

El papel de los zorzales en el mantenimiento de la estructura y diversidad genética de una palma tropical

C. S. Carvalho^{1,*}, J. Valverde^{2,3}, M. Souza¹, T. Ribeiro¹, S. Nazareth¹, M. Galetti¹, M. C. Côrtes¹

(1) Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociencias, Departamento de Ecologia, Campus Rio Claro, São Paulo, 13506-900, Brasil.

(2) Universidad de Granada, Departamento de Ecología, Granada, 18071, España.

(3) IFAPA (Instituto de Investigación y Formación Agraria y Pesquera de Andalucía) IFAPA-Camino de Purchil s/n 18004, Granada, España.

* Autor de correspondencia: C.S. Carvalho [carolina.carvalho@ymail.com]

> Recibido el 22 de noviembre de 2017 - Aceptado el 09 de mayo de 2018

Carvalho, S.C., Valverde, J., Souza, M., Ribeiro, T., Nazareth, S., Galetti, M., Côrtes, M.C. 2019. El papel de los zorzales en el mantenimiento de la estructura y diversidad genética de una palma tropical. *Ecosistemas* 28(1):26-34. Doi.: 10.7818/ECOS.1530

La extinción de grandes especies dispersoras de semillas en hábitats fragmentados puede afectar a la estructura espacial, genética y demográfica de muchas especies vegetales. Hemos estudiado la dispersión de semillas y la diversidad genética de la palma *Euterpe edulis* en un fragmento de Mata Atlántica con una diversidad faunística empobrecida. Mediante observaciones focales evaluamos los componentes de cantidad de la dispersión de semillas. Además, en una parcela de 25x50m genotipamos todos los adultos y una muestra aleatoria de plántulas y semillas con el objetivo de caracterizar la contribución de diferentes plantas adultas a la lluvia de semillas, la estructura genética espacial a escala fina y la diversidad genética de plántulas y adultos. Los zorzales (*Turdus* spp.) fueron los principales dispersores de esta especie. No observamos ninguna estructura genética espacial en plántulas o adultos, aunque sí observamos un mayor parentesco entre ambos estadios por debajo de los seis metros. Los valores de endogamia, heterocigosidad esperada y riqueza alélica fueron similares entre plántulas y adultos, demostrando una estabilidad intergeneracional en esos parámetros. Nuestros resultados demuestran que la dispersión por zorzales ocurre principalmente a corta distancia pero que, sin embargo, la superposición espacial en la lluvia de semillas erosiona los patrones genéticos espaciales que este proceso pueda generar. Con este estudio, demostramos que estas aves de tamaño medio son capaces de mantener la diversidad genética entre generaciones, confiéndoles un papel crucial en el mantenimiento de la diversidad genética de plantas zoocoras en paisajes fragmentados.

Palabras clave: estructura genética espacial; fragmentación; frugívoros; lluvia de semillas; palmito; Brasil

Carvalho, S.C., Valverde, J., Souza, M., Ribeiro, T., Nazareth, S., Galetti, M., Côrtes, M.C. 2019. The role of thrushes in maintaining the genetic diversity and structure of a tropical palm. *Ecosistemas* 28(1):26-34. Doi.: 10.7818/ECOS.1530

The extinction of large seed dispersers in fragmented habitats can affect the spatial, genetic and demographic structure of many plant species. We have studied seed dispersal and genetic diversity of *Euterpe edulis* in an Atlantic Forest fragment. Through focal observations we evaluated the quantity component of seed dispersal. In addition, in a plot of 25x50 m we genotyped all adults and a random sample of seedlings and seeds with the objective of characterizing the contribution of different adult plants to the seed rain, the fine-scale spatial genetic structure and the genetic diversity of seedlings and adults. Thrushes (*Turdus* spp.) were the main dispersers of this species. We did not observe any spatial genetic structure in seedlings or adults, although we did observe a stronger relationship between both stages below six meters. The values of inbreeding, expected heterozygosity and allelic richness were similar between seedlings and adults, demonstrating intergenerational stability in these parameters. Our results show that seed dispersed by thrushes occur mainly at short distance; nevertheless, the spatial overlap in the seed rain erodes the spatial genetic patterns that this process may generate. With this study, we demonstrate that these medium-sized birds are able to maintain genetic diversity between generations, giving them a crucial role in maintaining genetic diversity of zoochoric plants in fragmented landscapes.

Key words: fragmentation; frugivores; seed rain; spatial genetic structure; palm heart; Brazil

Introducción

La actividad humana ha transformado los bosques tropicales a nivel mundial en fragmentos aislados y biológicamente empobrecidos (Laurance et al. 2004; Nogueira et al. 2007). Esta explotación crea nuevas condiciones ambientales con consecuencias muchas veces imprevisibles para los organismos (Bacles y Jump 2011). Con el objetivo de prever los impactos potenciales de la fragmentación de hábitat sobre las poblaciones naturales; se ha de analizar la respuesta de los individuos bajo las nuevas condiciones y su consecuente efecto sobre los procesos ecológicos y patrones genéti-

cos (Segelbacher et al. 2010). Para las plantas; la dispersión de semillas es el proceso que genera la distribución espacial inicial de individuos y genotipos. Este proceso es; por tanto; uno de los principales responsables del reclutamiento; colonización; regeneración y conectividad de fragmentos; siendo crítico para la viabilidad a largo plazo de las poblaciones (Wang y Smith 2002; Segelbacher et al. 2010).

Muchos estudios han contribuido a comprender los procesos de dispersión de semillas y el reclutamiento de plantas en áreas tanto naturales como antrópicas (Schleuning et al. 2011; Markl et al. 2012; McConkey et al. 2012). En este sentido; conocemos que

la fragmentación afecta a la dispersión de semillas por animales (Fahrig 2007); reduciendo la tasa de consumo; de dispersión efectiva (Cordeiro et al. 2009) y disminuyendo la tasa de migración interpoblacional (Sebbenn et al. 2011); aunque hay estudios que muestran lo contrario (Herrera y García 2009; González-Varo 2010). Estas alteraciones pueden conllevar importantes consecuencias evolutivas para las plantas como por ejemplo la restricción en la variabilidad de algunos caracteres fenotípicos (Galetti et al. 2013); la limitación de la distribución espacial o la reducción de la diversidad genética intrapoblacional (Aguilar et al. 2008). Sin embargo; ciertos factores como la configuración y composición del paisaje; o diversas características de los frugívoros y de las plantas; pueden conservar la distribución de genotipos en el espacio y la conectividad entre poblaciones vía dispersión de semillas y de este modo mantener la diversidad en pequeños fragmentos (Vergara et al. 2010; Schleuning et al. 2011; Córtes y Uriarte 2013).

En plantas dispersadas por animales; es común que las semillas se distribuyan de manera agregada (Schupp et al. 2002). Esto puede ser el resultado de una dispersión a corta distancia (con muchas semillas depositadas cerca de la planta materna) o de una dispersión contagiosa (con muchas semillas depositadas en el mismo sitio; por ejemplo; en letrinas) (Schupp et al. 2002). La forma con la que las semillas se distribuyen espacialmente depende del comportamiento de la comunidad de frugívoros y esta a su vez afecta a la estructura genética espacial (Schofield et al. 2012). Por ejemplo; los dispersores pueden depositar en un mismo sitio semillas provenientes de una misma fuente materna (Jordano et al. 2007). Este comportamiento supone la agregación espacial de semillas hermanas; promueve la formación de estructuras familiares (García y Grivet 2011) y puede disminuir la probabilidad de supervivencia (hipótesis de Janzen-Connell). La aglomeración de individuos emparentados genera un patrón de fuerte estructuración genética poblacional (Jones y Hubbel 2006; Hamrick y Trapnell 2011) y puede desencadenar con el tiempo procesos de erosión genética y con efectos negativos para las poblaciones (Young et al. 1996). Por tanto; conectar el comportamiento de los frugívoros dispersores; los movimientos de las semillas y la estructura genética resultante es importante para entender como los dispersores de semillas afectan a la reproducción y a la estructura genética de plantas (Karubian et al. 2010).

