



DENISE MOURA MADEIRA

**FATORES ECOLÓGICOS DA DIVERSIDADE BETA EM
FLORESTAS TROPICAIS**

**LAVRAS – MG
2024**

DENISE MOURA MADEIRA

FATORES ECOLÓGICOS DA DIVERSIDADE BETA EM FLORESTAS TROPICAIS

Dissertação 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 Mestre.

Prof. Dr. Rubens Manoel dos Santos
Orientador

LAVRAS-MG
2024

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

Madeira, Denise Moura.

Fatores ecológicos da diversidade beta em florestas tropicais. /
Denise Moura Madeira. - 2024.

63 p. : il.

Orientador(a): Rubens Manoel dos Santos.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Lavras, 2024.

Bibliografia.

1. Dinâmica florestal. 2. Ecologia de ecossistemas. 3.
Fitogeografia. I. Santos, Rubens Manoel dos. II. Título.

DENISE MOURA MADEIRA

FATORES ECOLÓGICOS DA DIVERSIDADE BETA EM FLORESTAS TROPICAIS
ENVIRONMENTAL DRIVERS OF BETA DIVERSITY IN TROPICAL FORESTS

Dissertação 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 Mestre.

APROVADA em 21 de fevereiro de 2024.
Prof. Dr. Rubens Manoel dos Santos UFLA
Dra. Gabriela Gomes Pires de Paula ECOTRES
Dr. Felipe de Carvalho Araújo UFLA

Prof. Dr. Rubens Manoel dos Santos
Orientador

LAVRAS-MG
2024

*Ao meu pai Almério que deixou esse plano. Amigo, que com a sua especialidade de voar, outrora de ficar com o pé bem no chão, ou de ter a força para a luta, também me ensinava a prudência, a temperança... e juntos saímos à procura de Paz.
Dedico.*

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras (UFLA), ao Departamento de Ciências Florestais (DCF) e ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal pelo amparo concedido para a realização deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado concedida durante a realização do trabalho.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo amparo concedido para a realização deste trabalho.

Ao professor Rubens, pela orientação, ensinamentos, humanidade e por todas as oportunidades oferecidas durante estes anos todos de trabalho.

Ao colega Vinícius Andrade Maia, pela coorientação, disponibilidade, paciência e risadas.

À Dra. Gabriela Gomes Pires de Paula e ao Dr. Felipe de Carvalho Araújo pelo aceite em contribuir com nosso trabalho.

A todos os companheiros do Laboratório de Fitogeografia e Ecologia Evolutiva (LEAF) do Departamento de Ciências Florestais da UFLA, da Pós-Graduação em Engenharia Florestal e da Pós-Graduação em Botânica Aplicada por todos os ensinamentos e amizade.

Aos meus pais Eneida e Almério, minha irmã Giuliana e cunhado Paulo, ao meu namorado Vinvivenci e a todos meus amigos e familiares pelo apoio constante e incondicional.

Finalmente, a todos que direta ou indiretamente contribuíram para minha formação e para a realização deste trabalho.

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

“Quando as teias de aranha se juntam, elas podem amarrar um leão.”
(Provérbio africano)

RESUMO

Nosso trabalho investigou fragmentos de Florestas Tropicais com o objetivo de avaliar como as características do habitat (solo, clima e fragmentação) influenciam na diversidade beta ao longo do tempo em um gradiente ambiental. Testamos o efeito individual de cada variável sobre a diversidade beta. O método utilizado teve duas partes distintas: (1) testamos o efeito da interação clima-fragmento e o solo (2) e o efeito individual das variáveis de solo, clima e fragmentação na diversidade beta na região sudeste brasileira. Esperamos uma diversidade beta maior em áreas maiores, com forma mais regular, climas mais úmidos e temperaturas mais amenas. Utilizamos dados de comunidades arbóreas e solo coletados em 36 áreas inventariadas com unidades amostrais de 20 x 20 m (400 m²) distribuídas de forma não contígua no estado de Minas Gerais, Brasil. Dentro de cada unidade amostral, todos os indivíduos arbóreos com Diâmetro a Altura do Peito (DAP) maior ou igual a 5 cm foram mensurados e identificados. Os locais abrangeram três tipos de floresta: decíduas, semidecíduas e ombrófilas, localizados nos Domínios Fitogeográficos da Mata Atlântica, Cerrado e Caatinga. A maior distância entre as florestas amostradas é de 900 km (latitude) e 177 km (longitude) com altitudes variando de 450 e 1500 m acima do nível do mar. As variáveis as quais apresentaram relação positiva com a diversidade beta nas comunidades arbóreas foram: índice de forma, temperatura média anual e precipitação anual. Por outro lado, as variáveis edáficas associadas a fertilidade (K, MO) e textura (% de silte) apresentaram uma relação negativa com a diversidade beta. Nossa primeira hipótese não foi corroborada com os resultados encontrados, pois não houve interação entre as variáveis. A segunda hipótese foi corroborada, revelando a importância dos efeitos das características do habitat (forma índice de forma, clima e solo) na diversidade beta em Florestas Tropicais. Com isso, a integração desses dados ajuda a identificar áreas com características que conferem resiliência às alterações climáticas.

Palavras-chave: Dinâmica florestal; Ecologia de ecossistemas; Fitogeografia; Fragmentação.

ABSTRACT

We investigated fragments of Tropical Forests with the aim of assessing how habitat characteristics (soil, climate, and fragmentation) influence beta diversity over time across an environmental gradient. We tested the hypothesis that the effect of fragmentation varies depending on changes in climate and soil. The method used had two distinct parts: (1) we tested the effect of climate-fragment interaction and soil, and (2) the individual effect of soil, climate, and fragmentation variables on beta diversity in the southeastern region of Brazil. We expected higher beta diversity in larger areas with a more regular shape. We utilized data from tree communities and soil collected in 36 inventoried areas with sampling units of 20 x 20 m (400 m²) distributed non-contiguously in the state of Minas Gerais, Brazil. Within each sampling unit, all arboreal individuals with Diameter at Breast Height (DBH) greater than or equal to 5 cm were measured and identified. The sites covered three types of forests: deciduous, semi-deciduous, and rainforests, located in the Phytogeographical Domains of the Atlantic Forest, Cerrado, and Caatinga. The greatest distance between the sampled forests is 900 km (latitude) and 177 km (longitude), with altitudes ranging from 450 to 1500 m above sea level. The variables that showed a positive relationship with beta diversity in tree communities were: shape index, average annual temperature, and annual precipitation. On the other hand, soil variables associated with fertility (K, OM) and texture (% silt) exhibited a negative relationship with beta diversity. Our first hypothesis was not supported by the results, as there was no interaction between the variables. The second hypothesis was supported, revealing the importance of the effects of habitat characteristics (shape, climate, and soil) on beta diversity in Seasonal Tropical Forests. Thus, the integration of these data helps identify areas with characteristics that confer resilience to climate changes.

Keywords: Ecosystem ecology; Forest dynamics; Fragmentation; Phytogeography.

INDICADORS DE IMPACTO

A pesquisa intitulada “Fatores ecológicos da diversidade beta em florestas tropicais” realizada na região Sudeste do Brasil gerou significativos impactos sociais, econômicos e ambientais. Socialmente, as conclusões contribuem para uma melhor compreensão da relação entre as características do habitat e a biodiversidade, auxiliando assim na formulação de políticas de conservação mais eficazes. Além disso, ao envolver as comunidades locais para a coleta de dados, a investigação promoveu a sensibilização e o envolvimento nos esforços de conservação entre a população. Economicamente, a identificação de áreas resilientes às alterações climáticas ajuda a orientar práticas de desenvolvimento sustentável, conduzindo potencialmente a benefícios econômicos a longo prazo através do ecoturismo e dos serviços ecossistêmicos. Culturalmente, a investigação aumenta o apreço pela rica biodiversidade das florestas tropicais, promovendo um sentimento de orgulho e administração entre as comunidades locais. Os impactos vão além do âmbito acadêmico, com colaborações envolvendo partes interessadas fora da UFLA, incluindo agências governamentais, ONGs e comunidades locais. Os territórios impactados incluem o estado de Minas Gerais e regiões vizinhas, onde os resultados da pesquisa informam práticas de gestão e conservação da terra. O trabalho alinha-se com múltiplas áreas temáticas da Política Nacional de Extensão, nomeadamente nos domínios do Ambiente e da Educação. Além disso, a pesquisa contribui para vários Objetivos de Desenvolvimento Sustentável das Nações Unidas, incluindo o Objetivo 15 (Vida na Terra), através do seu foco na conservação da biodiversidade, e o Objetivo 13 (Ação Climática), através da identificação de áreas resilientes às alterações climáticas. No geral, a pesquisa sobre fragmentos de florestas tropicais tem impactos tangíveis e de longo alcance na sociedade, no meio ambiente e nos esforços de desenvolvimento sustentável no Brasil e em outros lugares.

IMPACT INDICATORS

The research entitled “Ecological factors of beta diversity in tropical forests” carried out in the Southeast region of Brazil yielded significant social, economic, and environmental impacts. Socially, the findings contribute to better understanding the relationship between habitat characteristics and biodiversity, thus aiding in the formulation of more effective conservation policies. Additionally, by involving local communities in data collection and

analysis, the research fostered awareness and engagement in conservation efforts among the population. Economically, the identification of areas resilient to climate change helps guide sustainable development practices, potentially leading to long-term economic benefits through ecotourism and ecosystem services. Culturally, the research enhances appreciation for the rich biodiversity of Tropical Forests, fostering a sense of pride and stewardship among local communities. The impacts extend beyond the academic realm, with collaborations involving stakeholders outside UFPA, including governmental agencies, NGOs, and local communities. The territories impacted include the state of Minas Gerais and surrounding regions, where the research findings inform land management and conservation practices. The work aligns with multiple thematic areas of the National Extension Policy, particularly in the domains of Environment and Education. Moreover, the research contributes to several United Nations Sustainable Development Goals, including Goal 15 (Life on Land) through its focus on biodiversity conservation and Goal 13 (Climate Action) by identifying areas resilient to climate change. Overall, the research on Tropical Forest fragments has tangible and far-reaching impacts on society, the environment, and sustainable development efforts in Brazil and beyond.

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE

1	INTRODUÇÃO.....	11
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	12
2.1	Florestas tropicais.....	12
2.2	Solo e clima correlacionados às florestas tropicais.....	14
2.3	Fragmentação em florestas tropicais.....	16
2.4	Diversidade beta em florestas tropicais.....	18
	REFERÊNCIAS.....	23
	SEGUNDA PARTE – ARTIGO 1	
	ARTIGO 1 - FATORES ECOLÓGICOS DA DIVERSIDADE BETA EM FLORESTAS TROPICAIS.....	29
	APÊNDICES.....	55

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO

Mundialmente as florestas tropicais são conhecidas por seu alto nível de riqueza de espécies associado a fatores e contextos ambientais distintos. O tempo e o espaço relacionam-se com as interações mútuas de variáveis físicas e biológicas resultando em seus padrões ecológicos. Embora as florestas tropicais serem reconhecidas como os ecossistemas biologicamente mais diversos da Terra, elas têm sido diminuídas primordialmente em decorrência de atividades humanas nos últimos anos e, tendo como consequência, impactos ecológicos e ambientais significantes.

Nesse cenário de estreitamento, as florestas tropicais passaram por processos de fragmentação e perda de habitat. Tais processos tiveram vastas consequências em sistemas florestais tropicais com repercussões em ecossistemas entre as florestas e no meio ambiente global. Portanto, a perda de habitat pode enfraquecer a resiliência dos ecossistemas florestais e essa noção de perda auxilia a construção do conhecimento acerca das características dos habitats e seus processos ecológicos. Assim, é crucial o conhecimento da habilidade de um ecossistema em absorver mudanças, mantendo o equilíbrio e as condições que permitem o desenvolvimento das espécies.

As espécies arbóreas em florestas tropicais se desenvolvem em condições específicas de solo e clima que contribuem com seus ecossistemas únicos. Essas condições estão relacionadas com a diversidade, produtividade e funcionalidade dessas árvores que, com as mudanças climáticas em curso, teve um aumento da preocupação no entendimento de como essas mudanças remodelariam a distribuição da biodiversidade e o funcionamento do ecossistema. Nos últimos 10 mil anos, a atividade humana nos biomas neotropicais pode ter influenciado na estrutura espacial quanto a mudanças florísticas, que até agora têm sido pouco estudadas.

Os desenhos de estudo em ecologia de comunidades envolvem estudos espaciais, temporais ou variações experimentais, ou a combinação destes. Os estudos através do espaço visam compreender processos que governam a variação espacial na composição da comunidade, chamados de diversidade beta (espacial). A diversidade beta também pode ser estudada ao longo do tempo para elucidar processos temporais. Estudos espaço-temporais visam compreender como a variação espacial muda ao longo do tempo, ou, inversamente, como e por que a variação temporal pode diferir de ponto para ponto em um mapa.

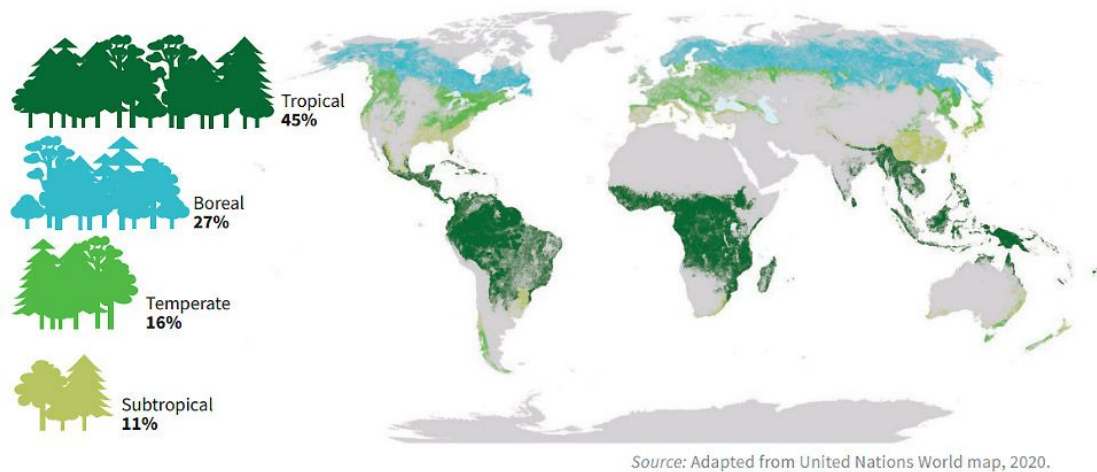
Além das consequências da perda de habitat em florestas tropicais e da necessidade de sua conservação, a construção do conhecimento acerca da variação espacial e temporal na diversidade beta das florestas tropicais se justifica pela sua importância nesse atual cenário de mudanças climáticas. Estas florestas estão evolutivamente associadas a ecossistemas únicos e representam abrigos para a biodiversidade em situações de novas condições ambientais e suas consequências. A ausência de estudos relacionados à existência de regiões onde as mudanças na composição das comunidades têm sido especialmente importantes ao longo do tempo e, se tais regiões existem, saber o que aconteceu com a comunidade motivou esse trabalho. Além disso, se essas mudanças são caracterizadas por ganho ou perda de espécies (ou abundância por espécie) e, por fim, quais foram as espécies que tiveram maiores mudanças e do que resultou essas mudanças. Esse trabalho objetivou comparar a variação na diversidade beta espacial e temporal em comunidades arbóreas de Florestas Tropicais no sudeste brasileiro nos Domínios Fitogeográficos da Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Florestas tropicais

Em uma escala global, o limite das florestas tropicais é determinado pelo clima e em escalas espaciais menores, sua presença e forma é determinada pela topografia local e regional, características edáficas e geológicas (BANIN; PHILLIPS; LEWIS, 2015). Dessa forma, as florestas tropicais ocorrem em uma faixa ao redor do Equador; América Central e do Sul e constituem o Neotrópico e África Leste, Oeste e Central, Madagascar, e Sul e Sudeste da Ásia, Papua Nova Guiné, ilhas da Malásia e Austrália fazem parte da região Paleotrópica (BANIN; PHILLIPS; LEWIS, 2015; GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2002; WOODWARD; LOMAS; KELLY, 2004) (Figura 1) (FAO, 2023).

Figura 1: Proporção e distribuição da cobertura florestal global por domínio climático em 2020.



Fonte: FAO (2020).

Nesse sentido, o território do Brasil abrange a maior parte de áreas remanescentes de florestas tropicais úmidas (primordialmente na Amazônia), florestas tropicais estacionais (incluindo as florestas tropicais estacionais secas, principalmente na Caatinga), as Savanas tropicais (Cerrado do Brasil central) (FIASCHI; PIRANI, 2009; PENNINGTON; LAVIN; OLIVEIRA-FILHO, 2009; PENNINGTON; LEWIS; RATTER, 2006) no mundo. Além disso, compreende os seis maiores domínios fitogeográficos (Amazônico, Floresta Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco) (CASTUERA-OLIVEIRA; OLIVEIRA-FILHO; EISENLOHR, 2020). Pelo fato de o Brasil possuir uma alta diversidade de ambientes naturais, tem presente como consequência, um alto nível de família, gêneros e espécies (são 32,086 espécies de angiospermas das 60,065 espécies registradas pelo mundo) tornando o Brasil possuidor da flora arbórea mais diversificada já conhecida no planeta Terra (BEECH et al., 2017; ZAPPI et al., 2015).

Apesar disso, no Brasil também está presente dois *hotspots* no *sensu* de biodiversidade para conservação, a Floresta Atlântica e o Cerrado (MYERS et al., 2000). Mesmo representando quase a metade das florestas remanescentes no mundo, continua diminuindo enquanto sofre processos de degradação e fragmentação da paisagem (TAUBERT et al., 2018; VANCUTSEM et al., 2021). As florestas tropicais desempenham um papel importante nos serviços ecossistêmicos globais, como o abastecimento de água, a regulação do clima, a conservação da riqueza da biodiversidade e a dinâmica de armazenamento de carbono (SARMENTO; FRANCA, 2018). Diante das atuais mudanças, como o aquecimento global

associado ao aumento da severidade da seca, podem aumentar os eventos de perturbação e a mortalidade das árvores e levar ao desenvolvimento de novos ecossistemas, onde até agora as florestas tropicais eram dominantes (SARMENTO; FRANCA, 2018). Nessa dinâmica, os fatores relacionados ao uso da terra também vêm colocando em risco múltiplos serviços ecossistêmicos providos pelas florestas tropicais (CURTIS et al., 2018; SEYMOUR; HARRIS, 2019; WILSON et al., 2017). Portanto, prever como as espécies e comunidades se comportarão neste cenário é uma prioridade para ações bem-sucedidas de conservação das florestas tropicais.

