a capacidade de regeneração e aqueles que perderam tal capacidade e necessitam de uma restauração ativa. Com o aumento das atividades antrópicas, existe uma quebra da variabilidade natural das condições ambientais que mantém o ecossistema em estado de equilíbrio. Devido a isso, é importante identificar como e quais fatores irão afetar o processo de resiliência. Além dos fatores climáticos e de paisagem, as interações entre plantas e os dispersores de sementes é de suma importância para manter o funcionamento do ecossistema frente às crescentes pressões antrópicas. Apesar de muitos estudos (Magnuszewski et al., 2015; Jakovac et al., 2015; Poorter et al., 2016; Staver et al., 2011) ressaltarem a importância do clima, solo e o papel das florestas climáticas na regeneração de florestas tropicais, o papel das aves no processo da resiliência ainda é pouco explorado, particularmente em um bioma altamente degradado como a Mata Atlântica. A maioria dos trabalhos focam nas respostas de espécies de plantas sob diversos tipos de perturbações. A variabilidade das respostas das aves às mudanças nas condições do habitat dentro de determinados grupos funcionais, é importante para manter a resiliência em paisagens degradadas. Dessa forma, considerando o papel dos fatores abióticos e bióticos no desenvolvimento de plantas

investigamos neste trabalho, como estes fatores e suas interações contribuem para a resiliência em paisagens ao longo da distribuição da Mata Atlântica, em diferentes estados de conservação.

## REFERÊNCIAS

- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. *et al.* Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v. 92, n. 1, p. 326–340, 2017.
- BENGTSSON, J. *et al.* Reserves , Resilience and Dynamic Landscapes. **Ambio**, v. 32, n. 6, p. 389–396, 2003.
- BHAGWAT, S. A.; NOGUÉ, S.; WILLIS, K. J. Resilience of an ancient tropical forest landscape to 7500 years of environmental change. **Biological Conservation**, v. 153, p. 108–117, 2012.
- BHASKAR, R. *et al.* Response diversity and resilience to extreme events in tropical dry secondary forests. **Forest Ecology and Management**, v. 426, p. 61–71, 2018.
- BOSE, A. K. *et al.* Assessing the factors influencing natural regeneration patterns in the diverse , multi-cohort , and managed forests of Maine , USA. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, p. 1140–1150, 2016.
- BREGMAN, T. P. *et al.* Using avian functional traits to assess the impact of land-cover change on ecosystem processes linked to resilience in tropical forests. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1844, 2016.
- BUSTAMANTE, J. A.; ALVALÁ, R.; VON RANDOW, C. Seasonal variability of vegetation and its relationship to rainfall and fire in the brazilian tropical savanna. **Remote Sensing - Applications**. Intech, v. 1, p. 77-98, 2012.
- CARPENTER, S. *et al.* From metaphor to measurement: Resilience of what to what? **Ecosystems**, v. 4, n. 8, p. 765–781, 2001.
- CHEUNG, K. C. *et al.* Forest recovery in newly abandoned pastures in Southern Brazil: Implications for the Atlantic Rain Forest resilience. **Brazilian Journal of Nature Conservation**. v. 8, n. July, p. 66–70, 2010.
- CONNELL, J. H.; SOUSA, W. P. The University of Chicago. **The American Naturalist**, v. 121, n. 6, p. 789–824, 1983.
- COSTER, G. DE *et al.* Atlantic forest bird communities provide different but not fewer functions after habitat loss. 2015.
- CÔTÉ, I. M.; DARLING, E. S. Rethinking Ecosystem Resilience in the Face of Climate Change. **PLoS Biology**, v. 8, n. 7, 2016.
- CUMMING, G. S. Spatial resilience: integrating landscape ecology, resilience, and

- sustainability. **Landscape Ecology**, v. 26, p. 899–909, 2011.
- DAVIDSON, E. A. *et al.* The Amazon basin in transition. **Nature**, v. 48, p. 321–328, 2012.
- DAVOUDI, S. *et al.* Resilience: A bridging concept or a dead end? “Reframing” resilience : challenges for planning theory and practice interacting traps : Resilience assessment of a pasture management system in northern Afghanistan Urban Resilience : What Does it Mean in. **Theory and Practice**, v. 9357, n. May, p. 299–333, 2012.
- DIAS, D. F. C. *et al.* Beauty before age: Landscape factors influence bird functional diversity in naturally regenerating fragments, but regeneration age does not. **Restoration Ecology**, v. 24, n. 2, p. 259–270, 2016.
- ELMQVIST, T. *et al.* Response diversity , ecosystem change , and resilience. **Frontiers in Ecology and the Environment**, p. 488-494, 2003.
- FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, p. 487–515, 2003.
- FAHRIG, L. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. **Functional Ecology**, p. 1003–1015, 2007.
- FELSMANN, K. *et al.* Responses of the structure and function of the understory plant communities to precipitation reduction across forest ecosystems in Germany. **Annals of Forest Science**, v. 2, n. 2015, 2017.
- FOLKE, C. *et al.* Regime shifts, Resilience, and biodiversity in ecosystem management. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 35, n. 1, p. 557–581, 2004.
- GAGIC, V. *et al.* Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. **Proceedings B**, 2015.
- GHEDINI, G. Ecological resistance and buffer of environmental change. **The University of Adelaide**, 2016.
- GUNDERSON, L. H. Ecological resilience in theory and application **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, n. 2000, p. 425–439, 2000.
- HELMUTH, B. *et al.* Beyond long-term averages: making biological sense of a rapidly changing world Beyond long-term averages : making biological sense of a rapidly changing world. **Climate Change Responses**, 2014.
- HIROTA, M. *et al.* Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. **Science**, v. 334, n. 6053, p. 232–235, 2011.
- HOLL, K. D.; AIDE, T. M. When and where to actively restore ecosystems? **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 10, p. 1558–1563, 2011.
- HOLLING, C. S. Resilience and stability of ecological systems.pdf. **Annual Review of**



- Ecology, Evolution and Systematics**, v. 4, p. 1–23, 1973.
- HOLLING, C. S. Engineering resilience versus ecological resilience. **The National Academy of Sciences**. 1996.
- KAPOS, V. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. **Journal of Tropical Ecology**, v. 5, n. 2, p. 173–185, 1989.
- KHAINE, I. *et al.* Factors Affecting Natural Regeneration of Tropical Forests across a Precipitation Gradient in Myanmar. **Forests**, v. 9, n. 143, 2018.
- LALIBERTE, E. *et al.* Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. **Ecology Letters**, p. 76–86, 2010.
- LAURANCE, W. F. Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 345–352, 2004.
- LAWSON, C. R.; VINDENES, Y.; VAN DE POL, M. Environmental variation and population responses to global change. **Ecology Letters**, n. 0371, 2015.
- LEEMPUT, I. A. VAN DE *et al.* Slow Recovery from Local Disturbances as an Indicator for Loss of Ecosystem Resilience. **Ecosystems**, v. 21, n. 1, p. 141–152, 2018.
- LUCASH, M. S. *et al.* Spatial resilience of forested landscapes under climate change and management. **Landscape Ecology**, v. 32, n. 5, p. 953–969, 2017.
- MAGNUSZEWSKI, P. *et al.* Resilience and Alternative Stable States of Tropical Forest Landscapes under Shifting Cultivation Regimes. **PLoS ONE**, v. 10, n. 9, p. 1–20, 2015.
- MANTYKA-PRINGLE, C. S.; MARTIN, T. G.; JONATHAN, R. Interacting effects between climate change and habitat loss on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. **Global Change Biology**, v. 18, p. 1239–1252, 2011.
- MIGUET, P. *et al.* What determines the spatial extent of landscape effects on species? **Landscape Ecology**, v. 31, n. 6, p. 1177–1194, 2016.
- MORI, A. S.; FURUKAWA, T.; SASAKI, T. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. **Biological Reviews**, v. 88, n. 2, p. 349–364, 2013.
- NEPSTAD, D. *et al.* Slowing Amazon deforestation through public policy and interventions in beef and soy supply chains. **Science**, v. 344, n. 6188, p. 1118–1123, 2014.
- NES, E. H. VAN; SCHEFFER, M. Slow Recovery from Perturbations as a Generic Indicator. **The American Naturalist**, v. 169, n. 6, p. 738–747, 2007.
- NEWBOLD, T. *et al.* Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, 2012.
- ODORICO, P. D.; BHATTACHAN, A. Hydrologic variability in dryland regions: impacts on

- ecosystem dynamics and food security. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, p. 3145–3157, 2012.
- OLIVER, T. H. *et al.* Biodiversity and resilience of ecosystem functions. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 30, n. 11, p. 673–684, 2015.
- OLIVER, T. H.; MORECROFT, M. D. Interactions between climate change and land use change on biodiversity: attribution problems, risks, and opportunities. **Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change**, v. 5, n. 3, p. 317–335, 2014.
- PAINE, R. T. A Note on Trophic Complexity and Community Stability. **The American Naturalist**, v. 103, n. 929, p. 91–93, 1969.
- PARDINI, R. *et al.* The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity : A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1178–1190, 2009.
- PIMM, S. L. The Complexity and stability of ecosystems. **Nature**, v. 307, p. 231–326, 1984.
- POORTER, L. *et al.* Biomass resilience of neotropical secondary forests. **Nature**, p. 1–15, 2016.
- PRESCOTT, C. E. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. **Tree Physiology**, v. 22, n. November, p. 1193–1200, 2002.
- PULLA, S. *et al.* Assessing the resilience of global seasonally dry tropical forests. **International Forestry Review**, v. 17, n. 2, p. 91–113, 2015.
- REYER, C. P. O. *et al.* Forest resilience, tipping points and global change processes. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 1, p. 1–4, 2015.
- RODRIGUES, P.; FISCHER, J. Bird diversity and the resilience of southwestern ethiopian forests. **Tropical Conservation Science**, v. 11, p. 194008291878192, 2018.
- SASAKI, T. *et al.* Perspectives for ecosystem management based on ecosystem resilience and ecological thresholds against multiple and stochastic disturbances. **Ecological Indicators**, v. 57, p. 395–408, 2015.
- SCHEFFER, M. *et al.* Anticipating critical transitions. **Science**, 2012.
- SCHEFFER, M. *et al.* Catastrophic shifts in ecosystems. **Nature**, v. 413, 2001.
- SCHEFFER, M. *et al.* Early-warning signals for critical transitions. **Nature**, v. 461, n. 7260, p. 53–59, 2009.
- SEKERCIOGLU, C. H.; DAILY, G. C.; EHRLICH, P. R. Ecosystem consequences of bird declines. n. March 2019, 2005.
- SHACKELFORD, N. **Understanding Ecological Response to Disturbance : Mechanisms and Management Strategies in a Changing World**. [s.l: s.n.].