La dispersión de semillas en ambientes alterados puede evaluarse de diferentes formas. Una forma es a través de la caracterización de la efectividad de dispersión de semillas de los diferentes dispersores (Jordano y Schupp 2000). Esta; está relacionada con la cantidad de frutos retirados – componente de cantidad –; y con la calidad de la manipulación y de la deposición de semillas – componente de calidad – (Jordano y Schupp 2000). Otra herramienta útil para entender el proceso de dispersión consiste en analizar la distribución espacial de semillas y plántulas; así como la de sus respectivos genotipos en relación a la planta materna o a otros con-específicos (Jordano y Godoy 2002; García y Grivet 2011). En este trabajo; estudiamos la dispersión de semillas de la palmera *Euterpe edulis* en un fragmento de Mata Atlántica brasileña con una diversidad faunística empobrecida. En concreto; caracterizamos: i) la eficacia de dispersión de semillas en su componente de cantidad; ii) la contribución materna a la lluvia de semillas; iii) la estructura genética espacial a escala fina de plántulas; adultos; y la interdependencia de ambos para inferir la distancia de dispersión; y iv) la diversidad genética de ambas clases de edad para evaluar el impacto de la alteración de hábitat sobre esta.

Material y métodos

Especie y zona de estudio

El palmito (*Euterpe edulis*; Arecaceae); es una especie arbórea dominante en la Mata Atlántica. Es una especie monoica; autocompatible; en la que prevalece la reproducción cruzada mediante la participación de abejas de pequeño porte (p.e. *Trigona spinipes*) y debido a una maduración del androceo previa a la del gineceo

(Mantovani y Morellato 2000; Gaiotto et al. 2003). Por otro lado; la dispersión de semillas es zoocora (mediada por animales); existiendo más de 58 especies de aves y más de 20 de mamíferos alimentándose de sus frutos. A pesar de esta diversidad; la dispersión ocurre principalmente por grandes aves (p.e. *Procnias nudicollis*; *Ramphastos* spp.; *Aburria jacutinga*) y aves de pequeño porte como los zorzales (*Turdus* spp.) (Galetti et al. 2013). Estos dispersores poseen un comportamiento diverso; desde grandes aves que defecan o regurgitan grandes cantidades de semillas; hasta pequeñas aves que regurgitan semillas de una en una (Laps 1996).

El estudio se llevó a cabo durante los años 2012 – 2014 en la Mata São José (Rio Claro; São Paulo; Brasil); un fragmento forestal de 230 ha rodeado por cultivo de caña de azúcar. En este fragmento; *E. edulis* se encuentra en un área de 8 ha correspondiente a zonas de suelo húmedo; donde representa el 72% de todos los individuos de especies arbóreas que habitan en este tipo de ambiente (Teixeira y Assis 2005). La fauna local está compuesta de cerca de 268 especies de aves (Willis y Oniki 2002; Gussoni 2007); de entre las cuales destacan los zorzales (*Turdus rufiventris*; *T. leucocomelas* y *T. amaurochalinus*) como los principales consumidores de fruto de palmito. El fragmento se considera como defaunado debido a la extinción local de la avifauna frugívora de mayor tamaño (p.e. Cotingidae o Ramphastidae) y a la baja ocurrencia de otros dispersores importantes para la especie como son *Penelope superciliaris* o *Ramphastos toco* (Willis y Oniki 2002; Galetti et al. 2013).

Eficacia de la dispersión

Cuantificamos la eficacia de dispersión mediante su componente de cantidad (Jordano y Schupp 2000) utilizando el método de observación focal (Pizo y Simão 2001; Pizo y Galetti 2010). Para eso; se realizaron observaciones directas sobre los individuos de *E. edulis* con frutos maduros y a 15 metros para no interferir en las visitas de los animales a las plantas. En total; se realizaron 90 horas de observación focal; preferentemente durante la mañana (06:00 – 12:00 h). De cada visita se anotó la especie; el tiempo de permanencia; el número de frutos ingeridos y su comportamiento según engullían; predaban o dejaban caer los frutos (Pizo y Galetti 2010). Para evaluar el esfuerzo de muestreo construimos curvas de acumulación basadas en el número de plantas muestreadas. Estas se construyeron aplicando el método de rarefacción para estimar la riqueza esperada (índice de Chao) usando el paquete *vegan* (Dixon 2003) en R (R Core Team 2014).

El componente de cantidad de la eficacia de la dispersión de cada ave frugívora la estimamos mediante la multiplicación de los siguientes subcomponentes: frecuencia de visitas por hora; tasa de frutos manipulados por visita y probabilidad de dispersión (proporción de semillas dispersadas en relación al total de frutos manipulados por visita). Se consideraron semillas dispersadas aquellas engullidas o transportadas en el pico ya que estos dos comportamientos garantizan una alta probabilidad de dispersión efectiva (Córtes 2006). Aquellos frutos que a pesar de ser manipulados no fueron engullidos o derribados debajo del adulto; se contabilizaron como no dispersados. De este modo; definimos como tasa de dispersión a la multiplicación de la tasa de frutos manipulados por visita y la probabilidad de dispersión. No hemos estimado la componente de calidad de la eficacia de la dispersión porque no medido la calidad de dispersión provista por cada ave frugívora

Contribución materna a la lluvia de semillas

Para cuantificar la lluvia de semillas en la Mata São José; instalamos 15 estaciones de muestreo con dos colectores de semillas de 1 x 1 m dentro del área de ocurrencia de *E. edulis*. Estas estaciones se distribuyeron a más de 40 metros de distancia entre sí; donde los colectores se colocaron a un metro del suelo para evitar cualquier colección post-dispersiva. Se verificaron y se colectaron las semillas dispersadas en los colectores durante la época de fructificación. Además; contabilizamos el número de palmitos en fructificación en un radio de ocho metros alrededor de cada estación.

Como estamos interesados en la dispersión de semillas; el genotipado se realizó usando el tejido del endocarpo lo que nos permitió obtener el genotipo materno (Godoy y Jordano 2001). Al menos 10 semillas por estación de muestreo se genotiparon usando siete marcadores microsatélites desarrollados para *E. edulis* (Gaiotto et al. 2001; Carvalho et al. 2015); y siguiendo un protocolo optimizado por Souza et al. (en revisión). Para caracterizar la contribución materna a la lluvia de semillas; en primer lugar identificamos las semillas provenientes de una misma planta materna mediante el paquete *AlleleMatch* (Galpern et al. 2012) en R (R Core Team 2014). Consideramos semillas hermanas (provenientes de una misma fuente materna) a aquellas con total correspondencia alélica. A continuación; estimamos la probabilidad de encontrar dos semillas hermanas dentro de cada estación de muestreo mediante un estimador no sesgado de probabilidad de identidad materna (uPMI; Grivet et al. 2005).

A partir de estas estimas caracterizamos la diversidad de fuentes maternas dentro y entre estaciones usando medidas de diversidad clásicas (Scofield et al. 2012). Estas medidas indican cómo la diversidad de progenies maternas se distribuyen entre las zonas de deposición de la siguiente manera: diversidad alfa (α); que denota la diversidad local; y diversidad delta (δ); el cual es análogo al índice β de diversidad y que representa la divergencia entre las zonas de deposición (Scofield et al. 2012). Para la estima de la diversidad alfa; atribuimos el valor de cero a las estaciones que no recibieron ninguna semilla; y el valor de uno a aquellas que recibieron solamente una. A partir de estas estimas se puede inferir bastante del comportamiento de los dispersores. Por ejemplo; valores altos de alfa y bajos de delta pueden indicar movimientos de animales a larga distancia; con semillas dispersadas a partir de diversas fuentes y llegando a muchos sitios de deposición; suponiendo una superposición de las manchas de dispersión de semillas de múltiples árboles. Finalmente; modelizamos el número de semillas dispersadas y la diversidad alfa en relación al número de palmitos en fructificación en un radio de ocho metros. Para ello usamos modelos lineares generalizados asumiendo una distribución binomial negativa de las variables respuesta. Los valores de diversidad alfa se redondearon para su ajuste a dicha distribución. Los modelos se ajustaron usando el paquete MASS (Venables y Ripley 2002) en R (R Core Team 2014).