2.2 Solo e clima correlacionados às florestas tropicais

Geralmente é sugerido que a distribuição da vegetação em grande escala é determinada principalmente por diversos fatores ambientais, particularmente o clima (HOLDRIDGE, 1947; MCDOWELL et al., 2018; MURPHY; BOWMAN, 2012; STEPHENSON, 1990). A exemplo disso, a intensidade de estiagem é um forte determinante para ocorrência e formas de florestas (ZELAZOWSKI et al., 2011). Por consequência disso, as florestas tropicais úmidas, resultaram-se em um dos biomas mais produtivos e diversificados do planeta (CASTUERA-OLIVEIRA; OLIVEIRA-FILHO; EISENLOHR, 2020). Encontram-se dentro de uma faixa que se estende da latitude 10°N até 10°S, nas elevações abaixo de 1000 m, em regiões que recebem chuvas abundantes (aproximadamente >1800 mm anualmente) e bem distribuídas por todo o ano com uma curta, não tão notável, estiagem (BANIN; PHILLIPS; LEWIS, 2015; GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2002).

Nos locais com precipitação média anual menor que 1800 mm e, com o período de estiagem aumentado, ocorrem as florestas tropicais estacionais secas (comumente referenciadas como florestas de monções, florestas sazonalmente secas, florestas decíduas ou semidecíduas) onde existe uma estação seca regular fortemente pronunciada (a precipitação pode cair até < 100 mm) e muitas ou todas as árvores perdem toda ou parcialmente suas folhas neste período estando isso diretamente relacionado a um gradiente de precipitação (MURPH; LUGO, 1986; PENNINGTON ; LEWIS ; RATTER , 2006).

Os solos encontrados nos trópicos, em um contexto global, são definidos por perfis antigos, profundamente intemperizados e pobres em nutrientes em decorrência do clima quente e úmido promovendo lixiviação e erosão (BANIN; PHILLIPS; LEWIS, 2015). Ainda assim, estes solos sustentam a mais alta produtividade de toda vegetação terrestre pelo fato de

as plantas possuem alta capacidade de captar e reter nutrientes, para evitar perdas para as águas subterrâneas e para a atmosfera (mecanismos de captura de nutrientes e retenção incluem tapetes radiculares densos na superfície do solo, simbioses com fungos micorrízicos, algas líquens, crescimento rápido de raízes alimentadoras, translocação de nutrientes antes da abscisão das folhas e vida útil longa das folhas e defesas da planta para evitar a perda por herbivoria (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2002; JORDAN; HERRERA, 1981).

Em particular, na América do Sul, existe um gradiente marcante leste-oeste no solo e na geologia. Essa área sustenta na Amazônia Central e Leste, o escudo pré-cambriano, profundamente desgastado, vermelhos ou amarelados; a erosão da topografia dos Andes, que promove exposição de novas superfícies não-intemperizadas de material de origem, os quais reabastecem os nutrientes do solo (BANIN; PHILLIPS; LEWIS, 2015). Ainda, a geomorfologia brasileira, é caracterizada por planaltos dissecados e planícies baixas com poucas áreas montanhosas com alturas superiores a 2000 m (com exceção da região sudeste, onde destaca-se a fronteira do domínio atlântico com duas grandes faixas constituintes de litologias diversas : Serra do Espinhaço, quartzito; Serra da Mantiqueira, granito, migmatitos e gnaiss; outras áreas esparsas de quartzito, Serra do Ibitipoca), sendo essas cadeias montanhosas altamente relevantes no sentido geoambiental (BENITES et al., 2003).

Nesse contexto, o solo tem sido relevante para explicar padrões ecológicos em florestas tropicais e amplamente reconhecido tanto para pequena ou grande escala e está fortemente relacionado com os domínios biogeográficos e caracterização dos biomas (NEVES et al., 2017; OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 2010). A exemplo disso, nas florestas tropicais estacionais, as quais ocorrem em solos férteis associados a rochas calcárias, de pH moderado a alto, alta concentração de nutrientes e baixos níveis de alumínio (DRYFLOR., 2016; PENNINGTON; LEWIS; RATTER, 2006), o solo pode agir como agente mediador entre efeitos das condições ambientais e a disponibilidade de recursos (MAIA; DE SOUZA; DOS SANTOS, 2019; PAULA et al., 2018). Outro exemplo se dá com as florestas localizadas em solos altimontanos (rasos, arenosos, oligotróficos, altas quantidades de acidez trocável, horizontes húmicos com baixa decomposição de matéria orgânica no solo) (BENITES et al., 2003, 2001). Esses solos, onde os parâmetros físicos e químicos podem ser responsáveis pela distribuição das espécies arbóreas, mesmo com pouca espessura, pois exercem um importante fator de controle da vegetação (BENITES et al., 2001; COELHO et al., 2016b).

Assim, a influência dos fatores abióticos em padrões ecológicos é diretamente condicionada pela escala espacial, com características climáticas como precipitação, temperatura e estacionalidade sendo principalmente influentes em escalas amplas, enquanto

atributos edáficos são mais relevantes em escala menor e, se destacam como filtros ou promotores de estabelecimento (GIANASI et al., 2021; LASKY et al., 2013a; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010; PAINE et al., 2011).

2.3 Fragmentação em florestas tropicais

A relação entre biodiversidade, ambiente local e padrões da paisagem têm ocupado biólogos e ecólogos do campo da biogeografia, ecologia de paisagem e planejamento em conservação (HANSKI, 1994; LOSOS; RICKLEFS, 2010). Atualmente, essa relação se encontra na biogeografia e ecologia da paisagem, envolvendo inúmeros estudos entre essas disciplinas os quais identificaram associações entre biodiversidade e área do habitat (LINDGREN; COUSINS, 2017), forma (AGGEMYR; COUSINS, 2012), qualidade (DE SANCTIS et al., 2010) e isolamento (LINDGREN; COUSINS, 2017; MACARTHUR; WILSON, 1967), assim como quantidade de habitat (FAHRIG, 2013), configuração e conectividade entre uma paisagem (HADDAD et al., 2017) e propriedades históricas do habitat em foco ou paisagem (HELM; HANSKI; PÄRTEL, 2006). Notadamente, através desses exemplos, o ambiente físico pode moldar a diversidade de formas diferentes (PATIÑO et al., 2017). Assim como a riqueza e composição de espécies podem diferir significativamente em suas respostas ao local, a paisagem e variáveis biogeográficas (AGGEMYR et al., 2018).

As recentes mudanças globais e as transformações no uso da terra remodelaram drasticamente as paisagens naturais e seminaturais, dividindo habitats intactos em tamanhos menores, descontinuados e isolados conhecidos como “fragmentos” (FORMAN; GODRON, 1986). Com isso, muitos estudos vêm buscando compreender os efeitos da fragmentação nos sistemas florestais como perda de habitat, isolamento dos remanescentes e redução do tamanho do fragmento, aumento do efeito de borda e alteração das paisagens (LAURANCE et al., 2007; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2013). Esses efeitos podem provocar barreiras no fluxo gênico e movimentação de espécies, alteração nos padrões de diversidade beta (ex. perda de espécies ao invés de substituição), redução da riqueza de espécies, redução do estoque de carbono, aumento de lianas, alteração da composição florística, aumento de invasão biológica, entre outros fatores ecológicos (SOUZA et al., 2014; MAGNAGO et al., 2014, 2015, 2017; COLLINS et al., 2017; MATOS et al., 2020; MAIA et al., 2021; ARAÚJO et al., 2022).

Além disso, fortes filtros ambientais podem alterar os efeitos de borda-interior do fragmento (ASEFA et al., 2017; WRIGHT et al., 2010). Assim como moldar consistentemente as espécies no espaço entre florestas diversas (GIANASI et al., 2021; LASKY et al., 2013b; MCGILL et al., 2006). Nesse sentido, existe conexão entre espécies arbóreas e parâmetros ambientais, bem como o impacto de características do habitat nessas espécies, podendo ser a heterogeneidade do habitat promotor do estabelecimento das espécies (COELHO et al., 2018). Portanto, a fragmentação à nível de paisagem e a característica dos fragmentos (índice de forma, tamanho) podem exercer papel importante nas funções ecossistêmicas das florestas tropicais, afetando o estabelecimento e persistência das espécies (ZAMBRANO et al., 2019), além da história evolutiva desses fragmentos (MATOS et al., 2017). Assim como o efeito negativo da irregularidade da forma e isolamento do fragmento na diversidade taxonômica em comunidade de plantas: o quanto maior é a irregularidade do formato e grau de isolamento, maior é o empobrecimento da riqueza de espécies (ARELLANO-RIVAS; DE-NOVA; MUNGUÍA-ROSAS, 2016).

Entre os fragmentos, a qualidade da matriz é essencial para a dispersão e pode cooperar com a redução da diversidade conforme se diminui o tamanho da área e aumento do isolamento dos fragmentos (MELO et al., 2013a). Além disso, a composição florística pode sofrer o processo de diferenciação alterando padrões de diversidade beta ao longo de paisagens fragmentadas; (ARAÚJO et al., 2022; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2013; LAURANCE et al., 2007). Com isso, os novos padrões espaciais resultantes podem facilitar a ação de um número maior de processos ameaçadores à biodiversidade (FAHRIG, 2003), tais como o declínio e a extinção de espécies de “interior” (CARRANZA; FRATE; PAURA, 2012; OCHOA-GAONA et al., 2004) ou de colonização de espécies indesejadas de matrizes adjacentes (BATTISTI et al., 2009; CARRANZA et al., 2010; MALAVASI et al., 2014).

Além disso, fragmentos em uma mesma paisagem tenderão a homogeneizar com o tempo, resultando em uma convergência de composição florística (LAURANCE et al., 2007b). Essa homogeneização e simplificação biótica ocorre devido a perda de habitat e cobertura do solo e consequente perda de características das espécies (SMART et al., 2006; TABARELLI; PERES; MELO, 2012a). Contudo, fragmentos entre paisagens diferentes divergirão em composição (LAURANCE et al., 2007b; MACHADO et al., 2016). Paisagens homogêneas ao longo do tempo e distância geográfica, com diferentes empobrecimentos de grupos de espécies, passam pelo processo de diferenciação (LAURANCE et al., 2007b; MACHADO et al., 2016). Fragmentação afeta processos ecológicos ligados a importantes histórias de vida características como dispersão de sementes, recrutamento de mudas,

crescimento e sobrevivência (LAURANCE et al., 2007b). Assim, a falta de conectividade entre manchas isoladas promove diferentes trajetórias de sucessões e alta diversidade beta por regeneração em diferentes distúrbios pós-fragmentação, regime de distúrbios e distância entre fragmentos (CHAZDON R.L, 2008a; LAURANCE et al., 2007b).

2.4 Diversidade beta em florestas tropicais

Uma das propriedades mais importantes da diversidade é sua organização através do espaço (WHITTAKER, 1960, 1972). Esse fenômeno hoje bem conhecido para ecologistas de comunidades descritas como alfa, beta e gama, como níveis de diversidade das comunidades naturais. Alpha é diversidade local, beta é diferenciação espacial e gama é diversidade regional (WHITTAKER, 1960, 1972). Conceitualmente, a diversidade beta avalia a diferença na composição de espécies entre comunidades locais em uma região ou entre unidades de estudos (FELFILI; FELFILI, 2001; MAGURRAN, 2021; PÉREZ-GARCÍA E.A.; MEAVE J.A.; GALLARDO-CRUZ J.A, 2005; WHITTAKER, 1960) e não apenas indica a estrutura espacial das distribuições de espécies locais, mas também lança luz sobre os mecanismos que sustentam esses padrões (ANDERSON et al., 2011; SOCOLAR et al., 2016a).

A diversidade beta é considerada importante para testar hipóteses sobre processos que geram e mantêm a biodiversidade nos ecossistemas (LEGENDRE; DE CÁCERES, 2013). Assim como, compreender os efeitos relativos aos gradientes ambientais e espaços geográficos, na diversidade beta pode testar hipóteses ecológicas baseadas em nicho ou limite de dispersão (FITZPATRICK et al., 2013; KÖNIG; WEIGELT; KREFT, 2017). Além disso, documentar a diversidade beta ao longo do tempo pode ilustrar o papel dos processos históricos ou impactos antrópicos mais recentes na estruturação dos padrões de diversidade atuais (CAPINHA et al., 2015; XING; GANDOLFO; LINDER, 2015) sendo a dinâmica de comunidade uma ferramenta de extrema importância para elucidar as causas de inúmeros padrões e processos em comunidades arbóreas e compreender os eventos como mortalidade, recrutamento e sucessão ecológica (PEREIRA; OLIVEIRA-FILHO; LEMOS-FILHO, 2006; PHILLIPS, 1996; SAITER et al., 2011).

Assim, a diversidade beta sendo um conceito central sobre o que controla diversidade em ecologia de comunidades, a substituição de espécies pode refletir processos determinísticos como a adaptação das espécies a diferentes climas ou substratos, ou podendo resultar de limites de dispersão junto a especiação, respostas às mudanças climáticas,

históricos evolutivos, heterogeneidade ambiental, interações de espécies ou efeitos históricos (CAVENDER-BARES et al., 2016; CHASE, 2014; CONDIT et al., 2002a). E esses processos ocorrem simultaneamente e podem interagir no decorrer da história, dificultando um entendimento mais detalhado de seus efeitos individuais na distribuição de espécies (SANTOS et al., 2021). Por isso esse conhecimento é crucial para o entendimento e predição de padrões de distribuição de espécies em decorrência das mudanças globais. Além disso, a importância relativa de diferentes processos de distribuição de espécies pode mudar entre regiões biogeográficas, tanto por causa de históricos evolutivos diferentes ou condições ecológicas diferentes (CHASE, 2010; DE CÁCERES et al., 2012; KRAFT et al., 2011; MYERS et al., 2013, 2015; QIAN et al., 2013).

A grande maioria dos estudos realizados em florestas tropicais sugerem que os padrões de diversidade beta espacial são principalmente impulsionados por variáveis climáticas (FRANKLIN et al., 2018; SWENSON; ANGLADA-CORDERO; BARONE, 2011; TUOMISTO; RUOKOLAINEN; YLI-HALLA, 2003). A rápida mudança climática já está causando drásticas mudanças nas condições eco-climáticas, ameaçando a diversidade de espécies globalmente (URBAN, 2015). Embora a substituição de espécies seja geralmente organizada ao longo de gradientes climáticos, poucos estudos têm questionado como a mudança climática afeta a diversidade beta (GUERIN; BIFFIN; LOWE, 2013). Os efeitos a longo prazo das mudanças climáticas na substituição de espécies ainda permanecem desconhecidos (SOCOLAR et al., 2016b) devido as espécies se diferenciarem amplamente na sua capacidade de acompanhar as mudanças nos envelopes climáticos, dependendo em parte da sua capacidade de dispersão (PEARSON, 2006). Isso sugere que as comunidades futuras podem ser dominadas por táxons mais dispersivos (SOCOLAR et al., 2016b). Além disso, os declínios previstos por especialistas provocados pelo clima (URBAN, 2015), pode resultar num aumento da homogeneização de comunidades com as mudanças climáticas em curso, tanto em paisagens naturais como antropogênicas (SOCOLAR et al., 2016b).

Assim como as variáveis climáticas, a heterogeneidade do solo e condições do habitat também são responsáveis pela estrutura de uma comunidade arbórea, pela abundância e padrões de crescimento em um nível regional e de comunidades (KRISHNADAS; KUMAR; COMITA, 2016; SIEFERT et al., 2012; VLEMINCKX et al., 2015). Nessas escalas pequenas, a variação da textura e fertilidade do solo pode ser bastante pronunciada para agir como um filtro, influenciando na composição, distribuição, substituição de espécies e variações temporais em demografia (FIGUEIREDO et al., 2018; MARTINS et al., 2015; MEDVIGY et al., 2019; PEÑA-CLAROS et al., 2012; QUESADA et al., 2012; RUSSO et al., 2008). Ainda

é pouco conhecido se a variabilidade em solos pode afetar a diversidade beta e processos estruturais das comunidades ao longo do tempo. Portanto, as comunidades arbóreas são dinâmicas e mudanças ocorrem no decorrer do tempo em níveis populacionais e individuais (FELFILI, 1995). Essas mudanças podem ser climáticas, edáficas, fatores biogeoquímicos, os quais podem influenciar a colonização das dinâmicas vegetacionais e ambientais afetando o sucesso de diferentes estratégias de vida (PHILLIPS et al., 2004).

Atualmente, a variação beta temporal pode ser resultado de mudanças graduais ou abruptas em condições ambientais, incluindo alterações antropogênicas como o aquecimento global (LEGENDRE; CONDIT, 2019). Nesse sentido, quando os impactos humanos são irregulares no espaço, é provável que a diversidade beta aumente na escala de paisagem (GUTIÉRREZ-CÁNOVAS et al., 2013; KESSLER et al., 2009). Contudo, as atividades humanas geralmente geram novas paisagens com mudanças imprevisíveis para a diversidade beta, como por exemplo pastagens intensivas e agricultura mecanizada geralmente erodem a diversidade beta comparado com habitats naturais, porque as condições espacialmente uniformes dentro de terras agrícolas intensivas são toleráveis apenas para um pequeno subconjunto de espécies nativas abundantes (CLOUGH et al., 2007; SOLAR et al., 2015; VELLEND et al., 2007). Além disso, comunidades de plantas regenerantes em sub-bosques em terras de agricultura abandonada tendem a ter diversidade beta reduzida pelo fato de serem dominadas por espécies adaptadas à dispersão em comparação com espécies antigas controle (VELLEND et al., 2007).

