



**TAINÁ MAMEDE CIRNE SILVA**

**FUNÇÕES ECOSSISTÊMICAS EM PAISAGENS  
FRAGMENTADAS**

**LAVRAS-MG  
2021**

**TAINÁ MAMEDE CIRNE SILVA**

**FUNÇÕES ECOSSISTÊMICAS EM PAISAGENS  
FRAGMENTADAS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ecologia Florestal, para a obtenção do título de Doutor.

**Prof. Dr. Eduardo van den Berg**  
**Orientador**

**LAVRAS-MG**  
**2021**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca  
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Silva, Tainá Mamede Cirne.  
Funções ecossistêmicas em paisagens fragmentadas / Tainá  
Mamede Cirne Silva. - 2021.  
73 p.

Orientador(a): Eduardo van den Berg.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2021.  
Bibliografia.

1. Efeito multiplicativo. 2. Funções ecossistêmicas. 3. Floresta  
tropical Atlântica. I. Berg, Eduardo van den. II. Título.

**TAINÁ MAMEDE CIRNE SILVA**

**FUNÇÕES ECOSSISTÊMICAS EM PAISAGENS FRAGMENTADAS**

**ECOSYSTEM FUNCTIONS IN FRAGMENTED LANDSCAPES**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ecologia Florestal, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 29 de Junho de 2021.

Dra. Marcela de Castro Nunes Santos Terra – UFLA

Dra. Vanessa Leite Rezende –UFLA

Dr. Thadeu Sobral de Souza – UFMT

Dra. Karina Cavalheiro Barbosa – IBT/SP

Prof. Dr. Eduardo van den Berg  
Orientador

**LAVRAS – MG**  
**2021**

*Ao brasileiro, financiador do ensino público de qualidade.*

*Dedico*

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras, ao Departamento de Ciências Florestais e ao Departamento de Ecologia e Conservação pela oportunidade oferecida para o desenvolvimento do trabalho científico e, estabelecimento de amizades os quais, contribuíram para o meu crescimento profissional e pessoal;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos (Código de Financiamento – 001); ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - 427151 / 2016-3) pelo financiamento do projeto *Hyper-Frag*;

A todos os membros do projeto *Hyper-Frag* pela oportunidade de construir um banco de dados, de trabalhar com um grupo tão diverso e de aprender um pouco mais a cada dia;

A todos os proprietários de terras e agricultores pela permissão e apoio na coleta dos dados de campo em suas propriedades;

Aos amigos do Laboratório de Ecologia Vegetal da UFLA pelas experiências compartilhadas;

Ao Laboratório de Ecologia Espacial e Conservação da UNESP – Rio Claro pela acolhida e auxílio no desenvolvimento do trabalho;

Aos professores e funcionários sempre dispostos e atentos;

Ao meu orientador, Prof. Eduardo van den Berg, pela oportunidade, pelas horas de conversa e ida ao campo;

Aos membros da banca por todas as sugestões e acréscimos ao trabalho;

A todos os co-autores sempre dispostos a construir um trabalho melhor, obrigada pela confiança.

Aos amigos pelo companheirismo.

À minha família e pessoas queridas por sempre me apoiarem nas minhas escolhas, obrigada por toda a torcida e dedicação.

A Deus por me ter dado esta história.

*“Nada é inventado, já que está escrito primeiro na natureza.  
A originalidade consiste em voltar à origem.”*

*(Antoni Gaudí)*

## RESUMO

Esforços expressivos têm sido realizados para o entendimento dos impactos, dos efeitos isolados, dos distúrbios de origem antrópica na vegetação. No entanto, as maiores ameaças à conservação da biodiversidade e a manutenção das funções ecossistêmicas são os efeitos combinados de fatores como clima e paisagem, visto que processos como mudanças climáticas e conversão do uso da terra ocorrem concomitantemente e continuam em franca aceleração. Diante dessa problemática, a presente tese foi estruturada em dois capítulos, os quais consistem em uma revisão de literatura e um artigo científico. Na revisão contempla-se os temas e conceitos ecológicos básicos para a construção do trabalho, enquanto o artigo tem como principal objetivo analisar como o clima, o solo e a paisagem influenciam na diversidade e no estoque de carbono das comunidades arbóreas em florestas tropicais. Assim como, os efeitos da diversidade no estoque de carbono. Nossos resultados demonstram a ocorrência de interações entre a paisagem com o clima e a diversidade afetando as funções ecossistêmicas. Dessa forma, esses achados evidenciam a necessidade de abordagens holísticas para a conservação dos remanescentes de floresta tropical atlântica.

**Palavras-chave:** Efeito multiplicativo. Biodiversidade. Estoque de carbono. Perda de habitat. Mudanças climáticas. Floresta tropical Atlântica.



## ABSTRACT

Expressive efforts have been made to understand the impacts, about isolated effects, from anthropic disturbances in vegetation. However, the greatest threats to biodiversity conservation and the maintenance of ecosystem functions are the combined effects of factors such as climate and landscape, from processes such as climate change and land use conversion occur simultaneously and continue to accelerate fastly. Because of this problem, the present thesis was structured in two chapters: a literature review and a paper. The review contemplates the basic ecological themes and concepts for manuscript construction. While the paper aims to analyze how the climate, the soil, and the landscape influence the diversity and carbon stock of tree communities in tropical forests. On the same way of, the effects of diversity on the carbon stock. Our results demonstrate the occurrence of interactions between landscape with climate and diversity affecting ecosystem functions. Thus, these findings highlight the need for holistic approaches to the conservation of Atlantic tropical forest remnants.

**Key-words:** Multiplicative effect. Biodiversity. Carbon stock. Habitat loss. Climate change. Atlantic tropical forest.

## SUMÁRIO

<b>PRIMEIRA PARTE</b> .....	<b>2</b>
<b>1</b> <b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	<b>12</b>
<b>2</b> <b>REFERENCIAL TEÓRICO</b> .....	<b>13</b>
<b>2.1</b> <b>A fragmentação no contexto da ecologia da paisagem</b> .....	<b>13</b>
<b>2.2</b> <b>Aspectos ecológicos das variáveis ambientais da paisagem</b> .....	<b>14</b>
<b>2.3</b> <b>Funções ecossistêmicas e condutores abióticos e bióticos</b> .....	<b>17</b>
<b>3</b> <b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>20</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>21</b>
<b>SEGUNDA PARTE – ARTIGO CIENTÍFICO</b> .....	<b>33</b>
<b>ARTIGO - NÃO TÃO SIMPLES: INTERAÇÕES COMPLEXAS ENTRE A PAISAGEM E O CLIMA AFETAM A DIVERSIDADE E A BIOMASSA DA MATA ATLÂNTICA</b> .....	<b>34</b>
<b>1</b> <b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>35</b>
<b>2</b> <b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>36</b>
<b>3</b> <b>RESULTADOS</b> .....	<b>41</b>
<b>4</b> <b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>46</b>
<b>5</b> <b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>52</b>
<b>AGRADECIMENTOS</b> .....	<b>52</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>53</b>
<b>APÊNDICE – A</b> .....	<b>64</b>
<b>APÊNDICE – B</b> .....	<b>66</b>
<b>APÊNDICE – C</b> .....	<b>68</b>
<b>APÊNDICE – D</b> .....	<b>69</b>
<b>APÊNDICE – E</b> .....	<b>70</b>
<b>APÊNDICE – F</b> .....	<b>71</b>
<b>APÊNDICE – G</b> .....	<b>72</b>
<b>APÊNDICE – H</b> .....	<b>73</b>

## **PRIMEIRA PARTE**

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

A perda de habitat tem sido considerada a principal causa da degradação dos ecossistemas e do comprometimento da biodiversidade em todo o planeta (HADDAD *et al.*, 2015), consistindo em um tópico central no estudo da ecologia de paisagens (WU, 2013). Esse processo comumente é relacionado à conversão de áreas contínuas de ecossistemas naturais em pequenos e dispersos fragmentos separados por uma matriz de uso antrópico (COLLINGE, 2009; WILCOVE; MCLELLAN; DOBSON, 1986). Atualmente, o processo de fragmentação alcançou dimensões tão amplas que a maior parte dos fragmentos florestais do mundo possui menos de 10 hectares (ha) e, somente 30% das áreas de floresta ficam a mais de um quilômetro da borda com um sistema antrópico (HADDAD *et al.*, 2015).

A fragmentação e a redução do habitat promovem a perda dos serviços e funções ecossistêmicas (MITCHELL *et al.*, 2015). Esses serviços e funções podem ser determinados como estoques e fluxos de matéria e energia ao longo do espaço e do tempo impelidos pela biodiversidade (BALVANERA *et al.*, 2006; MIDGLEY, 2012) e suas atividades biológicas (HOOPER *et al.*, 2005). Nesse âmbito, as florestas tropicais desempenham um papel de destaque pois abrigam 96% das espécies de árvores do mundo (FINE; REE; BURNHAM, 2009), além de serem responsáveis pelo estoque de um quarto do carbono terrestre global (BONAN, 2008), influenciando a regulação do ciclo do carbono (BEER *et al.*, 2010; DJOMO; KNOHL; GRAVENHORST, 2011; GRACE, 2004; PAN *et al.*, 2011) e contribuindo para a mitigação das mudanças climáticas (CALDEIRA, 2012; SIIKAMÄKI; SANCHIRICO; JARDINE, 2012). Entretanto, atividades antrópicas, como a conversão do uso da terra, retornam quantidades expressivas de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) para a atmosfera (ARAGÃO; SHIMABUKURO, 2010). A título de exemplo, temos o desmatamento, que responde por 10% a 15% das emissões de CO<sub>2</sub> de origem antrópica no globo (PÜTZ *et al.*, 2014).

Ao assumir que as perspectivas em relação à biodiversidade e aos serviços ecossistêmicos das florestas tropicais estão intrinsecamente relacionadas à expansão das paisagens alteradas por ações antrópicas, compreender as consequências da perda de habitat e da fragmentação torna-se primordial para a conservação das florestas. Aqui, exploramos os efeitos das perturbações antropogênicas no componente arbóreo da floresta tropical atlântica. Para isso, a presente tese foi organizada em dois capítulos. O primeiro abrange uma revisão bibliográfica, que engloba temas e conceitos primordiais para o desenvolvimento do trabalho,

e, o segundo capítulo, consiste de um artigo com ênfase nos efeitos interativos da paisagem com o clima e a diversidade na vegetação.

## **2 REFERENCIAL TEÓRICO**

### **2.1 A fragmentação no contexto da ecologia da paisagem**

Até a década de 70, a separação do habitat esteve relacionada ao conceito de heterogeneidade espacial, sendo sua influência comumente apontada como positiva em relação às respostas ecológicas das populações e da comunidade (FAHRIG, 2017). A mudança dessa concepção se deu com a publicação da “Teoria da Biogeografia de Ilhas” (MACARTHUR; WILSON, 1963), a qual propõe que a área insular e a distância do continente podem ser correlacionadas com o número de espécies que habitam uma ilha. Em analogia às ilhas, grandes fragmentos que estivessem adjacentes à uma fonte (habitat contínuo) teriam maior riqueza de espécies do que fragmentos pequenos e isolados (WILSON; WILLIS, 1975). A partir desse momento, a separação do habitat passou a ser relacionada ao conceito de fragmentação e comumente associada a respostas ecológicas negativas de populações e comunidades (HANSKI, 2015; VILLARD; METZGER, 2014).

A despeito da simplicidade e da relevante contribuição da “Teoria da Biogeografia de Ilhas”, os seus resultados à conservação foram questionados desde sua publicação (FAHRIG, 2017; SIMBERLOFF; ABELE, 1982). Um exemplo é o trabalho realizado por Quinn e Harrison (1988), o qual evidenciou que um pequeno número de grandes fragmentos pode conter menos espécies que um grande número de pequenos fragmentos. Desta forma, outros aspectos e escalas deveriam ser considerados ao se tratar de fragmentação, sobretudo no que tange à manutenção de populações interativas (LANDE, 1987) e à quantidade de habitat remanescente na paisagem (FAHRIG, 2013; PARDINI *et al.*, 2010).

No contexto da fragmentação de ecossistemas, o conceito de metapopulações se tornou importante. Uma metapopulação é “uma população de populações que se extinguem e recolonizam localmente” (LEVINS, 1969). Por ser uma unidade demográfica em escala de paisagem, o grau organizacional das metapopulações é superior ao das populações nos fragmentos e sua dinâmica é a resposta combinada das dinâmicas das populações de cada fragmento e do seu fluxo de dispersão (OPDAM, 1991). Posteriormente, esse conceito foi estendido às comunidades como metacomunidades (LEIBOLD *et al.*, 2004), englobando diversas espécies e suas interações e auxiliando no entendimento de como a perda e a

fragmentação do ambiente afetam a riqueza de espécies (THOMPSON; RAYFIELD; GONZALEZ, 2017; TILMAN *et al.*, 1994; VELLEND, 2010). Nesse sentido, tanto os atributos dos fragmentos como a configuração dos mesmos teriam relevância nos padrões de diversidade de espécies (DIDHAM; KAPOS; EWERS, 2012; HADDAD *et al.*, 2015).

Em contraposição, a hipótese da “quantidade de habitat” (SIMBERLOFF; ABELE, 1982; FAHRIG, 2013), propõe que a quantidade total de habitat remanescente na paisagem é a característica elementar que afeta a riqueza de espécies em um determinado ambiente, pouco importando a sua configuração espacial. Apesar dessa hipótese ter sido corroborada por outros autores (SÁNCHEZ-DE-JESÚS *et al.*, 2016), Hanski (2015) expõe dois aspectos a serem considerados: i) a necessidade e a importância de se analisar a dinâmica das populações locais que ocupam áreas pequenas em paisagens amplamente fragmentadas e ii) situações que retenham menos de 30% da sua cobertura vegetal na paisagem, pois nelas os efeitos do processo de fragmentação seriam aparentes (ANDRÉN, 1994; FAHRIG, 1998; LANDE, 1987), acarretando na diminuição da riqueza e comprometimento das funções ecossistêmicas (HANSKI, 2015), enquanto que em circunstâncias de percentuais maiores os efeitos do processo de fragmentação seriam menos evidentes.

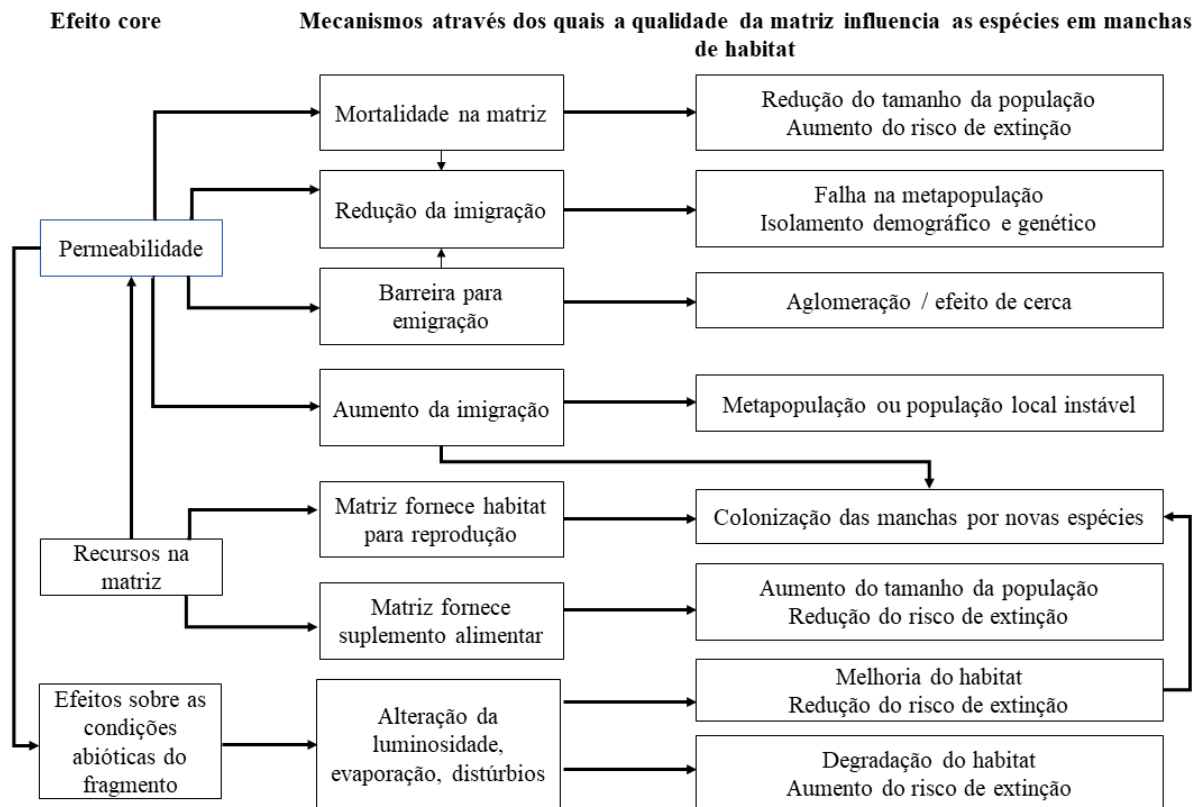
## **2.2 Aspectos ecológicos das variáveis ambientais da paisagem**

As áreas contínuas de florestas tropicais estão sendo paulatinamente convertidas em pequenos e esparsos fragmentos florestais (FAO, 2011). Essas paisagens alteradas apresentam-se como um meio heterogêneo, de composição e configuração espacial diferentes, em que a composição refere-se a proporção de diferentes classes de uso do solo, e a configuração, ao arranjo espacial dessas classes (DUNNING; DANIELSON; PULLIAM, 1992). Desta forma, tanto a composição como a configuração do meio determinam a heterogeneidade ou a estrutura de uma paisagem e podem ter distintas influências na biodiversidade (FAHRIG, 2003; FAHRIG *et al.*, 2011; NEWBOLD *et al.*, 2014; TSCHARNTKE *et al.*, 2012), visto que algumas espécies reagem mais intensamente às variáveis de composição (ÁVILA-CABADILLA *et al.*, 2012; FAHRIG, 2003; SÁNCHEZ-DE-JESÚS *et al.*, 2016), outras a variáveis de configuração (EWERS; DIDHAM, 2006) e ainda há aquelas que podem ser afetadas por ambos os aspectos (BOLÍVAR-CIMÉ *et al.*, 2013; CARRARA *et al.*, 2015).

As alterações da configuração e da composição do meio podem resultar na redução da conectividade entre os fragmentos florestais (FAHRIG, 2003). Assim, a permeabilidade da

matriz, entendida como a similaridade estrutural entre manchas de habitat e qualquer matriz circundante (PREVEDELLO; VIEIRA, 2010) pode ter um papel primordial na manutenção da diversidade de espécies nas paisagens fragmentadas (EWERS; DIDHAM, 2006; FRANKLIN; LINDENMAYER, 2009), as quais podem ter distintos níveis de permeabilidade, dependendo do uso do solo, funcionando como uma barreira completa (cidades); semipermeável (pastagens ou culturas); ou, até mesmo, contribuindo para a manutenção das espécies, atuando como um complemento do habitat (floresta secundária) (CASTELLON; SIEVING, 2006; DRISCOL *et al.*, 2013; GASCON *et al.*, 1999). Entretanto, visto que as espécies apresentam características distintas e diferentes necessidades ecológicas, as suas respostas irão variar em relação aos tipos de matrizes (LAURANCE, 2005). Nesse âmbito, Driscol *et al.* (2013) sugeriram três formas básicas pelas quais a matriz influi na dinâmica espacial de ocorrência de populações e espécies: i) permeabilidade; ii) disponibilidade de recursos; e iii) efeitos sobre as condições abióticas do fragmento (FIGURA 1).

Figura 1 – Modelo conceitual dos efeitos do núcleo da matriz.



Fonte: Adaptado de Driscol *et al.* (2013)

A troca de espécies entre os fragmentos florestais pode ser restringida (HANSKI, 1999) conforme a perda da vegetação nativa avança e os fragmentos tornam-se cada vez menores e

mais isolados uns dos outros (FAHRIG, 2003; FAHRIG, 2013; PARDINI; NICHOLS; PÜTTKER, 2017). Este isolamento geográfico das populações pode acarretar em um distanciamento fenotípico oriundo da deriva genética (LEGRAND *et al.*, 2017). A intensidade da deriva e a velocidade do distanciamento estarão diretamente e inversamente relacionados ao nível de isolamento e ao tamanho das populações isoladas respectivamente (HARTL; CLARK, 1997). Desta forma, quando o fluxo de genes for restrito, os espécimes espacialmente menos isolados serão geneticamente e fenotipicamente mais similares em comparação com espécimes que estejam mais isolados uns dos outros (HARTL; CLARK, 1997).

Nas primeiras décadas posteriores ao isolamento, os principais impactos da fragmentação florestal na comunidade arbórea se dão por meio dos efeitos de borda (BENCHIMOL, PERES; 2015; LAURANCE *et al.*, 2011; OLUPOT, 2009). Nos fragmentos de florestas tropicais úmidas, as influências dos efeitos de borda podem chegar a até 100 metros (m) em direção ao interior dos mesmos (LAURANCE *et al.*, 2011; PÜTZ *et al.*, 2011; TABARELLI; DA SILVA; GASCON, 2004). As drásticas mudanças abióticas nas bordas compreendem: dessecação, distúrbios oriundos da intensidade dos ventos, aumento da incidência de luz e temperatura, e diminuição da umidade do ar (DAVIES-COLLEY; PAYNE; VAN ELSWIJK, 2000; LAURANCE *et al.*, 2011; PINTO *et al.*, 2010; PÜTZ *et al.*, 2011; TABARELLI *et al.*, 2010; WILLIAMS-LINERA, 1990). Estas mudanças podem promover alterações na composição florística devido à susceptibilidade das áreas ao estabelecimento de espécies exóticas (HARPER *et al.*, 2005) e ao favorecimento de espécies pioneiras em detrimento das espécies mais especializadas (LAURANCE *et al.*, 2006; LOBO *et al.*, 2011; ORIHUELA *et al.*, 2015). Também podem ocorrer alterações nos padrões estruturais como a diminuição da cobertura do dossel (HARPER *et al.*, 2005) e mudanças nos padrões dinâmicos da comunidade arbórea (HARPER *et al.*, 2005; LAURANCE *et al.*, 2006; TABARELLI *et al.*, 2010) com aumento de até 50% da mortalidade dos indivíduos nas bordas (HALLINGER *et al.*, 2016; HARPER *et al.*, 2005).