Distribución espacial y estructura genética espacial de plántulas y adultos

Analizamos la distribución espacial y la estructura genética espacial (SGS) a escala fina de plántulas y adultos de *E. edulis* en una parcela de 25 x 50 m. La localización espacial de cada individuo se realizó en relación con la parcela de estudio mediante la división de esta en 1250 subparcelas 1 x 1 m². La distribución espacial de cada clase y la asociación espacial entre ellas se evaluó mediante análisis de patrones de puntos uni- y bivariantes respectivamente (Fortin y Dale 2005). Para ello; usamos la función K de Ripley (Ripley 1977; Wiegand y Moloney 2004); la cual considera el número acumulativo de puntos dentro de radios de diámetro creciente alrededor de puntos aleatorios (Ripley 1977; Wiegand y Moloney 2004). El patrón observado se comparó con el esperado bajo un proceso de Poisson (Wiegand y Moloney 2004) generado a partir de 500 simulaciones de Monte Carlo (Besag y Diggle; 1977; Rozas y Camarero 2005). La visualización de esta función nos permite caracterizar el patrón espacial (agregado; aleatorio o regular); así como su alcance e intensidad. Los análisis se realizaron usando el paquete *spatstat* (Baddeley y Turner 2005) en R (R Core Team 2014).

Para estudiar la SGS se tomaron muestras de todos los adultos dentro de la parcela de estudio así como de todas las plántulas encontradas dentro de 32 subparcelas escogidas al azar. El genotipado de estos individuos se realizó mediante los siete microsatélites

nucleares antes descritos. En total analizamos 48 plántulas y 34 adultos. La SGS se estudió a escala fina representando el grado medio de parentesco (coeficiente de coancestría; f_{ij}) entre pares de individuos para una serie de 10 clases de distancias geográficas. Estas clases se definieron optimizando la proporción de individuos participantes en cada una. Además; para cada clase de distancia se construyeron unos intervalos de confianza mediante permutación espacial de los individuos; generando coancestrías aleatorias. El coeficiente de coancestría se calculó utilizando el estimador de Loiselle et al. (1995) mediante el software SPAGeDi (Hardy y Vekemans 2002). Estos análisis se realizaron para plántulas y adultos; por separado; y para la relación entre ambos estados ontogenéticos.

Diversidad genética de adultos y plántulas

La variabilidad genética intrapoblacional de plántulas y adultos se exploró mediante el cálculo de la heterocigosidad esperada bajo equilibrio de Hardy-Weinberg (H_e) (Nei 1978); la riqueza alélica basada en rarefacción (AR) (El Mousadik y Petit 1996); y el coeficiente de endogamia (f) (Weir y Cockerham 1984). Estos análisis se realizaron mediante el paquete *gstudio* (Dyer 2012) en R (R Core Team 2014).

Resultados

Eficacia de la dispersión

Las aves que se alimentaron de los frutos de *E. edulis* en la Mata São José pertenecieron a cuatro especies de zorzales (*Turdus rufiventris*; *T. leucomelas*; *T. amaurochalinus* y *T. albicollis*). Nuestro esfuerzo de muestreo mostró ser suficiente al encontrarse el número de especies observadas dentro de los valores esperados según el índice de Chao (4.47 SD \pm 1.25; Fig. 1A). La tasa de dispersión varió poco entre especies (Fig. 1B). *Turdus rufiventris*; *T. leucomelas* y *T. amaurochalinus* retiraron una media de 1.5 frutos/visita; mientras que *T. albicollis* presentó una tasa de dispersión por debajo de 1. La frecuencia de visita varió entre especies. *T. albicollis* fue la especie menos frecuente (una visita cada 50 horas); mientras que *T. leucomelas* (una visita cada nueve horas) fue la especie que más contribuyó a la eficacia de dispersión (Fig. 1B).

Contribución materna a la lluvia de semillas

Se colectaron un total de 938 semillas y una cantidad de semillas por estación que osciló entre cero y 400. Tan sólo cuatro estaciones no obtuvieron semillas (Tabla 1); de las cuales tres no presentaron ningún palmito adulto en un radio de ocho metros. Esta variación en el número de semillas se correlacionó positivamente con el número de adultos en un radio de ocho metros (Tabla 2). Debido al bajo éxito de amplificación; realizamos una evaluación del número mínimo de loci requeridos para una correcta caracterización individual que resulto en una probabilidad de identidad para tres loci de 4.2×10^{-6} ; indicando que tres marcadores son suficientes para obtener genotipos multilocus bien diferenciados. Genotipamos 103 semillas; de las cuales 78 se genotiparon con éxito con al menos tres marcadores; variando este número dentro de estación entre tres y 13 (Tabla 2). La probabilidad media de encontrar dos semillas hermanas fue muy baja (~ 20 [0 – 100] %). Esto se refleja en el alto número de genotipos únicos presente en la mayoría de las estaciones de muestreo (Tabla 1; Fig. 2). Encontramos una gran variación de la diversidad alfa entre las estaciones de muestreo (0 a 60); la cual se explica por el número de adultos en fructificación alrededor de los sitios de deposición (Tabla 2). Finalmente; obtuvimos el máximo valor para la diversidad delta ($\delta = 1$); indicando la ausencia de genotipos idénticos entre estas. Esto nos sugiere la ausencia de superposición de lluvia de semillas entre sitios de deposición (Fig. 2).

