

ALINE ARAÚJO FARIAS

**MODELAGEM DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS DE MATA ATLÂNTICA
UTILIZANDO A ESTATÍSTICA BAYESIANA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

Orientador: Carlos Moreira M. Eleto Torres

Coorientador: Carlos Pedro B. Soares

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2022**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

F224m Farias, Aline Araújo, 1991-
2022 Modelagem de florestas secundárias de Mata Atlântica
utilizando a estatística bayesiana / Aline Araújo Farias. – Viçosa,
MG, 2022.

1 tese eletrônica (123 f.): il. (algumas color.).

Inclui apêndice.

Orientador: Carlos Moreira Miquelino Elete Torres.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Engenharia Florestal, 2022.

Inclui bibliografia.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2023.063>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Florestas tropicais - Crescimento. 2. Biomassa florestal.
3. Biodiversidade florestal. 4. Teoria bayesiana de decisão
estatística. I. Torres, Carlos Moreira Miquelino Elete, 1987-.
II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Engenharia
Florestal. Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal.
III. Título.

GFDC adapt. CDD 22. ed. 634.918169

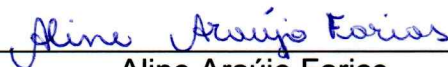
ALINE ARAÚJO FARIAS

**MODELAGEM DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS DE MATA ATLÂNTICA
UTILIZANDO A ESTATÍSTICA BAYESIANA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 01 de dezembro de 2022.

Assentimento:



Aline Araújo Farias
Autora



Carlos Moreira Miquelino Eleto Torres
Orientador

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pela Sua presença e por guiar a minha vida.

Agradeço ao meu esposo Elizeu pelos incentivos, conselhos e carinho durante o doutorado.

Agradeço aos meus pais: a minha mãe pela sabedoria e amor que nos destinou; e ao meu pai pelos bons exemplos.

Agradeço às minhas irmãs, Janaína e Adrielly, por me amar e me compreender.

À Josiane Freitas pela amizade e por todo o suporte desde que nos conhecemos.

Agradeço aos meus familiares, em especial aos meus avós pelo exemplo de vida simples e saudável junto à natureza.

Ao meu orientador Carlos Eleto Torres pelo ambiente de trabalho agradável e profissional que nos proporciona e por compartilhar seus conhecimentos com generosidade e dedicação.

Aos professores Carlos Pedro Boechat e Helio Garcia Leite (HGL) pela orientação e diligência.

Às professoras Camila Azevedo (UFV) e Sabrina Russo (Universidade de Nebraska) pelos ensinamentos e apoio.

Aos membros da banca examinadora pela disponibilidade e pelas sugestões para aperfeiçoamento da tese.

Aos meus colegas de laboratório, a citar alguns: Ana, Aguida, Fernanda, Ivaldo, Samuel, Lucas, Paulinha, Otávio e Mindaye.

Às minhas professoras de Música por me ensinarem uma linguagem que deixa os nossos dias mais leves e agradáveis.

À tia Irene pelos ensinamentos desde a minha infância.

À tia Helena, à Silvony, Simone, Jordânia e ao meu cunhado Elias por iniciarem a trajetória acadêmica em nossa cidade.

Ao Grupo de Estudos em Economia Ambiental (GEEA) pelas discussões e por ampliar meu repertório com temas de relevância social, mental e ecológica.

À Universidade Federal de Viçosa, ao Departamento de Engenharia Florestal e ao Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal pela estrutura e todo o suporte.

Aos funcionários do DEF, em especial ao Alexandre, Dilson e Francisco, pela eficiência e prontidão em nos ajudar.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo financiamento da bolsa de estudos.

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

A todos que contribuíram de forma direta ou indireta para esta pesquisa:

Meu muito obrigada!

*“As árvores nos ensinam a conduzir as nossas raízes em terra firme,
se quisermos sobreviver às tempestades”.*

Aline Araújo

RESUMO

FARIAS, Aline Araújo, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, dezembro de 2022. **Modelagem de florestas secundárias de Mata Atlântica utilizando a estatística bayesiana.** Orientador: Carlos Moreira Miquelino Eleto Torres. Coorientador: Carlos Pedro Boechat Soares.

Os remanescentes secundários da Mata Atlântica (MA) são essenciais à manutenção e à conservação da biodiversidade no Brasil. Porém, há um desconhecimento dos fatores que impulsionam sua dinâmica e processos demográficos. A estatística bayesiana pode ser eficaz no estudo de sistemas complexos e heterogêneos nesses habitats fragmentados. Assim, o objetivo principal foi identificar os fatores que influenciam os atributos de árvores e espécies da MA por meio da abordagem bayesiana. A tese foi dividida em três capítulos abordando o crescimento (Capítulo 1), a biomassa (Capítulo 2) e a riqueza de espécies (Capítulo 3). Os modelos foram desenvolvidos por grupos ecológicos para avaliar a resposta de árvores em sete fragmentos da Mata Atlântica em Minas Gerais, Brasil. O efeito de variáveis ambientais e antrópicas, área e borda do fragmento (medidos pelo tamanho da floresta, perímetro e razão perímetro-área) foram estimados para os indivíduos e grupos ecológicos. O estudo revelou que as pioneiras crescem melhor em solos com maior teor de nutrientes e menor acidez, enquanto as espécies exigentes ou tolerantes à sombra preferem solos mais alcalinos com maior teor de cálcio e nutrientes. Os principais fatores afetando a biomassa foram variáveis relacionadas à fragmentação (ex.: área e razão de borda), que são mais prejudiciais às árvores de sucessão tardia. A riqueza de espécies pioneiras foi maior em fragmentos com maior perímetro, menor teor de alumínio e em estágios iniciais de sucessão. Em contraste, o número de espécies de sucessão tardia, principais contribuintes aos estoques de biomassa e ao avanço da sucessão florestal, foi maior em fragmentos grandes e de menor perímetro. O histórico de uso menos intensivo do solo favoreceu tanto pioneiras quanto grupos de sucessão mais avançada. Nossos resultados permitem entender as respostas de árvores e grupos de espécies às interferências ambientais e antrópicas, ao mesmo tempo que confirma a eficácia dos modelos bayesianos para a análise de atributos da MA. Esse método pode ser utilizado para a elaboração de planos de recuperação florestal e gestão dos fatores atuando em habitats fragmentados.

Palavras-chave: Florestas neotropicais. Biomassa florestal. Riqueza. Crescimento.

ABSTRACT

FARIAS, Aline Araújo, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, December, 2022.
Modeling secondary forests of the Atlantic rainforest using Bayesian statistics.
Advisor: Carlos Moreira Miquelino Eleto Torres. Co-advisor: Carlos Pedro Boechat Soares.

The secondary remnants of the Atlantic Forest (AF) are essential for the maintenance and conservation of biodiversity in Brazil. However, there is a lack of knowledge about the factors driving its dynamics and demographic processes. Bayesian statistics can be effective in studying complex and heterogeneous systems in these fragmented habitats. Therefore, the main objective was to identify the factors that influence the attributes of the trees and species of AF through the Bayesian approach. The thesis was divided into three chapters dealing with growth (Chapter 1), biomass (Chapter 2), and species richness (Chapter 3). The models were developed by ecological groups to evaluate the response of trees in seven fragments of the Atlantic Forest in Minas Gerais, Brazil. The effects of environmental and anthropogenic variables, area, and fragment edge (measured by forest size, perimeter, and perimeter-area ratio) were estimated for individuals and ecological groups. The study found that pioneer species grew better on soils with higher nutrient content and lower acidity, while demanding or shade-tolerant species preferred more alkaline soils with higher calcium and nutrient content. The most important factors affecting biomass were variables related to fragmentation (e.g., area and edge ratio), which are more detrimental to late successional trees. Pioneer species richness was higher in fragments with larger perimeter, lower aluminum content, and in early successional stages. In contrast, the number of late successional species, which contribute most to biomass stocks and forest succession progression, was higher in large and smaller-perimeter fragments. Less intensive land use benefited both pioneer and advanced successional groups. Our results allow us to understand the responses of trees and species groups to environmental and anthropogenic interferences while confirming the effectiveness of Bayesian models for analyzing AF attributes. This method can be used to develop forest recovery plans and to manage factors operating in fragmented habitats.

Keywords: Neotropical forests. Forest biomass. Richness. Growth.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	10
CAPÍTULO I: Efeito dos fatores ambientais e antrópicos sobre o crescimento de grupos ecológicos de árvores da Mata Atlântica brasileira	16
CAPÍTULO II: Variáveis ambientais e antrópicas impactam de forma diferenciada a biomassa de grupos ecológicos de árvores da Mata Atlântica.....	47
CAPÍTULO III: Fatores antrópicos, climáticos e edáficos alteram a riqueza de espécies de grupos ecológicos na Mata Atlântica	80
CONCLUSÕES GERAIS.....	107
APÊNDICE A – CAPÍTULOS I, II E III	108

INTRODUÇÃO GERAL

As florestas neotropicais são ricas em espécies endêmicas (Myers et al., 2000) e importantes prestadoras de serviços ecossistêmicos (Rozendaal et al., 2019; Shimamoto et al., 2018), mas têm sido submetidas a intenso desmatamento e modificações devido principalmente às atividades antrópicas (Ribeiro et al., 2019; Solórzano et al., 2021). A redução em área (Aguirre-Jaimes et al., 2021; Liu et al., 2019), as alterações microclimáticas nas bordas (Magnago et al., 2015; McNichol et al., 2022), a menor migração de espécies e dispersão de sementes (Coelho et al., 2022; Tabarelli et al., 2012), devido à fragmentação, têm conduzido à perda de biodiversidade em florestas secundárias, como a Mata Atlântica (MA).

O contexto antropogênico (ex.: histórico de uso da terra e idade de abandono) e as condições ambientais (ex.: clima, solo e topografia) têm conduzindo a sucessão (Dalmaso et al., 2020; Souza et al., 2021), a riqueza e a composição de espécies na MA (Liebsch et al., 2008; Ribeiro et al., 2019). Em geral, observa-se o favorecimento de espécies de sucessão precoce, ex.: pioneiras, em detrimento de espécies de sucessão tardia, como as tolerantes à sombra (Aguirre-Jaimes et al., 2021; Liu et al., 2019).

A sucessão em florestas secundárias é o resultado da combinação de processos demográficos (recrutamento, crescimento e mortalidade) e mecanismos atuando no ecossistema em diferentes escalas espaciais e temporais (Jakovac et al., 2021). Estudar os fatores ambientais e antrópicos conduzindo as trajetórias sucessionais permite mediar os planos de recuperação e conservação (Jakovac et al., 2021; Liu et al., 2019; Souza et al., 2021) e o manejo dessas florestas (Bieng et al., 2021). Se o interesse é priorizar ações de conservação, estimativas confiáveis de riqueza de espécies e os fatores que atuam em seus padrões de ocorrência desempenham um papel fundamental (Zipkin et al., 2009).

Apesar da relevância da biomassa em florestas tropicais devido a assimilação e acúmulo de carbono durante a fotossíntese (Raihan et al., 2019), a maioria dos estudos têm sido voltados para a região amazônica em florestas com características específicas: solos de baixa fertilidade, espécies de vida longa e elevada biomassa aérea (Poorter et al., 2017). Entretanto, conhecer os fatores impulsionando a biomassa florestal na Mata Atlântica direcionará as intervenções de restauração para

atingir metas de redução de carbono ou atender a legislação ambiental de um país (Coelho et al., 2022).

Estudar os fatores atuando em sistemas complexos, como as florestas naturais, exige métodos de modelagem mais eficientes, coerentes e que capte a heterogeneidade do ecossistema. A estatística bayesiana, por exemplo, oferece diversas vantagens sobre a estatística clássica como: baseia-se em uma única ferramenta (o teorema de Bayes) (Bolstad, 2004), utiliza informações subjetivas disponíveis sobre o processo em estudo por meio da distribuição de probabilidade *a priori* (Gelman et al., 2013; Salles et al., 2019), permite inferências probabilísticas sobre os parâmetros (Migon et al., 2015) e apresenta intervalos de credibilidade mais estreitos e, conseqüentemente, mais precisos (Bolstad, 2004). Além disso, a abordagem bayesiana permite a análise de dados mesmo quando esses são escassos, por exemplo: observações de espécies raras ou ameaçadas (Zipkin et al., 2009). Entretanto, o maior desafio da estatística bayesiana é a resolução de integrais complexas e de difícil integração; sendo necessário algoritmos computacionais (ex.: Amostrador de Gibbs e o algoritmo Metropolis-Hasting) para obter uma amostra aleatória, aproximada, da distribuição *a posteriori*, sem ter que avaliá-la completamente (Bolstad, 2004).

Assim, a estatística bayesiana pode ser uma alternativa para obtenção de estimativas mais precisas (Lu et al., 2019; Pavlou et al., 2016; Zipkin et al., 2009) e de melhores interpretações dos fatores conduzindo o crescimento, a biomassa e a riqueza de espécies da MA. Portanto, o objetivo deste estudo foi analisar os fatores que mais fortemente influenciam o crescimento, a biomassa das árvores e a riqueza de espécies para fragmentos florestais de Mata Atlântica por meio da estatística bayesiana. O trabalho foi dividido em capítulos, conforme a seguir:

Capítulo 1: Efeito dos fatores ambientais e antrópicos sobre o crescimento de grupos ecológicos de árvores da Mata Atlântica brasileira.

Capítulo 2: Variáveis ambientais e antrópicas impactam de forma diferenciada a biomassa de grupos ecológicos de árvores da Mata Atlântica.

Capítulo 3: Ações antrópicas e seus efeitos climáticos e edáficos alteram a riqueza de espécies de grupos ecológicos na Mata Atlântica.

Referências bibliográficas

- Aguirre-Jaimes, A., López-Acosta, J.C., Dirzo, R., Aguirre-Jaimes, A., López-Acosta, J.C., Dirzo, R., 2021. Tropical rainforest fragmentation affects plant species richness, composition and abundance depending on plant-size class and life history. *Bot. Sci.* 99, 92–103. <https://doi.org/10.17129/BOTSCI.2679>
- Bieng, M.A.N., Souza Oliveira, M., Roda, J.M., Boissière, M., Hérault, B., Guizol, P., Villalobos, R., Sist, P., 2021. Relevance of secondary tropical forest for landscape restoration. *For. Ecol. Manage.* 493, 119265. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2021.119265>
- Bolstad, W.M., 2004. Introduction to Bayesian Statistics. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ, USA. <https://doi.org/10.1002/047172212X>
- Coelho, A.J.P., Matos, F.A.R., Villa, P.M., Heringer, G., Pontara, V., Almado, R. de P., Meira-Neto, J.A.A., 2022. Multiple drivers influence tree species diversity and above-ground carbon stock in second-growth Atlantic forests: Implications for passive restoration. *J. Environ. Manage.* 318, 115588. <https://doi.org/10.1016/J.JENVMAN.2022.115588>
- Dalmaso, C.A., Marques, M.C.M., Higuchi, P., Zwiener, V.P., Marques, R., 2020. Spatial and temporal structure of diversity and demographic dynamics along a successional gradient of tropical forests in southern Brazil. *Ecol. Evol.* 10, 3164–3177. <https://doi.org/10.1002/ECE3.5816>
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Dunson, D.B., Vehtari, A., Rubin, D.B., 2013. Bayesian Data Analysis, 3rd ed, Bayesian Data Analysis. Chapman and Hall/CRC, New York. <https://doi.org/10.1201/B16018>
- Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Crouzeilles, R., Peña-Claros, M., Mesquita, R.C.G., Bongers, F., 2021. The role of land-use history in driving successional pathways and its implications for the restoration of tropical forests. *Biol. Rev.* 96, 1114–1134. <https://doi.org/10.1111/BRV.12694>
- Kruschke, J.K., 2015. Doing Bayesian data analysis : a tutorial with R, JAGS, and Stan, 2nd ed. Academic Press.
- Liebsch, D., Marques, M.C.M., Goldenberg, R., 2008. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. *Biol. Conserv.* 141, 1717–1725. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2008.04.013>

- Liu, J., Coomes, D.A., Hu, G., Liu, J., Yu, J., Luo, Y., Yu, M., 2019. Larger fragments have more late-successional species of woody plants than smaller fragments after 50 years of secondary succession. *J. Ecol.* 107, 582–594. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13071>
- Lu, L., Wang, H., Chhin, S., Duan, A., Zhang, J., Zhang, X., 2019. A Bayesian Model Averaging approach for modelling tree mortality in relation to site, competition and climatic factors for Chinese fir plantations. *For. Ecol. Manage.* 440, 169–177. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.003>
- Magnago, L.F.S., Rocha, M.F., Meyer, L., Martins, S.V., Meira-Neto, J.A.A., 2015. Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. *Biodivers. Conserv.* 24, 2305–2318. <https://doi.org/10.1007/S10531-015-0961-1/FIGURES/3>
- McNichol, B.H., Wang, R., Hefner, A., Helzer, C., McMahon, S.M., Russo, S.E., 2022. Topographically driven microclimatic gradients shape patterns of forest structure, diversity, and composition at a forest-grassland transition zone. *bioRxiv* 2022.09.15.508106. <https://doi.org/10.1101/2022.09.15.508106>
- Migon, H., Gamerman, D., Louzada, F., 2015. *Statistical Inference: An Integrated Approach*, 2nd ed. Chapman and Hall/CRC.
- Myers, N., Mittermeyer, R.A., Mittermeyer, C.G., Fonseca, G.A.B. da, Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Pavlou, M., Ambler, G., Seaman, S., De Iorio, M., Omar, R.Z., 2016. Review and evaluation of penalised regression methods for risk prediction in low-dimensional data with few events. *Stat. Med.* 35, 1159–1177. <https://doi.org/10.1002/sim.6782>
- Poorter, L., van der Sande, M.T., Arets, E.J.M.M., Ascarrunz, N., Enquist, B., Finegan, B., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazzei, L., Meave, J.A., Muñoz, R., Nytch, C.J., de Oliveira, A.A., Pérez-García, E.A., Prado-Junior, J., Rodríguez-Velázquez, J., Ruschel, A.R., Salgado-Negret, B., Schiavini, I., Swenson, N.G., Tenorio, E.A., Thompson, J., Toledo, M., Uriarte, M., Hout, P. van der, Zimmerman, J.K., Peña-Claros, M., 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26, 1423–1434. <https://doi.org/10.1111/GEB.12668>
- Raihan, A., Begum, R.A., Mohd Said, M.N., Abdullah, S.M.S., 2019. A Review of Emission Reduction Potential and Cost Savings through Forest Carbon

- Sequestration. *Asian J. Water, Environ. Pollut.* 16, 1–7.
<https://doi.org/10.3233/AJW190027>
- Ribeiro, J.C.T., Nunes-Freitas, A.F., Fidalgo, E.C.C., Uzêda, M.C., 2019. Forest fragmentation and impacts of intensive agriculture: Responses from different tree functional groups. *PLoS One* 14, e02127255.
<https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0212725>
- Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Aide, T.M., Alvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T. V., Brancalion, P.H.S., Cabral, G.A.L., Calvo-Rodriguez, S., Chave, J., César, R.G., Chazdon, R.L., Condit, R., Dallinga, J.S., De Almeida-Cortez, J.S., De Jong, B., De Oliveira, A., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Dutrieux, L.P., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., García, H., Gonzalez, N., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Hubbell, S., Jakovac, C.C., Hernández, A.J., Junqueira, A.B., Kennard, D., Larpin, D., Letcher, S.G., Licona, J.C., Lebrija-Trejos, E., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R.C.G., Mora, F., Müller, S.C., Muñoz, R., De Oliveira Neto, S.N., Norden, N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Ortiz-Malavassi, E., Ostertag, R., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Aguilar-Cano, J., Rodriguez-Buritica, S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Romero, M.A., Ruíz, J., Sanchez-Azofeifa, A., De Almeida, A.S., Silver, W.L., Schwartz, N.B., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., De Sá Sampaio, E.V., Van Breugel, M., Van Der Wal, H., Martins, S.V., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Villa, P., Williamson, G.B., Zanini, K.J., Zimmerman, J., Poorter, L., 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Sci. Adv.* 5, 23.
https://doi.org/10.1126/SCIADV.AAU3114/SUPPL_FILE/AAU3114_SM.PDF
- Salles, T.T., Nogueira, D.A., Beijo, L.A., Silva, L.F. da, 2019. Bayesian approach and extreme value theory in economic analysis of forestry projects. *For. Policy Econ.* 105, 64–71. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2019.05.021>
- Shimamoto, C.Y., Padial, A.A., Rosa, C.M. da, Marques, M.C.M., 2018. Restoration of ecosystem services in tropical forests: A global meta-analysis. *PLoS One* 13, e0208523. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0208523>
- Solórzano, A., Assis Brasil, L.S.C. de, Oliveira, R.R. de, 2021. The Atlantic Forest Ecological History: From Pre-colonial Times to the Anthropocene, *The Atlantic*

Forest. Springer, Cham, Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7_2

Souza, C.R., Maia, V.A., Aguiar-Campos, N. de, Santos, A.B.M., Rodrigues, A.F., Farrapo, C.L., Gianasi, F.M., Paula, G.G.P. d., Fagundes, N.C.A., Silva, W.B., Santos, R.M., 2021. Long-term ecological trends of small secondary forests of the atlantic forest hotspot: A 30-year study case. *For. Ecol. Manage.* 489, 119043. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2021.119043>

Tabarelli, M., Santos, B.A., Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P.L. de, 2012. Secondary forests as biodiversity repositories in human-modified landscapes: insights from the Neotropics Florestas secundárias como repositórios de biodiversidade em paisagens antrópicas: evidências dos neotrópicos. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat* 7, 319–328.

Zipkin, E.F., Dewan, A., Andrew Royle, J., 2009. Impacts of forest fragmentation on species richness: A hierarchical approach to community modelling. *J. Appl. Ecol.* 46, 815–822. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01664.x>

CAPÍTULO I: Efeito dos fatores ambientais e antrópicos sobre o crescimento de grupos ecológicos de árvores da Mata Atlântica brasileira

1. Introdução

A Mata Atlântica (MA) apresenta papel crucial na manutenção dos serviços ecossistêmicos (Silva et al., 2020). O bioma detém 28% de cobertura vegetal remanescente que estocam carbono e neutralizam o CO₂ emitido, principalmente, por seres humanos (Uller et al., 2019), fornecem serviços hidrológicos (Mello et al., 2018), produtos florestais madeireiros e não madeireiros (Novello et al., 2018; Souza et al., 2016) e servem de habitat para milhares de espécies de animais e vegetais (Rezende et al., 2018). A MA é composta principalmente por fragmentos florestais secundários com baixa conectividade, inseridos em paisagens agrícolas e suscetíveis a efeitos de borda e perturbações antrópicas (Rezende et al., 2018; Souza et al., 2021).

A MA tem sido transformada desde as primeiras interações humanas, com a extinção da megafauna, passando pela agricultura de derrubada e queimadas até o período colonial e pós-colonial, resultando em uma paisagem fragmentada (Solórzano et al., 2021). Entretanto, a sucessão em florestas tropicais, que é resultado de processos demográficos (recrutamento, crescimento e mortalidade), é fortemente influenciada por históricos recentes de distúrbios (Dalmaso et al., 2020; Souza et al., 2021) e por variáveis ambientais como: características físicas e químicas dos solos (Capellesso et al., 2020; van der Sande et al., 2017), eventos de seca extrema, que causam alta mortalidade principalmente de espécies pioneiras (Rocha et al., 2020) e luminosidade; afetando principalmente as árvores exigentes de luz, como as recrutas (Poorter et al., 2017; van der Sande et al., 2017).

As condições ambientais e antrópicas influenciam de forma diferenciada a dinâmica de florestas tropicais (van der Sande et al., 2017; Zhou et al., 2021). As espécies pioneiras e infestantes, por exemplo, beneficiam-se do aumento da disponibilidade de luz resultante da fragmentação florestal (Liebsch et al., 2008). Enquanto as espécies de sucessão tardia são prejudicadas com o aumento de níveis de fósforo nos solos e com os impactos da fragmentação, como redução de tamanho e isolamento dos fragmentos (Ribeiro, 2019). Além disso, os fatores antrópicos (como o histórico do uso da terra e a idade de abandono) têm afetado mais a composição florística e a estrutura das florestas secundárias nos primeiros anos de sucessão em comparação com outros fatores bióticos e abióticos (Holz et al., 2009; Jakovac et al., 2021).

Estudar os fatores atuando em sistemas complexos, como as florestas naturais, tem sido um desafio devido à sua heterogeneidade e variabilidade temporal e espacial (Fien et al., 2019; van der Sande et al., 2018). Neste contexto, a estatística bayesiana facilita a nossa compreensão da MA ao fornecer maior precisão e melhor interpretação dos fatores conduzindo a dinâmica das suas florestas, em relação às abordagens tradicionais de predição de variáveis. A análise bayesiana consiste em identificar os dados relevantes para a pesquisa (a escala de medição desses dados, a variável de resposta e os preditores) (1), definir um modelo descritivo com parâmetros significativos e adequados a proposta teórica da análise (2), especificar a distribuição *a priori* dos parâmetros (3), verificar se a distribuição *a posteriori* é adequada aos dados e interpretá-la com base no comportamento do fenômeno em estudo (4) (Krusckle, 2015).

Assim, o objetivo principal foi identificar os fatores que mais fortemente influenciam o crescimento das árvores para fragmentos florestais de Mata Atlântica por meio da estatística bayesiana. Especificamente, as seguintes questões foram respondidas: quais variáveis ambientais e antrópicas afetam o crescimento dos fustes de cada grupo ecológico? E quais as possíveis razões para esses fatores limitarem o crescimento do grupo ecológico?

2. Material e métodos

2.1. Áreas de estudo

Sete fragmentos de Mata Atlântica localizados em Minas Gerais, Brasil foram analisados (Figura 1). Todas as áreas pertencem à região fitoecológica da Floresta Estacional Semidecidual (IBGE, 2012; Veloso et al., 1991). A precipitação anual varia de 701 a 1737 mm.ano⁻¹, a elevação de 242 a 1169 m acima do nível do mar e o declive de 2,97 a 65,81% em todos os locais (Tabela S1).

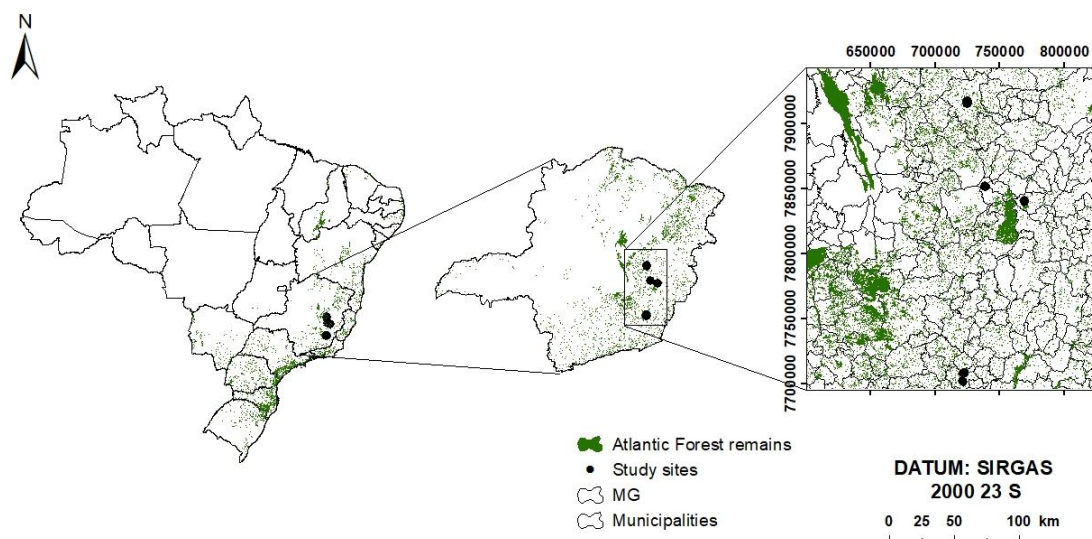


Figura 1 - Mapa de localização dos fragmentos de Mata Atlântica no Estado de Minas Gerais, Brasil. Fonte: Rocha (2019).

2.2. Coleta de dados

Cento e quatro parcelas retangulares permanentes de área fixa de 10 × 50 m (0,05 ha) foram distribuídas nos sete fragmentos (Tabela 1). Todos os fustes com diâmetro ≥ 15 cm a 1,30 m (dap, cm) foram medidos e identificados botanicamente. As espécies foram classificadas em três grupos funcionais com base em Gandolfi et al. (1995): pioneiras, secundária iniciais e secundária tardias. A média e o desvio padrão do crescimento por grupo ecológico encontra-se na tabela S1.

Tabela 1. Características principais dos sete fragmentos de Mata Atlântica. A localização dos fragmentos florestais, o tamanho da floresta, a quantidade, o tamanho e os anos de medição das parcelas são fornecidos

Fragmento	Município	Idade de abandono (anos)	Matriz	Floresta (ha)	Parcela	Parcela (ha)	Medidas
1	Guanhães	~40	Eucalipto, floresta e pasto	106,0	20	0,05	2002, 2007, 2012, 2017
2	Viçosa	~60	Área urbana, floresta e pasto	21,8	50	0,01	1996, 1998, 2001, 2003, 2013, 2018
3	Caratinga	~30	Eucalipto, floresta, lagoa e pasto	264,0	16	0,05	2002, 2007, 2012, 2017
4	Caratinga	~50	Eucalipto, floresta, lagoa e pasto	37,3	6	0,05	2002, 2007, 2012, 2017
5	Viçosa	~45	Área urbana e pasto	44,1	20	0,05	2010, 2015
6	Coronel Fabriciano	~50	Eucalipto, floresta e pasto	38,4	12	0,05	2002, 2007, 2012, 2017
7	Viçosa	~80	Área urbana, floresta e pasto	17,0	10	0,10	1994, 1997, 2000, 2004, 2008, 2010, 2013, 2016

1: Cachoeira das Pombas; 2: Mata da Garagem; 3: Ipaba Mata 1; 4: Ipaba Mata 2; 5: Centev; 6: São José e 7: Mata da Silvicultura.

Considerando que os processos demográficos (crescimento, recrutamento e mortalidade) podem ser influenciados pela área basal total da parcela (Carreño-Rocabado et al., 2012; Rocha et al., 2020; Rozendaal and Chazdon, 2015), a taxa de crescimento dos fustes sobreviventes foi calculada com base na área basal (BA) de cada fuste por ano de censo (van der Sande et al., 2017).

A taxa de crescimento dos fustes foi calculada para cada grupo ecológico (pioneira, secundária inicial e secundária tardia) no nível da parcela conforme (Umeki and Kikuzawa, 1999) (Equação 1):

$$Grel = \left(\left(\frac{G_0 + r}{G_0} \right)^{\frac{1}{y}} - 1 \right) \times 100 \quad (1)$$

Em que: *Grel* é a taxa de crescimento relativa dos fustes sobreviventes por parcela para cada grupo ecológico (% área basal.ano⁻¹), *G*₀ é a área basal dos fustes vivos no censo da população inicial (m² ha⁻¹), *r* é o crescimento em área basal dos fustes vivos (m² ha⁻¹) durante o tempo *y* e *y* é o tempo entre dois censos consecutivos (anos).

2.3. Descrição das variáveis

2.3.1. Atributo da floresta e variáveis antrópicas

A área basal dos fustes e as seguintes variáveis antrópicas: histórico de uso da terra, cobertura florestal, idade de abandono, tamanho da floresta e distância da borda foram as variáveis preditivas definidas a nível de parcela para cada grupo ecológico.

O histórico de uso da terra foi categorizado em quatro critérios: produção agrícola, desmatamento, plantações de eucalipto e corte seletivo. Os critérios de uso e a idade de abandono das áreas foram obtidos por meio de fotografias aéreas (1960, 1980 e 1990), imagens de 1985 do satélite Landsat, entrevistas com proprietários e títulos de propriedades.

A cobertura florestal, proveniente do MapsBiomass (Mapbiomas Project, 2019), foi calculada para cada parcela utilizando buffers circulares com raios de 500, 1000 e 2000 metros para os anos 1985, 2002 e 2017 no ArcGIS 10.3.1 (ESRI, 2015). A cobertura florestal foi determinada da classificação pixel a pixel (30 x 30 m) de imagens do satélite Landsat pela plataforma Google Earth Engine (Mapbiomas Project, 2019). A área do fragmento florestal foi determinada pelo 'calculate geometry attribute' e a distância da borda mais próxima foi calculada com o 'near', ambas ferramentas do ArcGIS 10.3 (ESRI, 2015). Os tamanhos dos fragmentos variam de 17 km² a 264 km².

2.3.2. Variáveis climáticas

A temperatura média anual, a precipitação anual, o número de meses com < 100 mm de chuva e a precipitação nos três meses mais secos para cada fragmento foi obtida da estação climatológica mais próxima. O déficit hídrico climático (CWD), que é a diferença entre Evapotranspiração Potencial (PET) e Evapotranspiração Real (AET), foi estimado seguindo Lutz et al. (2010) e usando a função R CWD e AET de Redmond (2019).

A CWD reflete as condições de seca com maior precisão do que a precipitação total anual (Chave et al., 2014). O CWD mais negativo indica condições de alto estresse hídrico e valores próximos de 0 (zero) indicam não estresse hídrico (Poorter et al., 2017). A média da precipitação anual total e CWD para um, dois, três e quatro anos antes do ano de medição foi calculada.

2.3.3. Variáveis edáficas e topográficas

Vinte a trinta amostras de solo foram coletadas no ano de 2019 para obter uma amostra composta para duas profundidades (0–20 cm e 20–40 cm) em cada parcela. O pH do solo em água, os cátions trocáveis (Ca^{2+} , Mg^{2+} e Al^{3+}), a acidez potencial (H^+ + Al^{3+}), capacidade de troca catiônica (CTC), saturação por bases (V), fósforo disponível (P), fósforo remanescente em solução (P-res) e matéria orgânica do solo (MO) foram determinados usando métodos padrão (Teixeira et al., 2017). As análises do solo foram realizadas no laboratório de Fertilidade do Solo da Universidade Federal de Viçosa (UFV), Brasil.

O ângulo de inclinação, a declividade e a elevação foram calculados para caracterizar a topografia usando a ferramenta Spatial Analyst no ArcGIS 10.3.1 (ESRI, 2015). O Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) e os Modelos Digitais de Elevação (DEMs) foram utilizados para a análise.