Além disso, deve-se levar em consideração a forma do fragmento, observando-se que quanto menor a relação entre perímetro e área, menor o efeito de borda (LEVEY *et al.*, 2016). Desta forma, paisagens dominadas por fragmentos com maior relação perímetro/área serão passíveis de conservar somente um subconjunto restrito e não aleatório da composição florística original (KARP *et al.*, 2012; LAURANCE *et al.*, 2006; TABARELLI; LOPES; PERES, 2008) experimentando um aumento das espécies pioneiras nativas, homogeneização biótica (LOBO *et al.*, 2011) e conseqüentemente alterando a trajetória do processo de sucessão (PÜTZ *et al.*,



2011; TABARELLI; LOPES; PERES, 2008). Ao assumir então que a proximidade da borda influi nos organismos de formas variadas (EVANS; TURLEY; TEWKSBURY, 2013; FAGAN; CANTRELL; COSNER, 1999; ORROCK *et al.*, 2011; RIES; SISK, 2004), a quantidade de área *core* em um fragmento tornar-se uma das métricas ecologicamente mais pertinentes em relação à área total do fragmento (EWERS; DIDHAM, 2007).

A redução da área e o aumento do grau de isolamento dos fragmentos, ou ambos, promovem a diminuição do número de espécies devido diretamente a processos como a extinção local e a diminuição das taxas de migração (MACARTHUR; WILSON, 1963). Entretanto, a hipótese da quantidade de habitat prediz que o número de espécies em um fragmento independe da sua área ou do seu isolamento, ou seja, substitui essas duas variáveis por uma única, a quantidade de habitat remanescente na paisagem (FAHRIG, 2013). A quantidade de habitat é um importante agente influenciador dos padrões de diversidade de espécies (PARDINI *et al.*, 2010). Em circunstâncias nas quais a porcentagem de cobertura florestal seja maior que (>) 50% existirá uma propensão à manutenção da diversidade; em paisagens com cerca de 30% a 50%, níveis intermediários de cobertura florestal, pode-se ter alguma perda da diversidade; enquanto que abaixo desse limite (<30%) conjectura-se a perda súbita e não linear da diversidade (PARDINI *et al.*, 2010).

### **2.3 Funções ecossistêmicas e condutores abióticos e bióticos**

A fragmentação pode ser definida como a segmentação do habitat em áreas menores e isoladas que inibem os fluxos ecológicos em uma paisagem (WU, 2009). Essa perturbação antrópica tem diversos processos associados, entre eles a perda de habitat, o aumento do efeito de borda e o isolamento, podendo influenciar a diversidade e o funcionamento dos ecossistemas por meio da alteração das condições ambientais e das comunidades bióticas (LIU *et al.*, 2018). Por exemplo, o efeito de borda irá promover o aumento da temperatura, da radiação solar, da velocidade do vento e a diminuição da umidade (EWERS; BANKS-LEITE, 2013; HARPER *et al.*, 2005; LATIMER; ZUCKERBERG, 2017; LAURANCE *et al.*, 2017). Assim, na área do fragmento afetada por essas mudanças microclimáticas, ter-se-á alteração na composição da comunidade arbórea favorecendo o domínio de espécies tolerantes a seca e exigentes de luz (LAURANCE *et al.*, 2006), podendo acarretar em uma homogeneização biótica e funcional (LOBO *et al.*, 2011; TABARELLI; PERES; MELO, 2012), onde predominam espécies mais relacionadas ao ambiente modificado (filtragem ambiental) (BREGMAN *et al.*, 2015). Por

consequente, as funções ecossistêmicas seriam impulsionadas pelos traços das espécies mais abundantes na comunidade (hipótese da razão de massa) (GRIME, 1998), com reduções significativas do estoque de carbono nas áreas de borda em comparação com o interior do fragmento (CHAPLIN-KRAMER *et al.*, 2015). Além disso, essas alterações das condições abióticas podem influenciar os processos biológicos (D'ANGELO *et al.*, 2004; LAURANCE *et al.*, 2000; LINDENMAYER; LAURANCE; FRANKLIN, 2012; METZGER, 2000) como a assimilação de CO<sub>2</sub>, acarretando na diminuição do estoque de carbono em consequência da redução do crescimento. O efeito de borda também é capaz de promover altas taxas de mortalidade dos indivíduos arbóreos (LAURANCE *et al.*, 2000; MAGNAGO *et al.*, 2015), sobretudo daqueles de grande porte (D'ANGELO *et al.*, 2004; LAURANCE *et al.*, 2000; LINDENMAYER; LAURANCE; FRANKLIN, 2012; METZGER, 2000), desse modo, promovendo a diminuição do estoque de carbono diretamente (BERENQUER *et al.* 2014; LAURANCE *et al.*, 2006).

Dentre os diversos fatores abióticos associados as funções ecossistêmicas, o clima, e mais especificamente, a temperatura e a precipitação são os principais agentes que influem na diversidade e no estoque de carbono das florestas em ampla escala (ALI *et al.*, 2019b; GILLMAN; WRIGHT, 2013; VÁZQUEZ-RIVERA; CURRIE, 2014). De forma simplista, a riqueza de espécies em regiões quentes e úmidas será maior em comparação com áreas frias e secas (ESQUIVEL-MUELBERT *et al.*, 2017; KERKHOFF; MORIARTY; WEISER, 2014; SOMMER *et al.*, 2010). Esse padrão pode ser explicado pela hipótese energética, a qual postula que a riqueza de uma área é determinada em função da energia total disponível, influenciando tanto no número como no tamanho dos indivíduos sustentados no sistema (BROWN, 2014; CURRIE *et al.*, 2004; STORCH; BOHDALKOVÁ; OKIE, 2018). Padrão similar ao da riqueza é esperado para a biomassa acima do solo em florestas tropicais (ÁLVAREZ-DÁVILA *et al.*, 2017). A temperatura afeta as taxas das atividades das enzimas fotossintéticas e da cadeia de transporte de elétrons (MEDLYN *et al.*, 2002; SAGE; KUBIEN, 2007) e, de maneira indireta, por meio da temperatura da folha determina a diferença de pressão de vapor (LLOYD; FARQUHAR, 2008), enquanto a precipitação irá influenciar na disponibilidade de água, tendo efeito na condutância estomática, absorção de nutrientes e, conseqüentemente, na produtividade florestal (ALBAUGH *et al.*, 2014; EAMUS, 2003; SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012). No entanto, vale ressaltar que, o aumento da biomassa ocorrerá até o valor crítico, ou seja, apenas dentro de faixas climáticas favoráveis para a fotossíntese (ALI *et al.*, 2019b; CURRIE *et al.*, 2004; GILLMAN; WRIGHT, 2013), geralmente sendo o limite-térmico entorno de 32,2°

C (SULLIVAN *et al.*, 2020). Temperaturas mais altas irão estimular a fotorrespiração em detrimento da fotossíntese (CLARK, 2004; RENNENBERG *et al.*, 2006; HUANG *et al.*, 2019). Além disso, os efeitos negativos da temperatura na longevidade dos indivíduos arbóreos são acentuados pela restrição da umidade (SULLIVAN *et al.*, 2020), em que períodos prolongados de seca podem aumentar a mortalidade dos indivíduos arbóreos (PHILLIPS *et al.*, 2009). Assim, a resposta da comunidade arbórea às mudanças climáticas irá depender da aclimação fisiológica (SMITH; KNAPP; COLLINS, 2009), acarretando em alterações nas taxas demográficas (SMITH; KNAPP; COLLINS, 2009) e na composição de espécies (FAUSET *et al.*, 2012), em outras palavras, podendo promover a diminuição da diversidade e do estoque de carbono.

Em escala local, as variações na diversidade e no estoque de carbono da floresta tendem a ser atribuídas a fatores edáficos (FUJII *et al.*, 2018; RODRIGUES *et al.*, 2019). Relações positivas da disponibilidade de nutrientes com a riqueza e a biomassa da comunidade arbórea foram descritas anteriormente (FIGUEIREDO *et al.*, 2018; HOFHANSL *et al.*, 2020; QUESADA *et al.*, 2012). Assim, à medida que a disponibilidade de recursos aumenta, a probabilidade de que uma espécie se estabeleça e se desenvolva será maior do que em locais com menor disponibilidade de recursos (hipótese da complementariedade de nicho) (TILMAN, 1999). No entanto, a aquisição dos nutrientes do solo, no âmbito de uma comunidade arbórea, é bem mais complexa (ASCHEHOUG *et al.*, 2016), visto que, os indivíduos podem exercer influências no crescimento e no desenvolvimento dos seus vizinhos por meio de dois principais mecanismos: i) competição e; ii) facilitação (ASCHEHOUG *et al.*, 2016). Em relação a competição, por exemplo, a elevada densidade de raízes finas de um indivíduo pode aumentar a interface raiz-solo conferindo-lhe vantagens competitivas (HODGE *et al.*, 1999), no tocante a absorção de fósforo (P), o qual possui baixas taxas de difusão e não é adquirido por fluxo de massa (ASCHEHOUG *et al.*, 2016). Já em relação a facilitação, por exemplo, a associação mutualística de indivíduos arbóreos com microorganismos fixadores de nitrogênio (N) para adquirir N atmosférico (VITOUSEK *et al.*, 2013) pode acarretar efeitos positivos no desenvolvimento dos seus vizinhos por aumentar a disponibilidade do nutriente no solo (BELLINGHAM; WALKER; WARDLE, 2001). Dentre os diversos nutrientes presentes no solo, o N e o P são essenciais para a assimilação fotossintética de carbono (MO *et al.*, 2019). Enquanto o nitrogênio pode limitar a síntese da enzima rubisco (ELLSWORTH *et al.*, 2015; TAIZ *et al.*, 2017) e de outras proteínas fotossintéticas (EVANS, 1989; TAIZ *et al.*, 2017), o fósforo irá influenciar os principais aspectos da fisiologia vegetal para a fotossíntese, como: a

solubilidade da membrana, produção de NADPH (fosfato de dinucleotídeo de adenina e nicotinamida) e ATP (adenosina trifosfato) (TAIZ *et al.*, 2017). Nas florestas tropicais o P é geralmente considerado como nutriente limitante para a fotossíntese, ao invés do N, isso porque a sua disponibilidade comumente diminui com o intemperismo da rocha-mãe e a idade do solo (FUJII *et al.*, 2018), enquanto que o N é mais dependente da fixação biológica e, assim, menos associado a origem do solo (FUJII *et al.*, 2018). Diante desse cenário, outro aspecto a ser comentado é a ciclagem de nutrientes nas florestas tropicais. Nesses ambientes, de solos altamente intemperizados, os nutrientes são rapidamente reciclados por meio da decomposição da serapilheira (FUJII *et al.*, 2018; WRIGHT *et al.*, 2011), e ao serem reabsorvidos pelos indivíduos arbóreos são empregados para o seu crescimento (LÜ *et al.*, 2019), tornando-os independentes do suprimento de nutrientes do solo (LÜ *et al.*, 2019).

Os efeitos da diversidade na biomassa e produtividade são comumente elucidados pelo mecanismo de complementariedade de nicho (LOREAU; HECTOR, 2001; TILMAN; LEHMAN; THOMSON, 1997; WRIGHT *et al.*, 2009). Conforme a hipótese da complementariedade de nicho postula, uma maior diversidade de espécies amplia as chances de se ter características funcionais variadas, acarretando em distintos usos dos recursos pelos indivíduos, menor competição e maior função ecossistêmica (TILMAN, 1999). Entretanto, não existe ainda uma consistência na relação entre biodiversidade e função, podendo essa ser positiva (LIANG *et al.*, 2016; MENSAH *et al.*, 2016) ou mesmo negativa (JACOB; LEUSCHNER; THOMAS, 2010; WHITTAKER; HEEGAARD, 2003), o que sugere que essa relação pode depender de outros aspectos como das condições abióticas mencionadas anteriormente.

### **3 CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Os ecossistemas florestais encontram-se ameaçados por perturbações antrópicas crescentes, como a conversão do uso da terra e as mudanças climáticas. Nesse contexto, estudos desenvolvidos no domínio Atlântico tornam-se imprescindíveis, visto que, essa floresta tropical encontra-se entre os *hotspots* mais sensíveis às mudanças climáticas (BELLARD *et al.*, 2014) e está submetida a um processo de fragmentação relativamente antigo (FEARNSIDE, 2005), o que permite a avaliação dos seus efeitos de longo prazo (BROADBENT *et al.*, 2008; HADDAD *et al.*, 2015) nas funções ecossistêmicas.

Sendo fundamental a compreensão dos mecanismos que promovem a extensão e a qualidade das funções do ecossistema. O conhecimento dos efeitos combinados do clima e da

paisagem na vegetação tornam-se extremamente necessários, pois esses processos não ocorrem de maneira isolada. Ademais, essas informações podem auxiliar no planejamento e no estabelecimento de políticas públicas eficazes de conservação, não só para o domínio Atlântico, mas também para as demais florestas tropicais.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALBAUGH, J. M. *et al.* Evaluating changes in switchgrass physiology, biomass, and light-use efficiency under artificial shade to estimate yields if intercropped with *Pinus taeda* L. **Agroforestry systems**, [s.l.], v. 88, n. 3, p. 489-503, 2014. <https://doi.org/10.1007/s10457-014-9708-3>.

ALI, A. *et al.* Climatic water availability is the main limiting factor of biotic attributes across large-scale elevational gradients in tropical forests. **Science of The Total Environment**, [s.l.], v. 647, p. 1211-1221, 2019b. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.072>.

ÁLVAREZ-DÁVILA, E. *et al.* Forest biomass density across large climate gradients in northern South America is related to water availability but not with temperature. **PloS one**, São Francisco, v. 12, n. 3, p. e0171072, 2017. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171072>.

ANDRÉN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. **Oikos**, Copenhagen, p. 355-366, 1994. <https://doi.org/10.2307/3545823>

ARAGÃO, L. E. O. C.; SHIMABUKURO, Y. E. The incidence of fire in Amazonian forests with implications for REDD. **Science**, Washington, v. 328, n. 5983, p. 1275-1278, 2010. <https://doi.org/10.1126/science.1186925>

ASCHEHOUG, E.T. *et al.* The mechanisms and consequences of interspecific competition among plants. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 47, p. 263-281, 2016. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032123>.

ÁVILA-CABADILLA, L. D. *et al.* Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. **PLoS One**, São Francisco, v. 7, n. 4, p. e35228, 2012. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035228>.

BALVANERA, P. *et al.* Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. **Ecology letters**, Hoboken, v. 9, n. 10, p. 1146-1156, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x>.

BEER, C. *et al.* Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. **Science**, Washington, v. 329, n. 5993, p. 834-838, 2010. <https://doi.org/10.1126/science.1184984>.

BELLARD, C. *et al.* Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. **Global Ecology and Biogeography**, [s.l.], v. 23, n. 12, p. 1376-1386, 2014. <https://doi.org/10.1111/geb.12228>

- BELLINGHAM, P. J.; WALKER, L. R.; WARDLE, D. A. Differential facilitation by a nitrogen-fixing shrub during primary succession influences relative performance of canopy tree species. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 89, n. 5, p. 861-875, 2001. <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00604.x>.
- BENCHIMOL, M.; PERES, C. A. Edge-mediated compositional and functional decay of tree assemblages in Amazonian forest islands after 26 years of isolation. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 103, n. 2, p. 408-420, 2015. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12371>.
- BERENGUER, E. *et al.* A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. **Global change biology**, [*s.l.*], v. 20, n. 12, p. 3713-3726, 2014. <https://doi.org/10.1111/gcb.12627>.
- BOLÍVAR-CIMÉ, B. *et al.* Response of phytophagous bats to patch quality and landscape attributes in fragmented tropical semi-deciduous forest. **Acta Chiropterologica**, Praga, v. 15, n. 2, p. 399-409, 2013. <https://doi.org/10.3161/150811013X679026>.
- BONAN, G. B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. **Science**, Washington, v. 320, n. 5882, p. 1444-1449, 2008. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>.
- BREGMAN, T. P. *et al.* Species interactions regulate the collapse of biodiversity and ecosystem function in tropical forest fragments. **Ecology**, Oxford, v. 96, n. 10, p. 2692-2704, 2015. <https://doi.org/10.1890/14-1731.1>.
- BROADBENT, E. N. *et al.* Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. **Biological conservation**, Oxford, v. 141, n. 7, p. 1745-1757, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.024>.
- BROWN, J. H. Why are there so many species in the tropics? **Journal of Biogeography**, Hoboken, v. 41, n. 1, p. 8-22, 2014. <https://doi.org/10.1111/jbi.12228>.
- CALDEIRA, K. Avoiding mangrove destruction by avoiding carbon dioxide emissions. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [*s.l.*], v. 109, n. 36, p. 14287-14288, 2012. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211718109>.
- CARRARA, E. *et al.* Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. **Biological Conservation**, Oxford, v. 184, p. 117-126, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.014>.
- CASTELLON, T. D.; SIEVING, K. E. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. **Conservation Biology**, [*s.l.*], v. 20, n. 1, p. 135-145, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00332.x>.
- CHAPLIN-KRAMER, R. *et al.* Degradation in carbon stocks near tropical forest edges. **Nature communications**, [*s.l.*], v. 6, n. 1, p. 1-6, 2015. <https://doi.org/10.1038/ncomms10158>.

CLARK, D. A. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 359, n. 1443, p. 477-491, 2004.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1426>.

COLLINGE, S. K. **Ecology of fragmented landscapes**. JHU Press, 2009.

CURRIE, D. J. *et al.* Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. **Ecology letters**, Hoboken, v. 7, n. 12, p. 1121-1134, 2004.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00671.x>.

D'ANGELO, S. A. *et al.* Inferred causes of tree mortality in fragmented and intact Amazonian forests. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 20, n. 2, p. 243-246, 2004.  
<https://doi.org/10.1017/S0266467403001032>.

DAVIES-COLLEY, R. J.; PAYNE, G. W.; VAN ELSWIJK, M. Microclimate gradients across a forest edge. **New Zealand Journal of Ecology**, Nova Zelândia, p. 111-121, 2000.  
<http://www.jstor.org/stable/24054666>.

DIDHAM, R. K.; KAPOV, V.; EWERS, R. M. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. **Oikos**, Buenos Aires, v. 121, n. 2, p. 161-170, 2012.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20273.x>.

DJOMO, A. N.; KNOHL, A.; GRAVENHORST, G. Estimations of total ecosystem carbon pools distribution and carbon biomass current annual increment of a moist tropical forest. **Forest Ecology and Management**, [s.l.], v. 261, n. 8, p. 1448-1459, 2011.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.01.031>.

DRISCOLL, D. A. *et al.* Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. **Trends in Ecology & Evolution**, [s.l.], v. 28, n. 10, p. 605-613, 2013.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.06.010>.

DUNNING, J. B.; DANIELSON, B. J.; PULLIAM, H. R. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. **Oikos**, Buenos Aires, p. 169-175, 1992.  
<https://doi.org/10.2307/3544901>.

EAMUS, D. How does ecosystem water balance affect net primary productivity of woody ecosystems?. **Functional Plant Biology**, [s.l.], v. 30, n. 2, p. 187-205, 2003.  
<https://doi.org/10.1071/FP02084>.

ELLSWORTH, D. S. *et al.* Phosphorus recycling in photorespiration maintains high photosynthetic capacity in woody species. **Plant, Cell & Environment**, [s.l.], v. 38, n. 6, p. 1142-1156, 2015. <https://doi.org/10.1111/pce.12468>.

ESQUIVEL-MUELBERT, A. *et al.* Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. **Ecography**, Hoboken, v. 40, n. 5, p. 618-629, 2017.  
<https://doi.org/10.1111/ecog.01904>.

EVANS, D. M.; TURLEY, N. E.; TEWKSBURY, J. J. Habitat edge effects alter ant-guard protection against herbivory. **Landscape ecology**, Pavia, v. 28, n. 9, p. 1743-1754, 2013. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9917-6>

EVANS, J. R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C 3 plants. **Oecologia**, [s.l.], v. 78, n. 1, p. 9-19, 1989. <https://doi.org/10.1007/bf00377192>.

EWERS, R. M.; BANKS-LEITE, C. Fragmentation impairs the microclimate buffering effect of tropical forests. **PLOS one**, São Francisco, v. 8, n. 3, p. e58093, 2013. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058093>

EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. **Biological Reviews**, [s.l.], v. 81, n. 1, p. 117-142, 2006. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006949>.

EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. The effect of fragment shape and species' sensitivity to habitat edges on animal population size. **Conservation Biology**, [s.l.], v. 21, n. 4, p. 926-936, 2007. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00720.x>.

FAGAN, W. F.; CANTRELL, R. S.; COSNER, C. How habitat edges change species interactions. **The American Naturalist**, Chicago, v. 153, n. 2, p. 165-182, 1999. <https://doi.org/10.1086/303162>.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, Palo Alto, v. 34, n. 1, p. 487-515, 2003. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>

FAHRIG, L. Ecological responses to habitat fragmentation per se. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 48, n. 1, 2017. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612>

FAHRIG, L. *et al.* Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. **Ecology letters**, Hoboken, v. 14, n. 2, p. 101-112, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>.

FAHRIG, L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. **Journal of Biogeography**, Hoboken, v. 40, n. 9, p. 1649-1663, 2013. <https://doi.org/10.1111/jbi.12130>

FAHRIG, L. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? **Ecological Modelling**, [s.l.], v. 105, n. 2, p. 273-292, 1998. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(97\)00163-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(97)00163-4).