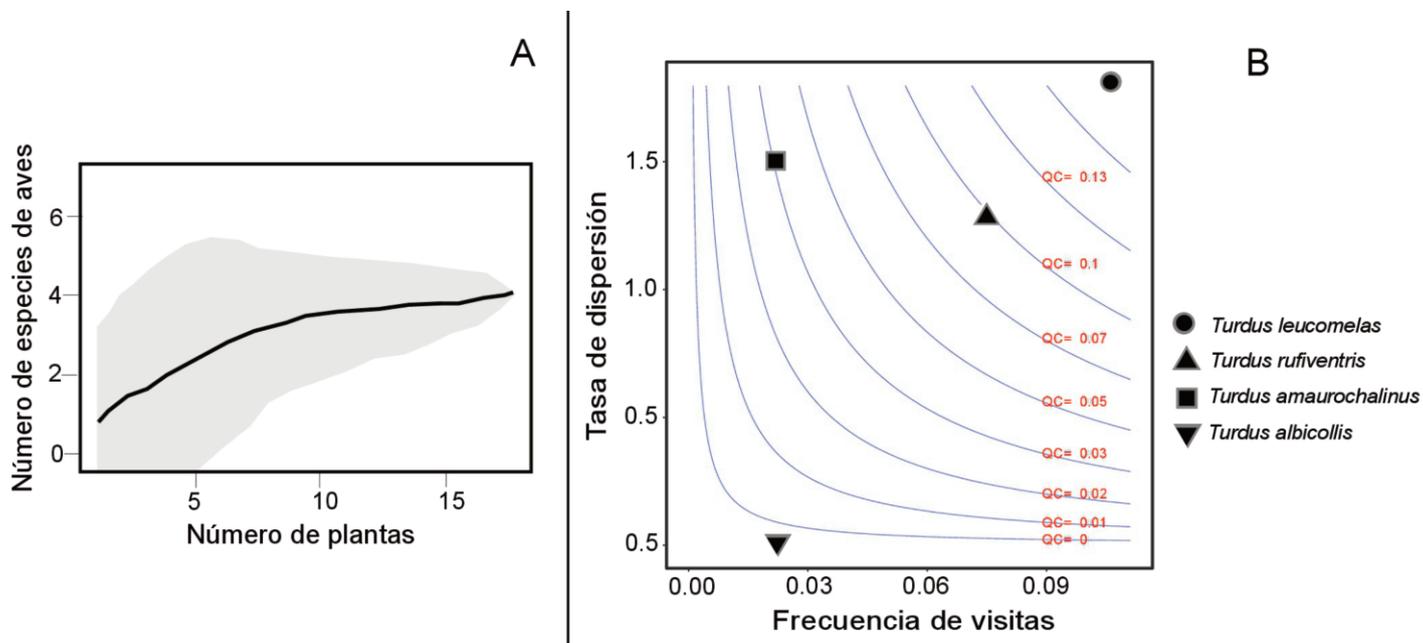


Figura 1. A) Curva de acumulación de especies dispersoras de semillas de *Euterpe edulis* en la Mata São José, en el estado de São Paulo, Brasil. **B)** Componente de cantidad de la eficacia de dispersión de semillas de estas especies en esta área. Las isólinas representan intervalos de valores de eficacia (QC).

Figure 1. A) Accumulation curve of seed dispersers of *Euterpe edulis* in Mata São José, São Paulo state, Brazil. **B)** Quantity component of the seed dispersal effectiveness of these species in this area. The isolines represent ranges of effectiveness values (QC).

Tabla 1. Lluvia de semillas de *Euterpe edulis* y contribución materna en 15 estaciones de muestreo en la Mata São José, Rio Claro, São Paulo, Brasil. PMI = probabilidad de encontrar dos semillas hermanas en una misma estación de muestreo.

Table 1. Seed rain of *Euterpe edulis* and maternal contribution in 15 sampling sites in Mata São José, Rio Claro, São Paulo, Brazil. PMI = probability of finding two sister seeds in the same sampling site.

Estación de muestreo	Nº semillas	Nº adultos en fruto	Nº semillas analizadas	Nº genotipos únicos	Diversidad alfa	PMI
1	11	2	6	6	15	0.06
2	4	0	3	3	3	0.33
3	430	11	16	15	60.25	0.01
4	118	7	9	3	1.68	0.59
5	11	8	9	9	36	0.02
6	0	0	0	0	0	0
7	67	5	7	7	21	0.04
8	7	6	4	1	1	1
9	50	3	8	8	28	0.03
10	43	3	6	5	7.75	0.12
11	1	0	0	-	-	-
12	195	4	10	8	15.22	0.06
13	0	0	0	0	0	0
14	0	2	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	0

Tabla 2. Estimaciones de los parámetros de los efectos del número de adultos de *Euterpe edulis* en un radio de ocho metros sobre el número de semillas dispersadas, la diversidad alfa y la probabilidad de encontrar dos semillas hermanas (PMI). "*" indica los valores de las estimaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

Table 2. Parameter estimates of the effects of the number of adults of *Euterpe edulis* in a radius of eight meters on the number of dispersed seeds, the alpha diversity and the probability of finding two sister seeds (PMI). "*" Indicates the values of the statistically significant estimates ($p < 0.05$).

Modelo	Parámetros estimados	
	Intercepto (SD)	Densidad de adultos (SD)
Número de semillas dispersadas	1.42 (0.59)*	0.52 (0.12)*
Diversidad alfa	1.01 (0.50)*	0.30 (0.10)*
PMI	0.21 (0.20)	0.00 (0.03)

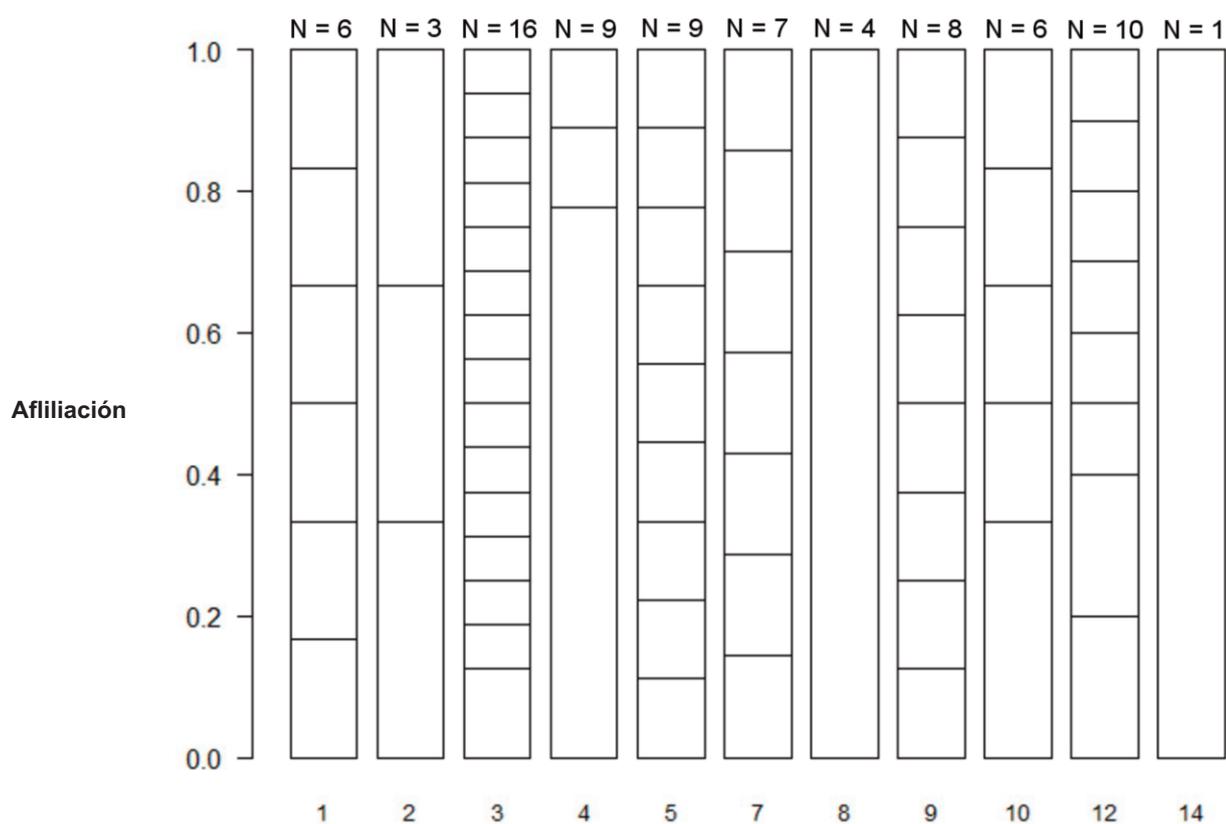


Figura 2. Representación relativa de las diferentes fuentes maternas de semillas de *Euterpe edulis* de cada estación de muestreo en la Mata São José, en el estado de São Paulo, Brasil. Cada barra blanca representa la frecuencia relativa de fuentes únicas de semillas para cada estación de muestreo porque no existe superposición entre las estaciones.

Figure 2. Relative representation of the different maternal seed sources of *Euterpe edulis* from each sampling site in Mata São José, São Paulo state, Brazil. Each white bar represents the relative frequency of unique seed sources for each sampling station because there is no overlap between the stations.

