

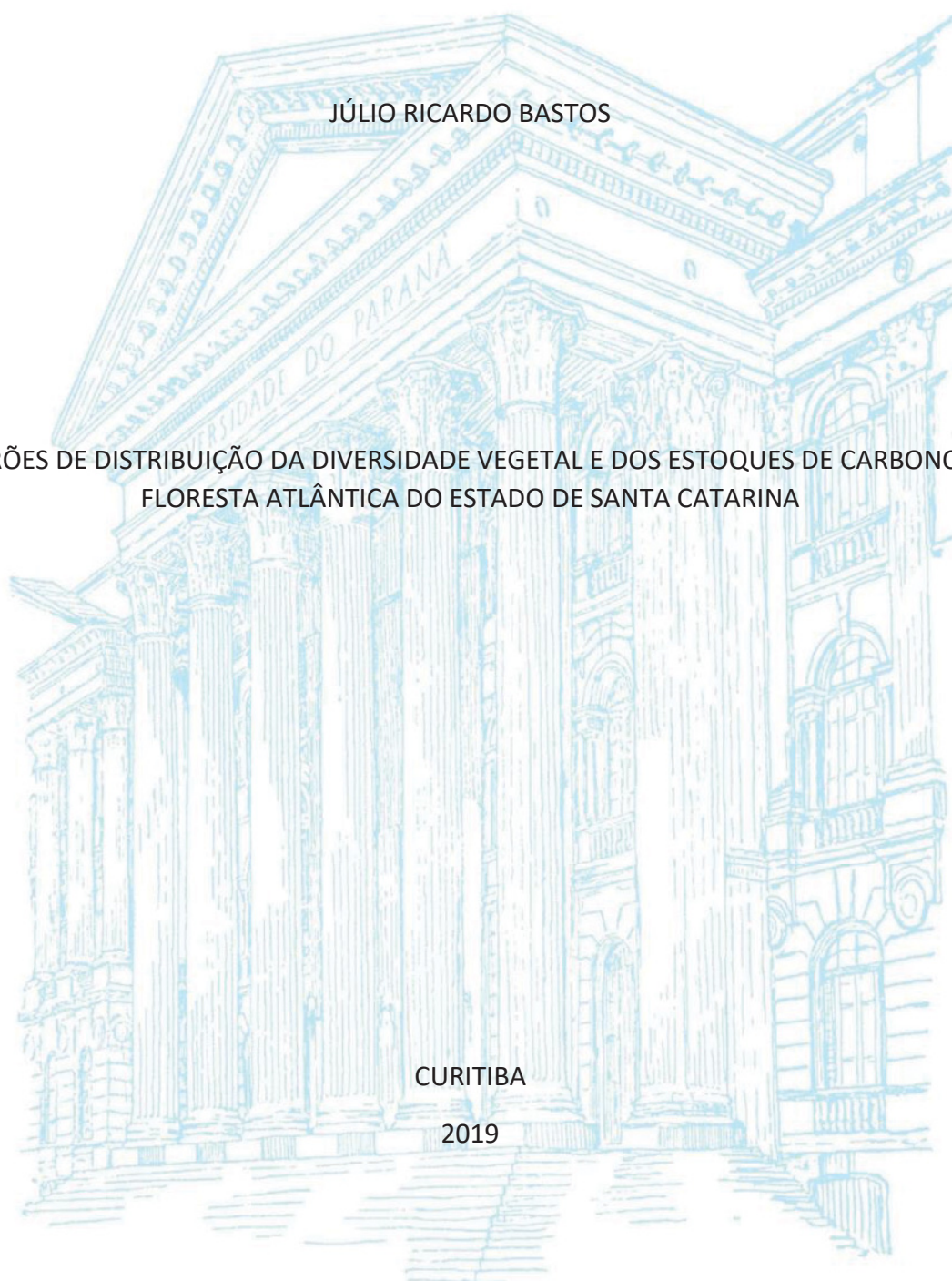
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

JÚLIO RICARDO BASTOS

PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DA DIVERSIDADE VEGETAL E DOS ESTOQUES DE CARBONO DA  
FLORESTA ATLÂNTICA DO ESTADO DE SANTA CATARINA

CURITIBA

2019



JÚLIO RICARDO BASTOS

PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DA DIVERSIDADE VEGETAL E DOS ESTOQUES DE CARBONO DA  
FLORESTA ATLÂNTICA DO ESTADO DE SANTA CATARINA

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientadora: Profa. Dra. Márcia C. M. Marques

CURITIBA

2019

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.  
Biblioteca de Ciências Biológicas.  
(Giana Mara Seniski Silva – CRB/9 1406)

Bastos, Júlio Ricardo  
Padrões de distribuição da diversidade vegetal e dos estoques de carbono da floresta atlântica do estado de Santa Catarina. / Júlio Ricardo Bastos. – Curitiba, 2019.  
108 p.: il.