Devido a essas mudanças no uso do solo aceleradas e extensivas no mundo todo, alguns estudos têm sido desenvolvidos com o intuito de elucidar os efeitos antropogênicos em relação a florestas fragmentadas pelo fato de se tornarem remanescentes isolados entre as paisagens, substituindo trilhas contínuas de floresta na maioria das regiões (FAO, 2022). Um aumento na fração da biodiversidade global está vivendo em fragmentos florestais envoltos de matrizes dominadas por terras agricultáveis ameaçando alterar a estrutura da composição e estrutura das comunidades remanescentes (ARAÚJO et al., 2022b; GARDNER et al., 2009; GIBSON et al., 2011; PERFECTO; VANDERMEER, 2008). Um número de espécies nativas adaptadas a distúrbios, por exemplo, espécies de vida curta e longa que exigem luz, podem prosperar em florestas com efeitos de bordas pronunciados devido a extirpação de plantas locais que, em pequenos fragmentos e ao longo de bordas, encontram desafios em condições bióticas e abióticas que restringem processos ecológicos chave, tais como dispersão de sementes, recrutamento de mudas, crescimento e sobrevivência (LAURANCE et al., 2002, 2006; SANTOS et al., 2012a). Com isso, muitos estudos indicam que nestas paisagens

modificadas por humanos, a diversidade beta entre os fragmentos florestais poderá declinar resultando em aumentos nos níveis de homogeneização florística em uma escala de fragmentos, podendo limitar o número de espécies que as paisagens e regiões podem acumular (FLOHRE et al., 2011; MELO et al., 2013b; TABARELLI; PERES; MELO, 2012b).

Portanto avaliar as mudanças temporais na composição e estrutura de uma comunidade, possibilita revelar os processos ecológicos que afetam os padrões vegetacionais (CHAZDON et al., 2007). Ademais, a diversidade beta tem sido utilizada em estudos de análise de perda de biodiversidade (OLDEN; ROONEY, 2006), significando que, investigar a diversidade beta pode enaltecer regiões as quais são ambientalmente e biologicamente distintas (JIMÉNEZ-ALFARO et al., 2018; ZAMBORLINI SAITER et al., 2016) para então fornecer uma estrutura espacial para identificar áreas de conservação de alta prioridade (OLDEN; ROONEY, 2006; WIERSMA; URBAN, 2005).

REFERÊNCIAS

- AGGEMYR, E. et al. Species richness and composition differ in response to landscape and biogeography. **Landscape Ecology**, v. 33, n. 12, p. 2273–2284, 20 dez. 2018.
- AGGEMYR, E.; COUSINS, S. A. O. Landscape structure and land use history influence changes in island plant composition after 100 years. **Journal of Biogeography**, v. 39, n. 9, p. 1645–1656, 19 set. 2012.
- ANDERSON, M. J. et al. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**, v. 14, n. 1, p. 19–28, jan. 2011.
- BANDA-R, K. et al. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. **Science**, v. 353, n. 6306, p. 1383–1387, 23 set. 2016.
- BANIN, L. F.; PHILLIPS, O. L.; LEWIS, S. L. Tropical Forests. Em: PEH, K. S.-H.; CORLETT, R. T.; BERGERON, Y. (Eds.). **Routledge Handbook of Forest Ecology**. 1st Edition ed. London: Routledge, 2015. p. 56–75.
- BATES, D. et al. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using **lme4**. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, 2015.
- BATTISTI, C. et al. Should fragment area reduction be considered a stress for forest bird assemblages? Evidence from diversity/dominance diagrams. **Community Ecology**, v. 10, n. 2, p. 189–195, 2009.
- BEECH, E. et al. GlobalTreeSearch: The first complete global database of tree species and country distributions. **Journal of Sustainable Forestry**, v. 36, n. 5, p. 454–489, 4 jul. 2017.
- BENITES, V. DE M. et al. Solos e vegetação nos Complexos Rupestres de Altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. **Floresta e Ambiente**, v. 10, n. 1, p. 76–85, 2003.
- BENITES, V. M. et al. Caracterização da matéria orgânica e micromorfologia de solos sob Campos de Altitude no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro. **Rev. Brasileira Ciência Solo**, v. 25, p. 661–674, 2001.
- CAPINHA, C. et al. The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. **Science**, v. 348, n. 6240, p. 1248–1251, 12 jun. 2015.
- CARRANZA, M. L. et al. Landscape-scale patterns of alien plant species on coastal dunes: the case of iceplant in central Italy. **Applied Vegetation Science**, v. 13, n. 2, p. 135–145, 22 abr. 2010.

- CARRANZA, M. L.; FRATE, L.; PAURA, B. Structure, ecology and plant richness patterns in fragmented beech forests. **Plant Ecology & Diversity**, v. 5, n. 4, p. 541–551, dez. 2012.
- CASTUERA-OLIVEIRA, L.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. DE; EISENLOHR, P. V. Emerging hotspots of tree richness in Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 34, n. 1, p. 117–134, mar. 2020.
- CLOUGH, Y. et al. Alpha and beta diversity of arthropods and plants in organically and conventionally managed wheat fields. **Journal of Applied Ecology**, v. 44, n. 4, p. 804–812, 13 ago. 2007.
- COELHO, M. S. et al. Archipelago of montane forests surrounded by rupestrian grasslands: new insights and perspectives. Em: FERNANDES, G. W. (Ed.). **Ecology and Conservation of mountain-top grasslands in Brazil**. New York: Springer, 2016. p. 129–153.
- CURTIS, P. G. et al. Classifying drivers of global forest loss. **Science**, v. 361, n. 6407, p. 1108–1111, 14 set. 2018.
- FAHRIG, L. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, n. 1, p. 487–515, nov. 2003.
- FAHRIG, L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 9, p. 1649–1663, 24 set. 2013.
- FELFILI, J. M. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985–1991). **Journal of Tropical Ecology**, v. 11, n. 1, p. 67–83, 10 fev. 1995.
- FELFILI, M. C.; FELFILI, J. M. Diversidade alfa e beta no cerrado sensu strictu da Chapada Pratinha, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 15, n. 2, p. 243–254, ago. 2001.
- FIASCHI, P.; PIRANI, J. R. Review of plant biogeographic studies in Brazil. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 47, n. 5, p. 477–496, set. 2009.
- 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**, v. 45, n. 1, p. 190–200, 10 jan. 2018.
- FITZPATRICK, M. C. et al. Environmental and historical imprints on beta diversity: insights from variation in rates of species turnover along gradients. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1768, p. 20131201, 7 out. 2013.
- FLOHRE, A. et al. Agricultural intensification and biodiversity partitioning in European landscapes comparing plants, carabids, and birds. **Ecological Applications**, v. 21, n. 5, p. 1772–1781, jul. 2011.
- GUERIN, G. R.; BIFFIN, E.; LOWE, A. J. Spatial modelling of species turnover identifies climate ecotones, climate change tipping points and vulnerable taxonomic groups. **Ecography**, v. 36, n. 10, p. 1086–1096, 30 out. 2013.
- GUREVITCH, J.; SCHEINER, S. M.; FOX, G. A. **The ecology of plants**. Second ed. Sunderland, UK: Sianuer Associates, 2002.

- GUTIÉRREZ-CÁNOVAS, C. et al. Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 7, p. 796–805, 17 jul. 2013.
- HADDAD, N. M. et al. Experimental evidence does not support the Habitat Amount Hypothesis. **Ecography**, v. 40, n. 1, p. 48–55, 30 jan. 2017.
- HANSKI, I. A Practical Model of Metapopulation Dynamics. **The Journal of Animal Ecology**, v. 63, n. 1, p. 151, jan. 1994.
- HELM, A.; HANSKI, I.; PÄRTEL, M. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. **Ecology Letters**, v. 9, n. 1, p. 72–77, 9 jan. 2006.
- JORDAN, C. F.; HERRERA, R. Tropical Rain Forests: Are Nutrients Really Critical? **The American Naturalist**, v. 117, n. 2, p. 167–180, 1981.
- KESSLER, M. et al. Alpha and beta diversity of plants and animals along a tropical land-use gradient. **Ecological Applications**, v. 19, n. 8, p. 2142–2156, dez. 2009.
- KÖNIG, C.; WEIGELT, P.; KREFT, H. Dissecting global turnover in vascular plants. **Global Ecology and Biogeography**, v. 26, n. 2, p. 228–242, 13 fev. 2017.
- KRISHNADAS, M.; KUMAR, A.; COMITA, L. S. Environmental gradients structure tropical tree assemblages at the regional scale. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 6, p. 1117–1128, 16 nov. 2016.
- LAURANCE, W. F. et al. Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. **Conservation Biology**, v. 16, n. 3, p. 605–618, 28 jun. 2002.
- LAURANCE, W. F. et al. RAIN FOREST FRAGMENTATION AND THE PROLIFERATION OF SUCCESSIONAL TREES. **Ecology**, v. 87, n. 2, p. 469–482, fev. 2006.
- LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, v. 91, n. 2, p. 386–398, fev. 2010.
- LEGENDRE, P.; CONDIT, R. Spatial and temporal analysis of beta diversity in the Barro Colorado Island forest dynamics plot, Panama. **Forest Ecosystems**, v. 6, n. 1, p. 7, 18 dez. 2019.
- LEGENDRE, P.; DE CÁCERES, M. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. **Ecology Letters**, v. 16, n. 8, p. 951–963, ago. 2013.
- LI, X.; HU, W.; YU, Z. Importance of Soil Organic Matter and the Species Pool for Local Species Richness in Montane Ecosystems. **Sustainability**, v. 13, n. 19, p. 10634, 24 set. 2021.
- LINDGREN, J. P.; COUSINS, S. A. O. Island biogeography theory outweighs habitat amount hypothesis in predicting plant species richness in small grassland remnants. **Landscape Ecology**, v. 32, n. 9, p. 1895–1906, 17 set. 2017.
- LOSOS, J. B.; RICKLEFS, R. E. **The Theory of Island Biogeography Revisited**. [s.l.] Princeton University Press, 2010.

- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography.** Princeton: Princeton University Press, 1967.
- MAGURRAN, A. E. Measuring biological diversity. **Current Biology**, v. 31, n. 19, p. R1174–R1177, out. 2021.
- MAIA, V. A.; DE SOUZA, C. R.; DOS SANTOS, R. M. Species tolerance degree to soil conditions shaping plant communities. **Folia Geobotanica**, v. 54, n. 3–4, p. 199–210, 1 dez. 2019.
- MALAVASI, M. et al. Landscape fragmentation, land-use legacy and propagule pressure promote plant invasion on coastal dunes: a patch-based approach. **Landscape Ecology**, v. 29, n. 9, p. 1541–1550, 6 nov. 2014.
- MARTINS, K. G. et al. Effects of soil conditions on the diversity of tropical forests across a successional gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 349, p. 4–11, ago. 2015.
- MATOS, F. A. R. et al. Effects of landscape configuration and composition on phylogenetic diversity of trees in a highly fragmented tropical forest. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 1, p. 265–276, jan. 2017.
- MEDVIGY, D. et al. Observed variation in soil properties can drive large variation in modelled forest functioning and composition during tropical forest secondary succession. **New Phytologist**, v. 223, n. 4, p. 1820–1833, 9 set. 2019.
- MELO, F. P. L. et al. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 8, p. 462–468, ago. 2013a.
- MELO, F. P. L. et al. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 8, p. 462–468, ago. 2013b.
- MURPH, Y P. G.; LUGO, A. E. Ecology of tropical dry forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, n. 17, p. 67–88, 1986.
- MURPHY, B. P.; BOWMAN, D. M. J. S. What controls the distribution of tropical forest and savanna? **Ecology Letters**, v. 15, n. 7, p. 748–758, jul. 2012.
- 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**, v. 23, n. 8, p. 898–909, ago. 2017.
- OCHOA-GAONA, S. et al. Effect of forest fragmentation on the woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, n. 5, p. 867–884, maio 2004.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 52, n. 2, p. 141–194, 26 abr. 2010.
- PAINE, C. E. T. et al. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. **Oikos**, v. 120, n. 5, p. 720–727, maio 2011.
- PATIÑO, J. et al. A roadmap for island biology: 50 fundamental questions after 50 years of *The Theory of Island Biogeography*. **Journal of Biogeography**, v. 44, n. 5, p. 963–983, 20 maio 2017.

- PEARSON, R. Climate change and the migration capacity of species. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 3, p. 111–113, mar. 2006.
- PEÑA-CLAROS, M. et al. Soil Effects on Forest Structure and Diversity in a Moist and a Dry Tropical Forest. **Biotropica**, v. 44, n. 3, p. 276–283, 26 maio 2012.
- PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, n. 1, p. 437–457, 1 dez. 2009.
- PENNINGTON R. T; LEWIS G. P; RATTER J. A. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. Em: PENNINGTON, R. T.; RATTER, J. A. (Eds.). **Neotropical savannas and seasonally dry forests plant diversity, diogeography, and conservation**. Boca Raton: Taylor & Francis, 2006. p. 1–29.
- PEREIRA, J. A. A.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; LEMOS-FILHO, J. P. Environmental heterogeneity and disturbance by humans control much of the tree species diversity of Atlantic montane forest fragments in SE Brazil. Em: [s.l: s.n.]. p. 187–210.
- PÉREZ-GARCÍA E.A.; MEAVE J.A.; GALLARDO-CRUZ J.A. Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. Em: HALFFTER G et al. (Eds.). **Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México**. . Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, 2005. p. 123–142.
- PHILLIPS, O. L. Long-term environmental change in tropical forests: increasing tree turnover. **Environmental Conservation**, v. 23, n. 3, p. 235–248, 15 set. 1996.
- PHILLIPS, O. L. et al. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 381–407, 29 mar. 2004.
- QIAN, H. et al. Drivers of β -diversity along latitudinal gradients revisited. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 6, p. 659–670, jun. 2013.
- QUESADA, C. A. et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, v. 9, n. 6, p. 2203–2246, 22 jun. 2012.
- RUSSO, S. E. et al. Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 1, p. 192–203, 12 jan. 2008.
- SAITER, F. Z. et al. Tree changes in a mature rainforest with high diversity and endemism on the Brazilian coast. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 9, p. 1921–1949, 18 ago. 2011.
- SEYMOUR, F.; HARRIS, N. L. Reducing tropical deforestation. **Science**, v. 365, n. 6455, p. 756–757, 23 ago. 2019.
- SIEFERT, A. et al. Scale dependence of vegetation–environment relationships: a meta-analysis of multivariate data. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 5, p. 942–951, 29 out. 2012.

- SMART, S. M. et al. Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 273, n. 1601, p. 2659–2665, 22 out. 2006.
- STEPHENSON, N. L. , Climatic control of vegetation distribution: The role of the water-balance. **Am. Nat.**, n. 135, p. 649–670, 1990.
- VELLEND, M. et al. Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 3, p. 565–573, 15 maio 2007.
- VLEMINCKX, J. et al. Impact of fine-scale edaphic heterogeneity on tree species assembly in a central African rainforest. **Journal of Vegetation Science**, v. 26, n. 1, p. 134–144, 4 jan. 2015.
- WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, n. 3, p. 279–338, jul. 1960.
- WHITTAKER, R. H. EVOLUTION AND MEASUREMENT OF SPECIES DIVERSITY. **TAXON**, v. 21, n. 2–3, p. 213–251, 26 maio 1972.
- WILSON, S. J. et al. Forest ecosystem-service transitions: the ecological dimensions of the forest transition. **Ecology and Society**, v. 22, n. 4, p. art38, 2017.
- WOODWARD, F. I.; LOMAS, M. R.; KELLY, C. K. Global climate and the distribution of plant biomes. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1450, p. 1465–1476, 29 out. 2004.
- WRIGHT, S. J. et al. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. **Ecology**, v. 91, n. 12, p. 3664–3674, dez. 2010.
- XING, Y.; GANDOLFO, M. A.; LINDER, H. P. The <scp>C</scp> enozoic biogeographical evolution of woody angiosperms inferred from fossil distributions. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 11, p. 1290–1301, 23 nov. 2015.
- ZAPPI, D. C. et al. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, v. 66, n. 4, p. 1085–1113, 2015.
- ZELAZOWSKI, P. et al. Changes in the potential distribution of humid tropical forests on a warmer planet. **Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, v. 369, n. 1934, p. 137–160, 13 jan. 2011.

SEGUNDA PARTE

SEGUNDA PARTE – ARTIGO 1

FATORES ECOLÓGICOS DA DIVERSIDADE BETA EM FLORESTAS TROPICAIS

Artigo a ser submetido à revista *Plant Ecology*

Resumo

Nossa pesquisa abordou fragmentos de Florestas Tropicais, visando avaliar a influência das características do habitat (solo, clima e fragmentação) na diversidade beta ao longo do tempo em um gradiente ambiental. Investigamos individualmente o efeito de cada variável na diversidade beta. O método utilizado foi dividido em duas partes distintas: (1) avaliação do impacto da interação entre clima-fragmento e solo e (2) análise individual dos efeitos das variáveis de solo, clima e fragmentação na diversidade beta na região sudeste brasileira. Coletamos dados de comunidades arbóreas e solo em 36 áreas inventariadas, utilizando unidades amostrais de 20 x 20 m (400 m²) distribuídas de maneira não contígua no estado de Minas Gerais, Brasil. Em cada unidade amostral, mensuramos e identificamos todos os indivíduos arbóreos com Diâmetro a Altura do Peito (DAP) igual ou superior a 5 cm. Os locais abrangeram três tipos de floresta: decíduas, semidecíduas e ombrófilas, situadas nos Domínios Fitogeográficos da Mata Atlântica, Cerrado e Caatinga. As variáveis exibiram uma correlação positiva com a diversidade beta nas comunidades arbóreas, destacando-se o índice de forma, a temperatura média anual e a precipitação anual. Por outro lado, as variáveis edáficas relacionadas à fertilidade (K, MO) e à textura (% de silte) mostraram uma correlação negativa com a diversidade beta. Nossa primeira hipótese não encontrou respaldo nos resultados, pois não observamos interação significativa entre as variáveis. A segunda hipótese, entretanto, foi confirmada, ressaltando a importância dos efeitos das características do habitat (como o índice de forma, clima e solo) na diversidade beta das Florestas Tropicais.

Dessa forma, a integração desses dados contribui para identificar áreas com características que conferem resiliência às mudanças climáticas.

Palavras-chave: Dinâmica florestal. Fragmentação. Fatores ambientais. Fitogeografia. Ecologia da ecossistemas.