2.4. Análise dos dados

2.4.1. Seleção das variáveis

Primeiro, realizou-se a correlação de Pearson, para determinar as variáveis que seriam incluídas nos modelos estatísticos e para avaliar o efeito das variáveis antrópicas e ambientais no crescimento relativo do sobrevivente (*GreI*) por grupo ecológico. Em seguida, as variáveis altamente correlacionadas foram excluídas usando um limite de coeficiente de correlação de $\pm 0,9$ (Leite et al., 2020; Rocha, 2021).

As variáveis do solo medidas na profundidade 0-20 cm foram altamente correlacionadas com as variáveis do solo medidas na profundidade 20-40 cm em todas as parcelas, por isso elas não foram utilizadas simultaneamente nos modelos, mas sim de acordo com a correlação com o crescimento dos fustes por grupo ecológico.

Utilizou-se a análise de correlação de Pearson para identificar correlações entre a área de cobertura florestal usando diferentes raios (500, 1000 e 2000 m) e anos (1985, 2002 e 2017). Todos os raios e anos foram semelhantes e apresentaram baixa correlação com o crescimento dos fustes. Portanto, utilizou-se a variável cobertura florestal com raio 500 m em 2017 nos modelos de crescimento.

Da mesma forma, realizou-se análises de correlação de Pearson para verificar as correlações entre as variáveis antrópicas. A variável cobertura florestal foi correlacionada com a idade de abandono e o tamanho da floresta (-0,69 e 0,68, respectivamente), mas não com a distância da borda (0,06). Portanto, utilizou-se a idade de abandono, o tamanho da floresta e a distância da borda, mas não a cobertura florestal para análises subsequentes.

Quanto ao conjunto de variáveis topográficas, utilizou-se apenas a elevação da parcela no modelo. A declividade e o ângulo de inclinação não foram incluídos no modelo, pois essas variáveis foram usadas na estimativa de CWD.

A análise de correlação de Pearson indicou forte associação entre as variáveis climáticas, mas uma fraca correlação com o crescimento dos fustes por grupo ecológico. Assim, as variáveis climáticas mais associadas com o crescimento, de acordo com cada grupo ecológico, foram incluídas no modelo, como: temperatura, precipitação anual, precipitação acumulada por 3 anos antes dos censos (Soares e Leite, 2000), precipitação na estação seca, número de meses com precipitação < 100 mm e déficit hídrico acumulado (CWD) por um ano e por 3 anos antes dos censos. A inclusão da precipitação anual defasada em modelos de predição permite estimativas que abrangem diferentes cenários climáticos (Soares e Leite 2000).

2.4.2. Região de equivalência prática (Rope)

A região de equivalência prática (rope) foi utilizada para avaliar a incerteza em relação aos parâmetros dos modelos. O rope é uma região correspondente a uma hipótese “nula” da abordagem frequentista, ele verifica a porcentagem do Intervalo de Credibilidade que praticamente não tem efeito. Assim, se esse percentual for suficientemente baixo, concluiremos que o parâmetro apresenta efeito importante para o modelo. Se o percentual de rope for alto, o parâmetro pode ser considerado como “praticamente sem efeito”, ou seja, uma magnitude insignificante (Makowski et al., 2019).

2.4.3. Modelagem do crescimento dos fustes sobreviventes

As variáveis quantitativas foram padronizadas para acelerar a taxa de convergência e permitir uma comparação direta dos seus efeitos no crescimento dos fustes (Equação 1). A função `scale` do Software R foi utilizada nesta etapa.

$$Z_i = (x_i - \bar{x})/\sigma \quad (1)$$

Em que: Z_i = valor padronizado da i -ésima observação; x_i = valor da i -ésima observação; \bar{x} = média dos valores observados e σ = desvio padrão.

Verificou-se a associação de variáveis antrópicas (BA (proxy da densidade da floresta), histórico de uso da terra, tamanho da floresta e distância da borda.) e ambientais (elevação, variáveis edáficas, variáveis climáticas) com o crescimento relativo de sobreviventes em fragmentos de Mata Atlântica usando modelos lineares por grupo ecológico.

2.4.4. Seleção, avaliação e inferência de modelos

Um submodelo para cada grupo ecológico foi desenvolvido, removendo sistematicamente as covariáveis do modelo completo (Equação 2) que não contribuíram para o ajuste geral.

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n + \varepsilon \quad (2)$$

Em que: y_i = crescimento dos fustes sobreviventes para cada grupo ecológico, com i = pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias; x_1 a x_n = variáveis antrópicas ou ambientais, β_0 a β_n = parâmetros do modelo e ε = erro aleatório.

O modelo foi ajustado por análise Bayesiana, com *priori* informativa e não informativa, via Markov chain Monte Carlo (MCMC). MCMC é basicamente uma técnica de simulação para obter a distribuição *a posteriori* de cada parâmetro em um modelo (Gelman et al., 2004). O MCMC foi aplicado usando a linguagem Stan através do pacote `rstanarm` (Stan Development Team, 2017) em R (R Core Team, 2014). Utilizou-se um burn-in de 100.000 iterações, 1 cadeia, uma taxa de desbaste de 10 e 1.000.000 de iterações para cada distribuição *a posteriori*. A validação do modelo foi avaliada graficamente conforme detalhado em Zuur and Ieno (2016) e a seleção dos parâmetros do modelo foi baseada no fator de Bayes (BF) (Gelman et al., 2004). Assim, os modelos que apresentaram seus parâmetros na área de rejeição da "hipótese nula" foram preferidos em relação aos modelos fora desta área, situação

verificada pelo valor de *rope* e confirmada pelo fator de Bayes para os parâmetros conforme (Equação 3):

$$BF = \frac{p(\text{posterior})}{p(\text{prior})} \quad (3)$$

Em que: BF é o fator de Bayes calculado contra a hipótese nula; $p(\text{posterior})$ é a probabilidade *a posteriori* de um único parâmetro e $p(\text{prior})$ é a probabilidade *a priori* desse parâmetro. Um fator de Bayes maior que 1 pode ser interpretado como evidência contra a hipótese nula (Wetzels et al., 2011).

O critério de convergência utilizado pelo *rstanarm* é o valor de *Rhat*. A convergência das cadeias de Markov é alcançada quando os valores iniciais para os parâmetros são amostrados até que todos os valores de *Rhat* estejam abaixo de 1,1 (Gelman et al., 2013). O tamanho efetivo da amostra (*neff*) foi analisado para cada parâmetro do modelo como medida da eficiência amostral. A métrica *neff* é baseada na capacidade dos sorteios independentes em estimar o verdadeiro valor médio do parâmetro (Gelman et al., 2013). O *neff* corresponde ao número de amostras independentes com o mesmo poder de estimação das amostras auto correlacionadas via cadeias MCMC (Kruschke, 2015). Geralmente, um tamanho efetivo da amostra maior que 1.000 é suficiente para estimativas estáveis (Bürkner, 2017).

2.4.5. Distribuição *a priori* informativa e não informativa

As distribuições *a priori* informativas foram definidas com base nos dados das áreas de estudo, conforme especificado na tabela 2. Enquanto *a priori* não informativa dos coeficientes (β_k) da regressão foi dada por:

$$\beta_k \sim \text{Normal} (0; 2,5 * s_y/s_x)$$

Em que:

$$s_x = sd(x) \text{ e}$$

$$s_y = \begin{cases} sd(y) \text{ se família gaussiana,} \\ 1 \text{ caso contrário} \end{cases}$$

Onde *sd* é o desvio padrão.

Tabela 2 – Distribuições *a priori* dos parâmetros dos modelos de crescimento dos três grupos ecológicos (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias)

Grupo ecológico	Priori	Parâmetro	Priori normal ($\mu; \sigma$)
Pioneira	1	β_1	-0,55; 0,2
	1	β_2	0,8; 0,2
	1	β_3	0,4; 0,15
	1	β_4	0,8; 0,3
	2	$\beta_1, \beta_2 \dots \beta_k$	$0; 2,5 * s_y/s_x$
Secundária Inicial	1	β_1	0,7; 0,08
	1	β_2	-0,34; 0,08
	1	β_3	-0,48; 0,16
	1	β_4	-0,32; 0,08
	1	β_5	1,7; 0,5
	1	β_6	2,7; 0,6
	1	β_7	-0,035; 0,3
	2	$\beta_1, \beta_2 \dots \beta_k$	$0; 2,5 * s_y/s_x$
Secundária tardia	1	β_1	0,58; 0,13
	1	β_2	-0,44; 0,13
	1	β_3	-0,33; 0,25
	1	β_4	0,85; 0,8
	1	β_5	2,2; 1,05
	1	β_6	-1,12; 0,53
	2	$\beta_1, \beta_2 \dots \beta_k$	$0; 2,5 * s_y/s_x$

Onde: 1 refere-se ao modelo ajustado com *priori* não informativa e 2 refere-se ao modelo ajustado com *priori* informativa.

3. Resultados

Os modelos ajustados com *priori* informativa (Figuras S1, S2 e S3) apresentaram erro padrão menores aos modelos ajustados por *priori* não-informativa. Os fatores envolvidos no crescimento dos fustes diferiram entre os 3 grupos ecológicos (Tabela 3).

Tabela 3. Intervalos de credibilidade dos parâmetros dos modelos ajustados com *priori* não informativa (1) e informativa (2) e os fatores (variáveis preditoras) influenciando o crescimento dos três grupos ecológicos (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias) para os sete fragmentos de Mata Atlântica

Grupo ecológico	<i>Priori</i>	Variáveis	Média (90% intervalo a <i>Posteriori</i>)	Desvio padrão
Pioneira	1	Área basal	-0,5 (-0,74; -0,25)	0,15
	1	pH em água (20-40)	0,75 (0,51; 0,99)	0,15
	1	H+Al (0-20)	0,32 (0,02; 0,64)	0,19
	1	P remanescente (0-20)	0,87 (0,56; 1,20)	0,2
	2	Área basal	-0,5 (-0,74; -0,26)	0,14
	2	pH em água (20-40)	0,76 (0,52; 0,99)	0,14
	2	H+Al (0-20)	0,33 (0,05; 0,62)	0,17
	2	P remanescente (0-20)	0,88 (0,58; 1,19)	0,19
Secundária Inicial	1	pH em água (20-40)	0,67 (0,54; 0,8)	0,08
	1	Idade de abandono	-0,33 (-0,48; -0,18)	0,09
	1	Tamanho da floresta	-0,45 (-0,7; -0,21)	0,15
	1	Declividade	-0,3 (-0,42; -0,18)	0,08
	1	LUH (Desmatamento)	1,6 (0,77; 2,43)	0,51
	1	LUH (Eucalipto)	2,6 (1,6; 3,6)	0,61
	1	LUH (Corte seletivo)	-0,05 (-0,58; 0,46)	0,32
	2	pH em água (20-40)	0,68 (0,57; 0,8)	0,07
	2	Idade de abandono	-0,33 (-0,48; -0,18)	0,07
	2	Tamanho da floresta	-0,47 (-0,7; -0,21)	0,12
	2	Declividade	-0,31 (-0,42; -0,18)	0,06
	2	LUH (Desmatamento)	1,67 (0,77; 2,43)	0,39
	2	LUH (Eucalipto)	2,68 (1,6; 3,6)	0,5
	2	LUH (Corte seletivo)	-0,02 (-0,58; 0,46)	0,25
Secundária tardia	1	Ca ²⁺ (0-20)	0,56 (0,36; 0,77)	0,13
	1	Precipitação (Estação seca)	-0,44 (-0,65; -0,22)	0,13
	1	Tamanho da floresta	-0,33 (-0,72; 0,07)	0,24
	1	LUH (Desmatamento)	0,83 (-0,46; 2,09)	0,77
	1	LUH (Eucalipto)	2,13 (0,42; 3,81)	1,03
	1	LUH (Corte seletivo)	-1,11 (-1,96; -0,25)	0,52
	2	Ca ²⁺ (0-20)	0,57 (0,37; 0,76)	0,12
	2	Precipitação (Estação seca)	-0,44 (-0,63; -0,23)	0,12
	2	Tamanho da floresta	-0,33 (-0,69; 0,03)	0,22
	2	LUH (Desmatamento)	0,85 (-0,32; 2,01)	0,71
	2	LUH (Eucalipto)	2,19 (0,61; 3,77)	0,96
2	LUH (Corte seletivo)	-1,11 (-1,9; -0,35)	0,47	

Onde: 1 refere-se ao modelo ajustado com *priori* não informativa e 2 refere-se ao modelo ajustado com *priori* informativa.

O modelo com melhor ajuste para o crescimento dos fustes pertencentes ao grupo das pioneiras apresentou influência da área basal total das parcelas (Figura 1a), do pH em água na camada 20-40 do solo (Figura 1b), da acidez potencial (Figura 1c) e do fósforo remanescente (Figura 1d), ambos referentes à camada 0-20 do solo.

O aumento da área basal total das parcelas resultou em diminuição do crescimento das árvores pioneiras. Por outro lado, o aumento do pH em água na camada 20-40 do solo, da acidez potencial e do fósforo remanescente aumentaram o crescimento das pioneiras (Figura 1a-d). O histórico de uso da terra, a idade de abandono do povoamento e o tamanho da floresta não foram importantes para o crescimento das pioneiras.

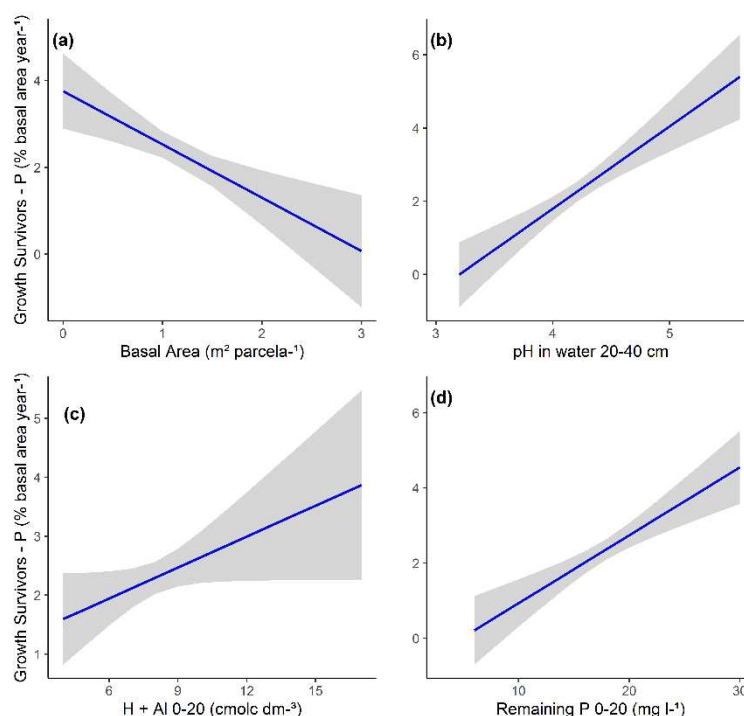


Figura 1 – Gráfico de efeito marginal de todos os preditores do modelo informativo para o crescimento do grupo ecológico das pioneiras.

O modelo com melhor ajuste para o crescimento dos fustes do grupo das secundárias iniciais apresentou influência do pH em água na camada 20-40 do solo (Figura 2a), da idade de abandono do povoamento (Figura 2b), do tamanho da floresta (Figura 2c), da declividade do terreno (Figura 2d) e do histórico de uso da terra.

O aumento do pH em água na camada 20-40 do solo resultou em aumento do crescimento das árvores secundárias iniciais. Por outro lado, quanto maior a idade de abandono do povoamento, o tamanho do fragmento e a declividade do terreno menor

o crescimento das secundárias iniciais (Figura 2a-d). A precipitação na estação seca não teve uma associação importante com crescimento das secundárias iniciais.

A mesma tendência, de aumento e redução no crescimento dos fustes das secundárias iniciais, foi observada para os quatro históricos de uso da terra. Sendo que, as áreas em que antes havia eucalipto seguida das áreas desmatadas apresentaram maior crescimento. Em sequência, as áreas em que havia produção agrícola ou sofreram corte seletivo apresentaram menores crescimentos (Figura 2).

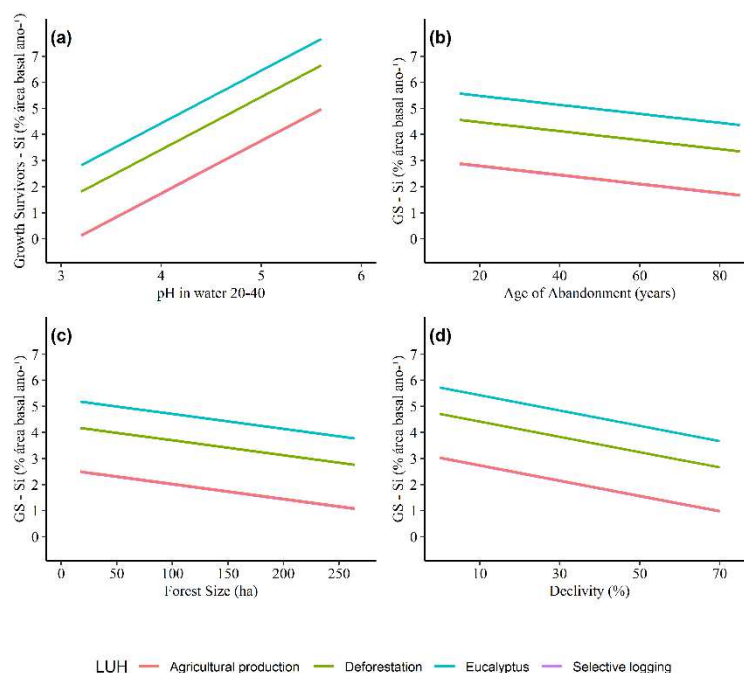


Figura 2 – Gráfico de efeito marginal de todos os preditores do modelo informativo para o grupo ecológico das secundárias iniciais. A produção agrícola e o corte seletivo, classes da variável categórica histórico de uso da terra, apresentaram efeito semelhante e sobrepuseram-se no gráfico.

O modelo com melhor ajuste para o crescimento dos fustes do grupo das secundárias tardias apresentou influência do cálcio na camada 0-20 do solo (Figura

3a), da precipitação na estação seca (Figura 3b), do tamanho da floresta (Figura 3c) e do histórico de uso da terra.

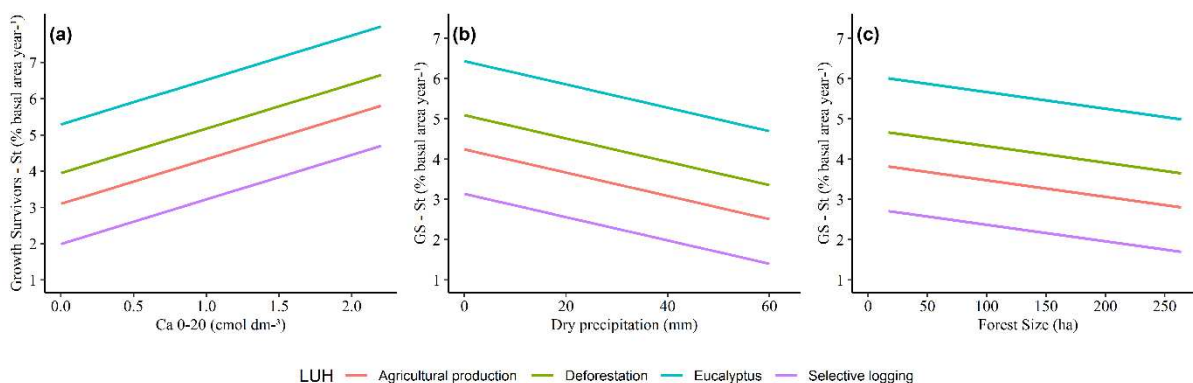


Figura 3 – Gráfico de efeito marginal de todos os preditores do modelo informativo para o grupo ecológico das secundárias tardias. O histórico de uso da terra é uma variável categórica representada por quatro classes.

O aumento do cálcio na camada 0-20 do solo resultou em aumento do crescimento das árvores secundárias tardias. Por outro lado, quanto maior a precipitação na estação seca e o tamanho do fragmento menor o crescimento das secundárias tardias (Figura 3a-c). Apesar de não estar presente no modelo selecionado, a saturação por bases na camada 0-20 foi uma variável importante para o crescimento das secundárias tardias, provavelmente devido a influência do cálcio.

A mesma tendência, de aumento e redução no crescimento dos fustes das secundárias tardias, foi observada para os quatro históricos de uso da terra. Sendo que, as áreas em que antes havia eucalipto seguida das áreas desmatadas apresentaram maior crescimento. Em sequência, as áreas em que havia produção agrícola ou sofreram corte seletivo apresentaram menores crescimentos (Figura 3).

4. Discussão

O efeito de variáveis antrópicas e ambientais foram avaliados sobre o crescimento de árvores em fragmentos da Mata Atlântica brasileira. Constatou-se que o crescimento variou entre os grupos ecológicos e foi afetado por diferentes influenciadores.

Enquanto o crescimento das pioneiras foi determinado principalmente por variáveis ambientais (pH em água, acidez potencial e fósforo remanescente), o

crescimento das secundárias iniciais foi influenciado principalmente por fatores antrópicos (idade de abandono do povoamento, tamanho da floresta e histórico de uso da terra) e as secundárias tardias por ambos os fatores (teor de cálcio, precipitação, tamanho da floresta e histórico de uso da terra).

Os resultados sugerem que o crescimento dos estágios iniciais sofre influência principalmente da densidade do povoamento e das características dos solos, influenciadas por variações climáticas. Enquanto os estágios sucessionais mais avançados são afetados principalmente pelo histórico de uso da terra dos fragmentos combinado a variações na acidez do solo.

As propriedades químicas dos solos são importantes para a distribuição das espécies e a sucessão secundária, variando com as características do fragmento, como idade de abandono, topografia e histórico de uso da terra (van Breugel et al., 2019; Villa et al., 2022). Os solos nas áreas de estudo são ácidos, com o pH entre 3,34 a 5,67, alto teor de matéria orgânica e fertilidade variável. A seguir os resultados para cada grupo ecológico foram discutidos.

4.1. Pioneiras

As espécies pioneiras são caracterizadas por crescimento e ocupação rápida em ambientes perturbados, como as clareiras, e ciclo de vida curto (15-20 anos) (Amaral et al., 2019; Swaine and Whitmore, 1988). Estas espécies produzem grande quantidade de sementes pequenas, dormentes e exigentes de luz para germinarem, formando o banco de sementes (Silva et al., 2021).

4.1.1. Área Basal

O crescimento das pioneiras diminuiu com a área basal da parcela. O menor crescimento pode ser devido aos menores níveis de luminosidade e aumento na competição por recursos (luz, água e nutrientes) à medida que a floresta aumenta em densidade e altura de árvores (Capellesso et al., 2020; Peña-Claros et al., 2008).

O menor crescimento das pioneiras, devido ao adensamento do seu entorno, indica redução na disponibilidade de luz e recursos para as espécies. A situação longe do ótimo fisiológico de um fator ambiental, como luz (fraca, forte), nutrientes (escassez ou excesso de minerais) e água (seca, inundações), é denominada estresse (Schulze et al., 2019). Espécies que ocorrem em ambientes abertos, como as pioneiras, têm um ótimo em intensidade de luz mais alto do que plantas que ocorrem em ambientes

sombreados, como o sub-bosque de uma floresta (Rincón and Huante, 1993; Tripathi et al., 2020).

A disponibilidade de água é outro fator condutor do crescimento e desenvolvimento das árvores (Lourenço Junior et al., 2021; Wagner et al., 2012). Além disso, parte da água absorvida do solo é perdida no processo de transpiração (Schulze et al., 2019), para cada molécula de CO₂ que entra em uma planta através dos estômatos por difusão, várias centenas de moléculas de H₂O a deixam por essa mesma via (Harrison et al., 2020). Assim, a água é necessária tanto para o crescimento das árvores quanto para a absorção de CO₂ para a fotossíntese.

4.1.2. pH em água e acidez potencial

As plantas terrestres adquirem a maioria dos nutrientes minerais do solo, sendo que a disponibilidade desses nutrientes depende das mudanças no pH (Figura S4), estado da água ou atividade microbiana (Schulze et al., 2019).

A faixa adequada de micronutrientes para estimular o crescimento geralmente é estreita, o que resulta facilmente em deficiência ou toxicidade do elemento para as plantas (Tripathi et al., 2015). A disponibilidade de Al³⁺, por exemplo, pode se tornar muito alta em solos ácidos, sendo a toxicidade resultante um problema de baixo pH (Chandra and Keshavkant, 2021).

As espécies pioneiras apresentaram maior crescimento para o pH em água acima de 5, na camada 20-40 cm, corroborando com a tendência desse grupo ecológico de desenvolverem em solos menos ácidos (Bizuti et al., 2018; Morais Junior et al., 2020). Assim, em solo ácidos, a correção do solo pode favorecer a absorção e incorporação de nutrientes pelas pioneiras, espécies que requerem mais nutrientes durante os primeiros anos de vida (Furtini Neto et al., 1999; Morais Junior et al., 2020).

O crescimento das pioneiras também foi diretamente proporcional a acidez potencial do solo (H + Al). A acidez potencial está relacionada com o poder tampão do solo, ou seja, a resistência em ter seu pH alterado (Teixeira et al., 2017). Os solos argilosos e com maiores teores de matéria orgânica apresentam maior acidez potencial (Ebeling et al., 2008).

4.1.3. Fósforo remanescente

Quanto ao fator nutricional, as espécies pioneiras são mais responsivas a solos ricos em nutrientes, em comparação a grupos sucessionais mais avançados,

possivelmente devido ao seu crescimento rápido (Santos et al., 2008). A escassez de nutrientes é um problema recorrente na vida das plantas e as levam a desenvolverem estratégias como modular a arquitetura das raízes e realizar simbioses (micorrizas e fixação biológica de N₂) para facilitar a aquisição de nutrientes (Yaffar et al., 2021).

O fósforo é fornecido às plantas principalmente por fungos micorrízicos devido à baixa mobilidade na solução do solo do que o nitrogênio ou outros macronutrientes (Ferrol et al., 2019). As hifas fúngicas crescem em microporos do solo, muito pequenos para o diâmetro das raízes das plantas, aumentando a área de superfície e liberando fosfatase ácida para absorção e solubilização de P, respectivamente (Etesami et al., 2021; Sato et al., 2015).

O crescimento das pioneiras foi maior quanto maior a presença de fósforo remanescente na camada 0-20. O fósforo é um macronutriente que faz parte de nucleotídeos, ácidos nucleicos e fosfolipídios (Dissanayaka et al., 2021), favorecendo o crescimento das pioneiras. Devido à sua baixa mobilidade (Ferrol et al., 2019), as árvores encontram esse elemento nas camadas mais superficiais do solo (Missong et al., 2018), como a camada 0-20 cm. A principal estratégia adotada pelas árvores pioneiras para aquisição de fósforo são as raízes finas altamente colonizadas e com alta atividade de fosfatase (Yaffar et al., 2021).

Espécies pertencentes à família Fabaceae são propensas a terem raízes colonizadas (Fakhech et al., 2020), como as pioneiras *Machaerium nyctitans* (Vell.) Benth. e *Piptadenia gonoacantha* Mart. encontradas nos fragmentos do nosso estudo.

4.2. Secundárias iniciais

As espécies secundárias iniciais geralmente se desenvolvem em condições intermediárias de sombreamento (Magnago et al., 2014), apresentando crescimento mais rápido que as espécies secundárias tardias (Blagitz et al., 2019).

4.2.1. pH em água na camada 20-40 cm

O crescimento das secundárias iniciais teve influência do pH em água na camada 20-40 cm, similar às pioneiras, apresentando maior crescimento para o pH maior que 5. A preferência por solos menos ácidos por ambos grupos ecológicos pode estar relacionada com o comportamento semelhante quanto à eficiência de uso de nutrientes (Bizuti et al., 2018).

As espécies de crescimento rápido, como as pioneiras e secundárias iniciais, geralmente são mais sensíveis à falta de nutrientes e, conseqüentemente, são mais responsivas à fertilização do que espécies de crescimento lento, como as secundárias tardias (Bizuti et al., 2018; Morais Junior et al., 2020).

4.2.2. Idade de abandono

O menor crescimento das secundárias iniciais quanto maior a idade de abandono (> 20 anos de idade) pode ser devido ao fechamento do dossel, a qual leva a diminuição na disponibilidade de luz e conseqüentemente no menor crescimento das árvores mais exigentes de iluminação (Rozendaal and Chazdon, 2015).

A idade de abandono também está relacionada a presença de diferentes grupos ecológicos. Os primeiros anos de sucessão apresentam espécies arbóreas pioneiras e secundárias iniciais (mais exigentes de luz), enquanto nos estágios sucessionais mais avançados diminui a proporção de espécies pioneiras e a aumenta proporção de espécies secundárias tardias (Holz et al., 2009).

4.2.3. Tamanho da floresta e declividade

O tamanho da floresta teve influência no crescimento das secundárias iniciais. Geralmente, o efeito do tamanho da floresta é menor em comunidades vegetais que animais (Laurance et al., 2006). Entretanto, os fragmentos maiores têm mais espécies arbóreas dispersas por animais e tolerantes à sombra do que fragmentos menores; além de favorecer o aparecimento de novas espécies devido a heterogeneidade de habitat (Liu et al., 2019).

As espécies secundárias iniciais apresentaram maior crescimento nos fragmentos menores do que nos fragmentos maiores, indicando que essas espécies são beneficiadas pela luz proveniente de distúrbios como a fragmentação e as bordas florestais (Laurance et al., 2006). A mudança do uso da terra é a principal causa da fragmentação de habitat e redução do tamanho de remanescentes de Mata Atlântica (Semper-Pascual et al., 2021).

A topografia influenciou o crescimento das secundárias iniciais, sendo que o maior crescimento ocorreu nos fragmentos com menor declividade. O ângulo de penetração da luz e a quantidade de luz que atinge o solo são influenciadas pela topografia (Bentos et al., 2017). Áreas com menor inclinação geralmente recebem níveis mais baixos de luz. Entretanto, há um aumento da umidade do solo e do teor

de nutrientes em áreas baixas em comparação com áreas de encosta, favorecendo a riqueza (Bentos et al., 2017, 2013) e o crescimento de espécies.

4.3. Secundárias tardias

As espécies secundárias tardias se desenvolvem exclusivamente em sub-bosque permanentemente sombreado (Magnago et al., 2014), como as espécies *Coussarea verticillata* Müll.Arg. e *Cordia concolor* (Cham.) Kuntze, da família Rubiaceae, e as espécies *Eugenia florida* DC. e *Myrcia amazonica* DC., da família Myrtaceae, muito comuns no sub-bosque das florestas tropicais da América do Sul (Liebsch et al., 2008) e presentes neste estudo.

4.3.1. Cálcio na camada 0-20 cm

O teor de cálcio na camada 0-20 cm do solo relacionou positivamente com o crescimento das secundárias tardias. Geralmente, as espécies tolerantes à sombra têm uma menor demanda de nutrientes devido às suas reservas de cotilédones e ao crescimento mais lento, contudo Holste et al. (2011) observaram que assim tanto a irradiância quanto os cátions básicos (potássio, cálcio, magnésio) podem ser limitantes ao crescimento de plântulas no sub-bosque.

O Cálcio ocorre na solução do solo como Ca^{2+} e é fundamental ao crescimento do caule (Holste et al., 2011), por meio de funções como: estabilizador da parede celular, ligado à pectina, formação de calose e regulação do geotropismo (Schulze et al., 2019).

4.3.2. Precipitação na estação seca

As secundárias tardias apresentaram menor crescimento com o aumento da precipitação na estação seca, possivelmente devido ao aumento da lixiviação de nutrientes com o aumento da precipitação (Chadwick et al., 1999), pois essas espécies também foram exigentes de nutrientes solúveis como o cálcio. A lixiviação de cátions básicos pode resultar em baixos níveis de pH, altas concentrações de alumínio e efeitos de toxicidade que podem afetar o crescimento das plantas (Holste et al., 2011). Além disso, os períodos secos geralmente levam a uma diminuição efetiva no crescimento do diâmetro do caule, mas o crescimento anual das árvores é mais dependente das estações chuvosas do que da duração das estações secas (García-Cervigón et al., 2020; Wagner et al., 2012).

A relação negativa entre crescimento e maior disponibilidade de água foi observada por (Pineda-García et al., 2016) para espécies tolerantes à seca, sugerindo uma redução da capacidade de transporte de água e aquisição de carbono em comparação com as espécies com taxas mais altas do consumo de água.

4.3.3. Tamanho da floresta

O crescimento das secundárias tardias foi menos influenciado pelo tamanho do fragmento comparado ao crescimento das secundárias iniciais, possivelmente devido a menor exigência de luz e nutrientes daquele grupo ecológico.

Entretanto, as secundárias tardias também se beneficiam do aumento da disponibilidade de nutrientes do solo através de uma melhor captura de luz (Holste et al., 2011), corroborando com o crescimento observado neste estudo em fragmentos menores e mais expostos a luminosidade.

4.3.4. Histórico do uso da terra

As áreas em que anteriormente havia plantios de eucalipto e as áreas desmatadas apresentaram maior crescimento das espécies secundárias iniciais e tardias, indicando uma baixa intensidade de uso do solo e maior disponibilidade de recursos para o estabelecimento das mudas. As árvores remanescentes dessas áreas apoiam o estabelecimento de novos indivíduos, atuando como poleiro e alimento para aves e mamíferos dispersores de sementes (Holz et al., 2009).

O histórico de produção agrícola indica uso de alta intensidade seguido por abandono das áreas devido a menor produtividade, enquanto o histórico de corte seletivo indica a presença de árvores adultas e tocos como limitantes ao crescimento das espécies florestais (Schweizer et al., 2022). Além disso, distúrbios antrópicos, como a extração de madeira e derrubada da floresta para a agricultura, podem diminuir a germinação de espécies florestais por meio de alteração nas condições de luminosidade, temperatura e umidade do solo (Mariano and Christianini, 2021).

5. Conclusão

Os remanescentes de florestas de Mata Atlântica são responsáveis por fornecer diversos serviços ambientais e sociais aos seres vivos. Entretanto, a heterogeneidade inerente a essas florestas torna a modelagem um desafio para os

métodos convencionais de predição de processos ecológicos. O modelo bayesiano ajustado com *priori* informativa foi eficiente para a seleção de variáveis que mais fortemente influenciam o crescimento das árvores de Mata Atlântica.

