

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

Instituto de Biologia

NATÁLIA GUARIGLIA BRAGIOLA

HETEROGENEIDADE AMBIENTAL E A DIVERSIDADE FUNCIONAL DAS COMUNIDADES VEGETAIS NA MATA ATLÂNTICA DO VALE DO RIO PARAÍBA DO SUL EM SÃO PAULO

NATÁLIA GUARIGLIA BRAGIOLA

HETEROGENEIDADE AMBIENTAL E A DIVERSIDADE FUNCIONAL DAS COMUNIDADES VEGETAIS NA MATA ATLÂNTICA DO VALE DO RIO PARAÍBA DO SUL EM SÃO PAULO

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de Doutora em Biologia Vegetal.

Orientador: Dr. Marcos Pereira Marinho Aidar

ESTE ARQUIVO DIGITAL CORRESPONDE À VERSÃO FINAL DA [TESE / DISSERTAÇÃO] DEFENDIDA PELA ALUNA NATÁLIA GUARIGLIA BRAGIOLA E ORIENTADA PELO PROF. DR. MARCOS PEREIRA MARINHO AIDAR.

Ficha catalográfica Universidade Estadual de Campinas Biblioteca do Instituto de Biologia Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

Bragiola, Natália Guariglia, 1991-

B73h

Heterogeneidade ambiental e a diversidade funcional das comunidades vegetais na Mata Atlântica do Vale do rio Paraíba do Sul em São Paulo / Natália Guariglia Bragiola. - Campinas, SP : [s.n.], 2024.

Orientador: Marcos Pereira Marinho Aidar.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

 Propriedades funcionais.
 Florestas tropicais - Mata Atlântica.
 Mata Atlântica. Fatores abióticos. I. Aidar, Marcos Pereira Marinho, 1959-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações Complementares

Titulo em outro idioma: Environmental heterogeneity and functional diversity of plant communities in the Atlantic Forest of the Vale do rio Paraíba do Sul in São Paulo

Palavras-chave em inglês:

Functional Properties Rain forests - Mata Atlântica Abiotic factors

Área de concentração: Biologia Vegetal Titulação: Doutora em Biologia Vegetal

Banca examinadora:

Sara Adrián López de Andrade Marcos Pereira Marinho Aidar Tomas Ferreira Domingues Sérgio Tadeu Meirelles Ana Silvia Franco Pinheiro Moreira

Data de defesa: 02-05-2024

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal

Identificação e informações acadêmicas do(a) atuno(a)

- ORCID do autor: https://orcid.org/0000-0002-2011-5820

- Curriculo Lattes do autor: http://lattes.orpq.br/1218472749297298

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof. Dra. Sara Adrián López de Andrade

Prof. Dr. Marcos Pereira Marinho Aidar

Profa. Dra. Ana Silvia Franco Pinheiro Moreira

Prof. Dr. Tomas Ferreira Domingues

Prof Dr. Sérgio Tadeu Meirelles

Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de Defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno.

A Ata da defesa com as respectivas assinaturas dos membros encontrase no SIGA/Sistema de Fluxo de Dissertação/Tese e na Secretaria do Programa (inserir o nome do programa de pós) da Unidade (inserir o nome da faculdade/instituto).

DEDICATÓRIA

Dedico essa tese à minha família.

Aos meus pais, Hamilton e Elisabete,
ao meu irmão, Guilherme e a minha vó,
Lourdes.

Á todas as mulheres, parceiras na jornada de estudos e também a aquelas, que como minha avó, não puderam concluir seus estudos.

AGRADECIMENTOS

Enfim chegamos à fase final, nessa parte é aonde vem a minha gratidão a tudo e todos que estão dia a dia me incentivando. O doutorado é de longe o maior desafio que enfrentei. Já era de grande peso, porém de grande orgulho, ser aluna da BV-UNICAMP, afinal quantos quiseram e não puderam estar aqui. Esse objetivo estava lá, nos meus melhores sonhos, e eu pude vivê-lo, mesmo que de forma árdua, após períodos de grandes dificuldades, após uma pandemia mundial, estou aqui pra terminar essa etapa.

O meu mais sincero e maior agradecimento a aquele que aceitou seguir nessa jornada comigo, ao meu orientador Marcos P. Aidar, que mesmo distante, não me deixou desanimar. Obrigada Marcos, por todo conhecimento passado, todos perrengues vividos e todo crescimento que me proporcionou. Serei sempre muito grata a você!

Aos meus pais, Hamilton e Elisabete, que nunca duvidaram um dia sequer da minha capacidade e sempre me apoiaram em todas as escolhas de vida, além de também fomentarem toda minha vida acadêmica, todos os materiais, moradia e tudo que estava ao alcance deles. Pelo suporte mental e força para não desistir.

A minha avó Lourdes, mulher que participou ativamente na minha criação, formando meu caráter durante os anos iniciais da minha vida, tenho certeza que esta a vibrar por mim, aonde quer que esteja!

Ao meu irmão Guilherme, pelas trocas, reclamações e estresses compartilhados.

Ao meu namorado Mário, por aguentar todos os momentos de pressão e mau humor durante esses anos.

Aos meus sogros, Vera e Mário, que me ajudaram dando suporte no período de viagens e disciplinas, além do incentivo diário.

A minha eterna amiga de laboratório, Cleidinha, que não pôde estar comigo pra ver essa etapa cumprida, mas que foi essencial em todo processo, me abrigando em São Paulo sem nem mesmo me conhecer pessoalmente, me ajudando em trocas conceituais, me dando força e apoio.

Ao Jamir Prado Júnior e ao Jaques Everton Zanon por me ajudarem nas análises dos dados e modelos, me ensinando muito sobre linguagem R, sem eles eu não conseguiria dar continuidade ao trabalho.

Aos membros titulares e suplentes da minha Qualificação, Pré-banca e Banca de Defesa por aceitarem avaliar meu trabalho, pelas críticas construtivas e pela colaboração para melhoria desse trabalho.

Ao Lucas Cardinelli, por sempre se demonstrar disposto a discutir e também me ajudar.

A prof. Dra. Sara Adrian Lopez De Andrade, em especial, por me tranquilizar e ajudar para que eu finalizasse esse trabalho, além das valiosas correções para esse trabalho.

Ao Giovani Andrella, colega de curso e também parceiro de análises, que continua me ajudando para dar continuidade aos resultados desse trabalho.

A todos que contribuíram não só com a minha formação em alguma etapa acadêmica, mas aqueles também que me suportaram em momentos difíceis, que vibraram com as minhas conquistas e que fizeram parte do meu crescimento pessoal. Meu muito obrigado a aqueles que não tiveram seus nomes citados, porém não são menos importantes, cada pouquinho de amparo, de troca foi muito importante para mim.

Agradeço à FAPESP/ NERC pelo fomento ao Projeto Temático ECOFOR, permitindo que este fosse executado e que parte de seus dados virassem o tema dessa tese. E também, a CAPES pela bolsa de Doutorado (Processo: 88882.329247/2019-01) durante a duração da pós-graduação, sem ela seria muito difícil concluir esse doutorado.

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

"Ciência não é uma escolha. É uma necessidade. Quem não enxerga isso está fadado a um obscurantismo que condena o futuro do país."

Marcelo Gleiser

RESUMO

As florestas tropicais são importantes na preservação dos recursos naturais, mas têm sido amplamente fragmentadas. A fragmentação altera a composição de espécies e reduz os serviços ecossistêmicos. Estudos funcionais vêm contribuindo para o entendimento do funcionamento do ecossistema. Essas pesquisas refletem o uso de recursos feito pelas plantas. Métricas da diversidade funcional estão permitindo levar para a escala global os padrões e complexidade dos ecossistemas. Este estudo tem como objetivo avaliar estratégias funcionais, considerando influências da fragmentação e efeito de borda, associando com características funcionais e filtros ambientais. O estudo foi feito na região do Vale do Paraíba do Sul, em São Paulo, com 14 fragmentos divididos em interior e borda. No capítulo 1, foi feita uma análise de características funcionais por espécies, para entender como as espécies avaliadas se comportavam funcionalmente, considerando um gradiente de espécies mais aquisitivas ou mais conservativas. Avaliamos os fragmentos quanto a sua posição geográfica e seu clima, sendo os fragmentos mais próximos da Serra do Mar fragmentos com clima mais ameno, maior precipitação e relacionados com maior altitude. Agrupamos os fragmentos de acordo com a média ponderada da densidade da madeira, relação C:N e área foliar específica, as comunidades vegetais da maioria dos fragmentos com clima mais ameno se correlacionaram com relação C:N e densidade da madeira, sendo mais conservativas. Dois fragmentos com clima mais quente se correlacionaram com densidade da madeira, esses são florestas mais antigas, portanto era esperado que houvesse árvores maiores. No capítulo 2, foram avaliadas características biológicas e físicas dos fragmentos, comparando interior e borda. Analisamos a riqueza de espécies, número de indivíduos, DAP95, altura mediana, H95. As comparações indicaram maior riqueza de espécies, DAP₉₅, H₉₅ e número de indivíduos no interior, sugerindo que essa área está mais conservada, com árvores mais robustas. Correlações entre borda e interior foram estabelecidas com métricas biológicas do fragmento, destacando a influência positiva do tamanho do fragmento em área e da matriz de entorno com vegetação nativa com o interior dos fragmentos. A borda está correlacionada com matrizes de entorno contendo menor vegetação nativa e com circularidade, indicando uma condição mais fragmentada, com árvores menores e menor riqueza de espécies. No terceiro capítulo, avaliamos as métricas de diversidade funcional, separando em borda e interior e correlacionando-as com a área e vegetação nativa no entorno. No primeiro modelo, somente a métrica de riqueza foi significativa, mostrando que maiores fragmentos são capazes de abrigar mais espécie e maior riqueza funcional. No modelo com vegetação nativa de entorno, todas as métricas de interior apresentam correlação positiva com a vegetação nativa. Na borda, a riqueza funcional, equitabilidade funcional e dispersão funcional são menores em fragmentos com mais vegetação nativa no entorno. Apenas a divergência funcional que aumenta na borda, mostrando que a vegetação nativa apresenta uma correlação negativa com a borda. Portanto, de maneira geral, podemos concluir que os fragmentos possuem heterogeneidade de características funcionais e também de correlações com os filtros ambientais, sendo fragmentos que devem ser conservados contribuindo para a conservação do bioma Mata Atlântica.

ABSTRACT

Tropical forests are important in preserving natural resources, but they have been largely fragmented. Fragmentation alters species composition and reduces ecosystem services. Functional studies have contributed to the understanding of the functioning of the ecosystem. These researches reflect the use of resources made by plants. Functional diversity metrics are making it possible to take the patterns and complexity of ecosystems to a global scale. This study aims to evaluate functional strategies, considering the influences of fragmentation and edge effects, associating them with functional characteristics and environmental filters. The study was carried out in the Vale do Paraíba do Sul region, in São Paulo, with 14 fragments divided into interior and border. In chapter 1, an analysis of functional characteristics by species was carried out, to understand how the evaluated species behaved functionally, considering a gradient of more acquisitive or more conservative species. We evaluated the fragments in terms of their geographic position and climate, with the fragments closest to Serra do Mar being fragments with a milder climate, greater precipitation and related to higher altitude. We grouped the fragments according to the weighted average of wood density, C:N ratio and specific leaf area. The plant communities of most fragments with a milder climate were correlated with the C:N ratio and wood density, being more conservative. Two fragments with a warmer climate correlated with wood density, these are older forests, so it was expected that there would be larger trees. In chapter 2, biological and physical characteristics of the fragments were evaluated, comparing interior and edge. We analyzed species richness, number of individuals, DBH95, median height, H95. Comparisons indicated greater species richness, DAP95, H95 and number of individuals in the interior, suggesting that this area is better conserved, with more robust trees. Correlations between edge and interior were established with biological metrics of the fragment, highlighting the positive influence of fragment size in area and the surrounding matrix with native vegetation on the interior of the fragments. The edge is correlated with surrounding matrices containing less native vegetation and with circularity, indicating a more fragmented condition, with smaller trees and lower species richness. In the third chapter, we evaluate functional diversity metrics, separating them into edge and interior and correlating them with the surrounding area and native vegetation. In the first model, only the richness metric was significant, showing that larger fragments are capable of housing more species and greater functional richness. In the model with surrounding native vegetation, all interior metrics show a positive correlation with native vegetation. At the edge, functional richness, functional evenness and functional dispersion are lower in fragments with more native vegetation in the surroundings. Only functional divergence increases at the edge, showing that native vegetation has a negative correlation with the edge. Therefore, in general, we can conclude that the fragments have heterogeneity of functional characteristics and also correlations with environmental filters, being fragments that must be conserved, contributing to the conservation of the Atlantic Forest biome.

ÍNDICE DE FIGURAS E TABELAS

CAPÍTULO 1

Figura 1: Mapa	do estad	lo de São Pa	ulo, com r	ecorte	aproximando a	localidade	das áreas do	S
fragmentos	de	estudo	com	a	classificação	do	uso d	lo
solo							32	
Figura 2: Resu	ıltado da	análise de	compone	entes p	rincipais de e	spécies arb	óreas dos 1	4
fragmentos de N	⁄Iata Atlâ	ntica. AFE	= área foli	ar espe	ecífica (cm ² .g ⁻¹)), $AF = \text{área}$	ı foliar (cm²	²),
CMSF = conteú	ido de m	natéria seca	foliar (g.g	⁻¹), EF	s = espessura f	foliar (mm)	Asat = tax	ĸa
fotossintética m								
saturada de CO2								
por unidade de								
carbono foliar (g					_	_		
1), Zn = teor d								
fósforo foliar (ra
$(g.cm^3), C:N = 1$	razão CN	I		•••••			38	
E' 2 D	1, 1		1		1	1: 1: /.	.· 1 1	1 4
Figura 3: Res			•					
fragmentos de M médio, Bio04 =			_					
Bio06 = temper	-			-	•		-	
precipitação ant						•		
		= pre	-		lo trimest	-		
Altitude		•	•					ĺ
Figura 4: Resu	ltado da	análise de c	omponente	es prin	cipais da médi	a ponderada	a (CWM) do	os
traços funcionai	s dos 14	fragmentos	s de Mata	Atlânt	ica. CWM.C:N	N = média j	ponderada d	la
relação C:N foli	ar das es	spécies. CW	M.DM = 1	média _J	oonderada da d	lensidade da	a madeira da	as
espécies. CWN	A.AFE	= média j	ponderada	da	área foliar e	specífica (cm ² .g ⁻¹) da	as
espécies							41	

Tabela s	suplementa	r 1: V	/alores	de n	nédia	ponderada	extra	ídos pa	ara cada
fragmento.									56
	plementar								
	plementar (-		_	
CAPÍTUL	.O 2								
Figura 1:	Fragmentos	com marc	cações da	as parce	las de in	nterior e b	orda. a =	= Fragme	ento 1, b =
Fragmento	4, c = Frag	gmento 6,	d = Fra	igmento	3, $e =$	Fragment	o 9, f =	Fragmer	nto 2, g =
Fragmento	5, h = Frag	gmento 12	i, $i = Frank$	agmento	10, j =	Fragment	to 8, k =	= Fragme	ento 7, 1 =
Fragmento	13,	m =	Fra	igmento	14	, n	=	Fragmer	nto 11
		• • • • • • • • • • • • • • • • • • • •				• • • • • • • • • • • • • • • • • • • •			56
em dois gr das plantas função	Gráficos da upos, onde s em função da	B é a boro da localio borda	da e I é d dade; c) e	o interio Ordenai in	r; b) Or mento d terior;	rdenament as caracte d)	o das ca rísticas o Se	racterísti dos fragr paração	cas físicas nentos em dos
de borda o significativ e interior o altura med	Comparação e interior. I vas (p<0,05) do mesmo fiana das árvolos caules	Letras min. As linhas Tragmento Prores; H95	núsculas s represe florestal : 95 pero	diferen entam co l. N: nú centil da	tes acir omparaç mero de as altura	ma dos gr ões de var e indivíduo s dos indiv	ráficos i iáveis en os; AB: víduos; l	indicam ntre habit área bas DAPmed	diferenças ats (borda al; Hmed : diâmetro
	e Srar:	_					_		
árvores)									.70

Tabela suplementar 1: Valores de média de número de indivíduos (NI), média diâmetro da
altura de peito (DAP), mediana diâmetro da altura de peito (DAP), percentil 95% do diâmetro
da altura de peito (DAP95), média da altura (H), mediana da altura (H), percentil 95% da
altura (H ₉₅), riqueza de espécies (RIQ) e riqueza rarefeita de espécies
(RAR_54) 82
CAPITULO 3
Figura 1: Modelos lineares mistos entre log10 (Área_ha) e as métricas diversidade funcional
FRic (riqueza funcional), FEve (equitabilidade funcional), FDiv (divergência funcional) e
FDis (dispersão funcional), considerando borda e interior dos fragmentos, onde a borda é
representada pela cor vermelha e o interior, pela
azul91
métricas diversidade funcional FRic (riqueza funcional), FEve (equitabilidade funcional), FDiv (divergência funcional) e FDis (dispersão funcional), considerando borda e interior dos fragmentos, onde a borda é representada pela cor vermelha e o interior, pela azul
WATERIAL SUI LEWENTAR
Tabela suplementar 1: Valores das métricas de diversidade funcional para cada fragmento.
FRic (riqueza funcional), FEve (equitabilidade funcional), FDiv (divergência funcional) e
FDis (dispersão
funcional)
0
Tabela suplementar 2: Características físicas dos fragmentos. Localização expressa em latitude e longitude. Perímetro em metros, área em hectare e Shape que corresponde a circularidade. Características da matriz de entorno em porcentagem de vegetação nativa e não nativa

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	17
Vale do rio Paraíba do Sul	21
Projeto Temático ECOFOR	21
Objetivos	22
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS24	1
Capítulo 1 – Características funcionais e uso de recursos por espécies arbóreas en	1
fragmentos da Mata Atlântica	7
Resumo	27
Abstract	28
INTRODUÇÃO	29
MATERIAL E MÉTODOS	31
Localização e caracterização da área de estudo	31
2. Delineamento amostral	33
3. Levantamento florístico	33
4. Características funcionais	33
5. Análises estatísticas	37
RESULTADOS	38
DISCUSSÃO	42
Heterogeineidade das caracteríticas funcionais nos fragmentos	42
Disposição dos fragmentos em relação às variáveis bioclimáticas	
Separação e disposição dos fragmentos em relação às características funcionais	
CONCLUSÃO	50
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	51
MATERIAL SUPLEMENTAR	56
Capítulo 2 – Influência da paisagem e do efeito de borda na estrutura e riqueza de espécies	
arbóreas em fragmentos da Mata Atlântica	61
Resumo	61
Abstract	62

INTRO	DUÇÃO	63
Ob	ojetivos	64
MATE	RIAL E MÉTODOS	65
1.	Localização e caracterização da área de estudo	65
2.	Delineamento amostral	65
3.	Levantamento florístico	66
4.	Estrutura da floresta e riqueza de espécies	67
5.	Tamanho e forma do fragmento florestal	67
6.	Análises estatísticas	68
RESUL	TADOS	69
DISCU	JSSÃO	72
CONC	LUSÃO	77
REFER	RÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	78
MATE	RIAL SUPLEMENTAR	82
Capítul	lo 3 – Diversidade funcional em fragmentos de Mata Atlântica: comparação entre	
borda e	e interior em função de filtros ambientais	84
Resumo	0	84
Abstrac	ct	85
Ob	ojetivos	87
MATE	RIAL E MÉTODOS	88
1.	Localização e caracterização da área de estudo	88
2.	Delineamento amostral	
3.	Levantamento florístico	88
4.	Características funcionais	88
5.	Média ponderada dos traços funcionais (CWM)	89
6.	Área do fragmento (Ha)	89
7.	Determinação da taxa de vegetação nativa no entorno	89
8.	Métricas de diversidade funcional	89
9.	Análises estatísticas	90
RESUL	LTADOS	90
DISCU	JSSÃO	92

Diversidade funcional entre borda e interior em função da área (ha)	92
Diversidade funcional entre borda e interior em função da matriz de entorno	93
CONCLUSÃO	96
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	98
MATERIAL SUPLEMENTAR	100
CONCLUSÕES GERAIS	102
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAIS	1023
ANEXOS	10215

INTRODUÇÃO GERAL

As florestas constituem unidades de grande importância para resguardar e conservar os recursos naturais, pois essas participam de forma ativa no gerenciamento de várias funções ecológicas do planeta, tais como estoque de carbono e produção de biomassa primária (FAO, 2023). Entre essas, estão as Florestas Tropicais que são responsáveis por abrigar a metade do estoque de carbono do planeta Terra e uma imensa biodiversidade vegetal e animal, em escala global (MALHI et al., 2014).

Contudo, as Florestas Tropicais têm sido fragmentadas e alteradas, principalmente, devido à ação humana que converte essas florestas em áreas para uso e atividades agrícolas e industriais, ocasionando o isolamento e a perda de habitat, o que leva a diminuição da biodiversidade, sendo uma das maiores ameaças aos ecossistemas e espécies que nelas habitam (JOLY et al., 2014). O Instituto Mundial de Recursos (WRI) salienta que as Florestas Tropicais Secundárias ocupam mais de 50% da área original das Florestas Tropicais, mas apesar de estarem sob grande impacto antrópico ainda se apresentam como "reservatórios" de biodiversidade de considerável importância (ROZENDAAL et al., 2019).

O desfecho mais comum proveniente das perturbações antrópicas, segundo os estudos mais recentes, é a constituição de "novos ecossistemas" que vão se sobrepondo aos originais, porém a sua composição de espécies e/ou funcionamento se alteram, resultando na diminuição da capacidade de prover serviços ecossistêmicos (BRANCALION et al., 2019). O conceito de funcionamento do ecossistema adotado neste contexto refere-se à execução de atividades, processos ou propriedades fundamentais nas florestas, tal como decomposição de matéria orgânica, ciclagem de nutrientes no solo e armazenamento de água e, consequentemente serviços que são importantes para a manutenção da vida no planeta (DUFFY, 2009; AERTS; HONNAY, 2011).

A regeneração da floresta após processos de fragmentação resulta em uma redução na diversidade das espécies. A fragmentação acaba alterando a composição inicial das populações vegetais, permitindo a entrada das espécies pioneiras, que se beneficiam dessa condição de distúrbio e das alterações nas condições ambientais, favorecendo seu recrutamento. Esse processo que resulta em maior abundância de espécies pioneiras e homogeneização biológica foi denominado como "secundarização" por Joly et al. (2014).

Da extensão original da Mata Atlântica, atualmente, restam em torno de 24%, os quais apenas 12,4% são áreas de vegetação bem preservadas sem indícios aparente de desmatamento. Dentre as principais causas de perda de sua área inicial estão a urbanização, o uso de técnicas

agropecuárias e o extrativismo de madeira para produção de carvão e lenha (SOS MATA ATLÂNTICA, 2023).

Originalmente, aproximadamente 80% da extensão territorial do Estado de São Paulo era ocupada por Mata Atlântica *sensu lato* (JOLY et al., 1999). A região serrana do Estado abriga a maior parte desses fragmentos restantes, onde também se encontram as principais Unidades de Conservação da Mata Atlântica (IF, 2020), caracterizadas principalmente por densas florestas ombrófilas e suas subdivisões (VELOSO ET AL., 1991).

Os fragmentos remanescentes na Mata Atlântica exibem variações em tamanho, forma, estágios sucessionais e estado de conservação, influenciados por fatores como condições climáticas, características do solo e extensão do desmatamento (RIBEIRO et al., 2009). Em sua maioria, esses fragmentos encontram-se circundados por áreas abertas, como pastagens ou sistemas agrícolas (RIBEIRO et al., 2009).

A matriz de entorno e o tamanho do fragmento também influenciam em como esse distúrbio vai afetar a comunidade. Em fragmentos maiores e com conectividade será mais provável qua haja um processo de regeneração mais rápido, pois mesmo com as funções e espécies afetadas, esses ainda possuem, na maioria das vezes, maior diversidade de espécies, que vão se readaptar e voltar a colonizar esses espaços gradativamente (PIROVANI, 2014). Já nos fragmentos menores, os efeitos adversos gerados podem fazer com que a comunidade não se estabeleça novamente, portanto visando a conservação e a variabilidade genética, estudos de ecologia da paisagem com foco em reduzir o isolamento dos fragmentos e manter a dinâmica das espécies são muito importantes (HANSEN et al. 2020).

A maioria dos estudos relacionados à Mata Atlântica no âmbito da ecologia vegetal são fitossociológicos, tendo como objetivo levantamento e caracterização de espécies vegetais. Estudos que abordam os efeitos da fragmentação e suas relações com o ambiente, em como exerce influência sobre a ecofisiologia vegetal e afetam estratégias de uso de recursos adotadas pelas espécies, ainda são temas pouco explorados pelos autores, em vista da diversidade de espécies e variações de fitofisionomias nesse bioma (SANTOS et al., 2018).

Haddad et al. (2015) analisaram e fizeram um compilado de estudos que discutem sobre fragmentação em diversos biomas distribuídos em diferentes localidades do mundo, em pequena e grande escala, tanto temporal quanto espacial, sendo os resultados convergentes e, reforçando que a fragmentação afeta diretamente nos serviços ecossistêmicos desses locais, podendo reduzir de forma drástica a biodiversidade de espécies, chegando em até 75% de diminuição.

Nesse cenário, nos últimos anos vem crescendo a quantidade de estudos voltados a investigar as Florestas Tropicais e entender mais sobre o seu funcionamento (VITÓRIA et al., 2019).

Duas frentes de pesquisa têm se sobressaído. Uma delas envolve estudos utilizando as ferramentas de modelagem que visam prever ou delinear situações, como por exemplo, de estresse ou mudança climática; já a outra linha está relacionada com as características funcionais das espécies vegetativas, que visam promover um entendimento sobre como as espécies se comportam na aquisição de recursos. Esse tipo de investigação tem grande importância, pois os resultados dessas pesquisas têm sido extrapolados para uma escala global, mostrando que alguns padrões de comportamento vão se repetir em florestas (NORDEN et al., 2015).

Características funcionais são atributos mensuráveis, relacionados à morfologia, fisiologia e fenologia de um organismo, que refletem em seu desempenho. Geralmente são avaliadas no indivíduo e comparadas entre populações, espécies e comunidades (VIOLLE et al., 2007). Um exemplo de abordagem, ainda hoje, amplamente usada como parâmetro nos estudos envolvendo características funcionais é o Espectro da Economia Foliar (WRIGHT et al., 2004). Ele separa as espécies por meio das estratégias usadas na aquisição e conservação de recursos. Em um lado do espectro estão espécies de retorno lento, possuindo folhas mais densas, mais lignificadas, com menor área foliar específica e maior massa foliar específica, já no outro extremo, as plantas de retorno rápido, mais aquisitivas no uso de recursos na folha, com folhas de área maior, menos longevas que em espécies de retorno lento (REICH, 2014).

O Espectro da Economia Foliar tem sido usado em diversos estudos em florestas tropicais úmidas, principalmente em relação às mudanças sucessionais e de produtividade, que são em grande parte influenciadas pela diminuição da disponibilidade de luz ao longo da sucessão (LOHBECK et al., 2015).

Outro estudo de grande relevância nesse mesmo seguimento, é o de Diaz et al. (2016). Nesse estudo há uma integração de outras características, além das foliares. Por meio de uma análise de componentes principais (PCA), características de estrutura da planta são agrupadas, formando o espectro global de forma e função das plantas (DIAZ et al., 2016)

No espectro global, as características que refletem a estratégia do uso de recursos pela planta. Plantas maiores e com alta densidade da madeira estão associadas às folhas com maior massa específica e sementes maiores, o que reflete uma estratégia de alocação de recursos voltada para um crescimento sustentado e resistência estrutural (CHAVE, et al., 2009; DIAZ et al., 2016). Além disso, sementes maiores possuem maior quantidade de reservas nutricionais o que pode conferir maior vantagem no crescimento inicial e estabelecimento (LEISHMAN et al., 2000). Essas espécies tendem a ser mais conservativas otimizando a eficiência na utilização de recursos, como água e nutrientes (CHAVE et al., 2009). Do outro lado do espectro, temos plantas de estaturas mais baixas, maiores áreas foliares e sementes menores, características que refletem uma estratégia aquisitiva no

uso dos recursos. Essas plantas priorizam a eficiência na aquisição de recursos, como luz solar e nutrientes, para otimizar o crescimento rápido e a reprodução (WRIGHT et al., 2004). A estatura mais baixa está relacionada à alocação eficiente de energia para o desenvolvimento do sistema radicular, favorecendo a absorção de nutrientes do solo. Já maiores áreas foliares proporcionam uma vantagem na captura de luz para a fotossíntese, maximizando a produção de energia (REICH, 1997).

No processo da sucessão secundária, a substituição de espécies é frequentemente atribuída à adaptação à disponibilidade de luz que reflete um eixo aquisitivo-conservativo, indicando que as espécies aquisitivas, como as pioneiras, direcionam seu investimento para o crescimento e reprodução, enquanto as espécies conservativas, as tardias, vão priorizar recursos a fim de garantir uma maior segurança para a sobrevivência nos ambientes (FORMAN; GORDON, 1986).