ABSTRACT

We explored fragments of Seasonal Tropical Forests to evaluate how habitat characteristics (soil, climate, and fragmentation) influence beta diversity over time along an environmental gradient. Our hypothesis posited that the impact of fragmentation varies based on shifts in climate and soil. The methodology employed comprised two distinct components: (1) examining the impact of climate-fragment interaction and soil, and (2) assessing the individual effects of soil, climate, and fragmentation variables on beta diversity in the southeastern region of Brazil. Anticipating greater beta diversity in larger areas with a more regular shape, we gathered data from tree communities and soil across 36 inventoried areas with sampling units of 20 x 20 m (400 m²) distributed non-contiguously in Minas Gerais, Brazil. Within each sampling unit, all arboreal individuals with a Diameter at Breast Height (DBH) equal to or exceeding 5 cm were measured and identified. The sites encompassed three forest types: deciduous, semi-deciduous, and rainforests, situated in the Phytogeographical Domains of the Atlantic Forest, Cerrado, and Caatinga. The furthest distance between sampled forests is 900 km (latitude) and 177 km (longitude), with altitudes ranging from 450 to 1500 m above sea level. Variables exhibiting a positive correlation with beta diversity in tree communities included the shape index, average annual temperature, and annual precipitation. Conversely, soil variables associated with fertility (K, OM) and texture (% silt) demonstrated a negative correlation with beta diversity. While our first hypothesis lacked support due to the absence of significant interactions between variables, the second hypothesis found confirmation, emphasizing the significance of habitat characteristics (shape, climate, and soil) in shaping beta diversity in Seasonal Tropical Forests. Consequently, integrating this data aids in identifying areas resilient to climate changes.

Keywords: Forest dynamics. Fragmentation. Environmental factors. Phytogeography. Ecosystem ecology.

Introdução

Globalmente, as florestas tropicais são conhecidas pela sua notável biodiversidade, caracterizada por uma gama diversificada de espécies que prosperam em condições e contextos ambientais únicos. Embora represente quase metade das florestas remanescentes no mundo, as florestas tropicais continuam a diminuir enquanto passam por processos de manipulação e fragmentação da paisagem (TAUBERT et al., 2018; VANCUTSEM et al., 2021). Apesar disso, desempenham um papel importante nos serviços ecossistêmicos globais, como abastecimento de água, regulação climática, conservação da riqueza da biodiversidade e dinâmica de armazenamento de carbono (SARMENTO; FRANCA, 2018). Dadas as mudanças atuais, como o aquecimento global associado ao aumento da severidade da seca, os eventos de perturbação e a mortalidade de árvores podem aumentar e levar ao desenvolvimento de novos ecossistemas, onde até agora as florestas tropicais eram dominantes (SARMENTO; FRANCA, 2018). Portanto, prever como as espécies e comunidades se comportarão neste cenário é uma prioridade para ações de conservação bem-sucedidas em florestas tropicais.

Ultimamente, mudanças climáticas globais e mudanças no uso da terra alteraram profundamente a configuração das paisagens naturais e seminaturais, fragmentando habitats anteriormente indivisos em ambientes menores, desarticulados e isolados (FORMAN; GODRON, 1986; FOURCADE et al., 2021; HE et al., 2019; OPDAM; WASCHER, 2004). Essa transformação motivou numerosos estudos que visam compreender as ramificações da fragmentação nos sistemas florestais, abrangendo perda de habitat, isolamento de remanescentes, diminuição do tamanho dos fragmentos, amplificação dos efeitos de borda e modificações na estrutura da paisagem (LAURANCE et al., 2007; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2013). Essas consequências têm o potencial de obstruir a troca genética e a movimentação das espécies, provocar alterações nos padrões de diversidade beta (como a perda de espécies em vez de substituição), diminuir a riqueza de espécies, reduzir os estoques de carbono, favorecer o aumento de lianas, modificar a composição florística, intensificar a invasão biológica e influenciar uma série de fatores ecológicos (SOUZA et al., 2014; MAGNAGO et al., 2014, 2015, 2017; COLLINS et al., 2017; MATOS et al., 2020; MAIA et al., 2021; ARAÚJO et al., 2022). Além disso, a presença de fortes filtros ambientais tem o potencial de alterar as repercussões da dinâmica borda-interior em fragmentos (ASEFA et al.,

2017; WRIGHT et al., 2010), assim como moldar consistentemente as espécies no espaço entre florestas diversas (GIANASI et al., 2021; LASKY et al., 2013b; MCGILL et al., 2006).

Nesse contexto, estabelece-se uma ligação entre as espécies arbóreas e os parâmetros ambientais, bem como o impacto das características do habitat sobre essas espécies, com a heterogeneidade do habitat podendo ser um fator promotor do estabelecimento das espécies (COELHO et al., 2018). Dessa forma, a fragmentação em nível de paisagem e as características dos fragmentos, como forma e tamanho, desempenham um papel significativo nas funções ecossistêmicas das florestas tropicais, influenciando o estabelecimento e a persistência das espécies (ZAMBRANO et al., 2019), além da história evolutiva desses fragmentos (MATOS et al., 2017). Portanto o impacto adverso da forma irregular e do isolamento dos fragmentos na diversidade taxonômica nas comunidades vegetais é evidente: maior irregularidade e isolamento levam a uma redução mais pronunciada na riqueza de espécies. (ARELLANO-RIVAS; DE-NOVA; MUNGUÍA-ROSAS, 2016).

A diversidade beta emerge como um conceito central para compreender os fatores que influenciam a diversidade na ecologia de comunidades. A substituição de espécies pode ser reflexo de processos determinísticos, como a adaptação das espécies a distintos climas ou substratos, ou pode resultar de limitações na dispersão associadas à especiação, respostas às mudanças climáticas, eventos evolutivos passados, heterogeneidade ambiental, interações entre espécies ou efeitos históricos (CAVENDER-BARES et al., 2016; CHASE, 2014; CONDIT et al., 2002a). Esses processos operam de maneira simultânea e podem interagir ao longo da história, o que torna desafiador obter uma compreensão mais aprofundada de seus efeitos individuais na distribuição de espécies (SANTOS et al., 2021). Essa compreensão é essencial para decifrar e antecipar padrões na distribuição de espécies resultantes das mudanças globais. Adicionalmente, a relevância relativa de diversos processos de distribuição de espécies pode variar entre regiões biogeográficas, seja devido a históricos evolutivos distintos ou condições ecológicas singulares (CHASE, 2010; DE CÁCERES et al., 2012; KRAFT et al., 2011; MYERS et al., 2013, 2015; QIAN et al., 2013).

A grande maioria dos estudos realizados em florestas tropicais sugerem que os padrões de diversidade beta espacial são principalmente impulsionados por variáveis climáticas (FRANKLIN et al., 2018; SWENSON; ANGLADA-CORDERO; BARONE, 2011; TUOMISTO; RUOKOLAINEN; YLI-HALLA, 2003). A velocidade crescente das mudanças climáticas já está provocando transformações drásticas nas condições ecoclimáticas, representando uma ameaça à diversidade global de espécies (URBAN, 2015). Embora a substituição de espécies é geralmente organizada ao longo de gradientes climáticos, poucos

estudos têm questionado como a mudança climática afeta a diversidade beta (GUERIN; BIFFIN; LOWE, 2013). Os impactos a longo prazo das mudanças climáticas na substituição de espécies continuam sendo uma incógnita (SOCOLAR et al., 2016b) uma vez que as espécies variam consideravelmente em sua capacidade de se adaptar às alterações nos padrões climáticos, dependendo, em parte, de sua habilidade de dispersão (PEARSON, 2006). Isso sugere que as comunidades futuras podem ser dominadas por táxons mais dispersivos (SOCOLAR et al., 2016b). Além disso, os declínios previstos por especialistas provocados pelo clima (URBAN, 2015) pode resultar num aumento da homogeneização de comunidades com as mudanças climáticas em curso, tanto em paisagens naturais como antropogênicas (SOCOLAR et al., 2016b).

Em razão das transformações extensivas e aceleradas no uso do solo global, pesquisas têm sido conduzidas para compreender os efeitos antropogênicos nas florestas fragmentadas, à medida que se tornam remanescentes isolados em meio às paisagens, substituindo as extensas áreas contínuas de floresta na maioria das regiões (FAO, 2022). Uma proporção crescente da biodiversidade global agora se encontra restrita a fragmentos florestais cercados por áreas predominantemente dedicadas à agricultura, representando uma ameaça potencial para a configuração e a composição das comunidades remanescentes (GARDNER et al., 2009; GIBSON et al., 2011; PERFECTO; VANDERMEER, 2008). Diversas espécies nativas, adaptadas a distúrbios e que possuem diferentes estratégias de vida, como aquelas que demandam luz, podem prosperar em ambientes florestais com efeitos de borda pronunciados devido a extirpação de plantas locais que, em pequenos fragmentos e ao longo de bordas, encontram desafios em condições bióticas e abióticas que restringem processos ecológicos chave tais como dispersão de sementes, recrutamento de mudas, crescimento e sobrevivência (LAURANCE et al., 2002, 2006; SANTOS et al., 2012a). Com isso, muitos estudos indicam que nestas paisagens modificadas por humanos, a diversidade beta entre os fragmentos florestais poderá declinar resultando em aumentos nos níveis de homogeneização florística em uma escala de fragmentos, podendo limitar o número de espécies que as paisagens e regiões podem acumular (FLOHRE et al., 2011; MELO et al., 2013b; TABARELLI; PERES; MELO, 2012b).

Portanto avaliar as mudanças temporais na composição de uma comunidade, possibilita revelar os processos ecológicos que afetam os padrões vegetacionais (CHAZDON et al., 2007). Ademais, a diversidade beta tem sido utilizada em estudos de análise de perda de biodiversidade (OLDEN; ROONEY, 2006), significando que ao investigar a diversidade beta podemos enaltecer regiões as quais são ambientalmente e biologicamente distintas

(JIMÉNEZ-ALFARO et al., 2018; ZAMBORLINI SAITER et al., 2016) para então fornecer uma estrutura espacial com o objetivo de identificar áreas de conservação de alta prioridade (OLDEN; ROONEY, 2006; WIERSMA; URBAN, 2005) . Este estudo teve como objetivo avaliar como as características do habitat (solo, clima e fragmentação) influenciam na diversidade beta ao longo do tempo em um gradiente ambiental. O método utilizado para explorarmos individualmente o efeito de cada variável na diversidade beta foi dividido em duas partes distintas: (1) avaliação do impacto da interação entre clima-fragmento e solo e (2) análise individual dos efeitos das variáveis de solo, clima e fragmentação na diversidade beta na região sudeste brasileira. Esperamos que i) áreas maiores, com formas mais regulares, climas mais úmidos e temperaturas mais amenas apresentarão uma maior diversidade beta e ii) locais menores, com formas mais irregulares, climas mais secos e temperaturas mais altas apresentem menor diversidade beta.

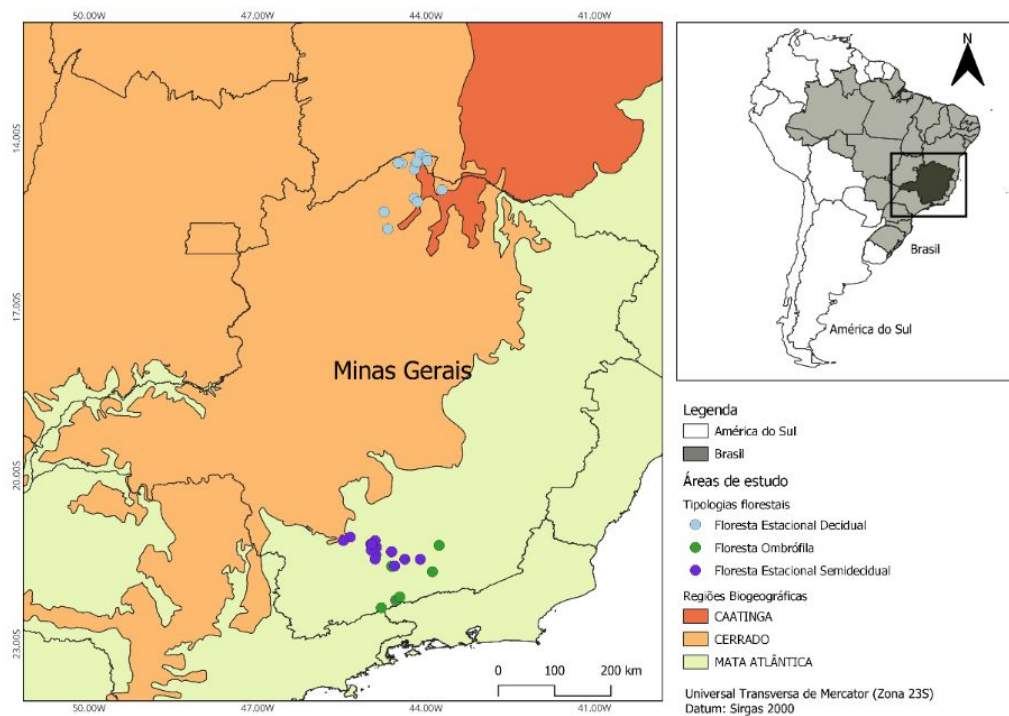
Material e Métodos

Dinâmica da vegetação

Este trabalho utilizou dados de dinâmicas florestais realizados entre os anos de 1987 e 2022, em 36 áreas localizadas nas regiões norte e sul do estado de Minas Gerais, Brasil (Figura 1). O banco de dados utilizado pertence ao Laboratório de Fitogeografia e Ecologia Evolutiva da Universidade Federal de Lavras, Minas Gerais, Brasil. Os locais abrangem três tipos de floresta: Florestas Estacionais Deciduais (FED), Florestas Estacionais Semideciduais (FES) e Florestas Ombrófilas (FOM) (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; SANTOS et al., 2012b) , localizados nos Domínios Fitogeográficos da Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado (Figura 1).

A maior distância entre as florestas amostradas é de 900 km (latitude) e 177 km (longitude) com altitudes variando de 436 e 1491m acima do nível do mar. Nas FED, a altitude varia entre 436 e 675 m acima do nível do mar; nas FES, 820 a 1300 m; nas FOM, 1151 a 1491 m. Dentre as áreas amostradas, 14 são caracterizadas como FED, totalizando 8.6 ha, 215 parcelas permanentes; 16 áreas de FES, com 19.58 ha, 490 parcelas permanentes; 6 áreas de FOM, com 6.12 ha, 153 parcelas permanentes. Temperaturas médias anuais variam entre 15.4° e 24.6°C (média, 20.9°C) e precipitações médias anuais variam entre 804 e 1822 mm ha (média, 1321 mm ha); e a área do fragmento está entre 3 e 1179 ha (média 130.4 ha).

Figura 1: Localização dos 36 locais de florestas topicais utilizadas neste estudo e em relação às principais regiões biogeográficas do Brasil.



Devido a extensão do estado de Minas Gerais, existe um importante gradiente climático entre as áreas amostradas. As florestas decíduas são locais mais secos e mais quente, com topografia plana e mais de 50% dos indivíduos perdem suas folhas na estação seca (27 intervalos de senso aninhados em 14 fragmentos; monitorado de 2002 a 2022); florestas semidecíduas têm clima intermediário, com topografia ondulada e de 20 a 50% dos indivíduos perdem suas folhas na estação seca (60 intervalos censitários aninhados em 16 locais; monitorado de 1987 a 2020); e florestas ombrófilas são locais mais úmidos e mais frios, com topografia ondulada e sem deciduidade (13 intervalos censitários aninhados em 6 locais; monitorados de 1995 a 2019). Consulte a Tabela 1 para obter mais detalhes

(coordenadas, altitude, intervalos, tamanho da parcela, número de parcelas, número de árvores, clima e solo).

Os fragmentos florestais foram mapeados utilizando imagens de satélite e as informações reunidas através de trabalho em campo. Em cada parcela, medimos e identificamos todos os indivíduos arbóreos que atingiram o critério de inclusão de diâmetro médio quadrático na altura do peito (DAP; 1,3 m) \geq 5 cm (MACDICKEN; WOLF; BRISCOE, 1991). Incluímos indivíduos com múltiplos fustes na amostragem quando a soma dos quadrados da raiz de suas circunferências atingiu o critério de inclusão individual (SCOLFORO; MELLO, 1997; SOUZA et al., 2021). Foram avaliados, no total, 264.737 indivíduos arbóreos, de 923 espécies pertencentes a 89 famílias botânicas: 38.879 indivíduos nas FED, 178.542 nas FES e 47.315 nas FOM. Adotamos o APG IV (APG ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP, 2016) para famílias, espécies e correção de sinônimos botânicos. A identificação botânica foi realizada por especialista em campo. Os dados brutos do inventário florestal são hospedados no ForestPlots.net (<https://www.forestplots.net>) e estão disponíveis mediante solicitação (ver códigos de área na Tabela Apêndice1).

Dados edáficos

Para os dados de solo, foram realizadas coletas de amostras superficiais de 0.5 L para 10 cm de profundidade em três pontos de cada parcela para formar amostras compostas. Essas amostras foram coletadas nas datas de primeiro inventário de cada fragmento. Cada amostra composta foi armazenada em sacos plásticos e depois enviados para o Laboratório de Análise de Solos da Universidade Federal de Lavras. As seguintes variáveis foram analisadas: pH em água; (K) Potássio; Fósforo (P), Cálcio (Ca); Magnésio (Mg), Alumínio (Al); Matéria Orgânica (MO); Acidez Potencial (H+Al); Soma de Bases (SB); Capacidade de Troca Catiônica Efetiva (t); Capacidade de Troca Catiônica em pH 7.0 (T); Saturação de Bases (V); Saturação por Alumínio (m) e proporções de areia, silte e argila.

Dados climáticos

Para os dados climáticos, foram obtidos dados do WorldClim (FICK; HIJMANS, 2017), um conjunto de dados recentemente (janeiro de 2020) atualizado para a versão 2.1, os quais

forneem 19 variáveis bioclimáticas (BIO1-BIO19) em resolução espacial de 30 segundos de arco, 1 km²) para clima recente (1970–2000). As variáveis bioclimáticas são derivadas dos valores mensais de temperatura e precipitação, a fim de gerar variáveis mais biologicamente significativas. As variáveis bioclimáticas representam tendências anuais (por exemplo, temperatura média anual, precipitação anual), sazonalidade (por exemplo, variação anual de temperatura e precipitação) e fatores ambientais extremos ou limitantes (por exemplo, temperatura do mês mais frio e mais quente e precipitação do mês mais frio e mais quente, e precipitação dos trimestres úmido e seco)(<https://www.worldclim.org/data/bioclim.html>).