FAO. State of the World's Forests. **Food and Agriculture Organization of the United Nations**, Roma, v. 9, p. 179, 2011

FAUSET, S. *et al.* Drought-induced shifts in the floristic and functional composition of tropical forests in Ghana. **Ecology letters**, Hoboken, v. 15, n. 10, p. 1120-1129, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01834.x>.



FEARNSIDE, P. M. Deforestation in Brazilian Amazonia: history, rates, and consequences. **Conservation biology**, [s.l.], v. 19, n. 3, p. 680-688, 2005. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00697.x>.

FIGUEIREDO, F. O. G *et al.* Beyond climate control on species range: The importance of soil data to predict distribution of Amazonian plant species. **Journal of Biogeography**, Hoboken, v. 45, n. 1, p. 190-200, 2018. <https://doi.org/10.1111/jbi.13104>.

FINE, P. V. A.; REE, R. H.; BURNHAM, R. J. The disparity in tree species richness among tropical, temperate and boreal biomes: the geographic area and age hypothesis. **Tropical forest community ecology**, p. 31-45, 2009.

FRANKLIN, J. F.; LINDENMAYER, D. B. Importance of matrix habitats in maintaining biological diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s.l.], v. 106, n. 2, p. 349-350, 2009. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812016105>.

FUJII, K. *et al.* Plant–soil interactions maintain biodiversity and functions of tropical forest ecosystems. **Ecological Research**, [s.l.], v. 33, n. 1, p. 149-160, 2018. <https://doi.org/10.1007/s11284-017-1511-y>.

GASCON, C. *et al.* Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. **Biological Conservation**, Oxford, v. 91, n. 2, p. 223-229, 1999. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00080-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00080-4).

GILLMAN, L.N.; WRIGHT, S. D. Species richness and evolutionary speed: the influence of temperature, water and area. **Journal of Biogeography**, Hoboken, v. 41, n. 1, p. 39-51, 2013. <https://doi.org/10.1111/jbi.12173>.

GRACE, J. Understanding and managing the global carbon cycle. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 92, n. 2, p. 189-202, 2004. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00874.x>.

GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 86, n. 6, p. 902-910, 1998. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>.

HADDAD, N. M. *et al.* Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science Advances**, [s.l.], v. 1, n. 2, p. e1500052, 2015. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>.

HALLINGER, M. *et al.* Factors driving tree mortality in retained forest fragments. **Forest Ecology and Management**, [s.l.], v. 368, p. 163-172, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.023>

HANSKI, I. Habitat fragmentation and species richness. **Journal of Biogeography**, Hoboken, v. 42, n. 5, p. 989-993, 2015. <https://doi.org/10.1111/jbi.12478>.

HANSKI, I. **Metapopulation ecology**. Oxford University Press, 1999.

HARPER, K. A. *et al.* Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. **Conservation Biology**, [*s.l.*], v. 19, n. 3, p. 768-782, 2005. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00045.x>.

HARTL, D. L.; CLARK, A. G. Principles of population genetics. Sunderland, MA: Sinauer associates, 1997.

HODGE, A. *et al.* Why plants bother: root proliferation results in increased nitrogen capture from an organic patch when two grasses compete. **Plant, Cell & Environment**, [*s.l.*], v. 22, n. 7, p. 811-820, 1999. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00454.x>.

HOFHANSL, F. *et al.* Climatic and edaphic controls over tropical forest diversity and vegetation carbon storage. **Scientific reports**, [*s.l.*], v. 10, n. 1, p. 1-11, 2020. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61868-5>.

HOOPER, D. U. *et al.* Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological monographs**, Hoboken, v. 75, n. 1, p. 3-35, 2005. <https://doi.org/10.1890/04-0922>.

HUANG, M. *et al.* Air temperature optima of vegetation productivity across global biomes. **Nature ecology & evolution**, [*s.l.*], v. 3, n. 5, p. 772-779, 2019. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0838-x>.

JACOB, M.; LEUSCHNER, C.; THOMAS, F. M. Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity. **Annals of Forest Science**, [*s.l.*], v. 67, n. 5, p. 503, 2010. <https://doi.org/10.1051/forest/2010005>.

KARP, D. S. *et al.* Intensive agriculture erodes  $\beta$ -diversity at large scales. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 15, n. 9, p. 963-970, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x>.

KERKHOFF, A. J.; MORIARTY, P. E.; WEISER, M. D. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [*s.l.*], v. 111, n. 22, p. 8125-8130, 2014. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308932111>.

LANDE, R. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. **The American Naturalist**, Chicago, v. 130, n. 4, p. 624-635, 1987. <https://doi.org/10.1086/284734>.

LATIMER, C. E.; ZUCKERBERG, B. Forest fragmentation alters winter microclimates and microrefugia in human-modified landscapes. **Ecography**, Hoboken, v. 40, n. 1, p. 158-170, 2017. <https://doi.org/10.1111/ecog.02551>.

LAURANCE, W. F. *et al.* An Amazonian rainforest and its fragments as a laboratory of global change. **Biological Reviews**, [*s.l.*], v. 93, n. 1, p. 223-247, 2017. <https://doi.org/10.1111/brv.12343>.

LAURANCE, W. F. *et al.* Conservation: rainforest fragmentation kills big trees. **Nature**, Londres, v. 404, n. 6780, p. 836-836, 2000. <https://doi.org/10.1038/35009032>.

LAURANCE, W. F. *et al.* Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s.l.], v. 103, n. 50, p. 19010-19014, 2006. <https://doi.org/10.1073/pnas.0609048103>.

LAURANCE, W. F. *et al.* The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. **Biological Conservation**, Oxford, v. 144, n. 1, p. 56-67, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.021>.

LAURANCE, W. F. When bigger is better: the need for Amazonian mega-reserves. **Trends in Ecology & Evolution**, [s.l.], v. 20, n. 12, p. 645-648, 2005. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.10.009>.

LEGRAND, D. *et al.* Eco-evolutionary dynamics in fragmented landscapes. **Ecography**, Hoboken, v. 40, n. 1, p. 9-25, 2017. <https://doi.org/10.1111/ecog.02537>.

LEIBOLD, M. A. *et al.* The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology letters**, Hoboken, v. 7, n. 7, p. 601-613, 2004. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>.

LEVEY, D. J. *et al.* Disentangling fragmentation effects on herbivory in understory plants of longleaf pine savanna. **Ecology**, Durham, v. 97, n. 9, p. 2248-2258, 2016. <https://doi.org/10.1002/ecy.1466>.

LEVINS, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. **American Entomologist**, Oxford, v. 15, n. 3, p. 237-240, 1969. <https://doi.org/10.1093/besa/15.3.237>.

LIANG, J. *et al.* Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. **Science**, Washington, v. 354, n. 6309, 2016. <https://doi.org/10.1126/science.aaf8957>.

LINDENMAYER, D. B.; LAURANCE, W. F.; FRANKLIN, J. F. Global decline in large old trees. **Science**, Washington, v. 338, n. 6112, p. 1305-1306, 2012. <https://doi.org/10.1126/science.1231070>.

LIU, J. *et al.* How does habitat fragmentation affect the biodiversity and ecosystem functioning relationship? **Landscape ecology**, Pavia, v. 33, n. 3, p. 341-352, 2018. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0620-5>

LLOYD, J.; FARQUHAR, G. D. Effects of rising temperatures and [CO<sub>2</sub>] on the physiology of tropical forest trees. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 363, n. 1498, p. 1811-1817, 2008. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0032>.

LOBO, D. *et al.* Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, [s.l.], v. 17, n. 2, p. 287-296, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x>.

LOREAU, M.; HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature**, Londres, v. 412, n. 6842, p. 72-76, 2001. <https://doi.org/10.1038/35083573>.

- LÜ, X.-T. *et al.* Species richness mediates within-species nutrient resorption: Implications for the biodiversity–productivity relationship. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 107, n. 5, p. 2346–2352, 2019. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13180>.
- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. An equilibrium theory of insular zoogeography. **Evolution**, Hoboken, v. 17, n. 4, p. 373–387, 1963. <https://doi.org/10.2307/2407089>.
- MAGNAGO, L. F. S. *et al.* Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, Dordrecht, v. 24, n. 9, p. 2305–2318, 2015. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0961-1>.
- MEDLYN, B. E. *et al.* Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. **Plant, Cell & Environment**, [*s.l.*], v. 25, n. 9, p. 1167–1179, 2002. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00891.x>.
- MENSAH, S. *et al.* Tree species diversity promotes aboveground carbon storage through functional diversity and functional dominance. **Ecology and evolution**, [*s.l.*], v. 6, n. 20, p. 7546–7557, 2016. <https://doi.org/10.1002/ece3.2525>.
- METZGER, J. P. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. **Ecological applications**, [*s.l.*], v. 10, n. 4, p. 1147–1161, 2000. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[1147:TFGRAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[1147:TFGRAL]2.0.CO;2).
- MIDGLEY, G. F. Biodiversity and ecosystem function. **Science**, Washington, v. 335, n. 6065, p. 174–175, 2012. <https://doi.org/10.1126/science.1217245>.
- MITCHELL, M. G. E. *et al.* Reframing landscape fragmentation's effects on ecosystem services. **Trends in Ecology & Evolution**, [*s.l.*], v. 30, n. 4, p. 190–198, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.01.011>.
- MO, Q. *et al.* Foliar phosphorus fractions reveal how tropical plants maintain photosynthetic rates despite low soil phosphorus availability. **Functional Ecology**, [*s.l.*], v. 33, n. 3, p. 503–513, 2019. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13252>.
- NEWBOLD, T. *et al.* A global model of the response of tropical and sub-tropical forest biodiversity to anthropogenic pressures. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, Londres, v. 281, n. 1792, p. 20141371, 2014. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1371>.
- OLUPOT, W. A variable edge effect on trees of Bwindi Impenetrable National Park, Uganda, and its bearing on measurement parameters. **Biological Conservation**, Oxford, v. 142, n. 4, p. 789–797, 2009. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.12.015>.
- OPDAM, P. Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding bird studies. **Landscape ecology**, Pavia, v. 5, n. 2, p. 93–106, 1991. <https://doi.org/10.1007/BF00124663>.
- ORIHUELA, R. L. L. *et al.* Markedly divergent tree assemblage responses to tropical forest loss and fragmentation across a strong seasonality gradient. **PloS one**, São Francisco, v. 10, n. 8, p. e0136018, 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136018>.

- ORROCK, J. L. *et al.* Large-scale experimental landscapes reveal distinctive effects of patch shape and connectivity on arthropod communities. **Landscape Ecology**, Pavia, v. 26, n. 10, p. 1361-1372, 2011. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9656-5>.
- PAN, Y. *et al.* A large and persistent carbon sink in the world's forests. **Science**, Washington, v. 333, n. 6045, p. 988-993, 2011. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>.
- PARDINI, R. *et al.* Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. **PloS one**, São Francisco, v. 5, n. 10, p. e13666, 2010. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013666>.
- PARDINI, R.; NICHOLS, E.; PÜTTKER, T. Biodiversity Response To Habitat Loss And Fragmentation. 2017.
- PHILLIPS, O. L. *et al.* Drought sensitivity of the Amazon rainforest. **Science**, Washington, v. 323, n. 5919, p. 1344-1347, 2009. <https://doi.org/10.1126/science.1164033>.
- PINTO, S. R. R. *et al.* Landscape attributes drive complex spatial microclimate configuration of Brazilian Atlantic forest fragments. **Tropical Conservation Science**, [s.l.], v. 3, n. 4, p. 389-402, 2010. <https://doi.org/10.1177/194008291000300404>.
- PREVEDELLO, J. A.; VIEIRA, M. V. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. **Biodiversity and Conservation**, Dordrecht, v. 19, n. 5, p. 1205-1223, 2010. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9750-z>.
- PÜTZ, S. *et al.* Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: a modelling study for Brazilian Atlantic forests. **Ecological Modelling**, [s.l.], v. 222, n. 12, p. 1986-1997, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.03.038>.
- PÜTZ, S. *et al.* Long-term carbon loss in fragmented Neotropical forests. **Nature Communications**, [s.l.], v. 5, n. 5037, p. 1-8, 2014. <https://doi.org/10.1038/ncomms6037>.
- QUESADA, C. A. *et al.* Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, [s.l.], v. 9, n. 6, p. 2203-2246, 2012. <https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012>.
- QUINN, J. F.; HARRISON, S. P. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. **Oecologia**, [s.l.], v. 75, n. 1, p. 132-140, 1988 <https://doi.org/10.1007/BF00378826>.
- RENNENBERG, H. *et al.* Physiological responses of forest trees to heat and drought. **Plant Biology**, [s.l.], v. 8, n. 5, p. 556-571, 2006. <https://doi.org/10.1055/s-2006-924084>.
- RIES, L.; SISK, T. D. A predictive model of edge effects. **Ecology**, Durham, v. 85, n. 11, p. 2917-2926, 2004. <https://doi.org/10.1890/03-8021>.
- RODRIGUES, A. C. *et al.* Fine-scale habitat differentiation shapes the composition, structure and aboveground biomass but not species richness of a tropical Atlantic forest. **Journal of Forestry Research**, [s.l.], p. 1-13, 2019. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-00994-x>.

SAGE, R. F.; KUBIEN, D. S. The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. **Plant, cell & environment**, [s.l.], v. 30, n. 9, p. 1086-1106, 2007. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01682.x>.

SALA, A.; WOODRUFF, D. R.; MEINZER, F. C. Carbon dynamics in trees: feast or famine?. **Tree physiology**, [s.l.], v. 32, n. 6, p. 764-775, 2012. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr143>.

SÁNCHEZ-DE-JESÚS, H. A. *et al.* Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. **Landscape ecology**, Pavia, v. 31, n. 4, p. 843-854, 2016. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0293-2>.

SMITH, M. D.; KNAPP, A. K.; COLLINS, S. L. A framework for assessing ecosystem dynamics in response to chronic resource alterations induced by global change. **Ecology**, Durham, v. 90, n. 12, p. 3279-3289, 2009. <https://doi.org/10.1890/08-1815.1>.

SIKAMÄKI, J.; SANCHIRICO, J. N.; JARDINE, S. L. Global economic potential for reducing carbon dioxide emissions from mangrove loss. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s.l.], v. 109, n. 36, p. 14369-14374, 2012. <https://doi.org/10.1073/pnas.1200519109>.

SIMBERLOFF, D.; ABELE, L. G. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. **The American Naturalist**, Chicago, v. 120, n. 1, p. 41-50, 1982. <http://www.jstor.org/stable/2461084>.

SOMMER, J. H. *et al.* Projected impacts of climate change on regional capacities for global plant species richness. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 277, n. 1692, p. 2271-2280, 2010. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0120>.

STORCH, D.; BOHDALKOVÁ, E.; OKIE, J. The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity–diversity relationship. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 21, n. 6, p. 920-937, 2018. <https://doi.org/10.1111/ele.12941>.

SULLIVAN, M. J. P. *et al.* Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. **Science**, Washington, v. 368, n. 6493, p. 869-874, 2020. <https://doi.org/10.1126/science.aaw7578>.

TABARELLI, M.; DA SILVA, J. M.C.; GASCON, C. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity & Conservation**, [s.l.], v. 13, n. 7, p. 1419-1425, 2004. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000019398.36045.1b>.

TABARELLI, M. *et al.* Effects of pioneer tree species hyperabundance on forest fragments in northeastern Brazil. **Conservation Biology**, [s.l.], v. 24, n. 6, p. 1654-1663, 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01529.x>.

TABARELLI, M.; LOPES, A. V.; PERES, C. A. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. **Biotropica**, Washington, v. 40, n. 6, p. 657-661, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00454.x>.

TABARELLI, M.; PERES, C.A.; MELO, F.P. The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity. **Biological Conservation**, Oxford, 155, p.136-140. 2012 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.020>.

TAIZ, L. *et al.* Fisiologia e desenvolvimento vegetal. Artmed Editora, 2017.

THOMPSON, P. L.; RAYFIELD, B.; GONZALEZ, A. Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. **Ecography**, Hoboken, v. 40, n. 1, p. 98-108, 2017. <https://doi.org/10.1111/ecog.02558>.

TILMAN, D. *et al.* Habitat destruction and the extinction debt. **Nature**, Londres, v. 371, n. 6492, p. 65-66, 1994. <https://doi.org/10.1038/371065a0>.

TILMAN, D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. **Ecology**, Durham, v. 80, n. 5, p. 1455-1474, 1999. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1455:TECOCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1455:TECOCI]2.0.CO;2)

TILMAN, D.; LEHMAN, C. L.; THOMSON, K. T. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. **Proceedings of the national academy of sciences**, [s.l.], v. 94, n. 5, p. 1857-1861, 1997. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.5.1857>.

TSCHARNTKE, Teja *et al.* Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. **Biological Reviews**, [s.l.], v. 87, n. 3, p. 661-685, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>.

VÁZQUEZ-RIVERA, H.; CURRIE, D. J. Contemporaneous climate directly controls broad-scale patterns of woody plant diversity: a test by a natural experiment over 14,000 years. **Global Ecology and Biogeography**, [s.l.], v. 24, n. 1, p. 97-106, 2014. <https://doi.org/10.1111/geb.12232>.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly review of biology**, Chicago, v. 85, n. 2, p. 183-206, 2010. <http://www.jstor.org/stable/10.1086/652373>.

VILLARD, M. A.; METZGER, J. P. Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. **Journal of Applied Ecology**, Londres, v. 51, n. 2, p. 309-318, 2014. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12190>.

VITOUSEK, P. M. *et al.* Biological nitrogen fixation: rates, patterns and ecological controls in terrestrial ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 368, n. 1621, p. 20130119, 2013. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0119>.

WHITTAKER, R. J.; HEEGAARD, E. What is the observed relationship between species richness and productivity? Comment. **Ecology**, Durham, v. 84, n. 12, p. 3384-3390, 2003. <https://doi.org/10.1890/02-3128>.

WILCOVE, D. S.; MCLELLAN, C. H.; DOBSON, A. P. Habitat fragmentation in the temperate zone. **Conservation biology**, [s.l.], v. 6, p. 237-256, 1986.

WILLIAMS-LINERA, G. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. **The Journal of Ecology**, Oxford, p. 356-373, 1990.  
<https://doi.org/10.2307/2261117>.

WILSON, E. O.; WILLIS, E. O. Applied biogeography. **Ecology and evolution of communities**, Canadá, v. 522, p. 534, 1975.

WRIGHT, J. *et al.* Restoring biodiversity and ecosystem function: will an integrated approach improve results. **Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing**, p. 167-177, 2009.

WRIGHT, S. J. *et al.* Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. **Ecology**, Durham, v. 92, n. 8, p. 1616-1625, 2011. <https://doi.org/10.1890/10-1558.1>

WU, J. Ecological dynamics in fragmented landscapes **In:** Levin SA (ed) *The Princeton guide to ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp 438–444, 2009

WU, J. Key concepts and research topics in landscape ecology revisited: 30 years after the Allerton Park workshop. **Landscape ecology**, Pavia, v. 28, n. 1, p. 1-11, 2013  
<https://doi.org/10.1007/s10980-012-9836-y>

.



## **SEGUNDA PARTE – ARTIGO CIENTÍFICO**

## **NÃO TÃO SIMPLES: INTERAÇÕES COMPLEXAS ENTRE A PAISAGEM E O CLIMA AFETAM A DIVERSIDADE E A BIOMASSA DA MATA ATLÂNTICA**

**RESUMO:** Processos como mudanças climáticas e conversão do uso da terra continuam em franca aceleração, sendo grandes ameaças à conservação da biodiversidade e a manutenção das funções ecossistêmicas. Nesse contexto, ainda carece de aprofundamento a compreensão dos efeitos sinérgicos dessas alterações antrópicas. Aqui, usamos dados de 30 áreas de floresta tropical Atlântica para investigar como a paisagem interage com o clima e a diversidade, afetando as funções ecossistêmicas das comunidades arbóreas. Nossos achados demonstram que os efeitos combinados expressam de forma mais clara os impactos da temperatura, do déficit hídrico, da perda de habitat e do efeito de borda nas funções ecossistêmicas do componente arbóreo. A partir dessa perspectiva, abordagens holísticas, que contemplem os efeitos multiplicativos são necessárias para a preservação da floresta tropical Atlântica remanescente e para a previsão de respostas em outras florestas tropicais, que ainda não se encontram em estágio tão avançado de fragmentação e perda de habitat, mas progridem para um cenário similar ao da Mata Atlântica.

**Palavras - chave:** Tamanho do fragmento. Efeito de borda. Estoque de carbono. Temperatura. Déficit hídrico. Gradiente ambiental. Fragmentação.

**ABSTRACT:** (NOT THAT SIMPLE: COMPLEX INTERACTIONS BETWEEN LANDSCAPE AND CLIMATE AFFECT ATLANTIC TROPICAL FOREST DIVERSITY AND BIOMASS) Processes such as climate change and land use conversion continue to fast acceleration. These processes are major threats to biodiversity conservation and the maintenance of ecosystem functions. In this context, the understanding of the synergistic effects of these anthropic changes remains understudied. Here, we used data from 30 Atlantic rain forest areas to investigate how the landscape interacts with climate and diversity affecting the ecosystem functions of the tree component. Our results highlight that the combined effects more clearly express temperature, water deficit, habitat loss, and edge effect impacts on the ecosystem functions of the tree component. From this perspective, holistic approaches, which take into account multiplicative effects are necessary for remaining Atlantic tropical forest preservation and for the predictions of other tropical forests response, which are not yet at an advanced fragmentation and habitat loss stage, but they progress to a scenario similar to that of the Atlantic Forest.