- SITTERS, H. *et al.* Opposing responses of bird functional diversity to vegetation structural diversity in wet and dry forest. **PLoS ONE**, v. 11, n. 10, p. 1–18, 2016.
- STAVER, A. C.; ARCHIBALD, S.; LEVIN, S. A. The Global Extent and Determinants of Savanna and Forest as Alternative Biome states. **Science**, v. 334, p. 230–232, 2011.
- STERK, M. *et al.* Assess ecosystem resilience: Linking response and effect traits to environmental variability. **Ecological Indicators**, v. 30, p. 21–27, 2013.
- SWIFT, T. L. *et al.* Critical thresholds associated with habitat loss : a review of the concepts , evidence , and applications. **Biological Reviews**, v. 85, p. 35–53, 2010.
- TERBORGH, J. *et al.* Tree recruitment in an empty forest. **Ecology**, v. 89, n. 6, p. 1757–1768, 2008.
- THRUSH, S. F. *et al.* Forecasting the limits of resilience : integrating empirical research with theory. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 26, n. May 2014, p. 3209–3217, 2009.
- TURNER, M. G. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. **Ecology**, v. 91, n. January, p. 2833–2849, 2010.
- VASSEUR, D. A.; MCCANN, K. S. **The Impact of Environmental Variability on Ecological Systems**. [s.l: s.n.].
- VELDMAN, J. W.; PUTZ, F. E. Grass-dominated vegetation , not species-diverse natural savanna , replaces degraded tropical forests on the southern edge of the Amazon Basin. **Biological Conservation**, v. 144, n. 5, p. 1419–1429, 2011.
- VERBESSELT, J. *et al.* Remotely sensed resilience of tropical forests. **Nature Climate Change**, v. 6, n. 11, p. 1028–1031, 2016.
- WANG, C.; CALDAS, M. M. Fragmentation Patterns in Land Reform Settlements in the Brazilian Amazon. **Society and Natural Resources**, n. July 2015, 2014.
- ZHOU, H.; WAN, J. Resilience to natural hazards : A geographic perspective. n. September 2014, 2010.

#### **4 Main drivers of geographic variation in landscape resilience: forest cover, rainfall seasonality and bird's response diversity**

##### **Resumo**

A resiliência da floresta tropical é influenciada pela variação temporal e espacial de fatores bióticos e abióticos. Identificar qual conjunto de fatores contribui mais para a resiliência é importante para avaliar a estabilidade das florestas sob pressões antrópicas, como perda de habitat e fragmentação. Nosso objetivo é determinar os principais fatores que influenciam a resiliência da paisagem na Mata Atlântica e como esse processo afeta a diversidade funcional das aves, bem como os serviços ecossistêmicos prestados por elas. Usamos Modelagem de Equação Estrutural para avaliar os efeitos diretos e indiretos da sazonalidade da chuva, fertilidade do solo, cobertura florestal e diversidade de resposta de pássaros na resiliência. Estimamos a resiliência por meio da variação e quantidade de biomassa vegetal entre os anos de 2000 e 2016, dada pelo Índice de Diferença Normalizada de Vegetação. A alta sazonalidade das chuvas e a baixa quantidade de cobertura florestal levam a grandes variações e declínio da biomassa da paisagem, prejudicando sua resistência. Assim, uma maior cobertura florestal está relacionada a uma paisagem florestal mais estável em zonas de sazonalidade de baixa precipitação. Embora a diversidade de resposta de uma ave alta explicasse melhor a variação da biomassa. Por causa de sua maior diversidade de resposta às mudanças ambientais, essas aves podem prosperar em áreas perturbadas e podem contribuir para o processo de regeneração. É importante considerar grupos funcionais com espécies que carregam características relacionadas à capacidade de dispersão, em estratégias de conservação. Nossos resultados destacam áreas que requerem restauração florestal em áreas do interior do bioma, para que também possa manter a prestação de serviços ecossistêmicos.

Palavras-chave: Recuperação florestal, Estabilidade florestal, NDVI

## Abstract

Tropical forest resilience is driven by temporal and spatial variation of biotic and abiotic factors. Identify which set of factors contribute most to resilience is important to evaluate the stability of forests under anthropogenic pressures such as habitat loss and fragmentation. We aim to determine the main factors that influence landscape resilience in Atlantic Forest and how this process affects the functional diversity of birds, as well as the ecosystem services provided by them. We used Structural Equation Modelling to evaluate the direct and indirect effects of rainfall seasonality, soil fertility, forest cover and bird's response diversity on resilience. We estimated resilience through variation and quantity of plant biomass between the years of 2000 and 2016, given by the Normalized Difference of Vegetation Index. The high rainfall seasonality and low amount of forest cover lead to high variation and decline in landscape biomass, impairing its resistance. Thus, a higher forest cover is related to a more stable forested landscape in low rainfall seasonality zones. While a high bird's response diversity better explained the biomass variation. Because of its higher response diversity under environmental changes, those birds can thrive in disturbed areas and can contribute to the regeneration process. It is important to consider functional groups with species that carry traits related to dispersion ability, in conservation strategies. Our results highlight areas that urges forest restoration in interior areas of biome, so it can maintain the provision of ecosystem services as well.

*Key words: Forest recovery, Forest stability, NDVI*

## 5 INTRODUÇÃO

Ecosystem resilience concept (Holling, 1973) has developed along the time and currently has multiple definitions. Some of these definitions refer to resilience as the time the system takes to return to its previous equilibrium state after perturbations (e.g engineering resilience, Pimm et al., 1991; Holling, 1996; Carpenter et al., 2001), while other definitions encompass multiple stable states of the ecosystem and its resistance to shift to an alternative stable state (e.g ecological resilience, Gunderson, 2000). In this case, the resistance refers to the ecosystem's capacity to maintain its structure and function in the face of perturbations through the time (Thompson et al., 2011). The most recent definitions, consider resistance and recovery as two aspects of resilience, highlighting distinct mechanisms related to this process (Oliver et al., 2015). In this study, we worked with resilience as the returning time of ecosystem previous state following perturbations, characterized by biomass variation in function of abiotic and biotic factors (Oliver et al., 2015).

Under increasing perturbations, there is a growing concern to determine which factors make an ecosystem resilient (Willis et al., 2018). Some authors have demonstrated that temporal and spatial variations of climate, for example, significantly influence forest resilience around the globe (Hirota et al., 2011; Verbesselt et al., 2016; Ciemer et al., 2019). Rainfall is one of the most used climatic variables to measure forest resilience (Hirota et al., 2011; Bhagwat et al., 2012; Poorter et al., 2016). Tree growth can be limited by water availability, therefore lower rainfall conditions can diminished suitable areas for tropical forest growth (Hilbert et al., 2001; Staver et al., 2011; Staal et al., 2015; Staal et al., 2016).

Tropical forests exhibits a great variance in regeneration rates (Sansevero et al., 2017; Poorter et al., 2016; Spasojevic et al., 2015;). Water availability influences the production of new leaf (Morellato, 1991); the annual vegetation growth has been related to rainfall seasonality (Becerra et al., 2015). Rainfall seasonality is strong in semideciduous forests located in the interior Atlantic Forest, while rainforests along the coastal areas are characterized by low rainfall seasonality. These differences in rainfall regime result in distinct leaf production periods for the these distinct

biogeographic subregions. In semideciduous forest such production occurs in transition from dry to wet season (September and November), and in rainforests occurs in wet season (November and February) (Morellato et al., 2000).

Another abiotic factor commonly used to quantify forest resilience is soil (Willis et al., 2018). Poorter et al. (2016) indicated soil fertility as a positive influence in biomass recovery in secondary neotropical forest's plots. Other studies pointed out that soil fertility can limit vegetation growth; low soil fertility can reduce height and density of trees, and creates canopy discontinuity (Lawrence et al., 2007). Anthropogenic pressures and distinct type of land use also negatively impacts on biomass recovery (N'Guessan et al., 2018). On the other hand, forest remnants are a great influence for colonization rates in abandoned areas, once many frugivorous use those remnants during dispersion between one area and other (Carrière et al. 2002).