Forma e tamanho dos fragmentos

Estimamos o tamanho de cada fragmento florestal utilizando o *Google Earth Pro*, mantendo uma altura de visão fixa em 2500 m. A forma do fragmento foi estimada com o índice de circularidade (CI) (CHATURVEDI, 1926 apud OLIVEIRA et al., 2005):

$$CI = \frac{40000 * \pi * A}{P^2};$$

na qual A representa a área do fragmento, medidas em hectare (ha) e P representa o perímetro do polígono medido em metros (m). O valor do índice próximo a 1 representa fragmentos com a forma próxima a um círculo (CI = 1, perfeitamente circular).

Diversidade beta

Para descrever a diversidade beta das espécies, avaliamos a diversidade beta temporal para os intervalos entre os inventários realizados em cada fragmento. Para isso, foi utilizada a função “vegdist” a qual retorna uma matriz de dissimilaridade (diferenças em termos de espécies presentes) (OKSANEN et al., 2016). Assim como a dissimilaridade Bray-Curtis, a qual é limitada entre 0 e 1, onde 0 significa que os dois locais têm a mesma composição (ou seja, compartilham todas as espécies) e 1 significa que os dois locais não compartilham nenhuma espécie (OKSANEN et al., 2016).

Análise dos dados

Inicialmente as variáveis de solo foram sintetizadas em uma variável resumo explicativa representada pela média seguida por \pm desvio padrão (Apêndice 1) para as variáveis com variação intra-sítio (valor de cada unidade amostral). Posteriormente foram utilizadas em uma Análise de Componentes Principais (PCA) (JOLLIFFE; CADIMA, 2016) realizada com as variáveis de solo coletadas. Essa análise teve como objetivo ordenar os sítios em relação aos atributos edáficos, identificar a existência de gradientes e averiguar através dos *loadings* quais as variáveis mais explicativas. Além disso, foi realizada devido ao alto número de variáveis de solo, as quais podem prejudicar a qualidade dos ajustes reduzindo os graus de liberdade. Devido ao fato de algumas das variáveis edáficas estarem correlacionadas entre si por definição, essas variáveis foram removidas da análise de componentes principais e mantivemos um conjunto de variáveis finais (Apêndice 3), reduzindo a dimensionalidade dos dados e restando o máximo de variabilidade possível.

O mesmo ocorreu para as variáveis bioclimáticas e embora fortemente correlacionadas (Pearson corr = 0.95), mantivemos precipitação anual (BIO12) e temperatura média anual (BIO1) pela simplicidade, correlação e por serem as mais importantes de acordo com a literatura. Foi realizada uma PCA para sintetizarmos as variáveis bioclimáticas temperatura média anual e precipitação anual. Utilizamos os valores do eixo 1 devido ao seu poder explicativo de 97.06% da proporção da variação explicada.

Posteriormente, utilizamos como variáveis explicativas através dos modelos lineares de efeitos mistos (LMM) (Equação 1 e 2) para avaliar se o solo e clima (variáveis síntese) junto as variáveis de fragmentação (tamanho e forma) explicam significativamente a diversidade beta no gradiente ambiental estudado. Os mesmos procedimentos foram aplicados para uso dos dois modelos (Modelos globais - Equação 1 e 2). Os efeitos aditivos e de interação são representados, respectivamente, por “+” e “ * ”. Para ambas equações serão fixadas primeiramente as variáveis edafoclimáticas e, posteriormente, fixadas apenas as variáveis climáticas com o intuito de controlar as variáveis de interesse relacionadas ao nosso fenômeno e evitar possíveis colinearidades com as outras variáveis incluídas no modelo.

$$\text{Diversidade beta} \sim \text{Clima} * \text{Fragmentação} + \text{Solo} + 1 \mid \text{site} \quad (\text{Equação 1})$$

$$\text{Diversidade beta} \sim \text{Clima} + \text{Fragmentação} + \text{Solo} + 1 \mid \text{site} \quad (\text{Equação 2})$$

Nas equações 1 e 2 observa-se: *Diversidade beta* = Diversidade beta temporal para todos os intervalos entre os inventários realizados em cada fragmento; *Clima* = variáveis síntese (PCA -loadings) (Apêndice 8); *Fragmentação* = tamanho e índice de forma; *Solo* = variáveis síntese (PCA – loadings) (Apêndice 9) e *site* aleatorizado por apresentar dados com dependência temporal.

Todas as análises foram realizadas em ambiente R versão 4.2.3. Foram utilizados os pacotes lme4 (BATES et al., 2015) para ajustar modelos lineares de efeitos mistos, e lmerTest para obter os graus de liberdade (KUZNETSOVA; BROCKHOFF; CHRISTENSEN, 2017). Os resíduos dos modelos foram avaliados quanto à normalidade e homoscedasticidade, O pacote MuMIn (BARTÓN, 2018) foi utilizado para verificar seleção do modelo, média do modelo e para obter o R² marginal (variância explicada pelos efeitos fixos) (NAKAGAWA; SCHIELZETH, 2013). Nossas conclusões basearam-se nos coeficientes médios condicionais significativos (nível de significância 0.05). Além disso, verificamos a autocorrelação espacial nos resíduos dos modelos globais usando o teste de Moran I, implementado no pacote spdep (BIVAND; WONG, 2018). A seleção de modelo foi baseada no Critério de Informação de Akaike de segunda ordem (AICc) (KUZNETSOVA; BROCKHOFF; CHRISTENSEN, 2017). Aplicamos transformações logarítmicas na área do fragmento para lidar com valores extremos e distribuição assimétrica da área do fragmento. Todas as variáveis contínuas foram centradas em zero e dimensionadas para variação unitária. Para todas as análises, usamos os fragmentos como fatores aleatórios para lidar com a dependência temporal entre as amostras no mesmo fragmento (sendo as repetições do fragmento no tempo, ou seja, os intervalos) nos resíduos dos modelos. Os gráficos foram obtidos através dos pacotes ggplot2 (WICKHAM, 2016), forestplot (GORDON, 2021), corr (WEI; SIMKO, 2021)

Resultados

Não foram encontrados valores estatísticos significantes na seleção de modelos testada com a Equação 1 (relacionada com as interações das variáveis de fragmentação e clima). Para os resultados encontrados utilizando a Equação 2 (sem interações), primeiramente foram analisados com as variáveis edafoclimáticas fixadas e, posteriormente, fixadas apenas as variáveis climáticas. O resultado encontrado da seleção de modelos, com as variáveis edafoclimáticas fixadas e com o menor valor de AICc (264.5) está representado pela Equação 3 e o resultado encontrado da seleção de modelos com apenas as variáveis climáticas fixadas e

menor valor de AICc (251.7) está representado pela Equação 4 como potencialmente significativas para explicar a diversidade beta no gradiente ambiental estudado.

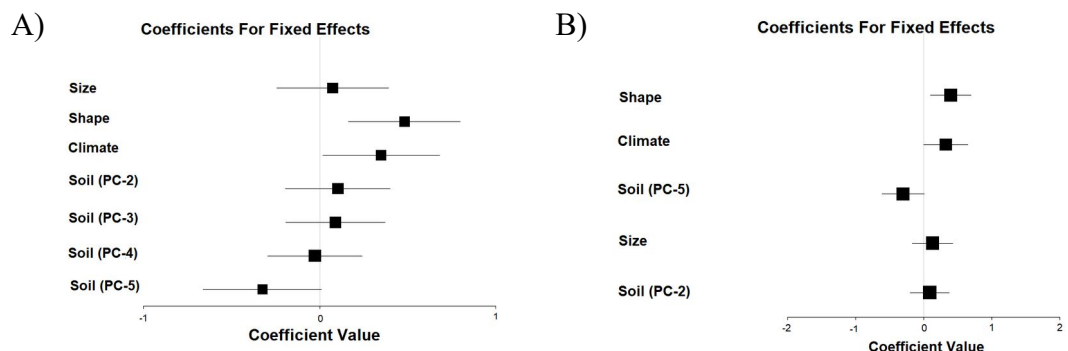
$$Div_beta \sim Clima + Fragmentação + Solo (PC2+PC3+PC4+PC5) + I | site \quad (\text{Equação 3})$$

$$3) \quad Div_beta \sim Clima + Solo (PC2+PC5) + Fragmentação + I | site \quad (\text{Equação 4})$$

Nas equações 3 e 4 observa-se: *Diversidade beta* = Diversidade beta temporal para todos os intervalos entre os inventários realizados em cada fragmento; *Clima* = variáveis síntese (PCA - loadings) (Apêndice 8); *Fragmentação* = tamanho e índice de forma; *Solo* = variáveis síntese (PCA - loadings) (Apêndice 9) e *site* aleatorizado por apresentarem dados com dependência temporal.

O tamanho dos efeitos representados pelos pontos estimativos encontra-se na representação visual dos coeficientes médios e seus intervalos de confiança (Figuras 2A e 2B). As variáveis edáficas (sintetizadas pelo eixo PC5), climáticas (sintetizadas pelo eixo PC1) e índice de forma apresentaram-se como significativas para explicar a diversidade beta nas Florestas Tropicais estudadas (Figura 2A-2B).

Figura 2: Efeitos das variáveis solo, clima e fragmentação contidas no modelo global ($\Delta AICc \leq 4$) sobre a diversidade beta em nível de fragmento. R^2 marginal do modelo global = 18.3% (variância explicada pelos efeitos fixos). A) Variáveis edafoclimáticas fixadas B) Apenas variáveis climáticas fixadas. Nota: Os quadrados são os coeficientes da média condicional e seus intervalos de confiança de 95%. Os coeficientes foram estimados utilizando modelos lineares de efeitos mistos com parcelas (n=858) aninhados em fragmentos florestais (n=36).



A diversidade beta é negativamente impactada com solos os quais apresentam quantidades maiores de K, MO e (%) de silte (PC5). Enquanto o clima (PC1) tem uma relação positiva com a diversidade beta, o qual descreve locais com maior precipitação e temperaturas mais amenas como favorável a diversidade beta (Florestas Estacionais Semidecíduais e Florestas Ombrófilas). Por outro lado, locais com alta temperatura e menor precipitação são desfavoráveis a diversidade beta (Florestas Estacionais Decíduais). Assim como o índice de forma (formato circular) impactou positivamente a diversidade beta significando quanto maior o índice de forma, ou seja, mais circular seu formato e menos irregular, maior é a diversidade beta.

Discussão

A primeira hipótese proposta não foi corroborada com nossos resultados devido a não interação entre as variáveis. Em relação a segunda hipótese, o solo, o clima e a fragmentação tiveram efeito, contudo individualmente, sem depender dos valores das outras variáveis. Os padrões observados de diversidade beta temporal em nosso estudo refletem processos ecológicos dinâmicos. Nesse estudo, a diversidade beta nas Florestas Tropicais é impactada pelo papel de filtros ambientais, assim como mudanças de habitat associadas a efeitos da fragmentação. Nossos resultados se alinham com o arcabouço teórico relacionado aos tipos de solo, padrões de umidade e efeitos da fragmentação moldando a comunidade de plantas e a distribuição de espécies, podendo ser variáveis-chave para o entendimento do formato de paisagens florestais (ARAÚJO et al., 2019; COLLINS et al., 2017a; DE SOUZA et al., 2020; LAURANCE et al., 2007b; MACHADO et al., 2016; PIRES COELHO et al., 2022; SAURA et al., [s.d.]; TAUBERT et al., 2018).

A diversidade beta em Florestas Tropicais se comporta de maneira distinta por serem ecossistemas dinâmicos com variações edafoclimáticas distintas, sugerindo influência diferencial de fatores ambientais (CONDIT et al., 2002b; DE SOUZA et al., 2020; MYERS et al., 2013; SANTOS et al., 2021; SOCOLAR et al., 2016b). Nesse sentido, a diversidade beta respondeu negativamente a diferenciação de fertilidade e textura, afetada por locais com a presença de maiores quantidades de K e MO, as Florestas Estacionais Semidecíduais (Apêndice 4), assim como respondeu negativamente aos solos com maiores quantidades de silte, as Florestas Estacionais Decíduais (Apêndice 4). Ao analisarmos o impacto dos tipos de

solo na diversidade beta em paisagens de Florestas Tropicais, envolve considerar seu papel na formação de comunidade de plantas e na distribuição de espécies. A influência de tipos de solo contendo MO, K e silte em Florestas Tropicais na disponibilidade de nutrientes, composição, crescimento de plantas e estrutura da comunidade pode variar baseado na característica específica de cada tipo de solo. Tratando-se de diversidade beta e interações planta-solo, as disponibilidades de K podem afetar a relação solo-planta, onde as espécies alteram as propriedades do solo e, em retorno, afetam o crescimento de outras espécies (SARDANS; PEÑUELAS, 2021; XU et al., 2020). Assim como as disponibilidades de MO no solo pode contribuir para a heterogeneidade espacial e diversidade beta através dos processos de decomposição da MO, criando microambientes com propriedades de solo distintas (SPIELVOGEL; PRIETZEL; KÖGEL-KNABNER, 2016; TIAN et al., 2021). Como consequência, influenciam o estabelecimento e persistência de diferentes espécies de plantas, afetando a diversidade beta (LI; HU; YU, 2021; ŠTURSOVÁ et al., 2016). Diferentes plantas demonstram respostas variadas a propriedades de solo, como por exemplo, a tolerância a altos teores de silte. Enquanto outras podem ter dificuldades para se estabelecer e prosperar. Isso acontece devido os solos com alto teor de silte poderem possuir baixa capacidade de retenção de nutrientes, e baixa disponibilidade de nutrientes podendo limitar o crescimento de espécies as quais demandam nutrientes específicos, favorecendo as espécies adaptadas a condições de solos pobres em nutrientes (LÉVESQUE; WALTHERT; WEBER, 2016; SOONG et al., 2020). Essas condições podem levar a uma mudança na composição das plantas e potencial diminuição na diversidade beta (BIJOS; DA SILVA; MUNHOZ, 2023; PAOLI; CURRAN; ZAK, 2006).

A textura do solo tem um papel importante na determinação do estabelecimento e distribuição das espécies de plantas em ecossistemas (ARRUDA et al., 2020; DE SOUZA et al., 2020; GE et al., 2019). A exemplo disso, solos com presença de matéria orgânica impactam a retenção da água e drenagem, ciclagem de nutrientes e penetração das raízes (LI; HU; YU, 2021; SPIELVOGEL; PRIETZEL; KÖGEL-KNABNER, 2016). Enquanto os solos com presença marcante de silte em sua composição possuem capacidade de retenção de água moderada e podem promover um balanço na disponibilidade de água dando suporte a plantas adaptadas a condições de umidade moderadas (PAILLASSA et al., 2020; SAURA et al., [s.d.]). Além disso, plantas com sistemas de raízes fibrosas ou aquelas adaptadas a solos bem drenados podem estabelecer-se bem em solos siltosos (GHESTEM; SIDLE; STOKES, 2011; SAADATI et al., 2023). Em relação a retenção de nutrientes, solos siltosos podem reter nutrientes com mais eficiência do que solos arenosos, mas não os retêm com a mesma

eficiência de solos argilosos (ARRUDA et al., 2020; GÓMEZ-GUERRERO; DOANE, 2018). Com isso, plantas adaptadas a ambientes nutricionais moderados podem prosperar em solos siltosos (BIJOS; DA SILVA; MUNHOZ, 2023; GE et al., 2019; SOONG et al., 2020).

Ao analisarmos o efeito do clima (Apêndice 5), variável seguinte a qual explica a diversidade beta no modelo (Equação 3), a diversidade beta respondeu positivamente ao clima significando que a diversidade beta é maior em locais mais úmidos e com temperaturas mais baixas (Florestas Estacionais Semidecíduais e Florestas Ombrófilas). Por outro lado, a diversidade beta respondeu negativamente em locais mais secos e com temperatura mais elevadas (Florestas Estacionais Deciduais). A ecologia e distribuição de espécies vegetais são influenciadas pelas condições climáticas (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2017) entre várias resoluções espaciais (CONNOR et al., 2018; KOSANIC et al., 2018). Essas variações climáticas, especialmente gradientes de temperatura, impactam a distribuição de espécies podendo criar nichos ecológicos distintos, levando a uma mudança na composição de espécies (MAHARJAN et al., 2022; TSHWENE-MAUCHAZA; AGUIRRE-GUTIÉRREZ, 2019). Além disso, a influência de padrões de umidade, incluindo a distribuição de chuvas e períodos de estiagem, exerce um papel importante na determinação da disponibilidade hídrica para as plantas. Por exemplo, a intensidade e frequência dos eventos de chuvas impactam os níveis de umidade, que como chuvas intensas, podem causar escoamento (DUNKERLEY, 2021; EEKHOUT et al., 2018; LIU et al., 2021). Enquanto chuvas leves e frequentes podem aumentar a retenção de umidade do solo (DUNKERLEY, 2021; EEKHOUT et al., 2018; LIU et al., 2021). Outro exemplo, é a duração e severidade de períodos de estiagem, os quais podem levar a stress hídrico para plantas, afetando seu crescimento e sobrevivência.

Em relação a retenção de umidade do solo, as diferentes texturas variam em capacidade de retenção de água, como por exemplo, solos arenosos drenam mais rapidamente, contudo não retêm muita água de maneira eficiente, enquanto solos siltosos e argilosos retêm por períodos mais extensos (HUNTLEY, 2023; ŠIMANSKÝ et al., 2019). Além disso, solos com maior teor de MO tendem a reter melhor a umidade através da decomposição da MO, melhorando a estrutura do solo e a capacidade de retenção de água (LI; HU; YU, 2021; SPIELVOGEL; PRIETZEL; KÖGEL-KNABNER, 2016). Por isso, ao avaliarmos a adaptação das espécies de plantas, algumas adaptadas a condições áridas e semiáridas geralmente possuem mecanismos para superar a escassez de água (BASU et al., 2016). Enquanto outras prosperam em ambientes consistentemente úmidos e podem ser impactadas negativamente por longos períodos de estiagem (BRENCHLEY et al., 2012; GUILLEMOT et al., 2022; WILKINSON; DAVIES, 2010) . Além disso, analisar a resiliência de comunidades

ecológicas em relação a mudanças em padrões de umidade é essencial, pois ecossistemas diversos podem ter uma mistura de espécies com necessidades de umidade diferentes (ARAÚJO et al., 2019; BEJARANO; JANSSON; NILSSON, 2018; MADEIRA et al., 2024).