Os influenciadores do crescimento variaram com o grupo ecológico das árvores. As espécies pioneiras, por exemplo, sofreram maior influência positiva dos nutrientes do solo e influência negativa da densidade do povoamento, indicando eficiência na aquisição de nutrientes e competição com outras árvores. O crescimento das secundárias iniciais apresentou comportamento similar às pioneiras quanto à exigência por solos menos ácidos. Entretanto, a influência dos fatores antrópicos (idade de abandono do povoamento, tamanho da floresta e histórico de uso da terra) indicam maior susceptibilidade das secundárias iniciais e tardias aos impactos da fragmentação. Assim, o gerenciamento dos fatores bióticos e abióticos que influenciam estágios sucessionais mais avançados pode ser essencial à manutenção e conservação dos fragmentos de Mata Atlântica.

6. Referências

- Amaral, M.R.M., Lima, A.J.N., Higuchi, F.G., Santos, J. dos, Higuchi, N., 2019. Dynamics of Tropical Forest Twenty-Five Years after Experimental Logging in Central Amazon Mature Forest. *For.* 2019, Vol. 10, Page 89 10, 89. <https://doi.org/10.3390/F10020089>
- Bentos, T.V., Nascimento, H.E.M., Vizcarra, M. dos A., Williamson, G.B., 2017. Effects of lightgaps and topography on Amazon secondary forest: Changes in species richness and community composition. *For. Ecol. Manage.* 396, 124–131. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.04.018>
- Bentos, T.V., Nascimento, H.E.M., Williamson, G.B., 2013. Tree seedling recruitment in Amazon secondary forest: Importance of topography and gap micro-site conditions. *For. Ecol. Manage.* 287, 140–146. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2012.09.016>
- Bizuti, D.T.G., Casagrande, J.C., Soares, M.R., Sartorio, S.D., Brugnaro, C., César, R.G., 2018. The effect of calcium on the growth of native species in a tropical forest hotspot. *iForest - Biogeosciences For.* 11, 221–226. <https://doi.org/10.3832/IFOR2074-010>
- Blagitz, M., Botosso, P.C., Longhi-Santos, T., Bianchini, E., 2019. Tree rings in tree

- species of a seasonal semi-deciduous forest in southern Brazil: wood anatomical markers, annual formation and radial growth dynamic. *Dendrochronologia* 55, 93–104. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2019.04.006>
- Bürkner, P.C., 2017. brms: An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. *J. Stat. Softw.* 80, 1–28. <https://doi.org/10.18637/JSS.V080.I01>
- Capellesso, E.S., Cequinel, A., Marques, R., Marques, M.C.M., 2020. Temporal and environmental correlates of carbon stocks in a regenerating tropical forest. *Appl. Veg. Sci.* 23, 353–362. <https://doi.org/10.1111/AVSC.12487>
- Carreño-Rocabado, G., Peña-Claros, M., Bongers, F., Alarcón, A., Licona, J.C., Poorter, L., 2012. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *J. Ecol.* 100, 1453–1463. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2745.2012.02015.X>
- Chadwick, O.A., Derry, L.A., Vitousek, P.M., Huebert, B.J., Hedin, L.O., 1999. Changing sources of nutrients during four million years of ecosystem development. *Nat.* 1999 3976719 397, 491–497. <https://doi.org/10.1038/17276>
- Chandra, J., Keshavkant, S., 2021. Mechanisms underlying the phytotoxicity and genotoxicity of aluminum and their alleviation strategies: A review. *Chemosphere* 278. <https://doi.org/10.1016/J.CHEMOSPHERE.2021.130384>
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G., Vieilledent, G., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob. Chang. Biol.* 20, 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>
- Dalmaso, C.A., Marques, M.C.M., Higuchi, P., Zwiener, V.P., Marques, R., 2020. Spatial and temporal structure of diversity and demographic dynamics along a successional gradient of tropical forests in southern Brazil. *Ecol. Evol.* 10, 3164–3177. <https://doi.org/10.1002/ECE3.5816>
- Dissanayaka, D.M.S.B., Ghahremani, M., Siebers, M., Wasaki, J., Plaxton, W.C., 2021. Recent insights into the metabolic adaptations of phosphorus-deprived plants. *J. Exp. Bot.* 72, 199–223. <https://doi.org/10.1093/JXB/ERAA482>
- Ebeling, A.G., Anjos, L.H.C. dos, Perez, D.V., Pereira, M.G., Valladares, G.S., 2008. Relação entre acidez e outros atributos químicos em solos com teores elevados

- de matéria orgânica. *Bragantia* 67, 429–439. <https://doi.org/10.1590/S0006-87052008000200019>
- ESRI, 2015. ArcGIS Desktop: Release 10.3.1. Environmental Systems Research Institute. ArcGIS Deskt. Release 10.3.1. Environ. Syst. Res. Institute, Redlands, CA.
- Etesami, H., Jeong, B.R., Glick, B.R., 2021. Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Fungi, Phosphate–Solubilizing Bacteria, and Silicon to P Uptake by Plant. *Front. Plant Sci.* 12. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2021.699618/BIBTEX>
- Fakhech, A., Ouahmane, L., Hafidi, M., 2020. Analysis of symbiotic microbial status of Atlantic sand dunes forest and its effects on *Acacia gummifera* and *Retama monosperma* (Fabaceae) to be used in reforestation. *J. For. Res.* 31, 1309–1317. <https://doi.org/10.1007/S11676-019-00942-9/FIGURES/6>
- Ferrol, N., Azcón-Aguilar, C., Pérez-Tienda, J., 2019. Review: Arbuscular mycorrhizas as key players in sustainable plant phosphorus acquisition: An overview on the mechanisms involved. *Plant Sci.* 280, 441–447. <https://doi.org/10.1016/J.PLANTSCI.2018.11.011>
- Fien, E.K.P., Fraver, S., Teets, A., Weiskittel, A.R., Hollinger, D.Y., 2019. Drivers of individual tree growth and mortality in an uneven-aged, mixed-species conifer forest. *For. Ecol. Manage.* 449, 117446. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2019.06.043>
- Furtini Neto, A.E., Resende, Á.V. de, Vale, F.R. do, Silva, I.R., 1999. Liming effects on growth of native woody species from Brazilian Savannah. *Pesqui. Agropecuária Bras.* 34, 829–837. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X1999000500014>
- Gandolfi, S., Leitao Filho, H.F., Bezerra, C.L.F., 1995. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma floresta mesófila semidecídua no município de Guarulhos, SP. *Rev. Bras. Biol.* 55, 767. <https://doi.org/10.2/JQUERY.MIN.JS>
- García-Cervigón, A.I., Camarero, J.J., Cueva, E., Espinosa, C.I., Escudero, A., 2020. Climate seasonality and tree growth strategies in a tropical dry forest. *J. Veg. Sci.* 31, 266–280. <https://doi.org/10.1111/JVS.12840>
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Dunson, D.B., Vehtari, A., Rubin, D.B., 2013. *Bayesian Data Analysis, 3rd ed, Bayesian Data Analysis.* Chapman and Hall/CRC, New York. <https://doi.org/10.1201/B16018>
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Rubin, D.B., 2004. *Bayesian Data Analysis.*

Chapman and Hall/CRC.

- Harrison, E.L., Arce Cubas, L., Gray, J.E., Hepworth, C., 2020. The influence of stomatal morphology and distribution on photosynthetic gas exchange. *Plant J.* 101, 768–779. <https://doi.org/10.1111/TPJ.14560>
- Holste, E.K., Kobe, R.K., Vriesendorp, C.F., 2011. Seedling growth responses to soil resources in the understory of a wet tropical forest. *Ecology* 92, 1828–1838. <https://doi.org/10.1890/10-1697.1>
- Holz, S., Placci, G., Quintana, R.D., 2009. Effects of history of use on secondary forest regeneration in the Upper Parana Atlantic Forest (Misiones, Argentina). *For. Ecol. Manage.* 258, 1629–1642. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2009.07.023>
- IBGE, 2012. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Rio de Janeiro.
- Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Crouzeilles, R., Peña-Claros, M., Mesquita, R.C.G., Bongers, F., 2021. The role of land-use history in driving successional pathways and its implications for the restoration of tropical forests. *Biol. Rev.* 96, 1114–1134. <https://doi.org/10.1111/BRV.12694>
- Kruschke, J.K., 2015. *Doing Bayesian data analysis : a tutorial with R, JAGS, and Stan*, 2nd ed. Elsevier.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ribeiro, J.E.L.S., Giraldo, J.P., Lovejoy, T.E., Condit, R., Chave, J., Harms, K.E., D'Angelo, S., 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 19010–19014. https://doi.org/10.1073/PNAS.0609048103/SUPPL_FILE/09048FIG8.PDF
- Leite, R.V., Amaral, C.H. do, Paula Pires, R. de, Silva, C.A., Soares, C.P.B., Macedo, R.P., Silva, A.A.L. da, Broadbent, E.N., Mohan, M., Leite, H.G., 2020. Estimating Stem Volume in Eucalyptus Plantations Using Airborne LiDAR: A Comparison of Area- and Individual Tree-Based Approaches. *Remote Sens.* 12, 1513. <https://doi.org/10.3390/RS12091513>
- Liebsch, D., Marques, M.C.M., Goldenberg, R., 2008. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. *Biol. Conserv.* 141, 1717–1725. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2008.04.013>
- Liu, J., Coomes, D.A., Hu, G., Liu, J., Yu, J., Luo, Y., Yu, M., 2019. Larger fragments have more late-successional species of woody plants than smaller fragments after 50 years of secondary succession. *J. Ecol.* 107, 582–594.

- <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13071>
- Lourenço Junior, J., Newman, E.A., Ventura, J.A., Milanez, C.R.D., Thomaz, L.D., Wandekoken, D.T., Enquist, B.J., 2021. Soil-associated drivers of plant traits and functional composition in Atlantic Forest coastal tree communities. *Ecosphere* 12. <https://doi.org/10.1002/ECS2.3629>
- Lutz, J.A., van Wagtenonk, J.W., Franklin, J.F., 2010. Climatic water deficit, tree species ranges, and climate change in Yosemite National Park. *J. Biogeogr.* 37, 936–950. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2009.02268.X>
- Magnago, L.F.S., Edwards, D.P., Edwards, F.A., Magrach, A., Martins, S. V., Laurance, W.F., 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *J. Ecol.* 102, 475–485. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12206>
- Makowski, D., Ben-Shachar, M.S., Lüdtke, D., 2019. bayestestR: Describing Effects and their Uncertainty, Existence and Significance within the Bayesian Framework. *J. Open Source Softw.* 4, 1541. <https://doi.org/10.21105/JOSS.01541>
- Mapbiomas Project, 2019. Mapbiomas Brasil [WWW Document]. Collect. V3.1 Brazilian L. Cover Use Map Ser. [WWW Doc. URL <https://mapbiomas.org/> (accessed 8.15.19)].
- Mariano, V., Christianini, A. V., 2021. Effects of anthropogenic disturbance on seed germination under field conditions: A meta-analysis. *Acta Oecologica* 113. <https://doi.org/10.1016/J.ACTAO.2021.103791>
- Mello, K. de, Valente, R.A., Randhir, T.O., Vettorazzi, C.A., 2018. Impacts of tropical forest cover on water quality in agricultural watersheds in southeastern Brazil. *Ecol. Indic.* 93, 1293–1301. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.06.030>
- Missong, A., Holzmann, S., Bol, R., Nischwitz, V., Puhlmann, H., Wilpert, K. V., Siemens, J., Klumpp, E., 2018. Leaching of natural colloids from forest topsoils and their relevance for phosphorus mobility. *Sci. Total Environ.* 634, 305–315. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2018.03.265>
- Morais Junior, V.T.M. de, Jacovine, L.A.G., Alves, E.B.B.M., Torres, C.M.M.E., Faustino, I.S., França, L.C. de J., Rocha, S.J.S.S. da, Simiqueli, G.F., Silva, L.B., Cruz, R.A. de la, 2020. Growth and survival of potential tree species for carbon-offset in degraded areas from southeast Brazil. *Ecol. Indic.* 117. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2020.106514>
- Novello, M., Viana, J.P.G., Alves-Pereira, A., Aguiar Silvestre, E. de, Nunes, H.F.,

- Pinheiro, J.B., Brancalion, P.H.S., Zucchi, M.I., 2018. Genetic conservation of a threatened Neotropical palm through community-management of fruits in agroforests and second-growth forests. *For. Ecol. Manage.* 407, 200–209. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.059>
- Peña-Claros, M., Fredericksen, T.S., Alarcón, A., Blate, G.M., Choque, U., Leaño, C., Licona, J.C., Mostacedo, B., Pariona, W., Villegas, Z., Putz, F.E., 2008. Beyond reduced-impact logging: silvicultural treatments to increase growth rates of tropical trees. *For. Ecol. Manage.* 256, 1458–1467. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2007.11.013>
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F.C., Angeles, G., 2016. Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiol.* 36, 208–217. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPV124>
- Poorter, L., van der Sande, M.T., Arets, E.J.M.M., Ascarrunz, N., Enquist, B., Finegan, B., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazzei, L., Meave, J.A., Muñoz, R., Nytch, C.J., de Oliveira, A.A., Pérez-García, E.A., Prado-Junior, J., Rodríguez-Velázquez, J., Ruschel, A.R., Salgado-Negret, B., Schiavini, I., Swenson, N.G., Tenorio, E.A., Thompson, J., Toledo, M., Uriarte, M., Hout, P. van der, Zimmerman, J.K., Peña-Claros, M., 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26, 1423–1434. <https://doi.org/10.1111/GEB.12668>
- Redmond, M.D., 2019. CWD and AET function V1.0.0. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.1146778>
- Rezende, C.L., Scarano, F.R., Assad, E.D., Joly, C.A., Metzger, J.P., Strassburg, B.B.N., Tabarelli, M., Fonseca, G.A., Mittermeier, R.A., 2018. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspect. Ecol. Conserv.* 16, 208–214. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>
- Ribeiro, J.C.T., Nunes-Freitas, A.F., Fidalgo, E.C.C., Uzêda, M.C., 2019. Forest fragmentation and impacts of intensive agriculture: Responses from different tree functional groups. *PLoS One* 14, e0212725. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0212725>
- Rincón, E., Huante, P., 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees* 7, 202–207. <https://doi.org/10.1007/BF00202074>

- Rocha, S.J.S.S. da, 2021. Métodos de aprendizado de máquina aplicados a modelagem de florestas inequiduais. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- Rocha, S.J.S.S. da, Torres, C.M.M.E., Villanova, P.H., Schettini, B.L.S., Jacovine, L.A.G., Leite, H.G., Gelcer, E.M., Reis, L.P., Neves, K.M., Comini, I.B., Silva, L.F. da, 2020. Drought effects on carbon dynamics of trees in a secondary Atlantic Forest. *For. Ecol. Manage.* 465, 118097. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2020.118097>
- Rozendaal, D.M.A., Chazdon, R.L., 2015. Demographic drivers of tree biomass change during secondary succession in northeastern Costa Rica. *Ecol. Appl.* 25, 506–516. <https://doi.org/10.1890/14-0054.1>
- Santos, J.Z.L., Resende, Á.V. de, Neto, A.E.F., Corte, E.F., 2008. Crescimento, acúmulo de fósforo e frações fosfatadas em mudas de sete espécies arbóreas nativas. *Rev. Árvore* 32, 799–807. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622008000500003>
- Sato, T., Ezawa, T., Cheng, W., Tawaraya, K., 2015. Release of acid phosphatase from extraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus clarus*. <http://dx.doi.org/10.1080/00380768.2014.993298> 61, 269–274. <https://doi.org/10.1080/00380768.2014.993298>
- Schulze, E.-D., Beck, E., Buchmann, N., Clemens, S., Müller-Hohenstein, K., Scherer-Lorenzen, M., 2019. *Plant Ecology*, 2^a. ed. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-56233-8>
- Schweizer, D., Petter, G., Gomes César, R., Ferraz, S., Souza Moreno, V. de, Brancalion, P.H.S., Bugmann, H., 2022. Natural forest regrowth under different land use intensities and landscape configurations in the Brazilian Atlantic Forest. *For. Ecol. Manage.* 508. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2022.120012>
- Semper-Pascual, A., Burton, C., Baumann, M., Decarre, J., Gavier-Pizarro, G., Gómez-Valencia, B., Macchi, L., Mastrangelo, M.E., Pötschner, F., Zelaya, P. V., Kuemmerle, T., 2021. How do habitat amount and habitat fragmentation drive time-delayed responses of biodiversity to land-use change? *Proc. R. Soc. B* 288. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2020.2466>
- Silva, R.F.B. da, Millington, J.D.A., Moran, E.F., Batistella, M., Liu, J., 2020. Three decades of land-use and land-cover change in mountain regions of the Brazilian Atlantic Forest. *Landsc. Urban Plan.* 204, 103948.

- <https://doi.org/10.1016/J.LANDURBPLAN.2020.103948>
- Silva, I.M.S., Calvi, G.P., Baskin, C.C., Santos, G.R. dos, Leal-Filho, N., Ferraz, I.D.K., 2021. Response of central Amazon rainforest soil seed banks to climate change - Simulation of global warming. *For. Ecol. Manage.* 493. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2021.119224>
- Solórzano, A., Assis Brasil, L.S.C. de, Oliveira, R.R. de, 2021. The Atlantic Forest Ecological History: From Pre-colonial Times to the Anthropocene, *The Atlantic Forest*. Springer, Cham, Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7_2
- Souza, C.R., Maia, V.A., Aguiar-Campos, N. de, Santos, A.B.M., Rodrigues, A.F., Farrapo, C.L., Gianasi, F.M., Paula, G.G.P. d., Fagundes, N.C.A., Silva, W.B., Santos, R.M., 2021. Long-term ecological trends of small secondary forests of the atlantic forest hotspot: A 30-year study case. *For. Ecol. Manage.* 489, 119043. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2021.119043>
- Souza, S.E.X.F. de, Vidal, E., Chagas, G. de F., Elgar, A.T., Brancalion, P.H.S., 2016. Ecological outcomes and livelihood benefits of community-managed agroforests and second growth forests in Southeast Brazil. *Biotropica* 48, 868–881. <https://doi.org/10.1111/btp.12388>
- Swaine, M.D., Whitmore, T.C., 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Veg.* 75, 81–86. <https://doi.org/10.1007/BF00044629>
- Teixeira, P.C., Donagemma, G.K., Fontana, A., Teixeira, W.G., 2017. *Manual de Métodos de Análise de Solo*. Brasília, DF.
- Tripathi, D.K., Singh, S., Singh, S., Mishra, S., Chauhan, D.K., Dubey, N.K., 2015. Micronutrients and their diverse role in agricultural crops: advances and future prospective. *Acta Physiol. Plant.* 37, 1–14. <https://doi.org/10.1007/S11738-015-1870-3>
- Tripathi, S., Bhadouria, R., Srivastava, P., Devi, R.S., Chaturvedi, R., Raghubanshi, A.S., 2020. Effects of light availability on leaf attributes and seedling growth of four tree species in tropical dry forest. *Ecol. Process.* 9, 1–16. <https://doi.org/10.1186/S13717-019-0206-4/TABLES/6>
- Uller, H.F., Oliveira, L.Z., Klitzke, A.R., Eleotério, J.R., Fantini, A.C., Vibrans, A.C., 2019. Aboveground biomass quantification and tree-level prediction models for the Brazilian subtropical Atlantic Forest. *South. For.* 81, 261–271. <https://doi.org/10.2989/00306525.2019.1581498>

- Umeki, K., Kikuzawa, K., 1999. Long-term growth dynamics of natural forests in Hokkaido, northern Japan. *J. Veg. Sci.* 10, 815–824. <https://doi.org/10.2307/3237306>
- van Breugel, M., Craven, D., Lai, H.R., Baillon, M., Turner, B.L., Hall, J.S., 2019. Soil nutrients and dispersal limitation shape compositional variation in secondary tropical forests across multiple scales. *J. Ecol.* 107, 566–581. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13126>
- van der Sande, M.T., Arets, E.J.M.M., Peña-Claros, M., Hoosbeek, M.R., Cáceres-Siani, Y., van der Hout, P., Poorter, L., 2018. Soil fertility and species traits, but not diversity, drive productivity and biomass stocks in a Guyanese tropical rainforest. *Funct. Ecol.* 32, 461–474. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12968/SUPPINFO>
- van der Sande, M.T., Peña-Claros, M., Ascarrunz, N., Arets, E.J.M.M., Licona, J.C., Toledo, M., Poorter, L., 2017. Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. *J. Ecol.* 105, 1223–1234. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12756>
- Vanclay, J.K., 1994. Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests. School of Environmental Science and Management Papers.
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R., Lima, J.C.A., 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro.
- Villa, P.M., Martins, S.V., Pilocelli, A., Kruschewsky, G.C., Dias, A.A., Nabeta, F.H., 2022. Attributes of stand-age-dependent forest determine technosol fertility of Atlantic forest re-growing on mining tailings in Mariana, Brazil. *J. For. Res.* 33, 103–116. <https://doi.org/10.1007/S11676-021-01359-Z/METRICS>
- Wagner, F., Rossi, V., Stahl, C., Bonal, D., Hérault, B., 2012. Water Availability Is the Main Climate Driver of Neotropical Tree Growth. *PLoS One* 7. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0034074>
- Wetzels, R., Matzke, D., Lee, M.D., Rouder, J.N., Iverson, G.J., Wagenmakers, E.J., 2011. Statistical Evidence in Experimental Psychology. *Perspect. Psychol. Sci.* 6, 291–298. <https://doi.org/10.1177/1745691611406923>
- Yaffar, D., Defrenne, C.E., Cabugao, K.G., Kivlin, S.N., Childs, J., Carvajal, N., Norby, R.J., 2021. Trade-Offs in Phosphorus Acquisition Strategies of Five Common Tree Species in a Tropical Forest of Puerto Rico. *Front. For. Glob. Chang.* 4. <https://doi.org/10.3389/FFGC.2021.698191>

- Zhou, T., Zhang, J., Qin, Y., Jiang, M., Qiao, X., 2021. The Effects of Biotic and Abiotic Factors on the Community Dynamics in a Mountain Subtropical Forest. *For.* 2021, Vol. 12, Page 427 12, 427. <https://doi.org/10.3390/F12040427>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., 2016. A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. *Methods Ecol. Evol.* 7, 636–645. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12577>

CAPÍTULO II: Variáveis ambientais e antrópicas impactam de forma diferenciada a biomassa de grupos ecológicos de árvores da Mata Atlântica

1. Introdução

A Mata Atlântica (MA) é um hotspot de biodiversidade (Myers et al., 2000), que tem sido modificado desde as primeiras interações humanas (Solórzano et al., 2021). Os fragmentos secundários da MA originaram, principalmente, do abandono de terras agrícolas por comprometimento da fertilidade dos solos, além do corte predatório de madeira e conversão da terra para usos mais rentáveis (Bieng et al., 2021). Assim, os remanescentes florestais sofrem influência do histórico de distúrbio (Jakovac et al., 2021), do entorno agrícola (Ribeiro et al., 2019) e do efeito de borda e redução de área resultantes da fragmentação (Magnago et al., 2017; Wilson et al., 2020).

Apesar das alterações em sua composição e estrutura, o bioma abriga milhares de vertebrados e espécies vegetais endêmicos (Rezende et al., 2018), fornece diversos serviços ecossistêmicos (Strassburg et al., 2016) e detém taxas de sequestro de carbono maiores comparadas com as de florestas maduras (Poorter et al., 2016; Uller et al., 2019). As árvores participam do ciclo de carbono ao fixar o carbono da atmosfera durante a fotossíntese, resultando em acúmulo de biomassa (Raihan et al., 2019). A dinâmica sucessional da biomassa em florestas secundárias é o resultado do crescimento, recrutamento e mortalidade sob influência do clima (Rozendaal et al., 2017). Além disso, os fatores antrópicos (ex.: mudança do uso da terra e distúrbios) têm grande relevância na dinâmica de florestas de MA (Souza et al., 2021).

Os fatores que afetam a biomassa também afetam a composição de espécies florestais. A luminosidade, por exemplo, favorece espécies pioneiras de vida curta no início da sucessão e espécies tolerante à sombra à medida que ocorre o fechamento do dossel (Rozendaal et al., 2017). As lianas colonizam e proliferam rapidamente em ambientes perturbados com alta intensidade de luz e nutrientes, mas contribuem pouco para a captura de carbono devido à sua baixa densidade de madeira (Magnago et al., 2017). A disponibilidade de água (Jucker et al., 2014), os nutrientes do solo (van der Sande et al., 2017; Yaffar et al., 2021), as irregularidades de um fragmento e a proporção de borda e interior (Hill and Curran, 2005; Ribeiro et al., 2019) também são fatores apontados como impactantes dos diferentes grupos funcionais.

As florestas secundárias de MA têm importância para a recuperação da biodiversidade e dos serviços ecossistêmicos (Pontes et al., 2019), além de potencial para o manejo e ações silviculturais com fins de produção madeireira (Bieng et al., 2021). Estudar os fatores bióticos, abióticos e antrópicos influenciando o habitat

fragmentado poderá embasar os planos de restauração com fins de conservação ou produção. Entretanto, os fatores mais importantes para os estoques de biomassa acima do solo em habitat fragmentado têm sido menos abordados para a MA (Coelho et al., 2022) em comparação com outros ecossistemas tropicais (Ali et al., 2019; N'Guessan et al., 2019; van der Sande et al., 2017). Além disso, há uma necessidade em conhecer os influenciadores da biomassa florestal por grupo funcional, tornando os planos de restauração mais específicos e conseqüentemente mais eficazes.

Nesta situação, a estatística bayesiana apresenta-se como uma ferramenta promissora para estudos na Mata Atlântica. Os modelos bayesianos podem conter uma informação *a priori*, conhecimento probabilístico acerca do parâmetro antes de observar os dados amostrais (Krapu and Borsuk, 2019), fornecendo uma melhor interpretação dos resultados em relação às abordagens tradicionais. A análise bayesiana consiste em identificar os dados relevantes para a pesquisa (a escala de medição desses dados, a variável de resposta e os preditores) (1), definir um modelo descritivo com parâmetros significativos e adequados a proposta teórica da análise (2), especificar a distribuição *a priori* dos parâmetros (3), verificar se a distribuição *a posteriori* é adequada aos dados e interpretá-la com base no comportamento do fenômeno em estudo (4) (Krusckle, 2015).

A maioria dos estudos sobre a dinâmica da biomassa de florestas tropicais são voltados para a região amazônica em florestas com solos de baixa fertilidade, espécies de vida longa e biomassa aérea elevada (Poorter et al., 2017). Entretanto, a biomassa de florestas resultante da fragmentação, como a Mata Atlântica, poderá sofrer maior influência de seu histórico de exploração (uso anterior da terra e idade de abandono) em comparação a fatores ambientais (fertilidade dos solos, composição e riqueza de espécies). Assim, o objetivo principal foi identificar os fatores que mais fortemente influenciam a biomassa das árvores de fragmentos secundários de Mata Atlântica por meio da estatística bayesiana. Especificamente, as seguintes questões foram respondidas: quais variáveis ambientais e antrópicas afetam a estocagem dos fustes de cada grupo ecológico? E como esses fatores favorecem ou limitam a biomassa do grupo ecológico?

2. Material e métodos

2.1. Áreas de estudo

O estudo foi realizado em sete fragmentos de Mata Atlântica localizados em Minas Gerais, Brasil (Figura 1). Todas as áreas pertencem à região fitoecológica da Floresta Estacional Semidecidual (IBGE, 2012; Veloso et al., 1991). A precipitação anual varia de 701 a 1737 mm.ano⁻¹, a elevação de 242 a 1169 m acima do nível do mar e o declive de 2,97 a 65,81% em todos os locais (Tabela S1).

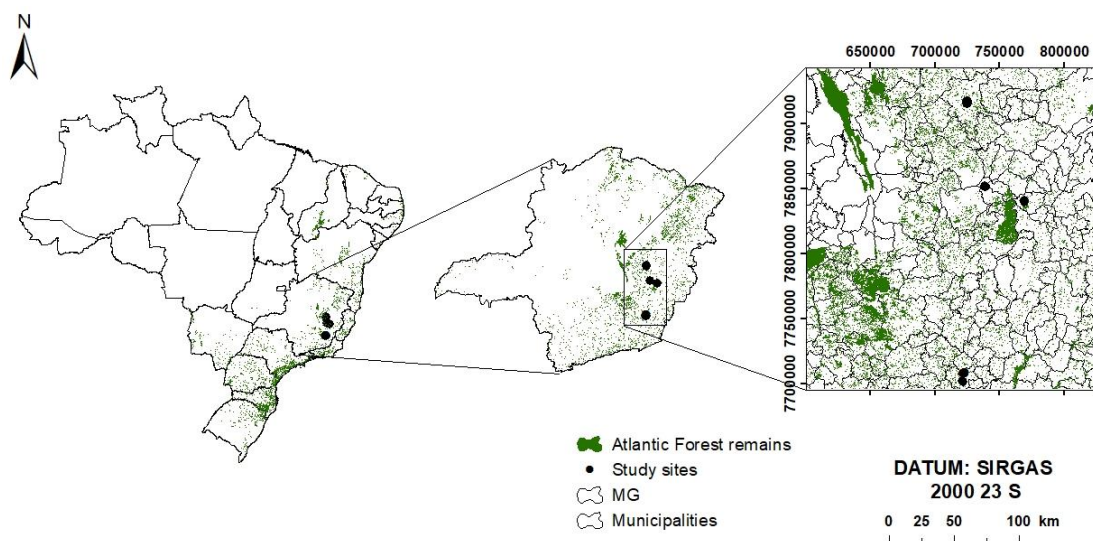


Figura 1 - Mapa de localização dos fragmentos de Mata Atlântica no Estado de Minas Gerais, Brasil. Fonte: Rocha (2019).

2.2. Coleta de dados

Cento e quatro parcelas retangulares permanentes de área fixa de 10 × 50 m (0,05 ha) foram distribuídas nos fragmentos (Tabela 1). Todos os fustes com diâmetro ≥ 15 cm a 1,30 m (dap, cm) foram medidos e identificados botanicamente. As espécies foram classificadas em três grupos funcionais com base em Gandolfi et al. (1995): pioneiras, secundária iniciais e secundária tardias. A média e o desvio padrão da biomassa por grupo ecológico encontra-se na tabela S1.

Tabela 1. Características principais dos sete fragmentos de Mata Atlântica. A localização dos fragmentos florestais, o tamanho da floresta, a quantidade, o tamanho e os anos de medição das parcelas são fornecidos

Fragmento	Município	Idade de abandono (anos)	Matriz	Floresta (ha)	Parcela	Parcela (ha)	Medidas
1	Guanhães	~40	Eucalipto, floresta e pasto	106,0	20	0,05	2002, 2007, 2012, 2017
2	Viçosa	~60	Área urbana, floresta e pasto	21,8	50	0,01	1996, 1998, 2001, 2003, 2013, 2018
3	Caratinga	~30	Eucalipto, floresta, lagoa e pasto	264,0	16	0,05	2002, 2007, 2012, 2017
4	Caratinga	~50	Eucalipto, floresta, lagoa e pasto	37,3	6	0,05	2002, 2007, 2012, 2017
5	Viçosa	~45	Área urbana e pasto	44,1	20	0,05	2010, 2015
6	Coronel Fabriciano	~50	Eucalipto, floresta e pasto	38,4	12	0,05	2002, 2007, 2012, 2017
7	Viçosa	~80	Área urbana, floresta e pasto	17,0	10	0,10	1994, 1997, 2000, 2004, 2008, 2010, 2013, 2016

1: Cachoeira das Pombas; 2: Mata da Garagem; 3: Ipaba Mata 1; 4: Ipaba Mata 2; 5: Centev; 6: São José e 7: Mata da Silvicultura.

O volume dos fustes foi calculado a partir da equação ajustada por Amaro et al. (2013) para Floresta Estacional Semidecidual Montana, no Município de Viçosa, MG (Equação 1). A densidade básica da madeira foi determinada de acordo com a norma NBR 11941 (Associação Brasileira de Normas Técnicas - ABNT, 2003) e com base em diferentes literaturas (Amaro et al., 2013; Chave et al., 2009; Souza et al., 2012; Torres et al., 2017). A biomassa foi calculada multiplicando-se o volume e a densidade básica da madeira (Chave et al., 2005; Torres et al., 2017).

$$VF_{CC} = 0,00007 * DAP^{2,204301} * Ht^{0,563181} \quad (1)$$

Em que: VF_{CC} = Volume do fuste com casca (m³); DAP = Diâmetro medido a 1,30 metros do solo (cm); Ht = Altura total (m).

2.3. Descrição das variáveis

2.3.1. Atributo da floresta e variáveis antrópicas

A área basal e as seguintes variáveis antrópicas: histórico de uso da terra, cobertura florestal, idade de abandono, tamanho da floresta e distância da borda foram as variáveis preditivas definidas a nível de parcela.

O histórico de uso da terra foi categorizado em quatro critérios: produção agrícola, desmatamento, plantações de eucalipto e corte seletivo. Os critérios de uso e a idade de abandono das áreas foram obtidos por meio de fotografias aéreas (1960, 1980 e 1990), imagens de 1985 do satélite Landsat, entrevistas com proprietários e títulos de propriedades.

A cobertura florestal, proveniente do MapsBiomas (Mapbiomas Project, 2019), foi calculada para cada parcela utilizando buffers circulares com raios de 500, 1000 e 2000 metros para os anos 1985, 2002 e 2017 no ArcGIS 10.3.1 (ESRI, 2015). A cobertura florestal foi determinada da classificação pixel a pixel (30 x 30 m) de imagens do satélite Landsat pela plataforma Google Earth Engine (Mapbiomas Project, 2019). A área do fragmento florestal foi determinada pelo 'calculate geometry attribute' e a distância da borda mais próxima foi calculada com o 'near', ambas ferramentas do ArcGIS 10.3 (ESRI, 2015). Os tamanhos dos fragmentos variam de 17 km² a 264 km².