Distribución espacial; estructura genética espacial y diversidad genética de plántulas y adultos

En la parcela estudiada los individuos adultos mostraron un patrón agregado por debajo de los cuatro metros (Fig. 3A); mientras que las plántulas mostraron un patrón aleatorio (Fig. 3B). Sin embargo; el análisis bivariante muestra una fuerte agregación de plántulas alrededor de los individuos adultos (Fig. 3C). A los resultados anteriores acompaña los resultados del análisis de la

SGS. No encontramos ninguna SGS en plántulas o en adultos (Fig. 4). Sin embargo; la coancestría entre plántulas y adultos fue mayor de lo esperado al azar a distancias por debajo de los seis metros; demostrando una SGS a escala espacial fina.

En cuanto a la diversidad genética; los valores de heterozigosis esperada ($H_e=0.82$ y 0.83 ; adultos y plántulas respectivamente); riqueza alélica ($AR=10.43$ y 10.66) y coeficiente de endogamia ($f=0.10$ y 0.10), fueron similares entre las dos clases de edad.

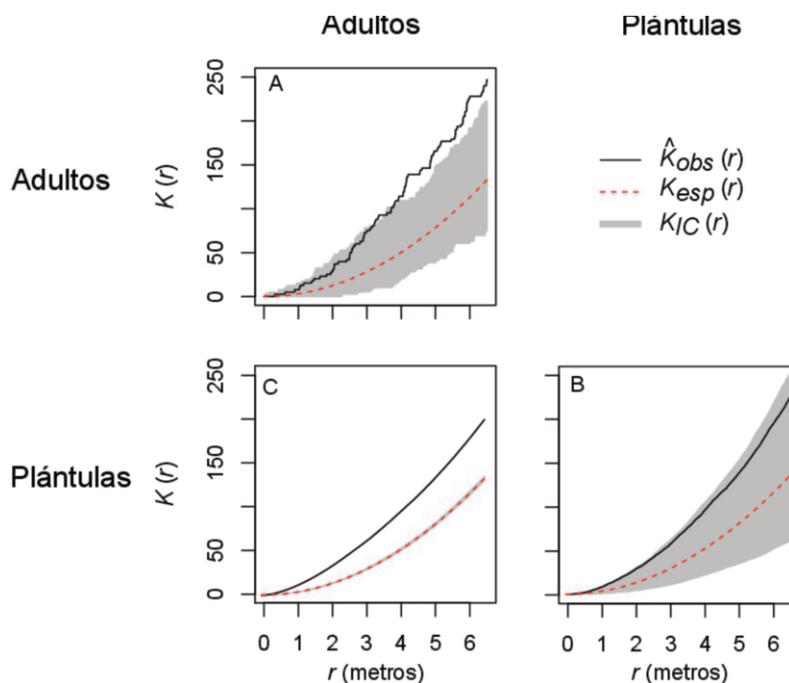


Figura 3. Función K de Ripley para la descripción del patrón espacial de adultos (A), plántulas (B), y la relación entre ambos estados ontogenéticos (C) de *Euterpe edulis* en la parcela estudiada. $K_{obs}(r)$ = patrón observado, $K_{esp}(r)$ = patrón medio esperado bajo un proceso de Poisson, $K_{IC}(r)$ = Intervalos de confianza de $K_{esp}(r)$ obtenido mediante 500 simulaciones de Monte Carlo.

Figure 3. Ripley's K function for the description of the spatial pattern of adults (A), seedlings (B), and the relationship between both ontogenetic states (C) of *Euterpe edulis* in the plot studied. $K_{obs}(r)$ = observed pattern, $K_{esp}(r)$ = average pattern expected under a Poisson process, $K_{IC}(r)$ = $K_{esp}(r)$ confidence intervals (r) obtained by 500 Monte Carlo simulations.

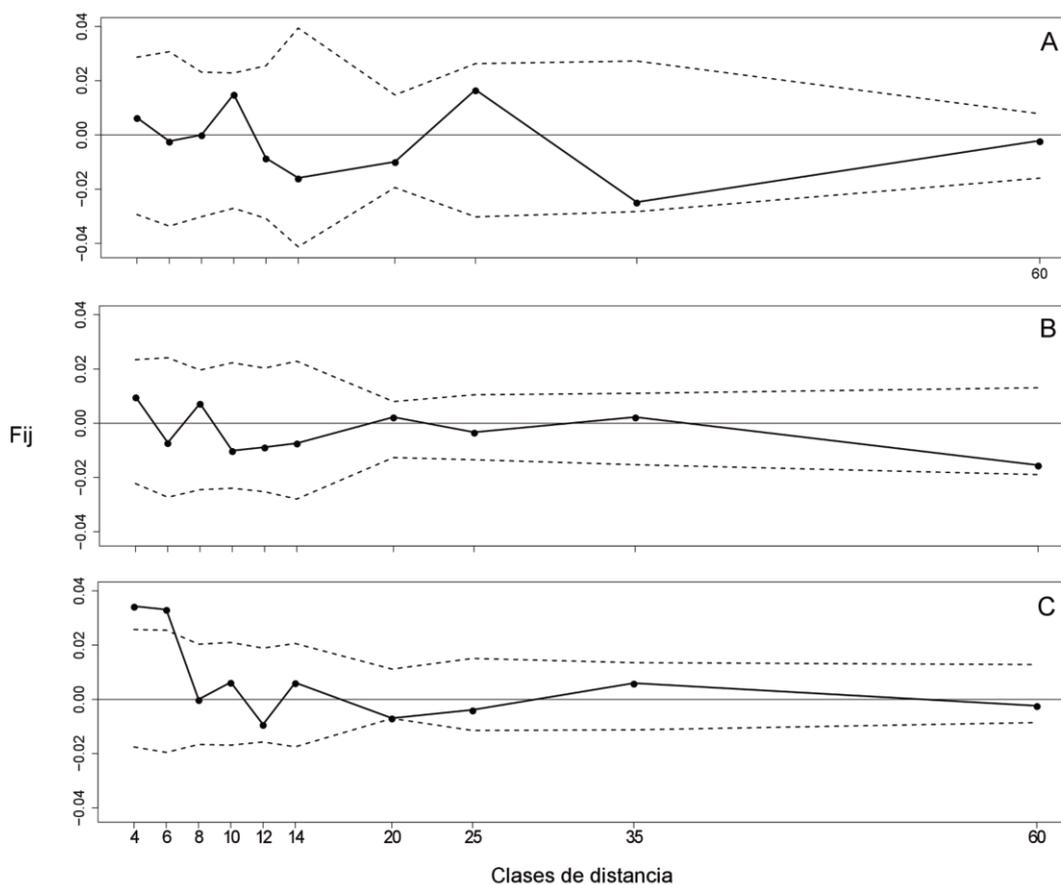


Figura 4. Autocorrelogramas de la media del coeficiente de coancestría entre parejas de individuos de adultos (A), plántulas (B), y la relación entre ambos estados ontogenéticos (C) de *Euterpe edulis* para diferentes intervalos de distancia. La línea continua muestra los coeficientes de coancestría y la discontinua el intervalo de confianza del 95% de los valores esperados para un patrón de distribución aleatoria de genotipos.

Figure 4. Autocorrelograms of the mean of the coefficient of coancestry between pairs of individuals of adults (A), seedlings (B), and the relationship between both ontogenetic states (C) of *Euterpe edulis* for different distance intervals. The continuous line shows the coefficient of coancestry and the dashed line the 95% confidence interval of the expected values for a pattern of random distribution of genotypes.