As condições de solo e umidade desempenham um papel crucial na formação não só de espécies vegetais individuais, mas também nas complexas interações entre espécies dentro os ecossistemas. A exemplo da competição por recursos como a água, a disponibilidade afeta diretamente a competição entre as espécies de plantas, intensificando em períodos de seca (BASU et al., 2016; CHEN et al., 2022; WILKINSON; DAVIES, 2010). Além disso, os nutrientes do solo, influenciados por níveis de umidade, também contribuem para a competição entre as plantas por elementos essenciais (CHEN et al., 2022; KIENE; JUNG; ENGELBRECHT, 2023; LEE et al., 2017; PLOUGHE et al., 2019). Com isso, as diferenças nas necessidades nutricionais e nas estratégias de absorção podem moldar essas interações. Nesse sentido, os gradientes de umidade do solo podem levar à zonação vertical de espécies de plantas com base na sua tolerância à disponibilidade de água: algumas espécies podem prosperar em camadas superiores do solo bem drenadas, enquanto outras adaptar a áreas mais baixas e mais alagadas (BEJARANO; JANSSON; NILSSON, 2018; GUILLEMOT et al., 2022; SMITH; MICHAEL HUSTON, [s.d.]). E ainda, as plantas podem apresentar diferenciação de nicho, preferindo microsítios específicos com condições ideais de umidades e nutrientes (BALDECK et al., 2013; DE SOUZA et al., 2020; ŠTURSOVÁ et al., 2016). Assim, as condições do solo e umidade criam ciclos de “feedbacks” os quais influenciam a estrutura da vegetação e mudanças nas comunidades vegetais e podem alterar ainda mais as propriedades do solo e a dinâmica da umidade, afetando as gerações subsequentes de plantas. Indo mais além, as mudanças climáticas podem levar a mudanças nos padrões de chuva, impactando ecossistemas globalmente, sendo crucial avaliar essas mudanças para entendermos a disponibilidade futura de água para as plantas. Pois, com o aumento de frequência e intensidade de eventos extremos, como seca ou chuvas intensas, poderão ter consequência significativas para as comunidades vegetais.

Ainda analisando a Figura 2A, em relação a terceira variável preditora a qual explica a diversidade beta com significância estatística, a diversidade beta nas Florestas Tropicais é impactada pelas mudanças de habitat associadas a efeitos da fragmentação, o formato do fragmento. A diversidade beta é favorecida em locais com maior índice de circularidade. O papel do formato do fragmento envolve considerar implicações ecológicas da configuração do habitat, variações de micro-habitat, dinâmica borda-interior, efeitos de fragmentação e respostas de espécies (ARAÚJO et al., 2022b; ARELLANO-RIVAS et al., 2017;

ARELLANO-RIVAS; DE-NOVA; MUNGUÍA-ROSAS, 2016; DE SANCTIS et al., 2010; DEZIDERIO SANTANA et al., 2021; MATTE; MÜLLER; BECKER, 2015). Fragmentos com formas irregulares podem ter maiores taxas de efeitos borda- interior, impactando microclimas, penetração de luz e composição de espécies (DEZIDERIO SANTANA et al., 2021; SAURA et al., [s.d.]; SAURA; CARBALLAL, 2004). Podem também afetar a conectividade de habitats, dificultando ou facilitando a movimentação de espécies e dispersão entre fragmentos, podendo afetar a diversidade beta lidando a uma substituição de espécies (CHAZDON R.L, 2008b; LAURANCE et al., 2007c; SAURA et al., [s.d.]). Além disso, formatos irregulares podem favorecer espécies adaptadas as condições de borda, aumentando a diversidade beta de acordo com a presença de especialistas e expondo áreas de interior a maiores efeitos de borda influenciando na composição de espécies (COLLINS et al., 2017b; KRAMER et al., 2008; LAURANCE; GOOSEM; LAURANCE, 2009; SAURA et al., [s.d.]; SAURA; CARBALLAL, 2004; SOUZA et al., 2014b). Em contraste, formatos mais regulares, ou seja, mais circulares, possuem condições ambientais mais uniformes (SAURA; CARBALLAL, 2004). Em relação aos efeitos de dependência espacial, a importância do formato do fragmento pode variar com a escala espacial, podendo ser em escalas pequenas, variações dominadas por microhabitats, enquanto em escalas maiores, a configuração e conectividade da paisagem pode se tornar mais influente (EWERS; DIDHAM, 2005; SLATTERY; FENNER, 2021).

Assim, compreender os efeitos das características do solo, dos padrões de umidade e o formato dos fragmentos sobre a diversidade beta em Florestas Tropicais tem profundas implicações para a conservação. As estratégias de conservação devem adotar uma abordagem de gestão baseada nos ecossistemas, reconhecendo que a saúde das florestas tropicais depende da integridade das interações solo-clima-paisagem. Com isso, a integração de dados do solo, da umidade e da forma dos fragmentos ajuda a identificar áreas com características que conferem resiliência às alterações climáticas (BENNETT et al., 2023; EWERS; DIDHAM, 2005). Portanto, o planejamento da conservação pode dar prioridade a estas áreas para salvaguardar a biodiversidade face às incertezas ambientais. Assim, compreender como esses fatores influenciam a diversidade beta auxilia na restauração direcionada de áreas perturbadas. Além disso, os esforços de restauração podem concentrar-se na recriação de condições específicas de solo e umidade, bem como na restauração da complexidade do habitat através de formato de fragmentos mais adequados. É crucial envolver as comunidades locais e incorporar os seus conhecimentos sobre os tipos de solo, padrões de umidade e práticas tradicionais de utilização da terra. Isto não só enriquece as estratégias de conservação, mas

também garante que estas se alinhem com as necessidades e valores das comunidades locais. Educar as comunidades locais e as partes interessadas sobre os serviços ecológicos prestados pelos diversos solos, regimes de umidade e formas de habitat promove um sentido de gestão. Isto, por sua vez, contribui para práticas de conservação sustentáveis.

Considerações finais

Os padrões observados de diversidade beta temporal em nosso estudo refletem processos ecológicos dinâmicos. Atributos edafoclimáticos e efeitos da fragmentação impulsionam mudanças temporais na composição da comunidade. Além disso, o papel da filtragem ambiental é evidente, uma vez que as mudanças de habitat associadas a características do habitat contribuem para a renovação das espécies ao longo do tempo. Nossas descobertas estão alinhadas com a estrutura teórica proposta pela Biogeografia, enfatizando a importância dos fatores abióticos na formação da diversidade beta temporal. Este entendimento tem implicações importantes para a gestão dos ecossistemas, sugerindo que as intervenções focadas em preservação e restauração de habitats que representam um espectro de condições ambientais. Assim como levar em conta possíveis mudanças na distribuição das espécies e nas estruturas das comunidades em resposta às alterações climáticas. Com isso, aumentar a resiliência da comunidade às mudanças ambientais. No entanto, mais pesquisas são necessárias para explorar o papel do solo, clima e dos efeitos da fragmentação na condução da diversidade beta avaliando a estabilidade a longo prazo dos padrões observados.

REFERÊNCIAS

AGUIRRE-GUTIÉRREZ, J. et al. Butterflies show different functional and species diversity in relationship to vegetation structure and land use. **Global Ecology and Biogeography**, v. 26, n. 10, p. 1126–1137, 4 out. 2017.

APG ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 1, maio 2016.

ARAÚJO, F. D. C. et al. Flooding regime drives tree community structure in Neotropical dry forests. **Journal of Vegetation Science**, v. 30, n. 6, p. 1195–1205, 14 nov. 2019.

ARAÚJO, F. DE C. et al. Fragmentation effects on beta diversity of fragmented and conserved landscapes: insights about homogenization and differentiation processes. **Acta Botanica Brasilica**, v. 36, 2022.

ARELLANO-RIVAS, A. et al. Effects of Spatial Patch Characteristics and Landscape Context on Plant Phylogenetic Diversity in a Naturally Fragmented Forest. **Tropical Conservation Science**, v. 10, p. 194008291771705, 28 jan. 2017.

ARELLANO-RIVAS, A.; DE-NOVA, J. A.; MUNGUÍA-ROSAS, M. A. Patch isolation and shape predict plant functional diversity in a naturally fragmented forest. **Journal of Plant Ecology**, p. rtw119, 25 out. 2016.

ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 6, p. 1449–1458, nov. 2013.

ARRUDA, D. M. et al. Soil and climate equally contribute to changes in the species compositions of Brazilian dry forests across 300 km. **Journal of Plant Ecology**, v. 13, n. 2, p. 171–176, 1 abr. 2020.

ASEFA, M. et al. Environmental filtering structures tree functional traits combination and lineages across space in tropical tree assemblages. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 132, 9 dez. 2017.

BALDECK, C. A. et al. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1753, p. 20122532, 22 fev. 2013.

BASU, S. et al. Plant adaptation to drought stress. **F1000Research**, v. 5, p. 1554, 30 jun. 2016.

BEJARANO, M. D.; JANSSON, R.; NILSSON, C. The effects of hydropeaking on riverine plants: a review. **Biological Reviews**, v. 93, n. 1, p. 658–673, 17 fev. 2018.

BENNETT, A. C. et al. Sensitivity of South American tropical forests to an extreme climate anomaly. **Nature Climate Change**, v. 13, n. 9, p. 967–974, 4 set. 2023.

BIJOS, N. R.; DA SILVA, D. P.; MUNHOZ, C. B. R. Soil texture and fertility determine the beta diversity of plant species in veredas in Central Brazil. **Plant and Soil**, v. 492, n. 1–2, p. 241–259, 21 nov. 2023.

BIVAND, R. S.; WONG, D. W. S. Comparing implementations of global and local indicators of spatial association. **TEST**, v. 27, n. 3, p. 716–748, 27 set. 2018.

BRENCHLEY, R. et al. Analysis of the bread wheat genome using whole-genome shotgun sequencing. **Nature**, v. 491, n. 7426, p. 705–710, 28 nov. 2012.

CAVENDER-BARES, J. et al. Evolutionary Legacy Effects on Ecosystems: Biogeographic Origins, Plant Traits, and Implications for Management in the Era of Global Change. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 47, n. 1, p. 433–462, 1 nov. 2016.

- CHASE, J. M. Stochastic Community Assembly Causes Higher Biodiversity in More Productive Environments. **Science**, v. 328, n. 5984, p. 1388–1391, 11 jun. 2010.
- CHASE, J. M. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. **Journal of Vegetation Science**, v. 25, n. 2, p. 319–322, 24 mar. 2014.
- CHAZDON, R. L. et al. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 362, n. 1478, p. 273–289, 28 fev. 2007.
- CHAZDON R.L. Chance and determinism in tropical forest succession. Em: CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A. (Eds.). **Tropical Forest Community Ecology**. Blackwell: Malden, 2008. p. 384–408.
- CHEN, Y. et al. Drought-exposure history increases complementarity between plant species in response to a subsequent drought. **Nature Communications**, v. 13, n. 1, p. 3217, 9 jun. 2022.
- COELHO, M. S. et al. Connection between tree functional traits and environmental parameters in an archipelago of montane forests surrounded by rupestrian grasslands. **Flora**, v. 238, p. 51–59, jan. 2018.
- COLLINS, C. D. et al. Fragmentation affects plant community composition over time. **Ecography**, v. 40, n. 1, p. 119–130, jan. 2017.
- CONDIT, R. et al. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. **Science**, v. 295, n. 5555, p. 666–669, 25 jan. 2002.
- CONNOR, T. et al. Effects of grain size and niche breadth on species distribution modeling. **Ecography**, v. 41, n. 8, p. 1270–1282, 26 ago. 2018.
- DE CÁCERES, M. et al. The variation of tree beta diversity across a global network of forest plots. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 12, p. 1191–1202, 15 dez. 2012.
- DE SANCTIS, M. et al. Effects of habitat configuration and quality on species richness and distribution in fragmented forest patches near Rome. **Journal of Vegetation Science**, v. 21, n. 1, p. 55–65, fev. 2010.
- DE SOUZA, C. R. et al. Small-scale edaphic heterogeneity as a floristic–structural complexity driver in Seasonally Dry Tropical Forests tree communities. **Journal of Forestry Research**, v. 31, n. 6, p. 2347–2357, 12 dez. 2020.
- DEZIDERIO SANTANA, L. et al. Edge effects in forest patches surrounded by native grassland are also dependent on patch size and shape. **Forest Ecology and Management**, v. 482, p. 118842, fev. 2021.
- DUNKERLEY, D. L. Light and low-intensity rainfalls: A review of their classification, occurrence, and importance in landsurface, ecological and environmental processes. **Earth-Science Reviews**, v. 214, p. 103529, mar. 2021.

EEKHOUT, J. P. C. et al. Why increased extreme precipitation under climate change negatively affects water security. **Hydrology and Earth System Sciences**, v. 22, n. 11, p. 5935–5946, 21 nov. 2018.

EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. **Biological Reviews**, v. 81, n. 01, p. 117, 1 dez. 2005.

FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302–4315, 15 out. 2017.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS (FAO). **The State of the World's Forests 2022. Forest pathways for green recovery and building inclusive, resilient and sustainable economies**. [s.l.] FAO, 2022.

FORMAN, R. T. T.; GODRON, M. **Landscape ecology**. New York: John Wiley & Sons, 1986.

FRANKLIN, J. et al. Geographical ecology of dry forest tree communities in the West Indies. **Journal of Biogeography**, v. 45, n. 5, p. 1168–1181, 7 maio 2018.

GARDNER, T. A. et al. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, v. 12, n. 6, p. 561–582, 15 jun. 2009.

GE, N. et al. Soil texture determines the distribution of aggregate-associated carbon, nitrogen and phosphorous under two contrasting land use types in the Loess Plateau. **CATENA**, v. 172, p. 148–157, jan. 2019.

GHESTEM, M.; SIDLE, R. C.; STOKES, A. The Influence of Plant Root Systems on Subsurface Flow: Implications for Slope Stability. **BioScience**, v. 61, n. 11, p. 869–879, nov. 2011.

GIANASI, F. M. et al. Environmental filtering both indirectly and directly drives the Dry Tropical Forest species composition and functional composition. **Ecological Research**, v. 36, n. 1, p. 107–118, 2 jan. 2021.

GIBSON, L. et al. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. **Nature**, v. 478, n. 7369, p. 378–381, 20 out. 2011.

GÓMEZ-GUERRERO, A.; DOANE, T. The Response of Forest Ecosystems to Climate Change. p. 185–206. 2018.

GORDON, M. (2021). forestplot: Advanced Forest Plot Using 'grid' Graphics. R package version 3.1.3. <<https://CRAN.R-project.org/package=forestplot>>.

GUILLEMOT, J. et al. Small and slow is safe: On the drought tolerance of tropical tree species. **Global Change Biology**, v. 28, n. 8, p. 2622–2638, 20 abr. 2022.

HE, X. et al. The Effects of Interaction between Climate Change and Land-Use/Cover Change on Biodiversity-Related Ecosystem Services. **Global Challenges**, v. 3, n. 9, 6 set. 2019.

HUNTLEY, B. J. Soil, Water and Nutrients. Em: **Ecology of Angola**. Cham: Springer International Publishing, 2023. p. 127–147.

JIMÉNEZ-ALFARO, B. et al. Modelling the distribution and compositional variation of plant communities at the continental scale. **Diversity and Distributions**, v. 24, n. 7, p. 978–990, 15 jul. 2018.

JOLLIFFE, I. T.; CADIMA, J. Principal component analysis: a review and recent developments. **Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, v. 374, n. 2065, p. 20150202, 13 abr. 2016.

KIENE, C.; JUNG, E.-Y.; ENGELBRECHT, B. M. J. Nutrient effects on drought responses vary across common temperate grassland species. **Oecologia**, v. 202, n. 1, p. 1–14, 5 maio 2023.

KOSANIC, A. et al. Changes in the geographical distribution of plant species and climatic variables on the West Cornwall peninsula (South West UK). **PLOS ONE**, v. 13, n. 2, p. e0191021, 5 fev. 2018.

KRAFT, N. J. B. et al. Disentangling the Drivers of β Diversity Along Latitudinal and Elevational Gradients. **Science**, v. 333, n. 6050, p. 1755–1758, 23 set. 2011.

KRAMER, A. T. et al. The Paradox of Forest Fragmentation Genetics. **Conservation Biology**, v. 22, n. 4, p. 878–885, 4 ago. 2008.

KUZNETSOVA, A.; BROCKHOFF, P. B.; CHRISTENSEN, R. H. B. **lmerTest** Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. **Journal of Statistical Software**, v. 82, n. 13, 2017.

LASKY, J. R. et al. Trait-mediated effects of environmental filtering on tree community dynamics. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 3, p. 722–733, 12 maio 2013.

LAURANCE, W. F. et al. Habitat Fragmentation, Variable Edge Effects, and the Landscape-Divergence Hypothesis. **PLoS ONE**, v. 2, n. 10, p. e1017, 10 out. 2007.

LAURANCE, W. F.; GOOSEM, M.; LAURANCE, S. G. W. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 12, p. 659–669, dez. 2009.

LEE, E.-P. et al. Effect of nutrient and moisture on the growth and reproduction of *Epilobium hirsutum* L., an endangered plant. **Journal of Ecology and Environment**, v. 41, n. 1, p. 35, 3 dez. 2017.

LÉVESQUE, M.; WALTHERT, L.; WEBER, P. Soil nutrients influence growth response of temperate tree species to drought. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 2, p. 377–387, 7 mar. 2016.

LIU, X. et al. Comparison of Changes in Soil Moisture Content Following Rainfall in Different Subtropical Plantations of the Yangtze River Delta Region. **Water**, v. 13, n. 7, p. 914, 27 mar. 2021.

MACDICKEN, K. G.; WOLF, G. V.; BRISCOE, C. B. **Standard research methods for multipurpose tree and shrubs**. [s.l.] Arlington: Winrock International Institute for Agricultural Development/ICRAF, 1991.