2.3.2. Variáveis climáticas

A temperatura média anual, a precipitação anual, o número de meses com < 100 mm de chuva e a precipitação nos três meses mais secos para cada fragmento foi obtida da estação climatológica mais próxima. O déficit hídrico climático (CWD), que é a diferença entre Evapotranspiração Potencial (PET) e Evapotranspiração Real (AET), foi estimado seguindo Lutz et al. (2010) e usando a função R CWD e AET de Redmond (2019).

A CWD reflete as condições de seca com maior precisão do que a precipitação total anual (Chave et al., 2014). O CWD mais negativo indica condições de alto

estresse hídrico e valores próximos de 0 (zero) indicam não estresse hídrico (Poorter et al., 2017). A média da precipitação anual total e CWD para um, dois, três e quatro anos antes do ano de medição foi calculada.

2.3.3. Variáveis edáficas e topográficas

Vinte a trinta amostras de solo foram coletadas para obter uma amostra composta para duas profundidades (0–20 cm e 20–40 cm) em cada parcela. O pH do solo em água, os cátions trocáveis (Ca^{2+} , Mg^{2+} e Al^{3+}), a acidez potencial (H^+ + Al^{3+}), capacidade de troca catiônica (CTC), saturação por bases (V), fósforo disponível (P), fósforo remanescente em solução (P-res) e matéria orgânica do solo (MO) foram determinados usando métodos padrão (Teixeira et al., 2017). As análises do solo foram realizadas no laboratório de Fertilidade do Solo da Universidade Federal de Viçosa (UFV), Brasil.

O ângulo de inclinação, a declividade e a elevação foram calculados para caracterizar a topografia usando a ferramenta Spatial Analyst no ArcGIS 10.3.1 (ESRI, 2015). O Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) e os Modelos Digitais de Elevação (DEMs) foram utilizados para a análise.

2.4. Análise dos dados

2.4.1. Seleção das variáveis

A correlação de Pearson foi utilizada para determinar as variáveis que seriam incluídas nos modelos estatísticos e para avaliar o efeito das variáveis antrópicas e ambientais na biomassa das árvores sobreviventes (B) por grupo ecológico. Em seguida, variáveis altamente correlacionadas foram excluídas usando um limite de coeficiente de correlação de $\pm 0,9$ (Leite et al., 2020; Rocha, 2021).

As variáveis do solo medidas na profundidade 0-20 cm não foram utilizadas simultaneamente com as variáveis da profundidade 20-40 cm, devido à alta correlação entre ambas as camadas.

A correlação de Pearson também foi utilizada para identificar as correlações entre a área de cobertura florestal em diferentes raios (500, 1000 e 2000 m) e anos (1985, 2002 e 2017). Os raios e anos apresentaram baixa correlação com a biomassa dos fustes, diferindo com o grupo ecológico. Assim, utilizou-se a variável cobertura florestal com raio 500 metros em 2017 nos modelos de biomassa das pioneiras, raio

1000 metros em 2017 para as secundárias iniciais e raio 2000 metros em 1985 para as secundárias tardias.

As seguintes variáveis antrópicas foram incluídas no modelo, dependendo da correlação com a biomassa de cada grupo ecológico: idade de abandono, ano de abandono, tamanho da floresta, perímetro, razão de borda (P/A), distância da borda e histórico de uso da terra. Quanto ao conjunto de variáveis topográficas, utilizou-se a elevação da parcela no modelo, a declividade e o ângulo de inclinação.

As variáveis climáticas correlacionadas com a biomassa de cada grupo ecológico e incluídas no modelo foram: a temperatura média, a precipitação anual e o déficit hídrico médio (CWD). Sendo que o déficit hídrico médio foi retirado no início do ajuste, devido a sua baixa correlação com a biomassa e alta correlação com as variáveis topográficas.

2.4.2. Região de equivalência prática (Rope)

A região de equivalência prática (rope) foi utilizada para avaliar a incerteza em relação aos parâmetros dos modelos. O rope é uma região correspondente a uma hipótese “nula” da abordagem frequentista, ele verifica a porcentagem do Intervalo de Credibilidade que praticamente não tem efeito. Assim, se esse percentual for suficientemente baixo, concluiremos que o parâmetro apresenta efeito importante para o modelo. Se o percentual de rope for alto, o parâmetro pode ser considerado como “praticamente sem efeito”, ou seja, uma magnitude insignificante (Makowski et al., 2019).

2.4.3. Modelagem da biomassa dos fustes sobreviventes

As variáveis quantitativas foram padronizadas, através da função scale do Software R, para acelerar a taxa de convergência e permitir uma comparação direta dos seus efeitos na biomassa dos fustes (Equação 2).

$$Z_i = (x_i - \bar{x})/\sigma \quad (2)$$

Em que: Z_i = valor padronizado da i-ésima observação; x_i = valor da i-ésima observação; \bar{x} = média dos valores observados e σ = desvio padrão.

A associação de variáveis antrópicas e ambientais (topográficas, variáveis edáficas, variáveis climáticas) com a biomassa de sobreviventes em fragmentos de Mata Atlântica foi verificada por meio de modelos lineares por grupo ecológico.

2.4.4. Seleção, avaliação e inferência de modelos

Um submodelo para cada grupo ecológico foi desenvolvido pela remoção sistemática das covariáveis do modelo completo (Equação 3), que não contribuíram para o ajuste geral.

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n + \varepsilon \quad (3)$$

Em que: y_i = biomassa dos fustes sobreviventes para cada grupo ecológico, com i = pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias; x_1 a x_n = variáveis antrópicas ou ambientais, β_0 a β_n = parâmetros do modelo e ε = erro aleatório.

O modelo foi ajustado por análise Bayesiana, com *priori* informativa e não informativa, via Markov chain Monte Carlo (MCMC), técnica de simulação para obter a distribuição *a posteriori* de cada parâmetro em um modelo (Gelman et al., 2004). O MCMC foi aplicado usando a linguagem Stan através do pacote rstanarm (Stan Development Team, 2017) em R (R Development Core Team, 2014). Utilizou-se um burn-in de 100.000 iterações, 1 cadeia, uma taxa de desbaste de 10 e 1.000.000 de iterações para cada distribuição *a posteriori*. A validação do modelo foi avaliada graficamente conforme detalhado em Zuur and Ieno (2016) e a seleção dos parâmetros do modelo foi baseada no fator de Bayes (BF) (Gelman et al., 2004). Assim, os modelos que apresentaram seus parâmetros na área de rejeição da "hipótese nula" foram preferidos em relação aos modelos fora desta área, situação verificada pelo valor de *rope* e confirmada pelo fator de Bayes para os parâmetros conforme (Equação 4):

$$BF = \frac{p(\text{posterior})}{p(\text{prior})} \quad (4)$$

Em que: BF é o fator de Bayes calculado contra a hipótese nula; $p(\text{posterior})$ é a probabilidade *a posteriori* de um único parâmetro e $p(\text{prior})$ é a probabilidade *a priori* desse parâmetro. Um fator de Bayes maior que 1 pode ser interpretado como evidência contra a hipótese nula (Wetzels et al., 2011).

O critério de convergência utilizado pelo rstanarm é o valor de Rhat. A convergência das cadeias de Markov é alcançada quando os valores iniciais para os parâmetros são amostrados até que todos os valores de Rhat estejam abaixo de 1,1 (Gelman et al., 2013). O tamanho efetivo da amostra (neff) foi analisado para cada parâmetro do modelo como medida da eficiência amostral. A métrica neff é baseada na capacidade dos sorteios independentes em estimar o verdadeiro valor médio do parâmetro (Gelman et al., 2013). O neff corresponde ao número de amostras independentes com o mesmo poder de estimação das amostras auto correlacionadas via cadeias MCMC (Kruschke, 2015). Geralmente, um tamanho efetivo da amostra maior que 1.000 é suficiente para estimativas estáveis (Bürkner, 2017).

2.4.5. Distribuição *a priori* informativa e não informativa

As distribuições *a priori* informativas foram definidas com base nos dados das áreas de estudo, conforme especificado na tabela 2. Enquanto *a priori* não informativa dos coeficientes (β_k) da regressão foi dada por:

$$\beta_k \sim \text{Normal} (0; 2,5 * s_y/s_x)$$

Em que:

$$s_x = sd(x) \text{ e}$$

$$s_y = \begin{cases} sd(y) & \text{se família gaussiana,} \\ 1 & \text{caso contrário} \end{cases}$$

Onde sd é o desvio padrão.

Tabela 2 – Distribuições *a priori* dos parâmetros dos modelos de biomassa dos três grupos ecológicos (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias)

Grupo ecológico	Priori	Parâmetro	Priori normal ($\mu; \sigma$)
Pioneira	1	β_1	-4; 0,6
	1	β_2	2; 0,7
	1	β_3	-2,5; 0,6
	1	β_4	-1,9; 0,8
	2	$\beta_1, \beta_2 \dots \beta_k$	0; 2,5 * s_y/s_x
Secundária Inicial	1	β_1	-14; 3
	1	β_2	22; 3,1
	1	β_3	-14,4; 2,9
	1	β_4	15; 2,9
	2	$\beta_1, \beta_2 \dots \beta_k$	0; 2,5 * s_y/s_x
Secundária tardia	1	β_1	4,55; 0,92
	1	β_2	2,98; 1,12
	1	β_3	-2,85; 0,85
	1	β_4	10,5; 4,2
	1	β_5	-6; 6,8
	1	β_6	7; 3,5
	2	$\beta_1, \beta_2 \dots \beta_k$	0; 2,5 * s_y/s_x

Onde: 1 refere-se ao modelo ajustado com *priori* não informativa e 2 refere-se ao modelo ajustado com *priori* informativa.

3. Resultados

Os modelos ajustados com *priori* informativa apresentaram erro padrão menores aos modelos ajustados por *priori* não informativa (Tabela 3).

Tabela 3. Intervalos de credibilidade dos parâmetros dos modelos ajustados com *priori* não-informativa (1) e informativa (2) e os fatores (variáveis preditoras) influenciando a biomassa dos três grupos ecológicos (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias) para os sete fragmentos de Mata Atlântica

Grupo ecológico	<i>Priori</i>	Variáveis	Média (90% intervalo a <i>Posteriori</i>)	Desvio padrão
Pioneira	1	Razão (P/A)	-3,93 (-4,93; -2,86)	0,63
	1	SB (0-20)	2,10 (0,84; 3,45)	0,8
	1	Inclinação (0-20)	-2,52 (-3,55; -1,44)	0,64
	1	AI (0-20)	-1,99 (-3,38; -0,63)	0,84
	2	Razão (P/A)	-3,97 (-4,68; -3,27)	0,43
	2	SB (0-20)	2,06 (1,26; 2,87)	0,49
	2	Inclinação (0-20)	-2,52 (-3,24; -1,83)	0,43
	2	AI (0-20)	-1,96 (-2,82; -1,1)	0,52
Secundária Inicial	1	Área basal (pioneira)	-14,1 (-19,06; -9,16)	3,02
	1	Razão (P/A)	20,71 (15,47; 25,59)	3,09
	1	Inclinação (0-20)	-14,45 (-19,09; -9,63)	2,89
	1	P remanescente (20-40)	14,65 (9,9; 19,19)	2,84
	2	Área basal (pioneira)	-13,93 (-17,36; -10,53)	2,08
	2	Razão (P/A)	21,3 (17,84; 24,8)	2,11
	2	Inclinação (0-20)	-14,38 (-17,73; -11,08)	2,02
	2	P remanescente (20-40)	14,77 (11,54; 18,14)	2
Secundária tardia	1	Área basal (Total)	4,51 (2,94; 5,94)	0,92
	1	Razão (P/A)	2,97 (1,16; 4,85)	1,12
	1	Distância da borda LUH	-2,82 (-4,16; -1,51)	0,8
	1	(Desmatamento)	10,41 (4,12; 16,98)	3,9
	1	LUH (Eucalipto)	-6,07 (-17,19; 4,71)	6,7
	1	LUH (Corte seletivo)	6,97 (1,28; 12,72)	3,51
	2	Área basal (Total)	4,53 (3,48; 5,58)	0,64
	2	Razão (P/A)	2,97 (1,69; 4,17)	0,75
	2	Distância da borda LUH	-2,84 (-3,79; -1,88)	0,59
	2	(Desmatamento)	10,44 (6,04; 14,81)	2,67
2	LUH (Eucalipto)	-5,98 (-13,42; 1,62)	4,58	
2	LUH (Corte seletivo)	6,99 (3,32; 10,58)	2,21	

Onde: o modelo 1 tem uma *priori* não informativa e o modelo 2 tem uma *priori* informativa.

O modelo com melhor ajuste para a biomassa dos fustes pertencentes ao grupo das pioneiras apresentou influência da razão entre o perímetro e a área do fragmento

(Figura 1a), da soma de bases na camada 0-20 do solo (Figura 1b), do ângulo de inclinação (Figura 1c) e do alumínio na camada 0-20 do solo (Figura 1d).

O aumento da soma de bases na camada 0-20 do solo resultou em aumento da biomassa das árvores pioneiras. Enquanto, o aumento da razão (perímetro/área), do ângulo de inclinação e do alumínio na camada 0-20 reduziram a biomassa das pioneiras (Figura 1a-d). O histórico de uso da terra e a idade de abandono do povoamento não foram importantes para a biomassa das pioneiras.

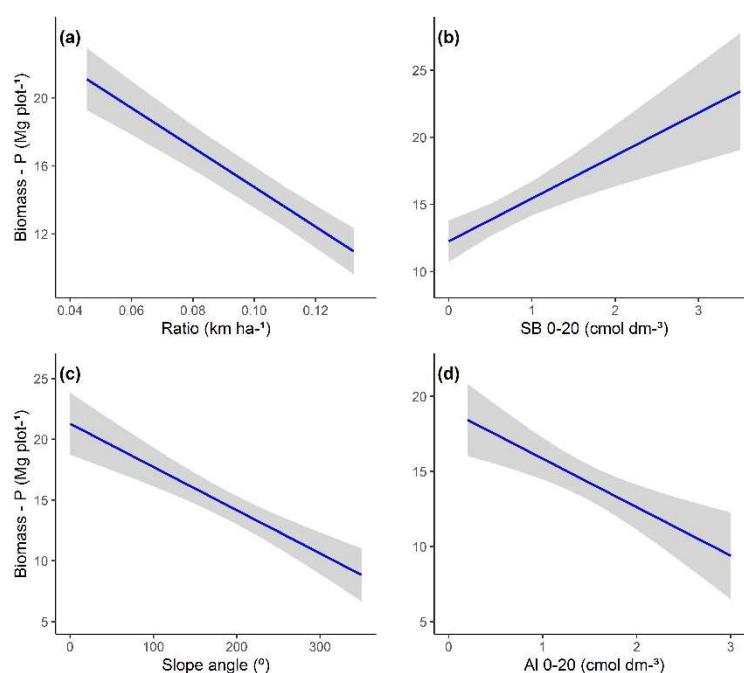


Figura 1 – Gráfico de efeito marginal de todos os preditores do modelo informativo para a biomassa do grupo ecológico das pioneiras.

O modelo com melhor ajuste para a biomassa dos fustes do grupo das secundárias iniciais apresentou influência da área basal das espécies pioneiras na parcela (Figura 2a), da razão (perímetro/área) (Figura 2b), do ângulo de inclinação (Figura 2c) e do fósforo remanescente na camada 20-40 (Figura 2d).

O aumento da razão (perímetro/área) e do fósforo remanescente resultou em aumento da biomassa das árvores secundárias iniciais. Por outro lado, quanto maior a área basal das espécies pioneiras e o ângulo de inclinação menor a biomassa das secundárias iniciais (Figura 2a-d). A temperatura e a precipitação média anual não tiveram uma associação importante com a biomassa das secundárias iniciais.

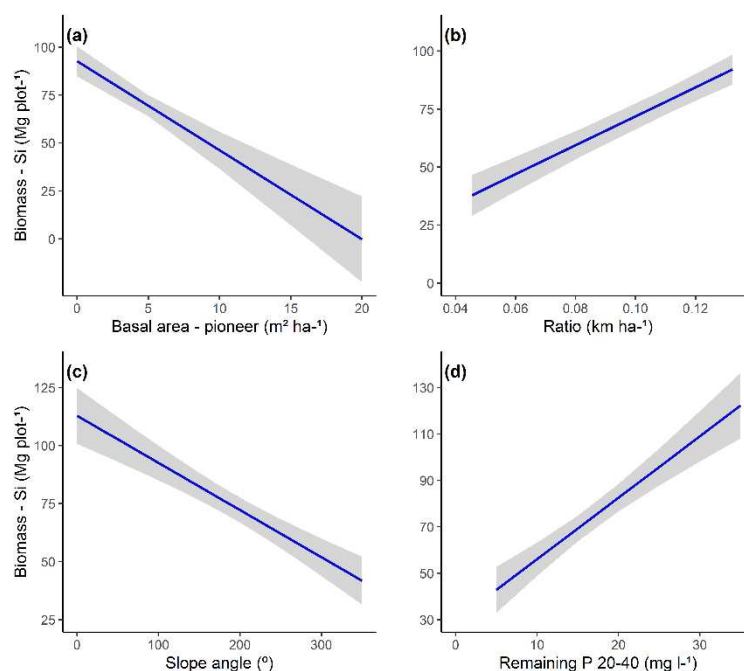


Figura 2 – Gráfico de efeito marginal de todos os preditores do modelo informativo para a biomassa do grupo ecológico das secundárias iniciais.

Assim como para as espécies pioneiras, as variáveis antrópicas idade de abandono e histórico de uso da terra tiveram pouca influência na biomassa das espécies secundárias iniciais.

O modelo com melhor ajuste para a biomassa dos fustes do grupo das secundárias tardias apresentou influência da área basal da parcela (Figura 3a), da razão (perímetro/área) (Figura 3b), da distância da borda (Figura 3c) e do histórico de uso da terra.

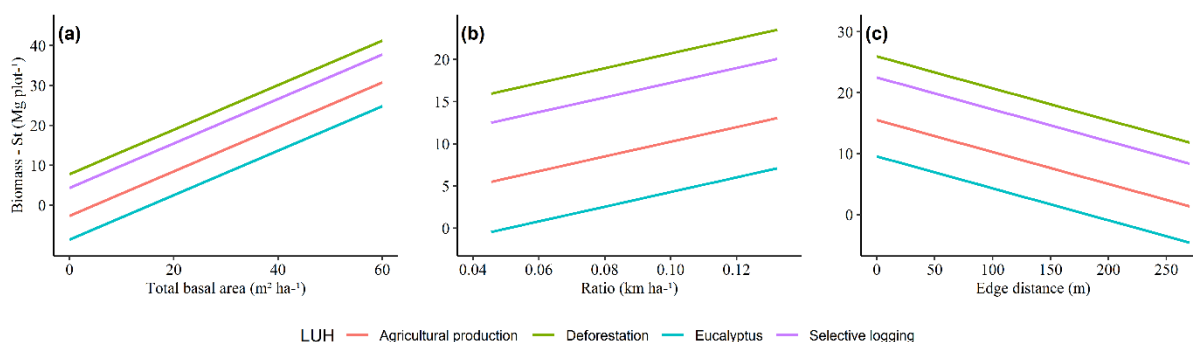


Figura 3 – Gráfico de efeito marginal de todos os preditores do modelo informativo para a biomassa do grupo ecológico das secundárias tardias. O histórico de uso da terra é uma variável categórica representada por quatro classes.

A biomassa das árvores secundárias tardias aumentou acompanhando o aumento da área basal das parcelas. A razão (perímetro/área) também apresentou importância positiva no incremento da biomassa desse grupo ecológico. Por outro lado, quanto maior a distância até a borda do fragmento menor a biomassa das secundárias tardias (Figura 3a-c). Apesar de não estar presente no modelo selecionado, o teor de fósforo na camada 0-20 apresentou alta correlação com a biomassa das secundárias tardias.

A mesma tendência, de aumento e redução na biomassa dos fustes das secundárias tardias, foi observada para os quatros históricos de uso da terra. Sendo que, as áreas que foram desmatadas seguida das áreas que sofreram corte seletivo apresentaram maior biomassa. Em sequência, as áreas em que havia produção agrícola ou eucalipto apresentaram menor biomassa (Figura 3).

A razão (perímetro/área) foi a única variável comum aos modelos com melhor ajuste para cada um dos três grupos ecológicos. Sendo que, a razão (perímetro/área) apresentou efeito negativo sobre a biomassa florestas das pioneiras e efeito positivo sobre as secundárias iniciais e tardias. Ao analisar do efeito individual do perímetro sobre as espécies, verifica-se que o maior perímetro favoreceu as pioneiras. Enquanto as secundárias iniciais e tardias foram favorecidas por perímetros menores (Figura 4).

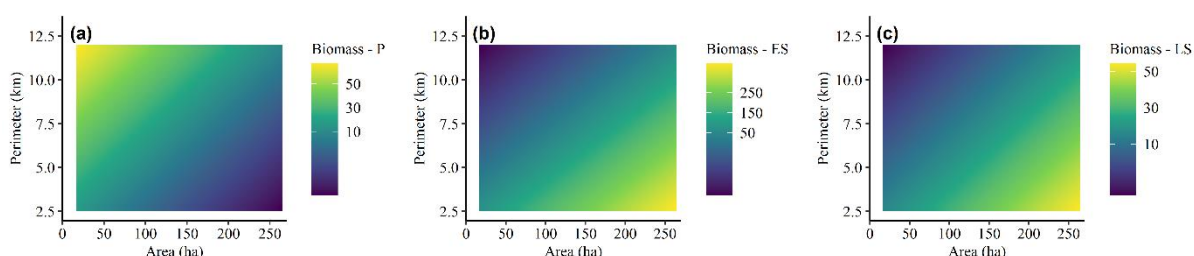


Figura 4 – Gráfico de calor indicando o efeito dos preditores área e perímetro na biomassa florestal para os três grupos ecológicos: (a) pioneiras, (b) secundárias iniciais e (c) secundárias tardias, considerando constante o efeito da razão (perímetro/área). A biomassa foi medida em megagramas por parcela (Mg plot^{-1}).

4. Discussão

A fotossíntese e a respiração das plantas resultam na produção de matéria orgânica, ou biomassa, pelo povoamento florestal (Raihan et al., 2019). O efeito de variáveis antrópicas e ambientais foram avaliados sobre a biomassa de árvores em fragmentos da Mata Atlântica brasileira. Constatou-se que a produção de biomassa

pelas árvores é afetada por diferentes influenciadores e varia entre os grupos ecológicos.

A biomassa das espécies pioneiras foi influenciada principalmente por variáveis nutricionais do solo, como a soma de bases e o teor de alumínio, e tamanho da borda e área do fragmento. A biomassa das secundárias iniciais também foi influenciada por variáveis edáficas, como o teor de fósforo na camada 20-40 cm, borda e área do fragmento, além da competição com as árvores pioneiras (representada pela área basal deste grupo ecológico). O grupo das secundárias tardias foi o único influenciado pela variável antrópica histórico de uso da terra.

As propriedades químicas dos solos são importantes para a distribuição das espécies e a sucessão secundária, variando com as características do fragmento, como idade de abandono, topografia e histórico de uso da terra (van Breugel et al., 2019; Villa et al., 2022). Os solos nas áreas de estudo são ácidos, com o pH entre 3,34 a 5,67, alto teor de matéria orgânica e fertilidade variável. A seguir os resultados para cada grupo ecológico foram discutidos.

4.1. Pioneiras

4.1.1. Razão (perímetro/área)

A biomassa das pioneiras diminuiu com a razão entre o perímetro e a área do fragmento, indicando que o formato da floresta influencia no acúmulo de biomassa por este grupo ecológico. As pioneiras de vida curta e os cipós são os principais beneficiados pelas condições de borda resultante da fragmentação (Aguirre-Jaimes et al., 2021; Melito et al., 2018). As espécies arbóreas pioneiras proliferam ao longo das bordas da floresta e em pequenos fragmentos na Amazônia (Almeida et al., 2019; Santos et al., 2012) e na Mata Atlântica (Lingner et al., 2020; Tabarelli et al., 2010). Enquanto, as espécies típicas de áreas não perturbadas tornam-se raras ou extintas nesses ambientes, favorecendo a sucessão precoce do povoamento (Tabarelli et al., 2012). Entretanto, as pioneiras de vida curta apresentam densidade da madeira baixa, o que limita sua contribuição positiva aos estoques de carbono em comparação com espécies de estágios sucessionais avançados (Melito et al., 2018).

Os valores maiores de razão (perímetro/área) estiveram associados a perímetros menores, que pode limitar os níveis de luminosidade que o fragmento recebe. O aumento dos níveis de luz em um fragmento está associado com o aumento da produtividade do ecossistema e o estabelecimento de espécies exigentes em luz

(Peña-Claros et al., 2008; van der Sande et al., 2017), como as espécies *Mabea fistulifera*, *Piptadenia gonoacantha* e *Vismia* spp.

Geralmente, os efeitos de borda são mais intensos em fragmentos menores e com maior razão de borda, ou seja, maior proporção de perímetro por área (Laurance and Vasconcelos, 2009; Ribeiro et al., 2019). Em contraste, encontramos maior acúmulo de biomassa pelas pioneiras associado a valores menores de P/A (razão de borda). Este resultado incomum pode ser devido ao fato de que, neste estudo, os valores menores de P/A estão associados a maiores perímetros e, portanto, podem ter favorecido o acúmulo de biomassa pelas pioneiras. Outra hipótese é que o histórico de práticas agrícolas em uma área pode aumentar a fertilidade dos seus solos e favorecer o desenvolvimento de pioneiras (Jakovac et al., 2021; Ribeiro et al., 2019). Além disso, as irregularidades do perímetro de um fragmento, pode favorecer a regeneração de espécies pioneiras e espécies maduras dispersas por animais (Hill and Curran, 2005; Zambrano et al., 2020).

4.1.2. Soma de bases (Ca^{2+} , Mg^{2+} e K^+)

A soma de bases relacionou positivamente com a biomassa das pioneiras. A maioria das espécies vegetais respondem ao aporte de nutrientes minerais com maior produção de biomassa, indicando que a limitação de nutrientes é muito comum, ou seja, as plantas estão constantemente em condições subótimas de nutrição mineral (Schulze et al., 2019). Em solos tropicais, o pH ácido, as baixas concentrações de bases e maiores de Al^{3+} podem limitar a disponibilidade dos cátions básicos (Ca^{2+} e Mg^{2+}) para as árvores (Bizuti et al., 2018; Fujii et al., 2018).

Os macro-elementos Ca, Mg e K são adquiridos pelas plantas na forma iônica, sendo que os íons Ca^{2+} são componentes da parede celular e estão envolvidos em diversos processos de transdução de sinal, os íons K^+ são os principais osmóticos e o Mg^{2+} participa da osmorregulação e regulação do pH na célula (Schulze et al., 2019). O K^+ compete em desvantagem pelo mesmo sítio de absorção dos cátions bivalentes Ca^{2+} e Mg^{2+} , inibição competitiva, mas baixas concentrações de cálcio favorecem a absorção do potássio, efeito sinérgico (Sorreano et al., 2012).

As espécies pioneiras apresentam crescimento rápido (Amaral et al., 2019) e têm preferência por solos menos ácidos para se desenvolverem (Bizuti et al., 2018; Morais Junior et al., 2020). Desta forma, a correção do solo pode favorecer a absorção e incorporação de nutrientes, principalmente os cátions básicos, pelas pioneiras em

solos ácidos (Furtini Neto et al., 1999; Morais Junior et al., 2020). A adição de cálcio tem favorecido o acúmulo de biomassa acima do solo e a redução das raízes das árvores (Bizuti et al., 2018; Fahey et al., 2016).

4.1.3. Ângulo de inclinação

O aumento do ângulo de inclinação da topografia contribuiu negativamente para a biomassa das pioneiras. Os elementos topográficos (declividade, inclinação e aspecto) têm papel fundamental para o ecossistema florestal (Marapara et al., 2021). Por exemplo, a inclinação influenciou positivamente a biomassa acima do solo em florestas secundárias na China, até um limite de 45° para algumas áreas (Shen et al., 2018). Enquanto, a diversidade de áreas baixas pode ser menor comparada a áreas de planaltos e encostas (Bentos et al., 2017).

O aumento da biomassa acima do solo nas encostas pode ser devido a menor intervenção humana, resultando em uma vegetação melhor preservada (Shen et al., 2018). Por outro lado, relevos com maior ângulo de inclinação e voltados para o sol recebem maiores níveis de radiação (Chuvieco, 2016) e experimentam maiores temperaturas e evaporação da água dos solos (Marapara et al., 2021). Conseqüentemente, os solos nesses relevos têm menores teores de umidade e matéria orgânica, o que compromete o desenvolvimento de espécies de crescimento rápido, como as pioneiras.

4.1.4. Alumínio na camada 0-20 cm

As espécies pioneiras apresentaram maior biomassa para menores teores de alumínio, na camada 0-20 cm, corroborando com a preferência desse grupo ecológico por solos menos ácidos (Morais Junior et al., 2020). O Alumínio como o íon fitotóxico Al^{3+} torna-se disponível para as plantas em pH do solo abaixo de 5, sendo um dos principais limitante da produtividade das árvores em solos tropicais (Chandra and Keshavkant, 2021; Schmitt et al., 2017). Por exemplo, espécies pioneiras de vida curta apresentaram alta sensibilidade ao Al em florestas tropicais no sul do Equador, indicando que espécies de rápido crescimento tendem à ser mais suscetível à toxicidade por Al (Rehmus et al., 2014). O alumínio interferiu na absorção e translocação de fósforo (P) de mudas de *Schizolobium amazonicum* (paricá), espécie pioneira de crescimento rápido, resultando em acúmulo de P nas raízes e menor produção de biomassa aérea (Peleja et al., 2020). Em solos ácidos com alta toxicidade

ao alumínio, a correção do solo favoreceu a absorção e incorporação de nutrientes pelas plantas (Bizuti et al., 2018; Raboin et al., 2016; Yakuwa et al., 2020).

A menor produção de biomassa, em presença de altas concentrações de alumínio, pode ser explicada pela rizotoxicidade e consequente inibição do sistema de transporte de nutrientes, como o fósforo (Chandra and Keshavkant, 2021). A baixa disponibilidade de fósforo reduz a taxa fotossintética, resultando em menor produção de biomassa vegetal (Peleja et al., 2020).

4.2. Secundárias iniciais

4.2.1. Área basal (pioneiras)

A biomassa das secundárias iniciais diminuiu com a área basal das pioneiras, indicando que as pioneiras podem ser as principais competidoras por recursos (luz, água e nutrientes) das secundárias iniciais. A competição em florestas tropicais e mistas aumenta, principalmente, com a área basal das árvores da parcela juntamente com as condições ambientais (Andrés, 2019; Rozendaal et al., 2020). Em estágio inicial da sucessão da floresta, as árvores maiores e circunvizinhas comprometem o crescimento de espécies em estabelecimento, principalmente por competirem por luz e nutrientes (Capellesso et al., 2020; van Breugel et al., 2012). Assim, a regeneração e o crescimento rápido das pioneiras podem levar a diminuição de recursos (água ou nutrientes do solo) para as espécies de crescimento mais lento, como as secundárias iniciais. Além disso, as árvores pioneiras podem intensificar a competição por reduzir a luminosidade para as árvores subsequentes no estágio de sucessão.

Durante eventos de seca, as árvores tendem a competir mais rigorosamente por recursos dos solos, sendo que esse efeito é menos intenso em povoamentos mistos comparado às monoculturas (Jucker et al., 2014; Pardos et al., 2021). Já em solos com maior disponibilidade de água e nutrientes, resultando em árvores com maior área basal e diâmetro da copa, a competição por luz pode ser mais importante do que a competição por nutrientes (Muench and Elsey-Quirk, 2019; Rozendaal et al., 2020).

4.2.2. Razão (perímetro/área)

Ao contrário das pioneiras, a biomassa das secundárias iniciais aumentou com a razão entre o perímetro e a área do fragmento. Os valores maiores de razão (perímetro/área) estiveram associados a perímetros menores, o que reduz os níveis

de luminosidade que o fragmento recebe e favorece o desenvolvimento das espécies secundárias iniciais em detrimento das pioneiras. Além disso, uma vez que a área basal das pioneiras também influencia a biomassa das Si, o menor recrutamento desse grupo ecológico intensifica as condições favoráveis às secundárias iniciais.

As mudanças microclimáticas nas bordas devido à fragmentação resultam em altas taxas de danos e mortalidade de espécies tolerantes à sombra (Laurance et al., 2006; Melito et al., 2018). Sendo que, fragmentos com menor efeito de borda apresentam microclima favorável ao desenvolvimento e recrutamento dessas espécies não pioneiras (Albiero-Júnior et al., 2021; Ribeiro et al., 2019). Além do efeito de borda, o histórico de uso da terra pode aumentar a perda de biomassa (Coelho et al., 2022; Ribeiro et al., 2019) por afetar as condições nutricionais dos solos, o tamanho da floresta, o seu formato e isolamento, impactando a presença de polinizadores e dispersores de sementes (Hill and Curran, 2005; Melito et al., 2018).

4.2.3. Ângulo de inclinação

O decréscimo da biomassa das secundárias iniciais com o ângulo de inclinação pode ter motivos semelhantes ao observado para as pioneiras: a maior exposição do relevo à radiação resulta em solos pouco úmidos e com baixo teor de matéria orgânica, afetando o desenvolvimento das árvores.

4.2.4. P remanescente (20-40)

A biomassa das secundárias iniciais aumentou com o fósforo remanescente da camada 20-40 cm do solo. O fósforo é um macronutriente que participa de diversos processos metabólicos nas plantas, desde a fotossíntese até a respiração (Sorreano et al., 2012), além de ser apontado como responsável no aumento da produtividade e da biomassa acima do solo (van der Sande et al., 2017). O fósforo apresenta baixa mobilidade, podendo ser lixiviado das camadas mais superficiais, como os 20 cm superiores, dos solos (Missong et al., 2018). Algumas espécies, como as pioneiras, se beneficiam de associações micorrízicas para captura e absorção de fósforo (Dissanayaka et al., 2021), característica menos observada em espécies não pioneiras (Yaffar et al., 2021; Zangaro et al., 2012).

Os sistemas radiculares mais extensos em algumas espécies permitem maior absorção de nutrientes pouco móveis, como o fósforo, devido ao aumento da área de contato entre as raízes e o solo (Fernandes, 2006). Portanto, a aquisição de fósforo

pelas secundárias iniciais, associada à camada 20-40 cm do solo, pode ser uma estratégia para adquirir o nutriente essencial às suas funções vitais e ao seu crescimento.