A aplicação de métricas de diversidade funcional em comunidades oferece perspectivas importantes para a compreensão não apenas da complexidade funcional dos ecossistemas, mas também da história evolutiva das espécies que os compõem (ZAMBRANO et al., 2020). Com essas métricas, é possível associar a diversidade funcional aos filtros ambientais como, por exemplo, a disponibilidade de recursos, clima e localização; permitindo uma percepção de como esses estão influenciando na evolução das estratégias adaptativas das plantas ao longo do tempo.

Em contrapartida, outros estudos, como o de Poorter et al. (2019), já mostraram que essas relações podem ter variações quando se compara florestas secas e úmidas, uma vez que os recursos podem agir como limitantes já que a disponibilidade muda de acordo com o ambiente.

Em florestas úmidas as plantas tendem a ter menos estresse hídrico, enquanto nas secas essa adaptação se torna vital para a sobrevivência. Por exemplo, uma maior densidade da madeira resulta em vasos condutores mais estreitos, o que diminui a condutividade da água dentro da planta. Essa é uma importante estratégia adaptativa em plantas sob estresse hídrico, contribuindo para evitar a cavitação durante os períodos de seca (MELO et al., 2019; OLIVEIRA et al., 2019).

Trabalhos distintos entre florestas secas e úmidas, como o de Ochoa-Gaona et al. (2019) e de Fortunel et al. (2014), demonstram que as variações funcionais em relação aos estágios sucessionais e a produtividade entre regimes hídricos diferentes possuem grande complexidade, dificultando estabelecer um único padrão dominante. Portanto compreender mais a fundo os processos e padrões que ocorrem em florestas, também ajudará a antecipar respostas frente às mudanças climáticas que vem intensificando os eventos extremos de precipitação e de temperatura (POORTER et al., 2019).

Os processos de restauração ecológica e regeneração natural vêm, com frequência, sendo indicados para atenuar e resgatar os processos ecológicos perdidos pela fragmentação, permitindo a recuperação da composição, estrutura e dinâmica dos ecossistemas impactados (WALPOLE et al.,

2020).

Nesse contexto, é fundamental ampliar o conhecimento acerca da estruturação e funcionamento das florestas tropicais, considerando suas interações entre as características funcionais e os filtros ambientais, considerando as mudanças climáticas, para que assim, sejam criados projetos de conservação mais eficazes e adaptáveis às transformações ambientais.

Vale do rio Paraíba do Sul

O Vale do rio Paraíba do Sul constitui uma região ambientalmente complexa do Estado de São Paulo, resultado da interação de múltiplos fatores abióticos (gradientes climáticos, topográficos e edáficos), bióticos (distribuição de espécies arbóreas e ciclagem nutrientes) e de distúrbios (fragmentação florestal e agroindústria) (CARDINELLI, 2020). Dentre as áreas mais degradadas do Estado de São Paulo, está a Mata Atlântica do Vale do rio Paraíba do Sul, impactada por um extenso histórico de ocupação humana que remonta ao final do século XVIII com a implantação da cafeicultura, seguida por transformações em pastagem e outras culturas ao longo do século XX (OLIVEIRA; RUIZ, 2018).

No entanto, a região vivenciou uma notável experiência de transição florestal no final do século XX, com aumento de 102% da sua cobertura florestal entre 1962 e 2011, devido a alterações socioeconômicas importantes na região (êxodo rural, industrialização, reflorestamento eucaliptos) (SILVA et al., 2016; 2017).

Projeto Temático ECOFOR

Os resultados do trabalho apresentado aqui constituem uma parcela do conjunto de dados obtidos por meio das coletas realizadas no âmbito do Projeto Temático FAPESP "ECOFOR: Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas em áreas degradadas das Florestas Amazônica e Atlântica".

O ECOFOR é um projeto colaborativo entre pesquisadores do Reino Unido e do Brasil, conduzido pelo Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly - UNICAMP e Prof. Jos Barlow - Lancaster University, Reino Unido. O projeto foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado São Paulo (FAPESP) e National Environment Research Council (NERC).

O objetivo geral do projeto é compreender quais as consequências das ações antrópicas e dos efeitos da fragmentação de habitat sobre a biodiversidade e conservação de espécies nas florestas tropicais, com enfoque principal em dois grandes biomas, a Mata Atlântica e a Amazônia.

O projeto aborda diversas lacunas de conhecimento, incluindo impacto das ações humanas no funcionamento do ecossistema, a conexão entre esse funcionamento e características biológicas indicativas da estabilidade das florestas degradadas, a generalização de dados entre diferentes florestas tropicais, a compreensão do impacto das alterações humanas em diferentes escalas temporais e espaciais, e busca encurtar a distância entre a ciência e a tomada de decisão política.

Esse projeto concentrou-se em florestas tropicais impactadas, principalmente por incêndios e corte seletivo, incluindo comparações com áreas preservadas e análises detalhadas em regiões fragmentadas.

Os resultados esperados vão proporcionar uma melhor percepção sobre o funcionamento da Mata Atlântica, permitindo avaliações mais abrangentes das respostas a alterações antrópicas, como fragmentação, uso do solo, mudanças climáticas e deposição de nitrogênio. Além disso, o projeto visa contribuir para o entendimento da diversidade funcional e filogenética das florestas tropicais globais e fundamentar cientificamente políticas públicas e iniciativas de restauração da Mata Atlântica.

Os resultados desta tese contribuem de forma significativa para o avanço das respostas em questões relacionadas à fragmentação e à diversidade funcional. A abordagem centrada em estudos de borda interior e características funcionais vão auxiliar em percepções valiosas sobre os fragmentos florestais, enriquecendo a compreensão desses fenômenos e contribuindo para a base de conhecimento nessa área.

Objetivos

O presente trabalho tem como objetivo principal caracterizar as estratégias de uso de recursos das espécies arbóreas dominantes, buscando melhor compreender a estruturação e funcionamento da Mata Atlântica em diferentes estágios de conservação.

Dentre os objetivos destacam-se:

- Avaliar as estratégias funcionais das espécies e comunidades arbóreas ao longo do gradiente ambiental (altitude, declividade, condições climáticas e matriz de entorno) que caracteriza o Vale do rio Paraíba do Sul em São Paulo;
- Avaliar como a fragmentação florestal interfere na estruturação e funcionamento da Mata Atlântica, considerando como bordas e interiores dos fragmentos diferem em estrutura e diversidade funcional, e até que ponto o formato e o tamanho em área do fragmento

- influenciam nessas diferenças.
- Avaliar quais características funcionais são mais importantes na distinção entre as estratégias sucessionais das espécies mais aquisitivas e mais conservativas.

Hipóteses:

- Espera-se uma dominância maior de espécies vegetais com características aquisitivas como, por exemplo, menor densidade de madeira no gradiente em direção a Serra do Mar.
- Os fragmentos maiores em área apresentam maior riqueza de espécies e diversidade funcional.
- O interior dos fragmentos seja composto por árvores mais robustas, mais altas, maior riqueza de espécies e número de indivíduos do que o ambiente de borda.
- As bordas dos fragmentos possuem menor diversidade funcional e maior importância das estratégias aquisitivas no uso de recursos decorrente da maior presença de espécies iniciais na sucessão.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AERTS, R.; HONNAY, O. Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning. BMC **Ecology**, v. 11, p. 29, 2011.

BRANCALION, P. H. S. et al. Global restoration opportunities in tropical rainforest landscapes. **Science Advances**, v. 5, p. 1-12, 2019.

CARDINELLI, L. S. Heterogeneidade ambiental e distúrbio antrópico condicionam a estrutura arbórea e a ciclagem de carbono e nitrogênio na mata atlântica do vale do rio paraíba do sul, sp. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - UNICAMP, Campinas - SP, 2020.

CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.

DIAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 14, p. 1–17, 2016.

DUFFY, J. E. Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. **Front. Ecol. Environ.**, v. 7, p. 437-444, 2009.

FAO - **Food and Agriculture Organization of the United Nations**. Acesso em: abril de 2023. Disponível em: http://www.fao.org/home/en/.

FORMAM, R.T.T.; GODRON, M. Landscape Ecology. New York. Wiley Sons, 1986.

FORTUNE, C. et al. Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. **New Phytologist**, v. 202, p. 79–94, 2014.

HADDAD, N. M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science Advances**, v. 1, e1500052, 2015.

HANSEN, M. C.et al. The fate of tropical forest fragments. Science Advances, v. 6, eaax8574. 2020.

I.F. Inventario Florestal do Estado de São Paulo. Mapeamento da cobertura vegetal nativa. Instituto Florestal, SIMA, Governo Estado de São Estado. 2020. 40p.

JOLY, C.A. et al. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. **Ciência e Cultura**, v. 51, p. 331-348, 1999.

JOLY, C. A. et al. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. **New Phytologist**. v. 204, p. 459-473, 2014.

LEISHMAN, M.R. et al. The evolutionary ecology of seed size. Pp. 31-57. In: M. Fenner (ed.). **The ecology of regeneration in plant communities** 2nd ed. CABI International Wallingford UK. 2000.

LOHBECK, M. et al. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. **PLoS ONE**, v. 10, p. 1–15,2015.

MALHI, Y. et al. Tropical forests in the Anthropocene. **Ann. Rev. Environ. Resources**, v. 39, p. 125–159, 2014.

MELO, C.L.S.M.S. et al. Dynamics of dry tropical forest after three decades of vegetation suppression. **Floresta e Ambiente**, v. 26, p. 1-12, 2019.

NORDEN, N. et al. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. **PNAS**, v. 112, p. 8013-8018, 2015.

OLIVEIRA, L. Z. et al. Towards the fulfillment of a knowledge gap: Wood densities for species of the subtropical atlantic forest. **Data**, v. 4, n. 3, p.104-113, 2019.

OLIVEIRA, R. R.; RUIZ, A. E. L. Geografia histórica do café no Vale do rio Paraíba do Sul. Rio de Janeiro: Editora PUC-Rio, p. 275-293, 2018.

PIROVANI, D. B. et al. Análise espacial de fragmentos florestais na Bacia do Rio Itapemirim, ES. **Revista Árvore**, v. 38, n. 2, 2014.

POORTER, L. et al. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. **Nat. Ecol. Evol.**, v. 3, p. 928–934, 2019.

REICH, P. B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, p. 275-301, 2014.

RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1141-1153, 2009.

ROZENDAAL, D.M.A. et al. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. **Science Advances**, v. 5, n. 3, p. 1-10, 2019.

SANTOS, J. S. et al. Delimitation of ecological corridors in the Brazilian Atlantic Forest, **Ecological Indicators**, v. 88, p. 414-424, 2018.

SILVA, R. F. B. et al. Drivers of land change: Human-environment interactions and the Atlantic forest transition in the Paraíba Valley, Brazil. **Land Use Policy**, v. 58, p. 133–144, 2016.

SILVA, R. F. B. et al. Socioeconomic changes and environmental policies as dimensions of regional land transitions in the Atlantic Forest, Brazil. **Environmental Science & Policy**, v. 74, p. 14–22, 2017.

SOS M.A. 2023. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica Rel. Téc. 2017-2018. SOS Mata Atlântica/INPE. 68p.

VELOSO, H. P. et al. Classificação da Vegetação Brasileira, Adaptada a um Sistema Universal. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. IBGE, Rio de Janeiro, 1991.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! Oikos, v. 116, p. 882–892, 2007.

VITÓRIA, A. p. et al. Atlantic forest and leaf traits: an overview. Trees, v. 33, p. 1535–1547, 2019.

WALPOLE, E. H. et al. The science and practice of ecological restoration: a mental model analysis of restoration practitioners. **Environ. Syst. Decis.**, 2020. doi/10.1007/s10669-020-09768-x.

WRIGHT, I. J. et al. The world-wide leaf economics spectrum. Nature, v. 2403, p. 1-6, 2004.

ZAMBRANO, J. et al. Investigating the direct and indirect effects of forest fragmentation on plant functional diversity. **PLoS ONE**, v. 15, n. 7, e0235210, 2020.

Capítulo 1 — Características funcionais e uso de recursos por espécies arbóreas em fragmentos da Mata Atlântica

Resumo

Estudos destacam a importância de entender as características funcionais das plantas diante distúrbios e filtros ambientais. O espectro de economia foliar apresenta a distribuição das plantas, em um contínuo, de acordo com suas estratégias em relação ao uso dos recursos, podendo se comportar como um conjunto de estratégias mais ou menos aquisitivas ou conservativas. Comunidades com baixa heterogeneidade de características funcionais sugere que filtros ambientais estão agindo como limitadores. O estudo teve como objetivo entender como as espécies vegetais de 14 fragmentos de Mata Atlântica fazem uso dos recursos e como os filtros ambientais (geografia e clima) influenciam nessa dinâmica. As áreas de estudo ficam localizadas na região do Vale do rio Paraíba do Sul. Foram analisados os indivíduos com diâmetro de peito maior ou igual a 10 cm, identificando as espécies. Para as características funcionais, foram consideradas as espécies mais representativas da comunidade com 70% ou mais da área basal da comunidade. Também foram extraídas as bioclimáticas para separar os fragmentos. A média ponderada das características foi calculada para o fragmento como um todo. Os resultados observados mostraram variedade de características funcionais, separando as espécies em dois grandes grupos, um de espécies mais aquisitivas, que possuem retorno rápido no uso de recursos, sendo correlacionadas com maiores taxas fotossintéticas, maior área foliar e maiores concentrações de nutrientes como: N, P, Ca, K, Mg, Fe e Zn. Já o outro grupo, mais conservativo, reuniu as espécies que tem um retorno lento no uso de recursos, se correlacionando com atributos de estrutura, como densidade da madeira, razão C:N foliar, C foliar, conteúdo de matéria seca foliar. Indivíduos das espécies Roupala montana, Myrcia racemosa, Ixora gardneriana se destacaram no grupo de mais conservativas, já as Cecropias no das aquisitivas. Em relação às características bioclimáticas e de altitude, os fragmentos também se separaram, constituindo um grupo, que geograficamente está mais próximo da Serra do Mar, com clima mais ameno, possuindo menor variação de temperatura, com maior índice de precipitação e maior altitude e, outro, mais distante, possuindo um clima mais quente com menores taxas de precipitação. Reforçando a influência da posição geográfica nas condições ambientais. Através do cálculo da média ponderada das características funcionais de densidade da madeira, área foliar especifica e razão C:N, também houve uma separação de fragmentos, os fragmentos mais conservativos, também foram aqueles que se situaram mais próximos da Serra do Mar, com maior disponibilidade de recursos, como água. Os fragmentos mais distantes da Serra do Mar, em sua maioria, estão mais correlacionados com a média ponderada da área foliar específica, mostrando as espécies vegetativas possuem uma estratégia mais aquisitiva. Portanto, os fragmentos de floresta da Mata Atlântica apresentaram uma alta diversidade de características funcionais e o uso de recursos como luz, nutrientes e água estão diretamente ligadas aos filtros ambientais de clima e posição geográfica desses fragmentos. Além disso, conclui-se que avaliar as características funcionais de espécies de florestas tropicais associadas à influência que os filtros ambientais exercem sobre as comunidades vegetais é necessário para desenvolver ações de recuperação ou proteção compatíveis e coerentes com a área.

Palavras-chave: Mata Atlântica, características funcionais, filtros ambientais.

Chapter 1 – Functional characteristics and use of resources of tree species in fragments of the Atlantic Forest

Abstract

Studies highlight the importance of understanding the functional characteristics of plants in the face of environmental disturbances and filters. The leaf economy spectrum subdivides plants into acquisitive or conservative, according to the use of resources. Communities with low heterogeneity of functional characteristics suggest that environmental filters are acting as limiters. The study aimed to understand how plant species from 14 fragments of the Atlantic Forest are using resources and how environmental filters (geography and climate) influence this dynamic. The study areas are located in the Vale do rio Paraíba do Sul region. Individuals with DBH ≥ 10 cm were analyzed, identifying the species. For functional characteristics, the most representative species of the community were considered, representing $\geq 70\%$ of the community's basal area. Bioclimatics were also extracted to separate the fragments. The weighted average of the characteristics was calculated for the fragment as a whole. The results observed showed high heterogeneity of functional characteristics, separating the species into two large groups, one of more acquisitive species, which have a quick return in the use of resources, being correlated with higher photosynthetic rates, larger leaf area and higher nutrient values such as: N, P, CA, K, Mg, Fe and Zn. The other, more conservative group, brought together species that have a slow return in resource use, correlating with structural attributes, such as wood density, C:N ratio, carbon, leaf dry matter content. Roupala montana, Myrcia Racemosa, Ixora gardneriana stood out in the most conservative group, while Cecropias sp. in the acquisitive ones. In relation to bioclimatic and altitude, the fragments also separated, constituting one group, which is geographically closer to Serra do Mar, with a milder climate, with greater precipitation and higher altitude, and another, more distant, with a warmer climate. with lower precipitation rates. Reinforcing the influence of geographic position on environmental conditions. By calculating the weighted average of the functional characteristics of wood density, specific leaf area and C:N ratio, there was also a separation of fragments, the most conservative fragments were also those that were located closest to Serra do Mar, with greater resource availability. The most distant fragments, for the most part, are more correlated with CWM.AFE, showing that they have a more acquisitive strategy in the use of resources. It can be concluded that the fragments presented high heterogeneity in functional characteristics and the use of resources is directly linked to the environmental filters of climate and geographic position of these fragments. Therefore, the importance of studying the functional characteristics associated with the influence that environmental filters exert on the community is highlighted, to develop compatible and coherent recovery or protection actions.

Keywords: Atlantic Forest, functional traits, environmental filters.

INTRODUÇÃO

Ao longo dos anos, um dos objetivos fundamentais dos estudos da área da ecologia vegetal tem sido compreender os processos ecológicos, morfofisiológicos e os fatores ambientais que influenciam a distribuição e organização das comunidades de espécies florestais ao longo de um gradiente, visto que, entender esse cenário é essencial para delinear técnicas de manejo eficazes para a restauração, uso sustentável e conservação dessas áreas (CORDONNIER et al., 2018).

Diante dos múltiplos estudos que visam conhecer e investigar sobre os fatores e relações ecológicas que determinam a presença ou não de uma espécie florestal num determinado local geográfico, evidenciam-se aqueles que buscam assimilar como as características funcionais influenciam na *performance* dessas espécies florestais e quais deles são determinantes para o estabelecimento e sobrevivência dessas espécies em uma condição ambiental específica (VIOLLE et al., 2007; YANG et al., 2015).

As características funcionais hoje encontradas nas plantas são resultantes de uma longa evolução frente a uma série de distúrbios ambientais (GRATANI, 2014), como as alterações de disponibilidade de recursos naturais como nutrientes, luz, água, além de outras relações bióticas e abióticas da comunidade (VIOLLE et al., 2007).

As características funcionais podem ser classificadas como os atributos fisiológicos, morfológicos ou fenológicos que estão diretamente ligados à capacidade da espécie se desenvolver em uma condição ambiental, determinando assim, o sucesso da mesma em adquirir e otimizar o uso de recursos disponíveis (VIOLLE et al., 2007; MOUILLOT et al., 2013).

De modo geral, podemos determinar para que lado do contínuo tendem as espécies (aquisitivas-conservativas), com base nas características funcionais predominantes: o primeiro grupo, as plantas de natureza aquisitiva são aquelas que ao longo do tempo desenvolveram estratégias mais eficientes para obtenção de recursos, conhecidas por apresentarem uma velocidade maior de crescimento, alta concentração de nitrogênio foliar, folhas com baixo investimento estrutural, maior área foliar, altas taxas fotossintéticas e de respiração e baixa densidade da madeira. Já o segundo grupo, incluem as plantas conservativas, que investem em preservar os recursos já adquiridos, apresentando maior longevidade, crescimento mais lento, alto investimento em estruturas de proteção dos tecidos, folhas duráveis, baixa taxa fotossintética e alta densidade da madeira (STERCK et al., 2011; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; REICH, 2014).

Dessa forma, plantas aquisitivas conseguem apresentar mais vantagem em ambientes em que há maior disponibilidade e abundância de recursos naturais; já as conservativas, conseguem se manter à longo prazo, em locais onde há escassez de recursos, possuindo mecanismos melhores para

lidar com a competição, herbivoria e sendo mais resistentes a eventos extremos, como a seca (APAZA-QUEVEDO et al., 2015).

O espectro de economia foliar é um modelo multivariado que correlaciona o uso de recursos com a variação econômica foliar da planta, onde em um extremo do espectro estão plantas com estratégias conservativas que apresentam retorno lento do investimento e, no lado contrário as espécies aquisitivas com retorno rápido do investimento (DONOVAN et al., 2011; WRIGHT et al., 2004).

O modelo é representado por várias características funcionais como tamanho da folha, densidade da madeira, quantidade de nitrogênio, área foliar específica, entre outras que possibilitam avaliar as combinações dentre o espectro e definir, a partir do investimento foliar, qual a estratégia na obtenção e uso dos recursos (WRIGHT et al., 2004). Portanto, a associação das características funcionais expressas pela planta é capaz de determinar qual a estratégia adaptativa da planta, refletindo diretamente na função desempenhada por ela no ecossistema.

Podemos inferir que comunidades que apresentem alta heterogeneidade nos valores de suas características funcionais, apresentam também alta diversidade e riqueza de espécies, diminuindo a competição por nichos. Por outro lado, comunidades com baixa diversidade funcional apresentam ocorrência e interferência de filtros ambientais, como por exemplo, fatores climáticos, como taxas de precipitação e variação de temperatura e/ou geográficos, tais como relevo, altitude, composição do solo e disponibilidade de nutrientes, limitando a ocorrência de algumas espécies ou dos valores assumidos por alguma característica funcional (CORNWELL; ACKERLY 2009; SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012).

Vários estudos que utilizam o conceito do espectro de economia foliar, que desenvolve um padrão global de variação, demonstram que as comunidades vegetais podem ser moduladas pelas características funcionais determinando o funcionamento do ecossistema (LAVOREL; GARNIER, 2002; MCGILL et al., 2006). Esses estudos usando as características funcionais podem facilitar o conhecimento das dinâmicas e processos de um ecossistema, o uso de recursos e estratégias das plantas dando ferramentas para prever como a comunidade vai estar estruturada, facilitando assim os projetos de conservação e restauração (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

O objetivo desse estudo foi avaliar quais características funcionais são mais importantes na distinção entre as estratégias das espécies mais representativas aquisitivas e conservativas. Além disso, verificar a existência de agrupamentos de fragmentos e características funcionais causados pelos filtros ambientais climáticos, uma vez que as espécies arbóreas apresentam forte relação com as variáveis ambientais e localização em que estão inseridas e, eles podem determinar como as

plantas vão se comportar na aquisição de recursos.

Como hipótese:

- 1) Há alta heterogeneidade de características funcionais nas comunidades, visto que, a localização e espécies dos fragmentos são distintas.
- 2) Há uma dominância maior de espécies vegetais com características mais conservativas nos fragmentos com clima mais quente e menor precipitação.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Localização e caracterização da área de estudo

Quatorze fragmentos de Mata Atlântica foram selecionados para este estudo na Região do Vale do rio Paraíba do Sul, principalmente em propriedades privadas no município de São Luiz do Paraitinga, no estado São Paulo, delimitados em sua grande maioria por pastagens, cultivos agrícolas ou áreas antropizadas (Figura 1). A região abrange altitudes entre 870 a 1100 m, predominando solos do tipo Latossolo Vermelho-Amarelo, Cambissolo e solos Litólicos (RADAMBRASIL, 1983). Os fragmentos encontram-se em uma transição de fitofisionomias entre a Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Estacional Semidecidual Montana (VELOSO et al., 1991).

De acordo com a classificação de Koppen, o clima da região varia entre Cfb, na região mais próxima da Serra do Mar, com clima oceânico temperado úmido com um verão temperado. A temperatura média que não excede 22°C no mês mais quente e o nível de precipitação varia de 1100 a 2000 mm e se mantem homogêneo em todas as estações e Cwb, na região oposta, com clima subtropical, com um inverno seco e um verão moderadamente quente e com chuvas de verão, temperatura também não excede 22°C (ALVARES et al., 2013).

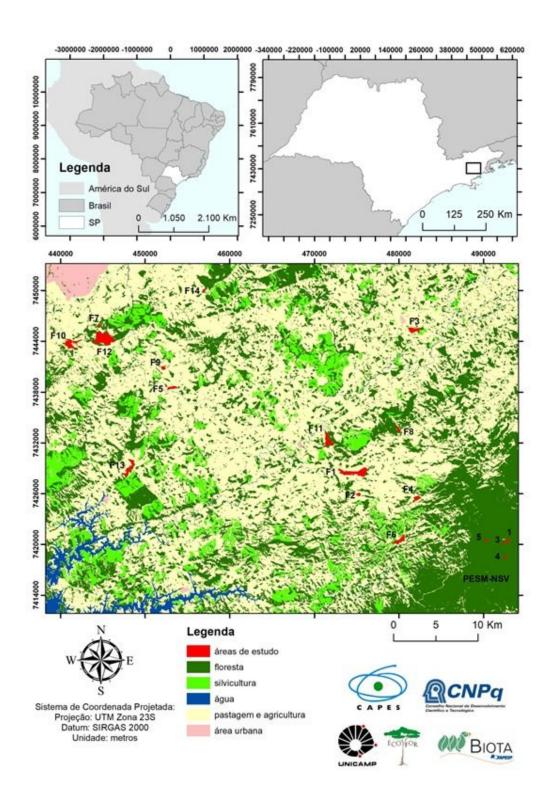


Figura 1: Mapa do estado de São Paulo, com recorte aproximando a localidade das áreas dos fragmentos de estudo com a classificação do uso do solo. Fonte: CARDINELLI, 2020.

2. Delineamento amostral

Para os 14 fragmentos, foram utilizadas 28 parcelas fixas com tamanho de 10 m x 250 m (2500 m²) cada, sendo duas parcelas por fragmento. Dessas, foram instaladas uma no interior e outra na borda do fragmento, com uma distância de 100 m entre cada parcela do mesmo fragmento. Apesar da distinção entre parcelas de borda e interior, nessa parte do estudo, abordaremos o fragmento como um todo, sem essa diferenciação.

3. Levantamento florístico

A identificação taxonômica das espécies foi realizada sempre ao menor nível taxonômico possível.

A fitossociologia das parcelas do Vale do Paraíba do Sul foi realizada pelo Pós Doutorando FAPESP André Rochelle (PD Dr. ALC Rochelle, Projeto FAPESP 14/07851-9; www.bv.fapesp.br/36947). A identificação das espécies foi realizada sob coordenação do biólogo José Ataliba Manteli Aboin Gomes (Projeto ECOFOR: Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas em áreas alteradas pelo homem nas Florestas Amazônica e Atlântica. Processo FAPESP: 12/51872-5; coordenador Prof. Carlos A. Joly).

Todos os indivíduos arbóreos cujo diâmetro à altura do peito (DAP) era igual ou superior a 10 cm foram identificados taxonomicamente e obtidos seus perímetros a altura do peito (PAP) medido com auxílio de uma fita métrica. Os dados obtidos em campo foram utilizados para calcular a abundância de espécies E área basal relativa (m².ha-¹) total.

Foram amostrados um total de 4969 árvores de 352 morfoespécies, pertencentes a 57 famílias botânicas e mais um grupo de espécies Indeterminadas, em 7 ha.

Os nomes das espécies foram verificados e atualizados, quando necessário, utilizando o banco de dados da Lista de Espécies da Flora Brasileira 2020 (BFG, 2018).

4. Características funcionais

Para coletar os dados das características funcionais, selecionamos as espécies mais representativas em termos de área basal em cada área de estudo, considerando as que contribuíam com 70% ou mais da área basal total (CORNELISSEN et al., 2003). Para cada espécie analisada, foram amostrados três indivíduos adultos, próximos ao maior DAP registrado para a espécie nas

áreas.

4.1 Taxa de assimilação de CO₂

Para determinar as taxas fotossintéticas foi utilizado um analisador portátil de trocas gasosas por infravermelho (IRGA, LiCor 6400XT), que permite a realização de medições de trocas gasosas em ambiente controlado. As folhas avaliadas foram coletadas em campo de três indivíduos por espécie, sendo medidas três folhas por indivíduo, totalizando 9 medições por espécie em cada fragmento.

Foram utilizadas apenas folhas completas, sem sinais de herbivoria, completamente expandidas e que estivessem com sua lâmina foliar posicionada para a luz. Os valores de assimilação de CO₂ em condições de saturação (Asat) foram obtidos com: concentração de CO₂ igual a 400 μmol.mol⁻¹ e intensidade luminosa de 1500 μmol.m⁻²·s⁻¹. Os valores de assimilação máxima (Amax) foram obtidos com concentração de CO₂ igual a 2000 μmol.mol⁻¹ e intensidade luminosa de 1500 μmol.m⁻²s⁻¹. A respiração no escuro (RE) foi avaliada em condições de escuro e concentração de luz igual a 0 e μmol.m⁻².s⁻¹ e concentração de CO₂ igual a 400 μmol.mol⁻¹. Seguindo os métodos apresentados em McElwain et al. (2016).