**Key-words:** Patch size. Edge effect. Carbon stock. Temperature. Water deficit. Environmental gradient. Fragmentation.

## 1 INTRODUÇÃO

As florestas tropicais exercem um papel fundamental nas funções ecossistêmicas globais, destacando-se como reservatório de biodiversidade e estoque de carbono (ALKAMA; CESCATTI, 2016; BARLOW *et al.*, 2007; FAO, 2015; GIBSON *et al.*, 2011). As mudanças climáticas e as crescentes taxas de perda de cobertura florestal, em decorrência da modificação do uso da terra, têm comprometido tais funções (MAXWELL *et al.*, 2016; MITCHARD, 2018) por alterarem, principalmente, as condições abióticas, a diversidade de espécies e a biomassa acima do solo, atributos esses que, em muitos casos, se encontram correlacionados (TILMAN; ISBELL; COWLES; 2014). Diante desse cenário global, o estudo das respostas e das relações entre carbono, biodiversidade, clima, solo e paisagem se tornam prementes, visto que podem contribuir como arcabouço científico para o planejamento de estratégias de conservação e manejo, diante das perturbações de origem antrópica.

Em termos globais, há uma previsão do aumento da temperatura em 1,5 °C até 2050 (TEBALDI *et al.*, 2021), juntamente com várias partes dos trópicos ficando mais secas (BOISIER *et al.*, 2015). Já no âmbito da paisagem, com a crescente fragmentação do habitat nos trópicos (BETTS *et al.*, 2017; HADDAD *et al.*, 2015), as áreas remanescentes estarão cada vez mais sujeitas a alterações microclimáticas (LATIMER; ZUCKERBERG, 2017; LAURANCE *et al.*, 2017), e por conseguinte, as espécies submetidas a condições mais estressantes (D'ANGELO *et al.*, 2004; LAURANCE *et al.*, 2000; LINDENMAYER; LAURANCE; FRANKLIN, 2012; METZGER, 2000). Nesse contexto, o progresso no conhecimento dos efeitos isolados, das variáveis climáticas e da paisagem na comunidade arbórea nos permite afirmar que as florestas são os ecossistemas que mais irão sofrer com os impactos do estresse ambiental promovido por esses processos (CHOAT *et al.*, 2012), com efeito resultante da perda da biodiversidade e do estoque de carbono. No entanto, carece de um aprofundamento, a compreensão dos efeitos das interações, das variáveis climáticas e da paisagem, sobre as funções ecossistêmicas.

No que compreende as funções ecossistêmicas, a relação entre riqueza e biomassa, pode ser explicada pela hipótese da complementaridade de nicho. Essa hipótese propõe que uma maior diversidade de espécies amplia as chances de se ter características funcionais variadas, promovendo uma utilização dos recursos mais eficientes pelos indivíduos, menor competição e, portanto, maior função ecossistêmica (TILMAN, 1999). Assim, comunidades arbóreas com menor diversidade tem menor probabilidade de possuir espécies com atributos que lhes

possibilitem lidar com as mudanças das condições abióticas (ISBELL *et al.*, 2011; ISBELL *et al.*, 2018; LEARY; PETCHEY, 2009).

A Mata Atlântica, assim como outras florestas tropicais, abriga uma biota diversa e ameaçada (HADDAD *et al.*, 2015), sendo uma região caracterizada por diversos tipos de fitofisionomias, como as florestas ombrófilas e semidecíduais (EISENLOHR; OLIVEIRA-FILHO, 2015; NEVES *et al.*, 2017). Essa floresta tropical encontra-se em sua maior parte reduzida a fragmentos menores que 10 hectares, com uma distância até a borda inferior a 500 metros (HADDAD *et al.*, 2015). Além disso, dentre os *hotspots* de biodiversidade, a Mata Atlântica é considerada como um dos mais ameaçados pelas mudanças climáticas (BELLARD *et al.*, 2014). Assim, por estar submetida a processos de fragmentação relativamente antigos e, estando sujeita às mudanças climáticas atuais, essa floresta tropical proporciona uma oportunidade de se entender como as mudanças climáticas afetam um sistema onde a fragmentação é antiga e intensa. Nesse sentido, o estudo dos efeitos da fragmentação e do clima na Mata Atlântica pode ser de grande auxílio para a previsão de respostas em florestas tropicais que ainda não se encontram em estágio tão avançado de fragmentação (HADDAD *et al.*, 2015), mas progridem para um cenário similar ao da Mata Atlântica.

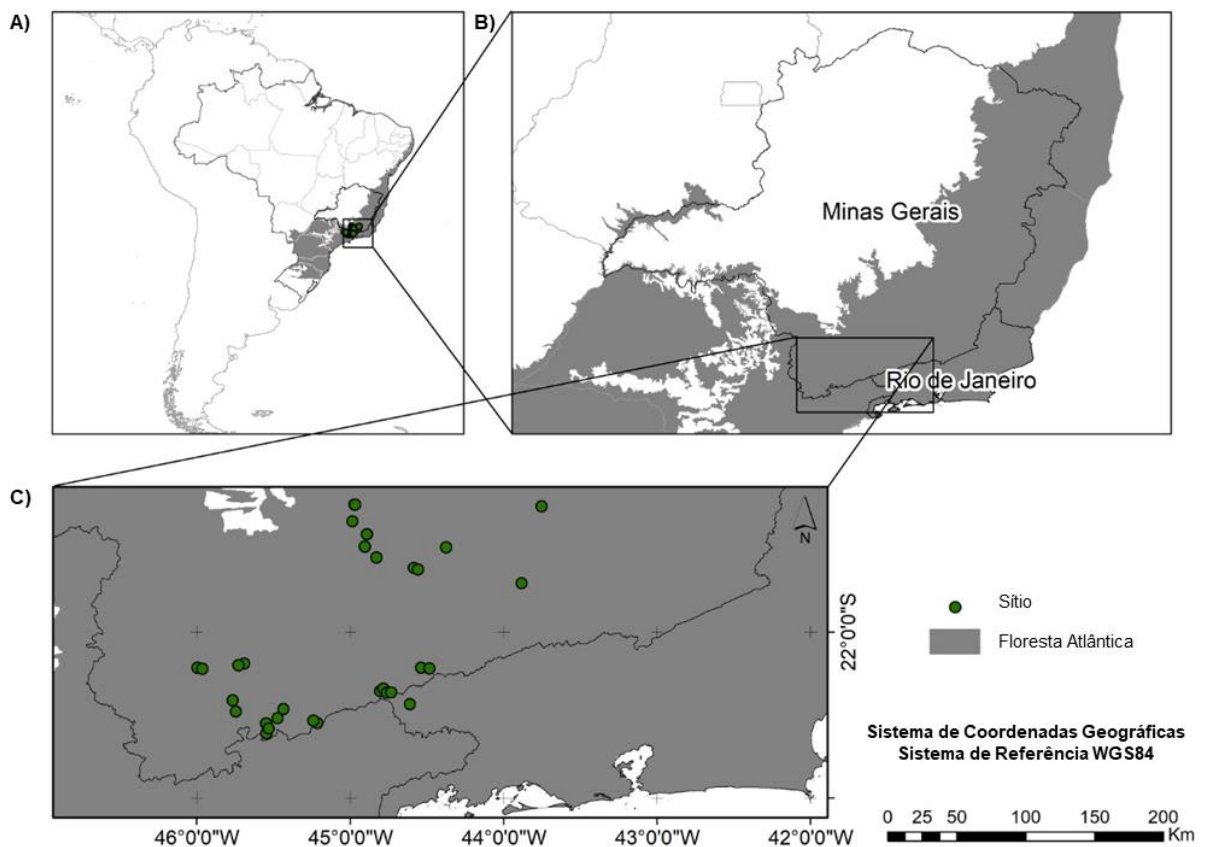
Assim, perguntamos: como a paisagem interage com o clima e a diversidade, afetando as funções ecossistêmicas de comunidades arbóreas na Mata Atlântica? Especificamente, investigamos como o clima, o solo e a paisagem influenciam a diversidade e a biomassa acima do solo dessas comunidades. Também investigamos os efeitos da diversidade na biomassa acima do solo. Hipotetizamos que o efeito do aumento da temperatura e do aumento do déficit hídrico serão negativos na diversidade e na biomassa acima do solo e que esse efeito ficará mais forte nas áreas mais fragmentadas. Uma vez que, as condições climáticas tanto no nível local quanto na paisagem são parcialmente modificadas pela fragmentação do habitat (LAURANCE *et al.*, 2011; LIU *et al.*, 2018; RITO *et al.*, 2017). Ainda esperamos que a biomassa aumente com o aumento da riqueza de espécies arbóreas, independentemente do tamanho do fragmento ou da perturbação antrópica. Isso porque, uma maior diversidade de espécies reduz o risco de uma determinada função ecossistêmica (por exemplo estoque de carbono) ser drasticamente afetada por alterações das condições abióticas (ISBELL *et al.*, 2011; ISBELL *et al.*, 2018; LEARY; PETCHEY, 2009).

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

## 2.1 Área de estudo e amostragem

Amostramos 30 sítios de floresta tropical localizados na Mata Atlântica, região Sudeste do Brasil (FIGURA 1), cobrindo uma extensão de 26,576 km<sup>2</sup>. Seleccionamos as áreas de estudo com base nas imagens obtidas por meio do *software Google Earth Pro*, atendendo a um gradiente de 10 a 80% de cobertura florestal, dentro de um *buffer* de um quilômetro (km), sendo a menor distância entre os pontos amostrais de 2,85 (km). As fitofisionomias das áreas de estudo foram floresta estacional semidecidual e floresta ombrófila. Todos os pontos amostrais são florestas com dossel fechado, envoltas por matrizes agrícola ou urbana, sem registro de ocorrência de fogo e/ou extração madeireira. A temperatura média anual varia entre 12,2 e 19,8 (°C); e a precipitação média anual entre 1476 e 2175 (mm) (FICK; HIJMANS, 2017). As altitudes variam entre 887 e 2087 metros acima do nível do mar; e a área dos fragmentos variou entre 6 a 9450 ha.

Figura 1 - Localização da área de estudo.



Legenda: A) Região de estudo, na Mata Atlântica, no Sudeste do Brasil; B) Paisagem de estudo nos estados de Minas Gerais e Rio de Janeiro; C) localização de todos os sítios amostrais (n = 30).

Fonte: Do autor (2021)

Em cada ponto amostral instalamos duas parcelas permanentes de 400 m<sup>2</sup>. Entretanto, duas exceções, em relação ao tamanho das parcelas ocorreram, MDD\_01 (450 m<sup>2</sup>) e LAV\_02 (300 m<sup>2</sup>), as quais compõem o banco de dados de parcelas permanentes do Laboratório de Fitogeografia e Ecologia Evolutiva da Universidade Federal de Lavras (TABELA S1, do APÊNDICE A). Medimos as circunferências, registramos com plaquetas de alumínio e identificamos todos os indivíduos arbóreos que possuísem diâmetro a altura do peito (DAP) de 1,3 m  $\geq$  5,00 cm. Nos casos em que não foi possível identificar os indivíduos no campo por meio dos atributos dendrológicos, coletamos seu material botânico (vegetativo ou fértil), os quais foram herborizados e identificados por meio de consultas a especialista, à literatura pertinente e comparações com o acervo do Herbário ESAL, da Universidade Federal de Lavras. O sistema de classificação que utilizamos seguiu o APG IV (CHASE *et al.*, 2016) e por meio do Flora do Brasil 2020 (<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil>) padronizamos os nomes das espécies (BFG, 2018).

## 2.2 Variáveis bióticas

Como medida de diversidade empregamos a riqueza obtida por rarefação (Sp). Esse procedimento estatístico nos permite padronizar amostras que diferem em aspectos como dimensão da parcela (CHAO; JOST, 2012; KOELLNER; HERSPERGER; WOHLGEMUTH, 2004). Além disso, retifica a potencialidade de encontrar mais espécies em áreas com alta densidade de indivíduos arbóreos (POORTER *et al.*, 2015).

Obtivemos os dados de densidade da madeira na subseção *Tropical South America* (<http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>) do banco de dados *The Global Wood Density Database* (GWDDDB) (CHAVE *et al.*, 2009; ZANNE *et al.*, 2009). Quando a densidade da madeira não estava à disposição no nível de espécie, a densidade média da madeira de outras espécies do mesmo gênero, família ou da unidade amostral foi empregada. A partir disso, para obter a biomassa acima do solo (AGWB), usamos a equação alométrica pantropical de Chave *et al.* (2014), empregando o pacote BIOMASS disponível no ambiente R (RÉJOU-MÉCHAIN *et al.*, 2017):

$$AGB(Mg) = \exp(-2,024 - 0,896 * E + 0,920 * (WD) + 2,795 * \log(DBH) - 0,0461 * \log(DBH)^2)$$

Em que: WD corresponde a densidade da madeira; DBH ao diâmetro a altura do peito; e E ao fator de estresse ambiental, que é obtido por meio de uma função linear do déficit hídrico climático, da sazonalidade da temperatura e da sazonalidade da precipitação (CHAVE *et al.*, 2014).

### 2.3 Variáveis abióticas

Para o clima, usamos as 19 variáveis disponíveis no banco de dados *WorldClim 2.1* (FICK; HIJMANS, 2017). Além delas, adquirimos no repositório de dados disponível em: [https://chave.ups-tlse.fr/pantropical\\_allometry.htm](https://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry.htm) (CHAVE *et al.*, 2014), o déficit hídrico climático de longo prazo (mm) (CWD), o qual, ao ser multiplicado por -1, indica um ambiente mais seco conforme há o aumento do valor do CWD. Todas as variáveis foram extraídas usando a localização geográfica das parcelas.

No tocante à disponibilidade de nutrientes no solo, coletamos quatro amostras simples aleatoriamente a partir do ponto central do *buffer* de 1 km, a profundidade de 0-20 cm, que combinamos em uma amostra composta para cada sítio amostral. Elas foram encaminhadas para o Laboratório de Análises de Solos da Universidade Federal de Lavras, o qual segue o protocolo da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (2006) para obtenção dos seguintes atributos: pH em água (pH); teores de potássio (K) ( $\text{mg}\cdot\text{dm}^{-3}$ ), fósforo (P) ( $\text{mg}\cdot\text{dm}^{-3}$ ), cálcio (Ca) ( $\text{cmolc}\cdot\text{dm}^{-3}$ ), magnésio (Mg) ( $\text{cmolc}\cdot\text{dm}^{-3}$ ), alumínio (Al) ( $\text{cmolc}\cdot\text{dm}^{-3}$ ); acidez potencial (H+Al) ( $\text{cmolc}\cdot\text{dm}^{-3}$ ), soma de bases (SB) ( $\text{cmolc}\cdot\text{dm}^{-3}$ ), CTC efetiva (CEC) ( $\text{cmolc}\cdot\text{dm}^{-3}$ ), CTC a pH 7,0 (T) ( $\text{cmolc}\cdot\text{dm}^{-3}$ ), saturação por alumínio (m) (%), saturação por bases (V) (%), matéria orgânica (MO) ( $\text{dag}\cdot\text{kg}^{-1}$ ), e proporções de areia, silte e argila ( $\text{dag}\cdot\text{kg}^{-1}$ ).

Em relação às variáveis da paisagem, obtivemos o tamanho da área delineando as margens dos fragmentos florestais (polígonos) usando o *Google Earth Pro*. Para representar a forma dos polígonos, usamos o índice de circularidade (IC), conforme expressão abaixo (CHATURVEDI, 1926 apud SANTANA *et al.*, 2021):

$$IC = \frac{4000 \times \pi \times A}{P^2}$$

Na qual: A equivale a área do polígono, em hectare (ha); e P ao perímetro do polígono, em metro (m). De maneira que, quanto mais próximo a 1 o valor do IC estiver, mais circular será o contorno do polígono. A variável quantidade de vegetação nativa do entorno (%) compreende

as formações de floresta natural e savana presentes em um *buffer* com 250 m de largura acompanhando o limite do fragmento onde foi feita a amostragem (FIGURA S1 do APÊNDICE B). Obtivemos a classificação do uso do solo do conjunto de dados do Projeto MapBiomias – Coleção 5.0 da Série de Mapas de Uso e Cobertura do Solo Brasileiro (<https://mapbiomas.org/colecoes-mapbiomas>), por meio da imagem do domínio atlântico, disponível para o ano de 2019, usando as coordenadas geográficas dos sítios amostrais.

## 2.4 Análise de dados

Usamos modelos lineares mistos, com distribuição gaussiana, para testar os efeitos isolados (clima, solo e paisagem) e combinados (clima interagindo com a paisagem) na riqueza; assim como, os efeitos isolados (clima, solo, paisagem e riqueza) e combinados (clima e riqueza interagindo com a paisagem) na biomassa. Além disso, incluímos os locais (sítios) como fator aleatório para explicar possível falta de independência das parcelas dentro das áreas.

Para selecionar e avaliar a independência das variáveis preditoras testamos a correlação entre pares. Assim, com o intuito de simplificar e evitar interpretações redundantes, decidimos por aquelas com correlação de Pearson ( $r \leq |0,75|$ ), dando prioridade às variáveis de ordem superior (por exemplo, precipitação média anual, em vez da sazonalidade da precipitação). No entanto, mantivemos as variáveis precipitação média anual e a temperatura máxima do mês mais quente ( $r = 0,88$ ), as quais foram escolhidas por meio de consultas à literatura pertinente (MAIA *et al.*, 2020; SULLIVAN *et al.*, 2020). Ambas as variáveis são fortemente correlacionadas com o estoque de carbono nas florestas tropicais (MAIA *et al.*, 2020; SULLIVAN *et al.*, 2020), influenciando os processos fisiológicos das plantas e, por conseguinte, podendo restringir a distribuição das espécies (FAUSET *et al.*, 2012) (FIGURA S1, do APÊNDICE C para detalhes).

Assim, construímos os seguintes modelos globais:

$$Sp \sim (MTWM + MAP + CWD) * (Patch\ size + Shape + NPC) + Clay + CEC + P$$

$$AGWB \sim (MTWM + MAP + CWD + Sp) * (Patch\ size + Shape + NPC) + Clay + CEC + P$$

Em que: MTWM equivale a temperatura máxima no mês mais quente; MAP a precipitação média anual; CWD ao déficit hídrico climático de longo prazo; *Patch size* e *Shape*



correspondendo ao tamanho e a forma do fragmento, respectivamente; NPC a quantidade de vegetação nativa do entorno; *Clay* ao teor argila; CEC a capacidade de troca catiônica efetiva; e P ao teor de fósforo (TABELA S1, do APÊNDICE A).

Todas as variáveis preditoras foram escalonadas e centralizadas na média zero. Além disso, transformamos com logaritmo as variáveis AGWB e *Patch size* a fim de atender às premissas de normalidade e de homocedasticidade dos resíduos. Ao realizar esse procedimento as variáveis *Patch size* e *Shape* apresentaram alta correlação ( $r = -0,80$ ) (FIGURA S1, do APÊNDICE D para detalhes), ou seja, os grandes fragmentos foram os mais irregulares e os pequenos fragmentos os mais circulares.

Avaliamos o efeito isolado (+) de cada preditor em cada variável resposta, bem como o efeito das interações (\*), por meio de uma abordagem *multimodel* (BURNHAM; ANDERSON; HUYVAERT, 2011). Para a seleção do modelo utilizamos uma inferência teórica da informação baseada no *Akaike Information Criterion of second order* (AICc) (BURNHAM; ANDERSON; HUYVAERT, 2011), na qual, obtivemos para Sp e AGWB um conjunto dos melhores modelos ( $\Delta AICc \leq 4$ ). Calculamos a média dos coeficientes dos modelos selecionados e utilizamos os coeficientes médios condicionais como resultado final (BURNHAM; ANDERSON; HUYVAERT, 2011), adotando nível de significância de 0,05. Apesar de termos levado em consideração 9 e 10 variáveis preditoras em cada modelo global, restringimos o número máximo de termos nos modelos para cinco, com o intuito de evitar *overfitting*, respeitando a regra prática de no mínimo 10 observações por termo. Além disso, restringimos os modelos a conterem variáveis preditoras com  $r \leq |0,6|$  entre elas (DORMANN *et al.*, 2013), de maneira a assegurar baixos valores do fator de inflação da variância ( $VIF \leq 4$ ) (O'BRIEN, 2007).

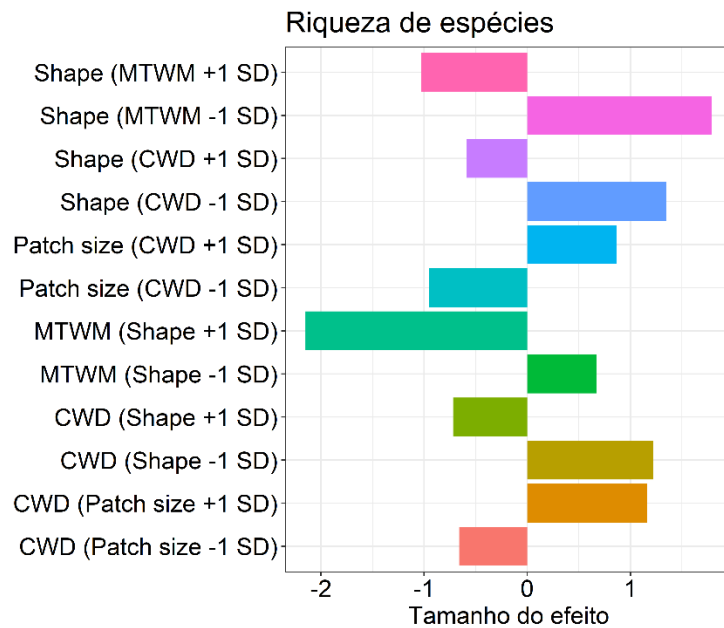
Para realizar as análises usamos a plataforma R versão 3.6.1 (R CORE TEAM, 2019), além dos seguintes pacotes lme4 (BATES *et al.*, 2015); lmerTest (KUZNETSOVA; BROCKHOFF; CHRISTENSEN, 2017); ncf (BJØRNSTAD, 2018) e MuMIn (BARTÓN, 2018). Enquanto, para gerar os gráficos usamos os pacotes ggplot2, jtools, *interactions* e corrplot (LONG, 2019b, 2019a; WEI; SIMKO, 2017; WICKHAM, 2016).