Orientadora: Márcia C. M. Marques

Tese (doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

1. Mata Atlântica 2. Biomassa 3. Ecossistemas 4. Nicho (Ecologia) 5. Habitat (Ecologia) I. Título II. Marques, Márcia Cristina Mendes, 1968- III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD (22. ed.) 577.82



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA E  
CONSERVAÇÃO - 40001016048P6

## TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **JÚLIO RICARDO BASTOS** intitulada: **Padrões de distribuição da diversidade vegetal e dos estoques de carbono da floresta atlântica do estado de Santa Catarina**, sob orientação da Profa. Dra. MARCIA CRISTINA MENDES MARQUES, que após terem inquirido o aluno e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de doutor está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 10 de Setembro de 2019.

MARCIA CRISTINA MENDES MARQUES  
Presidente da Banca Examinadora

SIMONE APARECIDA VIEIRA  
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS)

PEDRO HIGUCHI  
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE DO ESTADO DE SANTA CATARINA)

MARCOS BERGMANN CARLUCCI  
Avaliador Interno (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

JOSÉ MARCELO DOMINGUES TOREZAN  
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE ESTADUAL DE LONDRINA)

*Dedico esta tese a minha esposa Diane, a minha filha Melissa e a minha mãe Doreli*

*sem elas eu não teria chegado até aqui...*

*E ao meu irmão Maurício, que lutou até o fim.*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha esposa Diane e a minha filha Melissa pois me deram forças nos momentos em que acreditei que não haviam mais forças. A minha mãe por todo o esforço, pois me ajudou a chegar até aqui.

A minha orientadora, Márcia C. M. Marques, pelas oportunidades, paciência, discussões, confiança e me ajudar com ideias e sugestões para um bom trabalho.

Ao professor Alexander Christian Vibrans, por compartilhar os dados do Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina (IFFSC) e confiar no meu trabalho.

Aos membros da banca, professores Simone Aparecida Vieira, Pedro Higuchi, José Marcelo Domingues Torezan e Marcos Bergman Carlucci por terem aceitado avaliar meu trabalho e ajudar a torná-lo melhor.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia Vegetal (LEV), com os quais vivenciei bons momentos durante esses quatro anos: Daniele Moraes, Victor Zwiener, Thais Bastos Zanata, Tiago Machado, Vanessa Vlinieska, Fares Guarin, Tamires Burda, Luciana Franci, Gabriel De La Torre e Ricardo Oliveira.

Em especial aos amigos Elivane Salete Capelesso, pelas conversas, discussões, análises e companheirismo, Israel Schneiberg, que me ajudou com discussões, análises da paisagem e boas conversas e Vinicius Marcilio-Silva, amigo de grande coração, com discussões, revisões e boas conversas.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, pois o que aprendi com eles durante este tempo de doutorado me ajudou a ser um profissional melhor. Especialmente aos que ministraram disciplinas e foram avaliadores do meu trabalho durante os simpósios, contribuindo para melhorar o meu trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa.

Ando devagar  
Porque já tive pressa  
E levo esse sorriso  
Porque já chorei demais

Hoje me sinto mais forte  
Mais feliz, quem sabe  
Só levo a certeza  
De que muito pouco sei  
Ou nada sei

Conhecer as manhas  
E as manhãs  
O sabor das massas  
E das maçãs

É preciso amor  
Pra poder pulsar  
É preciso paz pra poder sorrir  
É preciso a chuva para florir

Penso que cumprir a vida  
Seja simplesmente  
Compreender a marcha  
E ir tocando em frente

Como um velho boiadeiro  
Levando a boiada  
Eu vou tocando os dias  
Pela longa estrada, eu vou  
Estrada eu sou

Todo mundo ama um dia  
Todo mundo chora  
Um dia a gente chega  
E no outro vai embora

Cada um de nós compõe a sua história  
Cada ser em si  
Carrega o dom de ser capaz  
E ser feliz