However, resilience can not only be related to abiotic and landscape factors, some species traits are extremely important to ecosystem function because they are capable of affect regeneration rates of forest cover and its capacity to recover following perturbations (Verbesselt et al., 2016; Willis et al., 2018). Animals that actively move, especially frugivorous, may facilitate ecosystem restoration in degraded areas by boosting resilience through seed dispersal (Escribano-Avila et al., 2014; Sasaki et al., 2015). The response diversity (RD) encompass the distinct forms that species within the same functional groups respond to disturbances (Mori et al., 2013). The decline or loss of key species to maintain ecosystem function can reduce species response capacity in the face of changing environmental conditions (Flynn et al., 2009; Laliberté et al., 2010). High variation in response in such conditions may prevent the loss of ecosystem functions when key species are lost (Elmqvist et al., 2003). Many studies suggest that RD can be used to evaluate ecosystem resilience (Elmqvist et al., 2003; Laliberté et al., 2010; Karp et al., 2011). Thus, within a functional group, RD is extremely important to resilience because it buffers the ecosystem against degradation and collapse of its own functions (Elmqvist et al., 2003; Mori et al., 2013).

Few studies used bird's RD to quantify ecosystem process such as resilience; the majority of papers in literature used plant's RD (Laliberté et al., 2010; Finegan et al.,

2014; Spasojevic et al., 2015). In this context, studies investigating resilience in Atlantic Forests focused only on coastal areas formation of south-eastern Brazil (Cheung et al. 2010; Sansevero et al., 2017 ). Being a highly fragmented biome (Rezende et al., 2018), it is extremely important to evaluate how a set of abiotic and biotic factors affect the different biogeographic subregions of the Atlantic Forest. Identify which set of conditions will improve forest resilience is useful to define priority conservation areas and to discuss proper restoration practices.

Therefore, our aim was to quantify the effects of abiotic factors (rainfall seasonality, soil fertility and forest cover) and biotic factors (response diversity of birds) in geographic variation of landscape resilience along the Atlantic Forest. We also investigated the effects of resilience on bird's functional diversity. Here, we used recovery and resistance to measure resilience of the native forest cover in selected landscapes along the biome. Using structural equation modelling (SEM) we evaluated the effect of each factor and their interactions (Fig. 2) in the two components of resilience, as well as in birds' functional diversity.

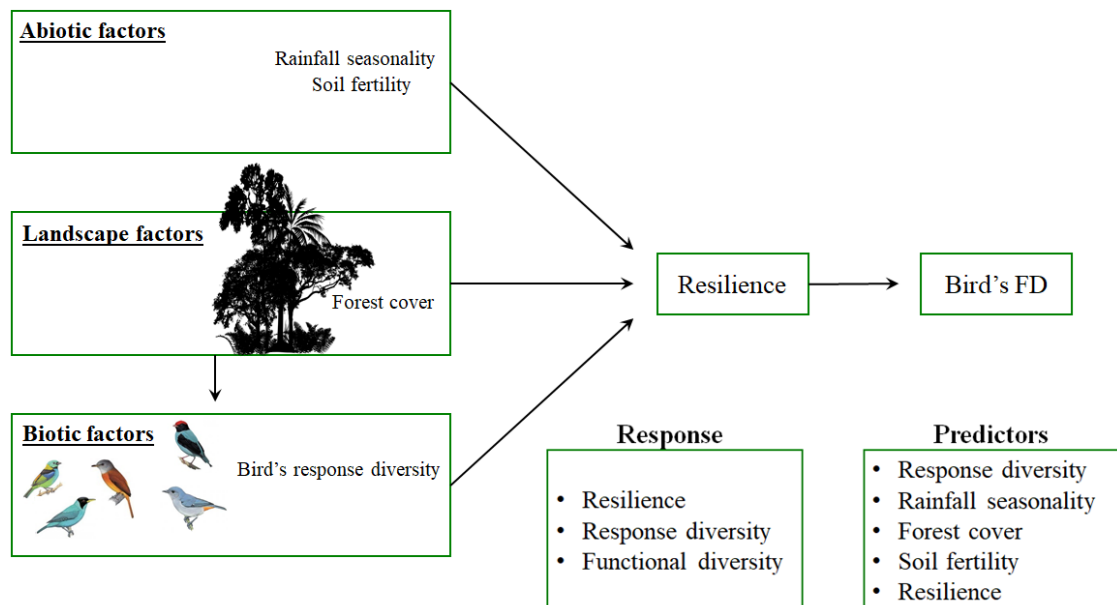


Figure 1: Conceptual model used to test the relationships between biotic and abiotic variables. We hypothesize that high rainfall seasonality decreases landscape resilience at low forest cover situations, as well as low soil fertility and low bird's response diversity should impairs resilience too. Also, we expect that landscape factors should affect the response diversity of birds and so influencing resilience as well.



## 6 DESENVOLVIMENTO

### 6.1 STUDY AREA

We selected landscapes within the Atlantic Forest domain, located in eight Brazilian states (Fig. 2). Due to widely latitudinal and longitudinal extension of the study area (3°S to 31°S; 35°W to 60°W) there are eight different biogeographic subregions in study domain (Ribeiro et al., 2009). Here, we only focused on the rainforests along the coast and semideciduous forest in the west of the biome. Rainforests receives the greatest rainfall amount (4000mm/year), while in the west this amount is much smaller (Ribeiro et al., 2009). The southeast rainforests are characterized by absence of dry season and regular distribution of rainfall regimes throughout the year (Morellato et al., 2000). Semideciduous are marked by their well-defined dry and wet season and a short dry season in subtropical region (Campanili and Schaffer, 2010).

Originally, the Atlantic Forest cover extents along approximately 150.000.000 hectares, under heterogeneous environmental conditions (Ribeiro et al., 2009). However, due to its long history of exploration, currently the biome is highly fragmented with 65% of its surface covered by anthropic areas (Rezende et al., 2018). The Atlantic Forest remnants estimated by Ribeiro et al. (2009), revealed that most of their forest remnants (97%) do not exceed 250 hectares of area and only 77 fragments (0,03%) has an area there is equivalent or bigger than 10000 hectares.

### 6.2 SAMPLE DESIGN

We accessed bird's occurrence and abundance data along 58 points sampled from native forest of the Atlantic Forest from Hasui et al (2018) database. We selected only studies that used mist-net, which were carried out in different years within the range of 1981 and 2011. Mist-net sampling captures understorey birds and reduces the error in species count and identification by researchers, besides it is of ease standardization of sample effort between distinct studies (Karr, 1981a; Dunn and Ralph, 2002). After selecting the study sites and standardization of the sample effort, we obtained data for 117 species of birds native to the Atlantic Forest (Table S2). We selected only species with 10 to 100% of its diet consists of fruits (Supplementary

Material).

We used LANDSAT 8 images, 30m x 30m per pixel spatial resolution, of forest cover from year 2000, from Hansen Global Forest Cover Data (Hansen et al., 2013).

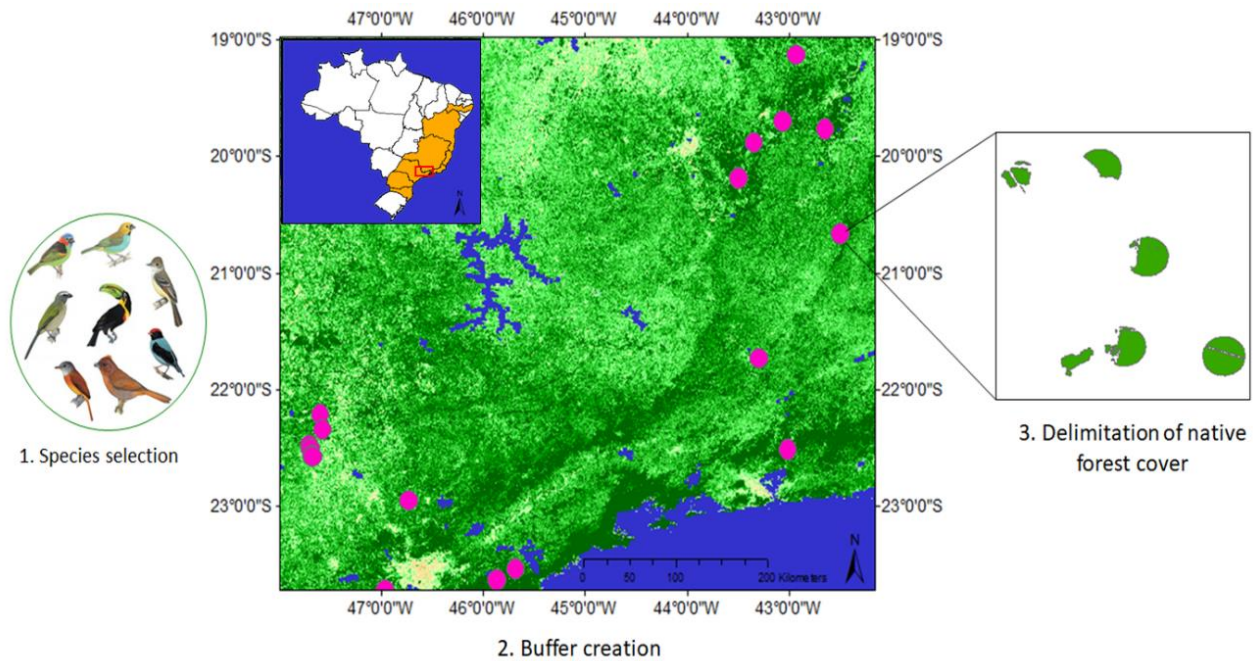


Figure 2: Method for delimiting the landscapes in this study. 1. We selected species within an Atlantic birds' communities along the extension of the biome. 2. From that, we created 1200m radius buffer around the communities sample points. 3. We delimit the native forest area within each landscape. For each landscape's forest cover, we performed NDVI analysis

Since it is a continuous map, we did a reclassification to define forest areas on the map, thus selecting sites that had at least 60% of native forest. We created a buffer with 1200m radius around the community sample points, to define our studied landscapes (Figure 2). We define 1200m because at this spatial scale, the variation in environmental conditions can be better perceived by the majority of the selected species (Boscolo and Metzger, 2009; Alexandrino et al., 2019).