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Resposta da diversidade as variáveis abióticas

A riqueza foi influenciada pelos efeitos das interações entre as variáveis do clima com as variáveis da paisagem (FIGURA 2 e TABELA S1, do APÊNDICE E). Diante da alta correlação entre o tamanho e a forma do fragmento, demos preferência por discutir os resultados com a variável tamanho do fragmento.

Figura 2 - Diagrama de síntese sobre os efeitos significativos das variáveis contidas no modelo médio para variável resposta riqueza.



Legenda: *Shape*: forma do fragmento; MTWM: temperatura máxima do mês mais quente; CWD: déficit hídrico climático de longo prazo; *Patch size*: tamanho do fragmento; SD: desvio padrão. O comprimento das barras representa as estimativas condicionais do *multimodel*.

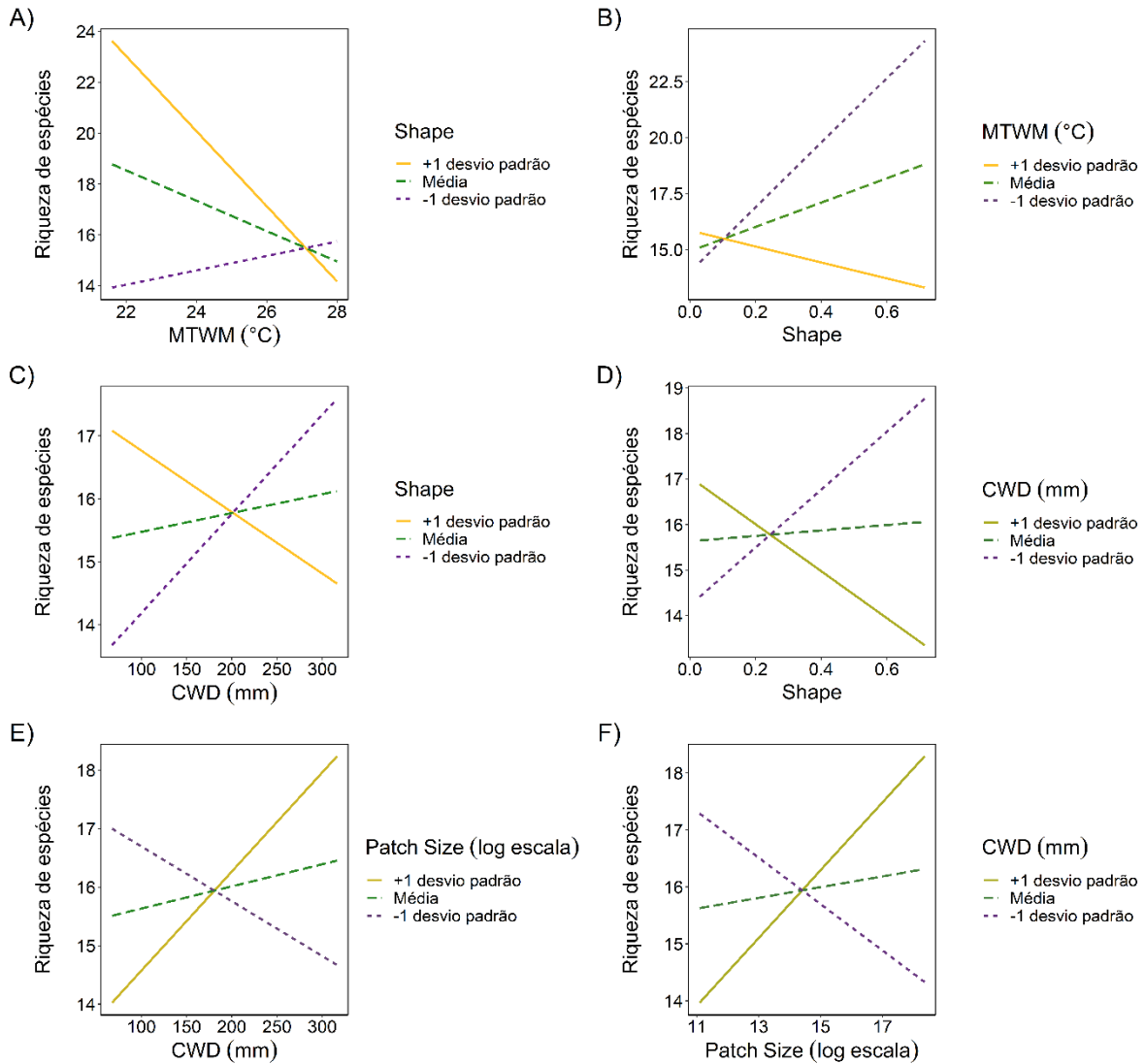
Fonte: Do autor (2021).

Em relação aos efeitos das variáveis climáticas, a riqueza reduziu com o aumento da temperatura (FIGURA 3A) e do déficit hídrico (FIGURA 3C) nos fragmentos mais circulares. Entretanto, houve ganho na riqueza com o aumento da temperatura (FIGURA 3A) e do déficit hídrico (FIGURA 3C) nos fragmentos menos circulares. Além disso, o efeito positivo do déficit hídrico na riqueza foi aparente nos maiores fragmentos, enquanto o efeito negativo foi aparente nos menores fragmentos (FIGURA 3E).

Em relação ao efeito da fragmentação, houve ganho na riqueza com o aumento da circularidade do fragmento em áreas com menor temperatura (FIGURA 3B) e déficit hídrico (FIGURA 3D). Entretanto, a riqueza diminuiu com o aumento da circularidade dos fragmentos nas áreas com maior temperatura (FIGURA 3B) e déficit hídrico (FIGURA 3D). A riqueza também aumentou com o tamanho dos fragmentos em áreas com déficit hídrico mais elevado,

porém diminuiu com o tamanho dos fragmentos nas áreas com menor déficit hídrico (FIGURA 3F).

Figura 3 – Efeitos das interações entre a temperatura máxima no mês mais quente (MTWM) e o déficit hídrico de longa duração (CWD) com a forma (*Shape*) e o tamanho (*Patch size*) do fragmento influenciando a riqueza.



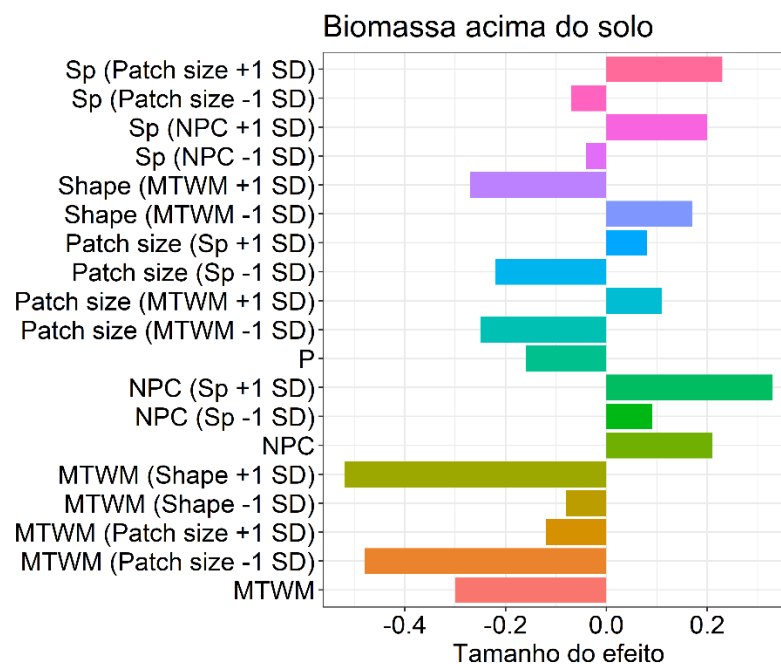
Legenda: A) MTWM como preditor e *Shape* como mediador; B) *Shape* como preditor e MTWM como mediador; C) CWD como preditor e *Shape* como mediador; D) *Shape* como preditor e CWD como mediador; E) CWD como preditor e *Patch size* como mediador; F) *Patch size* como preditor e CWD como mediador. As linhas ajustadas são traçadas na média e em  $\pm 1$  desvio padrão. Os gráficos foram plotados com base nos melhores modelos contendo as variáveis significativas do *multimodel*, isso pode acarretar em algumas diferenças em efeitos não significativos.

Fonte: Do autor (2021).

### 3.2 Resposta da biomassa às variáveis abióticas e à diversidade

A biomassa acima do solo foi influenciada pelos efeitos isolados das variáveis abióticas e combinados da paisagem com a temperatura e a diversidade (FIGURA 4 e TABELA S1, do APÊNDICE F).

Figura 4 - Diagrama de síntese sobre os efeitos significativos das variáveis contidas no modelo médio, para variável resposta biomassa.

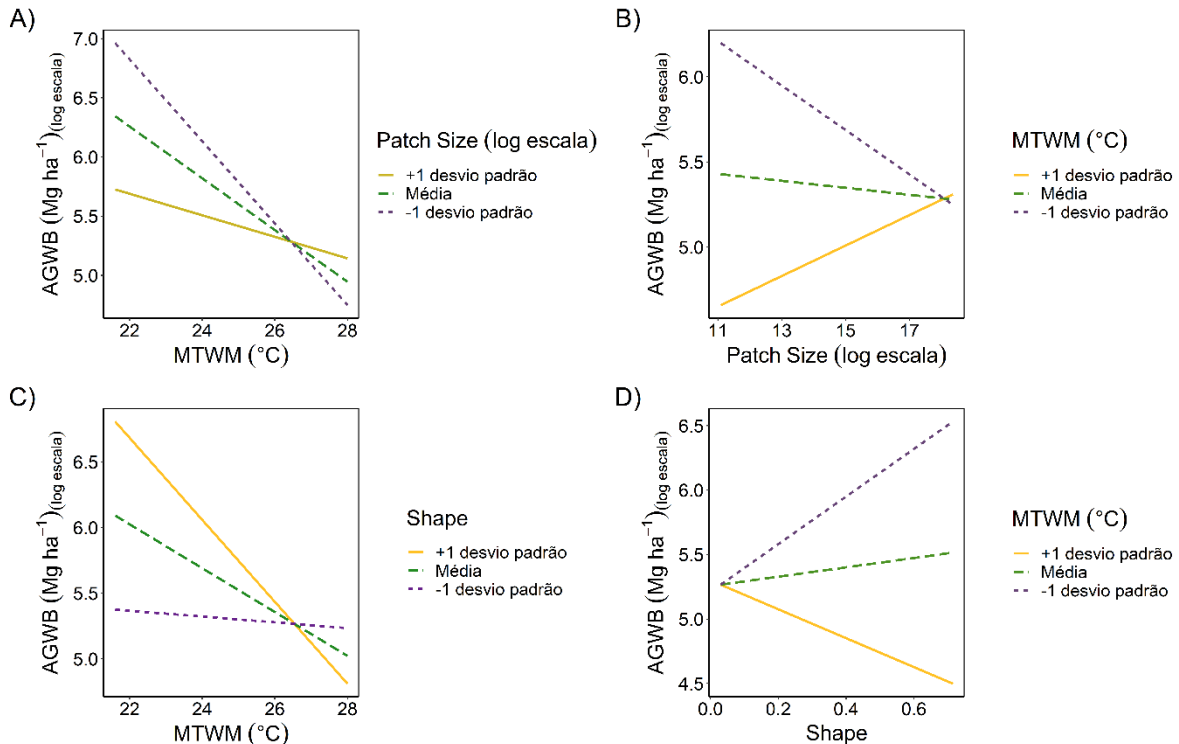


Legenda: Sp: Riqueza de espécies; *Patch size*: tamanho do fragmento; NPC: quantidade de vegetação nativa do entorno; *Shape*: forma do fragmento; MTWM: temperatura máxima do mês mais quente; P: Fósforo; SD: desvio padrão. O comprimento das barras representa as estimativas condicionais do *multimodel*

Fonte: Do autor (2021).

Entre as variáveis climáticas, a biomassa respondeu apenas a temperatura (FIGURA S1A do APÊNDICE G), reduzindo seus valores independentemente das interações. Considerando os efeitos multiplicativos, a redução da biomassa foi maior em fragmentos menores (FIGURA 5A) e mais circulares (FIGURA 5C). Em relação às variáveis da paisagem, a biomassa diminuiu com o aumento do tamanho do fragmento em áreas com temperaturas mais amenas (FIGURA 5B). No entanto, a biomassa aumentou com o aumento do tamanho dos fragmentos em áreas com temperaturas mais elevadas (FIGURA 5B). A biomassa aumentou com o aumento da circularidade do fragmento em áreas com temperaturas mais amenas e diminuiu em áreas com temperaturas mais elevadas (FIGURA 5D).

Figura 5 – Efeito das interações entre a temperatura máxima no mês mais quente (MTWM) com as variáveis da paisagem (*Patch size* e *Shape*) influenciando a biomassa acima do solo.

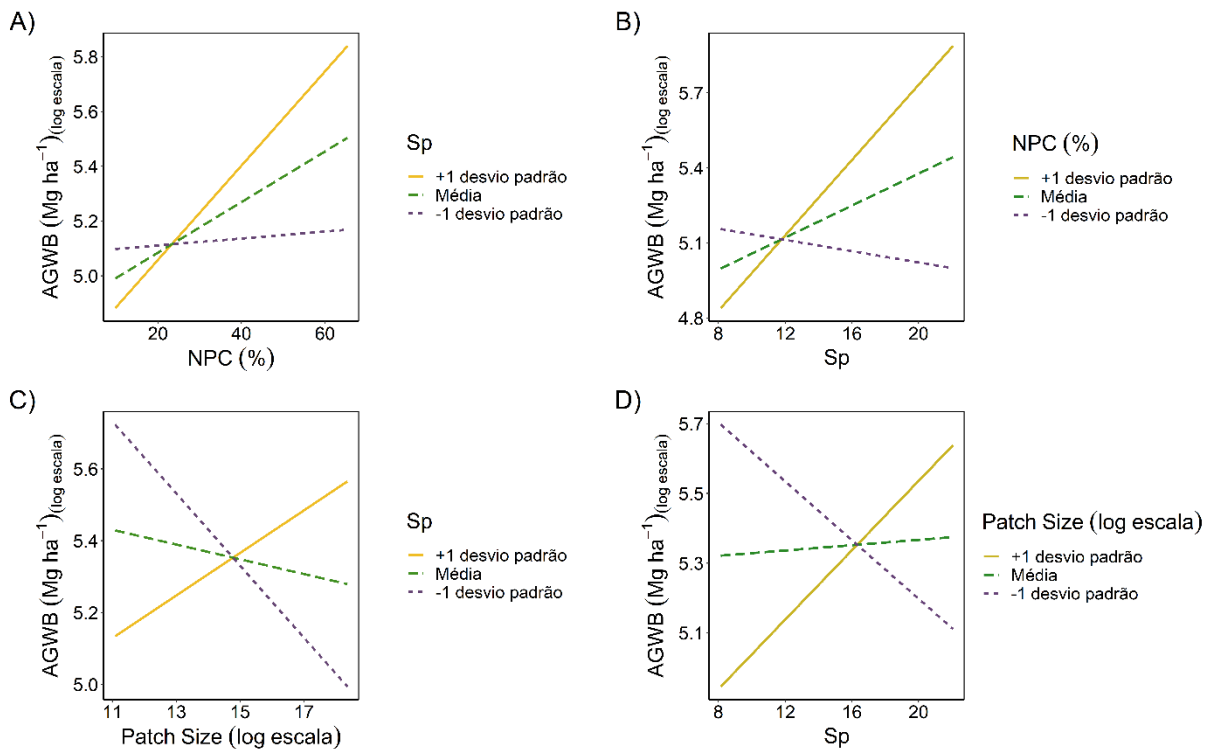


Legenda: A) MTWM como preditor e *Patch size* como mediador; B) *Patch size* como preditor e MTWM como mediador; C) MTWM como preditor e *Shape* como mediador; D) *Shape* como preditor e MTWM como mediador. As linhas ajustadas são traçadas na média e em  $\pm 1$  desvio padrão. Os gráficos foram plotados com base nos melhores modelos contendo as variáveis significativas do *multimodel*, o que pode acarretar em algumas diferenças em efeitos não significativos.

Fonte: Do autor (2021).

A quantidade de vegetação nativa teve efeito positivo na biomassa (FIGURA S1B do APÊNDICE G). Esse efeito foi mais forte em áreas com maior riqueza (FIGURA 6A). A biomassa aumentou com o ganho da riqueza de espécies nas áreas com maior quantidade de vegetação nativa do entorno (FIGURA 6B) e em fragmentos grandes (FIGURA 6D). No entanto, a biomassa diminuiu com o aumento da riqueza de espécies nas áreas com menor quantidade de vegetação nativa do entorno (FIGURA 6B) e em pequenos fragmentos (FIGURA 6D). De forma análoga, a biomassa diminuiu com o aumento do tamanho dos fragmentos nas áreas com menor riqueza de espécies, e aumentou com o aumento do tamanho dos fragmentos nas áreas com maior riqueza (FIGURA 6C). Por fim, em termos de solo, o teor de fósforo apresentou efeito negativo na biomassa acima do solo (FIGURA S1C do APÊNDICE G).

Figura 6 - Efeitos das interações entre as variáveis da paisagem (NPC e *Patch size*) com a riqueza de espécies (Sp) influenciando a biomassa acima do solo.



Legenda: A) NPC como preditor e Sp como mediador; B) Sp como preditor e NPC como mediador; C) *Patch size* como preditor e Sp como mediador; D) Sp como preditor e *Patch size* como mediador. As linhas ajustadas são traçadas na média e em  $\pm 1$  desvio padrão. Os gráficos foram plotados com base nos melhores modelos contendo as variáveis significativas do *multimodel*, o que pode acarretar em algumas diferenças em efeitos não significativos.

Fonte: Do autor (2021).

## 4 DISCUSSÃO

Nossos achados demonstram que os efeitos das perturbações antrópicas, representadas nas métricas da paisagem, se expressam mais claramente nas funções ecossistêmicas do componente arbóreo quando analisadas em conjunto com as variáveis climáticas. Nesse contexto, o efeito das variáveis climáticas sobre a riqueza de espécies dependeu em grande parte do tamanho e da forma do fragmento. Em relação ao estoque de carbono, as interações entre as variáveis da paisagem com as variáveis do clima e da diversidade foram significativas; embora também as variáveis temperatura, quantidade de habitat do entorno e fósforo tenham apresentado efeito isolado.

### 4.1 Resposta da riqueza as variáveis abióticas

A riqueza de espécies arbóreas diminuiu com o aumento da temperatura e do déficit hídrico nos fragmentos mais circulares que também são os menores. Pequenos fragmentos têm habitat *core* reduzido em decorrência do seu tamanho (BANKS-LEITE *et al.*, 2011; HADDAD *et al.*, 2015; RIBEIRO *et al.*, 2009), possuindo condições mais estressantes devido principalmente ao efeito de borda (ALKAMA; CESCATTI, 2016; BERNASCHINI *et al.*, 2019; MURCIA, 1995), o qual acarreta em um aumento da disponibilidade de luz, da pressão de déficit de vapor, da temperatura do ar e de distúrbios do vento (EWERS; BANKS-LEITE, 2013; HARPER *et al.*, 2005; LATIMER; ZUCKERBERG, 2017; LAURANCE *et al.*, 2017). Essas alterações microclimáticas podem culminar no aumento da taxa de mortalidade de espécies sucessionais tardias, que frequentemente são menos tolerantes ao estresse (LAURANCE *et al.*, 2006; LOBO *et al.*, 2011; ORIHUELA *et al.*, 2015). Com a extinção local dessas espécies (BOGONI *et al.*, 2017), ocorre a diminuição da riqueza, ou seja, as restrições climáticas como severidade e sazonalidade estariam atuando como filtros ambientais (ULRICH *et al.*, 2016). Se por um lado as espécies tardias tendem a desaparecer, a filtragem ambiental favorece um número reduzido de espécies convergentes em certos atributos funcionais (ALI *et al.*, 2020; PINHO *et al.*, 2019), que eventualmente podem dominar as comunidades arbóreas, promovendo níveis altos de homogeneização florística (LOBO *et al.*, 2011; SOLAR *et al.*, 2015; TABARELLI; PERES; MELO, 2012).

Entretanto, a riqueza aumentou com o aumento da temperatura e do déficit hídrico nos fragmentos grandes e menos circulares. Assim como, a riqueza aumentou com o aumento do tamanho do fragmento em áreas com maior déficit hídrico. Conforme se aumenta o tamanho do fragmento, tem-se o aumento da área *core*, o que resulta em habitats distintos dentro do mesmo fragmento (ERDŐS *et al.*, 2019; SANTANA *et al.*, 2021; WEKESA *et al.*, 2019). Dessa forma, tanto em relação ao clima, especificamente o aumento do déficit hídrico (SCHWARTZ; BUDSOCK; URIARTE, 2019), quanto em relação a paisagem, mudanças das condições abióticas promovidas pelo efeito de borda nesses ambientes (ORROCK; WATLING, 2010), são capazes de contribuir para aumentar a heterogeneidade do ecossistema (ORROCK; WATLING, 2010; SCHWARTZ; BUDSOCK; URIARTE, 2019). Essas alterações das condições microclimáticas podem influir diretamente no estabelecimento e no desenvolvimento do componente arbóreo e, por conseguinte, os habitats próximos inclusos no mesmo fragmento, borda e interior, podem ser claramente distintos em relação a estrutura e a diversidade (ERDŐS *et al.*, 2019; SANTANA *et al.*, 2021; WEKESA *et al.*, 2019). A teoria do nicho evidencia o papel da heterogeneidade ambiental em contemplar mais nichos e, dessa forma, possibilitar a

coexistência e a manutenção de mais espécies no mesmo espaço (ACKERLY; CORNWELL, 2007; STEIN; GERSTNER; KREFT, 2014; STEIN; KREFT, 2015), ou seja, as espécies coexistem usufruindo de diferentes recursos ao longo do gradiente ambiental.