**Tocando em Frente. Almir Sater e Renato Teixeira**

## RESUMO

Um dos principais argumentos que sustentam a conservação da biodiversidade está embasado na sua influência positiva sobre o funcionamento dos ecossistemas. Especialmente na Floresta Atlântica, um bioma megadiverso, as relações entre biodiversidade e funções ecossistêmicas, como o armazenamento de biomassa sobre o solo (AGB) e os estoques de carbono (C) ainda são pouco conhecidas. Neste estudo exploramos as relações entre diferentes dimensões da biodiversidade (diversidade taxonômica, diversidade funcional) e a estrutura da paisagem com o processo de armazenamento de biomassa e carbono na Floresta Atlântica do sul do Brasil. Os dados que utilizamos nesta tese são provenientes do Inventário Florístico Florestal do estado de Santa Catarina (IFFSC), um esforço de levantamento florístico e estrutural da vegetação, com um total de 407 unidades amostrais, 92.754 indivíduos de 668 espécies arbustivo-arbóreas, nas diferentes fitofisionomias da Floresta Atlântica. No primeiro capítulo exploramos as influências diretas e indiretas dos mecanismos que afetam o armazenamento da biomassa, buscando compreender o papel dos fatores abióticos, atributos dominantes na comunidade (razão de massa) e a diversidade (complementaridade de nicho) sobre a funcionalidade ecossistêmica. Descobrimos que a biomassa é direta e positivamente influenciada pela diversidade taxonômica, levando ao aumento da diversidade de atributos na comunidade, sugerindo a existência de mecanismo de complementaridade de nicho. Além disso, a relação do diâmetro dos indivíduos arbóreos e da densidade da madeira com a AGB, sugere mecanismos de razão de massa. Os fatores abióticos desempenham funções diretas e indiretas sobre a AGB, por meio da isothermalidade, precipitação anual e o potencial de evapotranspiração. No segundo capítulo avaliamos como a paisagem afeta as diversidades taxonômica e funcional bem como os estoques de carbono da vegetação. Observamos que a quantidade de habitat medida por meio da área total dos fragmentos e a qualidade da matriz circundante (índice de agregação e tamanho efetivo da rede), afetam positivamente a diversidade, enquanto os efeitos de borda (total de borda) têm efeitos negativos sobre as comunidades, pois as mudanças microclimáticas nas bordas dos fragmentos alteram sensivelmente a estrutura e composição das comunidades. Por outro lado, a AGB não teve relação com a paisagem, o que pode ser resultado de fatores como a variação temporal da qualidade da paisagem, retirada seletiva de madeira, grau de resiliência da floresta, os quais não foram avaliados neste estudo. Em conclusão, nossos resultados demonstram a importância da diversidade em suas diferentes dimensões para manutenção da funcionalidade ecossistêmica de armazenamento de biomassa e consequente estocagem de carbono e da quantidade e qualidade do habitat para as diversidades taxonômica e funcional. Esses resultados são importantes para apoiar iniciativas de restauração e conservação da Floresta Atlântica, cujas agendas podem ser compartilhadas, conservar a biodiversidade implica em garantir estoques de carbono.

**Palavras-chave:** biomassa, funcionamento do ecossistema, complementaridade do nicho, efeitos de massa, fragmentação, quantidade de habitat

## ABSTRACT

One of the main arguments supporting biodiversity conservation is based on its positive influence on the functioning of ecosystems. Especially in the Atlantic Forest, a megadiverse biome, the relationships between biodiversity and ecosystem functions such as aboveground biomass storage (AGB) and carbon stocks (C) are still poorly understood. In this study we explore the relationships between different dimensions of biodiversity (taxonomic diversity, functional diversity) and landscape structure with the biomass and carbon storage process in the Atlantic Forest of southern Brazil. The data we use in this thesis come from the Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina (IFFSC), a floristic and structural vegetation survey effort, with a total of 407 sampling units, 92,754 individuals from 668 tree species sampled, in the different phytophysionomies of the Atlantic Forest. In the first chapter we explore the direct and indirect influences of the mechanisms that affect biomass storage, seeking to understand the role of abiotic factors, dominant community attributes (mass ratio) and diversity (niche complementarity) on ecosystem functionality. We found that biomass is directly and positively influenced by taxonomic diversity, leading to increased attribute diversity in the community, suggesting the existence of a niche complementarity mechanism. Moreover, the relationship between tree diameter and wood density with AGB suggests mass ratio mechanisms. Abiotic factors perform direct and indirect functions on AGB through isothermality, annual precipitation and evapotranspiration. In the second chapter we evaluate how the landscape affects taxonomic and functional diversity as well the carbon stocks of vegetation. We observed that the amount of habitat measured by the total area of the fragments and the quality of the surrounding matrix (aggregation index and effective mesh size) positively affect the diversity, while the edge effects (total edge) have negative effects on the habitat communities, with microclimatic changes in the edges of fragments significantly alter the structure and composition of communities. On the other hand, AGB was not related to the landscape, which may be a result of other factors, such as temporal variation of landscape quality, selective logging, and degree of forest resilience, which were not evaluated in this study. In conclusion, our results demonstrate the importance of diversity in his different dimensions for maintaining the ecosystem functionality of biomass storage and consequent carbon storage and habitat quantity and quality for taxonomic and functional diversity. These results are important to support Atlantic Forest restoration and conservation initiatives, whose agendas can be shared, since conserving biodiversity means securing carbon stocks.