4.2 Área Foliar, Área Foliar Específica, Massa Túrgida e Massa Seca foliares

Foram utilizadas pelo menos 5 folhas de cada indivíduo para mensurar a área foliar (AF). Para o cálculo, as folhas coletadas foram avaliadas no *Leaf Area Meter* (LI-cor 3100).

As mesmas folhas foram submersas em água por 24 h e, após, pesadas em balança analítica para obter o valor da massa túrgida (MT), em gramas. Logo após, as folhas foram acondicionadas na estufa a 60°C pelo período de 72 h e pesadas novamente na balança analítica para obtenção da massa seca (MS), em gramas.

Para obter a Área foliar específica (AFE), foi usada a seguinte equação:

$$AFE \ (m^2.g^{-1}) = \frac{AF}{MS}$$

4.3 Conteúdo de matéria seca foliar

As mesmas folhas utilizadas para as análises de AFE foram utilizadas para calcular o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF). O CMSF (adimensional) foi calculado pela seguinte

equação:

$$CMSF = \frac{MS(g)}{MF(g)}$$

Onde, MS é a massa seca foliar e a MF é massa foliar, as duas medidas em gramas (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

4.4 Espessura foliar

A espessura foliar (EF) foi determinada com auxílio de um paquímetro digital, com precisão de 0,01 mm, evitando as nervuras primárias e secundárias das folhas (PÉREZ-HARGUINDEGUY, et al. 2013).

4.5 Densidade da madeira

Para a determinação da densidade da madeira (DM), foram coletadas de duas a três partes distintas de diferentes ramos de cada indivíduo. Na extremidade desses ramos, as cascas e resíduos foram cuidadosamente removidos, assegurando amostras limpas.

Cada porção da madeira foi imersa em água por um período de 24 h, garantindo completa embebição e saturação. Após esse processo, foi anotado o valor de massa obtido que é equivalente ao seu volume (a densidade da água é igual a 1g.cm⁻³). Após a pesagem, por um período de 2 dias, as amostras foram secas em estufa a 60°C, sendo pesadas novamente obtendo o valor da massa seca.

Foi utilizada a seguinte equação, segundo Hacke et al. (2001) e Ilic et al. (2000), para obtenção do valor da DM:

$$DM = \frac{MS(g)}{V(cm^{-3})}$$

Onde, MS é a massa seca e V é o volume.

4.6 Conteúdos de nitrogênio (N), carbono (C) e razão carbono nitrogênio foliar (C:N)

Para determinação das porcentagens de N e C total nas folhas foram usadas cerca de 10 folhas por indivíduo. Essas foram higienizadas e secas em estufa a 60°C pelo período de 72 h. Em seguida, foram trituradas em moinho de bola (Retch MM400) para obter um pó fino do material vegetal. Em torno de 2 g desse material foi pesado, disposto em um micro tubo e enviado ao Centro de Energia

Nuclear na Agricultura (CENA) ESALQ – USP, em Piracicaba, SP, para ser submetido ao analisador elementar (Carlo Erba, EA 1110, CHNS, CE Instruments) e espectrometria de massas para razões isotópicas de nitrogênio e carbono (Delta Plus, Thermo Quest-Finnigan).

Com esses valores de C e N, pudemos calcular a razão C/N de acordo com a equação:

$$C:N = \frac{C (mg.g^{-1})}{N (mg.g^{-1})}$$

Onde, C é a quantidade de carbono da folha e N é o nitrogênio.

4.7 Determinação dos nutrientes foliares

O processo inicial foi feito assim como o descrito para determinação dos conteúdos de C e N, sendo enviado o material em pó também ao CENA/ESALQ — USP. Para a determinação dos nutrientes Fe, P, K, Ca, Mg, Mn e Zn foi realizada digestão nitroperclórica, que decompõe o tecido vegetal, possibilitando a quantificação dos nutrientes. N foi determinado através da digestão sulfúrica.

As amostras de nutrientes foram colocadas no analisador elementar (Carlo Erba, EA 1110, CHNS, CE Instruments) para serem analisadas. Para o C e N, foi usada a espectrometria de massas (Delta Plus, Thermo Quest-Finnigan) a fim de obter suas razões isotópicas.

4.8 Média ponderada das características funcionais da comunidade - CWM (communityweighted mean)

A CWM é uma métrica que proporciona uma visão mais ampla da representatividade dos traços funcionais e qual o peso de cada espécie na comunidade. Para cada fragmento e característica funcional analisado foi calculada a CWM (tabela suplementar 1). Seguindo o método de Prado-Junior et al., 2016, onde as características funcionais foram ponderadas em relação à área basal relativa da espécie, refletindo assim, as espécies com maior peso na comunidade, destacando as espécies mais abundantes.

O cálculo foi feito seguindo a equação:

$$CWM = \sum_{i}^{S} (AB_{i} . T_{i})$$

Onde, o S é o somatório de espécies com traços funcionais por fragmento, ABi é a área basal relativa da espécie e Ti é o valor médio do traço funcional da espécie (GARNIER et al., 2004).

5. Análises estatísticas

Para cada parâmetro funcional, a distribuição normal e homogeneidade dos dados foram determinadas com o teste de Kolmogorov-Smirnov. Para os testes de comparação de médias, à posteriore foi utilizado HSD de Tukey com 5% de significância e teste t de Student.

As variáveis climáticas e altimétricas foram obtidas a partir dos bancos de dados mencionados e usados por Cardinelli (2020). As variáveis relacionadas à precipitação e temperatura de cada fragmento foram extraídas (tabela suplementar 2) utilizando o programa WorldClim versão 1.4 (HIJMANS et al., 2005). Foram usadas ao todo 10 bioclimáticas, sendo elas: temperatura média anual (Bio01), amplitude média diurno da temperatura (representado pela temperatura máxima menos a temperatura mínima) (Bio02), temperatura sazonal (Bio04), temperatura máxima do mês mais quente (Bio05), temperatura mínima do mês mais frio (Bio06), faixa anual de temperatura (Bio07), precipitação anual (Bio12), precipitação sazonal (Bio15), precipitação do trimestre mais úmido (Bio16) e precipitação do trimestre mais seco (Bio17).

Para avaliar a heterogeneidade funcional das espécies, foi feito uma Análise de Componentes Principais (PCA) com as características funcionais e as espécies utilizando o pacote vegan do software R (OKSANEN et al., 2015). Foi utilizada a PCA para correlacionar o fragmento com a CWM das características mais expressivas.

RESULTADOS

Características funcionais em função das espécies

Após a organização e agrupamento dos dados coletados em tabela (tabela suplementar 3), foi realizada uma análise multivariada das espécies florestais ordenadas no espaço em relação à suas características funcionais (Figura 2). Os dois primeiros eixos explicaram 38,4% da variação dos dados. O primeiro eixo da PCA explicou 25,8% da variação total e foi positivamente relacionado, principalmente, com Asat (9,41%), N (9,65%) e AFE (8,53%), que estão relacionadas à alta taxa fotossintética e, negativamente a CMSF (11,82%), C: N (11,32%) e DM (10,95%), que estão relacionadas ao investimento de recursos em estrutura e madeira, representando uma variação de gradiente de estratégias conservadoras (esquerda) e aquisitivas (direita).

O segundo eixo explicou 12,6% da variação total e foi positivamente relacionado, principalmente, com EF (22,3%) e AF (14,37%) e negativamente com Mn (11,85%), sendo assim, diretamente relacionado com características foliares, indicando também dois grupos funcionais, um com estratégias aquisitivas (superior) e outro com conservativas (inferior).

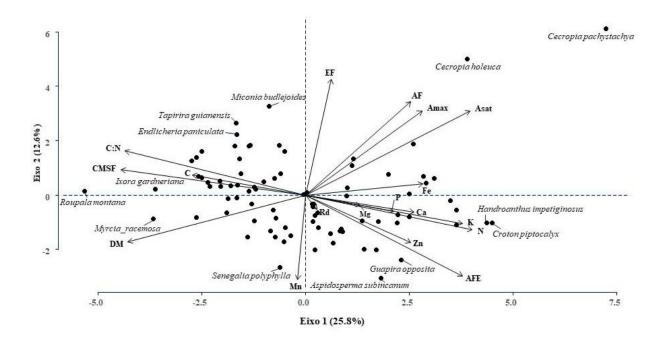


Figura 2: Análise de componentes principais de espécies arbóreas dos 14 fragmentos de Mata Atlântica. AFE = área foliar específica (cm².g⁻¹), AF = área foliar (cm²), CMSF = conteúdo de matéria seca foliar (g.g⁻¹), EF = espessura foliar (mm), Asat = taxa fotossintética máxima por unidade de área foliar (μmol.m².s⁻¹), Asat = taxa

fotossintética saturada de CO₂ por unidade de área foliar (μmol.m² .s⁻¹), Rd = taxa respiratória no escuro por unidade de área foliar (μmol.m² .s⁻¹), N = teor de nitrogênio foliar (g.kg⁻¹), C = teor de carbono foliar (g.kg⁻¹), Ca = teor de cálcio foliar (g.kg⁻¹), Mg = teor de magnésio foliar (g.kg⁻¹), Zn = teor de zinco foliar (g.kg⁻¹), Mn = teor de manganês foliar (g.kg⁻¹), P = teor de fósforo foliar (g.kg⁻¹), K = teor de potássio foliar (g.kg⁻¹), DM = densidade da madeira (g.cm³), C:N = razão CN.

Fragmentos em função das características bioclimáticas

Foi realizada uma análise multivariada dos 14 fragmentos em função das características bioclimáticas (Figura 3) que explicou 96,5% da variação total dos dados coletados (eixo 1 = 77%; eixo 2 = 19,5%), indicando grande distinção. A direita da PCA se concentraram os fragmentos que possuem as bioclimáticas relacionadas à maior precipitação. À esquerda estão os fragmentos que estão relacionados a maiores temperaturas. Na parte superior, há uma maior variação de temperatura anual e diurna.

O eixo 1 da PCA é o eixo que mais separa os fragmentos em dois grandes grupos, na porção direita os fragmentos F01, F02, F04, F06, F08, F11 que estão mais próximos da Serra do Mar e apresentam um clima mais ameno, com maiores taxas e frequência de precipitação, trazendo destaque ao F04 e F06 que são os mais expressivos em precipitação e altitude. Na porção esquerda estão os fragmentos F05, F07, F09, F10, F12, F14 que estão mais distantes da Serra do Mar, apresentando um clima mais quente, com menores taxas de precipitação e mais altas temperaturas. O F03 não se encaixou em nenhum dos grandes grupos, mas se separou por duas variáveis, relacionadas à intervalos de temperatura, a Bio 02 e Bio07.

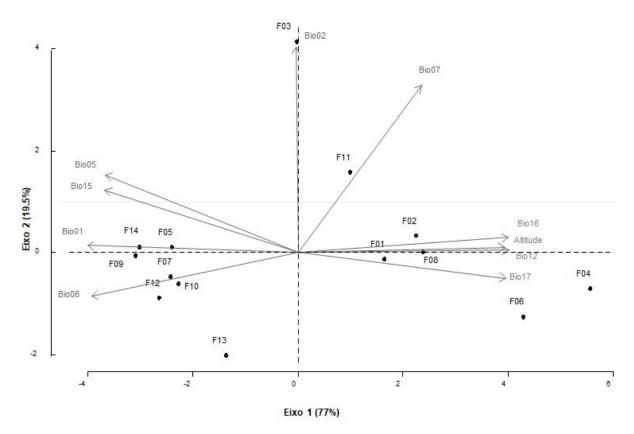


Figura 3: Análise de componentes principais das bioclimáticas dos 14 fragmentos de Mata Atlântica. Bio01 = temperatura média anual, Bio02 = intervalo diurno médio, Bio04 = temperatura sazonal, Bio05 = temperatura máxima do mês mais quente, Bio06 = temperatura mínima do mês mais frio, Bio07 = intervalo de variação anual de temperatura, Bio12 = precipitação anual, Bio15 = precipitação sazonal, Bio16 = precipitação do trimestre mais úmido, Bio17 = precipitação do trimestre mais seco, Altitude.

Fragmentos em função dos traços funcionais da comunidade

Foi realizada uma análise de componentes principais dos 14 fragmentos em função da média ponderada (CWM) das características funcionais das espécies mais representativas pelos fragmentos (Figura 4) que explicou 86,9% da variação total dos dados coletados (eixo 1 = 54,4%; eixo 2 = 32,5%), indicando variação.

A direita da PCA (eixo 1) há uma maior variação correlacionada a maior média ponderada da relação C:N foliar; enquanto à esquerda, em contraposição, estão os fragmentos mais correlacionados com a média ponderada de AFE. Na parte superior (eixo 2), se concentraram os fragmentos que possuem maior média ponderada de densidade da madeira, enquanto a porção inferior do gráfico se correlaciona negativamente com ela.

O eixo 1 da PCA é o eixo que tem a maior separação dos fragmentos em dois grupos principais, na porção direita os fragmentos F02, F03, F07, F08, F011, F014 se correlacionam tanto com maior CWM.C:N, quanto com CWM.DM, apresentando árvores mais estruturadas. Enquanto os

fragmentos F01, F05, F09, F10, F12, F13 se correlacionam com maiores valores de CWM.AFE, possuindo maiores folhas.

O segundo eixo explicou 32,5% da variação total e os fragmentos F04, F06 e F13, foram negativamente correlacionados com CWM.DM, ocupando a porção inferior do gráfico.

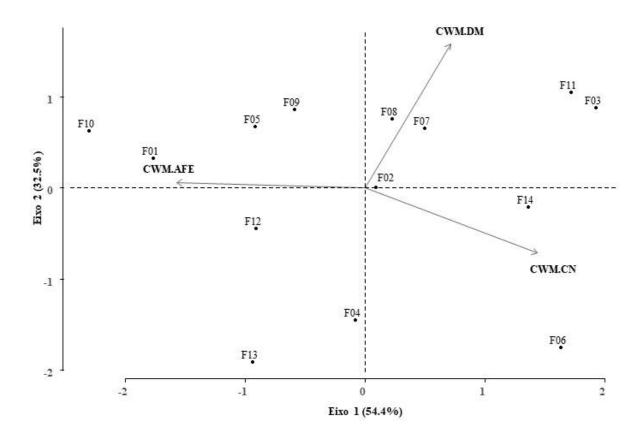


Figura 4: Resultado da análise de componentes principais da média ponderada (CWM) das características funcionais dos 14 fragmentos de Mata Atlântica. CWM.C:N = média ponderada da relação C:N foliar das espécies. CWM.DM = média ponderada da densidade da madeira das espécies (g.cm³). CWM.AFE = média ponderada da área foliar específica das espécies (cm².g⁻¹).

DISCUSSÃO

Heterogeineidade das caracteríticas funcionais nos fragmentos

De acordo com os resultados obtidos, observou-se uma elevada heterogeneidade de características funcionais em relação às espécies estudadas, como já se esperava, sendo explicado pela variedade na composição de espécies dos fragmentos e indicando, que as espécies apresentam diferentes estratégias ecológicas.

Como observado no eixo 1 da PCA, as espécies variaram em relação ao acúmulo de nutrientes, taxa fotossintética e características estruturais da madeira e folha, de forma que, em uma extremidade (à esquerda), estão as espécies com maior densidade da madeira, porcentagem de carbono, relação C:N e maior CMSF e na outra (à direita), espécies com maior porcentagem de nitrogênio e outros nutrientes, maiores AF, AFE, Asat e Amax, corroborando correlações já descritas na literatura (DIAZ et al., 2016).

Nos pontos mais extremos à esquerda, podemos observar espécies como *Roupala montana*, *Myrcia racemosa, Ixora gardneriana*, que foram as mais diferenciadas no gradiente, com características típicas de espécies tardias e com estratégias conservativas, visto que essas estão posicionadas e correlacionadas fortemente com parâmetros estruturais. As espécies *Roupala montana* e *Ixora gardneriana*, são classificadas como secundárias tardias, sendo espécies adaptadas a condições mais estáveis, já *Myrcia Racemosa*, é classificada como uma espécie não pioneira (ALMEIDA, 2016).

A densidade da madeira tem uma correlação positiva com a taxa de sobrevivência e com a resistência mecânica das plantas e, negativa com a agilidade no crescimento (CHAVE et al., 2009; MISSIO et al., 2016). Portanto, as espécies classificadas como conservativas, possuem alta densidade da madeira e apresentam, de forma geral, um crescimento mais lento se desenvolvendo principalmente em ambientes que dispõem de menor quantidade de recursos naturais, onde também predominam as estratégias conservativas (CHEN et al., 2017).

Espécies que possuem alta densidade da madeira também vão apresentar um maior investimento em estrutura, possuindo mais tecidos fibrosos, paredes celulares mais espessas e folhas mais longevas resultantes de altas taxas de armazenamento carbono por unidade de volume. Apesar disso, o alto investimento de carbono reduz a capacidade fotossintética das plantas, que ocorre pelo fato da diminuição da condutância (WEIHER et al., 1999; ISHIDA et al. 2006, SWENSON; ENQUIST, 2007). Essas estruturas mais robustas contribuem para aumentar as taxas de

sobrevivência, uma vez que, reduzem a ação dos patógenos e melhoram a estabilidade e sustentação, reduzindo assim, a ruptura dos troncos e as quedas dessas árvores (CHAVE et al., 2009; TER STEEGE; HAMMOND, 2001).

Ainda no eixo 1 da PCA 1, temos as espécies *Handroanthus impetiginosus* e *Croton piptocalyx* posicionadas à direita, se correlacionando mais diretamente com os nutrientes e AFE, se caracterizando como espécies com estratégias aquisitivas no uso de recursos. *Croton piptocalyx*, é classificado como uma espécie pioneira de copa larga, de crescimento rápido, indicada para projeto de recuperação de áreas degradadas, por ser uma planta heliófita e por sua facilidade de adaptação (LORENZI, 2002).

As plantas que apresentam estratégias mais aquisitivas, crescimento inicial mais rápido e menores densidades da madeira, são consideradas boas colonizadoras de áreas com distúrbios recentes ou perturbadas, isso porque possuem altas taxas fotossintéticas e produzem folhas com baixa longevidade, facilitando a perda em épocas de seca (KAGEYAMA; GANDARA, 2000; MISSIO et al., 2017).

Um dos elementos que contribui efetivamente para o aumento da atividade fotossintética é o nitrogênio, um elemento essencial na assimilação de carbono e base na composição dos ácidos nucleicos e na estrutura da Rubisco, proteína encontrada em grande quantidade nas folhas (WRIGHT et al., 2004). Quando encontrado em altas porcentagens na folha implica em altas taxas fotossintéticas e também contribui na formação de novos órgãos vegetais (AERTS; CHAPIN, 2000; HIKOSAKA, 2004; TAIZ; ZEIGER, 2004). A correlação positiva entre porcentagem de nitrogênio e taxa fotossintética também já foram descritas na literatura, corroborando os resultados encontrados nesse trabalho (SHIPLEY; LECHOWICZ, 2000).

De acordo com Aidar et al. (2003), as espécies aquisitivas e conservativas tem estratégias opostas de uso do elemento nitrogênio disponível nas folhas. As espécies classificadas como pioneiras vão possuir alta taxa de assimilação do elemento, enquanto as espécies tardias possuem menor conteúdo foliar e menor capacidade de assimilação de nitrogênio. Além disso, a relação C:N é diretamente influenciada pela disponibilidade de nitrogênio foliar, quando o acúmulo de nitrogênio é proporcionalmente mais alto que o de carbono gera uma baixa C:N, que está mais associada a espécies pioneiras do que com as tardias, ou com estrategias aquisitivas de uso de recursos (AIDAR et al., 2003).

A disponibilidade dos nutrientes, exceto do manganês, foram maiores nas plantas que apresentaram estratégias aquisitivas, justamente pela maioria estarem ligados a crescimento de partes vegetativas e desenvolvimento rápido, facilitando o estabelecimento e colonização dessas espécies no ambiente (MARSCHNER, 2012).

O potássio, o magnésio e o fósforo são nutrientes que apresentam alta mobilidade no floema (MARSCHNER, 2002). O potássio atua de forma direta na formação dos frutos e também na síntese dos carboidratos como o amido, sendo absorvido em maior quantidade pela planta na fase de formação dos órgãos vegetativos (MARSCHNER, 2002). O fósforo está ligado a processos fisiológicos que demandam alto investimento energético, tendo grande importância, por exemplo, crescimento de folhas (MARSCHNER, 2002). Pela sua alta mobilidade, é possível remobilizar esses nutrientes quando a folha senesce, reduzindo a perda desse elemento após abscisão foliar/ queda de folhas, nesse processo (KUMAR; PANDEY, 1979; EPSTEIN; BLOOM 2006). Já o cálcio, zinco e ferro são nutrientes com baixa mobilidade o que reduz sua remobilização (MARSCHNER, 2002).

O Espectro da Economia Foliar mostra uma relação direta entre nitrogênio foliar e fósforo foliar e, inversa com o carbono foliar (WRIGHT et al., 2004). Esse mesmo padrão também foi encontrado nesse trabalho.

Podemos reconhecer um *trade-off* bem estabelecido entre o CMSF e a AFE, sendo um dos padrões principais demonstrado pelo Espectro da Economia Foliar (WRIGHT et al., 2004). Plantas com características mais conservativas, geralmente investem em folhas mais coriáceas com menor área foliar específica, mais resistentes e com mais lignina (FOSTER, 2001; DAHLGREN et al., 2006).

Plantas que apresentam maiores valores de AFE tem baixo custo de produção de folhas, portanto investem menos em tecidos e elementos estruturais, como lipídios e investem mais em superfície e área foliar (CRAINE et al., 2001). Essas plantas tendem a possuir folhas mais delgadas e com ampla superfície potencializando a atividade fotossintética, beneficiando as plantas que estão localizadas em ambientes com alta incidência de luz solar que assimilam mais rapidamente o CO₂ e possuem rápido crescimento das estruturas com caule e raízes, facilitando o estabelecimento nesses locais (REICH et al., 1999; ILLENSEER; PAULILO, 2002).

Geralmente, as espécies de madeira densa também apresentam folhas menores com menor AFE (MALHADO et al., 2009, BARALOTO et al., 2010) contribuindo para uma melhor adaptação a pouca disponibilidade de água e uma maior eficiencia em seu uso (WRIGHT et al., 2004), além disso, quando dominam o dossel, onde ficam expostas a condições microclimáticas mais severas, como a ação do vento, demandam folhas mais resistentes e mais estruturadas (SOUZA et al., 2017).

O eixo 2 da PCA 1 também separa as espécies de acordo com as estratégias de uso de recursos, porém esse eixo teve predominância das características funcionais relacionado às folhas (tamanho, estrutura) e a taxa de fotossíntese. Na parte superior mais a direita podemos perceber a predominância das espécies *Cecropia holeuca* e *Cecropia pachystachya*, que são espécies que

apresentaram maiores áreas foliares e também maiores taxas de Amax, indicando alta capacidade fotossintética, mais central temos a *Miconia budlejoides* e *Tapirira guianensis* com maiores espessuras foliares.

As *Cecropias* são espécies conhecidas por serem grandes pioneiras e possuírem estratégias aquisitivas no uso de recursos (ALMEIDA, 2016), são plantas que tem uma copa curta, mas apresentam folhas largas. As *Cecropias sp.* se correlacionam positivamente com área foliar, por terem folhas de lâminas grandes. Quanto maior for o tamanho da folha, maior é a superfície foliar o que facilita a absorção de luz (OSNAS et al., 2013). Uma área foliar maior também implica em maior produtividade primária, mais eficiente em produzir os fotoassimilados e maior taxa de fotossíntese (CORNELISSEN et. al, 2003).

A espessura foliar vem sido associada a maior quantidade de tecidos estruturais, mas nesse caso temos uma correlação positiva da espessura foliar com a área foliar, indicando que as lâminas foliares maiores também são mais espessas para as espécies estudadas.

O espessamento maior nas folhas, associado com maiores taxas de fotossíntese, pode ser atribuído ao incremento de camadas de parênquima paliçádico, com cloroplastos abundantes, contribuindo significativamente para o aumento da capacidade fotossintética (OGUCHI et al., 2005). Outra causa do espessamento em folhas, pode ser explicada pelo armazenamento de água; folhas com mais parênquima lacunoso podem ser mais espessas (ROSSATTO; KOLB, 2013). Essa adaptação desempenha um papel evolutivo na sobrevivência das plantas, especialmente durante períodos de disponibilidade hídrica reduzida (LAMONT; LAMONT, 2000).

Na parte inferior do eixo 2 da PCA 1, temos *Senegalia polyphylla*, que é classificada como secundária inicial, apresentando maior teor de manganês.

O manganês é um nutriente que apresenta pouca mobilidade com isso, é acumulado nas folhas conforme o envelhecimento, sendo encontrado, portanto, em maiores proporções em folhas mais velhas (MARSCHNER, 2002). As espécies conservativas apresentaram alta concentração de manganês, evidenciando o investimento em folhas de longa duração.

As características funcionais vêm apresentando um padrão global em relação ao uso de recursos nos ecossistemas tropicais (MISSIO et al., 2016). Porém pela alta flexibilidade dos traços e necessidade de adaptação das espécies frente a mudanças climáticas ou filtros ambientais, é possível que a mesma espécie se comporte se forma diferente em relação ao uso de recursos, em locais com condições opostas (ROZENDAAL et al., 2006).

Disposição dos fragmentos em relação às variáveis bioclimáticas

Como esperado, apesar dos fragmentos estarem inseridos num mesmo bioma (Mata Atlântica), há uma grande separação devido às condições climáticas e posição geográfica em que estão inseridos. Isso ocorre devido a grande distância física entre vários deles, que vai em direção contrária a Serra do Mar, sentido Leste-Oeste.

Os fragmentos mais próximos da Serra do Mar, também são fragmentos que se relacionam positivamente com a precipitação e com a altitude, portanto podemos inferir que são fragmentos com maiores altitudes e com maior frequência e taxa de chuvas, favorecendo assim, um clima mais ameno e úmido nesses locais. Já os fragmentos mais distantes da Serra do Mar apresentam características inversas, possuindo maiores variações e taxas de temperatura com baixa precipitação, deixando o clima mais quente e seco.

Sendo assim, de acordo com os resultados das bioclimáticas, os fragmentos se separam em dois grandes grupos distintos, um com maiores altitudes de clima mais ameno e úmido, composto pelos fragmentos F01, F02, F04, F06, F08 e F11 e, outro grupo com clima quente e seco, composto por F05, F07, F09, F10, F12, F13 e F14. O F03 ficou fora do agrupamento geral, se mostrando um fragmento distinto dos demais em relação ao clima predominante, sendo intermediário aos dois extremos.

Vários estudos mostram que as condições climáticas, principalmente a temperatura e precipitação, vão refletir o conjunto de estratégias das espécies locais definindo a composição de espécies (KORNDÖRFER et al., 2015). Nesse sentido, é importante frisar que essas condições abióticas podem ser determinantes para a predominância das características funcionais, uma vez que esses padrões não ocorrem aleatoriamente nas espécies dos fragmentos.

Como anteriormente constatado por Cardinelli (2020), avaliando esse mesmo conjunto de dados, a distância geográfica dos fragmentos contribui efetivamente para a diferença na composição florística dos mesmos, sendo que fragmentos mais próximos apresentaram, em geral, uma maior similaridade de espécies e famílias arbóreas. O que pode ser explicado pela dificuldade na dispersão das sementes entre fragmentos muito distantes geograficamente ou sem conectividade (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; PERES-NETO; LEGENDRE, 2010).

No grupamento realizado por Cardinelli (2020) os fragmentos 1, 2, 4, 6 e 8 estão correlacionados positivamente com N do solo e com maior altitude, ademais, os fragmentos 4 e 6 estão associados mais especificamente à florestas mais jovens. Esse padrão reforça os resultados encontrados nesse trabalho, visto que esses mesmos fragmentos, possuem alta precipitação e temperaturas mais amenas e também se posicionam em locais com maiores altitudes.

A altitude é um fator que impacta diretamente na composição de espécies, além disso, há uma relação contrária entre a altitude e a riqueza de espécies, à medida que o gradiente altitudinal se intensifica, diminui a riqueza de espécies (JOLY et al., 2012).

Já os fragmentos 3, 5, 7, 9, 12, 13 e 14, de acordo com Cardinelli (2020), estão correlacionados a florestas mais antigas e com alta taxa de razão C/N do solo, o que já era esperado considerando as condições climáticas apresentadas nos resultados do nosso trabalho, onde esses fragmentos se relacionam fortemente com temperaturas mais altas e baixas taxas de precipitação, sugerindo que predominassem espécies mais aquisitivas, de retorno mais rápido, ocasionadas pela menor disponibilidade de recursos. Esses fragmentos também se correlacionam negativamente com a altitude, se localizando geograficamente em áreas mais planas que o outro agrupamento.