Além disso, a riqueza aumentou com o aumento do tamanho do fragmento em áreas mais quentes (FIGURA S1B do APÊNDICE H). O aumento no número de espécies conforme o aumento da área, pode ser explicado pela teoria da biogeografia de ilhas (MACARTHUR; WILSON, 1963). Essa teoria propõe que a área da ilha e a sua distância até o continente apresentam correlação com a riqueza de espécies que ocupam esse ambiente. Assim, em analogia às ilhas, grandes fragmentos terão maior riqueza de espécies pois experimentam uma menor taxa de extinção (efeito área) (WILSON; WILLIS, 1975). A taxa de extinção (probabilidade de extinção de espécies por unidade de tempo) é inversamente proporcional à área da ilha, visto que, esta característica geográfica tem efeito direto no tamanho da população e, por conseguinte, a sensibilidade das espécies à estocasticidade demográfica (HANSKI, 1989). Adicionalmente, a relação espécies-área, a teoria da hipótese energética postula que a riqueza de uma área é determinada em função da energia total disponível, influenciando tanto no número como no tamanho dos indivíduos sustentados no sistema (BROWN, 2014; CURRIE *et al.*, 2004; STORCH; BOHDALKOVÁ; OKIE, 2018). Nesse sentido, temperaturas mais elevadas indicariam uma maior energia disponível, resultando em um maior número de espécies.

## 4.2 Resposta da biomassa as variáveis abióticas e a diversidade

Nossos resultados corroboram a noção geral de que os padrões biogeográficos do estoque de carbono são regulados predominantemente pelo clima (ALI *et al.*, 2019a; ALI *et al.*, 2019b; DE MEIRA JUNIOR *et al.*, 2020; REICHSTEIN *et al.*, 2013). Os efeitos negativos do aumento da temperatura na biomassa ocorrem pela redução das taxas de assimilação de CO<sub>2</sub> (DUSENGE; DUARTE; WAY, 2018; PAU *et al.*, 2019; SULLIVAN *et al.*, 2020). Entre as principais causas do declínio da fotossíntese em temperaturas elevadas estão o aumento da fotorrespiração e da duração do fechamento estomático (DUSENGE; DUARTE; WAY, 2018; PAU *et al.*, 2019).

Além disso, como previmos, a temperatura teve um efeito negativo mais forte na biomassa nas áreas mais afetadas pelo processo de perda de habitat. Adicionalmente ao efeito da temperatura, deve-se considerar que as áreas de menor tamanho comumente têm



temperaturas da superfície do solo (CHANG; LI; CHANG, 2007; GIOIA *et al.*, 2014) e do ar mais altas (CHANG; LI; CHANG, 2007; GIOIA *et al.*, 2014; JIAO *et al.*, 2017). Outro aspecto é que essas áreas em virtude da sua extensão possuem o habitat *core* escasso (BANKS-LEITE *et al.*, 2011; HADDAD *et al.*, 2015; RIBEIRO *et al.*, 2009) estando mais susceptíveis aos efeitos de borda, isto é, a condições microclimáticas mais estressantes (EWERS; BANKS-LEITE, 2013; HARPER *et al.*, 2005; LATIMER; ZUCKERBERG, 2017; LAURANCE *et al.*, 2017).

Embora o efeito de borda tenda a alterar o microambiente promovendo um aumento na disponibilidade de luz, pressão de déficit de vapor, temperatura do ar e distúrbios do vento (EWERS; BANKS-LEITE, 2013; HARPER *et al.*, 2005; LATIMER; ZUCKERBERG, 2017; LAURANCE *et al.*, 2017), a resposta da biomassa a essas mudanças pode variar consideravelmente (BELL; SPIES; PABST, 2017; CHAPLIN-KRAMER *et al.*, 2015; ZITER; BENNETT; GONZALEZ, 2014). Dessa forma, a biomassa apresentou respostas distintas ao aumento do tamanho do fragmento em diferentes temperaturas. Grandes fragmentos possuem extensa área *core* (BANKS-LEITE *et al.*, 2011; HADDAD *et al.*, 2015; RIBEIRO *et al.*, 2009) e apresentam menor temperatura (GIOIA *et al.*, 2014; JIAO *et al.*, 2017). Assim, quando submetidos a temperaturas mais elevadas conseguem amortecer as condições climáticas no seu interior (GIOIA *et al.*, 2014; JIAO *et al.*, 2017). No entanto, quando submetidos a temperaturas mais amenas podem ter o crescimento do componente arbóreo limitado (NEMANI *et al.*, 2003).

A presença de um fragmento acarreta no aumento da umidade e na redução da temperatura nas áreas em seu entorno devido ao transporte horizontal de massa de ar frio oriundo do próprio fragmento (CHANG; LI, 2014), isto é, o funcionamento do ecossistema pode ser influenciado pela composição e configuração da paisagem (CHASE; RYBERG, 2004; GODBOLD; BULLING; SOLAN, 2011). Assim, a relação positiva entre a quantidade de habitat florestal do entorno e a biomassa acima do solo nos fragmentos pode ser atribuída a redução do gradiente microclimático existente entre a borda e o interior do fragmento, levando a uma menor variação da temperatura, estresse hídrico atmosférico e exposição ao vento (ERDŐS *et al.*, 2018; HARPER *et al.*, 2005; MAGNAGO *et al.*, 2015).

Em escala de paisagem, diversos fragmentos podem constituir metacomunidades (BOGONI *et al.* 2017; STADDON *et al.*, 2010), sendo a dispersão de espécies fundamental na manutenção dos padrões de diversidade que, por sua vez, influenciam a função e a estabilidade dos ecossistemas (LOREAU; MOUQUET; GONZALEZ, 2003; SHANAFELT *et al.*, 2015). Dessa forma, o efeito positivo da quantidade de vegetação nativa do entorno na biomassa foi

mais forte nas áreas com maior riqueza de espécies. Assim como, a riqueza teve efeito positivo na biomassa nas áreas com maior quantidade de vegetação nativa do entorno, o que ocorreu devido a maior conectividade entre os fragmentos. Nesse contexto, a heterogeneidade ambiental pode contemplar espaço de nicho aditivo para as espécies (ACKERLY; CORNWELL, 2007; STEIN; GERSTNER; KREFT, 2014; STEIN; KREFT, 2015), as quais, por meio da dispersão, podem fazer uso das condições abióticas favoráveis (CHASE *et al.*, 2020), promovendo o estabelecimento, o crescimento e, conseqüentemente, a biomassa da comunidade arbórea (THOMPSON; RAYFIELD; GONZALEZ, 2017).

Já nas áreas com menor quantidade de vegetação do entorno, a riqueza teve efeito negativo, de pequena magnitude, na biomassa. A perda da floresta na paisagem é capaz de diminuir a diversidade de pássaros (MORANTE-FILHO *et al.*, 2015; BOESING; NICHOLS; METZGER, 2018) e mamíferos especialistas em floresta (ESTAVILLO; PARDINI; DA ROCHA, 2013), assim como, reduzir o fluxo dos animais entre os fragmentos na paisagem (BÉLISLE; DESROCHERS; FORTIN, 2001), podendo promover uma reação em cadeia. Por exemplo, a extinção local ou funcional dos frugívoros de grande porte é capaz de afetar o alcance da dispersão, bem como a dispersão de grandes sementes (GALETTI *et al.*, 2013; KURTEN; WRIGHT; CARSON, 2015), característica essa comumente relacionada a espécies tolerantes à sombra e de crescimento lento (POORTER; ROSE, 2005). Assim, o comprometimento da dispersão eficiente, em decorrência da baixa conectividade entre os fragmentos, pode prejudicar as funções ecossistêmicas (BELLO *et al.*, 2015; COOK *et al.*, 2005; WATLING *et al.*, 2011), acarretando a homogeneização biótica (BELLO *et al.*, 2015; VAN DER PLAS *et al.*, 2016), em que as funções ecossistêmicas seriam conduzidas pelas características das espécies mais abundantes na comunidade (hipótese da razão de massa) (GRIME, 1998). Isso nos permite apontar que a biomassa diminuiu com o aumento da riqueza de espécies nas áreas com menor quantidade de vegetação nativa do entorno, possivelmente pela redução da dominância das espécies responsáveis pela maior parte do estoque de carbono na paisagem. Ademais, o aumento da riqueza de espécies que são funcionalmente similares e usufruem dos mesmos recursos é capaz de acarretar à sobreposição de nicho, promovendo interações interespecíficas negativas por meio da competição (WALKER, 1992) e, portanto, diminuir a biomassa.

O tamanho do fragmento apresentou efeito positivo na biomassa nas áreas com maior riqueza. Assim como, a riqueza apresentou efeito positivo na biomassa nos maiores fragmentos. Essa relação entre diversidade e carbono por unidade de área já foi descrita anteriormente

(CAVANAUGH *et al.*, 2014; CHISHOLM *et al.*, 2013; POORTER *et al.*, 2015). Em grandes fragmentos a proporção da área influenciada pelo efeito de borda é menor e o tamanho absoluto da área *core* aumenta. A hipótese da complementariedade de nicho destaca a contribuição desse gradiente ambiental em contemplar mais nichos, e dessa maneira, oportunizar a coexistência e a manutenção de mais espécies no mesmo espaço (ACKERLY; CORNWELL, 2007; STEIN; GERSTNER; KREFT, 2014; STEIN; KREFT, 2015). Além disso, comunidades que suportam um maior *pool* de espécies são mais propícias a sustentar espécies de alta funcionalidade, as quais contribuem mais significativamente para a produtividade do meio (LOREAU; HECTOR, 2001).

Em pequenos fragmentos a magnitude e a distância dos efeitos de borda podem se estender até as áreas *core*, acarretando na alteração das condições abióticas e, conseqüentemente, na biodiversidade e na biomassa (MAGNAGO *et al.*, 2015; PÜTZ *et al.*, 2011). Condições ambientais adversas são capazes de selecionar um subgrupo de espécies (ALI *et al.*, 2020; LOPES *et al.*, 2009; PINHO *et al.*, 2019), o que faria com que as funções ecossistêmicas fossem impelidas pelas características das espécies mais abundantes na comunidade, hipótese da razão de massa (GRIME, 1998). Assim, a biomassa diminuiu com o aumento da riqueza de espécies nos menores fragmentos, possivelmente pela redução da dominância das espécies responsáveis pela maior parte da biomassa das áreas. Além disso, a sobreposição de nicho, em decorrência do domínio de espécies funcionalmente semelhantes, que utilizam dos mesmos recursos pode resultar em interações interespecíficas negativas, no caso, competição (WALKER 1992), e por conseguinte, redução do estoque de carbono.

Entre os recursos do solo, o fósforo é reconhecido por ser um nutriente limitante para o crescimento das plantas, sendo capaz de influenciar a biomassa acima do solo em diversos ecossistemas tropicais (LONG *et al.*, 2015; POORTER *et al.*, 2015; VAN DER SANDE *et al.*, 2018). A relação negativa entre o teor de fósforo e a biomassa pode ser atribuída a um aumento na diversidade funcional dos mecanismos de aquisição de nutrientes com a redução do teor de fósforo no solo (ZEMUNIK *et al.*, 2015). Turner (2008) afirma que a alta diversidade funcional, no que compreende os mecanismos de aquisição de nutrientes, propicia uma maior partição do fósforo, favorecendo a coexistência de espécies (MULER *et al.*, 2014) e, por conseguinte, reduzindo a competição interespecífica (ZEMUNIK *et al.*, 2015). Assim, o ganho em biomassa, de maneira geral, seria sustentado por espécies que se desenvolvem independentemente da disponibilidade de fósforo (TURNER; BRENES-ARGUEDAS; CONDIT; 2018).

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho apresenta três conclusões principais. Primeiramente, os efeitos das variáveis climáticas nas funções ecossistêmicas podem ter diferentes direções, a depender do tamanho e da forma do fragmento, e da composição e da configuração da paisagem. Esse comportamento variável salienta a importância da análise particular da realidade de cada remanescente florestal. Nesse contexto, principalmente as áreas mais afetadas pela perda de habitat apresentaram-se dominadas por um subconjunto de espécies e com o estoque de carbono comprometido. Assim, é sugestivo que nesses locais as espécies estejam no limite das adaptações às alterações das condições abióticas. Somado as mudanças das condições ambientais promovidas pelo processo de perda de habitat às interações com as mudanças climáticas globais, esses ambientes, já sensíveis, podem ser mais fortemente afetados.

Em segundo lugar, nas nossas áreas mais conservadas encontramos uma relação positiva entre riqueza e biomassa. Além disso, também registramos a relação negativa entre riqueza e biomassa nas áreas mais afetadas pelo processo de fragmentação. Essa mudança de direção da relação, sugere a existência de um limiar de perturbação. Nossos achados reforçam que o estabelecimento de políticas de conservação e manejo simplistas, pautadas em apenas um aspecto da vegetação podem ser temerárias.

Por fim, a maior parte das pesquisas é dedicada ao estudo dos efeitos aditivos, na biodiversidade e funções ecossistêmicas, dos fatores relacionados ao clima e a paisagem, como: temperatura, seca, perda e fragmentação do habitat, sendo esses de importância inegável. Entretanto, essas ameaças não devem ser abordadas de forma isolada, visto que, os processos interagem uns com os outros tendo seus efeitos exacerbados. Dessa forma, abordagens holísticas, que contemplem: clima, solo, paisagem, biodiversidade e suas interações são necessárias para a preservação do que resta de floresta tropical Atlântica.

## AGRADECIMENTOS

Os autores gostariam de agradecer ao Departamento de Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Lavras pelo apoio no desenvolvimento desse trabalho. Agradecemos a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudo concedida ao primeiro autor (Código de Financiamento – 001). Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - 427151 / 2016-3) pelo apoio

financeiro. Agradecemos também a todos os proprietários de terras e agricultores por nos dar permissão e apoio para coletar dados sobre suas propriedades

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERLY, D. D.; CORNWELL, W. K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. **Ecology letters**, Hoboken, v. 10, n. 2, p. 135-145, 2007. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01006.x>.
- ALI, A. *et al.* Climate and soils determine aboveground biomass indirectly via species diversity and stand structural complexity in tropical forests. **Forest Ecology and Management**, [s.l.], v. 432, p. 823-831, 2019a. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.024>.
- ALI, A. *et al.* Climatic water availability is the main limiting factor of biotic attributes across large-scale elevational gradients in tropical forests. **Science of The Total Environment**, [s.l.], v. 647, p. 1211-1221, 2019b. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.072>.
- ALI, A. *et al.* Environmental filtering, predominance of strong competitor trees and exclusion of moderate-weak competitor trees shape species richness and biomass. **Science of The Total Environment**, [s.l.], v. 723, p. 138105, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138105>.
- ALKAMA, R.; CESCATTI, A. Biophysical climate impacts of recent changes in global forest cover. **Science**, Washington, v. 351, n. 6273, p. 600-604, 2016. 1 <https://doi.org/10.1126/science.aac8083>.
- BANKS-LEITE, C. *et al.* Comparing species and measures of landscape structure as indicators of conservation importance. **Journal of Applied Ecology**, Londres, v. 48, n. 3, p. 706-714, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.01966.x>.
- BARLOW, J. *et al.* Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 47, p. 18555-18560, 2007. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703333104>.
- BATES, D. *et al.* Fitting linear mixed-effects models using lme4. **Journal of Statistical Software**, Cornell, v. 67, n. 1, 2015.
- BARTÓN, K MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.42.1. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=MumIn>. 2018.
- BÉLISLE, M.; DESROCHERS, A.; FORTIN, M.-J. Influence of forest cover on the movements of forest birds: a homing experiment. **Ecology**, Oxford, v. 82, n. 7, p. 1893-1904, 2001. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1893:IOFCOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1893:IOFCOT]2.0.CO;2)
- BELL, D. M.; SPIES, T. A.; PABST, R. Historical harvests reduce neighboring old-growth basal area across a forest landscape. **Ecological Applications**, [s.l.], v. 27, n. 5, p. 1666-1676, 2017. <https://doi.org/10.1002/eap.1560>.

BELLARD, C. *et al.* Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. **Global Ecology and Biogeography**, [s.l.], v. 23, n. 12, p. 1376-1386, 2014. <https://doi.org/10.1111/geb.12228>.

BELLO, C. *et al.* Defaunation affects carbon storage in tropical forests. **Science advances**, [s.l.], v. 1, n. 11, p. e1501105, 2015. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501105>

BERNASCHINI, M. L. *et al.* Are all edges equal? Microclimatic conditions, geographical orientation and biological implications in a fragmented forest. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, [s.l.], v. 280, p. 142-151, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.04.035>.

BETTS, M. G. *et al.* Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. **Nature**, Londres, v. 547, n. 7664, p. 441-444, 2017. <https://doi.org/10.1038/nature23285>.

BFG, 2018. Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). **Rodriguesia**, Rio de Janeiro, v. 69, p. 1513–1527. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869402>.

BJØRNSTAD, O. N. ncf: Spatial Covariance Functions. R package version 1.2-6. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=ncf>. 2018.

BOESING, A. L.; NICHOLS, E.; METZGER, J. P. Biodiversity extinction thresholds are modulated by matrix type. **Ecography**, Hoboken, v. 41, n. 9, p. 1520-1533, 2018. <https://doi.org/10.1111/ecog.03365>

BOGONI, J. A. *et al.* What would be the diversity patterns of medium-to large-bodied mammals if the fragmented Atlantic Forest was a large metacommunity? **Biological conservation**, Oxford, v. 211, p. 85-94, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.05.012>.

BOISIER, J. P. *et al.* Projected strengthening of Amazonian dry season by constrained climate model simulations. **Nature Climate Change**, v. 5, n. 7, p. 656-660, 2015. <https://doi.org/10.1038/nclimate2658>.

BROWN, J. H. Why are there so many species in the tropics? **Journal of Biogeography**, Hoboken, v. 41, n. 1, p. 8-22, 2014. <https://doi.org/10.1111/jbi.12228>.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R.; HUYVAERT, K. P. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. **Behavioral ecology and sociobiology**, [s.l.], v. 65, n. 1, p. 23-35, 2011. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>.

CAVANAUGH, K. C. *et al.* Carbon storage in tropical forests correlates with taxonomic diversity and functional dominance on a global scale. **Global Ecology and Biogeography**, [s.l.], v. 23, n. 5, p. 563-573, 2014. <https://doi.org/10.1111/geb.12143>.

CHANG, C. R.; LI, M. H.; CHANG, S. D. A preliminary study on the local cool-island intensity of Taipei city parks. **Landscape and urban planning**, [s.l.], v. 80, n. 4, p. 386-395, 2007. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2006.09.005>

CHANG, C. R.; LI, M. H. Effects of urban parks on the local urban thermal environment. **Urban Forestry & Urban Greening**, [s.l.], v. 13, n. 4, p. 672-681, 2014. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2014.08.001>.

CHAO, A.; JOST, L. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. **Ecology**, Oxford, v. 93, n. 12, p. 2533-2547, 2012. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>.

CHAPLIN-KRAMER, R. *et al.* Degradation in carbon stocks near tropical forest edges. **Nature communications**, [s.l.], v. 6, n. 1, p. 1-6, 2015. <https://doi.org/10.1038/ncomms10158>.

CHASE, J. M. *et al.* Biodiversity conservation through the lens of metacommunity ecology. **Annals of the New York Academy of Sciences**, Nova York, 2020. <https://doi.org/10.1111/nyas.14378>.

CHASE, J. M.; RYBERG, W. A. Connectivity, scale-dependence, and the productivity–diversity relationship. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 7, n. 8, p. 676-683, 2004. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00622.x>.

CHASE, M. W. *et al.* An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, [s.l.], v. 181, n. 1, p. 1-20, 2016. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>.

CHAVE, J. *et al.* Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Global change biology**, [s.l.], v. 20, n. 10, p. 3177-3190, 2014. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>.

CHAVE, J. *et al.* Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, Hoboken, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>.

CHISHOLM, R. A. *et al.* Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 101, n. 5, p. 1214-1224, 2013. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12132>.

CHOAT, B. *et al.* Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, Londres, v. 491, n. 7426, p. 752-755, 2012. <https://doi.org/10.1038/nature11688>.

COOK, W. M. *et al.* Secondary succession in an experimentally fragmented landscape: community patterns across space and time. **Ecology**, Oxford, v. 86, n. 5, p. 1267-1279, 2005. <https://doi.org/10.1890/04-0320>.

CURRIE, D. J. *et al.* Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. **Ecology letters**, Hoboken, v. 7, n. 12, p. 1121-1134, 2004. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00671.x>.

D'ANGELO, S. A. *et al.* Inferred causes of tree mortality in fragmented and intact Amazonian forests. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 20, n. 2, p. 243-246, 2004. <https://doi.org/10.1017/S0266467403001032>.

DE MEIRA JUNIOR, M. S. *et al.* The impact of long dry periods on the aboveground biomass in a tropical forests: 20 years of monitoring. **Carbon Balance and Management**, [s.l.], v. 15, p. 1-14, 2020. <https://doi.org/10.1186/s13021-020-00147-2>.

DORMANN, C. F. *et al.* Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. **Ecography**, Hoboken, v. 36, n. 1, p. 27-46, 2013. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>.

DUSENGE, M. E.; DUARTE, A. G.; WAY, D. A. Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO<sub>2</sub> and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. **New Phytologist**, [s.l.], v. 221, n. 1, p. 32-49, 2018. <https://doi.org/10.1111/nph.15283>.

EISENLOHR, P. V.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Revisiting Patterns of Tree Species Composition and their Driving Forces in the Atlantic Forests of Southeastern Brazil. **Biotropica**, Washington, v. 47, n. 6, p. 689-701, 2015. <https://doi.org/10.1111/btp.12254>.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Rio de Janeiro: Embrapa, 2006.

ERDŐS, L. *et al.* Plant composition and diversity at edges in a semi-natural forest–grassland mosaic. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 220, n. 3, p. 279-292, 2019. <https://doi.org/10.1007/s11258-019-00913-4>.