MACHADO, F. S. et al. Tree diversity of small forest fragments in ecotonal regions: why must these fragments be preserved? **Biodiversity and Conservation**, v. 25, n. 3, p. 525–537, 17 mar. 2016.

MADEIRA, D. M. et al. Flooding drives tropical dry forest tree community assembly in Southeast Brazil. **Nordic Journal of Botany**, v. 2024, n. 1, jan. 2024.

MAGNAGO, L. F. S. et al. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 475–485, mar. 2014.

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**, v. 24, n. 9, p. 2305–2318, 14 set. 2015.

MAGNAGO, L. F. S. et al. Do fragment size and edge effects predict carbon stocks in trees and lianas in tropical forests? **Functional Ecology**, v. 31, n. 2, p. 542–552, 26 fev. 2017.

MAHARJAN, S. K. et al. Temperature and soils predict the distribution of plant species along the Himalayan elevational gradient. **Journal of Tropical Ecology**, v. 38, n. 2, p. 58–70, 27 mar. 2022.

MAIA, V. A. et al. Climate and soil mediate the effects of liana density on forest dynamics. **Biotropica**, v. 53, n. 2, p. 509–519, 2 mar. 2021.

MATOS, F. A. R. et al. Secondary forest fragments offer important carbon and biodiversity cobenefits. **Global Change Biology**, v. 26, n. 2, p. 509–522, 2 fev. 2020.

MATTE, A. L. L.; MÜLLER, S. C.; BECKER, F. G. Forest expansion or fragmentation? Discriminating forest fragments from natural forest patches through patch structure and spatial context metrics. **Austral Ecology**, v. 40, n. 1, fev. 2015.

MCGILL, B. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 4, p. 178–185, abr. 2006.

MYERS, J. A. et al. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. **Ecology Letters**, v. 16, n. 2, p. 151–157, fev. 2013.

MYERS, J. A. et al. Disturbance alters beta-diversity but not the relative importance of community assembly mechanisms. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 5, p. 1291–1299, 2 set. 2015.

NAKAGAWA, S.; SCHIELZETH, H. A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 4, n. 2, p. 133–142, 3 fev. 2013.

- OKSANEN, J. F. et al. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-1. 2016.
- OLDEN, J. D.; ROONEY, T. P. On defining and quantifying biotic homogenization. **Global Ecology and Biogeography**, v. 15, n. 2, p. 113–120, 28 mar. 2006.
- OLIVEIRA, M. L. R. DE et al. Equações de volume de povoamento para fragmentos florestais naturais do município de Viçosa, Minas Gerais. **Revista Árvore**, v. 29, n. 2, p. 213–225, abr. 2005.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate ¹. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 793–810, 15 dez. 2000.
- OPDAM, P.; WASCHER, D. Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation*, v. 117, n. 3, p. 285–297, maio 2004.
- PAILLASSA, J. et al. When and where soil is important to modify the carbon and water economy of leaves. **New Phytologist**, v. 228, n. 1, p. 121–135, 9 out. 2020.
- PAOLI, G. D.; CURRAN, L. M.; ZAK, D. R. Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae: evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 1, p. 157–170, 25 jan. 2006.
- PERFECTO, I.; VANDERMEER, J. Biodiversity Conservation in Tropical Agroecosystems. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1134, n. 1, p. 173–200, 28 jun. 2008.
- PIRES COELHO, A. J. et al. Multiple drivers influence tree species diversity and above-ground carbon stock in second-growth Atlantic forests: Implications for passive restoration. **Journal of Environmental Management**, v. 318, p. 115588, set. 2022.
- PLOUGHE, L. W. et al. Community Response to Extreme Drought (<scp>CRED</scp>): a framework for drought-induced shifts in plant–plant interactions. **New Phytologist**, v. 222, n. 1, p. 52–69, 10 abr. 2019.
- SAADATI, N. et al. Soil mechanical reinforcement by the fibrous roots of selected rangeland plants using a large soil-root shear apparatus. **Soil and Tillage Research**, v. 234, p. 105852, out. 2023.
- SANTOS, A. B. M. et al. Disentangling spatial, environmental and historical effects on tropical forest tree species turnover. **Journal of Plant Ecology**, v. 14, n. 4, p. 717–729, 1 ago. 2021.
- SANTOS, G. G. A. et al. Contrasting Demographic Structure of Short- and Long-lived Pioneer Tree Species on Amazonian Forest Edges. **Biotropica**, v. 44, n. 6, p. 771–778, 4 nov. 2012.
- SANTOS, R. M. et al. Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. **Ecology and Evolution**, v. 2, n. 2, p. 409–428, 3 fev. 2012.

SARDANS, J.; PEÑUELAS, J. Potassium Control of Plant Functions: Ecological and Agricultural Implications. **Plants**, v. 10, n. 2, p. 419, 23 fev. 2021.

SARMENTO, C. D. E; FRANCA, M. G. C. Neotropical Forests from their Emergence to the Future Scenario of Climatic Changes. Em: **Vegetation**. [s.l.] InTech, 2018.

SAURA, S. et al. Shape Irregularity as an Indicator of Forest Biodiversity and Guidelines for Metric Selection. Em: **Patterns and Processes in Forest Landscapes**. Dordrecht: Springer Netherlands, [s.d.]. p. 167–189.

SAURA, S.; CARBALLAL, P. Discrimination of native and exotic forest patterns through shape irregularity indices: An analysis in the landscapes of Galicia, Spain. **Landscape Ecology**, v. 19, n. 6, p. 647–662, ago. 2004.

SCOLFORO, J. R. S.; MELLO, J. M. **Inventário florestal**. Lavras, MG: UFLA/Faepe, 1997.

ŠIMANSKÝ, V. et al. How relationships between soil organic matter parameters and soil structure characteristics are affected by the long-term fertilization of a sandy soil. **Geoderma**, v. 342, p. 75–84, maio 2019.

SLATTERY, Z.; FENNER, R. Spatial Analysis of the Drivers, Characteristics, and Effects of Forest Fragmentation. **Sustainability**, v. 13, n. 6, p. 3246, 16 mar. 2021.

SMITH, T.; MICHAEL HUSTON. “A Theory of the Spatial and Temporal Dynamics of Plant Communities.” Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/20038483>>. Acesso em: 26 jan. 2024.

SOCOLAR, J. B. et al. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 1, p. 67–80, jan. 2016.

SOONG, J. L. et al. Soil properties explain tree growth and mortality, but not biomass, across phosphorus-depleted tropical forests. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 2302, 10 fev. 2020.

SOUZA, C. G. et al. Análise da fragmentação florestal da Área de Proteção Ambiental Coqueiral, Coqueiral–MG. **Ciência Florestal**, n. 24, p. 631–644, 2014.

SOUZA, C. R. et al. Tropical forests structure and diversity: A comparison of methodological choices. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 12, n. 10, 29 out. 2021.

SPIELVOGEL, S.; PRIETZEL, J.; KÖGEL-KNABNER, I. Stand scale variability of topsoil organic matter composition in a high-elevation Norway spruce forest ecosystem. **Geoderma**, v. 267, p. 112–122, abr. 2016.

ŠTURSOVÁ, M. et al. Small-scale spatial heterogeneity of ecosystem properties, microbial community composition and microbial activities in a temperate mountain forest soil. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 92, n. 12, p. f1w185, dez. 2016.

SWENSON, N. G.; ANGLADA-CORDERO, P.; BARONE, J. A. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1707, p. 877–884, 22 mar. 2011.

TABARELLI, M.; PERES, C. A.; MELO, F. P. L. The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. **Biological Conservation**, v. 155, p. 136–140, out. 2012.

TAUBERT, F. et al. Global patterns of tropical forest fragmentation. **Nature**, v. 554, n. 7693, p. 519–522, 14 fev. 2018.

TIAN, J. et al. Soil bacteria with distinct diversity and functions mediates the soil nutrients after introducing leguminous shrub in desert ecosystems. **Global Ecology and Conservation**, v. 31, p. e01841, nov. 2021.

TSHWENE-MAUCHAZA, B.; AGUIRRE-GUTIÉRREZ, J. Climatic Drivers of Plant Species Distributions Across Spatial Grains in Southern Africa Tropical Forests. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 2, 8 nov. 2019.

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; YLI-HALLA, M. Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. **Science**, v. 299, n. 5604, p. 241–244, 10 jan. 2003.

URBAN, M. C. Accelerating extinction risk from climate change. **Science**, v. 348, n. 6234, p. 571–573, maio 2015.

VANCUTSEM, C. et al. Long-term (1990–2019) monitoring of forest cover changes in the humid tropics. **Science Advances**, v. 7, n. 10, 5 mar. 2021.

WEI, T; SIMKO, V. R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix. (Version 0.92), 2021 <<https://github.com/taiyun/corrplot>>.

WICKHAM, H. **ggplot2: Elegant graphics for data analysis**. [s.l.] Springer, 2016.

WIERSMA, Y. F.; URBAN, D. L. Beta Diversity and Nature Reserve System Design in the Yukon, Canada. **Conservation Biology**, v. 19, n. 4, p. 1262–1272, 30 ago. 2005.

WILKINSON, S.; DAVIES, W. J. Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. **Plant, Cell & Environment**, v. 33, n. 4, p. 510–525, 2 abr. 2010.

XU, X. et al. Effects of Potassium Levels on Plant Growth, Accumulation and Distribution of Carbon, and Nitrate Metabolism in Apple Dwarf Rootstock Seedlings. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, 23 jun. 2020.

ZAMBORLINI SAITER, F. et al. Environmental correlates of floristic regions and plant turnover in the Atlantic Forest hotspot. **Journal of Biogeography**, v. 43, n. 12, p. 2322–2331, 15 dez. 2016.

ZAMBRANO, J. et al. The effects of habitat loss and fragmentation on plant functional traits and functional diversity: what do we know so far? **Oecologia**, v. 191, n. 3, p. 505–518, 13 nov. 2019.

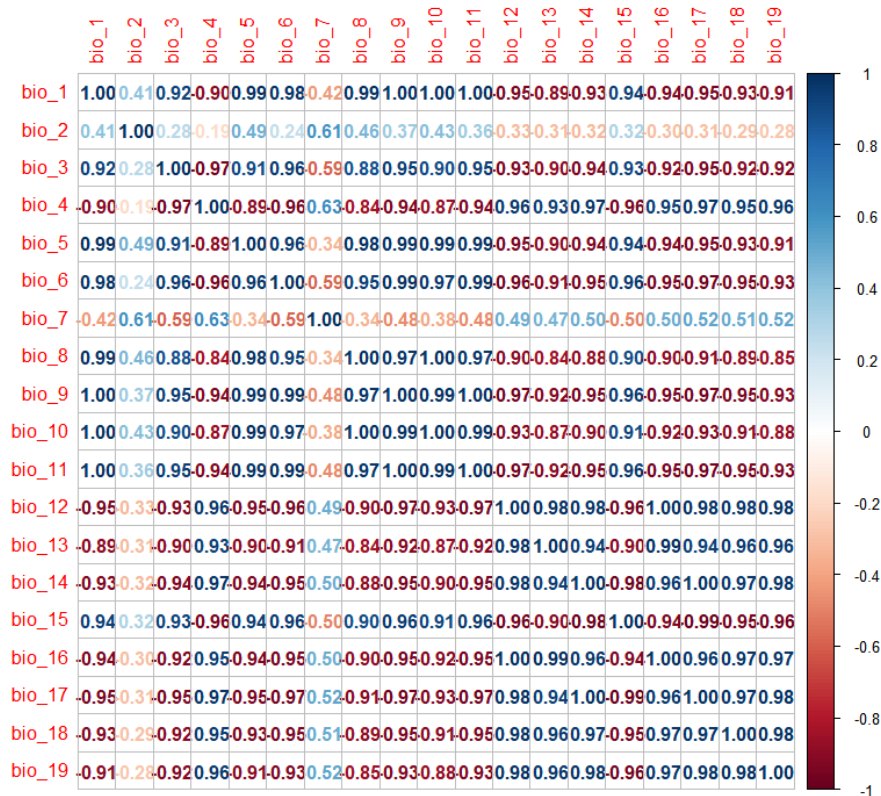
APÊNDICES

APÊNDICE 1 - Resumo dos atributos dos sítios. A média é seguida de \pm desvio padrão para as variáveis com variação intra-sítio (dados em nível de parcelas).

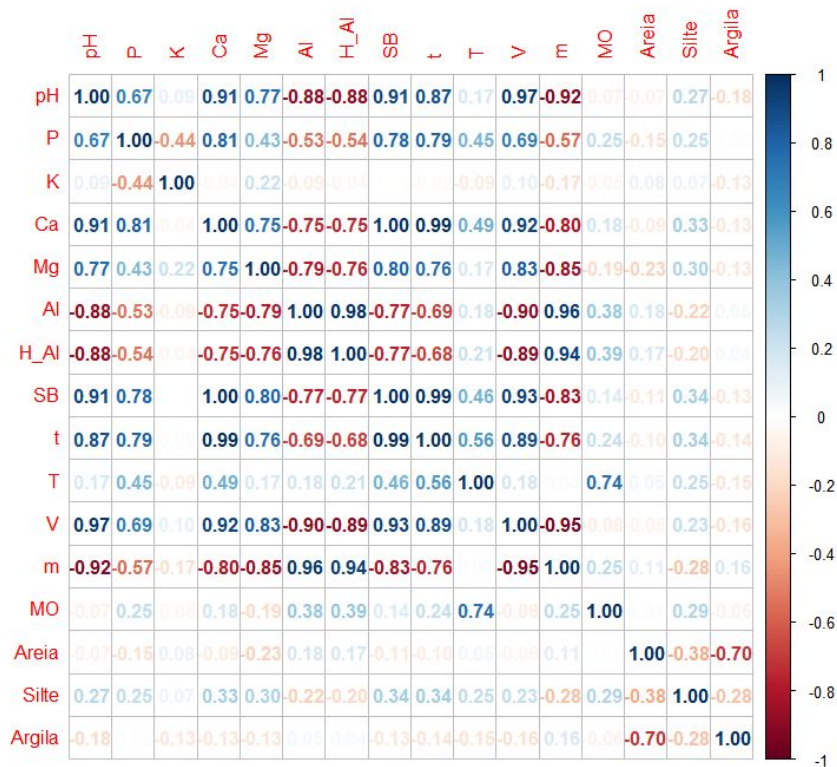
Sítios Estudados																		
Variáveis	BAH-01	BAH-04	BAH-05	BAH-07	BCN-01	BOC-01	BOC-02	BON-01	COQ-01	COQ-02	CRR-01	DEC-01	DEC-02	DEC-03	DEC-04	DEC-05	DEC-06	IBI-01
Latitude	-14.911	-14.327	-14.390	-14.470	-21.241	-22.162	-22.218	-15.302	-21.095	-21.155	-21.612	-14.414	-15.604	-14.544	-14.266	-14.430	-14.492	-21.710
Longitude	-43.715	-43.991	-43.977	-44.188	-43.766	-44.466	-44.539	-44.745	-45.347	-45.471	-44.612	-44.163	-44.677	-44.204	-44.107	-44.492	-44.184	-43.886
Altitude (m)	436	487	622	650	1200	1151	1285	500	850	824	1491	513	507	630	447	541	530	1403
Área do Fragmento	360	70	500	39	90	3	8	19	28	11	35	40	51	49	14	4	178	78
Intervalo (anos)	2014-2022	2016-2022	2016-2022	2002-2009	2006-2011	2004-2009	2001-2018	2011-2017	2006-2019	2002-2013	2000-2018	2004-2020	2007-2020	2004-2017	2011-2010	2004-2020	2004-2020	1995-2019
Tam. Parcela	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	200
Nº de parcelas	15	27	20	60	38	20	26	15	20	25	30	20	30	10	5	5	14	48
Nº de árvores	1422	1394	1471	2925	3044	2343	3066	936	1558	1807	2405	1895	1486	823	238	270	289	4124
Temperatura Média Anual (°C)	24.329	24.612	24.492	23.542	18.729	17.458	16.708	23.321	19.533	20.067	17.167	24.267	23.954	23.733	24.646	23.958	24.146	17.033
Precipitação anual	810	862	840	920	1468	1561	1626	1049	1504	1463	1719	896	998	924	879	990	907	1608
ph	6.017 \pm 0.371	5.906 \pm 0.805	7.365 \pm 0.542	7.053 \pm 0.386	4.400 \pm 0.295	4.620 \pm 0.173	4.400 \pm 0.172	5.980 \pm 0.409	4.665 \pm 0.412	5.216 \pm 0.662	4.097 \pm 0.254	6.405 \pm 0.154	6.22 \pm 0.127	6.99 \pm 0.254	6.34 \pm 0.492	6.82 \pm 0.130	6.493 \pm 0.159	4.25 \pm 0.459
K	149.133 \pm 69.192	76.345 \pm 40.862	174.7945 \pm 68.044	75.012 \pm 28.766	37.289 \pm 18.189	36.350 \pm 11.882	14.731 \pm 7.346	125.567 \pm 54.966	92.100 \pm 52.143	77.920 \pm 32.252	56.967 \pm 19.434	138.1 \pm 11.229	51.168 \pm 19.068	152.4 \pm 21.985	75.2 \pm 29.141	196 \pm 48.435	152.571 \pm 23.316	39.542 \pm 28.129
SB	16.652 \pm 6.743	4.781 \pm 3.544	17.755 \pm 2.519	13.347 \pm 4.102	0.982 \pm 1.149	0.980 \pm 0.408	0.481 \pm 0.155	5.601 \pm 2.795	1.990 \pm 1.862	4.356 \pm 5.307	0.54 \pm 0.104	13.174 \pm 2.215	6.391 \pm 6.109	19.121 \pm 1.510	7.974 \pm 1.518	14.126 \pm 1.273	10.076 \pm 2.171	0.95 \pm 0.789
MO	3.477 \pm 1.082	2.724 \pm 1.261	6.157 \pm 1.778	4.712 \pm 1.463	3.634 \pm 1.316	2.865 \pm 1.367	3.558 \pm 0.782	2.261 \pm 0.809	6.550 \pm 3.018	3.584 \pm 1.156	5.940 \pm 1.902	4.532 \pm 0.687	1.207 \pm 0.220	6.27 \pm 0.793	3.366 \pm 0.458	4.266 \pm 0.916	4.805 \pm 0.637	5.697 \pm 2.896
Areia	41.067 \pm 29.644	78.852 \pm 6.237	30.150 \pm 9.637	52.784 \pm 5.209	45.395 \pm 11.976	54.500 \pm 17.778	51.154 \pm 4.144	70.167 \pm 14.394	44.350 \pm 26.865	19.791 \pm 6.021	64.133 \pm 8.842	29.700 \pm 2.055	70.146 \pm 27.058	40 \pm 2.449	80.8 \pm 7.190	34 \pm 5.787	18.928 \pm 1.491	69.0625 \pm 13.976
Silte	25.833 \pm 12.882	8.000 \pm 4.252	37.700 \pm 7.987	35.647 \pm 6.337	21.158 \pm 14.447	21.050 \pm 11.171	12.231 \pm 3.2778	11.5 \pm 6.684	36.95 \pm 19.362	23.84 \pm 8.500	12.867 \pm 6.937	43.05 \pm 5.093	19.067 \pm 5.349	36.8 \pm 3.910	9 \pm 4.301	23.2 \pm 2.683	25.571 \pm 3.817	13.729 \pm 12.369
Argila	33.1 \pm 18.314	13.148 \pm 2.918	32.15 \pm 4.246	11.373 \pm 4.508	33.474 \pm 9.468	24.450 \pm 8.586	36.615 \pm 5.456	19.333 \pm 7.805	18.700 \pm 11.947	56.370 \pm 9.722	23.000 \pm 6.248	27.250 \pm 5.379	10.466 \pm 3.266	23.2 \pm 3.047	10.2 \pm 3.271	42.8 \pm 6.534	55.5 \pm 4.751	17.688 \pm 7.077