4.3. Secundárias tardias

As espécies secundárias tardias germinam e se desenvolvem em ambiente permanentemente sombreado, geralmente sob o dossel da floresta (Ribeiro et al., 2019) como as espécies *Eugenia florida* DC. e *Myrcia amazonica* DC., da família Myrtaceae, presentes nos fragmentos estudados. A biomassa das secundárias tardias aumentou com a área basal da parcela, indicando que o tamanho das árvores circunvizinhas favorece o desenvolvimento desse grupo ecológico. Possivelmente, a maior densidade de árvores gera sombreamento e microclima adequados às secundárias tardias. Além disso, essas espécies se beneficiaram de áreas com menores perímetros, conseqüentemente menor luminosidade, que neste estudo foram os fragmentos com maior razão (perímetro/área).

Entretanto, a menor distância da borda do fragmento favoreceu o acúmulo de biomassa pelas secundárias tardias. Tal comportamento inesperado pode ser devido a maioria das parcelas próximas às bordas serem fragmentos antigos, com árvores de maior área basal, submetidos ao corte seletivo. Assim, as bordas desses fragmentos podem ter sido seladas com vegetação por alguns anos (Silva Junior et al., 2020), ou as florestas secundárias regenerando no entorno do fragmento pode ter amenizado os efeitos negativos da borda sobre as espécies (Nascimento et al., 2006).

O histórico do uso da terra foi importante para a biomassa das secundárias tardias. Áreas com histórico de agricultura e eucalipto tiveram maior impacto negativo na biomassa comparadas às áreas desmatadas e de corte seletivo. Os fertilizantes na agricultura intensiva aumentam o teor de nutrientes nos solos e favorecem a proliferação de espécies pioneiras, pois essas são mais eficientes na aquisição de nutrientes em detrimento de espécies tolerantes à sombra (Ribeiro et al., 2019). Além disso, áreas agrícolas costumam ser abandonadas devido à salinidade e erosão resultante da irrigação (Schulze et al., 2019), fatores que também comprometem o estabelecimento de espécies florestais. Similarmente, a fertilidade dos solos e a abertura do dossel nos antigos plantios de eucalipto podem ter desfavorecido as secundárias tardias.

As áreas desmatadas tiveram maior biomassa, possivelmente por terem sido seguidas por regeneração florestal. Em seguida, as áreas em que houve corte seletivo podem ter sido beneficiadas devido ao uso menos intenso da terra.

5. Conclusão

O modelo bayesiano ajustado com *priori* informativa foi eficiente para a seleção de variáveis que mais fortemente influenciam a biomassa dos remanescentes de Mata Atlântica. Os maiores influenciadores foram os atributos do fragmento, principalmente aqueles relacionados à fragmentação (ex.: área e razão de borda), e o histórico de uso. Além disso, esses influenciadores variaram com o grupo ecológico das árvores.

As espécies pioneiras, por exemplo, sofreram maior influência das características nutricionais do solo (a soma de bases e o teor de alumínio), do tamanho da borda e da área do fragmento. A biomassa das secundárias iniciais apresentou comportamento similar às pioneiras e reduziu com a área basal deste grupo ecológico, indicando competição entre os grupos de sucessão inicial.

As espécies de sucessão tardia se beneficiaram de fragmentos com menor exposição à luz e, diferente dos grupos de sucessão inicial, demonstraram susceptibilidade ao histórico de uso da terra. Nossos resultados sugerem que as consequências da fragmentação, como a redução em área e o efeito de borda, e o histórico de uso intensivo da terra são mais prejudiciais às árvores de sucessão tardia, que geralmente são as principais contribuintes aos estoques de carbono. Nesse sentido, o apoio a espécies secundárias tardias deve fazer parte das estratégias globais de conservação dos remanescentes de Mata Atlântica, contribuindo para o avanço sucessional desses fragmentos.

6. Referências

- Aguirre-Jaimes, A., López-Acosta, J.C., Dirzo, R., Aguirre-Jaimes, A., López-Acosta, J.C., Dirzo, R., 2021. Tropical rainforest fragmentation affects plant species richness, composition and abundance depending on plant-size class and life history. *Bot. Sci.* 99, 92–103. <https://doi.org/10.17129/BOTSCI.2679>
- Albiero-Júnior, A., Venegas-González, A., Camargo, J.L.C., Roig, F.A., Tomazello-Filho, M., 2021. Amazon forest fragmentation and edge effects temporarily

- favored understory and midstory tree growth. *Trees* 35, 2059–2068. <https://doi.org/10.1007/S00468-021-02172-1/FIGURES/5>
- Ali, A., Lin, S.L., He, J.K., Kong, F.M., Yu, J.H., Jiang, H.S., 2019. Elucidating space, climate, edaphic, and biodiversity effects on aboveground biomass in tropical forests. *L. Degrad. Dev.* 30, 918–927. <https://doi.org/10.1002/LDR.3278>
- Almeida, D.R.A., Stark, S.C., Schietti, J., Camargo, J.L.C., Amazonas, N.T., Gorgens, E.B., Rosa, D.M., Smith, M.N., Valbuena, R., Saleska, S., Andrade, A., Mesquita, R., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Broadbent, E.N., Shimabukuro, Y.E., Parker, G.G., Lefsky, M., Silva, C.A., Brancalion, P.H.S., Almeida, C., Stark, S.C., Schietti, J., Camargo, J.L.C., Amazonas, N.T., Gorgens, E.B., Rosa, D.M., Smith, M.N., Valbuena, R., Saleska, S., Andrade, A., Mesquita, R., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Broadbent, E.N., Shimabukuro, Y.E., Parker, G.G., Lefsky, M., Silva, C.A., 2019. Persistent effects of fragmentation on tropical rainforest canopy structure after 20 yr of isolation. *Ecol. Appl.* 29, e01952. <https://doi.org/10.1002/EAP.1952>
- Amaral, M.R.M., Lima, A.J.N., Higuchi, F.G., Santos, J. dos, Higuchi, N., 2019. Dynamics of Tropical Forest Twenty-Five Years after Experimental Logging in Central Amazon Mature Forest. *For.* 2019, Vol. 10, Page 89 10, 89. <https://doi.org/10.3390/F10020089>
- Amaro, M.A., Soares, C.P.B., Souza, A.L. de, Leite, H.G., Silva, G.F. da, 2013. Estoque volumétrico, de biomassa e de carbono em uma floresta estacional semidecidual em viçosa, minas gerais. *Rev. Árvore* 37, 849–857. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622013000500007>
- Andrés, E.G. de, 2019. Interactions between Climate and Nutrient Cycles on Forest Response to Global Change: The Role of Mixed Forests. *For.* 2019, Vol. 10, Page 609 10, 609. <https://doi.org/10.3390/F10080609>
- Associação Brasileira de Normas Técnicas - ABNT, 2003. NBR 11941: madeira – determinação da densidade básica.
- Bentos, T.V., Nascimento, H.E.M., Vizcarra, M. dos A., Williamson, G.B., 2017. Effects of lightgaps and topography on Amazon secondary forest: Changes in species richness and community composition. *For. Ecol. Manage.* 396, 124–131. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.04.018>
- Bieng, M.A.N., Souza Oliveira, M., Roda, J.M., Boissière, M., Hérault, B., Guizol, P., Villalobos, R., Sist, P., 2021. Relevance of secondary tropical forest for landscape

- restoration. *For. Ecol. Manage.* 493, 119265. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2021.119265>
- Bizuti, D.T.G., Casagrande, J.C., Soares, M.R., Sartorio, S.D., Brugnaro, C., César, R.G., 2018. The effect of calcium on the growth of native species in a tropical forest hotspot. *iForest - Biogeosciences For.* 11, 221–226. <https://doi.org/10.3832/IFOR2074-010>
- Bürkner, P.C., 2017. brms: An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. *J. Stat. Softw.* 80, 1–28. <https://doi.org/10.18637/JSS.V080.I01>
- Capellesso, E.S., Cequinel, A., Marques, R., Marques, M.C.M., 2020. Temporal and environmental correlates of carbon stocks in a regenerating tropical forest. *Appl. Veg. Sci.* 23, 353–362. <https://doi.org/10.1111/AVSC.12487>
- Chandra, J., Keshavkant, S., 2021. Mechanisms underlying the phytotoxicity and genotoxicity of aluminum and their alleviation strategies: A review. *Chemosphere* 278. <https://doi.org/10.1016/J.CHEMOSPHERE.2021.130384>
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M.A., Chambers, J.Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.P., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., Yamakura, T., 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145, 87–99. <https://doi.org/10.1007/S00442-005-0100-X/FIGURES/5>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A.E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* 12, 351–366. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2009.01285.X>
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G., Vieilledent, G., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob. Chang. Biol.* 20, 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>
- Chuvieco, E., 2016. *Fundamentals of satellite remote sensing: an environmental approach*, 2^a. ed. CRC press.
- Coelho, A.J.P., Matos, F.A.R., Villa, P.M., Heringer, G., Pontara, V., Almado, R. de P., Meira-Neto, J.A.A., 2022. Multiple drivers influence tree species diversity and above-ground carbon stock in second-growth Atlantic forests: Implications for

- passive restoration. *J. Environ. Manage.* 318, 115588. <https://doi.org/10.1016/J.JENVMAN.2022.115588>
- Dissanayaka, D.M.S.B., Ghahremani, M., Siebers, M., Wasaki, J., Plaxton, W.C., 2021. Recent insights into the metabolic adaptations of phosphorus-deprived plants. *J. Exp. Bot.* 72, 199–223. <https://doi.org/10.1093/JXB/ERAA482>
- ESRI, 2015. ArcGIS Desktop: Release 10.3.1. Environmental Systems Research Institute. ArcGIS Deskt. Release 10.3.1. Environ. Syst. Res. Institute, Redlands, CA.
- Fahey, T.J., Heinz, A.K., Battles, J.J., Fisk, M.C., Driscoll, C.T., Blum, J.D., Johnson, C.E., 2016. Fine root biomass declined in response to restoration of soil calcium in a northern hardwood forest. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0434> 46, 738–744. <https://doi.org/10.1139/CJFR-2015-0434>
- Fernandes, M.S., 2006. *Nutrição mineral de plantas.*, 1st ed, Nutrição Mineral de Plantas. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Viçosa, MG. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2008.07.006>
- Fujii, K., Shibata, M., Kitajima, K., Ichie, T., Kitayama, K., Turner, B.L., 2018. Plant–soil interactions maintain biodiversity and functions of tropical forest ecosystems. *Ecol. Res.* 33, 149–160. <https://doi.org/10.1007/S11284-017-1511-Y/FIGURES/6>
- Furtini Neto, A.E., Resende, Á.V. de, Vale, F.R. do, Silva, I.R., 1999. Liming effects on growth of native woody species from Brazilian Savannah. *Pesqui. Agropecuária Bras.* 34, 829–837. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X1999000500014>
- Gandolfi, S., Leitao Filho, H.F., Bezerra, C.L.F., 1995. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbores de uma floresta mesofila semidecídua no município de Guarulhos, SP. *Rev. Bras. Biol.* 55, 767. <https://doi.org/10.2/JQUERY.MIN.JS>
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Dunson, D.B., Vehtari, A., Rubin, D.B., 2013. *Bayesian Data Analysis*, 3rd ed, Bayesian Data Analysis. Chapman and Hall/CRC, New York. <https://doi.org/10.1201/B16018>
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Rubin, D.B., 2004. *Bayesian Data Analysis*. Chapman and Hall/CRC.
- Hill, J.L., Curran, P.J., 2005. Fragment shape and tree species composition in tropical forests: a landscape level investigation. *Afr. J. Ecol.* 43, 35–43. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2028.2004.00540.X>
- IBGE, 2012. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Rio de Janeiro.

- Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Crouzeilles, R., Peña-Claros, M., Mesquita, R.C.G., Bongers, F., 2021. The role of land-use history in driving successional pathways and its implications for the restoration of tropical forests. *Biol. Rev.* 96, 1114–1134. <https://doi.org/10.1111/BRV.12694>
- Joly, C.A., Metzger, J.P., Tabarelli, M., 2014. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytol.* 204, 459–473. <https://doi.org/10.1111/NPH.12989>
- Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., Dănilă, I., Duduman, G., Valladares, F., Coomes, D.A., 2014. Competition for light and water play contrasting roles in driving diversity–productivity relationships in Iberian forests. *J. Ecol.* 102, 1202–1213. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12276>
- Krapu, C., Borsuk, M., 2019. Probabilistic programming: A review for environmental modellers. *Environ. Model. Softw.* 114, 40–48. <https://doi.org/10.1016/J.ENVSOFT.2019.01.014>
- Kruschke, J.K., 2015. *Doing Bayesian data analysis : a tutorial with R, JAGS, and Stan*, 2nd ed. Elsevier.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ribeiro, J.E.L.S., Giraldo, J.P., Lovejoy, T.E., Condit, R., Chave, J., Harms, K.E., D'Angelo, S., 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 19010–19014. https://doi.org/10.1073/PNAS.0609048103/SUPPL_FILE/09048FIG8.PDF
- Laurance, W.F., Vasconcelos, H.L., 2009. Consequências ecológicas da fragmentação florestal na Amazônia. *Oecol. Bras* 13, 434–451. <https://doi.org/10.4257/oeco.2009.1303.03>
- Leite, R.V., Amaral, C.H. do, Paula Pires, R. de, Silva, C.A., Soares, C.P.B., Macedo, R.P., Silva, A.A.L. da, Broadbent, E.N., Mohan, M., Leite, H.G., 2020. Estimating Stem Volume in Eucalyptus Plantations Using Airborne LiDAR: A Comparison of Area- and Individual Tree-Based Approaches. *Remote Sens.* 12, 1513. <https://doi.org/10.3390/RS12091513>
- Lingner, D.V., Rodrigues, A.V., Oliveira, L.Z., Gasper, A.L. de, Vibrans, A.C., 2020. Modelling changes in forest attributes driven by human activities at different spatial scales in the subtropical Atlantic Forest. *Biodivers. Conserv.* 29, 1283–1299. <https://doi.org/10.1007/S10531-020-01935-5/FIGURES/5>
- Lutz, J.A., van Wagtenonk, J.W., Franklin, J.F., 2010. Climatic water deficit, tree

- species ranges, and climate change in Yosemite National Park. *J. Biogeogr.* 37, 936–950. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2009.02268.X>
- Makowski, D., Ben-Shachar, M.S., Lüdtke, D., 2019. bayestestR: Describing Effects and their Uncertainty, Existence and Significance within the Bayesian Framework. *J. Open Source Softw.* 4, 1541. <https://doi.org/10.21105/JOSS.01541>
- Magnago, L.F.S., Magrach, A., Barlow, J., Schaefer, C.E.G.R., Laurance, W.F., Martins, S.V., Edwards, D.P., 2017. Do fragment size and edge effects predict carbon stocks in trees and lianas in tropical forests? *Funct. Ecol.* 31, 542–552. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12752>
- Mapbiomas Project, 2019. Mapbiomas Brasil [WWW Document]. Collect. V3.1 Brazilian L. Cover Use Map Ser. [WWW Doc. URL <https://mapbiomas.org/> (accessed 8.15.19)].
- Marapara, T.R., Jackson, B.M., Hartley, S., Maxwell, D., 2021. Disentangling the factors that vary the impact of trees on flooding (a review). *Water Environ. J.* 35, 514–529. <https://doi.org/10.1111/WEJ.12647>
- Melito, M., Metzger, J.P., Oliveira, A.A. de, 2018. Landscape-level effects on aboveground biomass of tropical forests: A conceptual framework. *Glob. Chang. Biol.* 24, 597–607. <https://doi.org/10.1111/GCB.13970>
- Missong, A., Holzmann, S., Bol, R., Nischwitz, V., Puhmann, H., Wilpert, K. V., Siemens, J., Klumpp, E., 2018. Leaching of natural colloids from forest topsoils and their relevance for phosphorus mobility. *Sci. Total Environ.* 634, 305–315. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2018.03.265>
- Morais Junior, V.T.M. de, Jacovine, L.A.G., Alves, E.B.B.M., Torres, C.M.M.E., Faustino, I.S., França, L.C. de J., Rocha, S.J.S.S. da, Simiqueli, G.F., Silva, L.B., Cruz, R.A. de la, 2020. Growth and survival of potential tree species for carbon-offset in degraded areas from southeast Brazil. *Ecol. Indic.* 117. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2020.106514>
- Muench, A., Eusey-Quirk, T., 2019. Competitive reversal between plant species is driven by species-specific tolerance to flooding stress and nutrient acquisition during early marsh succession. *J. Appl. Ecol.* 56, 2236–2247. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13458>
- Myers, N., Mittermeyer, R.A., Mittermeyer, C.G., Fonseca, G.A.B. da, Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>

- N'Guessan, A.E., N'dja, J.K., Yao, O.N., Amani, B.H.K., Gouli, R.G.Z., Piponiot, C., Zo-Bi, I.C., Hérault, B., 2019. Drivers of biomass recovery in a secondary forested landscape of West Africa. *For. Ecol. Manage.* 433, 325–331. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2018.11.021>
- Nascimento, H.E.M., Andrade, A.C.S., Camargo, J.L.C., Laurance, W.F., Laurance, S.G., Ribeiro, J.E.L., 2006. Effects of the Surrounding Matrix on Tree Recruitment in Amazonian Forest Fragments. *Conserv. Biol.* 20, 853–860. <https://doi.org/10.1111/J.1523-1739.2006.00344.X>
- Pardos, M., del Río, M., Pretzsch, H., Jactel, H., Bielak, K., Bravo, F., Brazaitis, G., Defosse, E., Engel, M., Godvod, K., Jacobs, K., Jansone, L., Jansons, A., Morin, X., Nothdurft, A., Oreti, L., Ponette, Q., Pach, M., Riofrío, J., Ruíz-Peinado, R., Tomao, A., Uhl, E., Calama, R., 2021. The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition: Analysis along a climate gradient across Europe. *For. Ecol. Manage.* 481, 118687. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2020.118687>
- Peleja, V.L., Karyne, A., Rego, C., Lopes, M., Júnior, S., Catarina, A., Furtado, S., Felseburgh, C.A., Tribuzy, E.S., 2020. Interferência do alumínio no crescimento radicular, absorção e acúmulo de fósforo em plantas de paricá. *Rev. Ibero-Americana Ciências Ambient.* 11, 1–8. <https://doi.org/10.6008/CBPC2179-6858.2020.001.0001>
- Peña-Claros, M., Fredericksen, T.S., Alarcón, A., Blate, G.M., Choque, U., Leaño, C., Licona, J.C., Mostacedo, B., Pariona, W., Villegas, Z., Putz, F.E., 2008. Beyond reduced-impact logging: Silvicultural treatments to increase growth rates of tropical trees. *For. Ecol. Manage.* 256, 1458–1467. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2007.11.013>
- Pontes, D.M.F., Engel, V.L., Parrotta, J.A., 2019. Forest Structure, Wood Standing Stock, and Tree Biomass in Different Restoration Systems in the Brazilian Atlantic Forest. *For.* 10, 588. <https://doi.org/10.3390/F10070588>
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., De Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., De Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernandez-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Licona, J.C., Lohbeck, M., Marín-

- Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Munõz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., De Oliveira, A.A., Orihuela-Belmonte, E., Penã-Claros, M., Pérez-Garciá, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Toledo, M., Uriarte, M., Van Breugel, M., Van Der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Rozendaal, D.M.A., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nat.* 2016 5307589 530, 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Poorter, L., van der Sande, M.T., Arets, E.J.M.M., Ascarrunz, N., Enquist, B., Finegan, B., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazzei, L., Meave, J.A., Muñoz, R., Nytch, C.J., de Oliveira, A.A., Pérez-García, E.A., Prado-Junior, J., Rodríguez-Velázquez, J., Ruschel, A.R., Salgado-Negret, B., Schiavini, I., Swenson, N.G., Tenorio, E.A., Thompson, J., Toledo, M., Uriarte, M., Hout, P. van der, Zimmerman, J.K., Peña-Claros, M., 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26, 1423–1434. <https://doi.org/10.1111/GEB.12668>
- R Development Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing.
- Raboin, L.M., Razafimahafaly, A.H.D., Rabenjarisoa, M.B., Rabary, B., Dusserre, J., Becquer, T., 2016. Improving the fertility of tropical acid soils: Liming versus biochar application? A long term comparison in the highlands of Madagascar. *F. Crop. Res.* 199, 99–108. <https://doi.org/10.1016/J.FCR.2016.09.005>
- Raihan, A., Begum, R.A., Mohd Said, M.N., Abdullah, S.M.S., 2019. A Review of Emission Reduction Potential and Cost Savings through Forest Carbon Sequestration. *Asian J. Water, Environ. Pollut.* 16, 1–7. <https://doi.org/10.3233/AJW190027>
- Redmond, M.D., 2019. CWD and AET function V1.0.0. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.1146778>
- Rehmus, A., Bigalke, M., Valarezo, C., Castillo, J.M., Wilcke, W., 2014. Aluminum toxicity to tropical montane forest tree seedlings in southern Ecuador: Response of biomass and plant morphology to elevated Al concentrations. *Plant Soil* 382, 301–315. <https://doi.org/10.1007/S11104-014-2110-0/FIGURES/7>
- Rezende, C.L., Scarano, F.R., Assad, E.D., Joly, C.A., Metzger, J.P., Strassburg,

- B.B.N., Tabarelli, M., Fonseca, G.A., Mittermeier, R.A., 2018. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspect. Ecol. Conserv.* 16, 208–214. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>
- Ribeiro, J.C.T., Nunes-Freitas, A.F., Fidalgo, E.C.C., Uzêda, M.C., 2019. Forest fragmentation and impacts of intensive agriculture: Responses from different tree functional groups. *PLoS One* 14, e02127255. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0212725>
- Rocha, S.J.S.S. da, 2021. Métodos de aprendizado de máquina aplicados a modelagem de florestas inequidâneas. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- Rozendaal, D.M.A., Chazdon, R.L., Arreola-Villa, F., Balvanera, P., Bentos, T. V., Dupuy, J.M., Luis Hernández-Stefanoni, J., Jakovac, C.C., Lebrija-Trejos, E.E., Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R.C.G., Mora, F., Pérez-García, E.A., Eunice Romero-Pérez, I., Saenz-Pedroza, I., van Breugel, M., Bruce Williamson, G., Bongers, F., 2017. Demographic Drivers of Aboveground Biomass Dynamics During Secondary Succession in Neotropical Dry and Wet Forests. *Ecosystems* 20, 340–353. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0029-4>
- Rozendaal, D.M.A., Phillips, O.L., Lewis, S.L., Affum-Baffoe, K., Alvarez-Davila, E., Andrade, A., Aragão, L.E.O.C., Araujo-Murakami, A., Baker, T.R., Bánki, O., Brienen, R.J.W., Camargo, J.L.C., Comiskey, J.A., Djuikouo Kamdem, M.N., Fauset, S., Feldpausch, T.R., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Laurance, S.G.W., Lovejoy, T., Malhi, Y., Marimon, B.S., Marimon Junior, B.H., Marshall, A.R., Neill, D.A., Núñez Vargas, P., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Reitsma, J., Silveira, M., Sonké, B., Sunderland, T., Taedoumg, H., ter Steege, H., Terborgh, J.W., Umetsu, R.K., van der Heijden, G.M.F., Vilanova, E., Vos, V., White, L.J.T., Willcock, S., Zemagho, L., Vanderwel, M.C., 2020. Competition influences tree growth, but not mortality, across environmental gradients in Amazonia and tropical Africa. *Ecology* 101. <https://doi.org/10.1002/ECY.3052>
- Santos, G.G.A., Santos, B.A., Nascimento, H.E.M., Tabarelli, M., 2012. Contrasting Demographic Structure of Short- and Long-lived Pioneer Tree Species on Amazonian Forest Edges. *Biotropica* 44, 771–778. <https://doi.org/10.1111/J.1744-7429.2012.00882.X>
- Schmitt, M., Mehlreter, K., Sundue, M., Testo, W., Watanabe, T., Jansen, S., 2017.

- The evolution of aluminum accumulation in ferns and lycophytes. *Am. J. Bot.* 104, 573–583. <https://doi.org/10.3732/AJB.1600381>
- Schulze, E.-D., Beck, E., Buchmann, N., Clemens, S., Müller-Hohenstein, K., Scherer-Lorenzen, M., 2019. *Plant Ecology*, 2^a. ed. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-56233-8>
- Shen, A., Wu, C., Jiang, B., Deng, J., Yuan, W., Wang, K., He, S., Zhu, E., Lin, Y., Wu, C., 2018. Spatiotemporal Variations of Aboveground Biomass under Different Terrain Conditions. *For.* 2018, Vol. 9, Page 778 9, 778. <https://doi.org/10.3390/F9120778>
- Silva Junior, C.H.L., Aragão, L.E.O.C., Anderson, L.O., Fonseca, M.G., Shimabukuro, Y.E., Vancutsem, C., Achard, F., Beuchle, R., Numata, I., Silva, C.A., Maeda, E.E., Longo, M., Saatchi, S.S., 2020. Persistent collapse of biomass in Amazonian forest edges following deforestation leads to unaccounted carbon losses. *Sci. Adv.* 6. https://doi.org/10.1126/SCIADV.AAZ8360/SUPPL_FILE/AAZ8360_SM.PDF
- Solórzano, A., Assis Brasil, L.S.C. de, Oliveira, R.R. de, 2021. The Atlantic Forest Ecological History: From Pre-colonial Times to the Anthropocene, *The Atlantic Forest*. Springer, Cham, Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7_2
- Sorreano, M.C.M., Rodrigues, R.R., Boaretto, A.E., 2012. *Guia de nutrição para espécies florestais nativas*. Oficina de textos, São Paulo.
- Souza, C.R., Maia, V.A., Aguiar-Campos, N. de, Santos, A.B.M., Rodrigues, A.F., Farrapo, C.L., Gianasi, F.M., Paula, G.G.P. d., Fagundes, N.C.A., Silva, W.B., Santos, R.M., 2021. Long-term ecological trends of small secondary forests of the atlantic forest hotspot: A 30-year study case. *For. Ecol. Manage.* 489, 119043. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2021.119043>
- Souza, A.L. de, Boina, A., Soares, C.P.B., Vital, B.R., Gaspar, R. de O., Lana, J.M. de, 2012. Estrutura fitossociológica, estoques de volume, biomassa, carbono e dióxido de carbono em Floresta Estacional Semidecidual. *Rev. Árvore* 36, 169–179. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622012000100018>
- Stan Development Team, 2017. *Stan Modeling Language Users Guide and Reference Manual*.
- Strassburg, B.B.N., Barros, F.S.M., Crouzeilles, R., Iribarrem, A., Santos, J.S. dos, Silva, D., Sansevero, J.B.B., Alves-Pinto, H.N., Feltran-Barbieri, R., Latawiec, A.E., 2016. The role of natural regeneration to ecosystem services provision and

- habitat availability: a case study in the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 48, 890–899. <https://doi.org/10.1111/BTP.12393>
- Tabarelli, M., Aguiar, A. V., Girão, L.C., Peres, C.A., Lopes, A. V., 2010. Effects of Pioneer Tree Species Hyperabundance on Forest Fragments in Northeastern Brazil. *Conserv. Biol.* 24, 1654–1663. <https://doi.org/10.1111/J.1523-1739.2010.01529.X>
- Tabarelli, M., Santos, B.A., Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P.L. de, 2012. Secondary forests as biodiversity repositories in human-modified landscapes: insights from the Neotropics *Florestas secundárias como repositórios de biodiversidade em paisagens antrópicas: evidências dos neotrópicos*. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat* 7, 319–328.
- Torres, C.M.M.E., Jacovine, L.A.G., Oliveira Neto, S.N. de, Souza, A.L. de, Campos, R.A., Schettini, B.L.S., 2017. Análise Fitossociológica e Valor de Importância em Carbono para uma Floresta Estacional Semidecidual. *Floresta e Ambient.* 24, 1–10. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.099714>
- Uller, H.F., Oliveira, L.Z., Klitzke, A.R., Eleotério, J.R., Fantini, A.C., Vibrans, A.C., 2019. Aboveground biomass quantification and tree-level prediction models for the Brazilian subtropical Atlantic Forest. *South. For.* 81, 261–271. <https://doi.org/10.2989/00306525.2019.1581498>
- Universidade Federal de Viçosa (UFV), 2016. Estação climatológica principal de Viçosa. *Bol. Meteorológico*.
- van Breugel, M., Craven, D., Lai, H.R., Baillon, M., Turner, B.L., Hall, J.S., 2019. Soil nutrients and dispersal limitation shape compositional variation in secondary tropical forests across multiple scales. *J. Ecol.* 107, 566–581. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13126>
- van Breugel, M., van Breugel, P., Jansen, P.A., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., 2012. The relative importance of above- versus belowground competition for tree growth during early succession of a tropical moist forest. *Plant Ecol.* 213, 25–34. <https://doi.org/10.1007/S11258-011-0003-3/FIGURES/2>
- van der Sande, M.T., Peña-Claros, M., Ascarrunz, N., Arets, E.J.M.M., Licona, J.C., Toledo, M., Poorter, L., 2017. Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. *J. Ecol.* 105, 1223–1234. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12756>
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R., Lima, J.C.A., 1991. Classificação da vegetação

- brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro.
- Villa, P.M., Martins, S.V., Pilocelli, A., Kruschewsky, G.C., Dias, A.A., Nabeta, F.H., 2022. Attributes of stand-age-dependent forest determine technosol fertility of Atlantic forest re-growing on mining tailings in Mariana, Brazil. *J. For. Res.* 33, 103–116. <https://doi.org/10.1007/S11676-021-01359-Z/METRICS>
- Wetzels, R., Matzke, D., Lee, M.D., Rouder, J.N., Iverson, G.J., Wagenmakers, E.J., 2011. Statistical Evidence in Experimental Psychology. *Perspect. Psychol. Sci.* 6, 291–298. <https://doi.org/10.1177/1745691611406923>
- Wilson, M.C., Hu, G., Jiang, L., Liu, J., Liu, J., Jin, Y., Yu, M., Wu, J., 2020. Assessing habitat fragmentation's hierarchical effects on species diversity at multiple scales: the case of Thousand Island Lake, China. *Landsc. Ecol.* 35, 501–512. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00961-1>
- Yaffar, D., Defrenne, C.E., Cabugao, K.G., Kivlin, S.N., Childs, J., Carvajal, N., Norby, R.J., 2021. Trade-Offs in Phosphorus Acquisition Strategies of Five Common Tree Species in a Tropical Forest of Puerto Rico. *Front. For. Glob. Chang.* 4. <https://doi.org/10.3389/FFGC.2021.698191>
- Yakuwa, J.C.P., Galvão, J.R., Yakuwa, T.K.M., Viégas, I. de J.M., Araújo, D.G. de, Galate, R. dos S., Trindade, M.O. da, Almeida, G.V. de, 2020. Acidez do solo e fitometria de plantas de *schizolobium parahyba* var. *amazonicum* (huber ex. ducke. barneby) sob a aplicação da calagem e fosfato natural. *South Am. J. Basic Educ. Tech. Technol.* 7, 419–435.
- Zambrano, J., Cordeiro, N.J., Garzon-Lopez, C., Yeager, L., Fortunel, C., Ndangalasi, H.J., Beckman, N.G., 2020. Investigating the direct and indirect effects of forest fragmentation on plant functional diversity. *PLoS One* 15, e0235210. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0235210>
- Zangaro, W., Alves, R.A., Lescano, L.E., Ansanelo, A.P., Nogueira, M.A., 2012. Investment in Fine Roots and Arbuscular Mycorrhizal Fungi Decrease During Succession in Three Brazilian Ecosystems. *Biotropica* 44, 141–150. <https://doi.org/10.1111/J.1744-7429.2011.00781.X>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., 2016. A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. *Methods Ecol. Evol.* 7, 636–645. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12577>

CAPÍTULO III: Fatores antrópicos, climáticos e edáficos alteram a riqueza de espécies de grupos ecológicos na Mata Atlântica

1. Introdução

A Mata Atlântica (MA) é um dos biomas mais ricos em espécies e taxas de endemismo do planeta (Ribeiro et al., 2019). A MA abriga mais de 2.000 vertebrados e 20.000 espécies de plantas, muitos destes ameaçados de extinção (Rezende et al., 2018). Apesar dessa grande riqueza, ela é o bioma mais fragmentado do Brasil e a mudança do uso da terra tem sido o principal responsável pela perda de biodiversidade (Aguirre-Jaimes et al., 2021), condução da sucessão em florestas tropicais (Jakovac et al., 2021), redução da riqueza e alteração da composição de espécies (Aguirre-Jaimes et al., 2021; Hill and Curran, 2005).

Além da redução em tamanho, uma área fragmentada é suscetível a alterações abióticas, como as mudanças microclimáticas (ex.: ventos fortes, altas temperaturas e baixa umidade do ar) nas bordas (Magnago et al., 2017, 2014). Na Amazônia, o microclima da borda aparenta favorecer temporariamente espécies de sub-bosque (Albiero-Júnior et al., 2021); enquanto na MA, as espécies pioneiras e exóticas resistentes são beneficiadas em detrimento de espécies de sucessão tardia (Ribeiro et al., 2019). Em geral, a fragmentação tem reduzido a riqueza e provocado uma mudança na composição de espécies para espécies de sucessão precoce (Aguirre-Jaimes et al., 2021; Liu et al., 2019; Tabarelli et al., 2010).

Outros fatores, além do efeito microclimático nas bordas, afetam a riqueza de espécies florestais. Por exemplo, o aumento da fertilidade dos solos em fragmentos próximos às áreas agrícolas favorece a proliferação de lianas e pioneiras (Magnago et al., 2017; Ribeiro et al., 2019), a topografia media gradientes microclimáticos que funcionam como refúgios para as espécies (McNichol et al., 2022) e o formato irregular de um fragmento correlaciona com a alta regeneração de espécies exigentes de luz (Hill and Curran, 2005).