Quando comparado aos demais fragmentos, percebemos que geograficamente o F03 é o mais isolado e distante não havendo nenhuma conectividade com os demais, o que contribui para que seja o mais distinto em relação às variáveis climáticas.

Em nosso trabalho o F10 se apresenta em um grupo diferente em relação ao encontrado por Cardinelli (2020), reafirmando que a composição de espécies não é exclusivamente determinada pelo clima e posição geográfica, mas também por outros fatores como, por exemplo, o solo, que nesse caso é mais arenoso e com menor razão C/N (CARDINELLI, 2020). Porém, os resultados nos mostram que a distância, clima e atitude são as principais variáveis de separação desses fragmentos.

Separação e disposição dos fragmentos em relação às características funcionais

O Grupo 1, se correlacionou positivamente com a C:N foliar e com alta densidade da madeira, o que evidencia que a composição desses fragmentos é de espécies, majoritariamente, com estratégias funcionais mais conservativas. Além disso, a maioria desses fragmentos está inserido em um clima de temperaturas mais amenas e maior taxa de precipitação, favorecendo espécies conservativas que acumulem folhas mais estruturadas, já que geralmente, plantas com alto C:N se encontram em solos mais pobres em nutrientes (ZHANG et al., 2020).

Apesar do F07 e F14 se localizarem do lado contrário a Serra do Mar, possuindo um clima e precipitação mais desfavorecida, eles estão correlacionados com uma alta densidade da madeira. Considerando os resultados de Cardinelli (2020), eles são fragmentos mais antigos de floresta, portanto, também se espera que haja plantas com idade sucessional mais avançada, com predomínio de caraterísticas estruturais como, alta densidade da madeira, folhas com mais carbono,

maior conteúdo de massa seca foliar e que sejam mais eficientes no aproveitamento dos recursos disponíveis (LENNOX et al., 2018).

O Grupo 2, é principalmente correlacionado positivamente com a CWM.AFE, o que sugere que o conjunto de espécies dominantes desses fragmentos vão possuir características funcionais mais aquisitivas. De acordo com Cardineli (2020), em alguns desses fragmentos, tem uma predominância das famílias Euphorbiaceae, Fabaceae, Salicaceae, o que corrobora com os resultados de baixa correlação com o C:N foliar.

As famílias Fabaceae e Euphobiaceae são representadas predominantemente por um conjunto de espécies que detêm em suas características, estratégias funcionais mais aquisitivas, possuindo folhas com alta proporção de N em detrimento de um baixo índice de tecidos estruturais (REICH, 2014). Plantas com essas características apresentam baixo valor da relação C:N foliar, devida a alta quantidade de nitrogênio disponível na folha, além disso são plantas que se adaptam melhor a ambientes com solos mais ricos e que possuem nutrientes em abundância (CREWS, 1999; MCKEY, 1994).

As Fabaceaes são amplamente distribuídas em vários biomas, além de ser uma das famílias mais dominantes e representativas nas florestas atlânticas (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; GEI et al., 2018), nesses fragmentos não é diferente, sendo a família mais expressiva em todos. As espécies dessa família se destacam das demais, por se sobressaírem nos mecanismos de colonização de ambientes, principalmente naqueles que sofreram perturbação; e também por possuírem facilidade no processo de dispersão de sementes, em sua maioria anemocórica (FERREIRA et al., 2007).

Além do conjunto de atributos fisiológicos e fenológicos que favorecem o estabelecimento, crescimento e sobrevivência dessas espécies em vários locais com diferentes graus de perturbação, ainda pode-se destacar que a família possui uma gama de espécies fixadoras de N, resultado evolutivo da associação simbiótica com rizóbios fixadores de nitrogênio atmosférico (MCKEY, 1994).

Essa associação simbiótica contribui para que a serapilheira produzida por essas plantas, seja abundante em nitrogênio, acelerando a decomposição da matéria orgânica e favorecendo o aparecimento de outras espécies que também necessitem de alta demanda de nitrogênio para o seu desenvolvimento, cooperando com a regeneração natural nesses ambientes (SZEFER et al., 2017).

O Grupo 3 se correlacionou negativamente com densidade da madeira, apesar disso, apenas o F13 possui espécies com características mais aquisitivas. Nesse grupo estão o F04 e F06 que são fragmentos mais conservativos, porém eles se correlacionam com baixa CWM.DM por estarem em áreas com expressiva altitude e também pela composição de espécies.

O F04 e F06 tem alta predominância e densidade de *Tibouchina pulchra*, que é uma espécie classificada como secundária inicial, com floração rosa, típica da Serra do Mar e caracterizada por fazer uso dos recursos de forma mais conservativa (AIDAR, 2000). O favorecimento da predominância dessa espécie nesses fragmentos está ligado não só a sua característica sucessional, que geralmente, faz com que ela ocupe ambientes florestais mais jovens e com recente regeneração, mas também esta associada ao hábito de vida dessa espécie, que ocorre preferencialmente, em áreas com clima mais ameno, alta taxa de precipitação e maiores altitudes (WAGNER et al., 2020).

Apesar do F13 também possuir plantas associadas à alta CWM.AFE, ele não possui predominância e nem é representado por uma única espécie ou família, diante disso, podemos apenas inferir que o conjunto de espécies desse fragmento faz uso dos recursos disponíveis de forma mais aquisitiva.

Os resultados mostram que as condições de relevo e topografia foram determinantes para constituir comunidades de espécies tão diferentes dentro de um mesmo bioma. Sendo as comunidades vegetais uma soma dos traços funcionais das espécies com as variações climáticas e filtros ambientais a que estão submetidas (CHAZDON, 2016).

CONCLUSÃO

Concluimos que em locais com temperatura mais amena e maior volume de precipitação, as condições ambientais propícias favoreceram a presença de espécies com características mais conservativas. Esses ambientes oferecem uma estabilidade climática e uma oferta regular de recursos, incentivando a adaptação de plantas com estratégias conservativas, as quais podem prosperar nas condições mais constantes e favoráveis, otimizando a eficiência no uso de recursos.

Além disso, podemos concluir que as espécies avaliadas exibem uma notável variação de características funcionais, delineando estratégias distintas e opostas. Desde espécies nitidamente aquisitivas até aquelas claramente conservativas. Essa constatação ressalta a importância da avaliação das características funcionais para compreender as estratégias na aquisição de recursos, proporcionando entender mais sobre a composição do estrato arbóreo na comunidade vegetal.

A análise das características funcionais não apenas enriquece nosso entendimento do funcionamento local, mas também se revela fundamental para orientar planos e projetos de restauração e conservação nos diversos habitats. Ao considerar a variabilidade das estratégias adotadas pelas espécies, torna-se possível implementar medidas mais eficazes e personalizadas, contribuindo para a preservação da biodiversidade.

A localização geográfica, temperatura e precipitação desempenham papéis fundamentais como filtros ambientais, exercendo uma influência direta na composição de espécies e na adoção de estratégias aquisitivas ou conservativas. Esses fatores atuam como determinantes significativos, resultando em variações dentro de um mesmo bioma. A interação complexa entre os elementos geográficos e climáticos contribui para a diversidade adaptativa das plantas, refletindo-se em diferentes conjuntos de estratégias em resposta ao ambiente em que estão inseridas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AERTS, R.; CHAPIN, F. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. **Advanced Ecolological Research**, v. 30, p. 1-67, 2000.

AIDAR, M. P. M. et al. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. **Plant Cell & Environment**, v. 26, p. 389-399, 2003.

AIDAR, M.P.M. Ecofisiologia das estratégias de utilização de nitrogênio em árvores da floresta neotropical. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas, 2000.

ALMEIDA, D. S. Alguns princípios de sucessão natural aplicados ao processo de recuperação. *In*: ALMEIDA, D. S. **Recuperação ambiental da Mata Atlântica**. 3. ed. Ilhéus, BA: Editus, 2016. 200 p.

ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.

APAZA-QUEVEDO, A. et al. Elevation, topography and edge effects drive functional composition of woody plant species in Tropical Montane Forests. **Biotropica**, v. 47, p. 449-458, 2015.

BARALOTO, C. et al. Variação de características funcionais e estratégias de amostragem em comunidades de plantas ricas em espécies . **Função. Eco.**, v. 24, p. 208-216, 2010.

BFG. Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). **Rodriguesia**, v. 69, p. 1513–1527, 2018.

CARDINELLI, L. S. Heterogeneidade ambiental e distúrbio antrópico condicionam a estrutura arbórea e a ciclagem de carbono e nitrogênio na mata atlântica do vale do rio paraíba do sul, sp. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - UNICAMP, Campinas - SP, 2020.

CHAVE, J. et al. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Global Change Biology**, v. 20, n. 10, p. 3177–3190, 2014.

CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.

CHAZDON, R. L. **Renascimento de florestas:** regeneração na era do desmatamento. São Paulo: Oficina de Textos, 2016.

CHEN, L. et al. Tree growth traits and social status affect the wood density of pioneer species in secondary subtropical forest. **Ecology and Evolution**, v. 7, n. 14, p. 5366-5377, 2017.

CORDONNIER, T. et al. Managing tree species diversity and ecosystem functions through coexistence mechanisms. **Annals of Forest Science**, v. 75, n. 3, p. 65, 2018.

CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335-380, 2003.

CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal **California**. **Ecological Monographs**, v. 79, p. 109-126, 2009.

CRAINE, J. M. et al. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. **Oikos**, v. 93, p. 274-285, 2001.

CREWS, T. E. The Presence of Nitrogen Fixing Legumes in Terrestrial Communities: Evolutionary vs Ecological Considerations. **Biogeochemistry**, v. 46, n. 1/3, p. 233–246, 1999.

DAHLGREN, C. P. et al. Marine nurseries and effective juvenile habitats: concepts and applications. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 312, p. 291–295, 2006.

DONOVAN, L. A. et al. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26(2), p. 88-95, 2011.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. Nutrição mineral de plantas, princípios e perspectivas. Trad. Maria Edna Tenório Nunes Londrina: Editora Planta, 86p., 2006.

FERREIRA, A. P. et al. Uso de leguminosas arbóreas fixadoras de nitrogênio na recuperação de áreas degradadas pela mineração de areia no polo produtor de Seropédica/Itaguaí. Seropédica: Embrapa; CNPAB, 2007. (Comunicado Técnico, 236).

FOSTER, M. S. Rhodoliths: between rocks and soft places. J. Phycol., v. 37, p. 659–667, 2001.

GEI, M. et al. Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. **Nature Ecology & Evolution,** v. 2, n. 7, p. 1104–1111, 2018.

GRATANI, L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. **Advances in Botany**, v. 313, p. 1-17, 2014.

HACKE, U. G. et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, v. 126, p. 457–461, 2001. https://doi.org/10.1007/s004420100628.

HIJMANS, R. J. et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, n. 15, p. 1965–1978, 2005.

HIKOSAKA, K. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. **Journal of Plant Research**, v. 117, p. 481-494, 2004.

ILIC, J. D. et al. Woody density phase 1—state of knowledge. National carbon accounting system. Technical Report 18. Australian Greenhouse Office, Canberra, Australia. **International Forestry Review**, 17(S2), 2000.

ILLENSEER, R.; PAULILO, M. T. S. Crescimento e eficiência na utilização de nutrientes em plantas jovens de *E.edulis* Mart. sob dois níveis de irradiância, nitrogênio e fósforo. **Acta Botânica Brasílica**, n. 4, v. 16, 2002.

ISHIDA, K. et al. Influence of tannins from Stryphnodendron adstringens on growth and virulence factors of Candida albicans. **Journal of Antimicrobial Chemotherapy**, v. 58, p. 942–949, 2006.

- JOLY, C. A. et al. Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata Atlântica do sudeste do Brasil ao longo de um gradiente altitudinal. **Biota Neotropica**, v.12, n.1, p.125-145, 2012.
- KAGEYAMA, P.; GANDARA, F. B. **Recuperação de áreas degradadas**. In Matas ciliares: Conservação e recuperação (R.R. Rodrigues & H.F. Leitão Filho eds). EDUSP/FAPESP, São Paulo, p. 249-270, 2000.
- KORNDÖRFER, C. L. et al. Assessing the potential of Araucaria angustifolia (Araucariaceae) as a nurse plant in highland grasslands of south Brazil. **New Zealand journal of botany**, v. 53, n. 1, p. 5-14, 2015.
- KUMAR, P.; PANDEY, R. M. Sampling for mineral content in leaves of guava cultivar 'Lucknow-49'. **Scientia Horticulturae**, v.11, n. 2, p.163-174, 1979.
- LAMONT, B.; LAMONT, H. Utilizable water in leaves of 8 arid species as derived from pressure-volume curves and chlorophyll fluorescence. **Physiologia Plantarum**, v. 110, p. 64-71, 2000.
- LAVOREL, S.; GARNIER, É. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional ecology,** v. 16, n. 5, p. 545-556, 2002.
- LENNOX, G. D. et al. Second rate or a second chance? Assessing biomass and biodiversity recovery in regenerating Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 24, n. 12, p. 5680–5694, 2018.
- LORENZI, H. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Vol I. Plantarum, Nova Odessa, 2002. Pp. 368.
- MALHADO, A. C. M. et al. Spatial trends in leaf size of Amazonian rainforest trees. **Biogeosciences Discuss.**, v. 6, p. 2125–2162, 2009.
- MARSCHNER, H. Mineral nutrition of higher plants. London: Academic, 2002. 889p.
- MCELWAIN, J. C. et al. Using modern plant trait relationships between observed and theoretical maximum stomatal conductance and vein density to examine patterns of plant. **New Phytologist**, v. 209, p. 94–103, 2016.
- MCGILL, B. J. el al.Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006.
- MCKEY, D. Legumes and nitrogen: The evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. In: SPRENT, J. I.; MCKEY, D. (Eds.). **Advances in Legume Systematics 5: The Nitrogen Factor.** [s.l.] Royal Botanic Gardens, Kew, 1994. p. 211–228.
- MISSIO, F. D. F. et al. Trade-offs and spatial variation of functional traits of tree species in a subtropical forest in southern Brazil. **iForest Biogeosciences and Forestry**, v. 9, n. 6, p. 855–859, 2016.
- MISSIO, F.D. F. et al. Atributos funcionais de espécies arbóreas em um fragmento de floresta ombrófila mista em Lages SC. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 1, p.215-224, 2017.
- MOUILLOT, D. et al. Rare species support vulnerable functions in high-diversity rcosystems. **PLoS Biol**, 11:e1001569, 2013. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001569

OGUCHI R, et al. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduos trees. **Plant Cell Environ**. v. 28, p. 916-927, 2005.

OKSANEN, J. et al. vegan: Community Ecology Package. R package. [s.l: s.n.].

OLIVEIRA-FILHO, A.; FONTES, M. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 793–810, 2000.

OSNAS, J. L. D. et al. Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum. **Science**, v. 340, n. 6133, p. 741-744, 2013.

PERES-NETO, P. R.; LEGENDRE, P. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 2, p. 174–184, 2010.

PEREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167–234, 2013.

PRADO-JUNIOR, J. A. et al. Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 3, p. 817-827, 2016.

REICH, P. B. et al. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. **Ecology**. v. 80, p. 1955-1969, 1999.

REICH, P. B. The world-wide 'fast–slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, 2014.

ROSSATTO, D.; KOLB, R.. Leaf anatomical traits are correlated with tree dominance in a Neotropical deciduous forest. **New Zealand Journal of Botany**, v. 51, p. 242–251, 2013.

ROZENDAAL, D. M. A. et al. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light, relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology,** v. 20, n. 2, p. 207-216, 2006.

SHIPLEY, B.; LECHOWICZ, M. J. The functional coordination of leaf morphology and gas exchange in 40 wetland plant species. **Ecoscience**, v. 7, p. 183 – 194, 2000.

SILVA, R. F. B. DA et al. Land Changes Fostering Atlantic Forest Transition in Brazil: Evidence from the Paraíba Valley. **The Professional Geographer**, v. 69, n. 1, p. 80–93, 2017.

SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (re) montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Bioscience Journal**, v. 28, p. 617-631, 2012.

STERCK, F. et al. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 108, n. 51, p. 20627-20632, 2011.

SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. **American Journal of Botany**, v. 94, p. 451–459, 2007.

SZEFER, P. et al. Determinants of litter decomposition rates in a tropical forest: functional traits, phylogeny and ecological succession. **Oikos**, v. 126, n. 8, p. 1101–1111, 2017.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia vegetal. Porto Alegre: Artmed, 2004. p.449-484.

TER STEEGE, H.; HAMMOND, D. S. Convergência de personagens, diversidade e perturbação em uma floresta tropical na Guiana. **Ecologia**, v. 82, p. 3197-3212, 2001.

VALERIANO, M. M. Modelo digital de elevação com dados SRTM disponíveis para a América do Sul. São José dos Campos: INPE, 2004.

VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 1991.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! Oikos, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.

WAGNER, F. H. et al. Mapping Atlantic rainforest degradation and regeneration history with indicator species using convolutional network. **PLOS ONE**, v. 15, n. 2, p. e0229448, 2020.

WEIHER, E. et al. Challenging Theophrastus: A Common Core List of Plant Traits for Functional Ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, p. 609-620, 1999.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.

YANG, Y. et al. De tipos funcionais de plantas a características funcionais de plantas: um novo paradigma na modelagem da dinâmica global da vegetação. **Prog. Física Geografia. Ambiente Terra**. v. 39, p. 514-535, 2015.

ZAGATTO, E.A.G et al. Manual de análises de plantas e águas empregando sistema de injeção em fluxo. CENA/USP. Piracicaba, São Paulo. 45pp. 1981.

ZHANG, J. et al. Environmental filtering of species with different functional traits into plant assemblages across a tropical coniferous-broadleaved forest ecotone. **Plant and Soil,** v. 380, n. 1, p. 361–374, 2014.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela suplementar 1: Valores de média ponderada extraídos para cada fragmento. CWM.AFE corresponde a média ponderada da área foliar específica. CWM.CN corresponde a média ponderada da razão C/N. CWM.DM corresponde a média ponderada da densidade da madeira.

Fragmentos	CWM.AFE	CWM.CN	CWM.DM
01F	10,29	15,09	0,51
02F	10,05	19,78	0,55
03F	8,33	20,03	0,60
04F	9,96	20,46	0,47
05F	10,73	17,99	0,56
06F	8,77	22,67	0,48
07F	10,27	20,74	0,59
08F	9,42	18,05	0,57
09F	10,44	18,03	0,57
10F	11,72	16,54	0,54
11F	9,45	21,79	0,63
12F	10,90	19,40	0,52
13F	10,64	20,13	0,44
14F	9,50	22,12	0,56

Tabela suplementar 2: Idade dos fragmentos. Bioclimáticas extraídas através do World Clim. Bio01 = temperatura média anual, Bio02 = intervalo diurno médio, Bio04 = temperatura sazonal, Bio05 = temperatura máxima do mês mais quente, Bio06 = temperatura mínima do mês mais frio, Bio07 = intervalo de variação anual de temperatura, Bio12 = precipitação anual, Bio15 = precipitação sazonal, Bio16 = precipitação do trimestre mais úmido, Bio17 = precipitação do trimestre mais seco, Altitude.

Fragmento	Idade	Altitude	Bio1	Bio2	Bio5	Bio6	Bio7	Bio12	Bio15	Bio16	Bio17
F1	floresta_jovem	916,00	17,40	10,70	25,20	7,40	17,80	1583,00	62,00	737,00	127,00
F2	floresta_antiga	912,50	17,20	10,60	24,90	7,30	17,60	1626,00	61,00	751,00	134,00
F3	floresta_jovem	915,50	17,70	11,10	25,60	7,40	18,20	1451,00	67,00	696,00	100,00
F4	floresta_jovem	1152,00	15,50	10,80	23,00	5,15	17,85	1750,00	60,50	807,00	148,00
F5	floresta_antiga	748,00	18,60	10,60	26,30	8,70	17,60	1299,00	66,00	622,00	88,00
F6	floresta_jovem	1021,50	16,70	10,60	24,40	6,70	17,70	1729,50	60,00	789,00	150,00
F7	floresta_antiga	768,50	18,70	10,70	26,30	8,70	17,60	1345,00	68,00	652,00	89,00
F8	floresta_antiga	1030,50	17,05	10,90	24,85	6,95	17,90	1586,00	63,00	743,00	123,00
F9	floresta_jovem	684,00	18,90	10,60	26,60	9,00	17,60	1295,00	67,00	618,00	87,00
F10	floresta_antiga	683,50	18,70	10,60	26,40	8,75	17,65	1325,50	67,50	640,00	89,50
F11	floresta_antiga	785,00	17,70	10,70	25,50	7,70	17,80	1489,00	64,00	702,00	112,00
F12	floresta_antiga	751,00	18,50	10,70	26,10	8,40	17,70	1351,00	68,00	654,00	91,00
F13	floresta_antiga	823,50	18,00	10,30	25,60	8,30	17,30	1301,00	65,00	620,00	96,00
F14	floresta_antiga	763,00	18,70	10,90	26,60	8,50	18,10	1362,00	68,00	663,00	86,00

Tabela suplementar 3: Características funcionais de 86 espécies de 14 fragmentos de Mata Atlântica.

Espécies	AF	AFE	CMSF	EF	K	P	Zn	Mg	Fe	Ca	Mn	\mathbf{C}	N	C/N	Rd,a	Amax,a	Asat,a	DM
Actinostemon concolor	20,86	17,86	0,18	0,28	8,98	1,64	32,33	3,08	118,67	17,52	371,33	42,03	2,57	16,42	2,04	20,28	7,23	0,49
Amaioua intermedia	29,19	9,66	0,38	0,24	6,99	0,96	5,80	1,38	101,80	2,61	94,60	45,04	2,28	20,42	-1,16	14,28	6,59	0,67
Anadenanthera colubrina	39,08	8,26	0,20	0,11	7,88	4,19	30,88	2,25	113,13	7,42	532,94	48,63	3,60	13,96	-0,60	18,79	6,29	0,56
Andira fraxinifolia	98,82	8,19	0,31	0,22	4,66	0,97	15,09	1,21	225,25	3,54	675,15	47,47	2,56	20,01	-0,68	14,26	4,78	0,65
Annona cacans	52,32	15,72	0,24	0,14	3,82	1,37	22,00	3,12	127,00	24,88	68,00	45,17	3,08	14,71	-1,45	23,40	9,43	0,37
Aspidosperma camporum	41,88	5,73	0,27	0,30	6,84	0,78	19,33	3,99	92,67	9,79	1148,00	48,10	2,12	22,81	-0,90	17,47	4,14	0,64
Aspidosperma subincanum	24,01	21,16	0,15	0,19	11,86	1,19	30,88	5,18	151,36	10,38	1444,80	45,44	2,65	17,53	-0,93	14,53	6,97	0,65
Asteraceae sp2	37,22	11,29	0,17	0,37	5,37	0,55	26,67	1,87	140,93	6,94	660,00	43,78	2,49	17,64	-2,12	21,74	7,59	0,47
Bauhinia longifolia	26,53	7,44	0,34	0,21	5,09	0,57	38,00	1,60	95,33	7,95	1708,00	44,81	2,39	18,89	-0,75	16,08	6,21	0,70
Brosimum guianense	26,90	12,31	0,24	0,23	11,08	2,44	25,70	2,92	86,52	7,71	701,92	44,12	2,96	15,15	-1,47	16,57	4,94	0,62
Brosimum sp	15,57	9,97	0,27	0,24	7,01	1,01	24,67	4,97	94,67	10,31	802,00	42,76	2,36	18,28	-1,08	17,25	8,82	0,64
Casearia gossypiosperma	18,78	15,03	0,27	0,17	10,75	1,32	59,17	3,11	156,47	6,42	950,33	46,88	2,90	16,32	0,26	19,67	6,62	0,59
Casearia sylvestris	30,46	9,59	0,35	0,22	13,30	2,05	52,00	2,24	132,00	2,96	1157,00	46,29	3,29	14,08	-0,64	15,75	6,45	0,62
Cassia ferruginea	59,05	13,71	0,25	0,14	8,14	1,20	20,40	2,45	107,00	9,89	306,20	49,26	2,92	16,85	0,60	19,03	7,34	0,64
Cecropia hololeuca	245,02	9,97	0,19	0,31	7,61	0,91	21,45	2,60	127,82	9,04	105,45	45,52	2,64	17,49	-1,17	23,68	12,23	0,21
Cecropia pachystachya	218,99	8,90	0,17	0,61	14,28	2,42	24,00	3,48	346,50	10,98	84,50	43,11	4,12	10,64	0,80	25,87	13,84	0,27
Clethra scabra	49,27	8,31	0,33	0,26	8,88	5,80	43,45	3,36	131,09	8,38	822,00	46,23	1,70	27,84	-0,87	16,00	6,65	0,41
Copaifera langsdorffii	26,52	8,22	0,29	0,21	4,89	0,77	28,08	1,93	78,80	3,37	408,00	47,69	2,38	20,37	-1,53	18,92	6,30	0,62
Copaifera trapezifolia	22,14	7,05	0,25	0,15	4,89	1,36	57,33	2,37	114,00	5,43	1138,00	48,94	2,23	22,05	-1,67	21,79	5,29	0,56
Cordia sellowiana	52,41	8,71	0,25	0,39	12,23	3,15	34,73	2,43	112,58	5,16	579,09	44,23	2,90	15,77	-0,54	25,16	12,10	0,41
Cordia trichotoma	45,55	12,02	0,26	0,30	8,31	1,23	61,33	7,47	154,67	35,25	69,33	39,53	2,98	13,27	-0,92	17,36	7,76	0,44
Croton floribundus	69,00	13,36	0,18	0,29	11,98	2,54	20,04	3,16	157,93	11,71	767,20	44,48	2,87	16,22	0,35	25,87	11,14	0,46
Croton piptocalyx	49,77	18,89	0,20	0,12	15,02	6,61	25,00	2,60	83,00	7,60	795,00	46,35	3,95	11,99	-1,73	27,86	12,14	0,39
Cupania oblongifolia	337,92	6,61	0,31	0,21	15,76	6,68	32,67	4,00	84,00	7,79	407,33	48,15	2,20	22,03	-1,31	15,06	4,71	0,51