**Key-words:** biomass, ecosystem functioning, niche complementarity, mass ratio effects, fragmentation, quantity of habitat.

## LISTA DE FIGURAS

### INTRODUÇÃO GERAL

**Figura 1.** Localização das unidades amostrais do Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina e esquema de amostragem.....22

### CAPÍTULO 1

**Figura 1.** Localização das 407 unidades amostrais UA, distribuídas nas três tipologias de Floresta Atlântica (Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Decidual) no estado de Santa Catarina, sul do Brasil.....37

**Figura 2.** Modelo conceitual que liga os fatores ambientais e bióticos à biomassa acima do solo (AGB).....42

**Figura 3.** Modelos de equações estruturais, para os efeitos positivos (linhas contínuas) e negativos (linhas pontilhadas), das variáveis ambientais, atributos da vegetação na biomassa acima do solo (AGB): (a) Macroescala (todos os três tipos florestais), (b) Floresta Ombrófila Densa, (c) Floresta Estacional Semidecidual, e (d) Floresta Ombrófila Mista. Em todos os modelos, apenas coeficientes padronizados com nível de significância são apresentados; o conjunto total de coeficientes é apresentado no Apêndice S1.  $R^2$  = proporção de variação explicada; DAP = diâmetro à altura do peito; WD = densidade da madeira; H = altura; FRIC = riqueza funcional; RAO (Q) = entropia quadrática de Rao.....44

### CAPÍTULO 2

**Figura 1.** Remanescentes florestais do estado de Santa Catarina (Sul do Brasil), com a distribuição das unidades amostrais utilizadas no estudo. Para cada unidade amostral foram construídas janelas (*buffers*), com 1000, 3000 e 5000 m de raio, para obtenção das métricas da paisagem.....74

**Figura 2.** Relações entre as métricas da paisagem e riqueza taxonômica e funcional, no recorte (*buffer*) de 1000 m.....81

**Figura 3.** Relações entre as métricas da paisagem e riqueza taxonômica e funcional, no recorte (*buffer*) de 3000 m.....82

**Figura 4.** Relações entre as métricas da paisagem e riqueza taxonômica e funcional, no recorte (*buffer*) de 5000 m.....83

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 2

**Tabela 1.** Seleção do modelo usando o *Akaike Information Criterion* (AIC) dos efeitos das variáveis explanatórias da paisagem sobre a riqueza taxonômica, riqueza funcional e os estoques de carbono da Floresta Atlântica, em recortes da paisagem de 1000, 3000 e 5000 m.....79

**Tabela 2.** Resultados dos modelos de regressão múltipla, mostrando o valor de importância de cada variável explicativa. Negrito indicam efeitos significativos para cada variável resposta nos recortes de 1000, 3000 e 5000 metros.....80

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	13
<b>Ameaças a Floresta Atlântica.....</b>	<b>13</b>
<b>Dimensões da Diversidade.....</b>	<b>15</b>
<b>Relações Biodiversidade e Funções do Ecossistema (BEF) e Serviços (BES).....</b>	<b>17</b>
<b>Contextualização Regional.....</b>	<b>20</b>
OBJETIVOS.....	23
CAPÍTULO 1.....	29
<b>DIVERSIDADE TAXONÔMICA É O PRINCIPAL FATOR QUE AFETA O ARMAZENAMENTO DE CARBONO DA MATA ATLÂNTICA.....</b>	<b>29</b>
<b>Resumo.....</b>	<b>30</b>
<b>Introdução.....</b>	<b>32</b>
<b>Materiais e métodos.....</b>	<b>35</b>
<b>Resultados .....</b>	<b>42</b>
<b>Discussão.....</b>	<b>46</b>
<b>Conclusão.....</b>	<b>50</b>
<b>Referências.....</b>	<b>51</b>
CAPÍTULO 2.....	69
<b>QUANTIDADE DE HABITAT E QUALIDADE DA MATRIZ DETERMINAM AS DIMENSÕES DA DIVERSIDADE, MAS NÃO OS ESTOQUES DE CARBONO EM FLORESTA TROPICAL.....</b>	<b>69</b>
<b>Resumo.....</b>	<b>70</b>
<b>Introdução.....</b>	<b>70</b>
<b>Materiais e métodos.....</b>	<b>73</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>78</b>
<b>Discussão.....</b>	<b>83</b>
<b>Referências.....</b>	<b>89</b>
CONCLUSÕES GERAIS.....	95
REFERÊNCIAS.....	97