A riqueza de espécies, ou número total de espécies em uma região, é uma variável importante para embasar os planos de manejo e conservação florestal (Zipkin et al., 2009). Entretanto, os estudos de riqueza são geralmente para árvores da Amazônia (Albiero-Júnior et al., 2021; Bentos et al., 2017) ou outras florestas tropicais como: no México (Aguirre-Jaimes et al., 2021; Toledo-Garibaldi and Williams-Linera, 2014), Costa Rica (Hofhansl et al., 2020) e Gana (Addo-Fordjour et al., 2021; Hill and Curran, 2005), com pouca representação de estudos para a MA (Ribeiro et al., 2019; Souza et al., 2021). Assim, estudar os fatores bióticos, abióticos e antrópicos

influenciando a riqueza de espécies na MA contribuirá para planos de restauração mais eficazes.

Enquanto a abertura de clareiras na da floresta amazônica aparenta correlacionar com o aumento da diversidade de plantas (Bentos et al., 2017) e a fragmentação pode favorecer o crescimento de espécies mais tolerantes ao estresse ambiental, como a *Theobroma sylvestre* (Albiero-Júnior et al., 2021), espera-se que a MA seja mais suscetível à fatores antrópicos, climáticos e edáficos após distúrbios. Compreender os fatores atuando na riqueza de espécies na MA é essencial para apoiar o avanço sucessional de seus remanescentes florestais.

Um método para examinar a riqueza de espécies em paisagens heterogêneas sob efeito de fatores ambientais é a estatística bayesiana. A análise bayesiana baseia-se no conhecimento probabilísticos dos parâmetros do modelo (Gelman et al., 2013); sendo eficiente para amostras com dados escassos, como espécies raras, ameaçadas ou com importância funcional (Zipkin et al., 2009). A análise bayesiana consiste em identificar os dados relevantes para a pesquisa (a escala de medição desses dados, a variável de resposta e os preditores) (1), definir um modelo descritivo com parâmetros significativos e adequados a proposta teórica da análise (2), especificar a distribuição *a priori* dos parâmetros (3), verificar se a distribuição *a posteriori* é adequada aos dados e interpretá-la com base no comportamento do fenômeno em estudo (4) (Kruschke, 2015). O objetivo principal foi identificar os fatores que afetam a riqueza de espécies de fragmentos da Mata Atlântica por meio da estatística bayesiana. Especificamente, as seguintes questões foram respondidas: quais variáveis ambientais e antrópicas afetam a riqueza de cada grupo ecológico? E como esses fatores interferem na riqueza por grupo ecológico?

2. Material e métodos

2.1. Áreas de estudo

O estudo foi realizado em sete fragmentos de Mata Atlântica localizados em Minas Gerais, Brasil (Figura 1). Todas as áreas pertencem à região fitoecológica da Floresta Estacional Semidecidual (IBGE, 2012; Veloso et al., 1991). A precipitação anual varia de 701 a 1737 mm.ano⁻¹, a elevação de 242 a 1169 m acima do nível do mar e o declive de 2,97 a 65,81% em todos os locais (Tabela S1). Os solos nas áreas

de estudo são ácidos, com o pH entre 3,34 cm a 5,67, alto teor de matéria orgânica e fertilidade variável.

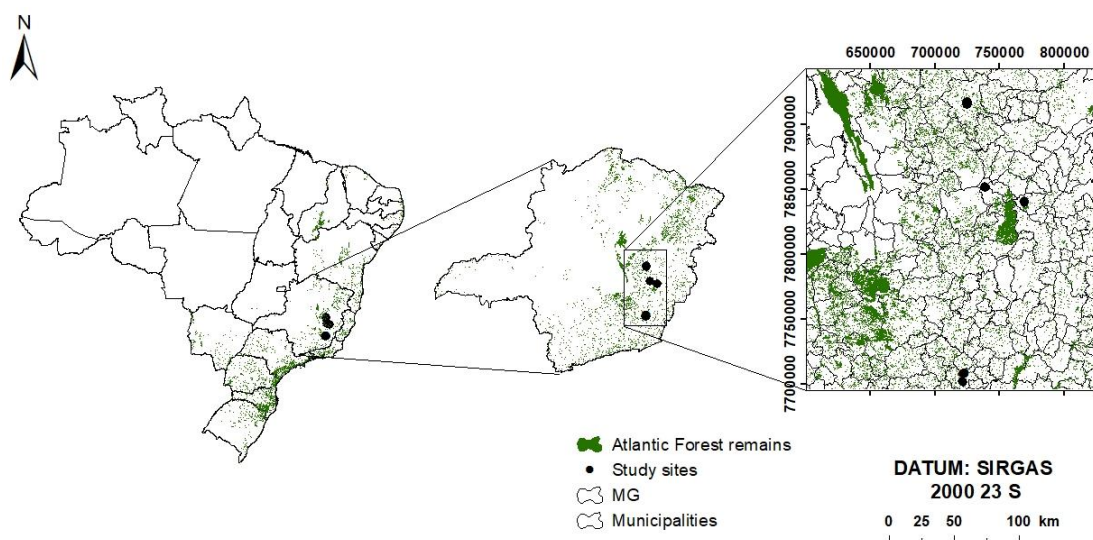


Figura 1 - Mapa de localização dos fragmentos de Mata Atlântica no Estado de Minas Gerais, Brasil. Fonte: Rocha (2019).

2.2. Coleta de dados

Cento e quatro parcelas retangulares permanentes de área fixa de 10 × 50 m (0,05 ha) foram distribuídas nos fragmentos (Tabela 1). Todos os fustes com diâmetro ≥ 15 cm a 1,30 m (dap, cm) foram medidos e identificados botanicamente. As espécies foram classificadas em três grupos funcionais com base em Gandolfi et al. (1995): pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias. As espécies pioneiras apresentam sementes que necessitam de luz para germinarem, as secundárias iniciais toleram algum tipo de sombreamento e a tardias se desenvolvem à sombra (Ribeiro et al., 2019).

Tabela 1. Características principais dos sete fragmentos de Mata Atlântica. A localização dos fragmentos florestais, o tamanho da floresta, a quantidade, o tamanho e os anos de medição das parcelas são fornecidos

Fragmento	Município	Idade de abandono (anos)	Matriz	Floresta (ha)	Parcela	Parcela (ha)	Medidas
1	Guanhães	~40	Eucalipto, floresta e pasto	106,0	20	0,05	2002, 2007, 2012, 2017
2	Viçosa	~60	Área urbana, floresta e pasto	21,8	50	0,01	1996, 1998, 2001, 2003, 2013, 2018
3	Caratinga	~30	Eucalipto, floresta, lagoa e pasto	264,0	16	0,05	2002, 2007, 2012, 2017
4	Caratinga	~50	Eucalipto, floresta, lagoa e pasto	37,3	6	0,05	2002, 2007, 2012, 2017
5	Viçosa	~45	Área urbana e pasto	44,1	20	0,05	2010, 2015
6	Coronel Fabriciano	~50	Eucalipto, floresta e pasto	38,4	12	0,05	2002, 2007, 2012, 2017
7	Viçosa	~80	Área urbana, floresta e pasto	17,0	10	0,10	1994, 1997, 2000, 2004, 2008, 2010, 2013, 2016

1: Cachoeira das Pombas; 2: Mata da Garagem; 3: Ipaba Mata 1; 4: Ipaba Mata 2; 5: Centev; 6: São José e 7: Mata da Silvicultura.

A riqueza de espécies local, ou diversidade alfa, foi calculada considerando o número de espécies por parcela para cada grupo ecológico. O termo diversidade alfa é utilizado para caracterizar a variabilidade de espécies e indivíduos a nível local sob influência de fatores locais, como o teor de nutrientes do solo, e de macro escala, como variáveis climáticas (Whittaker et al., 2001).

$$R_i = s/p \quad (1)$$

Em que: R_i é a riqueza de espécies por grupo ecológico, com i = pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias; s é o número de espécies amostradas e p refere-se a parcela

2.3. Descrição das variáveis

2.3.1. Atributo da floresta e variáveis antrópicas

As seguintes variáveis antrópicas: histórico de uso da terra, cobertura florestal, idade de abandono, tamanho da floresta e distância da borda; e a área basal foram as variáveis preditivas definidas a nível de parcela.

O histórico de uso da terra foi categorizado em quatro critérios: produção agrícola, desmatamento, plantações de eucalipto e corte seletivo. Os critérios de uso e a idade de abandono das áreas foram obtidos por meio de fotografias aéreas (1960, 1980 e 1990), imagens de 1985 do satélite Landsat, entrevistas com proprietários e títulos de propriedades.

A cobertura florestal, proveniente do MapsBiomass (Mapbiomas Project, 2019), foi calculada para cada parcela utilizando buffers circulares com raios de 500, 1000 e 2000 metros para os anos 1985, 2002 e 2017 no ArcGIS 10.3.1 (ESRI, 2015). A cobertura florestal foi determinada da classificação pixel a pixel (30 x 30 m) de imagens do satélite Landsat pela plataforma Google Earth Engine (Mapbiomas Project, 2019). A área do fragmento florestal foi determinada pelo 'calculate geometry attribute' e a distância da borda mais próxima foi calculada com o 'near', ambas ferramentas do ArcGIS 10.3 (ESRI, 2015). Os tamanhos dos fragmentos variam de 17 km² a 264 km².

2.3.2. Variáveis climáticas

A temperatura média anual, a precipitação anual, o número de meses com < 100 mm de chuva e a precipitação nos três meses mais secos para cada fragmento foi obtida da estação climatológica mais próxima. O déficit hídrico climático (CWD), que é a diferença entre Evapotranspiração Potencial (PET) e Evapotranspiração Real (AET), foi estimado seguindo Lutz et al. (2010) e usando a função R CWD e AET de Redmond (2019).

A CWD reflete as condições de seca com maior precisão do que a precipitação total anual (Chave et al., 2014). O CWD mais negativo indica condições de alto estresse hídrico e valores próximos de 0 (zero) indicam não estresse hídrico (Poorter et al., 2017). A média da precipitação anual total e CWD para um, dois, três e quatro anos antes do ano de medição foi calculada.

2.3.3. Variáveis edáficas e topográficas

Uma amostra composta de 23 amostras de solo foi coletada em duas profundidades (0–20 cm e 20–40 cm) para cada parcela. O pH do solo em água, os cátions trocáveis (Ca^{2+} , Mg^{2+} e Al^{3+}), a acidez potencial (H^+ + Al^{3+}), capacidade de troca catiônica (CTC), saturação por bases (V), fósforo disponível (P), fósforo remanescente em solução (P-res) e matéria orgânica do solo (MO) foram determinados usando métodos padrão (Teixeira et al., 2017). As análises do solo foram realizadas no laboratório de Fertilidade do Solo da Universidade Federal de Viçosa (UFV), Brasil.

A topografia foi caracterizada pelas variáveis: ângulo de inclinação, declividade e elevação, calculadas usando a ferramenta Spatial Analyst no ArcGIS 10.3.1 (ESRI, 2015). O Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) e os Modelos Digitais de Elevação (DEMs) foram utilizados para a análise.

2.4. Análise dos dados

2.4.1. Seleção das variáveis

A correlação de Pearson foi realizada na primeira etapa, para determinar as variáveis que seriam incluídas nos modelos estatísticos e para avaliar o efeito das variáveis antrópicas e ambientais na riqueza de espécies por grupo ecológico. Em seguida, as variáveis altamente correlacionadas foram excluídas usando um limite de coeficiente de correlação de $\pm 0,9$ (Leite et al., 2020; Rocha, 2021).

As variáveis do solo medidas na profundidade 0-20 cm e 20-40 cm não foram utilizadas simultaneamente nos modelos, devido serem altamente correlacionadas em todas as parcelas. Assim, as variáveis foram escolhidas de acordo com a sua correlação com a riqueza de espécies por grupo ecológico.

A correlação de Pearson foi utilizada para identificar correlações entre a área de cobertura florestal usando diferentes raios (500, 1000 e 2000 m) e anos (1985, 2002 e 2017). Todos os raios e anos foram semelhantes e apresentaram alta correlação com a riqueza de espécies, até 45%. Assim, utilizou-se a variável cobertura florestal com raio 500 m em 2017 para as pioneiras e secundárias iniciais, e raio 2000 m em 1985 nos modelos de riqueza das secundárias tardias.

As seguintes variáveis antrópicas foram incluídas no modelo, dependendo da correlação com a riqueza de cada grupo ecológico: idade de abandono, ano de abandono, tamanho da floresta, perímetro, razão de borda (P/A), distância da borda e histórico de uso da terra. Quanto às variáveis topográficas, a elevação, a declividade

e o ângulo de inclinação da parcela foram considerados nos modelos de cada grupo ecológico.

As variáveis climáticas mais associadas com a riqueza de cada grupo ecológico foram incluídas no modelo: a temperatura média, a precipitação (anual, dos 3 meses mais secos ou de 4 anos antes da medição), o déficit hídrico (médio ou de 1 ano antes da medição) e o número de meses secos (menos de 100 mm de chuva).

2.4.2. Região de equivalência prática (Rope)

A região de equivalência prática (rope) foi utilizada para avaliar a incerteza em relação aos parâmetros dos modelos. O rope é uma região correspondente a uma hipótese “nula” da abordagem frequentista, ele verifica a porcentagem do Intervalo de Credibilidade que praticamente não tem efeito. Assim, se esse percentual for suficientemente baixo, concluiremos que o parâmetro apresenta efeito importante para o modelo. Se o percentual de rope for alto, o parâmetro pode ser considerado como “praticamente sem efeito”, ou seja, uma magnitude insignificante (Makowski et al., 2019).

2.4.3. Modelagem da riqueza de espécies de árvores

As variáveis quantitativas foram padronizadas, através da função scale do Software R, para acelerar a taxa de convergência e permitir uma comparação direta dos seus efeitos na riqueza de espécies (Equação 2).

$$Z_i = (x_i - \bar{x})/\sigma \quad (2)$$

Em que: Z_i = valor padronizado da i -ésima observação; x_i = valor da i -ésima observação; \bar{x} = média dos valores observados e σ = desvio padrão.

A associação de variáveis antrópicas e ambientais (topográficas, edáficas e climáticas) com a riqueza de espécies em fragmentos de Mata Atlântica foi verificada por meio de modelos lineares por grupo ecológico.

2.4.4. Seleção, avaliação e inferência de modelos

Um submodelo para cada grupo ecológico foi desenvolvido pela remoção sistemática das covariáveis do modelo completo (Equação 3), que não contribuíram para o ajuste geral.

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n + \varepsilon \quad (3)$$

Em que: y_i = riqueza de espécies para cada grupo ecológico, com i = pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias; x_1 a x_n = variáveis antrópicas ou ambientais, β_0 a β_n = parâmetros do modelo e ε = erro aleatório.

O modelo foi ajustado por análise bayesiana, com *priori* informativa e não informativa, via Markov chain Monte Carlo (MCMC), técnica de simulação para obter a distribuição *a posteriori* de cada parâmetro em um modelo (Gelman et al., 2004). O MCMC foi aplicado usando a linguagem Stan através do pacote rstanarm (Stan Development Team, 2017) em R (R Development Core Team, 2014). Utilizou-se um burn-in de 100.000 iterações, 1 cadeia, uma taxa de desbaste de 10 e 1.000.000 de iterações para cada distribuição *a posteriori*. A validação do modelo foi avaliada graficamente conforme detalhado em Zuur and Ieno (2016) e a seleção dos parâmetros do modelo foi baseada no fator de Bayes (BF) (Gelman et al., 2004). Assim, os modelos que apresentaram seus parâmetros na área de rejeição da "hipótese nula" foram preferidos em relação aos modelos fora desta área, situação verificada pelo valor de *rope* e confirmada pelo fator de Bayes para os parâmetros conforme (Equação 4):

$$BF = \frac{p(\text{posterior})}{p(\text{prior})} \quad (4)$$

Em que: BF é o fator de Bayes calculado contra a hipótese nula; $p(\text{posterior})$ é a probabilidade *a posteriori* de um único parâmetro e $p(\text{prior})$ é a probabilidade *a priori* desse parâmetro. Um fator de Bayes maior que 1 pode ser interpretado como evidência contra a hipótese nula (Wetzels et al., 2011).

O valor de *Rhat* foi utilizado como critério de convergência. Quando os valores de *Rhat* para os parâmetros estão abaixo de 1,1, a convergência das cadeias de Markov é alcançada (Gelman et al., 2013). O tamanho efetivo da amostra (*neff*) foi analisado para cada parâmetro do modelo como medida da eficiência amostral. A métrica *neff* é baseada na capacidade dos sorteios independentes em estimar o verdadeiro valor médio do parâmetro (Gelman et al., 2013). O *neff* corresponde ao número de amostras independentes com o mesmo poder de estimação das amostras auto correlacionadas via cadeias MCMC (Kruschke, 2015). Geralmente, um tamanho

efetivo da amostra maior que 1.000 é suficiente para estimativas estáveis (Bürkner, 2017).

2.4.5. Distribuição *a priori* informativa e não informativa

As distribuições *a priori* informativas foram definidas com base nos dados das áreas de estudo, conforme especificado na tabela 2. Enquanto *a priori* não informativa dos coeficientes (β_k) da regressão foi dada por:

$$\beta_k \sim Normal (0; 2,5 * s_y/s_x)$$

Em que:

$s_x = sd(x)$ e

$$s_y = \begin{cases} sd(y) & \text{se família gaussiana,} \\ 1 & \text{caso contrário} \end{cases}$$

Onde sd é o desvio padrão.

Tabela 2 – Distribuições *a priori* dos parâmetros dos modelos de riqueza dos três grupos ecológicos (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias)

Grupo ecológico	Priori	Parâmetro	Priori normal (μ ; σ)
Pioneira	1	β_1	-1; 0,15
	1	β_2	-0,6; 0,16
	1	β_3	-0,7; 0,1
	1	β_4	-0,45; 0,5
	1	β_5	4; 0,8
	1	β_6	0,9; 0,4
	2	$\beta_1, \beta_2 \dots \beta_k$	0; $2,5 * s_y/s_x$
Secundária Inicial	1	β_1	1; 0,17
	1	β_2	1,3; 0,23
	1	β_3	-1,2; 0,19
	1	β_4	-7,7; 0,9
	1	β_5	-2,5; 1,4
	1	β_6	-2,4; 0,8
	2	$\beta_1, \beta_2 \dots \beta_k$	0; $2,5 * s_y/s_x$
Secundária tardia	1	β_1	-0,55; 0,17
	1	β_2	-0,65; 0,15
	1	β_3	1,2; 0,16
	1	β_4	-1,55; 0,72
	1	β_5	-1,5; 1,2
	1	β_6	1,75; 0,6
	2	$\beta_1, \beta_2 \dots \beta_k$	0; $2,5 * s_y/s_x$

Onde: 1 refere-se ao modelo ajustado com *priori* não informativa e 2 refere-se ao modelo ajustado com *priori* informativa.

3. Resultados

Os modelos ajustados com *priori* informativa (Figuras S9, S10 e S11) apresentaram erro padrão menores aos modelos ajustados por *priori* não-informativa (Tabela 3).

Tabela 3. Intervalos de credibilidade dos parâmetros dos modelos ajustados com *priori* não-informativa (1) e informativa (2) e os fatores (variáveis preditoras) influenciando a riqueza de espécies dos três grupos ecológicos (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias) para os sete fragmentos de Mata Atlântica

Grupo ecológico	<i>Priori</i>	Variáveis	Média (90% intervalo a <i>Posteriori</i>)	Desvio padrão
Pioneira	1	Idade de abandono	-0,97 (-1,18; -0,75)	0,13
	1	Razão (P/A)	-0,52 (-0,79; -0,25)	0,16
	1	AI (0-20)	-0,62 (-0,78; -0,44)	0,10
	1	LUH (Desmatamento)	-0,41 (-1,19; -0,38)	0,48
	1	LUH (Eucalipto)	3,47 (2,06; 4,74)	0,81
	1	LUH (Corte seletivo)	0,82 (0,15; 1,48)	0,41
	2	Idade de abandono	-0,96 (-1,10; -0,81)	0,09
	2	Razão (P/A)	-0,56 (-0,72; -0,38)	0,10
	2	AI (0-20)	-0,66 (-0,77; -0,54)	0,07
	2	LUH (Desmatamento)	-0,41 (-0,92; 0,12)	0,32
	2	LUH (Eucalipto)	3,75 (2,86; 4,65)	0,54
	2	LUH (Corte seletivo)	0,91 (0,5; 1,34)	0,26
Secundária Inicial	1	Área basal (St)	0,98 (0,69; 1,26)	0,17
	1	Razão (P/A)	1,19 (0,8; 1,57)	0,23
	1	pH (0-20)	-1,17 (-1,48; -0,87)	0,19
	1	LUH (Desmatamento)	-7,66 (-9,18; -6,22)	0,9
	1	LUH (Eucalipto)	-2,39 (-4,79; -0,12)	1,43
	1	LUH (Corte seletivo)	-2,29 (-3,54; -1,03)	0,77
	2	Área basal (St)	0,99 (0,79; 1,19)	0,12
	2	Razão (P/A)	1,24 (0,98; 1,5)	0,16
	2	pH (0-20)	-1,18 (-1,39; -0,97)	0,13
	2	LUH (Desmatamento)	-7,68 (-8,62; -6,72)	0,58
	2	LUH (Eucalipto)	-2,49 (-4,09; -0,91)	0,96
	2	LUH (Corte seletivo)	-2,4 (-3,18; -1,6)	0,48
Secundária tardia	1	Área basal (Si)	-0,47 (-0,74; -0,21)	0,16
	1	Declividade	-0,63 (-0,88; -0,4)	0,15
	1	P remanescente	0,98 (0,71; 1,24)	0,16
	1	LUH (Desmatamento)	-1,49 (-2,64; -0,31)	0,71
	1	LUH (Eucalipto)	-1,45 (-3,1; 0,39)	1,07
	1	LUH (Corte seletivo)	1,71 (0,78; 2,65)	0,57
	2	Área basal (Si)	-0,52 (-0,71; -0,34)	0,11
	2	Declividade	-0,63 (0,8; -0,46)	0,10
	2	P remanescente	1,08 (0,91; 1,26)	0,11
	2	LUH (Desmatamento)	-1,62 (-2,37; -0,88)	0,45
	2	LUH (Eucalipto)	-1,44 (-2,72; -0,19)	0,77
	2	LUH (Corte seletivo)	1,7 (1,11; 2,29)	0,36

Onde: o modelo 1 tem uma *priori* não informativa e o modelo 2 tem uma *priori* informativa.

A variável histórico do uso da terra foi importante para a riqueza de espécies dos 3 grupos ecológicos. O modelo com melhor ajuste para a riqueza do grupo das pioneiras apresentou influência da idade de abandono do fragmento (Figura 1a), da razão entre o seu perímetro e área (Figura 1b) e do alumínio na camada 0-20 do solo (Figura 1c).

O aumento da idade de abandono, da razão (perímetro/área) e do alumínio na camada 0-20 reduziram a riqueza das pioneiras (Figura 1a-c). Sendo que, o histórico de produção agrícola e desmatamento afetaram mais negativamente a riqueza de espécies pioneiras comparados aos plantios de eucalipto e o corte seletivo.

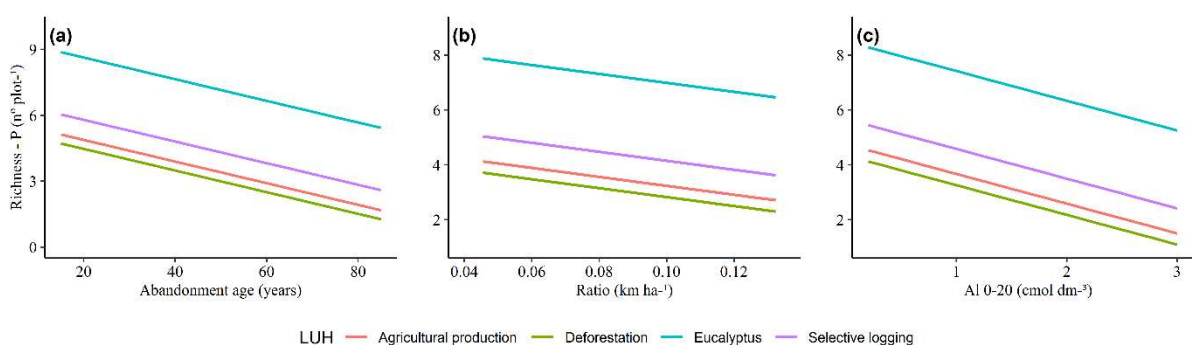


Figura 1 – Gráfico de efeito marginal de todos os preditores do modelo informativo para a riqueza do grupo ecológico das pioneiras. O histórico de uso da terra é uma variável categórica representada por quatro classes.

O modelo com melhor ajuste para a riqueza das secundárias iniciais apresentou influência da área basal das espécies secundárias tardias na parcela (Figura 2a), da razão (perímetro/área) (Figura 2b) e do pH do solo na camada 0-20 (Figura 2c).

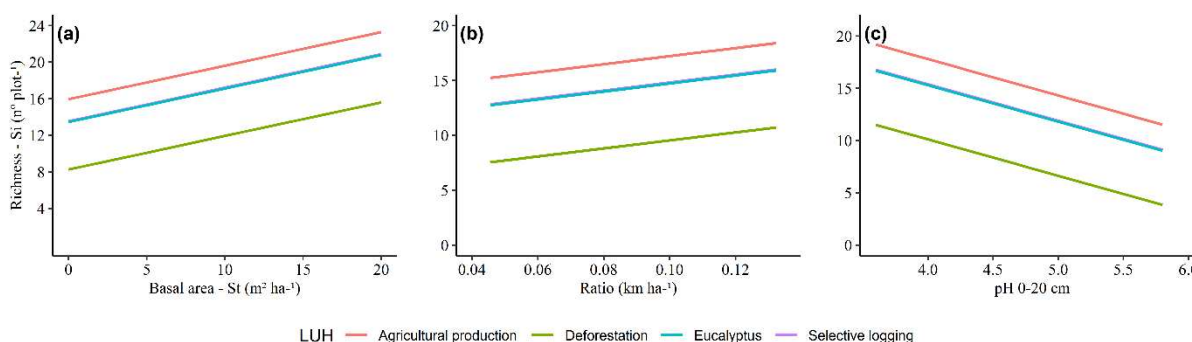


Figura 2 – Gráfico de efeito marginal de todos os preditores do modelo informativo para a riqueza do grupo ecológico das secundárias iniciais. O histórico de uso da terra é uma variável categórica representada por quatro classes.

A riqueza das secundárias iniciais aumentou com a área basal das secundárias tardias e com a razão (perímetro/área). Por outro lado, quanto maior o pH na camada 0-20 menor a riqueza das secundárias iniciais (Figura 2a-c). O histórico de desmatamento foi o uso da terra mais nocivo para a riqueza do grupo ecológico. Além dessas variáveis, o teor de matéria orgânica e o déficit hídrico também apresentaram uma associação importante com a riqueza das secundárias iniciais.

O modelo com melhor ajuste para a riqueza das espécies do grupo das secundárias tardias apresentou influência da área basal das secundárias iniciais (Figura 3a), da declividade (Figura 3b), do fósforo remanescente (Figura 3c) e do histórico de uso da terra.

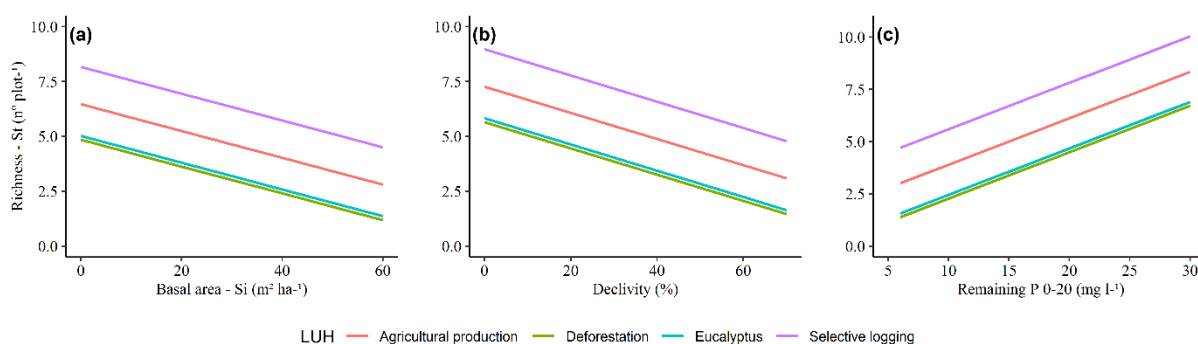


Figura 3 – Gráfico de efeito marginal de todos os preditores do modelo informativo para a riqueza do grupo ecológico das secundárias tardias. O histórico de uso da terra é uma variável categórica representada por quatro classes.

A riqueza das secundárias tardias diminuiu com o aumento da área basal das secundárias iniciais e da declividade. Por outro lado, quanto maior o fósforo remanescente na camada 0-20 do solo maior foi a riqueza das secundárias tardias (Figura 3a-c).

A mesma tendência, de redução e aumento na riqueza das secundárias tardias, foi observada para os quatro históricos de uso da terra. Sendo que, as áreas em que houve corte seletivo seguida das áreas em que havia produção agrícola apresentaram maior riqueza. Em sequência, as áreas em que havia ou eucalipto ou foram desmatadas apresentaram menor riqueza (Figura 3).

A razão (perímetro/área) foi a única variável comum aos modelos com melhor ajuste para o grupo ecológico das pioneiras e das secundárias iniciais. Sendo que, a razão (perímetro/área) apresentou efeito negativo sobre a riqueza das pioneiras e efeito positivo sobre as secundárias iniciais. Ao analisar do efeito individual do

perímetro sobre as espécies, verifica-se que o maior perímetro favoreceu as pioneiras. Enquanto as secundárias iniciais foram favorecidas por perímetros menores (Figura 4).

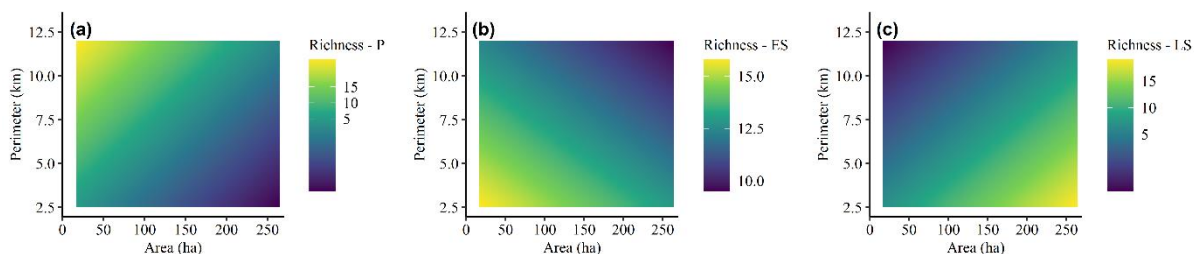


Figura 4 – Gráfico de calor indicando o efeito dos preditores área e perímetro na riqueza de espécies para os três grupos ecológicos: (a) pioneiras, (b) secundárias iniciais e (c) secundárias tardias, considerando constante o efeito da razão (perímetro/área). A riqueza refere-se ao número de espécies por parcela.

4. Discussão

As árvores e os grupos de espécies estão constantemente respondendo à heterogeneidade do ambiente (Zipkin et al., 2009), devido à exposição a fatores abióticos (ex.: luminosidade, causada pela mudança do uso da terra, e fertilidade dos solos) e bióticos (ex.: características da vegetação, como a composição de espécies e a área basal do povoamento) (van der Sande et al., 2017). Além disso, os fatores antrópicos têm sido os principais impulsionadores da dinâmica de habitats fragmentados (Souza et al., 2021). A riqueza de espécies nos fragmentos da Mata Atlântica brasileira foi influenciada por todos esses fatores, variando entre os grupos ecológicos.

4.1. Pioneiras

4.1.1. Idade de abandono e histórico de uso da terra

A menor riqueza de espécies pioneiras quanto maior a idade de abandono (> 20 anos de idade) pode ser devido à redução das condições favoráveis ao recrutamento dessas espécies (Rozendaal and Chazdon, 2015). Por exemplo, o fechamento do dossel reduz a qualidade da luz (proporção dos comprimentos de onda do vermelho para o vermelho distante) e a irradiância de luz (radiação fotossinteticamente ativa) que chega no piso florestal e, conseqüentemente, a taxa de

germinação das sementes (Carvalho et al., 2021) e o estabelecimento de plântulas de espécies exigentes de luz é menor (Chao et al., 2022).

Os históricos de uso menos intensivo, como o corte seletivo e os plantios de eucalipto, beneficiaram a riqueza de espécies pioneiras, possivelmente, devido a maior disponibilidade de nutrientes nessas áreas. Alguns estudos evidenciam que as pioneiras são mais eficientes no uso de excedentes de nutrientes, assim, seu estabelecimento é favorecido em comparação com as espécies sucessionais tardias (Ribeiro et al., 2019).

Já as áreas desmatadas ou anteriormente agrícolas podem ter a fertilidade dos seus solos comprometidas devido a erosão ou a salinidade (Schulze et al., 2019), reduzindo a riqueza das pioneiras.

4.1.2. Razão (perímetro/área)

O formato da floresta, caracterizado pela razão (perímetro/área), influenciou a riqueza das espécies pioneiras nas parcelas. Sendo que, quanto maior a razão (perímetro/área) menor o perímetro do fragmento e menor a quantidade de pioneiras.

As pioneiras e as lianas são favorecidas pelas condições microclimáticas das bordas resultantes da fragmentação (Melito et al., 2018), como a maior luminosidade, os solos mais férteis e menos ácidos (Magnago et al., 2017). Assim, espera-se que fragmentos menores e com maior razão de borda (Laurance and Vasconcelos, 2009; Ribeiro et al., 2019) apresente maior riqueza de espécies pioneiras. No entanto, encontramos maior riqueza do grupo ecológico associado a valores menores de P/A (razão de borda). Isso ocorreu, possivelmente, porque neste estudo os valores menores de P/A estão associados a maiores perímetros e, portanto, podem ter favorecido o recrutamento das pioneiras. Além disso, a regeneração das espécies pioneiras pode ser beneficiada em fragmentos com perímetros mais irregulares (Hill and Curran, 2005; Zambrano et al., 2020).