Cupania tenuivalvis	53,49	7,57	0,35	0,21	5,96	0,92	26,18	1,95	105,64	4,52	973,00	50,12	2,10	24,91	-0,14	13,60	3,76	0,65
Cupania vernalis	188,72	9,27	0,24	0,21	11,90	1,40	42,52	2,42	103,16	6,85	902,90	48,17	2,38	20,55	0,14	18,18	6,35	0,55
Endlicheria paniculata	17,19	5,45	0,34	0,34	4,75	0,95	20,00	0,89	134,00	2,29	316,00	49,19	2,13	23,37	-1,22	21,52	9,13	0,66
Fabaceae sp1	32,26	8,30	0,25	0,17	4,28	1,16	20,00	1,88	56,00	3,28	162,00	51,57	1,67	30,86	-0,54	19,70	5,30	0,57
Ficus sp2	54,86	16,16	0,20	0,18	12,96	1,16	18,00	6,08	149,00	32,82	134,00	36,28	2,23	16,41	-0,80	16,14	8,92	0,41
Guapira opposita	24,98	14,61	0,21	0,26	15,21	1,84	30,98	4,43	113,24	12,41	1188,55	45,21	3,91	13,23	-0,97	13,78	5,30	0,51
Guatteria australis	18,30	8,30	0,32	0,21	6,59	1,88	18,60	2,14	139,40	6,94	563,60	46,63	1,89	25,53	-1,39	17,65	7,00	0,42
Gymnanthes klotzschiana	13,07	11,88	0,34	0,17	7,94	1,10	18,33	2,13	110,83	7,65	250,00	42,98	1,90	24,08	1,08	15,11	3,56	0,58
Handroanthus impetiginosus	143,74	18,65	0,18	0,19	13,71	1,31	87,00	3,57	112,50	8,27	824,50	47,29	3,36	14,34	-1,91	27,29	10,91	0,40
Hirtella hebeclada	54,03	7,96	0,28	0,25	9,60	5,33	20,00	3,52	64,00	11,39	28,00	43,22	1,39	31,06	-1,00	15,79	5,92	0,58
Humiriastrum dentatum	15,39	5,88	0,39	0,21	5,05	0,81	11,33	1,84	61,33	2,39	110,00	44,25	2,39	19,43	1,40	16,28	5,40	0,60
Ixora gardneriana	32,55	8,09	0,39	0,25	7,11	0,68	15,08	2,36	71,45	6,84	88,92	49,45	1,75	29,51	-1,25	13,37	3,45	0,76
Jacaranda puberula	794,01	8,73	0,16	0,20	7,19	2,61	36,00	1,64	206,50	3,40	168,00	48,94	4,51	11,00	-1,73	18,88	8,37	0,45
Lamanonia ternata	142,55	9,29	0,32	0,23	7,59	0,47	33,75	3,16	81,00	8,87	669,75	46,09	1,68	28,66	-1,05	15,32	7,19	0,52
Lauraceae sp2	18,72	7,99	0,38	0,20	4,43	0,74	11,17	1,40	71,32	4,28	242,67	48,50	2,91	18,24	0,26	19,33	6,30	0,60
Leucochloron incuriale	40,57	4,52	0,45	0,21	4,21	0,96	26,80	3,03	86,40	6,62	480,40	48,73	2,94	16,75	-1,78	22,30	8,16	0,69
Luehea candicans	66,29	14,45	0,33	0,16	9,90	1,09	23,00	3,14	171,00	19,70	682,00	43,03	2,27	19,06	-0,77	11,33	5,46	0,63
Luehea grandiflora	81,16	13,25	0,18	0,30	12,09	1,24	16,67	2,66	156,07	4,55	588,90	46,71	2,30	21,65	0,38	13,25	7,51	0,42
Mabea piriri	14,72	13,85	0,34	0,15	3,95	6,13	19,85	1,58	112,85	5,29	334,46	45,63	2,77	17,02	-1,01	12,24	3,54	0,55
Machaerium brasiliense	54,73	10,52	0,32	0,21	7,23	1,62	23,00	1,89	42,33	3,32	550,67	48,31	3,67	13,74	-0,91	14,62	3,91	0,62
Machaerium nyctitans	35,58	11,99	0,20	0,18	7,94	1,37	29,06	3,04	111,93	12,09	513,56	44,97	2,92	15,56	-0,52	17,59	6,12	0,58
Machaerium villosum	126,86	5,79	0,23	0,20	5,68	1,30	27,33	2,75	78,67	3,31	489,33	47,07	4,08	11,55	-1,29	20,65	9,22	0,51
Maclura tinctoria	54,22	16,61	0,25	0,23	6,55	1,15	20,00	3,99	104,00	34,44	249,33	42,56	2,89	15,99	-1,60	18,93	6,55	0,45
Magnolia ovata	29,24	6,16	0,19	0,25	2,36	1,05	26,00	9,49	36,00	10,14	68,67	47,85	1,77	27,33	-1,80	23,62	9,03	0,53
Malouetia cestroides	25,71	15,09	0,20	0,22	5,24	0,70	23,33	5,80	216,67	12,47	2120,00	49,11	3,38	14,80	-1,44	17,77	7,48	0,50
Maprounea guianensis	5,53	10,63	0,33	0,18	3,10	0,93	10,00	1,59	69,33	3,53	124,00	46,23	1,67	27,67	1,11	17,70	5,23	0,55
Matayba sp1	159,47	4,44	0,37	0,25	9,88	0,99	25,00	8,58	50,00	6,91	332,00	48,44	,	31,34	-1,38	14,78	4,61	0,62
Matayba sp2	88,79	9,70	0,31	0,15	7,89	1,56	25,33	2,60	110,67	5,71	862,67	42,78	2,78	15,60	0,11	17,96	5,71	0,51
Maytenus evonymoides	57,43	16,55	0,19	0,20	12,52	0,65	56,67	4,64	77,33	5,43	246,67	45,37	2,88	15,76	-1,56	21,34	8,47	0,55
Maytenus gonoclada	9,22	9,60	0,35	0,22	5,59	0,90	48,17	3,66	115,63	4,13	456,00	46,90	2,39	19,73	0,62	14,92	7,20	0,62
Miconia budlejoides	63,97	5,03	0,35	0,34	4,95	0,57	12,33	1,30	95,00	3,94	186,67	47,61	2,36	20,27	-0,93	30,59	12,10	0,72
Miconia cabucu	117,09	6,55	0,34	0,24	6,16	0,68	22,00	3,16	70,00	7,36	444,00	46,52	2,24	20,74	-0,66	22,38	11,70	0,59
Miconia sp6	79,29	9,34	0,31	0,20	4,72	6,01	64,33	3,96	145,33	12,44	645,33	43,32	2,40	18,48	-0,96	14,40	7,35	0,61
Miconia urophylla	16,39	7,18	0,23	0,21	4,43	0,80	14,00	1,17	138,67	4,44	378,67	44,54	3,36	13,41	-1,27	19,53	7,01	0,65
Miconia willdenowii	92,85	13,92	0,30	0,14	11,22	1,00	66,00	3,22	101,00	4,76	397,00	43,88	2,78	15,90	-0,93	22,97	9,82	0,61
Myrceugenia rufescens	10,42	6,76	0,35	0,34	5,43	0,73	14,00	2,26	160,33	4,34	244,33	46,69	1,69	27,76	1,13	19,77	6,34	0,57
Myrcia racemosa	9,14	7,40	0,42	0,20	4,06	0,60	21,60	2,25	94,40	5,05	994,80	44,77	1,62	27,79	-1,63	14,49	3,55	0,81

Myrcia tomentosa	31,30	7,19	0,57	0,31	4,80	0,74	20,00	2,71	112,67	4,80	466,67	42,24	1,68	25,27	-1,21	21,18	8,58	0,75
Myrsine coriacea	12,71	15,13	0,20	0,14	16,69	4,74	18,00	1,23	55,33	8,46	43,33	47,22	2,94	16,16	-1,58	28,25	12,70	0,49
Nectandra oppositifolia	59,42	6,19	0,50	0,27	6,35	2,97	17,33	2,14	75,33	7,08	322,33	48,71	1,80	27,31	-1,18	18,45	6,27	0,58
Ocotea nunesiana	26,82	7,66	0,36	0,22	1,88	0,89	24,00	8,20	36,00	7,71	234,00	50,11	2,12	23,64	-2,63	25,08	5,89	0,51
Ocotea sp8	16,69	3,73	0,47	0,32	4,04	0,72	20,00	1,07	126,67	6,80	737,33	49,40	2,16	22,84	-1,12	15,71	6,97	0,63
Pera glabrata	18,51	8,92	0,32	0,28	7,03	1,69	18,65	2,52	92,67	5,41	341,47	48,22	2,46	20,60	-1,61	15,70	5,01	0,56
Peritassa flaviflora	18,46	7,40	0,36	0,29	5,37	0,73	18,67	3,67	108,67	5,42	528,67	48,20	2,26	21,36	-1,39	20,76	4,42	0,73
Piptadenia gonoacantha	17,15	6,91	0,18	0,15	7,88	1,90	33,57	2,31	125,70	8,47	434,23	45,26	3,82	12,10	0,03	21,09	6,33	0,57
Piptadenia paniculata	83,34	9,70	0,32	0,15	5,42	1,11	26,80	2,67	117,20	9,86	804,00	47,06	3,33	14,38	-1,44	21,05	7,19	0,57
Piptocarpha macropoda	66,58	13,11	0,17	0,34	13,61	1,00	44,00	2,70	163,30	7,29	713,67	45,31	2,08	24,24	-1,68	22,46	8,46	0,42
Piptocarpha sp	91,38	12,32	0,13	0,25	18,28	6,49	36,80	1,81	81,33	5,31	940,00	43,92	2,46	17,94	-1,46	21,67	11,63	0,39
Pleroma raddianum	17,29	8,71	0,34	0,20	6,10	5,21	22,20	2,21	79,90	21,59	50,33	41,80	2,00	21,39	-1,34	24,92	11,08	0,48
Posoqueria latifolia	35,73	7,20	0,32	0,34	8,89	0,77	14,00	1,68	50,93	14,40	188,00	45,67	1,68	27,17	-1,26	20,94	7,33	0,61
Protium heptaphyllum	78,30	9,04	0,35	0,17	6,08	1,04	16,03	1,83	120,23	5,00	575,83	45,85	2,00	23,68	-1,11	12,40	4,05	0,54
Pseudopiptadenia leptostachya	70,59	11,07	0,22	0,20	6,56	0,82	17,33	2,90	126,76	9,63	623,33	43,81	2,35	19,47	-0,78	20,17	6,96	0,61
Qualea cordata	53,24	14,57	0,22	0,25	8,31	1,14	24,00	2,59	86,27	4,82	358,67	44,39	2,19	20,44	-1,02	10,58	4,23	0,57
Roupala montana	63,60	3,01	0,37	0,26	6,13	0,33	14,00	1,56	76,67	3,96	1574,00	48,00	1,04	46,32	-1,63	12,66	2,80	0,71
Savia dictyocarpa	9,63	17,67	0,27	0,17	4,93	1,44	19,88	1,93	100,57	3,01	237,38	47,24	2,57	19,22	-1,37	12,05	4,00	0,54
Senegalia polyphylla	71,29	8,93	0,20	0,09	9,80	1,32	14,00	2,20	102,00	11,56	1194,00	43,74	2,33	19,15	0,75	12,22	3,39	0,61
Syagrus romanzoffiana	102,32	6,75	0,46	0,23	7,52	1,28	19,89	1,75	146,16	3,24	592,00	46,40	2,41	19,75	-0,78	13,01	4,87	0,60
Tapirira guianensis	121,00	6,06	0,37	0,25	6,15	0,79	12,40	2,90	56,80	9,50	25,20	47,44	1,55	31,84	-1,64	21,52	10,28	0,48
Tapirira obtusa	244,03	7,63	0,28	0,27	5,13	0,48	21,20	2,70	67,60	9,89	31,60	47,12	1,59	29,71	-1,52	17,79	6,73	0,43
Tovomitopsis paniculata	38,30	8,08	0,24	0,32	4,75	0,93	47,50	2,35	56,20	9,53	450,00	47,07	2,01	23,71	-1,72	17,63	5,96	0,44
Virola gardneri	31,81	8,32	0,40	0,25	4,41	0,38	20,80	2,28	118,00	4,67	639,60	50,99	2,08	24,51	-1,18	14,44	5,77	0,54
Xylopia brasiliensis	6,21	11,91	0,33	0,16	6,78	1,64	24,94	2,91	106,24	9,04	754,35	47,13	2,89	17,83	-1,08	13,81	4,62	0,49

Capítulo 2 — Influência da paisagem e do efeito de borda na estrutura e riqueza de espécies arbóreas em fragmentos da Mata Atlântica

Resumo

O bioma Mata Atlântica é um dos mais ameaçados, sendo considerado um hotspot de biodiversidade. Apesar disso, vem sido amplamente fragmentado. A fragmentação é um processo causado em sua maioria, por ações antrópicas e o efeito de borda age como uma barreira, impactando diretamente nas dinâmicas ecossistêmicas. O tamanho do fragmento e sua matriz de entorno também afetam a conectividade, microclima e exposição das espécies aos efeitos adversos. Esse estudo tem como objetivo avaliar o impacto da fragmentação florestal, investigando as diferenças entre borda e interior em termos de estrutura, composição e riqueza da comunidade vegetal, e a influência da paisagem e matriz de entorno sobre esses fragmentos. A área de estudo fica localizada no Vale do rio Paraíba do Sul, sendo 28 parcelas, 14 montadas no interior dos fragmentos e 14 na borda. Foram medidos indivíduos arbóreos com diâmetro da altura de peito maior ou igual a 10 cm. Foram calculadas métricas de altura, diâmetro e riqueza de espécies da borda e do interior. Também foram medidas a área e formato de cada fragmento e quantificado a presença de vegetação nativa no entorno dos mesmos. Os fragmentos apresentaram diferença significativa entre borda e interior, sendo o interior local com maior número de indivíduos, maior riqueza de espécies e possuindo árvores mais robustas. Em contrapartida, a borda teve menor riqueza de espécies e árvores com menor investimento em estruturas, demonstrando ser um local de distúrbio. Áreas maiores e com maior vegetação nativa no entorno foram mais correlacionados com o interior, visto que áreas maiores podem abrigar um maior número e riqueza de espécies, já áreas com vegetação nativa em sua matriz de entorno, evitam ser diretamente afetadas pelo efeito de borda, mantendo um microclima mais ameno, protegendo mais o interior dos fragmentos e contribuindo para uma regeneração e estabelecimento de espécies. Já a borda foi correlacionada com a falta de vegetação nativa e com fragmentos menores, quanto menor o fragmento maior será a influência do efeito de borda, pois esses estão mais suscetíveis aos ventos, incêndios, podendo ser devastados por inteiro. Portanto, a conservação de fragmentos de diferentes tamanhos e condições são importantes para manter viável a biodiversidade, conectividade e serviços ecossistêmicos do Bioma.

Palavras-chave: Mata Atlântica, riqueza de espécies, efeito de borda, fragmentação.

Chapter 2 – Influence of landscape and edge effect on the structure and richness of tree species in fragments of the Atlantic Forest

Abstract

The Atlantic Forest biome is one of the most threatened, being considered a hotspot. Despite this, it has been largely fragmented. Fragmentation is a process mostly caused by human actions and the edge effect acts as a barrier, directly impacting ecosystem dynamics. The size of the fragment and its surrounding matrix also affect connectivity, microclimate and species exposure to adverse effects. This study aims to evaluate the impact of forest fragmentation, investigating the differences between edge and interior in terms of structure, composition and richness of the plant community, and the influence of the landscape and surrounding matrix on these fragments. The study area is located in the southern Paraíba Valley, with 28 plots, 14 assembled inside the fragments and 14 on the edge. Tree individuals with diameter of chest height greater than or equal to 10 cm were measured. Metrics of height, diameter and species richness of the edge and interior were calculated. The area and shape of each fragment were also measured and the presence of native vegetation in their surroundings was quantified. The fragments showed a significant difference between the edge and interior, with the interior being places with a greater number of individuals, greater species richness and having more robust trees. On the other hand, the edge had lower species richness and trees with less investment in structures, proving to be a site of disturbance. Larger areas with greater native vegetation in the surroundings were more correlated with the interior, since larger areas can shelter a greater number and richness of species, while areas with native vegetation in their surrounding matrix avoid being directly affected by the edge effect, maintaining a milder microclimate, protecting the interior of the fragments and contributing to the regeneration and establishment of species. The edge was correlated with the lack of native vegetation and smaller fragments. The smaller the fragment, the greater the influence of the edge effect, as these are more susceptible to winds and fires, and can be completely devastated. Therefore, the conservation of fragments of different sizes and conditions is important to maintain the Biome's biodiversity, connectivity and ecosystem services viable.

Keywords: Atlantic Forest, species richness, edge effect, fragmentation.

INTRODUÇÃO

A Mata Atlântica é detentora de uma grande riqueza em biodiversidade vegetal e animal e, também é um dos biomas mais ameaçados, sendo um dos hotspots de biodiversidade (MYERS et al., 2000). Desde a colonização europeia, a Mata Atlântica vem sofrendo uma série de desmatamentos, que se intensificaram no último século devido à expansão agrícola e a urbanização, gerando uma fragmentação acentuada desse bioma (SILVA et al., 2019). A fragmentação de habitats pode ser causada de duas formas: natural ou antrópica, porém na maioria das vezes a ação antrópica tem sido a maior causadora dos danos (TABARELLI et al., 2006). O processo de fragmentação é capaz de comprimir, reduzir e isolar partes do mesmo bioma, anteriormente contínuo, assim alterando drasticamente as dinâmicas ecossistêmicas e populacionais das florestas nativas e culminando na perda da biodiversidade (FAHRIG, 2003; WATLING; ORROCK, 2010).

Um dos resultados desse processo é o efeito de borda, que é a formação de uma barreira física, gerando uma brusca mudança do interior do fragmento florestal para a matriz de entorno, a qual modifica o microclima e aumenta a exposição das plantas a luz e as correntes de vento, além de dificultar a dispersão entre os fragmentos e aumentar a competição e predação (LAURANCE; CURRAN, 2008; TABARELLI et al., 2010). Essas alterações podem impactar diretamente na composição e distribuição de espécies da cobertura vegetal, intensificando o surgimento de espécies arbóreas pioneiras (TABARELLI et al., 2010) e, até mesmo influenciando nos aspectos estruturais e físicos da comunidade vegetal, como no diâmetro basal (LOPES et al., 2011).

Esse processo de fragmentação é tido como um fator de seleção, podendo ocasionar a perda de riqueza, uma vez que, é necessária a adaptação das espécies vegetais e animais a essas novas condições e limitações para colonizarem e se desenvolverem nessa área de distúrbio (RIZZINI, 1997). Portanto, espécies mais raras ou espécies que precisam de condições específicas de habitat para se desenvolverem podem ser extintas desses locais, diminuindo os nichos e impactando outras espécies do ecossistema (TURNER, 1996).

Outro conjunto de fatores ligados diretamente à perda de diversidade são o tamanho, circularidade ou forma, distância e conectividade dos fragmentos (KORMAN, 2003). Fragmentos com menor área e mais isolados dos demais tendem a ter menor diversidade de espécies do que fragmentos maiores e mais próximos (TABARELLI et al., 2004). O isolamento e falta de conectividade dificulta a dispersão de propágulos e movimentação da fauna entre fragmentos, além disso, a área pequena possibilita maior exposição a novos distúrbios que podem devastar toda a área restante (LAURANCE et al., 2002).

Em fragmentos maiores, as perturbações da borda e vulnerabilidade aos fatores diminuem, já que o interior é mais protegido e maior que a borda, facilitando a re-colonização desse ambiente, permitindo assim, que as espécies secundárias venham pouco a pouco adentrando a borda novamente (LAURANCE et al., 2002; LIMA; ROCHA, 2011).

A matriz de entorno do fragmento também é um fator determinante, quanto mais antropizada for a vizinhança em que o fragmento esta inserido, maior será a intensidade do efeito de borda (LINDENMAYER; FISCHER, 2006). Nesses casos, ela age como uma barreira afetando a conectividade entre os fragmentos, portanto a localização dos fragmentos não é só influenciada pela distância geográfica entre eles, mas também pela matriz de entorno que pode prejudicar as funções biológicas e facilitar a entrada de espécies não nativas (LAURANCE, 2008).

Se a matriz de entorno for nativa ou arbórea, ela pode servir como um habitat alternativo, onde as espécies animais podem buscar refúgio ou alimento e, até mesmo se consolidarem nessas áreas (DRISCOLL et al., 2013). Ademais, alguns tipos de matrizes, como as relacionadas às culturas agrícolas e campos, facilitam a disseminação de incêndios e pragas, dificultando mais ainda o restabelecimento das funções ecológicas desse habitat (GANZHORN, 2003).

Vários estudos já são capazes de comprovar os efeitos da fragmentação, como a diferenciação de interior e borda dos fragmentos. Portanto, é importante investigar e compreender o comportamento e as respostas dos habitats frente aos distúrbios, para que possamos desenvolver projetos melhores e mais adequados para preservação, mitigação e restauração de ambientes (WILSON et al., 2016).

Objetivos

O objetivo desse trabalho foi avaliar como a fragmentação florestal interfere na estruturação e funcionamento da Mata Atlântica, avaliando como borda e interior dos fragmentos difere em relação à estrutura das espécies arbóreas, composição e riqueza da comunidade arbórea, e até que ponto a forma e o tamanho do fragmento influenciam nessas diferenças.

Hipóteses:

- Os fragmentos maiores apresentam maior número indivíduos e riqueza de espécies.
- As bordas dos fragmentos apresentam plantas com valores menores em área basal e de altura em decorrência da influência dos distúrbios e efeito de borda.
- Fragmentos com matrizes florestais no entorno apresentam seu interior mais

conservado e com maior riqueza de espécies do que fragmentos circundados por áreas agrícolas.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Localização e caracterização da área de estudo

Foram estudados quatorze fragmentos de Mata Atlântica que se encontram na região do Vale do rio Paraíba do Sul, conforme descrito no Capítulo 1, dentro do material e métodos, item 1.

2. Delineamento amostral

Foram utilizadas, para esse estudo, 28 parcelas fixas com tamanho de 10 m x 250 m (2500 m^2) cada, sendo 14 montadas no interior e outras 14 na borda dos quatorze fragmentos.



Figura 1: Fragmentos com marcações das parcelas de interior e borda. a = Fragmento 1, b = Fragmento 4, c = Fragmento 6, d = Fragmento 3, e = Fragmento 9, f = Fragmento 2, g = Fragmento 5, h = Fragmento 12, i = Fragmento 10, j = Fragmento 8, k = Fragmento 7, l = Fragmento 13, m = Fragmento 14, n = Fragmento 11 (CARDINELLI, 2020).

3. Levantamento florístico

Conforme descrito no Capítulo 1, dentro do material e métodos, item 3.

A identificação das espécies foi realizada sempre ao menor nível taxonômico possível.

Os indivíduos arbóreos com diâmetro a altura do peito (DAP) maior ou igual a 10 cm de diâmetro foram identificados e foram obtidos seus perímetros a altura do peito (PAP) medido com o auxílio de uma fita métrica. A altura dos indivíduos arbóreos também foi estimada.

4. Estrutura da floresta e riqueza de espécies

Para descrever e caracterizar a estrutura florestal da borda e interior do fragmento, avaliamos 4 variáveis para cada habitat: altura mediana das árvores (H) em metros, diâmetro mediano da altura do peito (DAP) em centímetros, percentil 95 da altura superior (H₉₅) em metros, percentil 95 do diâmetro superior (DAP₉₅) em centímetros. O percentil 95 representa os dados que se concentram abaixo dos 95% do valor total da amostra. Diferente da média, o percentil 95 evita a influência de valores extremos (*outliers*), utilizando os valores mais comuns à amostra, contribuindo para uma visão mais real da comunidade vegetal.

Para descrever a diversidade de espécies, determinamos a riqueza de espécies tanto na borda quanto no interior dos fragmentos e avaliamos a riqueza de espécies raras (Srar, a partir de uma amostra aleatória de 54 árvores, sendo este número encontrado de acordo com a parcela com menor número de árvores). Essas variáveis foram calculadas utilizando o pacote "vegan" (OKSANEN et al., 2017) por meio do software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, R, 2017).

5. Tamanho e forma do fragmento florestal

A área de cada fragmento foi estimada através Google Earth Pro, onde foi feito o recorte das delimitações dos fragmentos, mantendo uma altura de um ponto de vista fixo de 2500 m.

O índice de circularidade (IC) indica o quão arredondado o fragmento é, quanto mais próximo de 1, mais circular ele é, quanto mais próximo o valor do IC for de zero, mais alongado e disforme ele será (SILVÉRIO NETO et al., 2015).

O formato do fragmento foi calculado pelo índice de circularidade (IC) (CHATURVEDI, 1926 *apud* de OLIVEIRA et al., 2005):

$$IC = \frac{40000 \times \pi \times A}{P^2}$$

Onde, a letra A representa a área do fragmento em hectare (ha) e P representa o perímetro do polígono medido em metros (m).

Considerando que o valor de IC igual a 1 corresponde a um fragmento no formato de um círculo exato, quanto mais próximo de 1, o valor resultante do índice, mais circulares os fragmentos serão.

6. Análises estatísticas

Para cada parâmetro de borda e interior, a distribuição normal e homogeneidade dos dados foram determinadas com o teste de Kolmogorov-Smirnov. Para os testes a posteriore foi utilizado HSD de Tukey com 5% de significância e teste t de Student.

Foi feito o recorte dos fragmentos usando o Google Earth Pro, com esses recortes foi possível extrair a matriz de entorno e classificar utilizando o MapBiomas, dividindo em dois grupos, nativa ou não nativa.

Foi realizada uma Análise de Redundância (RDA), primeiramente separando os centroides entre os dois ambientes (borda e interior), visando ordenar e correlacionar as variáveis que contribuem de maneira significativa para explicar a variação dos atributos bióticos (riqueza de espécies, tamanho e número de indivíduos) em função dos abióticos (matriz de entorno, tamanho e forma do fragmento), utilizando a função forward.sel do pacote adespatial do software R (BLANCHET et al., 2008). Foi feito o ornamento das variáveis e as RDAs rodadas novamente, com o teste de significância por meio da ANOVA com 999 permutações (BORCARD et al., 2011).

RESULTADOS

Relação da borda e interior com aspectos físicos dos fragmentos e com características das plantas

A Análise de Redundância mostra os centroides de borda e interior separados no eixo (Figura 2-a), mostrando que esses parâmetros formam grupamentos realmente diferentes. As variáveis quantitativas como Mediana de H, Média de DAP, número de indivíduos, riqueza de espécies e rarefação de espécies se mostram mais correlacionadas com os fragmentos do interior (Figura 2-b). Já no terceiro painel da figura podemos observar que o tamanho do fragmento e a vegetação nativa no entorno se correlacionam mais com o interior, já a circularidade e vegetação não nativa com a borda (Figura 2-c).

No último painel da figura vemos uma separação dos fragmentos por cores, indicando que há algum outro fator influenciando na separação dos fragmentos em dois grupos, provavelmente a localização geográfica e topografia podem ser esse separador.

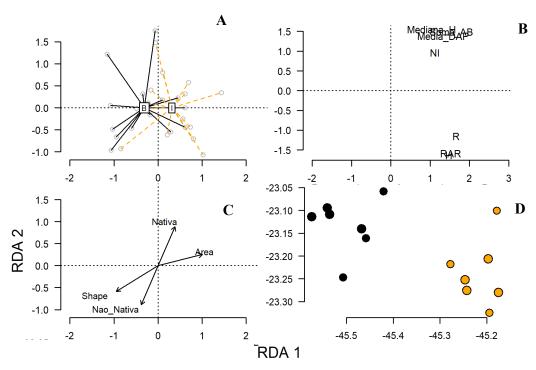
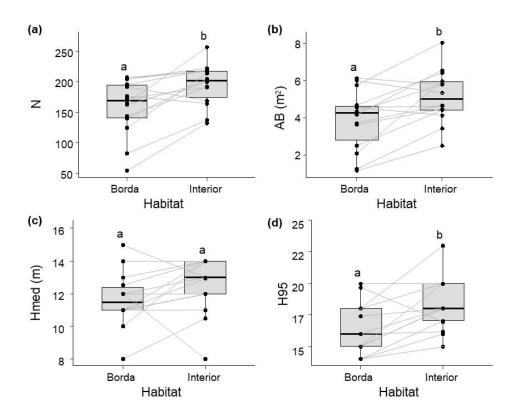


Figura 2: Análise de Redundância dos fragmentos. a) Separação dos fragmentos em dois grupos, onde B é a borda e I é o interior; b) Ordenamento das características físicas das plantas em função da localidade; c) Ordenamento das características dos fragmentos em função da borda e interior; d) Separação dos fragmentos por localização geográfica, bolinhas pretas indicam fragmentos mais longe da Serra do Mar, bolinhas laranjas fragmentos mais próximos da Serra do Mar.

Comparação entre borda e interior dos fragmentos

As parcelas do interior do fragmento florestal apresentaram número de indivíduos (NI), área basal (AB), 95 percentil dos diâmetros de caule dos indivíduos (DAP₉₅) e 95 percentil das alturas das árvores (H₉₅) significativamente maior do que as parcelas da borda do fragmento florestal. Sendo assim, os atributos estruturais foram maiores nas parcelas de interior dos fragmentos do que na borda. Já a altura mediana da árvore (Hmed) e o diâmetro mediano do caule da árvore (DAPmed) não apresentaram diferenças significativas entre o interior e a borda do fragmento (Fig.3).

Em relação aos índices de riqueza de espécies (R) e rarefação de espécies (Srar), também foram encontrados valores significativamente superiores nas parcelas do interior do fragmento (Fig. 3).



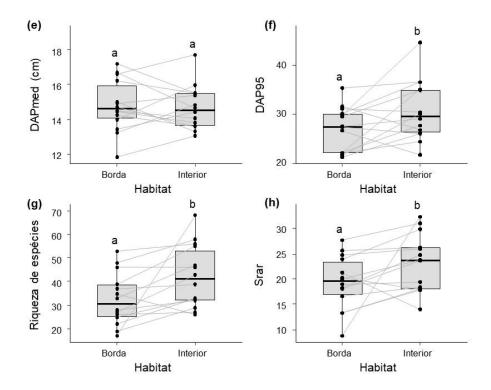


Figura 3. Comparação de parâmetros estruturais e de diversidade de espécies entre habitats de borda e interior. Letras diferentes gráficos indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey (p<0,05). As linhas representam comparações de variáveis entre borda e interior do mesmo fragmento florestal. N: número de indivíduos; AB: área basal; Hmed: altura mediana das árvores; H95: 95 percentil das alturas dos indivíduos; DAPmed: diâmetro mediano dos caules dos indivíduos; DAP95: 95 percentil dos diâmetros de caule dos indivíduos e Srar: riqueza de espécies rarefeita (amostragem aleatória de 54 árvores).

Os resultados encontrados indicam diferenças significativas entre os habitats de interior e borda de um mesmo fragmento florestal, evidenciando assim, a forte influência do efeito de borda sobre esses fragmentos.

Quanto à área basal, diâmetro de caule superior a 95 percentil (DAP₉₅) e altura superior a 95 percentil (H₉₅) é observado um padrão, uma vez que outros estudos como o de Lima-Ribeiro (2008) e de Santana et al. (2021), também encontraram valores maiores no interior do fragmento florestal para essas métricas, corroborando a hipótese inicial desse estudo de que as árvores do interior do fragmento são maiores em altura e mais robustas, possuindo assim um maior diâmetro de caule, enquanto as árvores localizadas na borda possuem menor estatura e caules mais finos.