Discusión

Los zorzales (*Turdus* spp.) son los principales dispersores de semillas de *E. edulis* en el fragmento forestal de Mata Atlántica estudiado. Estas aves; visitan muchos individuos de *E. edulis* y consumen pocas semillas por visita; las cuales regurgitan una a una. Mediante este comportamiento dispersan semillas de diferentes madres y disminuyen la probabilidad de que semillas hermanas se depositen en un mismo lugar; lo que ayuda a mantener la diversidad genética entre reclutas y a mantener una baja estructura genética espacial. El hecho de no haber encontrado semillas con el mismo genotipo en todo nuestro muestreo; y el haber identificado una estructura genética espacial en los primeros seis metros entre adultos y plántulas; nos indica que la distancia de dispersión de semillas realizada por zorzales es principalmente a corta distancia. Con estos resultados corroboramos la importancia de estas aves en el mantenimiento tanto de la estructura genética espacial; como de la diversidad genética de *E. edulis* en poblaciones fragmentadas. Además; hay que destacar la importancia de mantener altas densidades de *E. edulis* en los fragmentos de Mata de Atlántica. A bajas densidades; la dispersión a corta distancia por los zorzales disminuiría el grado de superposición de la lluvia de semillas. Esto supondría una menor mezcla de genotipos maternos la cual a corto y medio plazo aumentaría la estructura genética espacial y reduciría la diversidad genética.

Eficacia de dispersión

En la Mata São José tan sólo cuatro especies dispersan semillas de *E. edulis*; un número muy reducido si se compara con otras estimas usando el mismo método en zonas bien conservadas (Isla de Cardoso; $n=8$; Côrtes 2006). De la fauna extinta en el fragmento estudiado hay que destacar los grandes dispersores como los tucanes (*Ramphastos* spp.); los arasarís (*Pteroglossus* spp.) o los campaneros (*Procnias* spp.). La ausencia de estas especies puede atribuirse a la caza o a la pérdida de hábitat (Kattan et al. 1994; Sodhi et al. 2004); junto al agravante de tratarse de un pequeño fragmento forestal embebido en una matriz de maizales y cultivo de caña; seguramente no apta para estas especies forestales. A diferencia de los zorzales; estas aves son capaces de ingerir una gran cantidad de frutos por visita y dispersar semillas a gran distancia (Nathan 2006; Holbrook 2011). Por tanto; su pérdida supone una limitación para el flujo genético interpoblacional; aumentando el aislamiento genético entre poblaciones (Carvalho et al. 2015).

Los zorzales fueron los únicos dispersores encontrados en el área de estudio. Cuatro especies de este género interaccionaron con palmitos en fruto. De estas; *T. leucomelas*; *T. amaurochalinus* y *T. rufiventris* presentaron el mismo comportamiento; retirando de media un fruto por visita; mientras que *T. albicollis* no se registró engullendo o transportando en el pico ningún fruto; sólo derribando el fruto. El número de frutos retirados por visita viene en parte determinado por las características morfológicas de las aves. Por ejemplo; el tamaño corporal y la apertura del pico tienden a estar correlacionadas con el número de semillas retiradas por visita (Jordano y Schupp 2000). Los zorzales aquí registrados poseen una anchura de pico de aproximadamente 11.6 mm y un peso medio de 64 gramos. Estas características limitan la tasa de retirada de frutos por visita y determinan una dispersión de semillas siguiendo un patrón disperso (Laps 1996; Pizo y Simão 2001).

Incluso en áreas bien conservadas estas especies de zorzal figuran entre los dispersores más importantes del palmito; principalmente debido a su frecuencia de visita (Zimmermann 1999; Reis y Kageyama 2000; de Castro 2003; Côrtes 2006). En áreas bien conservadas son más abundantes especies forestales de zorzal; como *T. albicollis* y *T. flavipes* (de Castro et al. 2012; Rother et al. 2016); mientras que en fragmentos forestales y zonas más antrópicas (parque urbanos; matas secundarias; reforestaciones; etc.); otras especies como *T. leucomelas*; *T. rufiventris* o *T. amaurochalinus* suelen ser más comunes (Aleixo y Viellard; 1995; Vogel et al. 2012). De acuerdo con esto; el dispersor más común encontrado en la Mata São José fue *T. leucomelas* seguido de *T. rufiventris* y

finalmente de *T. amaurochalinus* y *T. albicollis*. Al tener estas especies de *Turdus* la misma dieta; es de esperar que la variación encontrada en las tasas de visita se deba a la abundancia local de estos (Vázquez et al. 2005; Côrtes 2006). Así; Labecca (2012) describió a *T. leucomelas* como la especie de zorzal más abundante en la zona (*T. leucomelas* = 0.07; *T. amaurochalinus* = 0.03 y *T. rufiventris* = 0.04; abundancias relativas). La tasa de visita de estas especies sin duda determina gran parte del componente de cantidad de su eficacia de dispersión de semillas. Sin embargo; en cuanto a la calidad; existen otros factores que seguramente condicionen la eficacia de dispersión; como es el caso del comportamiento de forrajeo a cortas distancias (Jordano et al. 2007; González-Varo et al. 2017).

Contribución materna a la lluvia de semillas y limitación en la distancia de dispersión

En las plantas dispersadas por animales; las reiteradas visitas a los mismos árboles y la retirada de muchos frutos por visita provoca una contribución desigual de los árboles a la dispersión de semillas (Grivet et al. 2005; García et al. 2009). Este patrón se intensifica si los frugívoros usan un mismo sitio para anidar; reposar o realizar *display* sexual (Schupp et al. 2002). Sin embargo nuestros resultados muestran una deposición de semillas diferente. En la zona estudiada; hemos encontrado que en un mismo sitio existe un gran número de madres contribuyendo a la dispersión de semillas; lo que supone una baja varianza reproductiva entre las plantas maternas. Este patrón es el resultado del comportamiento de los zorzales; los cuales retiran semillas de una en una (Pizo y Simão 2001); de tal modo que superponen las manchas de lluvia de semillas de las diferentes madres existentes en la zona. Esta heterogeneidad genética local explicaría por otro lado la ausencia de estructura genética espacial que hemos encontrado tanto para plántulas como para adultos.

No obstante; nuestros resultados demuestran que la dispersión de semillas de *E. edulis* por zorzales está limitada por la distancia. En primer lugar; el hecho de no haber encontrado semillas hermanas entre estaciones de muestreo sugiere un movimiento a nivel local de estas aves (Grivet et al. 2005). En segundo lugar; encontramos una autocorrelación espacial significativa en el grado de parentesco entre plántulas y adultos a intervalos cortos de distancia. Finalmente; la distribución espacial de plántulas mostró estar fuertemente asociada a la distribución espacial de adultos; demostrando que la lluvia de semillas ocurre mayoritariamente bajo adultos. La dispersión a corta distancia puede atribuirse a la deposición de semillas bajo la planta madre por parte de los pequeños frugívoros (García et al. 2007; Jordano et al. 2007). Pero además; también puede atribuirse a la alta densidad local de plantas conespecíficas; ya que al existir una mayor atracción de frugívoros; aumenta la tasa de retirada de frutos. Además; al mismo tiempo; disminuye la distancia de dispersión al estar limitado el movimiento de frugívoros (Carlo y Morales 2008). En la Mata São José; *E. edulis* ocurre en una mancha dentro del fragmento a una densidad muy alta (~ 272 individuos/ha). Por tanto; la combinación del comportamiento de pequeños frugívoros (*Turdus* spp.); junto con la alta densidad de adultos de *E. edulis* puede ser la causante de la limitación de la distancia de dispersión en esta especie.