4.1.3. Alumínio na camada 0-20 cm

A fertilidade dos solos em florestas tropicais é um importante fator para o crescimento e o estabelecimento das plantas, determinando, assim, a composição e estrutura dos grupos funcionais da comunidade arbórea (Ribeiro et al., 2019). As espécies exigentes de luz, por exemplo, são favorecidas pelos níveis de cálcio no solo (Bizuti et al., 2018; Ribeiro et al., 2019). Isso ocorre porque essas espécies geralmente

são mais sensíveis à acidez, beneficiando-se da correção solo para absorção e incorporação de nutrientes por suas raízes (Furtini Neto et al., 1999; Morais Junior et al., 2020).

A menor riqueza de pioneiras quanto maior o teor de alumínio, na camada 0-20 cm, confirma a sensibilidade de suas espécies à acidez. O alumínio tóxico torna-se disponível para as plantas em pH do solo abaixo de 5, sendo um dos principais responsáveis por acumular nas raízes das espécies, inibir a divisão celular, reduzir a taxa fotossintética e os pigmentos nas folhas (Chandra and Keshavkant, 2021).

4.2. Secundárias iniciais

4.2.1. Área basal (secundárias tardias)

A riqueza das secundárias iniciais aumentou com a área basal das secundárias tardias, indicando que as secundárias tardias proporcionam um ambiente favorável ao crescimento e desenvolvimento das secundárias iniciais.

Durante a sucessão florestal, a mudança nas condições de luminosidade leva a substituição contínua e constante de espécies, reduzindo, principalmente, a quantidade de espécies pioneiras e aumentando a de espécies tolerantes à sombra (Holz et al., 2009; Matsuo et al., 2021). As espécies tolerantes à sombra, como as secundárias iniciais, podem sobreviver ou até mesmo precisar de sombra na fase de plântula, mas requerem acesso à luz no decorrer de seu ciclo de vida (Hill and Curran, 2005). A condição de luz relativamente alta pode causar a morte de muitas plântulas recém-recrutadas, indicando a importância da vegetação de sub-bosque em atenuar a luz que chega ao piso florestal (Chao et al., 2022).

4.2.2. Razão (perímetro/área)

A riqueza das secundárias iniciais aumentou com a razão entre o perímetro e a área do fragmento, comportamento oposto às pioneiras. Isso ocorreu porque os valores maiores de razão (perímetro/área) estiveram associados a perímetros menores, o que reduz os níveis de luminosidade que o fragmento recebe e favorece o desenvolvimento das espécies secundárias iniciais em detrimento das pioneiras.

A fragmentação de habitats na Mata Atlântica resultou em um conjunto de manchas de vegetação com baixa conectividade e suscetíveis a efeitos de borda (Silva et al., 2020; Souza et al., 2021). Sendo que, as mudanças microclimáticas nas bordas é um dos efeitos de borda responsáveis por afetar a estrutura da vegetação

(Albiero-Júnior et al., 2021; Hill and Curran, 2005). O aumento da velocidade do vento, a diminuição da umidade e o aumento da temperatura do ar nas bordas podem beneficiar lianas e espécies de crescimento rápido em detrimento de espécies de crescimento lento (Magnago et al., 2015). Por outro lado, fragmentos maiores e menos irregulares contém mais habitats interiores, favorecendo espécies tolerantes à sombra (Liu et al., 2019).

4.2.3. pH 0-20 cm e histórico de uso da terra

A riqueza das secundárias iniciais foi menor quanto maior o pH em água na camada 0-20 cm do solo. Isto ocorreu, possivelmente, devido ao maior crescimento das espécies pioneiras quanto maior o pH em água (Bizuti et al., 2018; Moraes Junior et al., 2020), resultando em competição entre os grupos ecológicos. Assim, o aumento em área basal das pioneiras reduziria a luminosidade e os nutrientes necessários ao desenvolvimento das secundárias iniciais (Capellesso et al., 2020; van Breugel et al., 2012).

Outra hipótese é que as espécies se adaptaram aos solos naturalmente ácidos e pobres em nutrientes da MA, desenvolvendo mecanismos para melhor aproveitamento de nutrientes e tolerância dos altos teores de alumínio comum em baixo pH (Chandra and Keshavkant, 2021). Assim, as espécies secundárias iniciais teriam maior desenvolvimento em solos ácidos em comparação aos solos básicos.

As áreas agrícolas e os históricos de uso menos intensivo, corte seletivo e plantios de eucalipto, beneficiaram a riqueza de espécies secundárias iniciais. Geralmente, as práticas agrícolas alteram as características químicas do solo com o intuito de aumentar seus níveis de fertilidade (Ribeiro et al., 2019). O maior teor de nutrientes das áreas anteriormente agrícolas ou de uso menos intensivo pode ter beneficiado as secundárias iniciais. Por outro lado, as áreas anteriormente desmatadas apresentaram a menor riqueza de espécies devido serem áreas suscetíveis à erosão e degradação, resultado de práticas de manejo insustentáveis.

4.3. Secundárias tardias

4.3.1. Basal área (secundárias iniciais) e histórico de uso da terra

A riqueza das secundárias tardias diminuiu com a área basal das secundárias iniciais, indicando que as secundárias iniciais competem por recursos (água e nutrientes) com este grupo ecológico. A competição no início da sucessão em

florestas tropicais ocorre principalmente entre árvores circunvizinhas, afetando a dinâmica populacional de espécies arbóreas (Andrés, 2019; van Breugel et al., 2012). Assim, a regeneração e o crescimento rápido das secundárias iniciais podem levar a escassez, ou até mesmo esgotamento, de recursos (água ou nutrientes do solo) para as espécies de crescimento mais lento, como as secundárias tardias.

O histórico de corte seletivo e agricultura apresentaram maior riqueza de espécies secundárias tardias devido ao caráter sustentável e maior teor de nutrientes, respectivamente, dessas áreas. Por outro lado, a abertura do dossel nos antigos plantios de eucalipto e nas áreas desmatadas, e o consequente aumento na luminosidade, pode ter comprometido o desenvolvimento das secundárias tardias.

4.3.2. Declividade (%)

A menor riqueza de espécies secundárias tardias com o aumento da declividade pode ser devido a maior exposição do relevo à radiação, resultando solos pouco úmidos e com baixo teor de matéria orgânica (Marapara et al., 2021). Assim, a germinação e o estabelecimento de plântulas de espécies secundárias tardias estariam comprometidos.

Os diferentes habitats topográficos (ex: plano, declive e topo de morro) influenciam a estrutura e a composição da vegetação por oferecer variedade de microclimas e também por servir como barreiras à dispersão de sementes (Addo-Fordjour et al., 2021). Por exemplo, a topografia mediou gradientes microclimáticos em região de transição semiárida no vale do rio Niobrara (Nebraska, EUA), resultando em maior riqueza de mudas e árvores adultas em habitats mais úmidos, menos expostos à luz e em altitudes baixas (McNichol et al., 2022). Em floresta tropical de terra firme em Gana, o habitat de vale apresentou maior diversidade de espécies em comparação com o habitat de encosta, mais suscetível a erosão e a alta lixiviação de nutrientes (Addo-Fordjour et al., 2021).

Por outro lado, microclimas quentes e de alta radiação favoreceram árvores e arbustos em regiões montanhosas e frias de Niwot Ridge (Colorado, EUA), região naturalmente colonizada por vegetação de tundra (Mesquita et al., 2018). O aumento da diversidade em encostas também pode relacionar-se com medidas de preservação de um país, que restringem as intervenções antrópicas em áreas suscetíveis a impactos negativos (encostas, topos de morros e bordas de rios).

4.3.3. Fósforo remanescente 0-20 cm

A riqueza das secundárias tardias aumentou com o fósforo (P) remanescente da camada 0-20 cm do solo, reforçando a importância do nutriente às espécies deste grupo ecológico.

O fósforo é um macro nutriente requerido em processos essenciais às plantas, como a fotossíntese e a respiração (Dissanayaka et al., 2021; Sorreano et al., 2012). A baixa mobilidade de P nos solos (Missong et al., 2018) faz com que as plantas desenvolvem estratégias para a aquisição do nutriente como: associação com fungos micorrízicos arbusculares e a atividade de fosfatase (Etesami et al., 2021; Ferrol et al., 2019), comuns às espécies pioneiras. Geralmente, as pioneiras são mais favorecidas com o aumento da fertilidade dos solos em comparação com as espécies de sucessão tardia. Entretanto, em solos tropicais pobres em P, espécies não pioneiras têm adotado a estratégia de ramificação de raízes para a aquisição do nutriente (Yaffar et al., 2021); indicando que esse elemento, ao ponto de não causar acúmulo, pode favorecer às tolerantes à sombra.

5. Conclusão

A riqueza de espécies é uma variável importante para apoiar ações de conservação na Mata Atlântica. Observou-se que a fertilidade dos solos, a competição e, principalmente, as ações antrópicas impactaram os grupos ecológicos das árvores nos fragmentos. Sendo que, o efeito de borda, consequência da fragmentação de habitat, e os históricos de uso intensivo da terra determinaram os estágios de sucessão florestal.

As espécies pioneiras foram favorecidas pela maior luminosidade e pelos solos menos ácidos encontrados nos fragmentos de maior perímetro. As secundárias iniciais demonstraram preferência por habitats mais interiores e por uma vizinhança composta especialmente por secundárias tardias. Já as secundárias tardias competiram em desvantagem com as secundárias iniciais, foram exigentes de fósforo e preferiram solos mais sustentáveis e com maior teor de nutrientes para desenvolverem. Observa-se que a fragmentação e o uso intensivo do solo provocam um aumento de espécies pioneiras em detrimento de espécies de sucessão secundária, impedindo o avanço da sucessão florestal. Isso ressalta a importância de

práticas de conservação que favoreçam os grupos de espécies mais ameaçados com a fragmentação na Mata Atlântica.

6. Referências

- Addo-Fordjour, P., Boakye, E.K., Rahmad, Z.B., 2021. Logging and topographic effects on tree community structure and habitat associations in a tropical upland evergreen forest, Ghana. *J. For. Res.* 32, 1361–1372. <https://doi.org/10.1007/S11676-020-01203-W/TABLES/4>
- Aguirre-Jaimes, A., López-Acosta, J.C., Dirzo, R., Aguirre-Jaimes, A., López-Acosta, J.C., Dirzo, R., 2021. Tropical rainforest fragmentation affects plant species richness, composition and abundance depending on plant-size class and life history. *Bot. Sci.* 99, 92–103. <https://doi.org/10.17129/BOTSCI.2679>
- Albiero-Júnior, A., Venegas-González, A., Camargo, J.L.C., Roig, F.A., Tomazello-Filho, M., 2021. Amazon forest fragmentation and edge effects temporarily favored understory and midstory tree growth. *Trees* 35, 2059–2068. <https://doi.org/10.1007/S00468-021-02172-1/FIGURES/5>
- Andrés, E.G. de, 2019. Interactions between Climate and Nutrient Cycles on Forest Response to Global Change: The Role of Mixed Forests. *For.* 2019, Vol. 10, Page 609 10, 609. <https://doi.org/10.3390/F10080609>
- Bentos, T.V., Nascimento, H.E.M., Vizcarra, M. dos A., Williamson, G.B., 2017. Effects of lightgaps and topography on Amazon secondary forest: Changes in species richness and community composition. *For. Ecol. Manage.* 396, 124–131. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.04.018>
- Bizuti, D.T.G., Casagrande, J.C., Soares, M.R., Sartorio, S.D., Brugnaro, C., César, R.G., 2018. The effect of calcium on the growth of native species in a tropical forest hotspot. *iForest - Biogeosciences For.* 11, 221–226. <https://doi.org/10.3832/IFOR2074-010>
- Bürkner, P.C., 2017. brms: An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. *J. Stat. Softw.* 80, 1–28. <https://doi.org/10.18637/JSS.V080.I01>
- Capellesso, E.S., Cequinel, A., Marques, R., Marques, M.C.M., 2020. Temporal and environmental correlates of carbon stocks in a regenerating tropical forest. *Appl. Veg. Sci.* 23, 353–362. <https://doi.org/10.1111/AVSC.12487>
- Carvalho, A.S.R., Andrade, L.G. de, Andrade, A.C.S. de, 2021. Germination of small

- tropical seeds has distinct light quality and temperature requirements, depending on microhabitat. *Plant Biol.* 23, 981–991. <https://doi.org/10.1111/PLB.13328>
- Chandra, J., Keshavkant, S., 2021. Mechanisms underlying the phytotoxicity and genotoxicity of aluminum and their alleviation strategies: A review. *Chemosphere* 278. <https://doi.org/10.1016/J.CHEMOSPHERE.2021.130384>
- Chao, K.-J., Lin, Y.-C., Michael, G.-Z., Liao, S. · C.-H., Kuo, Y.-L., Hsieh, C.-F., Schupp, E.W., Chao, K.-J., Lin, Y.-C., Liao, C.-H., Song, G.-Z.M., Kuo, Y.-L., Hsieh, C.-F., Schupp, E.W., 2022. Understorey light environment impacts on seedling establishment and growth in a typhoon-disturbed tropical forest. *Plant Ecol.* 223, 1007–1021. <https://doi.org/10.1007/S11258-022-01255-4>
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G., Vieilledent, G., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob. Chang. Biol.* 20, 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>
- Dissanayaka, D.M.S.B., Ghahremani, M., Siebers, M., Wasaki, J., Plaxton, W.C., 2021. Recent insights into the metabolic adaptations of phosphorus-deprived plants. *J. Exp. Bot.* 72, 199–223. <https://doi.org/10.1093/JXB/ERAA482>
- ESRI, 2015. ArcGIS Desktop: Release 10.3.1. Environmental Systems Research Institute. ArcGIS Deskt. Release 10.3.1. Environ. Syst. Res. Institute, Redlands, CA.
- Etesami, H., Jeong, B.R., Glick, B.R., 2021. Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Fungi, Phosphate–Solubilizing Bacteria, and Silicon to P Uptake by Plant. *Front. Plant Sci.* 12. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2021.699618/BIBTEX>
- Ferrol, N., Azcón-Aguilar, C., Pérez-Tienda, J., 2019. Review: Arbuscular mycorrhizas as key players in sustainable plant phosphorus acquisition: An overview on the mechanisms involved. *Plant Sci.* 280, 441–447. <https://doi.org/10.1016/J.PLANTSCI.2018.11.011>
- Furtini Neto, A.E., Resende, Á.V. de, Vale, F.R. do, Silva, I.R., 1999. Liming effects on growth of native woody species from Brazilian Savannah. *Pesqui. Agropecuária Bras.* 34, 829–837. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X1999000500014>
- Gandolfi, S., Leitao Filho, H.F., Bezerra, C.L.F., 1995. Levantamento florístico e

- carater sucessional das especies arbustivo-arboreas de uma floresta mesofila semidecdua no municipio de Guarulhos, SP. *Rev. Bras. Biol.* 55, 767. <https://doi.org/10.2/JQUERY.MIN.JS>
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Dunson, D.B., Vehtari, A., Rubin, D.B., 2013. *Bayesian Data Analysis*, 3rd ed, Bayesian Data Analysis. Chapman and Hall/CRC, New York. <https://doi.org/10.1201/B16018>
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Rubin, D.B., 2004. *Bayesian Data Analysis*. Chapman and Hall/CRC.
- Hill, J.L., Curran, P.J., 2005. Fragment shape and tree species composition in tropical forests: a landscape level investigation. *Afr. J. Ecol.* 43, 35–43. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2028.2004.00540.X>
- Hofhansl, F., Chacón-Madrigal, E., Fuchslueger, L., Jenking, D., Morera-Beita, A., Plutzer, C., Silla, F., Andersen, K.M., Buchs, D.M., Dullinger, S., Fiedler, K., Franklin, O., Hietz, P., Huber, W., Quesada, C.A., Rammig, A., Schrod, F., Vincent, A.G., Weissenhofer, A., Wanek, W., 2020. Climatic and edaphic controls over tropical forest diversity and vegetation carbon storage. *Sci. Rep.* 10, 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61868-5>
- Holz, S., Placci, G., Quintana, R.D., 2009. Effects of history of use on secondary forest regeneration in the Upper Parana Atlantic Forest (Misiones, Argentina). *For. Ecol. Manage.* 258, 1629–1642. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2009.07.023>
- IBGE, 2012. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Rio de Janeiro.
- Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Crouzeilles, R., Peña-Claros, M., Mesquita, R.C.G., Bongers, F., 2021. The role of land-use history in driving successional pathways and its implications for the restoration of tropical forests. *Biol. Rev.* 96, 1114–1134. <https://doi.org/10.1111/BRV.12694>
- Kruschke, J.K., 2015. *Doing Bayesian data analysis : a tutorial with R, JAGS, and Stan*, 2nd ed. Elsevier.
- Laurance, W.F., Vasconcelos, H.L., 2009. Consequências ecológicas da fragmentação florestal na Amazônia. *Oecol. Bras* 13, 434–451. <https://doi.org/10.4257/oeco.2009.1303.03>
- Leite, R.V., Amaral, C.H. do, Paula Pires, R. de, Silva, C.A., Soares, C.P.B., Macedo, R.P., Silva, A.A.L. da, Broadbent, E.N., Mohan, M., Leite, H.G., 2020. Estimating Stem Volume in Eucalyptus Plantations Using Airborne LiDAR: A Comparison of Area- and Individual Tree-Based Approaches. *Remote Sens.* 12, 1513.

- <https://doi.org/10.3390/RS12091513>
- Liu, J., Coomes, D.A., Hu, G., Liu, J., Yu, J., Luo, Y., Yu, M., 2019. Larger fragments have more late-successional species of woody plants than smaller fragments after 50 years of secondary succession. *J. Ecol.* 107, 582–594. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13071>
- Lutz, J.A., van Wagtenonk, J.W., Franklin, J.F., 2010. Climatic water deficit, tree species ranges, and climate change in Yosemite National Park. *J. Biogeogr.* 37, 936–950. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2009.02268.X>
- Magnago, L.F.S., Edwards, D.P., Edwards, F.A., Magrach, A., Martins, S. V., Laurance, W.F., 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *J. Ecol.* 102, 475–485. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12206>
- Magnago, L.F.S., Magrach, A., Barlow, J., Schaefer, C.E.G.R., Laurance, W.F., Martins, S.V., Edwards, D.P., 2017. Do fragment size and edge effects predict carbon stocks in trees and lianas in tropical forests? *Funct. Ecol.* 31, 542–552. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12752>
- Magnago, L.F.S., Rocha, M.F., Meyer, L., Martins, S.V., Meira-Neto, J.A.A., 2015. Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. *Biodivers. Conserv.* 24, 2305–2318. <https://doi.org/10.1007/S10531-015-0961-1/FIGURES/3>
- Makowski, D., Ben-Shachar, M.S., Lüdtke, D., 2019. bayestestR: Describing Effects and their Uncertainty, Existence and Significance within the Bayesian Framework. *J. Open Source Softw.* 4, 1541. <https://doi.org/10.21105/JOSS.01541>
- Mapbiomas Project, 2019. Mapbiomas Brasil [WWW Document]. Collect. V3.1 Brazilian L. Cover Use Map Ser. [WWW Doc. URL <https://mapbiomas.org/> (accessed 8.15.19)].
- Marapara, T.R., Jackson, B.M., Hartley, S., Maxwell, D., 2021. Disentangling the factors that vary the impact of trees on flooding (a review). *Water Environ. J.* 35, 514–529. <https://doi.org/10.1111/WEJ.12647>
- Matsuo, T., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., van der Sande, M.T., Poorter, L., 2021. Forest structure drives changes in light heterogeneity during tropical secondary forest succession. *J. Ecol.* 109, 2871–2884. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13680>
- McNichol, B.H., Wang, R., Hefner, A., Helzer, C., McMahon, S.M., Russo, S.E., 2022.

- Topographically driven microclimatic gradients shape patterns of forest structure, diversity, and composition at a forest-grassland transition zone. *bioRxiv* 2022.09.15.508106. <https://doi.org/10.1101/2022.09.15.508106>
- Melito, M., Metzger, J.P., Oliveira, A.A. de, 2018. Landscape-level effects on aboveground biomass of tropical forests: A conceptual framework. *Glob. Chang. Biol.* 24, 597–607. <https://doi.org/10.1111/GCB.13970>
- Mesquita, C.P.B. de, Tillmann, L.S., Bernard, C.D., Rosemond, K.C., Molotch, N.P., Suding, K.N., 2018. Topographic heterogeneity explains patterns of vegetation response to climate change (1972–2008) across a mountain landscape, Niwot Ridge, Colorado. <https://doi.org/10.1080/15230430.2018.1504492> 50. <https://doi.org/10.1080/15230430.2018.1504492>
- Missong, A., Holzmann, S., Bol, R., Nischwitz, V., Puhlmann, H., Wilpert, K. V., Siemens, J., Klumpp, E., 2018. Leaching of natural colloids from forest topsoils and their relevance for phosphorus mobility. *Sci. Total Environ.* 634, 305–315. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2018.03.265>
- Morais Junior, V.T.M. de, Jacovine, L.A.G., Alves, E.B.B.M., Torres, C.M.M.E., Faustino, I.S., França, L.C. de J., Rocha, S.J.S.S. da, Simiqueli, G.F., Silva, L.B., Cruz, R.A. de la, 2020. Growth and survival of potential tree species for carbon-offset in degraded areas from southeast Brazil. *Ecol. Indic.* 117. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2020.106514>
- Poorter, L., van der Sande, M.T., Arets, E.J.M.M., Ascarrunz, N., Enquist, B., Finegan, B., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazzei, L., Meave, J.A., Muñoz, R., Nytch, C.J., de Oliveira, A.A., Pérez-García, E.A., Prado-Junior, J., Rodríguez-Velázquez, J., Ruschel, A.R., Salgado-Negret, B., Schiavini, I., Swenson, N.G., Tenorio, E.A., Thompson, J., Toledo, M., Uriarte, M., Hout, P. van der, Zimmerman, J.K., Peña-Claros, M., 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26, 1423–1434. <https://doi.org/10.1111/GEB.12668>
- R Development Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing.
- Redmond, M.D., 2019. CWD and AET function V1.0.0. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.1146778>
- Rezende, C.L., Scarano, F.R., Assad, E.D., Joly, C.A., Metzger, J.P., Strassburg, B.B.N., Tabarelli, M., Fonseca, G.A., Mittermeier, R.A., 2018. From hotspot to

- hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspect. Ecol. Conserv.* 16, 208–214. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>
- Ribeiro, J.C.T., Nunes-Freitas, A.F., Fidalgo, E.C.C., Uzêda, M.C., 2019. Forest fragmentation and impacts of intensive agriculture: Responses from different tree functional groups. *PLoS One* 14, e0212725. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0212725>
- Rocha, S.J.S.S. da, 2021. Métodos de aprendizado de máquina aplicados a modelagem de florestas inequiduais. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- Rozendaal, D.M.A., Chazdon, R.L., 2015. Demographic drivers of tree biomass change during secondary succession in northeastern Costa Rica. *Ecol. Appl.* 25, 506–516. <https://doi.org/10.1890/14-0054.1>
- Schulze, E.-D., Beck, E., Buchmann, N., Clemens, S., Müller-Hohenstein, K., Scherer-Lorenzen, M., 2019. *Plant Ecology*, 2^a. ed. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-56233-8>
- Silva, R.F.B. da, Millington, J.D.A., Moran, E.F., Batistella, M., Liu, J., 2020. Three decades of land-use and land-cover change in mountain regions of the Brazilian Atlantic Forest. *Landsc. Urban Plan.* 204, 103948. <https://doi.org/10.1016/J.LANDURBPLAN.2020.103948>
- Sorreano, M.C.M., Rodrigues, R.R., Boaretto, A.E., 2012. Guia de nutrição para espécies florestais nativas. Oficina de textos, São Paulo.
- Souza, C.R., Maia, V.A., Aguiar-Campos, N. de, Santos, A.B.M., Rodrigues, A.F., Farrapo, C.L., Gianasi, F.M., Paula, G.G.P. d., Fagundes, N.C.A., Silva, W.B., Santos, R.M., 2021. Long-term ecological trends of small secondary forests of the atlantic forest hotspot: A 30-year study case. *For. Ecol. Manage.* 489, 119043. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2021.119043>
- Stan Development Team, 2017. Stan Modeling Language Users Guide and Reference Manual.
- Tabarelli, M., Aguiar, A. V., Girão, L.C., Peres, C.A., Lopes, A. V., 2010. Effects of Pioneer Tree Species Hyperabundance on Forest Fragments in Northeastern Brazil. *Conserv. Biol.* 24, 1654–1663. <https://doi.org/10.1111/J.1523-1739.2010.01529.X>
- Toledo-Garibaldi, M., Williams-Linera, G., 2014. Tree diversity patterns in successive vegetation types along an elevation gradient in the Mountains of Eastern Mexico.

- Ecol. Res. 29, 1097–1104. <https://doi.org/10.1007/S11284-014-1196-4/TABLES/4>
- van Breugel, M., van Breugel, P., Jansen, P.A., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., 2012. The relative importance of above- versus belowground competition for tree growth during early succession of a tropical moist forest. *Plant Ecol.* 213, 25–34. <https://doi.org/10.1007/S11258-011-0003-3/FIGURES/2>
- van der Sande, M.T., Peña-Claros, M., Ascarrunz, N., Arets, E.J.M.M., Licona, J.C., Toledo, M., Poorter, L., 2017. Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. *J. Ecol.* 105, 1223–1234. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12756>
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R., Lima, J.C.A., 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro.
- Wetzels, R., Matzke, D., Lee, M.D., Rouder, J.N., Iverson, G.J., Wagenmakers, E.J., 2011. Statistical Evidence in Experimental Psychology. *Perspect. Psychol. Sci.* 6, 291–298. <https://doi.org/10.1177/1745691611406923>
- Whittaker, R.J., Willis, K.J., Field, R., 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *J. Biogeogr.* 28, 453–470. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2699.2001.00563.X>
- Yaffar, D., Defrenne, C.E., Cabugao, K.G., Kivlin, S.N., Childs, J., Carvajal, N., Norby, R.J., 2021. Trade-Offs in Phosphorus Acquisition Strategies of Five Common Tree Species in a Tropical Forest of Puerto Rico. *Front. For. Glob. Chang.* 4. <https://doi.org/10.3389/FFGC.2021.698191>
- Zambrano, J., Cordeiro, N.J., Garzon-Lopez, C., Yeager, L., Fortunel, C., Ndangalasi, H.J., Beckman, N.G., 2020. Investigating the direct and indirect effects of forest fragmentation on plant functional diversity. *PLoS One* 15, e0235210. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0235210>
- Zipkin, E.F., Dewan, A., Andrew Royle, J., 2009. Impacts of forest fragmentation on species richness: A hierarchical approach to community modelling. *J. Appl. Ecol.* 46, 815–822. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01664.x>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., 2016. A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. *Methods Ecol. Evol.* 7, 636–645. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12577>

CONCLUSÕES GERAIS

A estatística bayesiana foi eficiente para a modelagem da riqueza de espécies, do crescimento e da biomassa florestal na Mata Atlântica brasileira (MA). Sendo que, os influenciadores da riqueza, do crescimento e da biomassa variaram com o grupo ecológico das árvores.

As variáveis ambientais (ex.: climáticas, edáficas e topográficas) e antrópicas (ex.: mudança do uso da terra e idade de abandono) diferiram em importância positiva ou negativa entre as espécies pioneiras, secundárias iniciais e tardias. Assim, foi possível identificar os grupos de espécies mais susceptíveis aos impactos da fragmentação e os influenciadores da sucessão na MA. Nossos resultados apontam fatores que podem ser gerenciados para a manutenção e conservação dos fragmentos de MA, permitindo embasar os planos de restauração florestal de habitats fragmentados.

APÊNDICE A – CAPÍTULOS I, II E III

- Tabela S1. Visão geral de sete fragmentos de Mata Atlântica localizados em Minas Gerais, Brasil. Média e Desvio Padrão das principais características de cada área com base nos valores das parcelas individuais. Destaque para a área basal, o crescimento e a biomassa dos 3 grupos ecológicos analisados (Pioneiras - P, secundárias iniciais - ES e secundárias tardias - LS)..... 110
- Figura S1. Gráfico de densidade *a posteriori* dos modelos de crescimento ajustados com *priori* informativa (2) para o grupo ecológico das pioneiras, indicando ganho em informação ao reduzir o intervalo de credibilidade *a posteriori*..... 113
- Figura S2. Gráfico de densidade *a posteriori* dos modelos de crescimento ajustados com *priori* informativa (2) para o grupo ecológico das secundárias iniciais, indicando ganho em informação ao reduzir o intervalo de credibilidade *a posteriori*..... 114
- Figura S3. Gráfico de densidade *a posteriori* dos modelos de crescimento ajustados com *priori* informativa (2) para o grupo ecológico das secundárias tardias, indicando ganho em informação ao reduzir o intervalo de credibilidade *a posteriori*..... 115
- Figura S4 Influência do pH do solo na disponibilidade de diferentes nutrientes minerais. Fonte: Schulze et al. (2019)..... 116
- Figura S5. Correlações de Pearson entre variáveis do solo e profundidade (0–20 cm e 20–40 cm). Quadrados azuis indicam correlações negativas e quadrados vermelhos indicam correlações positivas..... 117
- Figura S6. Correlações de Pearson entre o crescimento das espécies pioneiras (P), secundárias iniciais (ES) e secundárias tardias (LS) e variáveis climáticas. Quadrados azuis indicam correlações negativas e quadrados vermelhos indicam correlações positivas. 118
- Figura S7. Correlações de Pearson entre o crescimento das espécies pioneiras (P), secundárias iniciais (ES) e secundárias tardias (LS), variáveis ambientais (tamanho da floresta, distância da borda, ângulo de inclinação, declividade e elevação) e variáveis bióticas (área basal de P, ES e LS). Quadrados azuis indicam correlações negativas e quadrados vermelhos indicam correlações positivas. 119
- Figura S8. Correlações de Pearson entre o crescimento das espécies pioneiras (P), secundárias iniciais (ES) e secundárias tardias (LS), área de cobertura florestal (raios de 500, 1000 e 2000 m para os anos de 1985, 2002 e 2017) e área basal. Quadrados azuis indicam correlações negativas e quadrados vermelhos indicam correlações positivas. 120
- Figura S9. Gráfico de densidade *a posteriori* dos modelos de riqueza ajustados com *priori* informativa (2) para o grupo ecológico das pioneiras, indicando ganho em informação ao reduzir o intervalo de credibilidade *a posteriori*..... 121
- Figura S10. Gráfico de densidade *a posteriori* dos modelos de riqueza ajustados com *priori* informativa (2) para o grupo ecológico das secundárias iniciais, indicando ganho em informação ao reduzir o intervalo de credibilidade *a posteriori*..... 122

Figura S11. Gráfico de densidade *a posteriori* dos modelos de riqueza ajustados com *priori* informativa (2) para o grupo ecológico das secundárias tardias, indicando ganho em informação ao reduzir o intervalo de credibilidade *a posteriori*..... 123

Tabela S1. Visão geral de sete fragmentos de Mata Atlântica localizados em Minas Gerais, Brasil. Média e Desvio Padrão das principais características de cada área com base nos valores das parcelas individuais. Destaque para a área basal, o crescimento e a biomassa dos 3 grupos ecológicos analisados (Pioneiras - P, secundárias iniciais - ES e secundárias tardias - LS)

Características	Fragmentos da Mata Atlântica						
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Bióticas							
Espécies (n)	31 (±7)	33 (±4)	25 (±8)	37 (±9)	24 (±7)	40 (±14)	30 (±5)
Fustes (ha)	2008 (±664)	1748 (±300)	1765 (±454)	1825 (±264)	1610 (±484)	1616 (±344)	1482 (±305)
BA (m ² /ha)	18,85 (±6,32)	23,17 (±3,19)	16,46 (±6,05)	25,38 (±7,61)	19,11 (±5,32)	22,99 (±8,45)	27,33 (±8,47)
BA (m ² /ha) - P	6,13 (±3,39)	2,96 (±1,36)	4,59 (±2,75)	4,3 (±1,87)	6,24 (±3,78)	4,98 (±2,33)	2,77 (±2,47)
BA (m ² /ha) - ES	8,66 (±6,07)	14,37 (±3,83)	7,18 (±4,44)	15,5 (±8,56)	11,05 (±5,07)	10,02 (±3,54)	20,36 (±8,64)
BA (m ² /ha) - LS	2,38 (±1,96)	4,72 (±2,53)	3,31 (±1,91)	3,81 (±1,14)	1,54 (±1,85)	4,16 (±4,25)	3,9 (±2,49)
Crescimento (% BA) - P	2,34 (±1,23)	1,66 (±1,37)	2,95 (±1,64)	1,59 (±1,01)	2,99 (±2,06)	2,91 (±3,21)	2,14 (±3,95)
Crescimento (% BA) - ES	2,89 (±1,01)	1,92 (±0,73)	2,54 (±1,73)	2,10 (±0,85)	3,48 (±1,79)	2,53 (±1,48)	2,21 (±1,98)
Crescimento (% BA) - LS	3,14 (±1,54)	2,14 (±0,81)	3,31 (±2,64)	3,03 (±1,12)	3,80 (±3,11)	3,00 (±1,94)	2,62 (±3,36)
Biomassa (Mg/parcela) - P	21,78 (±15,2)	7,81 (±4,03)	16,73 (±12,84)	16,41 (±7,49)	21,83 (±14,81)	17,05 (±8,63)	9,96 (±11,13)
Biomassa (Mg/parcela) - ES	42,90 (±64,63)	55,89 (±17,95)	23,58 (±19,3)	72,86 (±46,39)	44,22 (±27,31)	43,52 (±20)	116,15 (±67,45)
Biomassa (Mg/parcela) - LS	7,84	21,85	11,01	14,04	5,36	19,89	20,54

	(±7,85)	(±14,79)	(±7,56)	(±4,43)	(±7,92)	(±28,12)	(±16,67)
Recrutamento de fustes (n/ha/ano)	44 (±34)	45 (±30)	42 (±25)	33 (±16)	66 (±39)	35 (±18)	30 (±27)
BA Recrutamento (m ² /ha/year)	0,11 (±0,09)	0,12 (±0,08)	0,13 (±0,09)	0,08 (±0,05)	0,20 (±0,12)	0,10 (±0,06)	0,08 (±0,07)
Mortalidade de fustes (n/ha/ano)	42 (±48)	42 (±34)	44 (±32)	37 (±24)	33 (±20)	29 (±21)	37 (±25)
BA Mortalidade (m ² /ha/ano)	0,35 (±0,50)	0,42 (±0,38)	0,41 (±0,30)	0,40 (±0,34)	0,38 (±0,47)	0,32 (±0,30)	0,45 (±0,47)
Ambientais							
Tamanho da floresta (ha)	106,00	21,80	264,00	37,30	44,11	38,40	17,00
Elevação (m)	959,80 (±88,09)	719,40 (±5,55)	267,75 (±19,29)	267,83 (±25,02)	696,85 (±21,26)	846,67 (±56,93)	726,30 (±13,23)
Declividade (%)	30,52 (±9,22)	27,29 (±6,40)	26,25 (±13,27)	29,07 (±3,94)	33,86 (±10,24)	36,35 (±15,01)	25,46 (±8,84)
Ângulo de inclinação (°)	161,27 (±88,05)	298,69 (±33,77)	265,53 (±36,29)	109,46 (±28,02)	156,10 (±39,99)	179,92 (±26,83)	162,74 (±19,17)
Cobertura florestal (ha)	264,97 (±11,25)	148,97 (±3,74)	289,61 (±9,73)	302,07 (±2,11)	66,71 (±3,41)	277,78 (±6,49)	109,91 (±10,72)
Distância da borda (m)	101,90 (±69,26)	64,70 (±7,04)	88,58 (±76,65)	74,16 (±35,07)	89,74 (±33,78)	120,71 (±68,75)	103,80 (±39,83)
Climáticas							
Precipitação (mm)	1112,74 (±214,50)	1254,77 (±260,52)	1194,38 (±298,96)	1194,38 (±298,96)	1254,77 (±260,52)	1263,92 (±226,07)	1254,77 (±260,52)
CWD (mm)	-1021,36 (±432,50)	-881,24 (±299,13)	-2020,77 (±563,16)	-1499,09 (±502,88)	-864,35 (±354,39)	-940,19 (±395,45)	-941,14 (±248,97)
Precipitação meses secos (mm)	30,84 (±33,57)	39,44 (±34,82)	33,99 (±30,13)	33,99 (±30,13)	39,44 (±34,82)	39,84 (±30,99)	39,44 (±34,82)
Precipitação < 100mm	7,82 (±1,17)	7,47 (±1,24)	7,53 (±1,28)	7,53 (±1,28)	7,47 (±1,24)	7,38 (±1,18)	7,47 (±1,24)
Temperatura média (°C)	20,85 (±1,59)	20,11 (±0,40)	24,15 (±1,73)	24,15 (±1,73)	20,11 (±0,40)	19,51 (±1,97)	20,11 (±0,40)

Em que: F1 = Cachoeira das Pombas; F2 = Mata da Garagem; F3 = Ipaba Mata1; F4 = Ipaba Mata 2; F5 = Mata do CENTEV; F6 = São José e F7 = Mata da Silvicultura. CWD = Déficit hídrico.