DISCUSSÃO

Já sabemos que a fragmentação das florestas pode levar a perda da riqueza de espécies, uma vez que, esse processo pode isolar áreas, atrapalhando a dispersão de sementes e troca genética, o que em casos mais drásticos, pode levar a extinção de espécies mais sensíveis ou raras (PIRES et al., 2006). Conforme nossa hipótese inicial, a riqueza de espécies e número de indivíduos foi significativamente maior no interior do que na borda dos fragmentos, evidenciando a influência negativa causada pelo efeito de borda, reafirmando a perda de riqueza nos ambientes de borda.

Outros trabalhos, também realizados em fragmentos de Mata Atlântica, como Silva et al. (2019) e Oliveira et al. (2015), também encontraram o mesmo padrão que nosso estudo, com interior apresentando maior riqueza e número de espécies do que a borda dos fragmentos de estudo.

As alterações nos ambientes de borda faz com que esses, desempenhem uma acentuada pressão seletiva sobre as espécies da borda, que ao contrário das espécies do interior do fragmento que já se encontram estabilizadas, buscam se readaptar frente às novas condições ambientais (OLIVEIRA; FELFILI, 2005). Nesse sentido, podemos entender que o interior desses fragmentos apresentaram mais riqueza de espécies e maior riqueza rarefeita, justamente, por estarem mais conservados e sofrendo menor influência dos ambientes externos à floresta do que os ambientes de borda.

O aumento da radiação solar nas bordas pode influenciar diretamente nas espécies mais sensíveis a luz e às altas temperaturas, dificultando o crescimento, estabelecimento de plântulas e germinação das sementes, sendo uma das principais causas de mortalidade, o que resulta em uma diminuição dos números de indivíduos sobreviventes e redução de espécies presente nas bordas dos fragmentos (MOURELLE et al., 2001). Sendo assim, o microclima diferenciado na borda e interior pode ser um fator de grande influência para determinar as espécies que compõe o fragmento, gerando essa disparidade de espécies florísticas quando comparadas em relação à comunidade inicial ou as espécies do interior (KAPOS et al., 1997, D'ANGELO et al., 2004).

Além disso, espécies mais raras com menor amplitude de ocorrência, podem ser mais vulneráveis e sensíveis às mudanças locais (MOURELLE et al., 2001). Muitas vezes as espécies vegetais evoluem para se adaptar a habitats específicos e, quando expostas a uma mudança brusca (disponibilidade de recursos, clima) podem não sobreviver, deixando de ocorrer nessa comunidade.

Também há fortes indícios de uma relação positiva entre número de indivíduos e riqueza de espécies em florestas tropicais, locais com maior número de indivíduos tende a ter maior riqueza de espécies (BROKAW; BUSING, 2000).

A dendrometria é uma análise primordial que auxilia diretamente nas pesquisas de estruturas florestais, sendo as medidas de altura, diâmetro e área basal, ferramentas usadas nas diferenciações e caracterizações de habitats (NASCIMENTO; LAURANCE, 2006).

Nossos resultados foram semelhantes a outros trabalhos como os de Chittibabu e Parthasarathy (2000) e de Schaadt e Vibrans (2015) que, em comparação das árvores de um mesmo fragmento, a área basal foi maior no interior do fragmento do que na borda. Esse resultado já era esperado, já que a área basal é uma característica que se correlaciona positivamente com acúmulo de biomassa, portanto árvores com maior área basal tendem a estar em comunidades com estágio sucessional mais avançado, essas, geralmente representadas por indivíduos de maior porte que habitam áreas mais estáveis (LORENZONI-PASCHOA et al., 2019).

Ao contrário do interior dos fragmentos que mantiveram suas espécies já adaptadas, a borda, afetada pelos distúrbios pontuais ou recorrentes, encontra-se em desequilíbrio, consequentemente as espécies vegetais investem em um crescimento mais rápido com pouco acúmulo de biomassa, resultando em uma área basal menor, a fim de sobreviver às condições adversas geradas (TABARELLI et al., 1999).

Além disso, os cortes prejudicam a área basal, podendo levar muitos anos para a árvore se recuperar estruturalmente (GOMES et al., 2004) e, a maioria das áreas de borda do nosso local de estudo fazem fronteira com áreas agrícolas e pastagens, portanto muitas dessas árvores das bordas podem ter sido aparadas ou cortadas drasticamente para evitar que dificultassem o uso das áreas para finalidades agrícolas, resultando em uma menor área basal.

As medianas de DAP e de H, não apresentaram diferenças significativas entre interior e borda, porém o percentil 95 dessas mesmas medidas foi maior no interior do que na borda dos fragmentos. Podemos inferir que a mediana pode estar sendo afetada por poucos indivíduos que não refletem a real média da comunidade, sendo poucos indivíduos bem mais altos que podem ser considerados outliers.

Nesse sentido, considerando as medidas de H95 e DAP95 em que houve diferença significativa e maiores valores no interior, corroborando com o padrão encontrado nos resultados de Lima-Ribeiro (2008), em que o interior dos fragmentos apresentou árvores mais desenvolvidas, sendo estas mais altas e mais robustas, com troncos mais grossos; já a borda, plantas com estatura mais baixa, troncos mais afinados e indivíduos mais jovens.

Essa diferença na estrutura florestal também pode ser explicada, tanto pela taxa de mortalidade (D'ANGELO et al., 2004; POORTER et al., 2010), que é elevada em decorrência do contato direto com o efeito de borda (corte, ventos, incêndios) causando a morte de indivíduos de maior porte e gerando danos severos ao dossel, quanto pela taxa de recrutamento, que apesar de

aumentar em grande parte da borda é dominada pelas espécies pioneiras, que germinam e se estabelecem mais rápido do que as tardias (LAURANCE et al., 1998; LAURANCE; CURRAN, 2008).

No ambiente de borda, a morte de indivíduos de grande porte resulta em uma diminuição considerável de AB, já o aparecimento de espécies pioneiras e invasoras resulta em indíviduos com menor DAP e H, quando comparados ao interior dos fragmentos, gerando uma evidente separação estrutural no estrato arbóreo desses dois ambientes.

O efeito de borda pode ser acentuado pela matriz de entorno, por exemplo, fragmentos que possuem em sua vizinhança áreas agrícolas ou áreas de pastagem, possuem suas bordas mais desprotegidas, ficando mais vulneráveis à ventos, devastações por incêndios e também aumento de temperatura (VIANA; PINHEIRO, 1998).

Os resultados encontrados nesse estudo mostram que o interior está correlacionado diretamente com a vegetação nativa no seu entorno, enquanto a borda se correlaciona com a falta dela. Outros estudos como o de Nascimento et. al (2006), mostram que o efeito de borda é diminuído de forma notável, quando há reflorestamento com eucalipto em sua volta. A vegetação nativa ajuda a diminuir as temperaturas e efeitos adversos, diminuindo assim, o efeito de borda atuante nos fragmentos, fazendo com que os fragmentos que sejam circundados pela vegetação nativa tenham seu interior e borda mais conservados.

Apenas dois fragmentos (F04 e F06) desse estudo se situam em áreas em que seu entorno tem grande parte de floresta nativa, sendo esses também os dois fragmentos mais próximos ao Parque Nacional da Serra do Mar. Os outros doze fragmentos tiveram seu entorno composto por uma porcentagem de área nativa somada à outra de área agrícola e/ou pastagem.

O fato dos fragmentos possuírem uma matriz de entorno de áreas usadas para cultivo de culturas e criação de gado atrapalha nos serviços ecossistêmicos desses ambientes, dificultando a ação normal dos agentes e animais polinizadores e dispersores (BUGONI, 2012), o que diminui a variabilidade genética da comunidade vegetal (KAGEYAMA et al., 1998). Além disso, essas atividades impactam diretamente nos atributos do solo, realizando o processo de compactação, causado pelo maquinário ou pelo pisoteamento dos animais, que diminui a aeração e a atividade dos microrganismos do solo; já o uso de pesticidas pode afetar a fauna e os nutrientes do solo, deixando esse solo empobrecido e dificultando o processo de regeneração natural.

A presença de uma matriz de entorno com vegetação nativa está associada a maiores fragmentos e atributos estruturais mais expressivos, indicando que esses fragmentos encontram-se em condições mais favoráveis de conservação.

Vários autores comprovam ser frequente a existência de uma maior abundância de fragmentos pequenos na Mata Atlântica, abaixo de 50 hectares (RODRIGUES, 1993; RANTA et al. ,1998).

O efeito de borda está altamente correlacionado com o formato e com a área do fragmento, de acordo com Primack e Rodrigues (2001), quanto menor em área e mais compridos, maior será o efeito que a borda exercerá sobre o fragmento.

O tamanho em área se correlacionou positivamente com as variáveis de riqueza, AB, NI, etc. Já era esperado que os fragmentos de maior tamanho também possuíssem mais riqueza de espécies vegetais, já que fragmentos maiores podem abrigar um maior número de espécies animais que por sua vez, são responsáveis por grande parte da dispersão de sementes (LAURANCE et al.; 2002; VERONESE, 2009).

A área do fragmento é extremamente importante para a riqueza de espécies, qualquer alteração relacionada à redução do seu tamanho, é capaz de desestruturar toda a dinâmica ecossistêmica presente, reduzindo e limitando as comunidades vegetais e animais a ponto de afetar nos nichos ecológicos, levando ao desaparecimento de espécies ou readaptação (HARRIS, 1984).

Quanto maior o tamanho do fragmento, menor será o efeito de borda sobre ele, uma vez que seu interior terá uma área maior protegida e será mais difícil ser atingido pelas alterações do microclima (ZUIDEMA et al., 1996). Em contrapartida, fragmentos menores, serão mais afetados pelo efeito de borda, já que sua borda fica consideravelmente mais perto do interior, sendo mais suscetível as mudança Laurance et al. (2002). Portanto, eventos adversos e perturbações podem vir a destruir por completo pequenos fragmentos, enquanto nos grandes fragmentos, a vegetação secundária pode se reestabelecer, recuperando esses locais (LAURANCE et al., 2002).

Apenas dois fragmentos se apresentaram levemente circulares, sendo o F07 com 0,8 e o F14 com 0,7 de IC, o restante dos doze fragmentos, apresentaram um baixo IC, apresentando um formato alongado.

De acordo com Silva et al. (2019), quanto mais circular um fragmento é, mais seu interior fica protegido do efeito de borda. Porém nesse trabalho, o IC por si só não foi determinante para que os fragmentos fossem menos suscetíveis aos efeitos de borda. Isso porque, os fragmentos que tiveram sua forma mais aproximada de um círculo, também são os menores, tendo em torno de 10 ha, enquanto o maior fragmento teve uma área de 247 ha. Sendo assim, a área foi decisiva e mais importante do que a circularidade do fragmento na composição de espécies e na diminuição do efeito de borda.

Considerando a quantidade de remanescentes florestais espalhados na paisagem, temos que, os fragmentos que possuem maior extensão com áreas de tamanho médio ou grande são

minoria, quando comparados aos fragmentos pequenos, que apesar de ocupar menor área total, possuem um grande número de exemplares (JESUS et al., 2019).

Apesar dos pequenos fragmentos possuírem menor riqueza (PELLENS et al., 2005), esses possuem alta significância ecológica, operando, muitas vezes, como corredores ecológicos, permitindo que animais transitem entre áreas, facilitando a dispersão de sementes, melhorando a variabilidade genética das comunidades e servindo como habitat para espécies que necessitam de locais que contenham características ambientais específicas para sua sobrevivência (FORMAN; GODRON, 1986). Considerando o estado de fragmentação da Mata Atlântica, a preservação das espécies desse bioma depende da conservação do maior número de remanescentes, independente do tamanho do fragmento (RIBEIRO et al., 2009).

CONCLUSÃO

De acordo com os resultados obtidos nesse trabalho, podemos concluir que há uma correlação clara entre a uma maior diversidade de espécies do interior dos fragmentos e uma maior área, acompanhada por uma vegetação nativa mais expressiva no entorno.

Os interior dos fragmentos de floresta apresentam maiores valores dos atributos estruturais dos indivíduos, riqueza e abundância de espécies, indicando serem ambientes mais propícios ao desenvolvimento e estabelecimento da biodiversidade a longo prazo.

Contrastando, os ambientes de borda estão associados a fragmentos menores, com entornos mais antropizados, apresentando espécies vegetais de menor porte e estatura, além de uma menor diversidade. Esses padrões sugerem que os filtros ambientais atuam de maneira mais direta na borda, limitando a ocorrência ou sobrevivência de algumas espécies nesses locais.

As diferenças em parâmetros funcionais e de diversidade entre borda e interior dos fragmentos florestais confirmam a ação adversa do efeito de borda sobre as áreas fragmentadas. Essa compreensão destaca a importância de abordagens específicas para a proteção das bordas e conservação dos interiores, visando à preservação eficaz da biodiversidade.

Além disso, a preservação e conservação dos remanescentes florestais não deve se ater apenas aos maiores fragmentos, mas também aos menores, que tem relevância e podem atuar na conectividade e abrigar de espécies específicas.

Conservar e manter o maior número de remanescentes e em diferentes locais é essencial para a manutenção da biodiversidade e variabilidade biológica, contribuindo assim, para promover ecossistemas mais resilientes e capazes de desenvolver os serviços ecossistêmicos de forma mais eficiente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BLANCHET, F. G. et al. Forward Selection of Explanatory Variables. **Ecology**, v. 89, n. 9, p. 2623–2632, 2008.

BORCARD, D. et al. GILLET, F.; LEGENDRE, P. **Numerical Ecology with R.** 1. ed. New York: Springer, 2011.

BROKAW, N.; BUSING, R. T. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, p. 183-187, 2000.

CHITTIBABU, C. V.; PARTHASARATHY, N. Attenuated tree species diversity in human-impacted tropical evergreen forest sites at Kolli hills, Eastern Ghats, India. **Biodiversity and Conservation**, v. 9, n. 11, p. 1493-1519, 2000.

D'ANGELO, S. A. et al. Inferred causes of tree mortality in fragmented and intact Amazonian forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 20, p. 243-246, 2004.

DRISCOLL, D. A. et al. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, p. 605-613, 2013.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 487-51, 2003.

FORMAN, R. T. T.; GODRON, M. Landscape ecology. New York: J. Wiley, 1986. 619 p.

GANZHORN, J.U. Habitat description and phenology. In: Setchell, J.M.; Curtis, D.J. (Ed.). **Field and laboratory methods in primatology**, Cambridge University Press, Cambridge, 2003. p.40-56.

GOMES, A. P. C. et al. Alteração estrutural de uma área florestal explorada convencionalmente na bacia do Paraíba do Sul, Minas Gerais, nos domínios de Floresta Atlântica. **Revista Árvore**, v.28, n.3, p.407-417, 2004.

HARRIS, L. D. The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. Chicago: University of Chicago. 1984. 229 p.

JESUS, J. B. et al. Fragmentação florestal em região semiárida no Nordeste do Brasil. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 39, p. 1-10, 2019.

KAGEYAMA, P. Y. et al. Consequências genéticas da fragmentação sobre populações de espécies arbóreas. **IPEF**, v. 12, n. 32, p. 65-70, 1998.

KAPOS, V. et al. Edge- related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. *In* **Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities** (W. F. Laurance & R.O. Bierregaard, eds.). Chicago University Press, New York, 1997. p.33-44.

KORMAN, V. Proposta de integração das glebas do Parque Estadual de Vassununga (Santa Rita do Passa Quatro, SP). 2003. 131 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Agroecossistemas) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2003.

LAURANCE, W. F. et al. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation biology**, v. 16, n. 3, p. 605-618, 2002.

LAURANCE, W. F. et al.. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. **Conservation Biology**, v. 12, p. 460-464, 1998.

LAURANCE, W. F.; CURRAN, T. J. Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: a review and synthesis. **Austral Ecology**, v. 33, n. 4, p. 399-408, 2008.

LAURANCE, W.F. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. **Biol. Conserv.**, v. 141, p. 1731-1744, 2008.

LIMA, R. N. S.; ROCHA, C. H. B. Técnicas de sensoriamento remoto e métricas de ecologia da paisagem aplicadas na análise da fragmentação florestal no município de Juiz de Fora – MG em 1987 e 2008. **Anais XV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto - SBSR**, Curitiba, PR, Brasil, 30 de abril a 05 de maio de 2011, INPE. p. 2067.

LIMA-RIBEIRO, M. S. Efeito de borda sobre a vegetação e estruturação populacional em fragmentos de Cerradão no Sudoeste Goiano, Brasil. **Acta Botânica Brasílica,** v. 22, p. 535-545, 2008.

LINDENMAYER, D. B.; FISCHER, J. Landscape change and habitat fragmentation. Washington: Island Press, 2006. 317 p.

LOPES, S.F. et al. Análise comparativa da estrutura e composição florística de Cerrado no Brasil central. **Interciência**, v. 36, n. 1, p. 8-15, 2011.

LORENZONI-PASCHOA, L. S. et al. Estágio sucessional de uma floresta estacional semidecidual secundária com distintos históricos de uso do solo no sul do Espírito Santo. **Rodriguésia**, v. 70, e02702017, 2019.

MARSCHNER, P. Mineral nutrition of higher plants. 3rd ed. London: Academics Press, 2012. 672 p.

MOURELLE, C. et al. Light occlusion at forest edges: an analysis of tree architectural characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 154, p. 179-192, 2001.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853, 2000.

NASCIMENTO, E. M.; LAURANCE, W. Efeitos de área de borda sobre a estrutura florestal em fragmentos de floresta de terra-firme após 13-17 anos de isolamento. **Acta Amazônica Manaus**, v. 36, n. 2, p. 183-192, 2006.

NASCIMENTO, M. C. et al. Mapeamento dos fragmentos de vegetação florestal nativa da bacia hidrográfica do Rio Alegre, Espírito Santo, a partir de imagens do satélite IKONOS II, **Revista Árvore**, v. 30, n. 3, p. 389-398, 2006.

OKSANEN, J. et al. vegan: Community Ecology Package. R package. [s.l: s.n.].

OLIVEIRA, E. C. L.; FELFILI, J. M. Estrutura e dinâmica da regeneração natural de uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**, v. 19, n. 4, p. 801-811, 2005.

OLIVEIRA, L. S. C. et al. Edge effect in Atlantic Forest Remnants in the watershed of the river Tapacurá, Perbambuco. Cerne, v. 21, n. 2, p. 169-174, 2015.

OLIVEIRA, M. L. R. et al. Equações de volume de povoamento para fragmentos florestais naturais do município de Viçosa. Minas Gerais. **Rev. Árvore**, v. 29, p. 213–225, 2005.

PELLENS, R. et al. Phylogenetic algorithms and the evolution of species communities in forest fragments. **Cladistics**, v. 21, p. 8-14, 2005.

PIRES, A. S. et al. Vivendo em um mundo em pedaços: efeitos da fragmentação florestal sobre comunidades e populações animais. In: ROCHA, C. F. D. et al. **Biologia da conservação: essências**. São Carlos: RiMa; 2006.

POORTER, L. et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytol.**, v. 185, p. 481–492, 2010.

PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. **Biologia da Conservação.** Londrina, Midiograf., p.55-67, 2001.

RANTA, P. et al. The fragmented atlantic rain Forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, p. 385-403, 1998.

RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

RIZZINI, C.T. **Tratado de Fitogeografia do Brasil** 2ª. ed. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições, 1997. 747 p.

RODRIGUES, E. Ecologia de fragmentos florestais no gradiente de urbanização de Londrina - **PR.** 1993.102 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia) — Universidade de São Paulo, São Carlos, 1993.

SANTANA, L. D. et al. Edge effects in forest patches surrounded by native grassland are also dependent on patch size and shape. **For. Ecol. Manag.**, v. 482, p. 118842, 2021.

SCHAADT, S. S.; VIBRANS, A. C. O uso da terra no entorno de fragmentos florestais influencia a sua composição e estrutura. **Floresta e Ambiente**, v. 22, n. 4, p. 437-445, 2015.

SILVA, A. L. et al. Classificação de fragmentos florestais urbanos com base em métricas da paisagem. **Ciência Florestal**, v. 29, n. 3, p. 1254-1269, 2019. SILVÉRIO NETO, R. et al. Caracterização da Cobertura Florestal de Unidades de Conservação da Mata Atlântica. **Floresta e Ambiente**, n. 22, v. 1, p. 32-41, 2015.

TABARELLI, M. et al. A Mata Atlântica do nordeste. In: Campanili, M. & Prochnow, M. (eds.). **Mata Atlântica - uma rede pela floresta**. RMA, Brasília, pp. 1-17, 2006.

TABARELLI, M. et al. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 91, p. 119-127, 1999.

TABARELLI, M. et al. Effects of pioneer tree species hyper abundance on forest fragments in northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v. 24, n. 6, p. 1654-1663, 2010.

TABARELLI, M. et al. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 1419–1425, 2004.

TURNER, I. M. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. **Journal of Applied Ecology**, v. 33, n. 2, p. 200-209, 1996.

VIANA, V. M.; PINHEIRO, L. A. F. V. Conservação da biodiversidade em fragmentos florestais. **Série Técnica IPEF**, v. 12, n. 32, p. 25-42, 1998.

WATLING, J.I.; ORROCK, J.L. Measuring edge contrast using biotic criteria helps defi ne edge eff ects on the density of an invasive plant. **Landscape Ecology**, v. 25, p. 69-78, 2010.

WILSON M. C. et al. Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. **Landsc. Ecol.**, v. 31, p. 219–227, 2016.

ZUIDEMA, P. A, et al. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. **Environmental Conservation**, v. 23, p. 290-297, 1996.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela suplementar 1: Valores de média de número de indivíduos (NI), média diâmetro da altura de peito (DAP), mediana diâmetro da altura de peito (DAP), percentil 95% do diâmetro da altura de peito (DAP_95), média da altura (H), mediana da altura (H), percentil 95% da altura (H), riqueza de espécies (RIQ) e riqueza rarefeita de espécies (RAR_54).

Frags	Habitat	Ni	Soma_AB	Média_DAP	Mediana_DAP	DAP_95	Mediana_H	H_95	RIQ	RAR_54
F01	Borda	144	2,49	14,33	13,44	21,22	11	15	22	13,28
F01	Interior	192	4,42	16,03	14,38	26,12	13	18	33	17,78
F02	Borda	176	4,52	16,50	14,70	29,54	14	20	53	27,65
F02	Interior	164	4,61	16,78	13,59	34,93	14	20	56	31,03
F03	Borda	83	1,23	13,27	11,80	22,24	11	14	26	20,26
F03	Interior	137	3,38	16,07	13,05	35,01	12	16	27	17,94
F04	Borda	207	6,15	18,30	17,18	31,25	15	20	25	13,22
F04	Interior	217	5,79	17,14	15,50	30,44	13	20	33	18,05
F05	Borda	173	4,65	17,09	14,89	30,06	13	17,4	35	21,29
F05	Interior	190	6,42	18,27	15,37	36,61	14	18	26	13,95
F06	Borda	195	3,68	14,98	14,45	22,24	12	16	17	8,705
F06	Interior	218	4,66	15,61	13,81	27,80	13	18	68	32,29
F07	Borda	54	1,12	15,76	14,99	22,03	12	14	19	19
F07	Interior	132	2,47	14,65	13,32	24,47	8	15	29	19,33
F08	Borda	204	5,99	17,83	16,21	31,57	12	19,7	46	24,74
F08	Interior	222	5,35	16,66	15,51	26,88	12	17	46	25,90
F09	Borda	192	4,15	15,60	13,98	29,84	11	18	37	19,99
F09	Interior	169	6,56	19,52	15,97	44,74	14	23	39	23,76
F10	Borda	162	3,62	15,88	14,49	27,53	8	14	33	18,26

F10	Interior	200	4,44	15,83	14,05	29,09	10,5	17,05	47	24,78
F11	Borda	165	4,33	17,36	16,67	27,45	11	16	48	25,61
F11	Interior	257	5,80	16,06	14,64	26,02	11	16,2	58	26,29
F12	Borda	140	5,75	19,65	16,59	35,40	12,5	18	39	23,91
F12	Interior	204	8,04	20,27	17,69	36,62	14	20	55	29,85
F13	Borda	124	2,05	14,02	13,22	21,64	10	15	27	18,13
F13	Interior	214	5,96	17,21	14,81	30,06	14	20	43	23,62
F14	Borda	205	4,54	15,90	14,22	26,61	11	15	28	16,57
F14	Interior	219	4,12	14,88	13,59	21,80	12	18	32	18,35

Capítulo 3 — Diversidade funcional em fragmentos de Mata Atlântica: comparação entre borda e interior em função de filtros ambientais

Resumo

A diversidade funcional tem grande relevância na compreensão abrangente do funcionamento de ecossistemas. Compreender essa diversidade é essencial para a análise aprofundada das estratégias adotadas pelas plantas. Métricas como riqueza, dispersão, divergência e equitabilidade funcional são fundamentais na avaliação da diversidade funcional, indicando adaptações ecológicas. Uma baixa diversidade funcional sugere forte influência de filtros ambientais nos ecossistemas, portanto avaliar quais são os filtros ambientais e como estão atuando é essencial para entendem uma comunidade. O tem como objetivo avaliar diversidade funcional em fragmentos, analisando as áreas de interior e borda em interação com filtros ambientais, a fim de, determinar se os filtros ambientais estão contribuindo na diferenciação entre esses ambientes e entender suas limitações na diversidade funcional das plantas. Utilizamos a linguagem R para extrair as métricas (FRic, Fdis, FDive FEve) e investigar a diversidade funcional, gerando modelos de interação com os filtros ambientais. Os modelos de interação revelaram que fragmentos maiores possuem maior diversidade funcional, especialmente em termos de riqueza funcional, abrigando maior número de espécies. No interior, as métricas de diversidade funcional foram superiores, indicando que a vegetação nativa contribui para ambientes mais amenos, com menor influência da fragmentação ou efeito de borda. O interior apresentou maior dispersão e divergência funcional, mostrando adaptação eficiente a nichos e recursos. A riqueza funcional também foi maior em ambientes de interior com vegetação nativa no entorno. A equitabilidade funcional no interior indicou um equilíbrio na distribuição das funções das espécies. Contrariamente, na borda, as métricas foram menores com maior entorno de vegetação nativa, sugerindo ambientes menos diversos. A vegetação nativa na borda pode limitar espécies mais relacionadas ao uso de recursos de forma aquisitiva, devido ao sombreamento, o que resulta em uma menor diversidade funcional na borda e uma maior homogeneização de funções e espécies ecológicas. Conclui-se que o interior exibe uma maior diversidade funcional em comparação com a borda, acentuando-se devido à influência significativa dos filtros ambientais. A borda, como já esperado, se apresenta mais sensível aos efeitos da fragmentação, apresentando menor diversidade funcional. Essa distinção entre os ambientes mostra a importância de compreender a dinâmica ecossistêmica específica nesses locais, contribuindo para uma compreensão mais abrangente do fragmento como um todo.

Palavras-chave: filtros ambientais, diversidade funcional, borda, interior.

Chapter 3 – Functional diversity in Atlantic Forest fragments: comparison between edge and interior as a function of environmental filters

Abstract

Functional diversity has great relevance in the comprehensive understanding of the functioning of ecosystems. Understanding this diversity is essential for an in-depth analysis of the strategies adopted by plants. Metrics such as richness, dispersion, divergence and functional equitability are fundamental in the assessment of functional diversity, indicating ecological adaptations. A low functional diversity suggests a strong influence of environmental filters on ecosystems, therefore evaluating which environmental filters are and how they are acting is essential to understanding a community. The objective is to evaluate functional diversity in fragments, analyzing the interior and edge areas in interaction with environmental filters, in order to determine whether environmental filters are contributing to the differentiation between these environments and understand their limitations in the functional diversity of plants. We used the R program to extract the metrics (FRic, Fdis, FDive FEve) and investigate functional diversity, generating interaction models with environmental filters. The interaction models revealed that larger fragments have greater functional diversity, especially in terms of functional richness, housing a greater number of species. Inland, functional diversity metrics were higher, indicating that native vegetation contributes to milder environments, with less influence from fragmentation or edge effects. The interior showed greater dispersion and functional divergence, showing efficient adaptation to niches and resources. Functional richness was also greater in interior environments with surrounding native vegetation. Functional equitability within the interior indicated a balance in the distribution of species functions. On the contrary, at the edge, the metrics were lower with a greater surrounding of native vegetation, suggesting less diverse environments. Native vegetation on the edge can limit species more related to the use of resources in an acquisitive way, due to shading. Resulting in lower functional diversity at the edge and greater homogenization of ecological functions and species. Based on the results, it is concluded that the interior exhibits greater functional diversity compared to the edge, which is accentuated due to the significant influence of environmental filters. The edge, as expected, is more sensitive to the effects of fragmentation, presenting less functional diversity. This distinction between environments shows the importance of understanding the specific ecosystem dynamics in these locations, contributing to a more comprehensive understanding of the fragment as a whole.

Keywords: environmental filters, functional diversity, edge, interior.