Diversidad genética de adultos y plántulas

Por último; no encontramos una reducción en la diversidad genética entre adultos y plántulas. Esto puede deberse a la baja probabilidad de que dos semillas de la misma madre se dispersen en el mismo lugar y al gran número de madres contribuyendo a la lluvia de semillas (número efectivo de madres en la población = 44). Estos resultados son coherentes y ayudan a explicar trabajos anteriores sobre los efectos de la fragmentación en la diversidad genética de *E. edulis* (Carvalho et al. 2015; Santos et al. 2015). En estos; se demuestra que la estructura genética aumenta en poblaciones pertenecientes a paisajes fragmentados (Carvalho et al. 2015); pero sin embargo; no se encuentra la disminución en la di-

versidad genética (Carvalho et al. 2015; Santos et al. 2015). Debido a la falta de información a escala fina; esto se atribuyó a efectos de *time-lag* entre la fragmentación y cambios genéticos. Con nuestros resultados; podemos sugerir que el mantenimiento de la diversidad genética en áreas fragmentadas puede deberse a la alta densidad de adultos de *E. edulis* junto con la dispersión a corta distancia de los zorzales en el área de estudio. La combinación de ambos factores tendería a aumentar el tamaño efectivo poblacional contemporáneo; lo que ayudaría a mantener la diversidad genética. Sin embargo; estos animales no son eficientes dispersando semillas fuera del borde del fragmento (González-Varo et al. 2017); lo que puede explicar la alta estructura genética entre poblaciones en paisajes fragmentados. De este modo; debería priorizarse la conservación de especies dispersoras de gran tamaño con el objetivo de garantizar el funcionamiento y estructura del ecosistema bajo el reciente escenario de degradación de hábitat y cambio global (Loiselle et al. 2007).

Conclusiones

La eficacia de dispersión de semillas depende; entre otros; de la diversidad de frugívoros; de su comportamiento (manipulación – regurgitador o defecador); su patrón de movimiento (p.e. distancia de vuelo); el lugar de deposición de semillas (microhábitat); y del modo de dispersión (agregado o disperso) (Bleher y Böhning-Gaese 2001). Nuestros resultados demuestran que las aves remanentes en la Mata São José son eficaces en mantener la diversidad genética a escala local debido al comportamiento de retirada y deposición de semillas. Esto corrobora la importancia de conservar todo el ensamblaje de dispersores para mantener la dinámica de flujo genético intra e inter-poblacionalmente (Loiselle y Blake 2002). Además; resaltamos la importancia de mantener altas densidades de *E. edulis* que eviten la formación de cualquier estructura genética espacial. La tala ilegal de esta especie para la extracción de su meristema supone una disminución de la densidad de adultos; activando la formación de una estructuración genética espacial; que eventualmente puede erosionar la diversidad genética; incluso con la actividad de los zorzales.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por CNPq 445353 / 2014-7 y FAPESP 2014 / 01986-0. CSC contó con una beca de estudios FAPESP (2014 / 01029-5 e 2016 / 22843-8) y MG ha sido apoyado continuamente por CNPq. Agradecemos al IBAMA por los permisos de recolección de muestras vegetales.

Referencias

- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerias-Diego, Y., Lobo, J. 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology* 17: 5177-5188.
- Aleixo, A., Viellard, J.M.E. 1995. Composição e dinâmica da avifauna da mata de Santa Genebra, Campinas, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 12: 493-511.
- Bacles, C.F.E., Jump, A.S. 2011. Taking a tree's perspective on forest fragmentation genetics. *Trends in Plant Science* 16: 13-18.
- Baddeley, A., Turner, R. 2005. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software* 12: 1-42.
- Besag, J., Diggle, P.J. 1977. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Applied Statistics* 26 327-333.
- Bleher, B., Böhning-Gaese, K. 2001. Consequences of frugivore diversity for seed dispersal, seedling establishment and the spatial pattern of seedlings and trees. *Oecologia* 129: 385-394.
- Carlo, T.A., Morales, J.M. 2008. Inequalities in fruit-removal and seed dispersal: consequences of bird behaviour, neighbourhood density and landscape aggregation. *Journal of Ecology* 96: 609-618.
- Carvalho, C.S., Ribeiro, M.C., Cortes, M.C., Galetti, M., Collevatti, R.G. 2015. Contemporary and historic factors influence differently genetic differentiation and diversity in a tropical palm. *Heredity* 115: 216-224.
- De Castro, E.R. 2003. *Variação espaço-temporal na fenologia e frugivoria do palmito juçara *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em três tipos de Floresta Atlântica*. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Campus Rio Claro, Brasil.
- De Castro, E.R., Côrtes, M.C., Navarro, L., Galetti, M., Morellato, L.P.C. 2012. Temporal variation in the abundance of two species of thrushes in relation to fruiting phenology in the Atlantic rainforest. *Emu* 112 (2): 137-148.
- Cordeiro, N.J., Ndangalasi, H.J., McEntee, J.P., Howe, H.F. 2009. Disperser limitation and recruitment of an endemic African tree in a fragmented landscape. *Ecology* 90: 1030-1041.
- Côrtes, M.C. 2006. *Variação espacial nas interações entre o palmito *Euterpe edulis* e as aves frugívoras: implicações para a dispersão de sementes*. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Campus Rio Claro, Brasil.
- Côrtes, M.C., Uriarte, M. 2013. Integrating frugivory and animal movement: A review of the evidence and implications for scaling seed dispersal. *Biological Reviews* 88: 255-272.
- Dixon, P. 2003. VEGAN, a package of R functions for community ecology. *Journal of Vegetation Science* 14: 927-930.
- Dyer, R.J. 2012. *The gstudio package*. Virginia Commonwealth University, Virginia, Estados Unidos.
- Fahrig, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology* 21: 1003-1015.
- Fortin, M.J., Dale, M.R.T. 2005. *Spatial Analysis: A guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Gaiotto, F.A., Brondani, R.P. V, Grattapaglia, D. 2001. Microsatellite markers for heart of palm –*Euterpe edulis* and *E. oleracea* Mart. (Arecaceae). *Molecular Ecology Notes* 1: 86-88.
- Gaiotto, F.A., Grattapaglia, D., Vencovsky, R. 2003. Genetic structure, mating system, and long-distance gene flow in heart of palm (*Euterpe edulis* Mart.). *Journal of Heredity* 94: 399-406.
- Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M.C., Fadini, R., Von Matter, S., Leite, A.B., Labacca, F. et al. 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* 340: 1086-1090.
- Galpern, P., Manseau, M., Hettinga, P., Smith, K., Wilson, P. 2012. Allelmatch: an R package for identifying unique multilocus genotypes where genotyping error and missing data may be present. *Molecular Ecology Resources* 12: 771-778.
- García, C., Grivet, D. 2011. Molecular insights into seed dispersal mutualisms driving plant population recruitment. *Acta Oecologica* 37: 632-640.
- García, C., Jordano, P., Arroyo, J.M., Godoy, J.A. 2009. Maternal genetic correlations in the seed rain: effects of frugivore activity in heterogeneous landscapes. *Journal of Ecology* 97: 1424-1435.
- García, C., Jordano, P., Godoy, J.A. 2007. Contemporary pollen and seed dispersal in a *Prunus mahaleb* population: patterns in distance and direction. *Molecular Ecology* 16: 1947-1955.
- Godoy, J.A., Jordano, P. 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology* 10: 2275-2283.
- González-Varo, J.P. 2010. Fragmentation, habitat composition and the dispersal/predation balance in interactions between the Mediterranean myrtle and avian frugivores. *Ecography* 33: 185-197.
- González-Varo, J.P., Carvalho, C.S., Arroyo, J.M., Jordano, P. 2017. Unravelling seed dispersal through fragmented landscapes: Frugivore species operate unevenly as mobile links. *Molecular Ecology* 26: 4309-4321.
- Grivet, D., Smouse, P., Sork, V.L. 2005. A novel approach to an old problem: tracking dispersed seeds. *Molecular Ecology* 14: 3585-3595.
- Gussoni, C.O.A. 2007. Avifauna de cinco localidades no município de Rio Claro, estado de São Paulo, Brasil. *Atualidades Ornitológicas* 136: 30-36.
- Hamrick, J.L., Trapnell, D.W. 2011. Using population genetic analyses to understand seed dispersal patterns. *Acta Oecologica* 37: 641-649.
- Hardy, O.J., Vekemans, X. 2002. Spagedi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes* 2: 618-620.
- Herrera, J.M., García, D. 2009. Role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: being alone is not always so sad. *Biological Conservation* 143: 149-158.
- Holbrook, K.M. 2011. Home range and movement patterns of toucans: implications for seed dispersal. *Biotropica* 43: 357-364.