### 6.3 RESILIENCE METRIC

We used The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) as operational variable to measure resilience. This index is sensitive to photosynthetically active biomass and is positively correlated with primary productivity. We can also measure plant

phenology and global carbon cycle through NDVI analysis (Pettorelli et al., 2005). This index is derived from the equation  $NDVI = (NIR - RED) / (NIR + RED)$ , which is possible to quantify the near infrared (NIR) that is reflected by vegetation and captured by remote sensors. NDVI goes from -1 to +1; the negative values correspond to vegetation absence and positive to presence or growth (Marable and Alvarez-Taboada, 2013).

We analysed NDVI images from MODIS (MOD09) with 250m pixel resolution, from a temporal series that ranges the years of 2000 to 2016, between September and November. These images have NDVI values ranging from 50 to 252, obtained through the equation  $(ndvi\_byte = (ndvi\_raw * 200.0) + 50.0)$ , to transform the values. Values equal or lower than 50 and 252 respectively, indicates database problems such as clouds presence. We used NDVI standard deviation values (NDVI STD) that express NDVI or biomass fluctuation along the studied temporal series, and NDVI temporal median (NDVI TM), which represents the median biomass value over 17 years. Higher biomass fluctuation given by NDVI STD, means that resistance is low. In this context, NDVI STD refers to forest resistance while NDVI TM refers to forest recovery.

For greater accuracy, we calculated forest gain through the NDVI difference (2017-1985) using maps extracted of MapBiomas v.3.1 (Projeto Mapbiomas, 2019). We selected only those landscapes that presented biomass gain over the years, to obtain the NDVI value of each gain feature. These values were used in posterior models, as standard deviation and temporal median of gain NDVI. In this context, higher NDVI standard deviation values means that gain occurred begin from a non-vegetation situation. The temporal median of gain NDVI values express biomass quantity in gain site and so, landscapes with higher values of temporal median represents biomass gain in an already good ecosystem state.

#### 6.4 ABIOTIC AND LANDSCAPE FACTORS

*Bioclimatic data.* Precipitation is the major factor that influences vegetation growth and distribution, since that the majority of net primary productivity is concentrated in the wettest months (Vlam et al., 2014). Thus, we extracted from Worldclim – Global

Climate Data (Fick and Hijmans, 2017), annual rainfall seasonality (bio15) to evaluate the influence of climate on landscape resilience. We choose rainfall seasonality because it can affect flower, leaf and fruit productions in many ways in distinct forest compositions in Atlantic Forest. In semideciduous forests, the production occurs in transition from dry to wet season, while in rainforests the seasonality of phenological patterns in function of rainfall seasonality is less pronounced (Morellato, 1991; Morellato et al., 2000). Thus, such seasonality can contribute to geographic variation of resilience along a latitudinal and longitudinal gradient of Atlantic Forest.

*Soil fertility data.* We analysed soil fertility through Embrapa Solos maps (available at <http://mapoteca.cnps.embrapa.br/geoacervo>), which provides soil type data based on its composition and suggested land use. We used fertility to evaluate its influence on landscape resilience. Typically, sites that present poor soil are less used by agricultural activities, thus can remain forested (Resende et al., 2002; Silva et al., 2007). We did an ordinal classification according to the levels of soil fertility provided by EMBRAPA maps (Table S3). We extracted soil fertility mask for each landscape, using Spatial Analyst tools, from ArcGis 10.4.1.

*Forest cover.* To evaluate the effect of forest cover on landscape resilience and bird's RD, we created a categorization of forest and non-forest area within landscape buffers and, after that, we quantify the percentage of forest cover in each landscape.

## 6.5 MEASURING BIRD'S RD

Response diversity (RD) can measure the resilience of a given community by indicating the amount of traits that are adapted to cope with distinct perturbations. If a community presents low response diversity, then all of its species will have similar responses to ecosystem perturbations (Laliberté et al., 2010). This same community can be highly susceptible to the majority of perturbations because of the lack of traits that allows each species to respond differently to distinct environmental conditions (Elmqvist et al., 2003).

We quantify species RD from FDis (Functional Dispersion) index weighted by

abundance (Laliberté et al., 2010). FDis is a multidimensional method proposed by Laliberté et al. (2010) which is not affected by species richness. FDis is based on Gower's dissimilarity matrix in species' functional trait space, which allows merge continuous and discrete variables. This index is measured by mean distance of each species on trait space, thus, we used the FDis values to modelling the effect of RD on landscape resilience (Appendix 1). A decrease in the dispersion of traits in functional space, indicates that composition of functional groups has changed to species that presents similar responses in the face of perturbation, this means loss of resilience.

## 6.6 MEASURING BIRD'S FD

To evaluate the effect of resilience (NDVI STD and NDVI TM) on bird's functional diversity (FD) (Fig. 3), we calculate four FD index: functional richness (FRic), functional divergence (FDiv), functional evenness (FEve) and functional group richness (FGR). FRic is defined as the species number present in a community, however, it cannot be weighed by abundance. The more species present in the community, the greater the functional space of the niche occupied by them. A community composed by species with similar traits between them, presents low FRic values (Scheleuter et al., 2010). FDiv is a measurement that comprises variation in function and grouping traits position within the functional space, that is, differentiation in resource use. High FDiv indicates a higher degree in differentiation in resource use that can be interpreted as low competition within a community. This may enhances ecosystem functions as a result of efficiency in resource use (Mason et al., 2005). FEve measure how regular are the species traits distributed within a functionally occupied space, according to species abundance. Lower FEve's values suggests that some parts of the niche are underutilized, which may result in decreased productivity (Mason et al., 2005).

FGR represents the number of functional groups in each landscape, the cut off point was eight functional groups. Although this may be an arbitrary method, we checked group's composition a posteriori. We also excluded from posterior modelling the functional group eight, because of its insufficient n ( $n < 10$ ).

All FD indices used in this study were calculated by FD and ade4R package in R (Petchey and Gaston, 2006; Laliberté and Legendre, 2010). To modelling the effect of resilience on FD indices we used only FEve as response variable, because the two models tested with FRic and FDiv were not relevant ( $p < 0.05$ ).

## 6.7 EFFECT AND RESPONSE TRAITS TO EVALUATE BIRD'S RD OF FUNCTIONAL GROUPS

We selected seven species traits that can directly or indirectly affects resilience process (effect traits) and/or influences on response to fragmentation and habitat loss. There is no classification in literature of bird's functional traits acting as an effect and response to resilience process, so we chose characteristics related to dispersion and regeneration (Table S1 and S2). Using multiple traits is useful because we can observe the effect of environmental changes on communities (Bregman et al., 2016). Response traits influences species ability to colonize and persist against environmental changing (Díaz et al., 2013). A set of effect traits reveals species influences on ecosystem properties; they are good indicators of its functioning (Chapin et al., 1996; Lavorel and Garnier, 2002; Garnier et al., 2004). We based on Stotz et al (1996), Sick (1997), Wilman et al (2015) and Bovo et al (2018) to build the effect and response traits matrix used in this study (Table S3).

We used only species with at least 10% of its diet composed by fruits once interactions between animals and plants is extremely important to seed dispersion, which favours resilience in degraded landscapes. Furthermore, we used wing length, beak gape, body mass, nesting type, sensitivity to disturbance and forest dependency as traits related to seed dispersion and response to perturbations (Table S1). Wing length reflects the ability for long distance dispersion (Hamilton, 1999), while beak gape reflects the limit size of seed that a bird can swallow, and consequently, disperse (Wheelwright, 1985). We used body mass because it is a standard ecological attribute and because the larger the species more able to disperse greater seeds. Besides, the probability to disperse a seed to far from the mother plant is higher for larger species (Allenspach and Dias, 2012; Wotton and Kelly, 2012). Nesting type, sensitivity to disturbance and forest dependence reflects response traits that may change according to fragmentation and habitat loss. Species

has different levels of vulnerability to perturbations. Forest dependence for example, may reflect the location of resource acquisition (Violle et al., 2007). Therefore, birds with low sensitivity to disturbances can achieve its resources in disturbed environments. Species' responses in the face of increasing land use differs between species with distinct ecological traits. Newbold et al (2013) suggested a decrease of large frugivorous with forest dependence as the land use increase. Plant community's response to environmental perturbations, for example, often depends on traits related to regeneration and dispersion (Sunding et al 2008).

## 6.8 STATISTICAL ANALYSIS

We tested multiple hypotheses using Structural Equation Modeling of piecewiseSEM package in R (Lefcheck, 2015), which make feasible combination of multiple variables in an only causal network of its direct and indirect relations. Besides, differently of Path Analysis, the SEM evaluate each component model independently (Lefcheck, 2015; Ogilvie et al, 2017). We used Shipley's test of d-separation to check for the fit of these models. It allows us to see if an inclusion of a missing path, that means, a relation between variables, where they can act both as predictors and response, will improve the model fit or not. SEM allows including a wide range of models and distributions, so in this study we used general linear models to test our hypothesis. To test response variables with continuous data (NDVI STD and bird's FD and RD) we used gamma and Gaussian distributions, and for response variables with discrete data (NDVI TM), negative binomial.