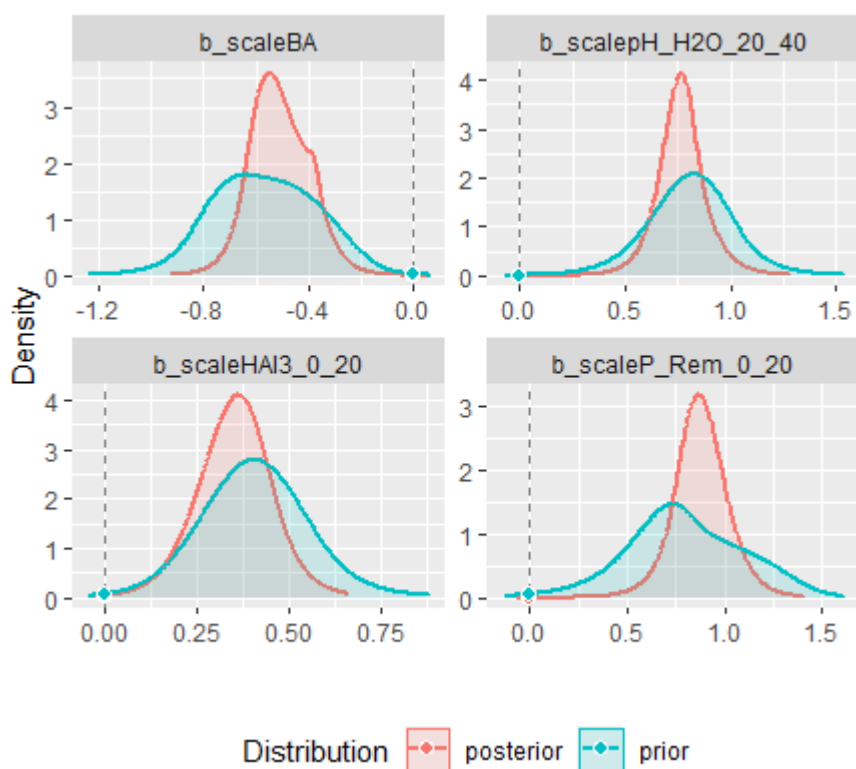


Figura S1. Gráfico de densidade *a posteriori* dos modelos de crescimento ajustados com *priori* informativa (2) para o grupo ecológico das pioneiras, indicando ganho em informação ao reduzir o intervalo de credibilidade *a posteriori*.

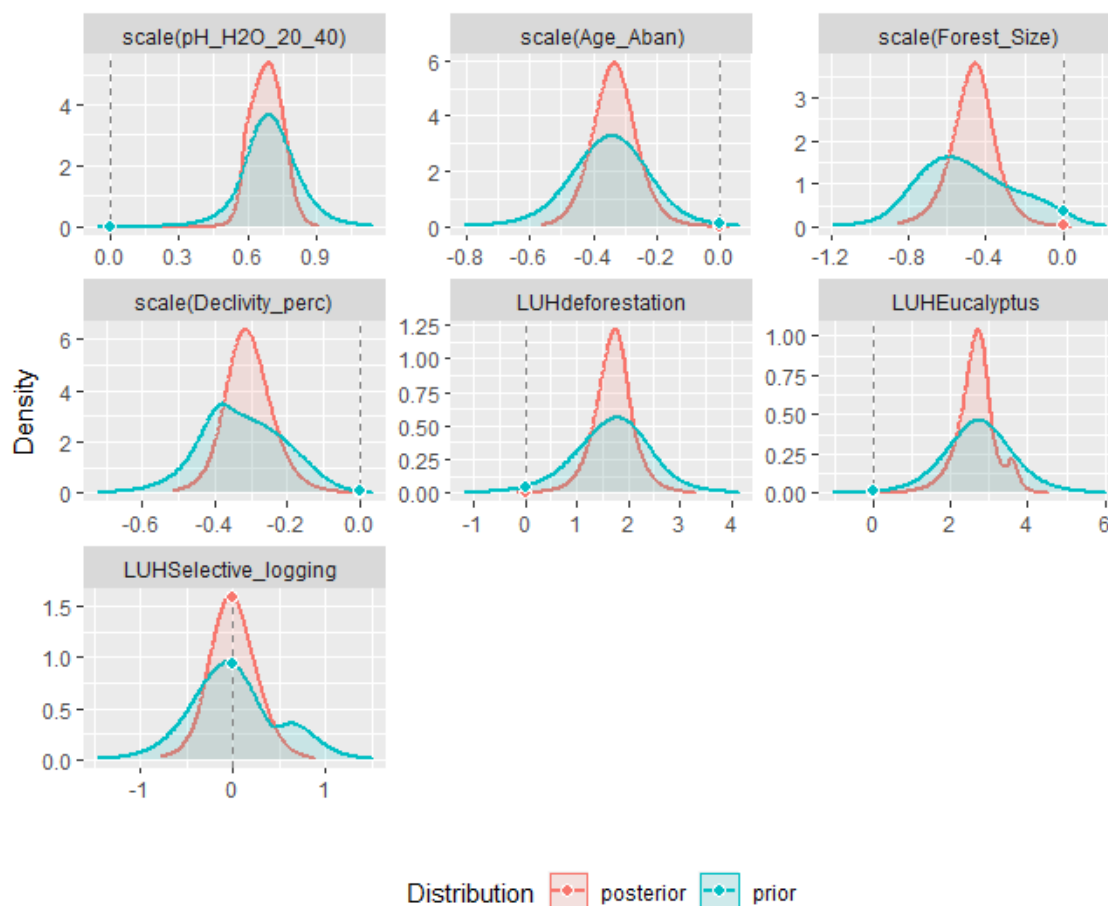


Figura S2. Gráfico de densidade *a posteriori* dos modelos de crescimento ajustados com *priori* informativa (2) para o grupo ecológico das secundárias iniciais, indicando ganho em informação ao reduzir o intervalo de credibilidade *a posteriori*.

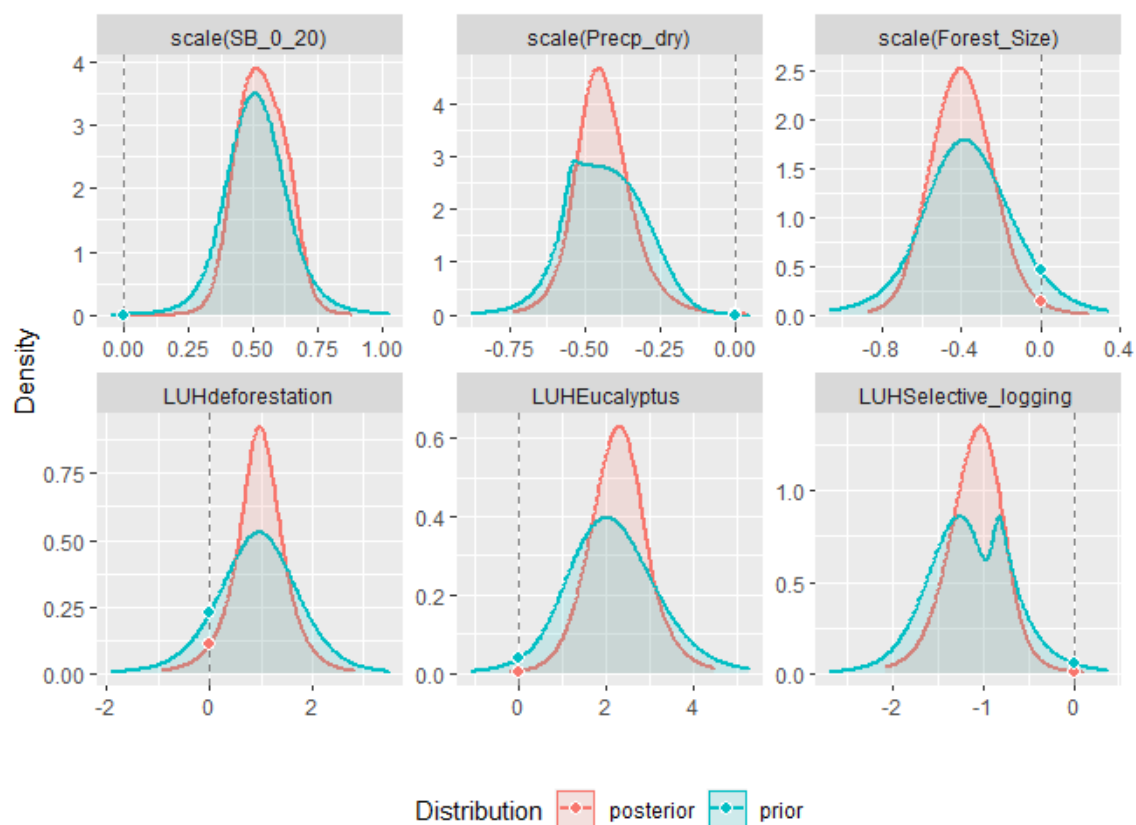


Figura S3. Gráfico de densidade *a posteriori* dos modelos de crescimento ajustados com *priori* informativa (2) para o grupo ecológico das secundárias tardias, indicando ganho em informação ao reduzir o intervalo de credibilidade *a posteriori*.

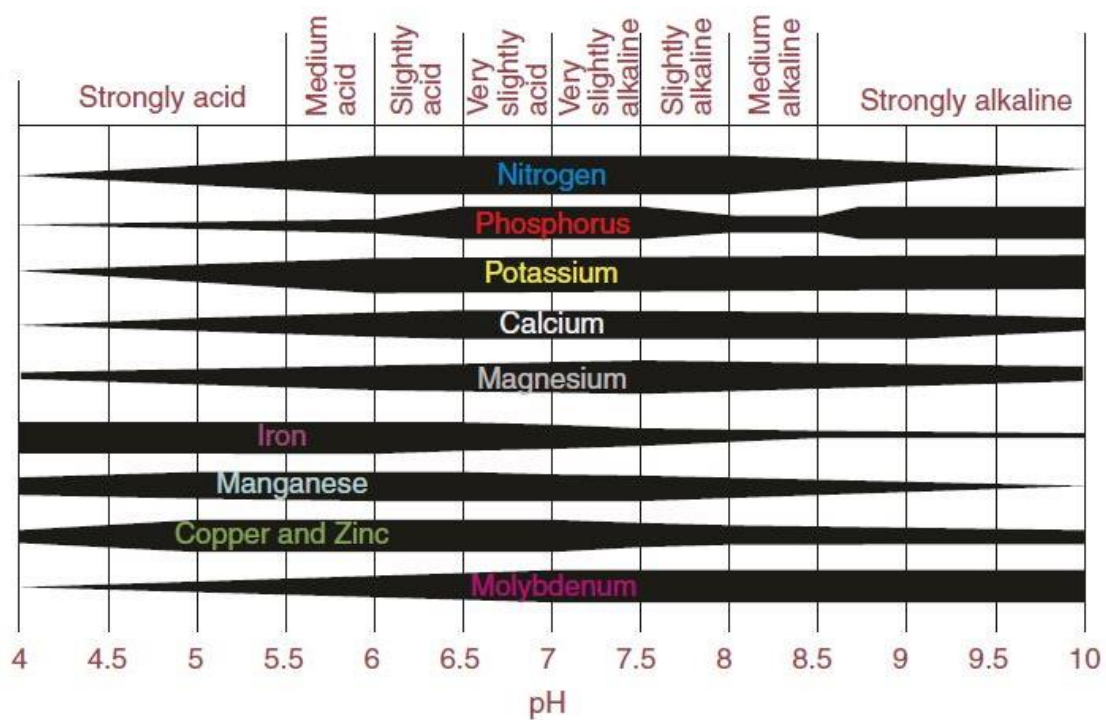


Figura S4 Influência do pH do solo na disponibilidade de diferentes nutrientes minerais. Fonte: Schulze et al. (2019).

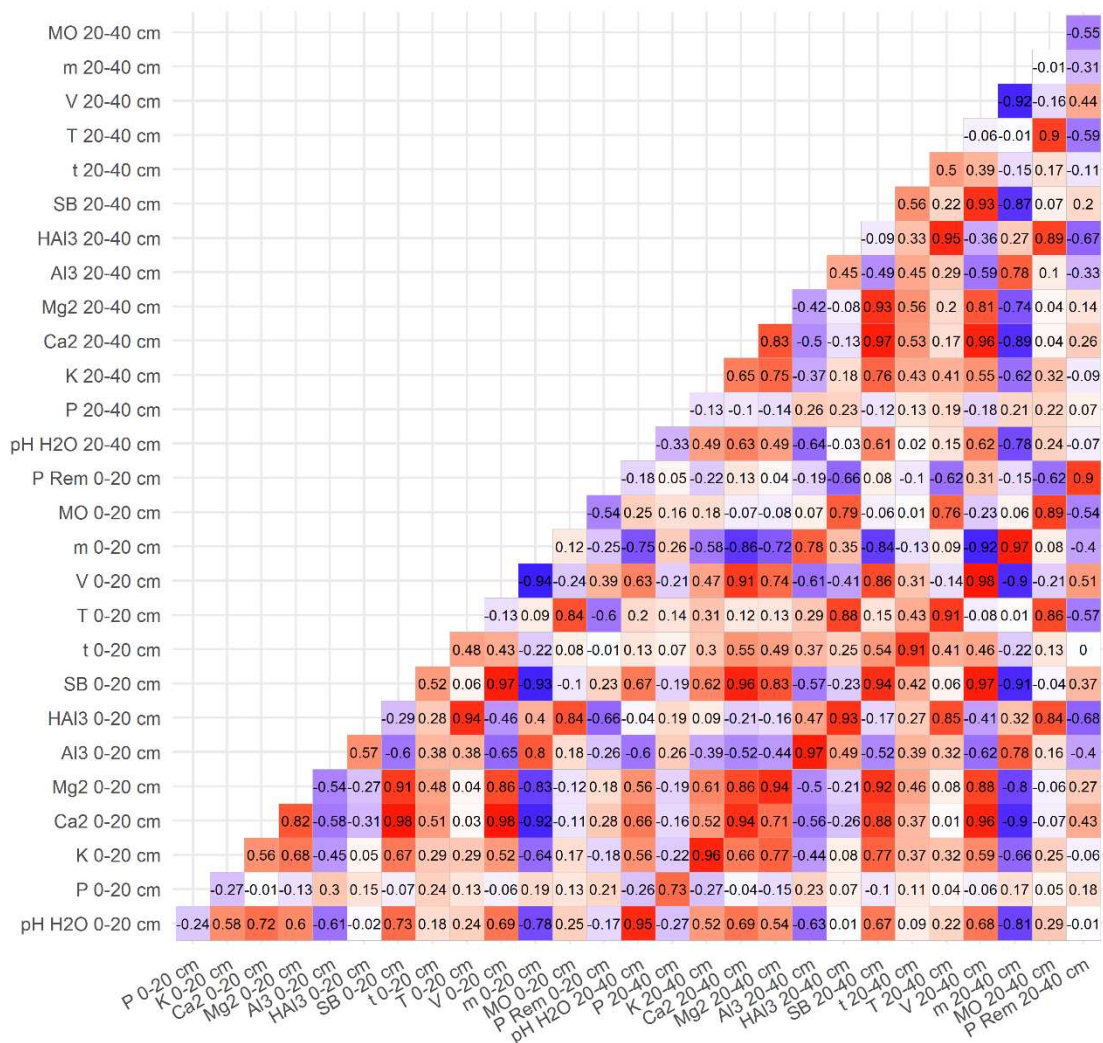


Figura S5. Correlações de Pearson entre variáveis do solo e profundidade (0–20 cm e 20–40 cm). Quadrados azuis indicam correlações negativas e quadrados vermelhos indicam correlações positivas.

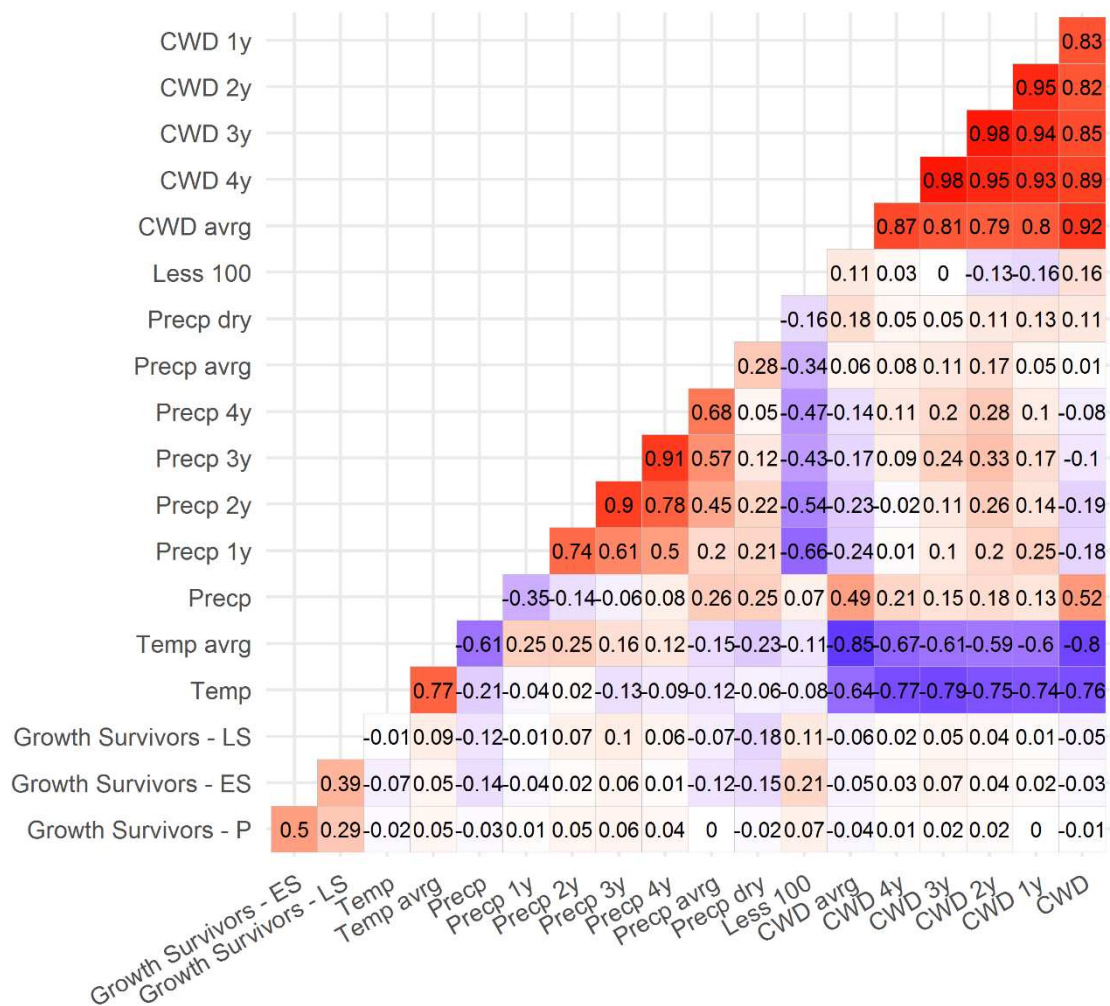


Figura S6. Correlações de Pearson entre o crescimento das espécies pioneiras (P), secundárias iniciais (ES) e secundárias tardias (LS) e variáveis climáticas. Quadrados azuis indicam correlações negativas e quadrados vermelhos indicam correlações positivas.

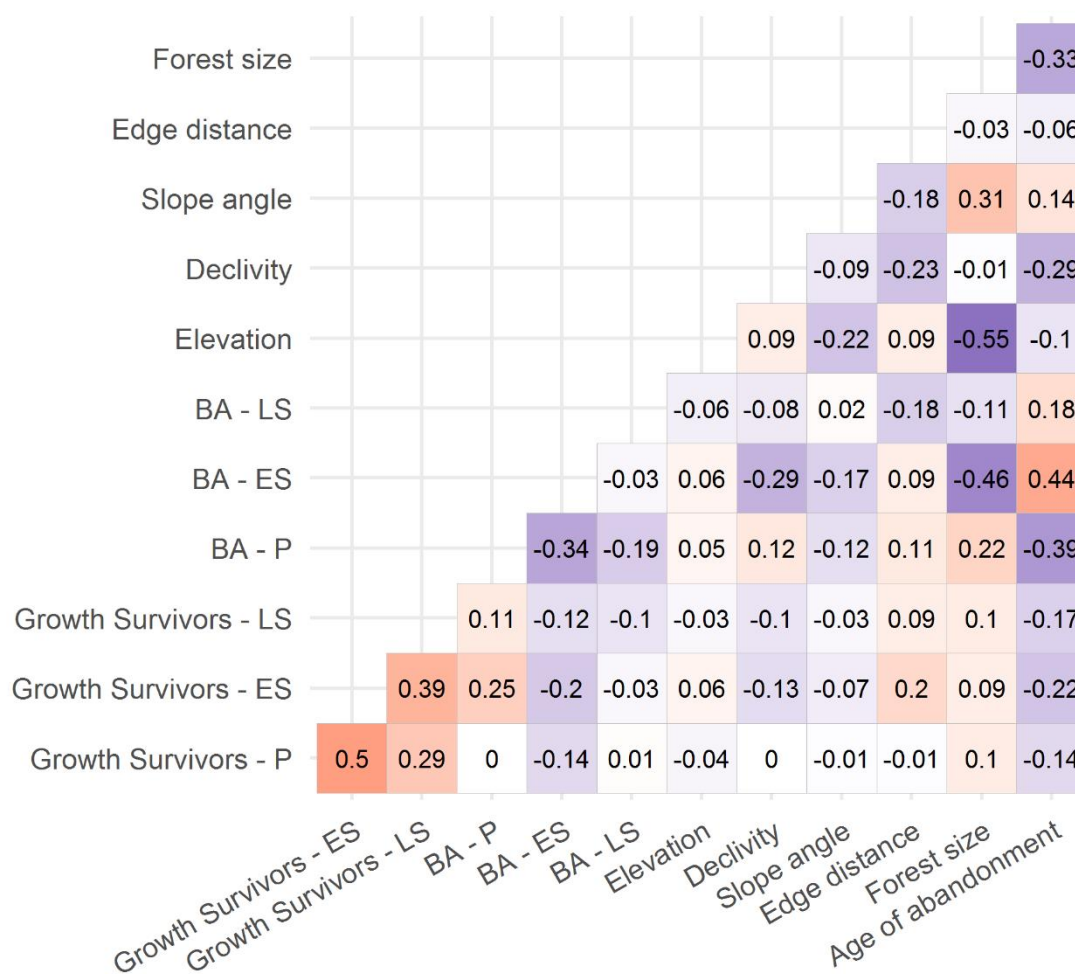


Figura S7. Correlações de Pearson entre o crescimento das espécies pioneiras (P), secundárias iniciais (ES) e secundárias tardias (LS), variáveis ambientais (tamanho da floresta, distância da borda, ângulo de inclinação, declividade e elevação) e variáveis bióticas (área basal de P, ES e LS). Quadrados azuis indicam correlações negativas e quadrados vermelhos indicam correlações positivas.

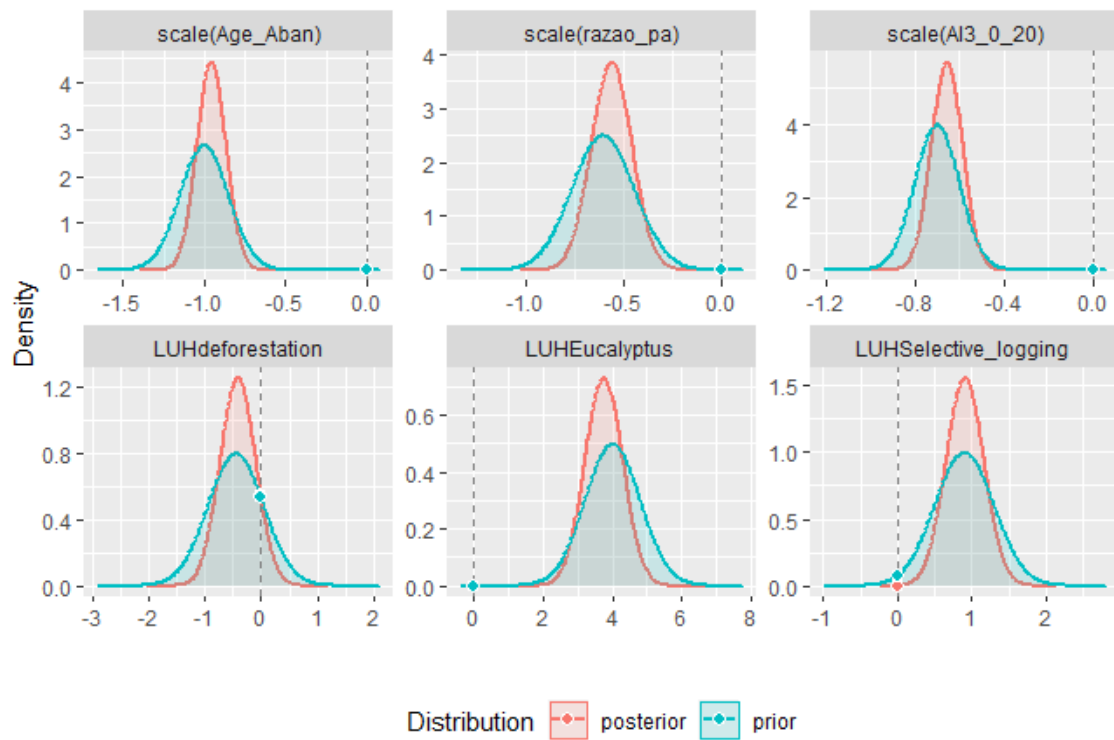


Figura S9. Gráfico de densidade *a posteriori* dos modelos de riqueza ajustados com *priori* informativa (2) para o grupo ecológico das pioneiras, indicando ganho em informação ao reduzir o intervalo de credibilidade *a posteriori*.

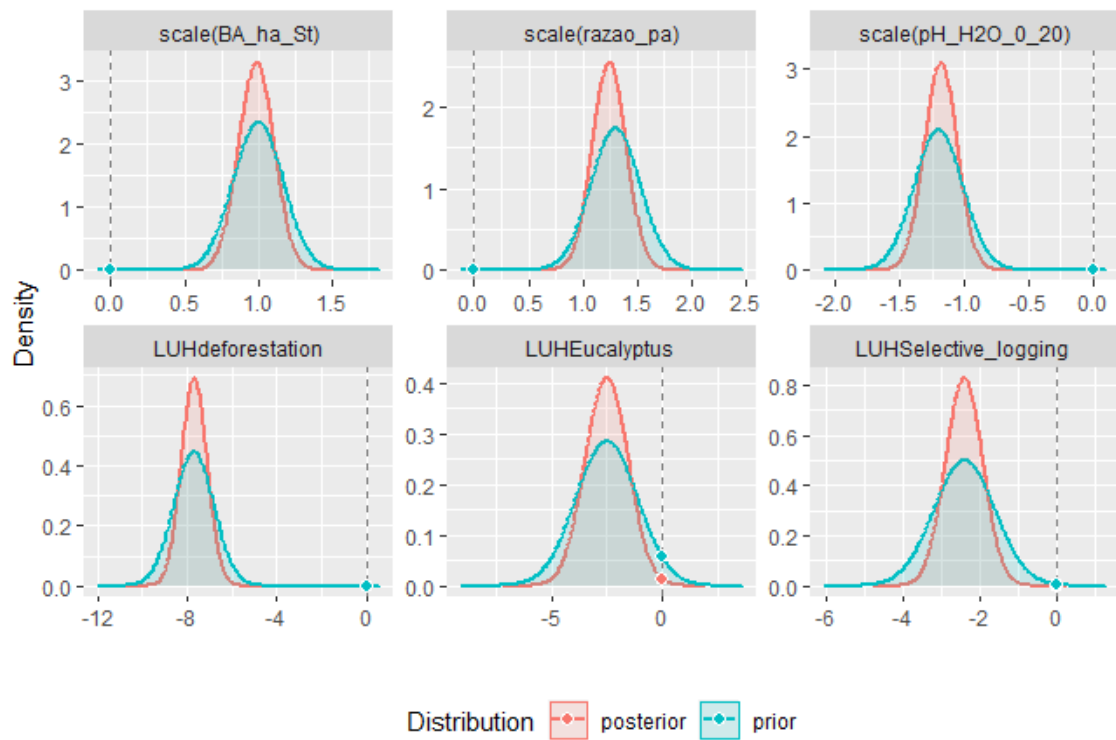


Figura S10. Gráfico de densidade *a posteriori* dos modelos de riqueza ajustados com *priori* informativa (2) para o grupo ecológico das secundárias iniciais, indicando ganho em informação ao reduzir o intervalo de credibilidade *a posteriori*.

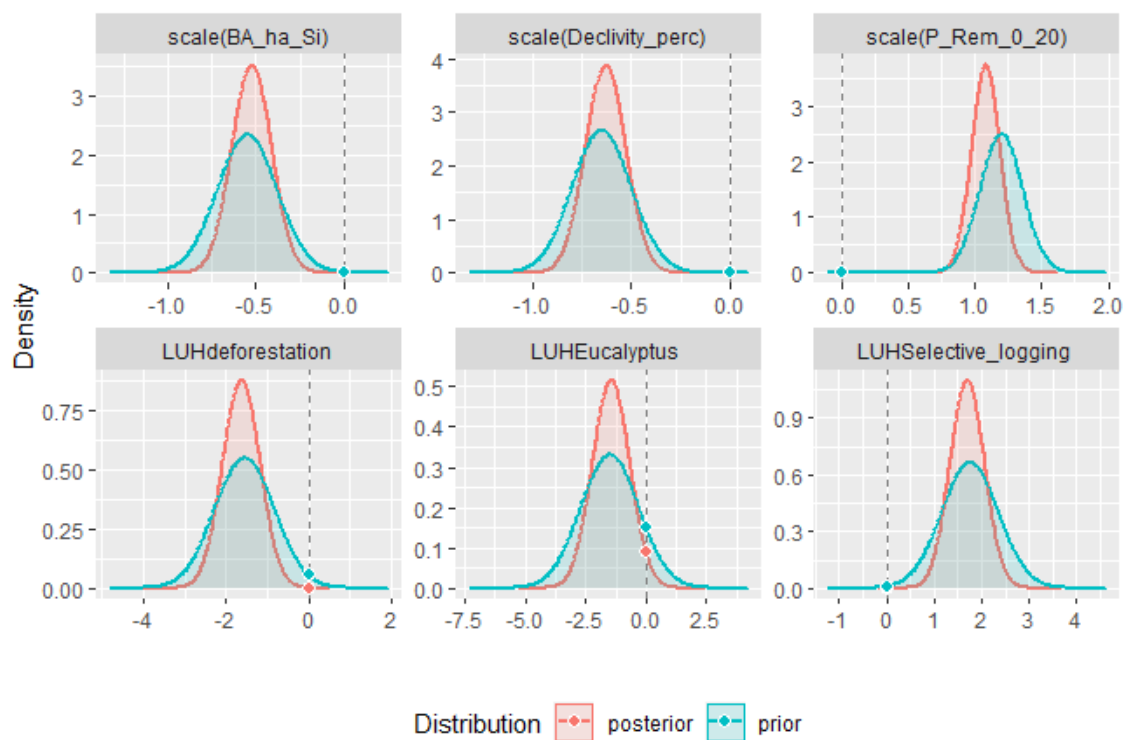


Figura S11. Gráfico de densidade *a posteriori* dos modelos de riqueza ajustados com *priori* informativa (2) para o grupo ecológico das secundárias tardias, indicando ganho em informação ao reduzir o intervalo de credibilidade *a posteriori*.