INTRODUÇÃO

A diversidade funcional é caracterizada pela variabilidade nas estratégias ecológicas das espécies em um ecossistema, desempenhando um papel fundamental nas condições de adaptação e funcionalidade desse sistema ecológico (TILMAN, 2001; VIOLLE et al., 2012). A compreensão da diversidade não é limitada apenas à riqueza de espécies, se estendendo em como pode ser o comportamento dessas espécies quando interagem às pressões seletivas do ambiente.

Conhecer a diversidade funcional permite-nos ir além da classificação das espécies, aprofundando e enriquecendo o entendimento das estratégias ecológicas específicas adotadas pelas plantas em resposta ao seu ambiente, permitindo identificar padrões e correlações mais específicas para cada ambiente (CIANCIARUSO, 2009).

A avaliação da diversidade funcional envolve métricas como riqueza funcional, dispersão funcional, divergência funcional e equitabilidade funcional, que proporcionam compreender melhor as adaptações ecológicas presentes na comunidade (MASON et al., 2005; PETCHEY; GASTON, 2006).

Segundo Mason et al. (2005) a riqueza funcional tem enfoque no número total de estratégias funcionais distintas ocorrentes em uma comunidade, quantificando a diversidade e a variedade funcional, quanto maior for a riqueza funcional, maior será a variedade de funções ecológicas. A dispersão funcional avalia a distribuição da variação das estratégias funcionais nas espécies, enquanto a divergência funcional evidencia as diferenças entre as características funcionais das espécies, considerando a abundância dessas espécies. Já equitabilidade funcional, considera o quão uniforme é a distribuição dessas estratégias dentro da comunidade. Essas métricas, quando aplicadas de maneira integrada, permitem avaliar a diversidade funcional em ecossistemas.

Uma baixa diversidade funcional sugere uma forte influência de filtros ambientais, indicando que as espécies que compõem essa comunidade estão mais adaptadas a condições específicas. Por outro lado, uma alta diversidade funcional indica heterogeneidade das características funcionais, facilitando a coexistência de espécies em vários nichos e ampliando as interações (SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012; MASON ET AL., 2013).

Os filtros atuam como determinantes na seleção e na sobrevivência das espécies, moldando as características funcionais que sobressaem em um determinado ambiente (GOTZENBERGER et al., 2012). Portanto, compreender a interação entre diversidade funcional e filtros ambientais é essencial para predizer como as comunidades vegetais respondem a mudanças ambientais e podem trazer uma nova visão para o funcionamento dos ecossistemas (PRIETO et al., 2014).

Com a atuação do efeito de borda, é esperado que haja diferentes respostas entre os ambientes borda e no interior, influenciados pela proximidade com ambientes antrópicos em junção atuação dos filtros ambientais (OLIVEIRA et al., 2004).

Autores como Laurance et al. (2002), Mcgarigal et al., (2002) e Chazdon (2014), mostram diferentes padrões que ocorrem nesses gradientes, dando ênfase em como a diversidade e características funcionais são alteradas. Além disso, a interação entre a vegetação nativa no entorno e as métricas de diversidade funcional é delineada por autores como Saunders et al. (1991), ressaltando a influência da conectividade ecológica na manutenção da biodiversidade funcional.

Outro ponto relevante é o impacto do tamanho do fragmento, um tema amplamente discutido na literatura. Autores como Fahrig (2003) e Haddad et al. (2015) destacam como fragmentos de diferentes tamanhos podem apresentar respostas distintas em relação à diversidade funcional. Fragmentos menores podem estar mais sujeitos a efeitos de borda, enquanto fragmentos maiores podem proporcionar condições mais estáveis para o desenvolvimento de comunidades funcionalmente diversas.

Diversos estudos destacam a importância de métricas específicas de diversidade funcional na análise da estrutura e dinâmica de fragmentos florestais. Autores como Loreau et al. (2001) e Diaz et al. (2007), enfatizam a relevância de métricas como riqueza funcional, equitabilidade funcional e dispersão funcional para avaliar como se estruturam as comunidades em termos funcionais.

Objetivos

Nesse contexto, esse estudo tem como objetivo avaliar se a diversidade funcional no interior e borda dos fragmentos difere entre si e como se comportam em relação aos filtros ambientais, considerando como filtro o tamanho da área e quantidade de vegetação no entorno do fragmento. O principal foco é investigar se o filtro ambiental desempenha um papel significativo na diferenciação entre esses dois ambientes e se exerce limitações sobre a diversidade funcional de plantas. Ao avaliar a importância do filtro ambiental, buscamos identificar se sua influência é determinante na configuração das estratégias funcionais das plantas, contribuindo assim para um entendimento mais aprofundado das dinâmicas ecológicas e das condições que moldam a diversidade funcional nesses ambientes.

Hipótese

- Os ambientes de interior são mais diversos funcionalmente.
- Os filtros ambientais, área e vegetação nativa no entorno, influenciam os ambientes, de forma que a matriz de entorno nativa contribui para manter melhores condições da diversidade funcional no ambiente.
- Fragmentos com áreas maiores também possuem maior diversidade funcional em sua comunidade vegetal.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Localização e caracterização da área de estudo

A área de estudo são quatorze fragmentos de Mata Atlântica que encontram-se na Região do Vale Paraíba do Sul, conforme descrito no Capítulo 1, dentro do material e métodos, item 1.

2. Delineamento amostral

Foram utilizadas 28 parcelas fixas, sendo 14 montadas no interior e outras 14 na borda dos quatorze fragmentos, conforme descrito no Capítulo 2, dentro do material e métodos, item 2.

3. Levantamento florístico

A identificação das espécies foi realizada sempre ao menor nível taxonômico possível.

Coleta e identificação conforme descrito no Capítulo 1, dentro do material e métodos, item 3.

4. Características funcionais

Para cada indivíduo foram avaliadas as características funcionais morfológicas, fisiológicas e de composição química, conforme descrito no Capítulo 1, dentro do material e métodos, item 4.

5. Média ponderada dos traços funcionais (CWM)

A partir das características funcionais foi calculada a média ponderada para cada parâmetro, gerando para cada fragmento dois resultados de CWM, um referente a borda e outro ao interior do fragmento, conforme descrito no Capítulo 1, dentro do material e métodos, item 4.9.

6. Área do fragmento (Ha)

O tamanho de cada fragmento foi calculado, conforme descrito no Capítulo 2, dentro do material e métodos, item 5.

7. Determinação da taxa de vegetação nativa no entorno

Para determinar o quanto, em porcentagem, o fragmento possuía de vegetação nativa em seu entorno, foi utilizado o Google Earth Pro e, posteriormente a classificação gerada pelo MapBiomas.

Usando o Google Earth Pro, foi feito um polígono delimitando a área de cada fragmento, usando as ferramentas do programa. Foi definido como raio de influência ambiental mais crítica do fragmento a metragem de 500 m a partir da borda. Foram geradas imagens aproximadas, a fim de capturar a vegetação, englobando cada fragmento e seu raio.

No MapBiomas foi inserido as imagens, extraídas e quantificadas as porcentagens de vegetação nativa no entorno de cada fragmento.

8. Métricas de diversidade funcional

A diversidade funcional da borda e interior de cada fragmento foi calculada utilizando quatro índices: riqueza funcional (FRic), divergência funcional (FDiv), equitabilidade funcional (FEve) e dispersão funcional (FDis).

A FRic vai representar a variedade funcional com base na amplitude das características funcionais, essa métrica não considera a abundância de espécies (VILLÉGER et al., 2008).

A FDis mede a distribuição das espécies no contínuo das características funcional, a FDiv indica a divergência entre as estratégias funcionais das espécies e a FEve mede a uniformidade

na distribuição das estratégias funcionais, essas três métricas levam em consideração a abundância e representatividade das espécies (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010).

9. Análises estatísticas

Para extrair as métricas, comparar médias e gerar modelos, foi utilizado a linguagem R, versão 4.3.0 (R Development Core Team, 2023).

Para comparar as métricas de diversidade funcional (FRic, FDis, FDiv e FEve) foram utilizados modelos lineares mistos no nível de significância (α) de 5%. O modelo foi gerado utilizando o pacote lme4 do programa R.

Os valores do tamanho da área foram logaritmizados e foi extraído a raiz quadrada dos valores de vegetação nativa, a fim de melhorar a visualização dos dados nos gráficos.

Para investigar a influência dos filtros na diversidade funcional da comunidade de interior e borda, consideramos duas abordagens:

- 1) A variação do tamanho dos fragmentos e sua interação com borda e interior.
- 2) A variação da quantidade de vegetação nativa no entorno dos fragmentos e sua interação com borda e interior.

Gerando assim, dois modelos de interação ambiental separados para cada métrica da diversidade funcional.

RESULTADOS

Diversidade funcional entre borda e interior relacionada com área (ha)

No modelo relacionando Fric com o tamanho da área, entre interior e borda do fragmento não houve diferença significativa de FRic entre si, porém em fragmentos com maior área a Fric foi maior, diferindo significativamente dos fragmentos menores (Figura 1).

A FEve, FDiv e FDis não apresentaram diferenças significativas nos modelos correlacionando borda e interior com área (ha). Mesmo sem apresentar diferenças significativas, os modelos podem ser explorados considerando seu padrão de comportamento entre o interior e borda considerando o aumento da área do fragmento.

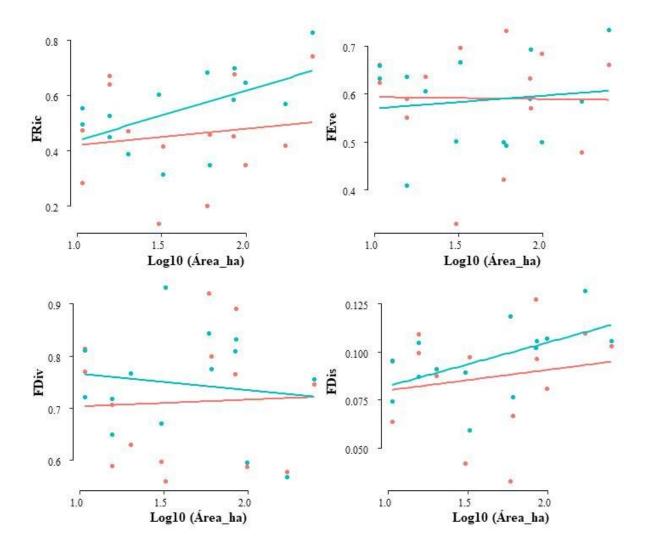


Figura 1: Modelos lineares mistos entre log10 (Área_ha) e as métricas diversidade funcional FRic (riqueza funcional), FEve (equitabilidade funcional), FDiv (divergência funcional) e FDis (dispersão funcional), considerando borda e interior dos fragmentos, onde a borda é representada pela cor vermelha e o interior, pela azul.

Já no modelo relacionando a matriz de entorno com as métricas funcionais, houve diferença significativa entre o interior e a borda com a variação da porcentagem de vegetação nativa presente na matriz de entorno (Figura 2). A FRic e Fdis tiveram um padrão parecido, aumentando no interior e diminuindo na borda à medida que aumenta a vegetação nativa no entorno.

FEve, apresentou uma constância nos interiores mesmo com a variação da taxa da vegetação nativa, já nas bordas, em fragmentos com maior vegetação nativa, ela se apresenta menor do que os que possuem menor taxa dela.

A FDiv foi a única métrica que apresentou diferença significativa apenas em relação a variação da taxa de vegetação nativa no entorno, apresentando valores maiores tanto na brda quanto no interior dos fragmentos em que tem mais vegetação nativa em seu entorno.

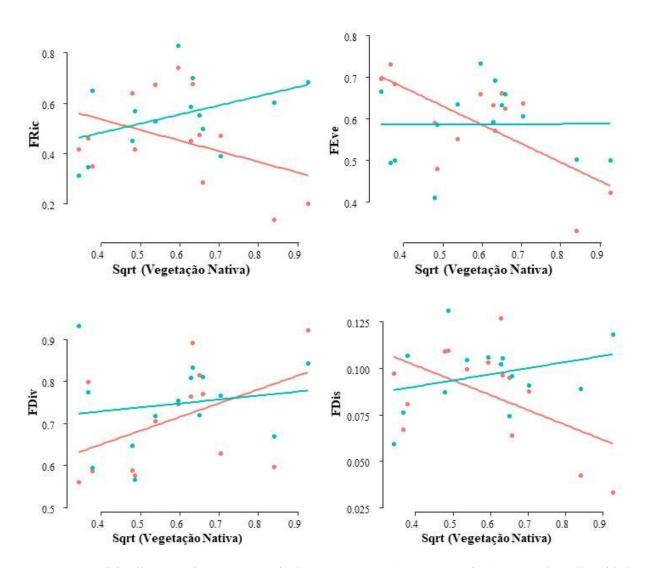


Figura 2: Modelos lineares mistos entre matriz de entorno - sqrt (Vegetação nativa) e as métricas diversidade funcional FRic (riqueza funcional), FEve (equitabilidade funcional), FDiv (divergência funcional) e FDis (dispersão funcional), considerando borda e interior dos fragmentos, onde a borda é representada pela cor vermelha e o interior, pela azul.

DISCUSSÃO

Diversidade funcional entre borda e interior em função da área (ha)

Os fragmentos de maior extensão também foram aqueles que apresentaram maior FRiq. Esse padrão corrobora com outros trabalhos, como Forman (1995) e Fahrig (2003), que discutem a importância do tamanho dos fragmentos na conservação da diversidade funcional.

Fragmentos que possuem áreas maiores, geralmente, têm uma maior amplitude de diversidade de habitats e recursos, o que favorece a entrada e ocupação desses locais por um maior número de espécies que desempenham diferentes estratégias no uso e aquisição dos recursos, o que culmina em uma maior riqueza funcional Fahrig (2003).

Além disso, os padrões de comportamento tendendo a um aumento nas outras métricas funcionais também contribuem para afirmar que os fragmentos maiores vão ser mais diversos funcionalmente do que os menores.

Diversidade funcional entre borda e interior em função da matriz de entorno

A Fric e Fdis foram maiores nos interiores, da maioria dos fragmentos, do que nas bordas. Em comparação, à taxa de vegetação nativa no entorno, os maiores valores de Fric, Fdis e Fdiv no interior foram naqueles com o entorno mais conservado.

O habitat de interior tende a se beneficiar com a maior quantidade de vegetação nativa em sua matriz circundante, isso porque, o efeito de borda é atenuado, proporcionando condições mais estáveis e homogêneas no interior, contribuindo assim para o aumento da riqueza funcional e a preservação das funções ecológicas (LAURANCE et al., 2002).

A matriz de entorno, principalmente de vegetação nativa, pode servir como uma fonte adicional de recursos e de habitats. Maior vegetação nativa de entorno já foi correlacionada em outros trabalhos com ambientes mais estáveis e diversos.

O comportamento da Fdiv sugere um ambiente mais constante ambientalmente, proporcionando um microclima mais ameno, promovendo assim a especialização funcional, contribuindo para o aumento da divergência funcional como estratégia evolutiva, a fim de otimizar seu desempenho (LAURANCE et al., 2002).

Bem atrelada esta a Fdis, que em ambientes mais equilibrados terá uma distribuição mais uniforme em relação às características funcionais, apresentando maior variedade de atributos na composição da comunidade.

A comunidade com maior diversificação funcional tem a capacidade de utilizar diferentes recursos no ambiente, maximizando a utilização dos nutrientes, luz e água (MASON et al., 2005). Essa especialização reduz a sobreposição no uso dos recursos, minimizando os efeitos da

competição direta entre as espécies e mantendo um maior número de espécies ecologicamente diferentes (VIOLLE et al., 2014).

Ao ocupar nichos distintos as espécies conseguem coexistir no mesmo habitat de forma mais compatível, mantendo a diversidade funcional até mesmo em locais onde há maior limitação de recursos disponíveis, como as bordas dos fragmentos (MOUILLOT et al., 2013).

Maior FDiv também proporciona uma flexibilidade melhor da comunidade, fazendo com que mais espécies se adaptem às condições ambientais diferentes, contribuindo pra manter uma maior riqueza de espécies frente a uma perturbação (WESTOBY et al, 2002). Em consequência, favorece a estabilidade funcional do ecossistema, já que as diferentes espécies buscam desempenhar funções específicas em resposta às condições da paisagem (BANKS-LEITE, 2014). Nesse contexto, ambientes com alta FDiv tendem a ser mais resilientes frente aos distúrbios antrópicos, como os efeitos de fragmentação e mudanças ambientais (DIAZ et al. 2016).

A equitabilidade funcional nos interiores dos fragmentos resultou em uma reta quase constante, ao longo do gradiente. Evidenciando que as espécies do interior já são adaptadas e respondem de forma mais eficiente, tendendo a um equilíbrio das contribuições funcionais das espécies.

A constância na equitabilidade funcional dos interiores dos fragmentos mostra que as estratégias funcionais continuam contribuindo de forma igualitária no habitat, sem grandes variações ou maior predominância de uma sobre as outras.

Os valores de FRic, FDis e FEve foram menores nas bordas com mais vegetação nativa. Somente a FDiv foi maior nesses locais. Porém em comparação com o interior dos fragmentos, a borda apresentou menores índices de diversidade, o que já era esperado, já que o ambiente de borda sofre com as influências do efeito de borda por estarem mais desprotegidas.

A FRic em bordas pode ser mais baixa do que no interior dos fragmentos, isso porque, as bordas mais recentes geralmente apresentam uma maior abundância de espécies pioneiras e invasoras, indicando que pode haver uma maior dominância funcional dessas espécies colonizadoras que possuam estratégias mais aquisitivas, resultando em uma comunidade mais homogênea (SAUNDERS et al., 1991).

A perda e limitação das espécies na borda, ocasionada pelo efeito de fragmentação ou perturbação, pode resultar em uma menor redundância funcional, indicando falta de complementariedade funcional, fazendo com que as espécies ocorrentes, façam parte de um mesmo grupamento funcional e sejam mais indispensáveis para manter o equilíbrio no funcionamento desse ambiente (LALIBERTÉ, 2001).

Em áreas de transição entre ambientes, a competição por recursos pode ser mais acentuada, levando à seleção de espécies mais especializadas em determinadas estratégias funcionais (TURNER et al., 1996). Além disso, a borda de um habitat pode enfrentar condições ambientais mais variáveis e imprevisíveis, o que pode favorecer espécies com características funcionais específicas para se adaptarem a essas mudanças (TURNER et al., 1996). Portanto, a menor dispersão funcional na borda do interior pode resultar da pressão competitiva e das condições ambientais desafiadoras nessa região de transição.

A Fdiv pode ter apresentado valores maiores em resposta à pressão seletiva, como a mudança no regime de água, luz e nutrientes, sofrida pelo ambiente de borda. Isso pode levar a uma adaptação funcional mais específica de algumas espécies, contribuindo para uma maior divergência funcional.

A resposta das espécies vegetativas pode demandar um tempo maior, apesar do entorno com melhores condições climáticas, a colonização eficiente da borda por espécies mais ricas em termos funcionais pode demorar, visto que há uma entrada de espécies pioneiras que reduzem e uniformizam a riqueza funcional nesses locais (LAURANCE et al., 2002).

Apesar de um entorno mais conservado contribuir para a melhoria da riqueza funcional, criando condições para facilitar o reestabelecimento das espécies mais conservativas na borda, este pode estar criando um efeito de borda interativo, afetando negativamente algumas espécies, limitando a sobrevivência das mais aquisitivas e diminuindo a sua função na borda (TURNER et al., 2015).

Em relação aos menores valores dos índices de diversidade funcional nas bordas com maior vegetação nativa do que em bordas que possuem uma matriz de entorno mais antropizada ou agrícola podemos levantar algumas discussões.

A baixa FRic na borda dos fragmentos com maior entorno de vegetação nativa pode estar associada a migração das espécies animais para o interior ou para matriz de entorno, preferindo locais que sofram menor ação da fragmentação, impactando assim na dispersão de sementes e na polinização na borda desses fragmentos, diminuindo a riqueza de espécies e afetando na riqueza funcional (BANKS-LEITE et al., 2014).

O estudo de Laurance et al. (2007), discute como o sombreamento causado pela vegetação nativa no entorno pode atuar como um fator limitante na dispersão funcional na borda. A redução da luz pode restringir a capacidade de colonização de espécies com diferentes estratégias funcionais.

Por esse motivo pode ser que haja menor dispersão funcional em fragmentos onde há predominância de vegetação nativa em seu entorno. Apesar de ser esperado um aumento na Fdis em

locais com matriz de entorno de vegetação nativa, por essa ser capaz de reduzir os efeitos adversos da perturbação, nesse caso, ela também pode estar atuando na diminuição de espécies com estratégias aquisitivas nas bordas dos fragmentos.

Em ambientes de borda espera-se que haja uma alta incidência de luminosidade, favorecendo as espécies de fases iniciais que, em geral, possuem estratégias funcionais específicas e mais associadas às maiores taxas de incidência de luz (FAHRIG, 2003). Portanto, o sombreamento causado pela vegetação circundante pode limitar a entrada de luz, afetando negativamente o sucesso no estabelecimento, sobrevivência e colonização de novas espécies na borda (LAURANCE et al., 2002).

O padrão de comportamento inverso entre Fdiv e Fdis na borda dos fragmentos, sugere que apesar das espécies presentes estarem se especializando em diferentes funções, sua capacidade de se dispersar pelo ambiente está diminuindo, corroborando com a hipótese da matriz de entorno estar limitando a composição de espécies ou do uso de estratégias.

Portanto, é importante aprofundar os estudos não só nos conceitos ecológicos, mas também entender o contexto que eles ocorrem, levando em consideração as respostas e comportamento das espécies no ecossistema, considerando também a existência e influência dos filtros ambientais nesses ambientes.

CONCLUSÃO

A partir dos resultados, é possível concluir que o interior dos fragmentos apresenta uma maior diversidade funcional em relação à borda. Essa diferença é acentuada pela forte influência dos filtros ambientais de vegetação nativa e tamanho do fragmento.

A borda, sendo mais atingida pela fragmentação, apresenta no contexto geral, menor diversidade funcional, sendo ainda ambientes tentando recuperar e adequar suas dinâmicas frente ao novo ambiente gerado.

Essa diferenciação entre os ambientes reforça a importância de entender a dinâmica ecossistêmica específica desses locais, proporcionando uma compreensão mais abrangente do fragmento como um todo.

A vegetação nativa na matriz de entorno também pode inicialmente agir como filtro ambiental, reduzindo a entrada de espécies e mantendo a diversidade funcional baixa na borda, porém após um período, espera-se que a presença da matriz de entorno se integre a borda melhorando as dinâmicas desses locais.

Além disso, podemos concluir que, apesar do tamanho dos fragmentos não ser um forte filtro ambiental na diferenciação de borda e interior, fragmentos maiores tem uma relação positiva com as métricas de diversidade funcional, possuindo uma diversidade de habitats e sendo capazes de abrigar mais espécies.

Sendo assim, essa diferenciação das dinâmicas evidencia a necessidade de entendimento e conservação da maior quantidade de áreas e mais diversas, garantindo uma maior diversidade funcional nesses ecossistemas dos fragmentos remanescentes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BANKS-LEITE, C. et al. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspots. **Science**, v. 345, 1041–1045, 2014.

VIOLLE, C. et al. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. **Trends** in **Ecology and Evolution**, v. 27, n. 4, p. 244-252, 2012.

CHAZDON, R. L. Second Growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. The University of Chicago Press, 2014. 449 p.

CIANCIARUSO, M.V. et al. Including intraspecific variability in functional diversity. **Ecology**, v. 90, n. 1, p. 81-89, 2009.

DIAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 14, p. 1–17, 2016.

DÍAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n. 52, p. 20684-20689, 2007.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 487-51, 2003.

GÖTZENBERGER, L. et al. Ecological assembly rules in plant communitiesapproaches, patterns and prospects. **Biol. Rev.**, v. 87, n. 1, p. 111–127, 2012.

HADDAD, N. M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science Advances**, v. 1, e1500052, 2015.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, p. 299-305, 2010.

LALIBERTÉ, M. Exposition environnementale et intoxication au monoxyde de carbone. Bulletin d'information toxicologique. Publication de la direction de la toxicologie humaine. **Institut national de santé publique du Québec**, v. 17, n. 3, p. 1-12, 2001.

LAURANCE, W. F. et al. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. **PLoS One,**v. 2, n. 10e1017, 2007.

LAURANCE, W. F. et al. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation biology**, v. 16, n. 3, p. 605-618, 2002.

LOREAU, M. et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. **Science**, v. 294, p. 804-808, 2001.

MASON, N.W.H. et al. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradientes. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, p. 794-806, 2013.

MASON, N.W.H. et al. Functional richness, functional eveness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, n.1, p.112-118, 2005.

MCGARIGAL, K. et al. Fragstats: Spatial pattern analysis program for categorical maps - version 3.3 build 5. Manual do programa. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst, 2002.

MOUILLOT, D. et al. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends Ecol. Evol.**, v. 28, n. 3,p. 167–77, 2013.

OLIVEIRA, M. A. et al. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblage. **Orvx**, v. 38, p. 4, p. 389-394, 2004.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v. 9, p. 741-758, 2006.

PRIETO, P. V. et al. Edge effects of linear canopy openings on understory communities in a lowland Atlantic tropical forest. **Applied Vegetation Science**, v. 17, n. 1, p. 121-128, 2014.

SAUNDERS, D. A. et al. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. **Conservation Biology**, v. 5, n. 1, p. 18-35, 1991.

SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (re) montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Bioscience Journal**, v. 28, n. 4, p. 617-631, 2012.

TILMAN, D. Functional diversity. In Encyclopedia of Biodiversity (S.A. Levin, ed.). **Academic Press**, p. 109-120, 2001.

TURNER, E. C. et al. Oil palm research in context: Identifying the need for biodiversity assessment. **PloS One**, v. 10, n. 11, e0135460, 2015.

TURNER, I. M. Species loss in fragments of tropical rain forests: a review of the evidence. **J. Appl. Ecol.**, v. 33, p. 200-209, 1996.

VILLEGER, S. et al. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, n. 89, p. 2290-2301, 2008.

VIOLLE, C. et al. The emergence and promise of functional biogeography. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, p. 13690–13696, 2014,.

WESTOBY, M. et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systems**, v. 33, p. 125-143, 2002.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela suplementar 1: Valores das métricas de diversidade funcional para cada fragmento. FRic (riqueza funcional), FEve (equitabilidade funcional), FDiv (divergência funcional) e FDis (dispersão funcional).

Fragmento	FRic	FEve	FDiv	FDis
01B	0,41	0,48	0,58	0,11
01I	0,57	0,59	0,57	0,13
02B	0,67	0,55	0,71	0,10
02I	0,53	0,64	0,72	0,10
03B	0,46	0,73	0,80	0,07
03 I	0,35	0,49	0,77	0,08
04B	0,14	0,33	0,60	0,04
04I	0,60	0,50	0,67	0,09
05B	0,41	0,70	0,56	0,10
05I	0,31	0,67	0,93	0,06
06B	0,20	0,42	0,92	0,03
06I	0,68	0,50	0,84	0,12
07B	0,47	0,66	0,81	0,09
07I	0,55	0,63	0,72	0,07
08B	0,47	0,64	0,63	0,09
180	0,39	0,61	0,77	0,09
09B	0,64	0,59	0,59	0,11
09I	0,45	0,41	0,65	0,09
10B	0,35	0,68	0,59	0,08
10I	0,65	0,50	0,59	0,11
11B	0,68	0,57	0,89	0,10
11I	0,70	0,69	0,83	0,11
12B	0,74	0,66	0,75	0,10
12I	0,83	0,73	0,75	0,11
13B	0,45	0,63	0,76	0,13
13I	0,59	0,59	0,81	0,10
14B	0,28	0,62	0,77	0,06
14I	0,50	0,66	0,81	0,10

Tabela suplementar 2: Características físicas dos fragmentos. Localização expressa em latitude e longitude. Perímetro em metros, área em hectare e Shape que corresponde a circularidade. Características da matriz de entorno em porcentagem de vegetação nativa e não nativa.

Fragmento	Longitude	Latitude	Perimetro_m	Area_ha	Shape	Nativa_500m	Não_Nativa_500m
F1	-45,25	-23,25	10138,86	170,01	0,21	0,17	0,83
F2	-45,24	-23,28	1805,91	15,56	0,60	0,17	0,83
F3	-45,18	-23,10	4380,81	60,29	0,39	0,21	0,79
F4	-45,17	-23,28	2835,86	30,38	0,47	0,63	0,37
F5	-45,46	-23,16	4506,72	32,25	0,20	0,10	0,90
F6	-45,19	-23,32	4770,91	58,51	0,32	0,76	0,24
F7	-45,54	-23,09	1293,71	10,68	0,80	0,43	0,57
F8	-45,20	-23,21	2846,03	19,99	0,31	0,47	0,53
F9	-45,47	-23,14	2013,53	15,58	0,48	0,13	0,87
F10	-45,57	-23,11	8840,21	98,22	0,16	0,13	0,87
F11	-45,28	-23,22	7139,90	85,36	0,21	0,43	0,57
F12	-45,54	-23,11	9377,37	247,84	0,35	0,35	0,65
F13	-45,51	-23,25	7507,87	84,35	0,19	0,28	0,72
F14	-45,42	-23,06	1381,86	10,65	0,70	0,28	0,72

CONCLUSÕES GERAIS

Há uma grande heterogeneidade de características funcionais presentes entre as espécies estudadas, mostrando dois gradientes de estratégias distintas de aquisição de recursos. Estudar as estratégias desempenhadas pelas plantas facilita o entendimento da dinâmica local e aumenta as chances de desenvolver melhores projetos de restauração e conservação.