We built 28 models that predicts variation in resilience and bird's FD. Our model included the directly effects of rainfall seasonality, soil fertility, forest cover and bird's response diversity on landscape resilience (i.e. recovery and resistance) through 17 years. We included resilience as a predictor of bird's FD. Moreover, we built models that included the effects of forest cover on birds's RD. All those models were repeat seven times so we can evaluate the effect of bird's RD of each functional group. Thus, we calculated the alternative paths that may explain the variation in landscape resilience and bird's RD in our study area. Also, we use these same set of models to predict forest gain, using the standard deviation and temporal median of NDVI gain values as response variables. We rejected all models with p value lower than 0.05

and selected those models with highest p value ( $p > 0.05$ ), according to Fischer's C (Shiple, 2009).

## 6.9 RESULTS

The majority of models were plausible ( $p > 0.05$ ), which means there are no paths missing and the fit of the model is good. We observed that Atlantic Forest landscape resilience varied according to a geographic gradient. In relation to gain models, only the recovery (NDVI TM) was affected by landscape and abiotic factors and was explained by 83% of the data. Our overall models explained 54% of resistance (NDVI STD) and 91% NDVI TM). The factors that most influenced the two components of landscape resilience in our study was rainfall seasonality, forest cover and bird's RD (Appendix 1).

Rainfall seasonality negatively affected NDVI TM through 17 years, with lower values related to highly seasonal sites (Fig.3), while forest cover had a positive effect on biomass increment. In this context, landscapes located in semideciduous forests are naturally less resilient than landscapes in coastal areas because of the stronger seasonality. The additive effect of such seasonality with a lower forest cover showed us a lower resilience situation, indicating an undesirable alternative stable state (Fig. 3).



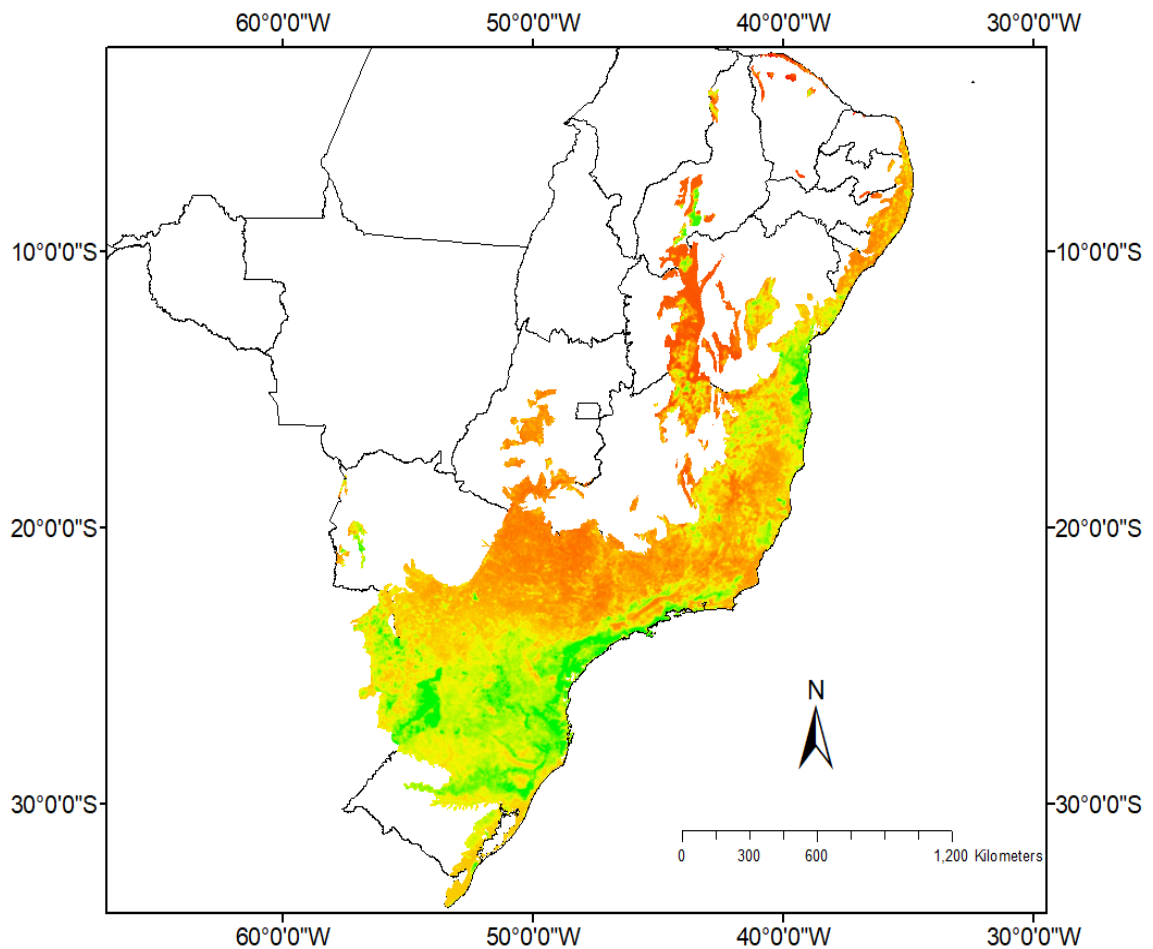


Figure 3: Map of the Atlantic Forest resilience according to the additive effects of rainfall seasonality and deforestation. We built the map by combining the rasters of forest remnants (Ribeiro unpublished data) and rainfall seasonality (Bioclim15, Fick and Hijmans, 2017), using the estimated coefficients and the intercept of a linear regression. The green areas represent high resilience zones. Inland areas (i.e semidecidual and decidual forests) need the most management to improve resilience, as they are environmentally fragile. Deforestation and fragmentation in these areas are intense because of agricultural activities, with the additive effect of high rainfall seasonality, the resilience can be lower in this formation of the Atlantic Forest biome

Regarding resistance (NDVI STD), we observed a positive effect related to a high RD2 suggesting an effective interference of generalist birds in landscape resilience. This group is composed by medium sized species with a low frugivory degree (<30% of diet) and a semi-dependence on forest habitat (Table S2). Because of its high response diversity under environmental changes, they can thrive in disturbed areas, and despite being occasionally frugivorous, they can contribute to the regeneration

process, because of the movements between distinct habitats and thus, improving resilience as well. RD of the others functional groups did not affect NDVI TM nor NDVI STD.

## 6.10 DISCUSSION

According to our expectations, abiotic and biotic factors affected the two components of resilience. A higher amount of forest cover and lower rainfall seasonality are related to a more resilient forest because of the higher biomass increment in the long term. Contrary to our hypotheses, landscape forest cover did not affect bird's response diversity. Also, contrary to our expectation birds' FD were not affected by landscape resilience. We discuss here only significant ( $p < 0.05$ ) results of our best models.

### 6.10.1 Effects of abiotic and biotic factors on landscape resilience

Forest cover can directly determine the magnitude of edge effects (Ewers and Didham, 2006), which constitutes a barrier against plant regeneration in highly fragmented landscapes. For example, forest remnants's borders in contact with altered environment might decrease in biomass because of environmental changes (Melito et al., 2018). Thus, forest regeneration can be slower in highly fragmented landscapes (Hughes et al., 1999; Martínez-Ramos and García-Ortiz, 2007). Landscapes with higher biomass fluctuation (NDVI STD) are composed by highly fragmented landscapes. Besides, these same landscapes presented the lower biomass values (NDVI TM) and are located in a high rainfall seasonality zones. Therefore, landscapes with a lower forest cover and higher seasonality are less stable because they are constantly submitted to anthropogenic pressures like deforestation and to environmental pressures such as edge effect. These process cause habitat degradation and leads to biomass reduction, characterized by fluctuation in biomass quantity given by NDVI STD. Staver et al. (2011) suggested that high rainfall seasonality can reduce the stability of tropical forests. Therefore, the additive effect of such seasonality and lower forest cover, can strongly impair landscape resilience in semideciduous forests of the Atlantic Forest biome.

Additionally, a decrease in bird's response diversity can diminished resistance in the face of such perturbations, which collaborates even more for biomass reduction. Frugivorous bird's response diversity might collapse in highly disturbed habitat because of fruiting tree removal (Bregman et al., 2016). The collapse in seed dispersal network at low levels of habitat cover is pushed up by changes in community composition (Vidal et al., 2019). Thus, it is important to maintain at least 30% of forest cover in landscapes to assure the integrity of species composition and the structure of frugivory's networks (Banks-Leite et al., 2014). The loss of old growth forest leads to a reduction in habitat availability and connectivity (Fahrig, 2013), which limits the dispersion of moving species and, consequently, of seeds between regenerating areas (Didham et al., 2012).

Species do not have equally responses to environmental changes because they present distinct ecological traits, which interacts differently to landscape composition (Swift et al., 2010; Oliver et al., 2015). These different responses will guarantee ecosystem services provided by species, because it prevents the loss or reduction of key species that maintain ecosystem functioning (Mori et al., 2013). In a low response diversity ecosystem, modifications in environmental conditions might negatively influence the majority of species at the same time, which compromise the recover capacity after disturbances. Our results highlight the influence of response diversity of medium omnivorous birds (Fig. 4) for resilience in Atlantic Forest landscapes. Regeneration process can be impaired by changes in birds' communities' functional traits. Bregman et al. (2016) suggested that forest regeneration ability depends on the presence and proximity with seed dispersion birds. However, some species are favoured by reduction in forest cover at the landscape scale. This reduction creates suitable habitats that favour generalist birds that can achieve its resources in disturbed areas (Morante-Filho et al., 2015).