Sítios Estudados																		
Variáveis	ING-01	ITM-01	ITT-01	ITT-02	LUM-01	MDD-01	MON-01	MTR-01	PIE-01	PNP-01	PNP-02	POC-01	POC-03	SUB-01	SUB-02	SUB-03	SUB-04	SUB-05
Latitude	-21.410	-22.354	-21.353	-21.356	-21.485	-21.489	-14.439	-21.607	-21.488	-15.125	-15.058	-21.329	-21.329	-21.221	-21.229	-21.274	-21.220	-21.158
Longitude	-44.893	-44.794	-44.609	-44.616	-44.907	-44.376	-44.429	-44.557	-44.101	-44.149	-44.207	-44.972	-44.972	-44.963	-44.970	-44.882	-44.980	-44.905
Altitude (m)	883	1460	940	950	928	936	1300	1136	675	480	1023	1023	1023	950	920	930	870	820
Área do Fragmento	19	9	5	8	75	24	26	1179	29	682	800	97	90	10	6	11	5	41
Intervalo (anos)	1999-2017	2011-2017	1992-2019	1994-2019	2000-2018	1991-2018	2011-2019	2010-2017	1999-2010	2011-2020	2012-2020	2000-2011	2001-2016	2000-2016	1987-2017	1998-2020	2000-2017	2003-2015
Tam. Parcela	400	400	225	300	400	225	100	400	400	100	400	300	300	400	400	400	400	400
Nº de parcelas	25	25	42	28	32	71	25	30	23	25	26	38	52	126	28	29	24	24
Nº de árvores	3409	1630	2109	1556	3034	1823	2177	2494	1205	2171	2366	1629	2256	4161	6695	2064	1511	1318
Temperatura Média Anual (°C)	19.842	15.775	19.633	19.633	19.829	19.529	23.808	18.975	18.658	24.158	22.933	19.304	19.304	19.638	19.658	19.987	19.871	20.092
Precipitação anual	1540	1672	1580	1580	1529	1504	972	1578	1496	891	919	1583	1583	1573	1567	1571	1554	1603
ph	5 \pm 0.219	4.084 \pm 0.149	4.681 \pm 0.326	4.139 \pm 0.239	5.034 \pm 0.648	5.0612 \pm 0.233	6.787 \pm 0.590	4.313 \pm 0.490	4.687 \pm 0.551	6.561 \pm 0.691	6.092 \pm 0.339	4.315 \pm 0.312	4.5 \pm 0.193	4.631 \pm 0.533	4.175 \pm 0.134	4.604 \pm 0.353	5.090 \pm 0.413	5.296 \pm 0.394
K	53.76 \pm 19.194	54.64 \pm 12.369	93.643 \pm 45.329	47.893 \pm 12.230	79.969 \pm 60.356	29.324 \pm 11.254	155.8 \pm 42.657	62.867 \pm 19.569	78.233 \pm 63.546	83.478 \pm 111.961	25.743 \pm 50.737	56.615 \pm 13.738	46.5 \pm 16.279	57.192 \pm 30.828	36.762 \pm 14.304	36.25 \pm 12.657	52.276 \pm 27.153	28.5 \pm 11.398
SB	1.896 \pm 1.467	0.332 \pm 0.048	1.9 \pm 1.541	0.555 \pm 0.169	2.298 \pm 1.788	0.839 \pm 0.719	15.166 \pm 5.481	1.100 \pm 1.288	3.26 \pm 2.900	11.877 \pm 6.088	6.498 \pm 1.916	0.55 \pm 0.148	0.742 \pm 0.435	2.340 \pm 1.891	0.604 \pm 0.165	2.457 \pm 2.499	4.579 \pm 2.814	1.883 \pm 1.369
MO	3.7 \pm 1.463	5.076 \pm 0.915	4.443 \pm 1.028	3.668 \pm 0.629	3.375 \pm 1.083	3.010 \pm 0.733	3.860 \pm 1.109	4.43 \pm 1.834	4.0367 \pm 0.785	5.204 \pm 2.938	2.820 \pm 0.758	6.758 \pm 2.024	4.374 \pm 1.077	2.546 \pm 0.662	5.690 \pm 0.740	3.971 \pm 0.594	4.121 \pm 0.797	2.85 \pm 0.820
Areia	49.08 \pm 18.158	37.08 \pm 7.444	34.452 \pm 3.141	30.014 \pm 5.074	33.597 \pm 12.344	46.028 \pm 18.746	38.84 \pm 13.673	67.233 \pm 8.190	31.067 \pm 7.629	35.696 \pm 15.816	43.28 \pm 4.739	42 \pm 6.711	51.184 \pm 7.005	49.25 \pm 9.776	27.508 \pm 8.572	33.321 \pm 11.948	21.655 \pm 8.291	44.792 \pm 15.407
Silte	23.96 \pm 10.501	11.6 \pm 3	31.333 \pm 2.281	22.521 \pm 3.272	35.844 \pm 7.144	25.324 \pm 14.612	23.2 \pm 5.148	11.767 \pm 6.191	51.1 \pm 10.128	31.261 \pm 9.664	31 \pm 3.764	34.846 \pm 5.097	27.711 \pm 6.311	15.288 \pm 5.958	13.095 \pm 9.056	30.25 \pm 7.825	26.621 \pm 5.348	30.167 \pm 13.474
Argila	26.96 \pm 9.423	51.32 \pm 6.551	34.190 \pm 4.634	46.898 \pm 5.968	30.565 \pm 8.238	28.366 \pm 6.172	37.96 \pm 6.242	21 \pm 4.275	17.833 \pm 5.427	33.044 \pm 9.622	25.72 \pm 4.605	23.158 \pm 4.739	21.105 \pm 6.168	35.462 \pm 10.371	59.397 \pm 8.619	36.429 \pm 6.763	51.724 \pm 7.587	25.042 \pm 7.743

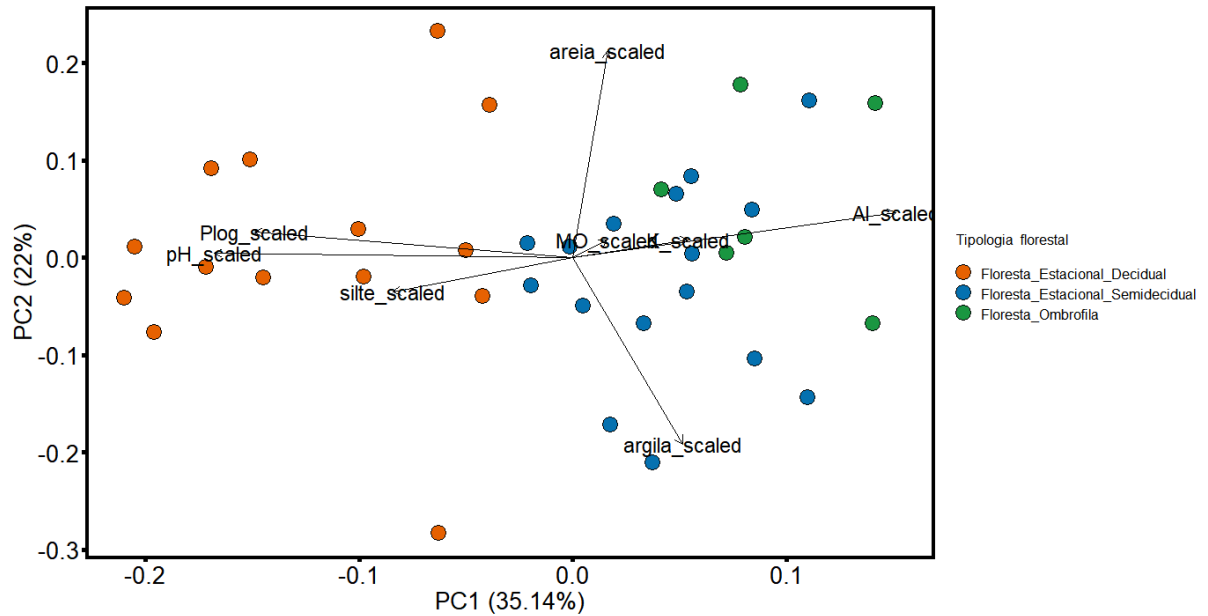
APÊNDICE 2 - Matriz de correlação entre preditores climáticos no nível de parcela. BIO1 = Temperatura Média Anual; BIO2 = Intervalo Diurno Médio (Média mensal (temperatura máxima - temperatura mínima); BIO3 = Isotermidade (BIO2/BIO7) (×100); BIO4 = Sazonalidade de temperatura (desvio padrão ×100) BIO5 = Temperatura máxima do mês mais quente; BIO6 = Temperatura mínima do mês mais frio; BIO7 = Faixa anual de temperatura (BIO5-BIO6); BIO8 = Temperatura Média do Quarto Mais Úmido; BIO9 = Temperatura Média do Trimestre Mais Seco; BIO10 = Temperatura Média do Trimestre Mais Quente; BIO11 = Temperatura Média do Bairro Mais Frio; BIO12 = Precipitação Anual; BIO13 = Precipitação do mês mais chuvoso; BIO14 = Precipitação do mês mais seco; BIO15 = Sazonalidade da Precipitação (Coeficiente de Variação); BIO16 = Precipitação do trimestre mais úmido; BIO17 = Precipitação do Bairro Mais Seco; BIO18 = Precipitação do trimestre mais quente; BIO19 = Precipitação do Bairro Mais Frio.



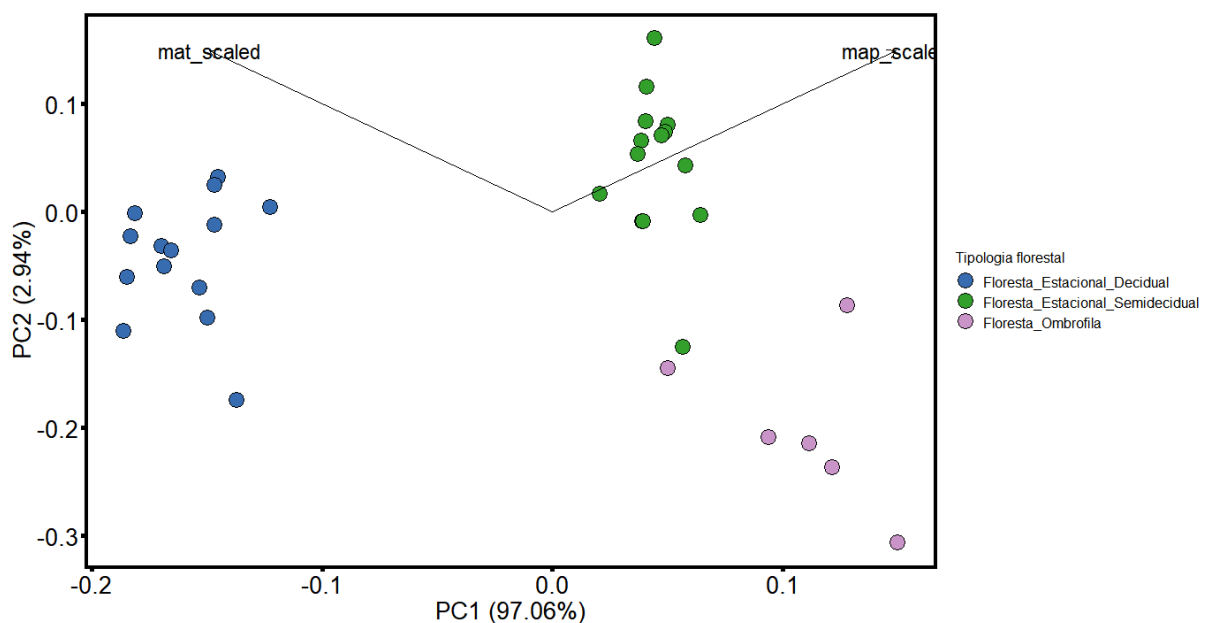
APÊNDICE 3 - Matriz de correlação entre preditores no nível de parcela. pH em água (pH), fósforo (mg/cm³) (P), potássio (mg/cm³) (K), cálcio (cmol/dm³) (Ca), magnésio (cmol/dm³) (Mg), alumínio (cmol/dm³) (Al), acidez potencial (cmol/dm³) (H_Al), soma de bases (cmol/dm³)(SB), capacidade de troca de cátions efetiva (cmol/dm³) (t), capacidade de troca de cátions a pH 7,0 (T), percentagem de saturação por bases (V%), percentagem de saturação por alumínio (m%), matéria orgânica (dag/kg) (MO), percentagem de areia (dag/kg) (areia %), percentagem de silte (dag/kg) (silte %) e percentagem de argila (dag/kg) (argila %).



APÊNDICE 4 - Análise de Componentes Principais (PCA) para os atributos edáficos das unidades amostrais em um gradiente ambiental nas Florestas Tropicais do estado de Minas Gerais, Brasil. Proporção de variação explicada pelos 2 eixos em conjunto: 57.14%



APÊNDICE 5 - Análise de Componentes Principais (PCA) para os atributos climáticos dos sítios amostrados em um gradiente ambiental nas Florestas Tropicais do estado de Minas Gerais, Brasil. Proporção de variação explicada pelos 2 eixos em conjunto: 100%



APÊNDICE 6 - Esta tabela mostra as variáveis contidas na média de modelos lineares de efeitos mistos e suas estimativas médias condicionais (Estimate), erros padrão (Std. Error), erros padrão ajustados (SE Ajusted), valores z e Valores-p; e o R^2 marginal (variância explicada pelos efeitos fixos) do modelo global. Os modelos lineares de efeitos mistos foram ajustados com com parcelas (n=858) aninhados em fragmentos florestais (n=36). Nota: Somente clima fixado na seleção de modelos.

Marginal $R^2 = 18.3\%$					
	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-3.06867	0.15096	0.15289	20.072	< 2e-16 ***
shape_scaled	0.39392	0.1489	0.15039	2.619	0.00881 **
clim_pc1_scaled	0.32029	0.16496	0.16678	1.92	0.05480 .
soil_pc5_scaled	-0.30606	0.15492	0.15694	1.95	0.05115 .
sizelog_scaled	0.12455	0.14974	0.15169	0.821	0.4116
soil_pc2_scaled	0.08395	0.1438	0.14568	0.576	0.56446

Signif. codes: 0'***' 0.001'**' 0.01*' 0.05.' 0.1'

APÊNDICE 7 - Esta tabela mostra as variáveis contidas na média de modelos lineares de efeitos mistos e suas estimativas médias condicionais (Estimate), erros padrão (Std. Error), valores t e Valores-p; e o R^2 marginal (variância explicada pelos efeitos fixos) do modelo global. Os modelos lineares de efeitos mistos foram ajustados com com parcelas (n=858) aninhados em fragmentos florestais (n=36). Nota: Solo e clima fixados na seleção de modelos.

Marginal $R^2 = 18.3\%$				
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-3.06859	0.15763	-19.467	2.25e-15 ***
sizelog_scaled	0.0729	0.16147	0.451	0.65553
shape_scaled	0.48029	0.16201	2.965	0.00594 **
clim_pc1_scaled	0.34813	0.16915	2.058	0.05051 .
soil_pc2_scaled	0.10255	0.15179	0.676	0.50532
soil_pc3_scaled	0.08881	0.14364	0.618	0.54224
soil_pc4_scaled	0.02791	0.13584	-0.205	0.83882
soil_pc5_scaled	0.32558	0.17118	-1.902	0.06874 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

APÊNDICE 8 - A tabela apresenta *loadings* de uma Análise de Componentes Principais (PCA) com variáveis climáticas. Os componentes principais (PCs) capturam padrões de variação nos dados. *Loadings* positivos e negativos representam a força e a direção da correlação entre as variáveis originais e cada PC.

	loadings
	PC1
mat_scaled	-0.707
map_scaled	0.707

APÊNDICE 9 - A tabela apresenta *loadings* de uma Análise de Componentes Principais (PCA) com variáveis edáficas. Os componentes principais (PCs) capturam padrões de variação nos dados. *Loadings* positivos e negativos representam a força e a direção da correlação entre as variáveis originais e cada PC.

	loadings				
	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
pH_scaled	-0.571	0.017	0.087	-0.045	0.252
Plog_scaled	-0.506	0.091	-0.332	-0.133	0.212
K_scaled	0.184	0.064	0.508	0.424	0.689
Al_scaled	0.514	0.157	-0.292	0.158	-0.119
MO_scaled	0.055	0.062	-0.724	0.335	0.420
areia_scaled	0.055	0.722	0.013	-0.204	0.065
silte_scaled	-0.287	-0.120	0.005	0.740	-0.393
argila_scaled	0.176	-0.651	-0.120	-0.271	0.260