- Jones, F.A., Hubbel, S.P. 2006. Demographic spatial genetic structure of the Neotropical tree, *Jacaranda copaia*. *Molecular Ecology* 15: 3205-3217.
- Jordano, P., Godoy, J.A. 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. En: Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M. (eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*, pp. 305-322. CABI, Wallingford, Reino Unido.
- Jordano, P., Schupp, E.W. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591-615.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J.A., García-Castaño, J.L. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 3278-3282.
- Karubian, J., Sork, V.L., Roorda, T., Durães, R., Smith, T.B. 2010. Destination-based seed dispersal homogenizes genetic structure of a tropical palm. *Molecular Ecology* 19: 1745-1753.
- Kattan, G.H., Alvarez-López, H., Giraldo, M. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio 80 years later. *Conservation Biology* 8: 138-146.
- Labecca, F.M. 2012. *Redes de interação entre dispersores de sementes de Euterpe edulis (Arecaceae) em um gradiente de defaunação*. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Campus Rio Claro, Brasil.
- Laps, R.R. 1996. *Frugivoria e dispersão de sementes de palmeira (Euterpe edulis, Martius Arecaceae) na Mata Atlântica, sul do Estado de São Paulo*. Tesis de Doctorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.
- Laurance, S.G.W., Stouffer, P.C., Laurance, W.F. 2004. Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in Central Amazonia. *Conservation Biology* 18: 1099-1109.
- Loiselle, B.A., Blake, J.G. 2002. Potential consequences of extinction of frugivorous birds for shrubs of a tropical wet forest. En: Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M. (eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*, pp. 397-405. CABI, Wallingford, Reino Unido.
- Loiselle, B.A., Sork, V.L., Nason, J.D., Graham, C. 1995. Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 82:1420-1425.
- Loiselle, B.A., Blendinger, P.G., Blake, J.G., Ryder, T.B. 2007. Ecological redundancy in seed dispersal systems: a comparison between manakins (Aves: Pipridae) in two tropical forests. En: Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green, R.J., Westcott, D. A. (eds.), *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*, pp. 178-195. CABI, Wallingford, Reino Unido.
- Mantovani, A., Morellato, L.P.C. 2000. Fenologia da floração, frutificação, mudança foliar e aspectos da biologia floral. En: Reis, M.S., Reis, A. (eds.), *Euterpe edulis Martius - Palmeira: biologia, conservação e manejo*, pp. 23-38. Herbario Barbosa Rodrigues, Itajaí, Brasil.
- Markl, J.S., Schleuning, M., Forget, P.M., Jordano, P., Lambert, J.E., Traveset, A., Wright, S.J., Böhning-Gaese, K. 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation Biology* 26: 1072-1081.
- McConkey, K.R., Prasad, S., Corlett, R.T., Campos-Arceiz, A., Brodie, J.F., Rogers, H., Santamaria, L. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146: 1-13.
- El Mousadik, A., Petit, R.J. 1996. High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. *Theoretical and Applied Genetics* 92: 832-839.
- Nathan, R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* 313: 786-788.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Nogueira, E.M., Fearnside, P.M., Nelson, B.W., França, M.B. 2007. Wood density in forests of Brazil's 'arc of deforestation': Implications for biomass and flux of carbon from land-use change in Amazonia. *Forest Ecology and Management* 248: 119-135.
- Pizo, M.A., Galetti, M. 2010. Métodos e perspectivas da frugivoria e dispersão de sementes por aves. En: Von Matter, S., Straube, F. C., Piacentini, V., Cândido, Jr. (eds.), *Ornitologia e conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento*, pp. 493-506. Technical Books, Rio de Janeiro, Brasil.
- Pizo, M.A., Simão, I. 2001. Seed deposition patterns and the survival of seeds and seedlings of the palm *Euterpe edulis*. *Acta Oecologica* 22: 229-233.
- Reis, A., Kageyama, P.Y. 2000. Seed dispersal of palmeira (*Euterpe edulis* Martius-Palmae). *Sellowia* 60-92.
- Ripley, B.D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B* 172-212.
- Rother, D.C., Pizo, M.A., Jordano, P. 2016. Variation in seed dispersal effectiveness: the redundancy of consequences in diversified tropical frugivore assemblages. *Oikos* 125: 336-342.
- Rozas, V., Camarero, J.J. 2005. Técnicas de análisis espacial de patrones de puntos aplicadas en ecología forestal. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 14: 79-97.
- Santos, A.S., Cazetta, E., Morante Filho, J.C., Baumgarten, J., Faria, D., Gaiotto, F.A. 2015. Lessons from a palm: genetic diversity and structure in anthropogenic landscapes from Atlantic Forest, Brazil. *Conservation Genetics* 16: 1295-1302.
- Schleuning, M., Farwig, N., Peters, M.K., Bergsdorf, T., Bleher, B., Brandl, R., Dalitz, H. et al. 2011. Forest fragmentation and selective logging have inconsistent effects on multiple animal-mediated ecosystem processes in a tropical forest. *PLoS ONE* 6: e27785.
- Schupp, E.W., Milleron, T., Russo, S.E. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. En: Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M. (eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*, pp. 19-34. CABI, Wallingford, Reino Unido.
- Scofield, D.G., Smouse, P.E., Karubian, J., Sork, V.L. 2012. Use of alpha, beta, and gamma diversity measures to characterize seed dispersal by animals. *The American Naturalist* 180: 719-732.
- Sebbenn, A.M., Carvalho, A.C.M., Freitas, M.L.M., Moraes, S.M.B., Gaino, A.P.S.C., da Silva, J.M., Jolivet, C., Moraes, M.L.T. 2011. Low levels of realized seed and pollen gene flow and strong spatial genetic structure in a small, isolated and fragmented population of the tropical tree *Copaifera langsdorffii* Desf. *Heredity* 106: 134-145.
- Segelbacher, G., Cushman, S.A., Epperson, B.K., Fortin, M., Francois, O., Hardy, O.J., Holderegger, R. et al. 2010. Applications of landscape genetics in conservation biology: concepts and challenges. *Conservation Genetics* 11: 375-385.
- Sodhi, N.S., Liow, L.H., Bazzaz, F.A. 2004. Avian extinctions from tropical and subtropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 323-345.
- Team, R.C. 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Teixeira, A. de P., Assis, M.A. 2005. Caracterização florística e fitossociológica do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta paludosa no Município de Rio Claro (SP), Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 467-476.
- Vázquez, D.P., Morris, W.F., Jordano, P. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters* 8: 1088-1094.
- Venables, W.N., Ripley, B.D. 2002. *Modern applied statistics with S*. Fourth edition. Springer, New York.
- Vergara, P., Smith, C., Delpiano, C., Orellana, I., Gho, D., Vazquez, I. 2010. Frugivory on *Persea lingue* in temperate Chilean forests: interactions between fruit availability and habitat fragmentation across multiple spatial scales. *Oecologia* 164: 981-991.
- Vogel, H.F., Zawadzki, C.H., Metri, R. 2012. Occurrence of thrushes in an urban fragment of Araucaria forest in southern Brazil. *Biota Neotropica* 12: 242-247.
- Wang, B.C., Smith, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-386.
- Weir, B.S., Cockerham, C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358-1370.
- Wiegand, T., Moloney, K.A. 2004. Rings, circles, and null models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209-229.
- Willis, E.O., Oniki, Y. 2002. Birds of a central São Paulo woodlot: 1. Censuses 1982-2000. *Brazilian Journal of Biology* 62: 197-210.
- Young, A., Boyle, T., Brown, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413-418.
- Zimmermann, C.E. 1999. A possível dispersão das sementes de *Euterpe edulis* (Arecaceae) por aves em ambientes degradados. *Revista de Estudos Ambientais* 1: 12-17.