We observed a higher biomass fluctuation, related to high response diversity of medium omnivorous birds. Because environmental perturbations may decrease specialist species (e.g. frugivorous) and favours the generalist ones (e.g. omnivorous) (Pardini et al., 2009; Morante-Filho et al., 2015), the extinction of some frugivorous might change seed dispersal patterns, affecting forest structure (Moran and Caterral, 2014; Morante-Filho et al., 2015). Due to their ability to move between

distinct habitats, generalist species can contribute to regeneration processes in modified forested landscapes (Neuschulz, Botzat and Farwig, 2011), thus maintaining its ecological functions. However, they provide different functions in relation to frugivorous birds (De Coster et al., 2015), which might lead the regeneration process into a different pathway.

#### 6.10.2 Ecological restoration recommendations for the Brazilian Atlantic Forest biome

Besides considering the spatial variation of the Atlantic Forest resilience, it is important think about the spatial variation of the potential for natural regeneration, when planning for restoration efforts (Rezende et al., 2018). Therefore, the green areas on the map (Fig. 6), particularly in coast areas of the biome, carry a great potential for natural regeneration once they are located in low seasonality zones and the majority of nature reserves and larger fragments of mature forests are concentrated in these areas. However, it is important to conserve these areas as mature forests have taken decades to form, as well as the ecosystem services provided by them, such as seed dispersion. Therefore, increasing the area of nature reserves must be considered, to maintain their stability. In relation to the orange areas on the map, especially the interior areas of São Paulo and Minas Gerais states, need a special focus on conservation efforts. Besides these areas are located in high seasonality zones, they are highly degraded and fragmented because of the agricultural activities. Thus, restoration efforts in these situations should focus not only on proper management of the surrounding matrix to minimize edge effects (Ribeiro et al., 2009) but also in increasing forest cover amount. Additionally, different land use types and the socio-economic context must be included in restoration planning's (Rodrigues et al., 2011).

According to the geographic variation of resilience (Fig. 6), the north portion of the Atlantic Forest biome it is in the worst state. The interior of Bahia and Piauí states, presents a naturally low resilience, which can make difficult to restore the area, not only due to its environmental pressures but also, because of the high cost for the restoration efforts. These areas are naturally fragmented (Ribeiro et al., 2009) and the high seasonality of the rainfall impairs the potential for resilience (Fig 6). In such

adverse environmental conditions, passive regeneration is impaired. Therefore, there is a need to increase the forest cover area to create functional connectivity to maintain key species for seed dispersal process. Although smaller fragments tend to be poor in resources, they can be useful to allow the movement of species that can enhance seed dispersal process (Sekercioglu et al., 2006), when clustered. (Ribeiro et al., 2009).

Because of the insufficient number of large frugivorous species in our dataset, we cannot evaluate their effect on resilience neither how this group is affected by the landscape. The method used to sample Atlantic forest birds' communities limits the capture of large frugivorous (e.g toucans, jacus and cotingas). Despite our models limitations, our results emphasized the relevance of investigated relations between landscape, biodiversity and resilience. This point out the need for a management that prioritizes conservation of some relevant functional groups instead of species *per se*, because some groups may exhibit distinct ecological responses that contribute more to resilience in the face of environmental change. Additionally, we highlight the fragility of semidecidual forests located at high rainfall seasonality zones, because many of them are highly fragmented and/or degraded. Forest cover plays a key role in landscape resilience, because it buffers the ecosystem against biomass fluctuation. Future analysis must include landscape connectivity metrics, to identify possible thresholds for resilience and ecosystem services provision (e.g. seed dispersion) in highly fragmented landscapes of Brazilian Atlantic Forest. Also, it is important to evaluate how birds will respond in a scenario of climate changes.

## 7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Dentre os fatores que afetam a resiliência de paisagens tropicais, a cobertura florestal se destaca como fator que exerce o maior efeito. A maior quantidade de cobertura florestal se relaciona positivamente com a resiliência. A interação com a sazonalidade das chuvas revelou o baixo potencial de resiliência de paisagens fragmentadas, localizadas nas zonas de alta sazonalidade. Assim, a quantidade de floresta nativa é imprescindível para garantir condições favoráveis à regeneração de paisagens perturbadas. Através do mapa da resiliência deste estudo, é possível traçar estratégias de restauração que levem em consideração o alto potencial para regeneração natural, sendo importante para minimizar os custos com a restauração. Além disso, o mapa evidencia que as regiões mais degradadas se encontram nas áreas altamente povoadas. Sendo assim, é importante identificar nestas regiões, as áreas críticas para conservação e assim traçar estratégias mais eficientes para a provisão e continuidade dos serviços ecossistêmicos.

A relação direta do alto desvio padrão do NDVI (usado para medir a resistência) com a alta diversidade de resposta das aves onívoras evidencia uma troca do estado de equilíbrio na paisagem. A alta diversidade de resposta de espécies mais generalistas pode ser capaz de alterar os padrões de dispersão de sementes, o que pode direcionar a regeneração para outro caminho, onde pode se estabelecer um estado alternativo do ecossistema. Assim, conservar espécies que carregam características funcionais importantes para dispersão de sementes é essencial para garantir a estabilidade de florestas frente ao aumento das perturbações em paisagens tropicais.

## REFERÊNCIAS

- Allenspach, N.; Dias, M. M. 2012. Frugivory by birds on *Miconia albicans* (MELASTOMATACEAE), in a fragment of cerrado in São Carlos, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 72(2): 407-413
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P.L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R.L., Meave, J.A., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* 92, 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Becerra Bustamante, J.A., de Carvalho, S., Ometto, J.P.H.B., 2015. Relações das sazonalidades da precipitação e da vegetação no bioma Caatinga: abordagem multitemporal. *Anais XVII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto - SBSR, João Pessoa-PB, Brasil, INPE 6668–6674.*
- Bhagwat, S.A., Nogué, S., Willis, K.J., 2012. Resilience of an ancient tropical forest landscape to 7500 years of environmental change. *Biological Conservation* 153, 108–117. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.05.002>
- Boscolo, D., & Metzger, J. P. (2009). Is bird incidence in Atlantic forest fragments influenced by landscape patterns at multiple scales? *Landscape Ecology*, 24(7), 907–918. doi: 10.1007/s10980-009-9370-8
- Bovo, A.A.A., Ferraz, K.M.P.M.B., Magioli, M., Alexandrino, E.R., Hasui, É., Ribeiro, M.C., Tobias, J.A., 2018. Habitat fragmentation narrows the distribution of avian functional traits associated with seed dispersal in tropical forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.03.004>
- Campanili, M., Schaffer, W.B., 2010. *Mata Atlântica - Manual de Adequação Ambiental. Biodiversidade*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-04332-8.00036-6>
- Carrière, S.M., Letourmy, P., McKEY, D.B., 2002. of Tropical Ecology: Effects of remnant trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon Effects of remnant trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a sla. *Journal of Tropical Ecology* 18, 375–396. <https://doi.org/10.1017/S0266467402002262>
- Chapin, F. S., III, H. Reynolds, C. D'Antonio, and V. Eckhart. 1996b. The functional

- role of species in terrestrial eco- systems. in B. Walker and W. Steffen, ed- itors. Global change in terrestrial ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 403–428
- Cheung, K.C., Liebsch, D., Cristina, M., Marques, M., 2010. Forest Recovery in Newly Abandoned Pastures in Southern Brazil : Implications for the Atlantic Rain Forest Resilience 8, 66–70. <https://doi.org/10.4322/natcon.00801010>
- Coster, G. De, Banks-leite, C., Metzger, J.P., Sp, P., 2015. Atlantic forest bird communities provide different but not fewer functions after habitat loss. *Proceedings B* 282.
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D., Umr-, C.V.I., 2008. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography* 17, 252–261. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x>
- Didham, R.K., Kapos, V., Ewers, R.M., 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos* 121, 161–170. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20273.x>
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J.H.C.A., Mace, G.M., Donoghue, M.J., Ewers, R.M., Jordano, P., Pearse, W.D., 2013. Functional traits , the phylogeny of function , and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* 3, 2958–2975. <https://doi.org/10.1002/ece3.601>
- Dunn, E.H., Ralph, C.J., 2004. Use of mist nets as a tool for bird population monitoring. *Studies in Avian Biology* 29, 1–6.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., 2003. Response diversity , ecosystem change , and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1, 488–49.
- Escribano-Avila, G., Calviño-Canecela, M., Pías, B., Virgós, E., Valladares, F., Escudero, A., 2014. Diverse guilds provide complementary dispersal services in a woodland expansion process after land abandonment. *Journal of Applied Ecology* 51, 1701–1711. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12340>
- Ewers, R.M., Banks-leite, C., 2013. Fragmentation Impairs the Microclimate



- Buffering Effect of Tropical Forests 8.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058093>
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation 117–142.  
<https://doi.org/10.1017/S1464793105006949>
- Fahrig L., 2013 Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J. Biogeogr.* 40, 1649–1663. (doi:10.1111/jbi.12130)
- Felsmann, K., Baudis, M., Kayler, Z.E., Puhlmann, H., Ulrich, A., Gessler, A., 2017. Responses of the structure and function of the understory plant communities to precipitation reduction across forest ecosystems in Germany. *Annals of Forest Science* 2.
- Fick, S.E. and R.J. Hijmans, 2017. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*
- Finegan, B., Penã-Claros, M., de Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M.S., Carreño-Rocabado, G., Casanoves, F., Díaz, S., Eguiguren Velepucha, P., Fernandez, F., Licona, J.C., Lorenzo, L., Salgado-Negret, B., Vaz, M., Poorter, L., 2014. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology* 103, 191–201. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12346>
- Flynn, D.F.B., Molinari, N., Lin, B.B., Mayfield, M.M., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters* 12, 22–33.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., ... Toussaint, J. P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Guessan, A.E.N., N'dja, J.K., Yao, O.N., Amani, B.H.K., 2018. Drivers of biomass recovery in a secondary forested landscape of West Africa *Forest Ecology and Management* 433, 325–331.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.021>
- Hansen, M.C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O., Townshend, J.R.G., 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342, 850–853.