ESTAVILLO, C.; PARDINI, R.; DA ROCHA, P. L. B. Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. **PloS one**, São Francisco, v. 8, n. 12, p. e82369, 2013. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082369>.

EWERS, R. M.; BANKS-LEITE, C. Fragmentation impairs the microclimate buffering effect of tropical forests. **PLOS one**, São Francisco, v. 8, n. 3, p. e58093, 2013. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058093>.

FAO. Global forest resources assessment 2015. Fao Forestry Paper No. 1. UN Food and Agriculture Organization, Rome, Italy. 2015.

FAUSET, S. *et al.* Drought-induced shifts in the floristic and functional composition of tropical forests in Ghana. **Ecology letters**, Hoboken, v. 15, n. 10, p. 1120-1129, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01834.x>.

FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International journal of climatology**, [s.l.], v. 37, n. 12, p. 4302-4315, 2017. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>.

GALETTI, M. *et al.* Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. **Science**, Washington, v. 340, n. 6136, p. 1086-1090, 2013. <https://doi.org/10.1126/science.1233774>.

GIBSON, L. *et al.* Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. **Nature**, Londres, v. 478, n. 7369, p. 378-381, 2011. <https://doi.org/10.1038/nature10425>.



GIOIA, A. *et al.* Size matters: vegetation patch size and surface temperature relationship in foothills cities of northwestern Argentina. **Urban ecosystems**, [s.l.], v. 17, n. 4, p. 1161-1174, 2014. <https://doi.org/10.1007/s11252-014-0372-1>.

GODBOLD, J. A.; BULLING, M. T.; SOLAN, M. Habitat structure mediates biodiversity effects on ecosystem properties. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 278, n. 1717, p. 2510-2518, 2011. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2414>.

GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 86, n. 6, p. 902-910, 1998. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>.

HADDAD, N. M. *et al.* Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science advances**, [s.l.], v. 1, n. 2, p. e1500052, 2015. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>.

HANSKI, I. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same?. **Trends in Ecology & Evolution**, [s.l.], v. 4, n. 4, p. 113-114, 1989. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90061-X](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90061-X).

HARPER, K. A. *et al.* Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. **Conservation Biology**, [s.l.], v. 19, n. 3, p. 768-782, 2005. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00045.x>.

ISELL, F. *et al.* High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. **Nature**, Londres, v. 477, n. 7363, p. 199-202, 2011. <https://doi.org/10.1038/nature10282>.

ISELL, F. *et al.* Quantifying effects of biodiversity on ecosystem functioning across times and places. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 21, n. 6, p. 763-778, 2018. <https://doi.org/10.1111/ele.12928>

JIAO, M. *et al.* Patch size of trees affects its cooling effectiveness: A perspective from shading and transpiration processes. **Agricultural and Forest Meteorology**, [s.l.], v. 247, p. 293-299, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.08.013>.

KOELLNER, T.; HERSPERGER, A. M.; WOHLGEMUTH, T. Rarefaction method for assessing plant species diversity on a regional scale. **Ecography**, Hoboken, v. 27, n. 4, p. 532-544, 2004. <https://doi.org/10.2307/3683424>.

KURTEN, E. L.; WRIGHT, S. J.; CARSON, W. P. Hunting alters seedling functional trait composition in a Neotropical forest. **Ecology**, Oxford, v. 96, n. 7, p. 1923-1932, 2015. <https://doi.org/10.1890/14-1735.1>.

KUZNETSOVA, A.; BROCKHOFF, P. B.; CHRISTENSEN, R. H. lmerTest package: tests in linear mixed effects models. **Journal of Statistical Software**, Cornell, v. 82, n. 13, p. 1-26, 2017.

- LATIMER, C. E.; ZUCKERBERG, B. Forest fragmentation alters winter microclimates and microrefugia in human-modified landscapes. **Ecography**, Hoboken, v. 40, n. 1, p. 158-170, 2017. <https://doi.org/10.1111/ecog.02551>.
- LAURANCE, W. F. *et al.* An Amazonian rainforest and its fragments as a laboratory of global change. **Biological Reviews**, [s.l.], v. 93, n. 1, p. 223-247, 2017. <https://doi.org/10.1111/brv.12343>.
- LAURANCE, W. F. *et al.* Conservation: rainforest fragmentation kills big trees. **Nature**, Londres, v. 404, n. 6780, p. 836-836, 2000. <https://doi.org/10.1038/35009032>.
- LAURANCE, W. F. *et al.* Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s.l.], v. 103, n. 50, p. 19010-19014, 2006. <https://doi.org/10.1073/pnas.0609048103>.
- LAURANCE, W. F. *et al.* The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. **Biological Conservation**, Oxford, v. 144, n. 1, p. 56-67, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.021>.
- LEARY, D. J.; PETCHEY, O. L. Testing a biological mechanism of the insurance hypothesis in experimental aquatic communities. **Journal of animal ecology**, [s.l.], v. 78, n. 6, p. 1143-1151, 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01586.x>.
- LINDENMAYER, D. B.; LAURANCE, W. F.; FRANKLIN, J. F. Global decline in large old trees. **Science**, Washington, v. 338, n. 6112, p. 1305-1306, 2012. <https://doi.org/10.1126/science.1231070>.
- LIU, J. *et al.* How does habitat fragmentation affect the biodiversity and ecosystem functioning relationship? **Landscape ecology**, Pavia, v. 33, n. 3, p. 341-352, 2018. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0620-5>
- LOBO, D. *et al.* Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, [s.l.], v. 17, n. 2, p. 287-296, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x>.
- LONG, W. *et al.* Changes in patterns of species co-occurrence across two tropical cloud forests differing in soil nutrients and air temperature. **Biotropica**, Washington, v. 47, n. 4, p. 416-423, 2015. <https://doi.org/10.1111/btp.12235>.
- LONG, J. A. (2019a). interactions: Comprehensive, User-Friendly Toolkit for Probing Interactions. R package version 1.1.0.
- LONG, J. A. (2019b). jtools: Analysis and Presentation of Social Scientific Data. R package version 2.0.1. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=jtools>
- LOPES, A. V. *et al.* Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. **Biological Conservation**, Oxford, v. 142, n. 6, p. 1154-1165, 2009. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.01.007>.

LOREAU, M.; HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature**, Londres, v. 412, n. 6842, p. 72-76, 2001. <https://doi.org/10.1038/35083573>.

LOREAU, M.; MOUQUET, N.; GONZALEZ, A. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s.l.], v. 100, n. 22, p. 12765-12770, 2003. <https://doi.org/10.1073/pnas.2235465100>.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. An equilibrium theory of insular zoogeography. **Evolution**, Hoboken, v. 17, n. 4, p. 373–387, 1963. <https://doi.org/10.2307/2407089>.

MAGNAGO, L. F. S. *et al.* Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, Dordrecht, v. 24, n. 9, p. 2305-2318, 2015. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0961-1>.

MAIA, V. A. *et al.* Interactions between climate and soil shape tree community assembly and above-ground woody biomass of tropical dry forests. **Forest Ecology and Management**, [s.l.], v. 474, p. 118348, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118348>.

MAXWELL, S. L. *et al.* Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. **Nature News**, v. 536, n. 7615, p. 143, 2016.

METZGER, J. P. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. **Ecological applications**, [s.l.], v. 10, n. 4, p. 1147-1161, 2000. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[1147:TFGRAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[1147:TFGRAL]2.0.CO;2).

MITCHARD, E. T. A. The tropical forest carbon cycle and climate change. **Nature**, Londres, v. 559, n. 7715, p. 527-534, 2018. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0300-2>.

MORANTE-FILHO, J. C. *et al.* Birds in anthropogenic landscapes: the responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic Forest. **PLoS One**, São Francisco, v. 10, n. 6, p. e0128923, 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128923>.

MULER, A. L. *et al.* Does cluster-root activity benefit nutrient uptake and growth of co-existing species? **Oecologia**, [s.l.], v. 174, n. 1, p. 23-31, 2014. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2747-z>

MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in ecology & evolution**, [s.l.], v. 10, n. 2, p. 58-62, 1995. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88977-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88977-6)

NEMANI, R. R. *et al.* Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. **Science**, Washington, v. 300, n. 5625, p. 1560-1563, 2003. <https://doi.org/10.1126/science.1082750>.

NEVES, D. M. *et al.* Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. **Diversity and Distributions**, [s.l.], v. 23, n. 8, p. 898-909, 2017. <https://doi.org/10.1111/ddi.12581>.

- O'BRIEN, R. M. A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors. **Quality & quantity**, [s.l.], v. 41, n. 5, p. 673-690, 2007. <https://doi.org/10.1007/s11135-006-9018-6>.
- ORIHUELA, R. L. L. *et al.* Markedly divergent tree assemblage responses to tropical forest loss and fragmentation across a strong seasonality gradient. **PloS one**, São Francisco, v. 10, n. 8, p. e0136018, 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136018>.
- ORROCK, J. L.; WATLING, J. I. Local community size mediates ecological drift and competition in metacommunities. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 277, n. 1691, p. 2185-2191, 2010. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2344>.
- PAU, S.; DETTO, M.; KIM, Y.; STILL, C. J. Tropical forest temperature thresholds for gross primary productivity. **Ecosphere**, [s.l.], v. 9, n. 7, p. e02311, 2019. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2311>.
- PINHO, B. X. *et al.* Plant functional assembly is mediated by rainfall and soil conditions in a seasonally dry tropical forest. **Basic and Applied Ecology**, [s.l.], v. 40, p. 1-11, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.08.002>.
- POORTER, L. *et al.* Diversity enhances carbon storage in tropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, [s.l.], v. 24, n. 11, p. 1314-1328, 2015. <https://doi.org/10.1111/geb.12364>.
- POORTER, L.; ROSE, S. A. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. **Oecologia**, [s.l.], v. 142, n. 3, p. 378-387, 2005. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1732-y>.
- PÜTZ, S. *et al.* Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: a modelling study for Brazilian Atlantic forests. **Ecological Modelling**, [s.l.], v. 222, n. 12, p. 1986-1997, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.03.038>.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. 2019.
- REICHSTEIN, M. *et al.* Climate extremes and the carbon cycle. **Nature**, Londres, v. 500, n. 7462, p. 287-295, 2013. <https://doi.org/10.1038/nature12350>.
- RÉJOU-MÉCHAIN, M. *et al.* Biomass: An r package for estimating above-ground biomass and its uncertainty in tropical forests. **Methods in Ecology and Evolution**, [s.l.], v. 8, n. 9, p. 1163-1167, 2017. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12753>.
- 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**, Oxford, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- RITO, K. F. *et al.* Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 105, n. 3, p. 828-838, 2017. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12712>.

SANTANA, L. D. *et al.* Edge effects in forest patches surrounded by native grassland are also dependent on patch size and shape. **Forest Ecology and Management**, [s.l.], v. 482, p. 118842, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118842>.

SCHWARTZ, N. B.; BUDSOCK, A. M.; URIARTE, M. Fragmentation, forest structure, and topography modulate impacts of drought in a tropical forest landscape. **Ecology**, Oxford, v. 100, n. 6, p. e02677, 2019. <https://doi.org/10.1002/ecy.2677>.

SHANAFELT, D. W. *et al.* Biodiversity, productivity, and the spatial insurance hypothesis revisited. **Journal of theoretical biology**, [s.l.], v. 380, p. 426-435, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.06.017>.

SOLAR, R. R. C. *et al.* How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes?. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 18, n. 10, p. 1108-1118, 2015. <https://doi.org/10.1111/ele.12494>.

STADDON, P. *et al.* Connectivity, non-random extinction and ecosystem function in experimental metacommunities. **Ecology letters**, Hoboken, v. 13, n. 5, p. 543-552, 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01450.x>.

STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology letters**, Hoboken, v. 17, n. 7, p. 866-880, 2014. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>.

STEIN, A.; KREFT, H. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. **Biological Reviews**, [s.l.], v. 90, n. 3, p. 815-836, 2015. <https://doi.org/10.1111/brv.12135>.

STORCH, D.; BOHDALKOVÁ, E.; OKIE, J. The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity–diversity relationship. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 21, n. 6, p. 920-937, 2018. <https://doi.org/10.1111/ele.12941>.

SULLIVAN, M. J. P. *et al.* Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. **Science**, Washington, v. 368, n. 6493, p. 869-874, 2020. <https://doi.org/10.1126/science.aaw7578>.

TABARELLI, M.; PERES, C.A.; MELO, F.P. The 'few winners and many losers' paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity. **Biological Conservation**, Oxford, 155, p.136-140. 2012 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.020>.

TEBALDI, C. *et al.* Climate model projections from the scenario model intercomparison project (ScenarioMIP) of CMIP6. **Earth System Dynamics**, v. 12, n. 1, p. 253-293, 2021. <https://doi.org/10.5194/esd-12-253-2021>.

TILMAN, D.; ISBELL, F.; COWLES, J. M. Biodiversity and ecosystem functioning. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, v. 45, p. 471-493, 2014. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>.

- TILMAN, D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. **Ecology**, Durham, v. 80, n. 5, p. 1455-1474, 1999. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1455:TECOCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1455:TECOCI]2.0.CO;2)
- THOMPSON, P. L.; RAYFIELD, B.; GONZALEZ, A. Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. **Ecography**, Hoboken, v. 40, n. 1, p. 98-108, 2017. <https://doi.org/10.1111/ecog.02558>.
- TURNER, B. L.; BRENES-ARGUEDAS, T.; CONDIT, R. Pervasive phosphorus limitation of tree species but not communities in tropical forests. **Nature**, Londres, v. 555, n. 7696, p. 367-370, 2018. <https://doi.org/10.1038/nature25789>
- TURNER, B. L. Resource partitioning for soil phosphorus: a hypothesis. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 96, n. 4, p. 698-702, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01384.x>.
- ULRICH, W. *et al.* Climatic and geographic correlates of global forest tree species–abundance distributions and community evenness. **Journal of vegetation science**, [*s.l.*], v. 27, n. 2, p. 295-305, 2016. <https://doi.org/10.1111/jvs.12346>.
- VAN DER PLAS, F. *et al.* Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [*s.l.*], v. 113, n. 13, p. 3557-3562, 2016. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517903113>.
- VAN DER SANDE, M. T. *et al.* Soil fertility and species traits, but not diversity, drive productivity and biomass stocks in a Guyanese tropical rainforest. **Functional ecology**, [*s.l.*], v. 32, n. 2, p. 461-474, 2018. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12968>.
- WALKER, B. H. Biodiversity and ecological redundancy. **Conservation biology**, [*s.l.*], v. 6, n. 1, p. 18-23, 1992. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.610018.x>.
- WATLING, J. I. *et al.* Meta-analysis reveals the importance of matrix composition for animals in fragmented habitat. **Global Ecology and Biogeography**, [*s.l.*], v. 20, n. 2, p. 209-217, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00586.x>.
- WEI, T.; SIMKO, V. R package “corrplot”: Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.84). Retrieved from <https://github.com/taiyun/corrplot>. 2017.
- WEKESA, C. *et al.* Variations in forest structure, tree species diversity and above-ground biomass in edges to interior cores of fragmented forest patches of Taita Hills, Kenya. **Forest Ecology and Management**, [*s.l.*], v. 440, p. 48-60, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.011>.
- WICKHAM, H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>. 2016.
- WILSON, E. O.; WILLIS, E. O. Applied biogeography. **Ecology and evolution of communities**, Canadá, v. 522, p. 534, 1975.
- ZANNE, A. E. *et al.* Data from: towards a worldwide wood economics spectrum. **Dryad Digit Repos**. 2009.

ZEMUNIK, G. *et al.* Diversity of plant nutrient-acquisition strategies increases during long-term ecosystem development. **Nature plants**, [s.l.], v. 1, n. 5, p. 1-4, 2015. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.50>

ZITER, C.; BENNETT, E. M.; GONZALEZ, A. Temperate forest fragments maintain aboveground carbon stocks out to the forest edge despite changes in community composition. **Oecologia**, [s.l.], v. 176, n. 3, p. 893-902, 2014. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3061-0>.

## APÊNDICE – A

Tabela S1 – Detalhes da amostragem e das variáveis abióticas que compõem o modelo global.

Sítio cod	Lat	Long	Tamanho da parcela (m <sup>2</sup> )	Ano	MTWM (°C)	MAP (mm)	CWD (mm)	P (mg / dm <sup>3</sup> )	CEC (cmolc/dm <sup>3</sup> )	Clay (%)	NPC (%)	Patch size (ha)	Shape
LAV_01	-21,23	-44,97	400	2017	27,70	1567,00	316,25	9,69	1,80	58,00	10,07	653	0,71
BOC_01	-22,22	-44,54	400	2018	25,30	1626,00	154,83	3,68	2,57	29,00	33,09	29,48	0,24
MDD_01	-21,49	-44,38	450	2018	27,70	1504,00	287,96	7,44	1,77	28,00	12,53	39,84	0,23
DMO_01	-22,55	-45,21	400	2019	25,30	1663,00	137,83	7,11	2,93	35,00	50,93	1823,11	0,09
ING_01	-21,41	-44,89	400	2017	27,90	1546,00	308,21	31,59	1,69	26,00	31,57	18,92	0,45
LUM_01	-21,48	-44,91	400	2018	28,00	1529,00	305,21	100,73	4,50	35,00	15,77	75,44	0,22
IBI_01	-21,71	-43,88	400	2018	24,20	1641,00	174,00	7,48	1,78	24,00	28,39	187,49	0,32
PIR_01	-22,52	-45,47	400	2019	27,40	1535,00	108,58	23,46	2,98	45,00	7,56	16,76	0,56
LAV_02	-21,33	-44,99	300	2016	26,60	1626,00	307,25	30,37	2,30	35,00	9,95	99,22	0,18
BAR_01	-21,24	-43,75	400	2019	25,90	1476,00	225,33	40,17	2,12	34,00	28,20	118,96	0,30
ITA_01	-22,47	-45,44	400	2019	27,00	1569,00	176,42	70,52	4,28	29,00	25,35	129,88	0,31
PIR_02	-22,55	-45,55	400	2019	26,80	1602,00	112,71	52,65	2,81	28,00	23,68	155,08	0,35
DMO_02	-22,54	-45,24	400	2019	25,50	1641,00	141,83	53,28	2,74	32,00	47,74	3437,30	0,14
LUM_02	-21,55	-44,83	400	2019	26,90	1605,00	255,75	118,26	2,21	21,00	15,23	70,00	0,17
SRS_01	-22,19	-45,69	400	2019	27,90	1541,00	240,75	118,05	3,95	29,00	26,81	165,79	0,29
CDO_01	-22,48	-45,75	400	2019	27,40	1533,00	191,54	5,57	2,26	58,00	13,71	906,16	0,05
PIR_03	-22,61	-45,55	400	2019	24,70	1798,00	101,71	9,91	4,06	36,00	44,10	253,61	0,09

*Continua...*



Tabela S1 – Detalhes da amostragem e das variáveis abióticas que compõem o modelo global.