A posição geográfica, temperatura e precipitação dos fragmentos são filtros ambientais, que influenciam diretamente na composição de espécies, além da distinção entre as estratégias adotadas. Os fragmentos situados em regiões com menores temperaturas e maior frequência e taxa de precipitação, são mais viáveis para a dominância de estratégias conservativas, que se adaptam melhor a condições mais constantes e favoráveis.

Os resultados deste trabalho mostram que ambientes de interior possuem maior relevância nos atributos estruturais, na riqueza e abundância de espécies, indicando serem locais com mais adequabilidade ao desenvolvimento e estabelecimento da biodiversidade.

Em contraste, ambientes de borda estão associados a fragmentos menores com entornos mais antropizados e menor diversidade vegetal. Essas diferenças reforçam o impacto adverso do efeito de borda sobre áreas fragmentadas, enfatizando a necessidade de abordagens específicas para a conservação de ambientes de interior e borda.

A preservação não deve se restringir apenas a fragmentos maiores, mas também abranger os menores que são importantes na conectividade dos ambientes. Conservar remanescentes em localizações diversas se torna importante para manter os serviços ecossistêmicos, contribuindo para ecossistemas mais sustentáveis.

Além disso, o interior dos fragmentos apresentou uma maior diversidade funcional em comparação com a borda, que foi intensificada pela atuação dos filtros ambientais. A borda, mais impactada pelo efeito de borda, geralmente tem menor diversidade funcional, o que acarreta em mais tempo e esforços para se recuperar e adaptar à nova configuração.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAIS

AERTS, R.; CHAPIN, F. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. **Advanced Ecolological Research**, v. 30, p. 1-67, 2000.

AERTS, R.; HONNAY, O. Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning. BMC **Ecology**, v. 11, p. 29, 2011.

AIDAR, M. P. M. et al. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. **Plant Cell & Environment**, v. 26, p. 389-399, 2003.

AIDAR, M.P.M. Ecofisiologia das estratégias de utilização de nitrogênio em árvores da floresta neotropical. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas, 2000.

ALMEIDA, D. S. Alguns princípios de sucessão natural aplicados ao processo de recuperação. *In*: ALMEIDA, D. S. **Recuperação ambiental da Mata Atlântica**. 3. ed. Ilhéus, BA: Editus, 2016. 200 p.

ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.

APAZA-QUEVEDO, A. et al. Elevation, topography and edge effects drive functional composition of woody plant species in Tropical Montane Forests. **Biotropica**, v. 47, p. 449-458, 2015.

BANKS-LEITE, C. et al. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspots. **Science**, v. 345, 1041–1045, 2014.

BARALOTO, C. et al. Variação de características funcionais e estratégias de amostragem em comunidades de plantas ricas em espécies . **Função. Eco.**, v. 24, p. 208-216, 2010.

BFG. Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). **Rodriguesia**, v. 69, p. 1513–1527, 2018.

BLANCHET, F. G. et al. Forward Selection of Explanatory Variables. **Ecology**, v. 89, n. 9, p. 2623–2632, 2008.

BORCARD, D. et al. GILLET, F.; LEGENDRE, P. Numerical Ecology with R. 1. ed. New York: Springer, 2011.

BRANCALION, P. H. S. et al. Global restoration opportunities in tropical rainforest landscapes. **Science Advances**, v. 5, p. 1-12, 2019.

BROKAW, N.; BUSING, R. T. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, p. 183-187, 2000.

CARDINELLI, L. S. Heterogeneidade ambiental e distúrbio antrópico condicionam a estrutura arbórea e a ciclagem de carbono e nitrogênio na mata atlântica do vale do rio paraíba do sul, sp. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - UNICAMP, Campinas - SP, 2020.

CHAVE, J. et al. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Global Change Biology**, v. 20, n. 10, p. 3177–3190, 2014.

CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.

CHAZDON, R. L. **Renascimento de florestas:** regeneração na era do desmatamento. São Paulo: Oficina de Textos, 2016.

CHAZDON, R. L. Second Growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. The University of Chicago Press, 2014. 449 p.

CHEN, L. et al. Tree growth traits and social status affect the wood density of pioneer species in secondary subtropical forest. **Ecology and Evolution**, v. 7, n. 14, p. 5366-5377, 2017.

CHITTIBABU, C. V.; PARTHASARATHY, N. Attenuated tree species diversity in human-impacted tropical evergreen forest sites at Kolli hills, Eastern Ghats, India. **Biodiversity and Conservation**, v. 9, n. 11, p. 1493-1519, 2000.

CIANCIARUSO, M.V. et al. Including intraspecific variability in functional diversity. **Ecology,** v. 90, n. 1, p. 81-89, 2009.

CORDONNIER, T. et al. Managing tree species diversity and ecosystem functions through coexistence mechanisms. **Annals of Forest Science**, v. 75, n. 3, p. 65, 2018.

CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335-380, 2003.

CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal **California**. **Ecological Monographs**, v. 79, p. 109-126, 2009.

CRAINE, J. M. et al. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. **Oikos**, v. 93, p. 274-285, 2001.

CREWS, T. E. The Presence of Nitrogen Fixing Legumes in Terrestrial Communities: Evolutionary vs Ecological Considerations. **Biogeochemistry**, v. 46, n. 1/3, p. 233–246, 1999.

DAHLGREN, C. P. et al. Marine nurseries and effective juvenile habitats: concepts and applications. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 312, p. 291–295, 2006.

D'ANGELO, S. A. et al. Inferred causes of tree mortality in fragmented and intact Amazonian forests. **Journal of Tropical Ecology,** v. 20, p. 243-246, 2004.

DÍAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n. 52, p. 20684-20689, 2007.

DIAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. Nature, v. 14, p. 1–17, 2016.

DONOVAN, L. A. et al. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26(2), p. 88-95, 2011.

DRISCOLL, D. A. et al. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, p. 605-613, 2013.

DUFFY, J. E. Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. **Front. Ecol. Environ.**, v. 7, p. 437-444, 2009.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. Nutrição mineral de plantas, princípios e perspectivas. Trad. Maria Edna Tenório Nunes Londrina: Editora Planta, 86p., 2006.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 487-51, 2003.

FAO - **Food and Agriculture Organization of the United Nations**. Acesso em: abril de 2023. Disponível em: http://www.fao.org/home/en/.

FERREIRA, A. P. et al. Uso de leguminosas arbóreas fixadoras de nitrogênio na recuperação de áreas degradadas pela mineração de areia no polo produtor de Seropédica/Itaguaí. Seropédica: Embrapa; CNPAB, 2007. (Comunicado Técnico, 236).

FORMAM, R.T.T.; GODRON, M. Landscape Ecology. New York. Wiley Sons, 1986.

FORTUNE, C. et al. Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. **New Phytologist**, v. 202, p. 79–94, 2014.

FOSTER, M. S. Rhodoliths: between rocks and soft places. J. Phycol., v. 37, p. 659–667, 2001.

GANZHORN, J.U. Habitat description and phenology. In: Setchell, J.M.; Curtis, D.J. (Ed.). **Field and laboratory methods in primatology**, Cambridge University Press, Cambridge, 2003. p.40-56.

GEI, M. et al. Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. **Nature Ecology & Evolution,** v. 2, n. 7, p. 1104–1111, 2018.

GOMES, A. P. C. et al. Alteração estrutural de uma área florestal explorada convencionalmente na bacia do Paraíba do Sul, Minas Gerais, nos domínios de Floresta Atlântica. **Revista Árvore**, v.28, n.3, p.407-417, 2004.

GÖTZENBERGER, L. et al. Ecological assembly rules in plant communitiesapproaches, patterns and prospects. **Biol. Rev.**, v. 87, n. 1, p. 111–127, 2012.

GRATANI, L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. **Advances in Botany,** v. 313, p. 1-17, 2014.

HACKE, U. G. et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, v. 126, p. 457–461, 2001. https://doi.org/10.1007/s004420100628.

HADDAD, N. M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science Advances**, v. 1, e1500052, 2015.

HADDAD, N. M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science Advances**, v. 1, e1500052, 2015.

HANSEN, M. C.et al. The fate of tropical forest fragments. **Science Advances**, v. 6, eaax8574. 2020.

- HARRIS, L. D. The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. Chicago: University of Chicago. 1984. 229 p.
- HIJMANS, R. J. et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, n. 15, p. 1965–1978, 2005.
- HIKOSAKA, K. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. **Journal of Plant Research**, v. 117, p. 481-494, 2004.
- I.F. Inventario Florestal do Estado de São Paulo. Mapeamento da cobertura vegetal nativa. Instituto Florestal, SIMA, Governo Estado de São Estado. 2020. 40p.
- ILIC, J. D. et al. Woody density phase 1—state of knowledge. National carbon accounting system. Technical Report 18. Australian Greenhouse Office, Canberra, Australia. **International Forestry Review**, 17(S2), 2000.
- ILLENSEER, R.; PAULILO, M. T. S. Crescimento e eficiência na utilização de nutrientes em plantas jovens de *E.edulis* Mart. sob dois níveis de irradiância, nitrogênio e fósforo. **Acta Botânica Brasílica**, n. 4, v. 16, 2002.
- ISHIDA, K. et al. Influence of tannins from Stryphnodendron adstringens on growth and virulence factors of Candida albicans. **Journal of Antimicrobial Chemotherapy**, v. 58, p. 942–949, 2006.
- JESUS, J. B. et al. Fragmentação florestal em região semiárida no Nordeste do Brasil. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 39, p. 1-10, 2019.
- JOLY, C. A. et al. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. **New Phytologist**. v. 204, p. 459-473, 2014.
- JOLY, C. A. et al. Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata Atlântica do sudeste do Brasil ao longo de um gradiente altitudinal. **Biota Neotropica**, v.12, n.1, p.125-145, 2012.
- JOLY, C.A. et al. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. **Ciência e Cultura**, v. 51, p. 331-348, 1999.
- KAGEYAMA, P. Y. et al. Consequências genéticas da fragmentação sobre populações de espécies arbóreas. **IPEF**, v. 12, n. 32, p. 65-70, 1998.
- KAGEYAMA, P.; GANDARA, F. B. **Recuperação de áreas degradadas**. In Matas ciliares: Conservação e recuperação (R.R. Rodrigues & H.F. Leitão Filho eds). EDUSP/FAPESP, São Paulo, p. 249-270, 2000.
- KAPOS, V. et al. Edge- related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. *In* **Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities** (W. F. Laurance & R.O. Bierregaard, eds.). Chicago University Press, New York, 1997. p.33-44.
- KORMAN, V. Proposta de integração das glebas do Parque Estadual de Vassununga (Santa Rita do Passa Quatro, SP). 2003. 131 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Agroecossistemas) Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2003.

KORNDÖRFER, C. L. et al. Assessing the potential of Araucaria angustifolia (Araucariaceae) as a nurse plant in highland grasslands of south Brazil. **New Zealand journal of botany**, v. 53, n. 1, p. 5-14, 2015.

KUMAR, P.; PANDEY, R. M. Sampling for mineral content in leaves of guava cultivar 'Lucknow-49'. **Scientia Horticulturae**, v.11, n. 2, p.163-174, 1979.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, p. 299-305, 2010.

LALIBERTÉ, M. Exposition environnementale et intoxication au monoxyde de carbone. Bulletin d'information toxicologique. Publication de la direction de la toxicologie humaine. **Institut national de santé publique du Ouébec**, v. 17, n. 3, p. 1-12, 2001.

LAMONT, B.; LAMONT, H. Utilizable water in leaves of 8 arid species as derived from pressure-volume curves and chlorophyll fluorescence. **Physiologia Plantarum**, v. 110, p. 64-71, 2000.

LAURANCE, W. F. et al. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. **PLoS One,**v. 2, n. 10e1017, 2007.

LAURANCE, W. F. et al. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation biology**, v. 16, n. 3, p. 605-618, 2002.

LAURANCE, W. F. et al.. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. **Conservation Biology**, v. 12, p. 460-464, 1998.

LAURANCE, W. F.; CURRAN, T. J. Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: a review and synthesis. **Austral Ecology**, v. 33, n. 4, p. 399-408, 2008.

LAURANCE, W.F. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. **Biol. Conserv.**, v. 141, p. 1731-1744, 2008.

LAVOREL, S.; GARNIER, É. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional ecology,** v. 16, n. 5, p. 545-556, 2002.

LEISHMAN, M.R. et al. The evolutionary ecology of seed size. Pp. 31-57. In: M. Fenner (ed.). **The ecology of regeneration in plant communities** 2nd ed. CABI International Wallingford UK. 2000.

LENNOX, G. D. et al. Second rate or a second chance? Assessing biomass and biodiversity recovery in regenerating Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 24, n. 12, p. 5680–5694, 2018.

LIMA, R. N. S.; ROCHA, C. H. B. Técnicas de sensoriamento remoto e métricas de ecologia da paisagem aplicadas na análise da fragmentação florestal no município de Juiz de Fora – MG em 1987 e 2008. **Anais XV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto - SBSR**, Curitiba, PR, Brasil, 30 de abril a 05 de maio de 2011, INPE. p. 2067.

LIMA-RIBEIRO, M. S. Efeito de borda sobre a vegetação e estruturação populacional em fragmentos de Cerradão no Sudoeste Goiano, Brasil. **Acta Botânica Brasílica,** v. 22, p. 535-545, 2008.

LINDENMAYER, D. B.; FISCHER, J. Landscape change and habitat fragmentation. Washington: Island Press, 2006. 317 p.

LOHBECK, M. et al. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. **PLoS ONE**, v. 10, p. 1–15,2015.

LOPES, S.F. et al. Análise comparativa da estrutura e composição florística de Cerrado no Brasil central. **Interciência**, v. 36, n. 1, p. 8-15, 2011.

LOREAU, M. et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. **Science**, v. 294, p. 804-808, 2001.

LORENZI, H. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Vol I. Plantarum, Nova Odessa, 2002. Pp. 368.

LORENZONI-PASCHOA, L. S. et al. Estágio sucessional de uma floresta estacional semidecidual secundária com distintos históricos de uso do solo no sul do Espírito Santo. **Rodriguésia**, v. 70, e02702017, 2019.

MALHADO, A. C. M. et al. Spatial trends in leaf size of Amazonian rainforest trees. **Biogeosciences Discuss.**, v. 6, p. 2125–2162, 2009.

MALHI, Y. et al. Tropical forests in the Anthropocene. **Ann. Rev. Environ. Resources**, v. 39, p. 125–159, 2014.

MARSCHNER, H. Mineral nutrition of higher plants. London: Academic, 2002. 889p.

MARSCHNER, P. Mineral nutrition of higher plants. 3rd ed. London: Academics Press, 2012. 672 p.

MASON, N.W.H. et al. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradientes. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, p. 794-806, 2013.

MASON, N.W.H. et al. Functional richness, functional eveness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos,** v. 111, n.1, p.112-118, 2005.

MCELWAIN, J. C. et al. Using modern plant trait relationships between observed and theoretical maximum stomatal conductance and vein density to examine patterns of plant. **New Phytologist**, v. 209, p. 94–103, 2016.

MCGARIGAL, K. et al. Fragstats: Spatial pattern analysis program for categorical maps - version 3.3 build 5. Manual do programa. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst, 2002.

MCGILL, B. J. el al.Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006.

MCKEY, D. Legumes and nitrogen: The evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. In: SPRENT, J. I.; MCKEY, D. (Eds.). **Advances in Legume Systematics 5: The Nitrogen Factor.** [s.l.] Royal Botanic Gardens, Kew, 1994. p. 211–228.

MELO, C.L.S.M.S. et al. Dynamics of dry tropical forest after three decades of vegetation suppression. **Floresta e Ambiente**, v. 26, p. 1-12, 2019.

MISSIO, F. D. F. et al. Trade-offs and spatial variation of functional traits of tree species in a subtropical forest in southern Brazil. **iForest - Biogeosciences and Forestry**, v. 9, n. 6, p. 855–859, 2016.

MISSIO, F.D. F. et al. Atributos funcionais de espécies arbóreas em um fragmento de floresta ombrófila mista em Lages - SC. Ciência Florestal, v. 27, n. 1, p.215-224, 2017.

MOUILLOT, D. et al. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends Ecol. Evol.**, v. 28, n. 3,p. 167–77, 2013.

MOUILLOT, D. et al. Rare species support vulnerable functions in high-diversity rcosystems. **PLoS Biol**, 11:e1001569, 2013. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001569

MOURELLE, C. et al. Light occlusion at forest edges: an analysis of tree architectural characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 154, p. 179-192, 2001.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853, 2000.

NASCIMENTO, E. M.; LAURANCE, W. Efeitos de área de borda sobre a estrutura florestal em fragmentos de floresta de terra-firme após 13-17 anos de isolamento. **Acta Amazônica Manaus**, v. 36, n. 2, p. 183-192, 2006.

NASCIMENTO, M. C. et al. Mapeamento dos fragmentos de vegetação florestal nativa da bacia hidrográfica do Rio Alegre, Espírito Santo, a partir de imagens do satélite IKONOS II, **Revista Árvore,** v. 30, n. 3, p. 389-398, 2006.

NORDEN, N. et al. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. **PNAS**, v. 112, p. 8013-8018, 2015.

OGUCHI R, et al. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduos trees. **Plant Cell Environ**. v. 28, p. 916-927, 2005.

OKSANEN, J. et al. vegan: Community Ecology Package. R package. [s.l: s.n.].

OLIVEIRA, E. C. L.; FELFILI, J. M. Estrutura e dinâmica da regeneração natural de uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**, v. 19, n. 4, p. 801-811, 2005.

OLIVEIRA, L. S. C. et al. Edge effect in Atlantic Forest Remnants in the watershed of the river Tapacurá, Perbambuco. Cerne, v. 21, n. 2, p. 169-174, 2015.

OLIVEIRA, L. Z. et al. Towards the fulfillment of a knowledge gap: Wood densities for species of the subtropical atlantic forest. **Data**, v. 4, n. 3, p.104-113, 2019.

OLIVEIRA, M. A. et al. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblage. **Oryx**, v. 38, p. 4, p. 389-394, 2004.

OLIVEIRA, M. L. R. et al. Equações de volume de povoamento para fragmentos florestais naturais do município de Viçosa. Minas Gerais. **Rev. Árvore**, v. 29, p. 213–225, 2005.

OLIVEIRA, R. R.; RUIZ, A. E. L. Geografia histórica do café no Vale do rio Paraíba do Sul. Rio de Janeiro: Editora PUC-Rio, p. 275-293, 2018.

OLIVEIRA-FILHO, A.; FONTES, M. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 793–810, 2000.

OSNAS, J. L. D. et al. Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum. **Science**, v. 340, n. 6133, p. 741-744, 2013.

PELLENS, R. et al. Phylogenetic algorithms and the evolution of species communities in forest fragments. **Cladistics**, v. 21, p. 8-14, 2005.

PERES-NETO, P. R.; LEGENDRE, P. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 2, p. 174–184, 2010.

PEREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167–234, 2013.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v. 9, p. 741-758, 2006.

PIRES, A. S. et al. Vivendo em um mundo em pedaços: efeitos da fragmentação florestal sobre comunidades e populações animais. In: ROCHA, C. F. D. et al. **Biologia da conservação: essências**. São Carlos: RiMa; 2006.

PIROVANI, D. B. et al. Análise espacial de fragmentos florestais na Bacia do Rio Itapemirim, ES. **Revista Árvore**, v. 38, n. 2, 2014.

POORTER, L. et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytol.**, v. 185, p. 481–492, 2010.

POORTER, L. et al. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. **Nat. Ecol. Evol.**, v. 3, p. 928–934, 2019.

PRADO-JUNIOR, J. A. et al. Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 3, p. 817-827, 2016.

PRIETO, P. V. et al. Edge effects of linear canopy openings on understory communities in a lowland Atlantic tropical forest. **Applied Vegetation Science**, v. 17, n. 1, p. 121-128, 2014.

PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. **Biologia da Conservação.** Londrina, Midiograf., p.55-67, 2001.

RANTA, P. et al. The fragmented atlantic rain Forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, p. 385-403, 1998.

REICH, P. B. et al. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. **Ecology**. v. 80, p. 1955-1969, 1999.

REICH, P. B. The world-wide 'fast–slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, p. 275-301, 2014.

RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1141-1153, 2009.

RIZZINI, C.T. **Tratado de Fitogeografia do Brasil** 2ª. ed. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições, 1997. 747 p.

RODRIGUES, E. Ecologia de fragmentos florestais no gradiente de urbanização de Londrina - **PR.** 1993.102 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia) — Universidade de São Paulo, São Carlos, 1993.

ROSSATTO, D.; KOLB, R.. Leaf anatomical traits are correlated with tree dominance in a Neotropical deciduous forest. **New Zealand Journal of Botany**, v. 51, p. 242–251, 2013.

ROZENDAAL, D. M. A. et al. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light, relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology,** v. 20, n. 2, p. 207-216, 2006.

ROZENDAAL, D.M.A. et al. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. **Science Advances**, v. 5, n. 3, p. 1-10, 2019.

SANTANA, L. D. et al. Edge effects in forest patches surrounded by native grassland are also dependent on patch size and shape. **For. Ecol. Manag.**, v. 482, p. 118842, 2021.

SANTOS, J. S. et al. Delimitation of ecological corridors in the Brazilian Atlantic Forest, **Ecological Indicators**, v. 88, p. 414-424, 2018.

SAUNDERS, D. A. et al. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. **Conservation Biology**, v. 5, n. 1, p. 18-35, 1991.

SCHAADT, S. S.; VIBRANS, A. C. O uso da terra no entorno de fragmentos florestais influencia a sua composição e estrutura. **Floresta e Ambiente**, v. 22, n. 4, p. 437-445, 2015.

SHIPLEY, B.; LECHOWICZ, M. J. The functional coordination of leaf morphology and gas exchange in 40 wetland plant species. **Ecoscience**, v. 7, p. 183 – 194, 2000.

SILVA, A. L. et al. Classificação de fragmentos florestais urbanos com base em métricas da paisagem. **Ciência Florestal**, v. 29, n. 3, p. 1254-1269, 2019.

SILVA, R. F. B. DA et al. Land Changes Fostering Atlantic Forest Transition in Brazil: Evidence from the Paraíba Valley. **The Professional Geographer**, v. 69, n. 1, p. 80–93, 2017.

SILVA, R. F. B. et al. Drivers of land change: Human-environment interactions and the Atlantic forest transition in the Paraíba Valley, Brazil. Land Use Policy, v. 58, p. 133–144, 2016.

SILVA, R. F. B. et al. Socioeconomic changes and environmental policies as dimensions of regional land transitions in the Atlantic Forest, Brazil. **Environmental Science & Policy**, v. 74, p. 14–22, 2017.

SILVÉRIO NETO, R. et al. Caracterização da Cobertura Florestal de Unidades de Conservação da Mata Atlântica. **Floresta e Ambiente**, n. 22, v. 1, p. 32-41, 2015.

SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (re) montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Bioscience Journal**, v. 28, p. 617-631, 2012.

SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (re) montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Bioscience Journal**, v. 28, n. 4, p. 617-631, 2012.

SOS M.A. 2023. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica Rel. Téc. 2017-2018. SOS Mata Atlântica/INPE. 68p.

STERCK, F. et al. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 108, n. 51, p. 20627-20632, 2011.

SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. **American Journal of Botany**, v. 94, p. 451–459, 2007.

SZEFER, P. et al. Determinants of litter decomposition rates in a tropical forest: functional traits, phylogeny and ecological succession. **Oikos**, v. 126, n. 8, p. 1101–1111, 2017.

TABARELLI, M. et al. A Mata Atlântica do nordeste. In: Campanili, M. & Prochnow, M. (eds.). **Mata Atlântica - uma rede pela floresta**. RMA, Brasília, pp. 1-17, 2006.

TABARELLI, M. et al. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 91, p. 119-127, 1999.

TABARELLI, M. et al. Effects of pioneer tree species hyper abundance on forest fragments in northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v. 24, n. 6, p. 1654-1663, 2010.

TABARELLI, M. et al. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 1419–1425, 2004.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia vegetal. Porto Alegre: Artmed, 2004. p.449-484.

TER STEEGE, H.; HAMMOND, D. S. Convergência de personagens, diversidade e perturbação em uma floresta tropical na Guiana. **Ecologia**, v. 82, p. 3197-3212, 2001.

TILMAN, D. Functional diversity. In Encyclopedia of Biodiversity (S.A. Levin, ed.). **Academic Press**, p. 109-120, 2001.

TURNER, E. C. et al. Oil palm research in context: Identifying the need for biodiversity assessment. **PloS One**, v. 10, n. 11, e0135460, 2015.

TURNER, I. M. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. **Journal of Applied Ecology**, v. 33, n. 2, p. 200-209, 1996.

VALERIANO, M. M. Modelo digital de elevação com dados SRTM disponíveis para a América do Sul. São José dos Campos: INPE, 2004.

VELOSO, H. P. et al. Classificação da Vegetação Brasileira, Adaptada a um Sistema Universal. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. IBGE, Rio de Janeiro, 1991.

VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 1991.

VIANA, V. M.; PINHEIRO, L. A. F. V. Conservação da biodiversidade em fragmentos florestais. **Série Técnica IPEF**, v. 12, n. 32, p. 25-42, 1998.

VILLEGER, S. et al. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, n. 89, p. 2290-2301, 2008.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! Oikos, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.

VIOLLE, C. et al. The emergence and promise of functional biogeography. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, p. 13690–13696, 2014,.

VIOLLE, C. et al. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 27, n. 4, p. 244-252, 2012.

VITÓRIA, A. p. et al. Atlantic forest and leaf traits: an overview. Trees, v. 33, p. 1535–1547, 2019.

WAGNER, F. H. et al. Mapping Atlantic rainforest degradation and regeneration history with indicator species using convolutional network. **PLOS ONE**, v. 15, n. 2, p. e0229448, 2020.

WALPOLE, E. H. et al. The science and practice of ecological restoration: a mental model analysis of restoration practitioners. **Environ. Syst. Decis.**, 2020. doi/10.1007/s10669-020-09768-x.

WATLING, J.I.; ORROCK, J.L. Measuring edge contrast using biotic criteria helps defi ne edge eff ects on the density of an invasive plant. **Landscape Ecology**, v. 25, p. 69-78, 2010.

WEIHER, E. et al. Challenging Theophrastus: A Common Core List of Plant Traits for Functional Ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, p. 609-620, 1999.

WESTOBY, M. et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systems**, v. 33, p. 125-143, 2002.

WILSON M. C. et al. Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. **Landsc. Ecol.**, v. 31, p. 219–227, 2016.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.

YANG, Y. et al. De tipos funcionais de plantas a características funcionais de plantas: um novo paradigma na modelagem da dinâmica global da vegetação. **Prog. Física Geografia. Ambiente Terra**. v. 39, p. 514-535, 2015.

ZAGATTO, E.A.G et al. Manual de análises de plantas e águas empregando sistema de injeção em fluxo. CENA/USP. Piracicaba, São Paulo. 45pp. 1981.

ZAMBRANO, J. et al. Investigating the direct and indirect effects of forest fragmentation on plant functional diversity. **PLoS ONE**, v. 15, n. 7, e0235210, 2020.

ZHANG, J. et al. Environmental filtering of species with different functional traits into plant assemblages across a tropical coniferous-broadleaved forest ecotone. **Plant and Soil,** v. 380, n. 1, p. 361–374, 2014.

ZUIDEMA, P. A, et al. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. **Environmental Conservation**, v. 23, p. 290-297, 1996.

ANEXOS





DECLARAÇÃO

Em observância ao §5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Tese de Doutorado, intitulada "Heterogeneidade ambiental e a diversidade funcional das comunidades na Mata Atlântica do Vale do rio Paraíba do Sul em São Paulo", desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Assinatura: Natalia guargia Brogida
Nome do(a) aluno(a): Natália Guariglia Bragiola

Assinatura: Law advise

Nome do(a) orientador(a): Sara Adrián López de Andrade

Data: 11/06/2024

ANEXOS

Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada Heterogeneidade ambiental e a diversidade funcional das comunidades na Mata Atlântica do Vale do rio Paraíba do Sul em São Paulo, não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 11/06/2024

Assinatura: Natalia guariglia Brogisla

Nome do(a) autor(a): Natália Guariglia Bragiola

RG n.º 475851821

Assinatura:

Nome do(a) orientador(a): Sara Adrián López de Andrade

RG n.° V234072-8 (RNE)