- <https://doi.org/10.1126/science.1244693>
- Helmuth, B., Russell, B.D., Connell, S.D., Dong, Y., Harley, C.D.G., 2014. Beyond long-term averages: making biological sense of a rapidly changing world. *Climate Change Responses*. <https://doi.org/10.1186/s40665-014-0006-0>
- Hirota, M., Holmgren, M., Van Nes, E.H., Scheffer, M., 2011. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science* 334, 232–235. <https://doi.org/10.1126/science.1210657>
- Holling, C.S., 1973. Resilience and Stability of Ecological Systems.pdf. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 4, 1–23.
- Jakovac, C.C., Penã-Claros, M., Kuyper, T.W., Bongers, F., 2015. Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. *Journal of Ecology* 103, 67–77. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12298>
- Karp, D.S., Ziv, G., Zook, J., Ehrlich, P.R., Daily, G.C., 2011. Resilience and stability in bird guilds across tropical countryside. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 21134–21139. <https://doi.org/10.1073/pnas.1118276108>
- Khaine, I., Woo, S.Y., Kwak, M., Lee, S.H., Je, S.M., You, H., Lee, T., Ang, J., Lee, H.K., Cheng, H.C., Park, J.H., Lee, E., Li, Y., Kim, H., Lee, J.K., Kim, J., 2018. Factors Affecting Natural Regeneration of Tropical Forests across a Precipitation Gradient in Myanmar. *Forests* 9. <https://doi.org/10.3390/f9030143>
- Laliberté, Etienne and Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305.
- Laliberte, E., Declerck, F., Metcalfe, J., Catterall, C.P., Sa, D., 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities 76–86. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01403.x>
- Lavorel, S. & Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.*, 16, 545–556
- Lawrence, D., Odorico, P.D., Delonge, M., Das, R., Eaton, J., Lawrence, D., Odorico, P.D., Diekmann, L., Delonge, M., Das, R., Eaton, J., 2008. Ecological feedbacks following deforestation create the potential for a catastrophic ecosystem shift in tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the*

- United States of America 105, 3169.
- Levin S. 1999. *Fragile dominion: complexity and the commons*. Reading, MA: Perseus Books.
- Mason, N.W.H., 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. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Melito, M., Metzger, J.P., de Oliveira, A.A., 2018. Landscape-level effects on aboveground biomass of tropical forests: A conceptual framework. *Global Change Biology* 24, 597–607. <https://doi.org/10.1111/gcb.13970>
- Miguet, P., Jackson, H.B., Jackson, N.D., Martin, A.E., Fahrig, L., 2016. What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology* 31, 1177–1194. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0314-1>
- Moran, C., Catterall, C.P., 2014. Responses of seed-dispersing birds to amount of rainforest in the landscape around fragments. *Conservation Biology* 28, 551–560. <https://doi.org/10.1111/cobi.12236>
- Morante-Filho, J.C., Faria, D., Mariano-Neto, E., Rhodes, J., 2015. Birds in anthropogenic landscapes: The responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic forest. *PLoS ONE* 10, 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128923>
- Morellato, L.P.C., 1991. Estudo da fenologia de árvore, arbustos e lianas de uma floresta semi-decídua no sudeste do Brasil.
- Morellato, L.P.C., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C., Zipparro, V.B., 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study1. *Biotropica* 32, 811–823. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00620.x>
- Mori, A.S., Furukawa, T., Sasaki, T., 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews* 88, 349–364. <https://doi.org/10.1111/brv.12004>
- Neuschulz, E.L., Botzat, A., Farwig, N., 2011. Effects of forest modification on bird community composition and seed removal in a heterogeneous landscape in South Africa 1371–1379. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19097.x>
- Newbold, T., Scharlemann, J.P.W., Butchart, S.H.M., Sekercioglu, Ç.H., Alkemade, R., Booth, H., Purves, D.W., 2012. Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. *Proceedings of the Royal*

- Society B: Biological Sciences 280. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2131>
- Ogilvie, J. E., & Gezon, Z. J. 2017. Interannual bumble bee abundance is driven by indirect climate effects on floral resource phenology. *Ecology Letters* doi: 10.1111/ele.12854
- Oliver, T.H., Heard, M.S., Isaac, N.J.B., Roy, D.B., Procter, D., Eigenbrod, F., Freckleton, R., Hector, A., Orme, C.D.L., Petchey, O.L., Proença, V., Raffaelli, D., Suttle, K.B., Mace, G.M., Martín-López, B., Woodcock, B.A., Bullock, J.M., 2015. Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends in Ecology and Evolution* 30, 673–684. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.08.009>
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters* 9, 741–58. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Zambrano, A.M.A., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., Almeida-cortez, J.S. De, Cabral, G.A.L., Jong, B.H.J. De, Denslow, J.S., Dent, D.H., Dewalt, S.J., Hernandez-stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Licona, J., Lohbeck, M., Marín-spiotta, E., Martínez-ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-gaona, S., Oliveira, A.A. De, Orihuela-belmonte, E., Peña-claros, M., Pérez-garcía, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Rodríguez-velázquez, J., Romero-pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Toledo, M., Uriarte, M., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 1–15. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Resende, M., Lani, J.L., Rezende, S.B. de, 2005. Pedossistemas da Mata Atlântica: considerações pertinentes sobre a sustentabilidade. *Revista Árvore* 26, 261–269. <https://doi.org/10.1590/s0100-67622002000300001>
- Rezende, C.L., Scarano, F.R., Assad, E.D., Joly, C.A., Metzger, J.P., Strassburg, B.B.N., Tabarelli, M., Fonseca, G.A., Mittermeier, R.A., 2018. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic. *Perspectives in Ecology and Conservation* 16, 208–214. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>
- 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

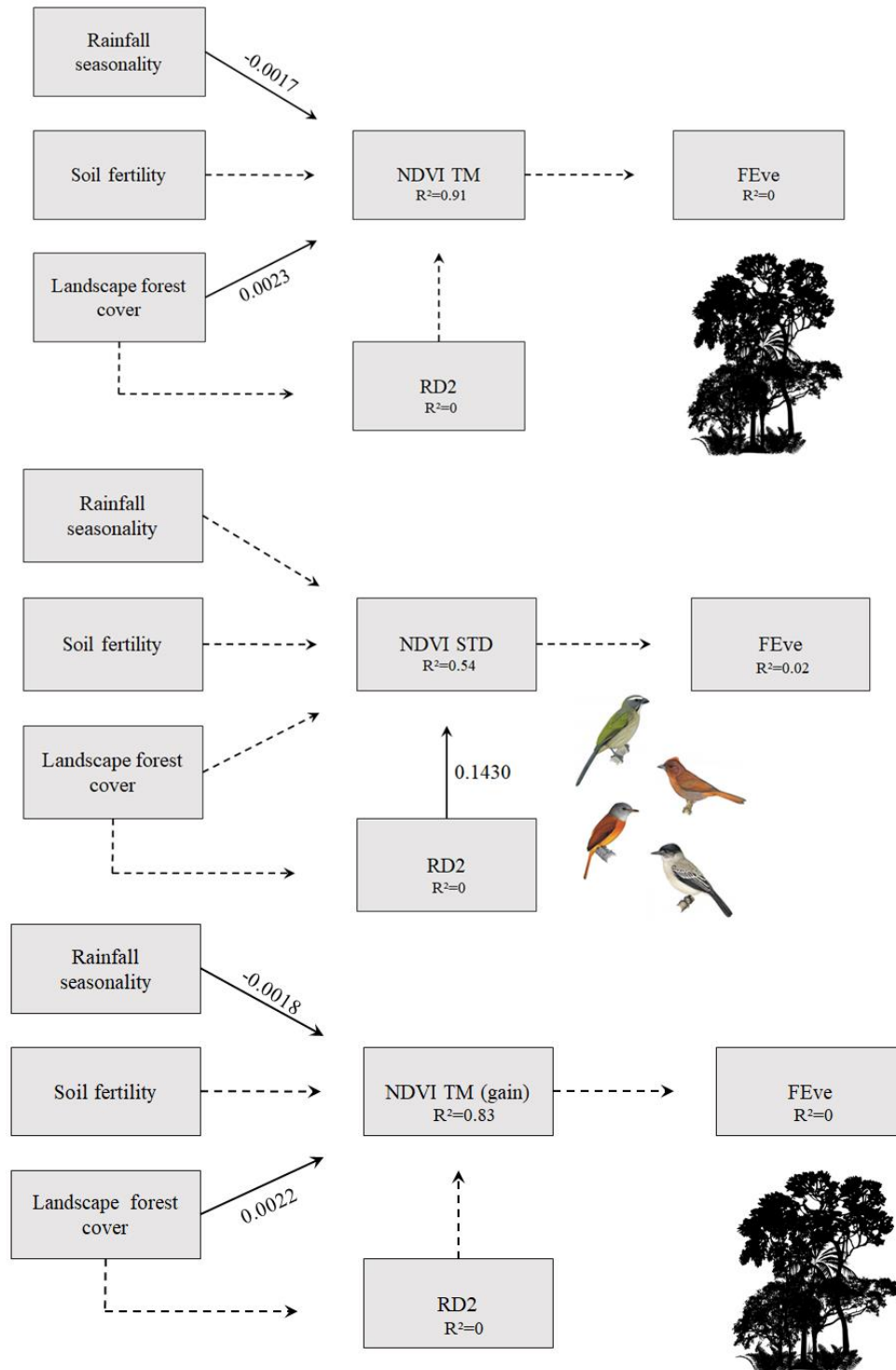
- distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142, 1141–1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- Sansevero, J.B.B., Chazdon, R.L., Crouzeilles, R., Monteiro, L., Iribarrem, A., Lindenmayer, D.B., Ferreira, M.S., Latawiec, A.E., Strassburg, B.B.N., 2017a. Ecological restoration success is higher for natural regeneration than for active restoration in tropical forests. *Science Advances* 3, e1701345. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701345>
- Sansevero, J.B.B., Prieto, P.V., Sanchez-Tapia, A., Braga, J.M.A., Rodrigues, P.J.F., 2017b. Past land-use and ecological resilience in a lowland Brazilian Atlantic Forest: implications for passive restoration. *New Forests* 48, 573–586. <https://doi.org/10.1007/s11056-017-9586-4>
- Sasaki, T., Furukawa, T., Iwasaki, Y., Seto, M., Mori, A.S., 2015. Perspectives for ecosystem management based on ecosystem resilience and ecological thresholds against multiple and stochastic disturbances. *Ecological Indicators* 57, 395–408. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.019>
- Shipley, B. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90, 363–368 (2009)
- Sick, H., 1997. *Ornitologia Brasileira*. Editora Nova Fronteira S.A, Rio de Janeiro.
- Silva, W., Metzger, J., Simões, S., Simonetti, C., 2007. Relief influence on the spatial distribution of the Atlantic Forest cover on the Ibiúna Plateau, SP. *Brazilian Journal of Biology* 67, 403–411. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842007000300004>
- Sodhi, N., Liow, L.H., Bazzaz, F.A., 2004. FROM TROPICAL AND AVIAN EXTINCTIONS FORESTS. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 323–345. <https://doi.org/10.2307/annurev.ecolsys.35.112202.30000013>
- Spasojevic, M.J., Bahlai, C.A., Bradley, B.A., Butterfield, B.J., Tuanmu, M.N., Sistla, S., Wiederholt, R., Suding, K.N., 2015. Scaling up the diversity-resilience relationship with trait databases and remote sensing data: The recovery of productivity after wildfire. *Global Change Biology* 22, 1421–1432. <https://doi.org/10.1111/gcb.13174>
- Staal, A., Dekker, S.C., Hirota, M., van Nes, E.H., 2015. Synergistic effects of drought and deforestation on the resilience of the south-eastern Amazon rainforest. *Ecological Complexity* 22, 65–75. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2015.01.003>