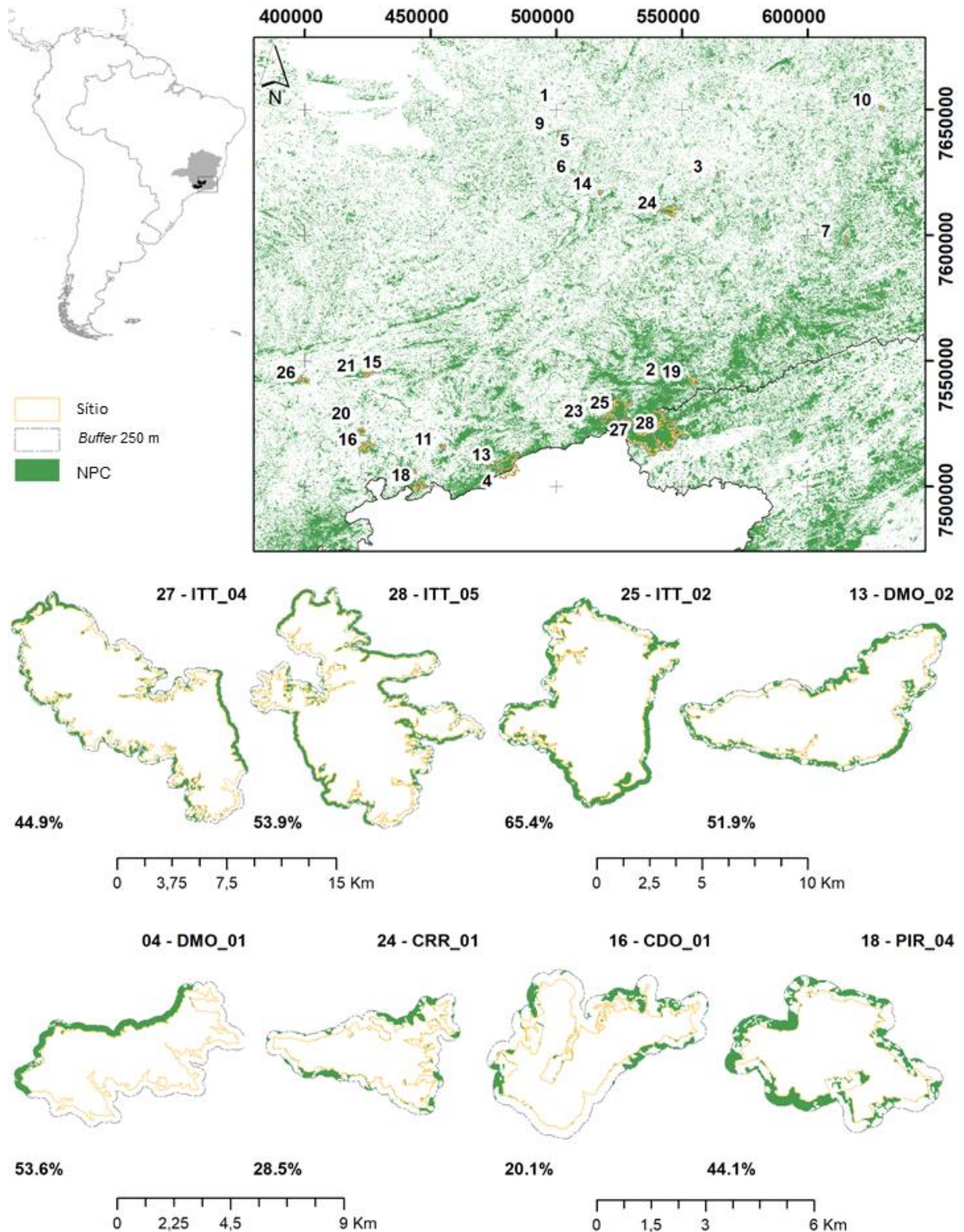
Sítio cod	Lat	Long	Tamanho da parcela (m <sup>2</sup> )	Ano	MTWM (°C)	MAP (mm)	CWD (mm)	P (mg / dm <sup>3</sup> )	CEC (cmolc/dm <sup>3</sup> )	Clay (%)	NPC (%)	Patch size (ha)	Shape
PIR_04	-22,58	-45,53	400	2019	25,30	1753,00	117,79	30,09	3,17	38,00	39,60	787,11	0,19
BOC_02	-22,22	-44,48	400	2019	24,90	1681,00	184,21	24,57	2,56	28,00	54,39	316,15	0,07
CDO_02	-22,41	-45,77	400	2019	27,70	1532,00	207,54	13,52	2,33	41,00	10,69	546,11	0,18
SRS_02	-22,20	-45,73	400	2019	27,50	1577,00	235,75	46,19	2,47	28,00	30,47	351,33	0,15
POA_01	-22,22	-46,00	400	2019	27,00	1599,00	222,79	71,24	2,22	27,00	34,71	248,96	0,17
ITT_01	-22,36	-44,81	400	2019	23,70	1845,00	137,79	128,54	3,91	46,00	60,32	401,26	0,21
CRR_01	-21,61	-44,59	400	2019	25,50	1691,00	226,63	10,43	3,43	14,00	21,31	1179,12	0,06
CRR_02	-21,62	-44,56	400	2019	27,30	1558,00	241,63	46,24	1,83	33,00	21,31	1179,12	0,06
ITT_02	-22,34	-44,79	400	2019	24,70	1690,00	113,79	186,79	2,32	52,00	59,59	3808,31	0,09
POA_02	-22,22	-45,97	400	2019	27,60	1556,00	222,79	45,84	3,90	33,00	8,75	339,88	0,18
ITT_03	-22,37	-44,76	400	2019	23,50	1843,00	113,79	33,79	2,65	37,00	59,59	3808,31	0,09
ITT_04	-22,37	-44,74	400	2019	21,60	2175,00	67,67	30,26	2,47	41,00	41,15	9452,49	0,05
ITT_05	-22,44	-44,61	400	2019	26,00	1567,00	177,21	10,46	2,24	66,00	52,41	9105,93	0,03

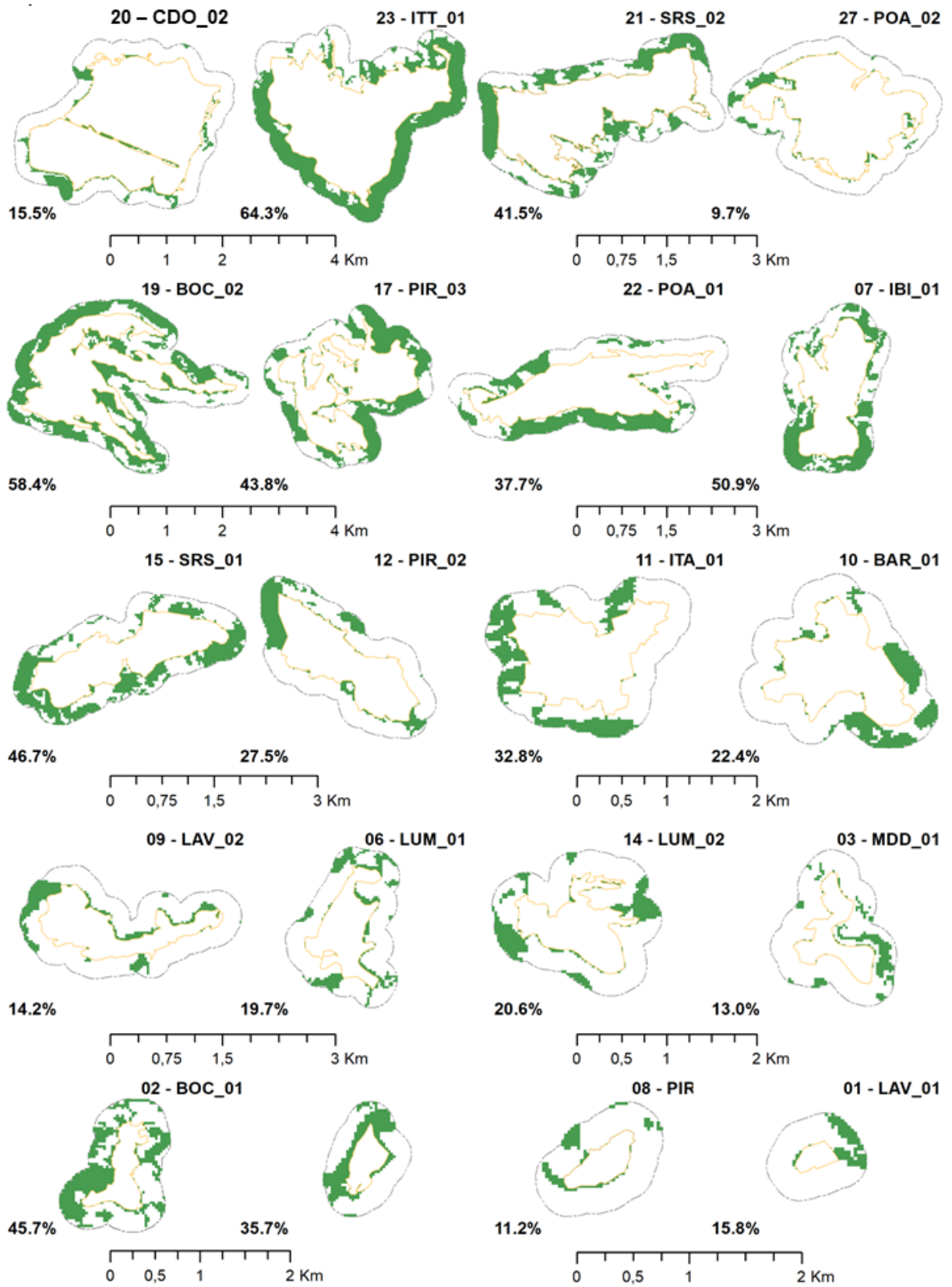
Legenda: Sítio cod: identificação do sítio; Lat: latitude; Long: longitude; Ano: ano do levantamento florístico; MTWM: temperatura máxima do mês mais quente; MAP: precipitação média anual; CWD: déficit hídrico climático de longo prazo; P: fósforo; CEC: Capacidade de troca catiônica efetiva; Clay: proporção argila; NPC: quantidade de vegetação nativa; Patch size: tamanho do fragmento; Shape: forma do fragmento.

Fonte: Do autor (2021).

## APÊNDICE – B

Figura S1 – Quantidade de vegetação nativa do entorno do fragmento (NPC) (%) presente em um *buffer* com 250 m de raio. Os sítios estão organizados em ordem decrescente de acordo com o tamanho dos fragmentos.

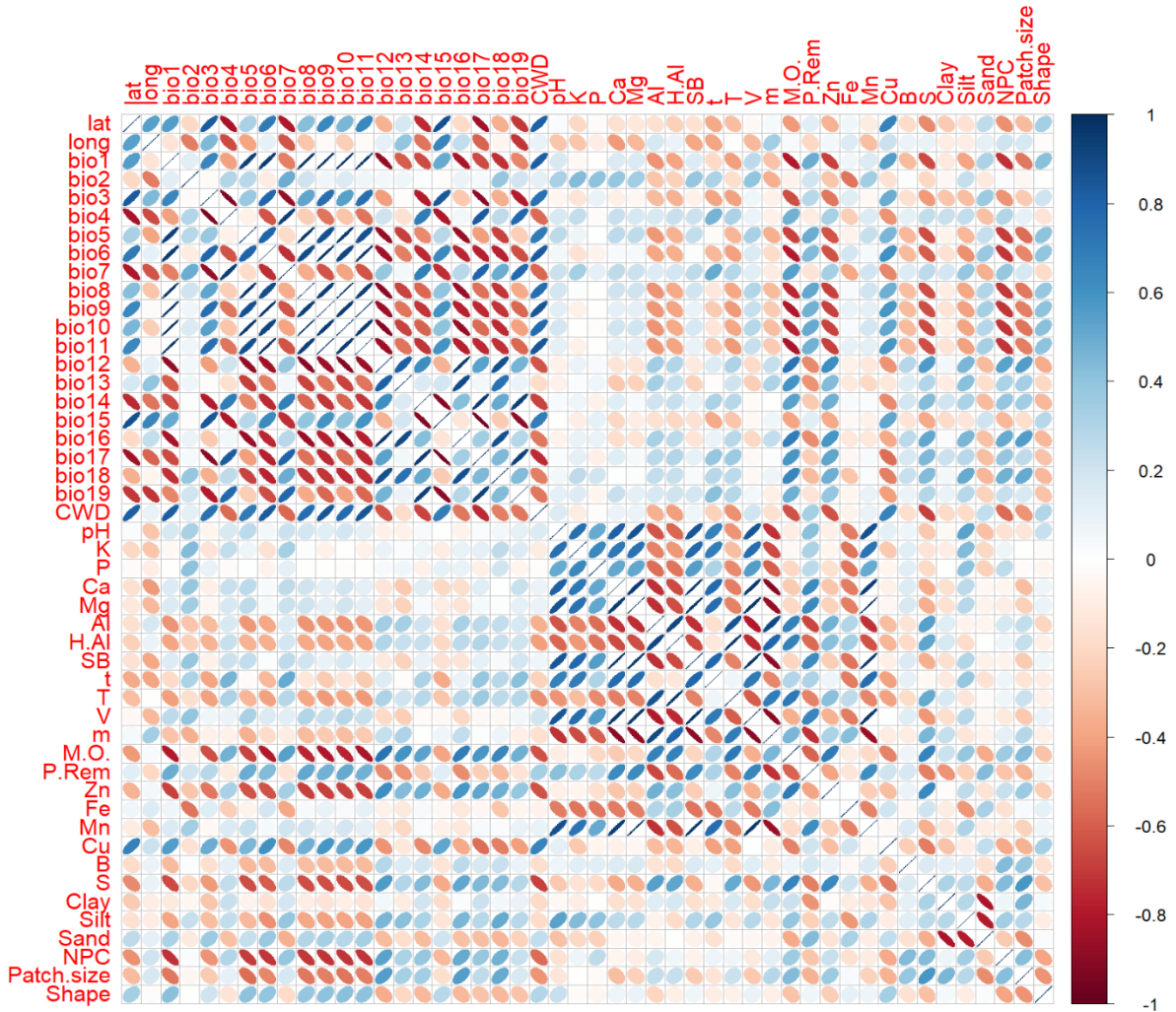




Fonte: Do autor (2021).

## APÊNDICE – C

Figura S1 – Matriz de correlação entre as variáveis abióticas.

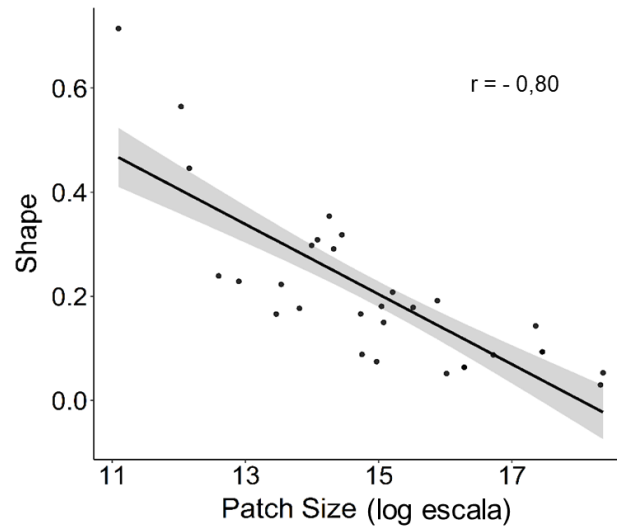


Legenda: lat: latitude; long: longitude; bio1: temperatura média anual; bio2: faixa diurna média; bio3: isotérmica; bio4: sazonalidade da temperatura; bio5: temperatura máxima do mês mais quente; bio6: temperatura mínima do mês mais frio, bio7: faixa anual de temperatura; bio8: temperatura média do quarto mais úmido; bio9: temperatura média do quarto mais seco; bio10: temperatura média do trimestre mais quente; bio11: temperatura média do quarto mais frio; bio12: precipitação média anual; bio13: precipitação do mês mais chuvoso; bio14: precipitação do mês mais seco; bio15: sazonalidade da precipitação; bio16: precipitação do quarto mais chuvoso; bio17: precipitação do quarto mais seco; bio18: precipitação do trimestre mais quente; bio19: precipitação do trimestre mais frio; CWD: déficit hídrico climático de longo prazo; pH; K: potássio; P: fósforo; Ca: cálcio; Mg: magnésio; Al: alumínio; H+Al: acidez potencial; SB: soma de bases; t: CTC efetiva; T: CTC a pH 7; m: saturação por alumínio; V: saturação por bases; MO: matéria orgânica; e proporções de *Sand* (areia), *Silt* (silte) e *Clay* (argila); NPC: quantidade de vegetação nativa do entorno; *Patch size*: tamanho do fragmento; *Shape*: forma do fragmento.

Fonte: Do autor (2021).

## APÊNDICE – D

Figura S1 – Análise de correlação entre as variáveis *Shape* e *Patch size* após a transformação da variável *Patch size* com logaritmo



Fonte: Do autor (2021).

## APÊNDICE – E

Tabela S1- Variáveis contidas no modelo médio, para a variável resposta riqueza, e suas estimativas condicionais, erros padrão, p valor e o  $R^2$  marginal do modelo global (variância explicada pelos efeitos fixos).

Riqueza $R^2_{\text{marginal}} = 42\%$			
Preditor	Estimativa	Erro padrão	p valor
P	0,67	0,45	0,141
CEC	0,60	0,46	0,201
CWD	0,25	0,54	0,646
<i>Shape</i>	0,38	0,66	0,576
<b>CWD:Shape</b>	<b>-0,97</b>	<b>0,39</b>	<b>0,016</b>
MTWM	-0,74	0,58	0,209
<b>MTWM:Shape</b>	<b>-1,41</b>	<b>0,58</b>	<b>0,017</b>
<i>Clay</i>	-0,32	0,47	0,506
NPC	0,41	0,63	0,523
<i>Patch size</i>	-0,04	0,65	0,949
<b>CWD: Patch size</b>	<b>0,91</b>	<b>0,39</b>	<b>0,022</b>
CWD:NPC	-0,92	0,61	0,138
MAP	-0,23	0,46	0,630
MTWM: <i>Patch size</i>	0,81	0,41	0,052

Legenda: As variáveis com p valor < 0,05 encontram-se em negrito. P: fósforo; CEC: capacidade de troca catiônica efetiva; CWD: déficit hídrico climático de longo prazo; *Shape*: forma do fragmento; MTWM: temperatura máxima do mês mais quente; *Clay*: teor de argila; NPC: quantidade de vegetação nativa do entorno; *Patch size*: tamanho do fragmento; MAP: precipitação média anual.

Fonte: Do autor (2021).



## APÊNDICE – F

Tabela S1 - Variáveis contidas no modelo médio, para a variável resposta biomassa, e suas estimativas condicionais, erros padrão, p valor e o  $R^2$  marginal do modelo global (variância explicada pelos efeitos fixos).

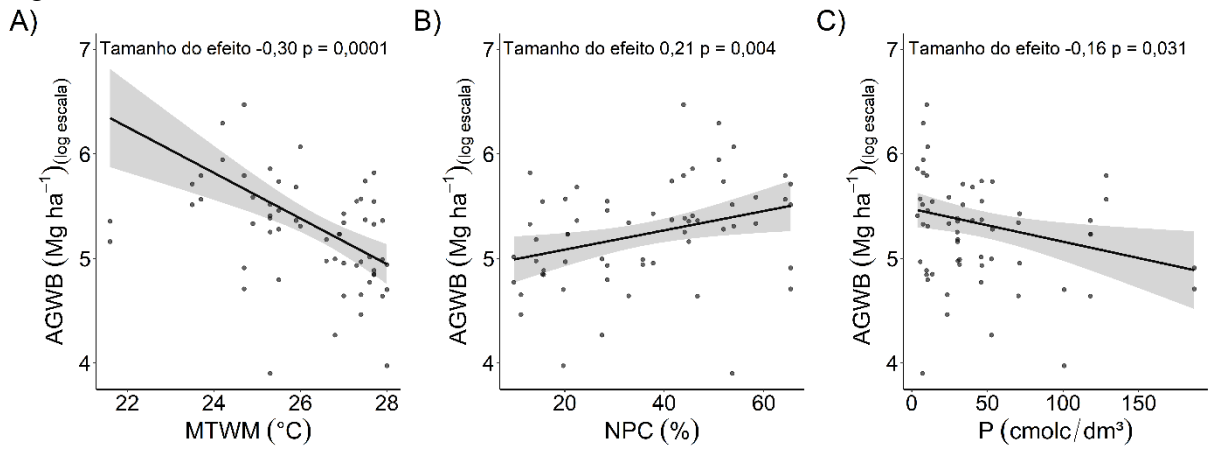
Biomassa $R^2_{\text{marginal}} = 67\%$			
Preditor	Estimativa	Erro padrão	p valor
<b>MTWM</b>	<b>-0,30</b>	<b>0,08</b>	<b>0,0001</b>
<i>Patch size</i>	-0,07	0,10	0,502
Sp	0,08	0,07	0,264
<b>MTWM:<i>Patch size</i></b>	<b>0,18</b>	<b>0,06</b>	<b>0,001</b>
<b>Patch size:Sp</b>	<b>0,15</b>	<b>0,05</b>	<b>0,006</b>
CEC	-0,10	0,06	0,089
<b>P</b>	<b>-0,16</b>	<b>0,07</b>	<b>0,031</b>
<i>Shape</i>	-0,05	0,13	0,729
<b>MTWM:<i>Shape</i></b>	<b>-0,22</b>	<b>0,08</b>	<b>0,006</b>
<b>NPC</b>	<b>0,21</b>	<b>0,07</b>	<b>0,004</b>
<b>NPC:Sp</b>	<b>0,12</b>	<b>0,06</b>	<b>0,039</b>
<i>Clay</i>	-0,02	0,07	0,782
CWD	0,03	0,07	0,714
MAP	0,02	0,07	0,760

Legenda: As variáveis com p valor < 0,05 encontram-se em negrito. MTWM: temperatura máxima do mês mais quente; *Patch size*: tamanho do fragmento; Sp: riqueza de espécies; CEC: capacidade de troca catiônica efetiva; P: fósforo; *Shape*: forma do fragmento; NPC: quantidade de vegetação nativa do entorno; *Clay*: teor de argila; CWD: déficit hídrico climático de longo prazo; MAP: precipitação média anual.

Fonte: Do autor (2021).

## APÊNDICE – G

Figura S1 – Efeitos isolados das variáveis abióticas na biomassa acima do solo.



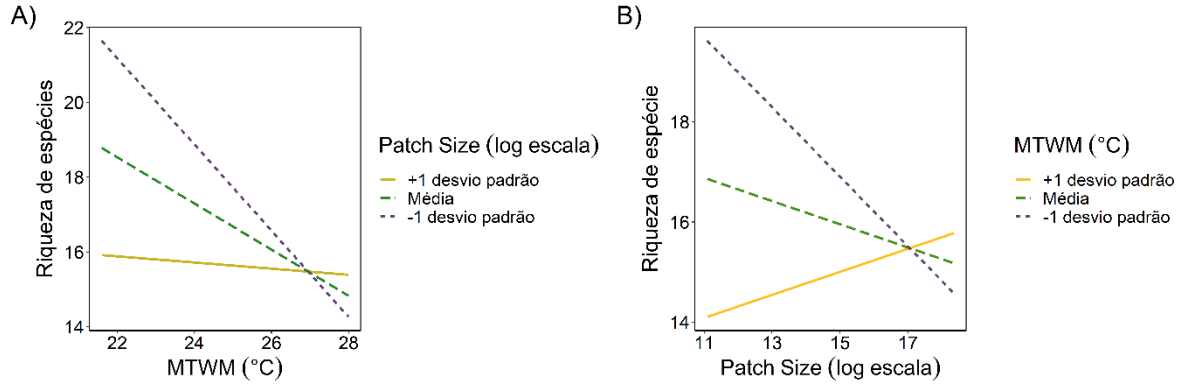
Legenda: A) Temperatura máxima no mês mais quente (MTWM); B) Quantidade de vegetação nativa do entorno (NPC); e C) Fósforo (P). Os pontos são os resíduos parciais depois de contabilizar os efeitos dos outros preditores e os efeitos aleatórios do local.

Fonte: Do autor (2021).



## APÊNDICE – H

Figura S1– Efeitos das interações entre a temperatura máxima no mês mais quente (MTWM) e o tamanho (*Patch size*) do fragmento influenciando a riqueza.



Legenda: A) MTWM como preditor e *Patch size* como mediador; B) *Patch size* como preditor e MTWM como mediador. As linhas ajustadas são traçadas na média e em  $\pm 1$  desvio padrão. Os gráficos foram plotados com base nos melhores modelos contendo as variáveis significativas do *multimodel*, isso pode acarretar em algumas diferenças em efeitos não significativos.

Fonte: Do autor (2021).