- Staal, A., Dekker, S.C., Xu, C., van Nes, E.H., 2016. Bistability, Spatial Interaction, and the Distribution of Tropical Forests and Savannas. *Ecosystems* 19, 1080–1091. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0011-1>
- Staver, A.C., Archibald, S., Levin, S.A., 2011. The Global Extent and Determinants of Savanna and Forest as Alternative Biome states. *Science* 334, 230–232. <https://doi.org/10.1126/science.1210465>
- Stotz, D.F., Fitzpatrick, J.W., Parker III, T.A., Moskovits, D.K., 1996. Neotropical Birds. Ecology and Conservation. The University of Chicago Press, Chicago
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin III, F.S., Cornelissen, J.H.C.A., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T., Navas, M.-L., 2008. Scaling environmental change through the framework for plants. *Global Change Biology* 14, 1125–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x>
- Swift, T.L., Hannon, S.J., Swift, T.L., Hannon, S.J., 2010. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biological Reviews* 85, 35–53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00093.x>
- Thompson, I., Iruhvw, W., Dqg, U., 2011. Biodiversity, ecosystem thresholds, resilience and forest degradation. *Unaslyva* 62, 25–30.
- Verbesselt, J., Umlauf, N., Hirota, M., Holmgren, M., Van Nes, E.H., Herold, M., Zeileis, A., Scheffer, M., 2016. Remotely sensed resilience of tropical forests. *Nature Climate Change* 6, 1028–1031. <https://doi.org/10.1038/nclimate3108>
- 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.
- Vlam, M., Baker, P.J., Bunyavejchewin, S., Zuidema, P.A., 2014. Temperature and rainfall strongly drive temporal growth variation in Asian tropical forest trees. *Oecologia* 174, 1449–1461. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2846-x>
- Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., De, C., Rivadeneira, M.M., Eltontraits, W.J., 2015. Species level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecological Archives* 1–15.
- Wheelwright, N.T., 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66, 808–818. <https://doi.org/10.2307/1940542>
- Willis, K.J., Jeffers, E.S., Tovar, C., 2018. What makes a terrestrial ecosystem

resilient? *Science* 359, 988–989. <https://doi.org/10.1126/science.aar5439>

Wotton DM, Kelly D (2012) Do larger frugivores move seeds further? Body size, seed dispersal distance, and a case study of a large, sedentary pigeon. *Journal of Biogeography* 39

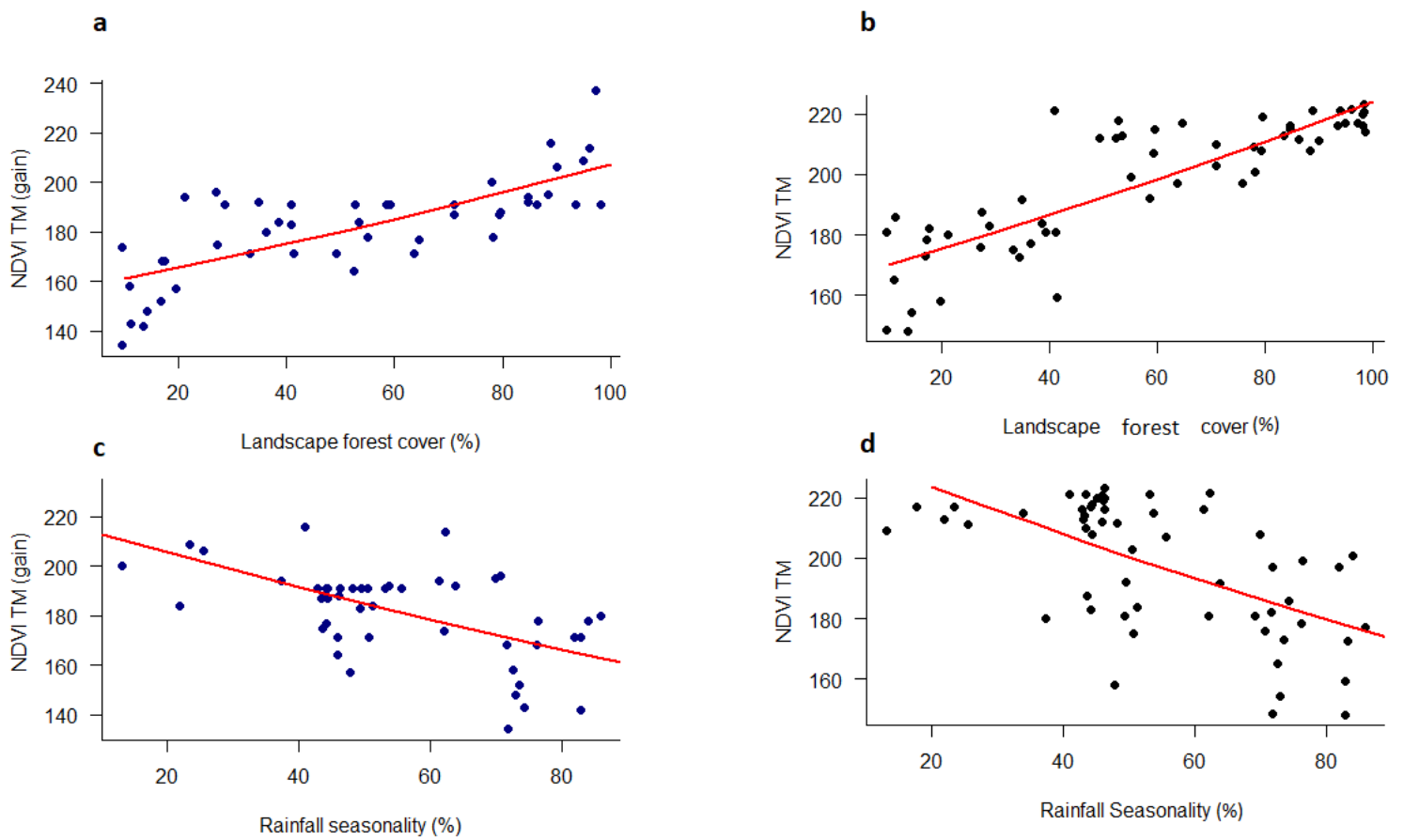
## Appendix



Appendix 1: Structural Equation Modeling showing the direct and indirect effects of abiotic and biotic variables on resilience and bird's FD for our overall models with the highest p value ( $p > 0.05$ ). The fit of the model was obtained through Shipley's test of separation, using Fischer's C statistic. The solid and dashed arrows represent significant ( $p < 0.05$ ) and non-significant relationships, respectively. NDVI STD = standard deviation of NDVI, NDVI TM = temporal median of NDVI, RD2 = response diversity of functional group of medium omnivorous birds (code 2), FEve = bird's functional evenness.



## Appendix



Appendix 2: The relationship between resilience and gain given by NDVI TM, and (a, b) landscape forest cover and (c, d) rainfall seasonality. Landscape forest cover positively influences resilience and gain in Atlantic Forest landscapes, while a high rainfall seasonality impairs both the resilience and forest gain.