## INTRODUÇÃO GERAL

### Ameaças a Floresta Atlântica

O funcionamento da Terra é dominado pela redistribuição da radiação solar recebida através de fluxos de energia e matéria, dentro dos quais a vida desempenha um papel fundamental. As florestas tropicais são essenciais para esse funcionamento como um importante regulador do clima global, por meio da transpiração da água, formação de nuvens e circulação atmosférica (DEVARAJU, GOVINDASAMY & MODAK, 2015; SPRACKLEN, ARNOLD & TAYLOR, 2012). No geral, as florestas tropicais trocam mais água e carbono com a atmosfera do que qualquer outro bioma; alterações no equilíbrio da fotossíntese e da respiração na vegetação tropical dominam a variabilidade interanual da concentração de CO<sub>2</sub> atmosférico na Terra (WANG *et al.*, 2014). Além deste importante papel no funcionamento dos ecossistemas, mais da metade dos 5 a 20 milhões de espécies residem em florestas tropicais (GROOMBRIDGE & JENKINS 2003), destacando este sistema como um dos mais importantes do mundo.

Os humanos começaram a viver nas florestas Neotropicais há, aproximadamente, 11.000 anos. O primeiro impacto foi a caça, com as maiores frações da megafauna sendo extintas nas regiões biogeográficas colonizadas mais recentemente. Assim, enquanto apenas 18% da megafauna africana foram perdidos, cerca de 83% desapareceram na América do Sul (LEWIS & MASLIN, 2015). A agricultura tropical começou a cerca de 6000 anos, com a área afetada aumentando lentamente ao longo do tempo (ELLIS *et al.*, 2013). Há um debate sobre até que ponto a plantação de culturas agrícolas e de enriquecimento de árvores levou as florestas tropicais a serem “parques culturais” e, portanto, se as florestas “primárias” atuais são florestas secundárias ou florestas muito antigas (BARLOW *et al.*, 2012).

Embora a atividade humana pré-colonial tenha alterado partes da paisagem da floresta tropical, as baixas densidades populacionais e os sistemas de cultivo itinerante mantiveram a saúde da floresta (LEWIS, EDWARDS & GALBRAITH 2015). No entanto, mudanças mais drásticas ocorreram num passado mais recente devido aos efeitos da conversão de florestas, principalmente para terras agrícolas e mineração (GIBBS *et al.*, 2010), extração seletiva

(EDWARDS *et al.*, 2014), fogo (COCHRANE, 2003), causando fragmentação e efeitos associados (LAURANCE *et al.*, 2002). Essas tendências foram impulsionadas por fatores socioeconômicos que variam de uso local para mercados internacionais e que ocorrem legal e ilegalmente, tornando complexa sua gestão e mitigação (LEWIS, EDWARDS & GALBRAITH, 2015). A extensão dessas mudanças é grande: ~ 100 milhões de hectares de floresta tropical foram convertidos em terras agrícolas entre 1980 e 2012, a uma taxa de ~ 0,4% ano<sup>-1</sup>, comumente para a produção de soja ou óleo de palma (GIBBS *et al.*, 2010).

A exploração seletiva afetou cerca de 20% das florestas tropicais entre 2000 e 2005 (ASNER *et al.*, 2009). Apenas uma minoria permanece como paisagens florestais intactas, isto é, áreas maiores a 500 km<sup>2</sup> de comprimento e 10 km de largura, sem assentamentos ou exploração industrial (POTAPOV *et al.*, 2008). Nas florestas tropicais existentes no mundo, uma estimativa recente sugere que 24% estão intactas, 46% fragmentadas e 30% degradadas (MERCER, 2015). Como até florestas estruturalmente intactas sofrem com a caça, inclusive em áreas protegidas (LAURANCE *et al.*, 2012), as ameaças às florestas tropicais são globais.

As maiores concentrações de florestas tropicais do mundo estão na América do Sul (ALVES *et al.*, 2010). Uma das florestas mais emblemáticas na região é a Floresta Atlântica, pois é considerada como uma das áreas mais prioritárias para conservação da biodiversidade (*hotspot*), devido aos seus altos níveis de endemismo e ao mesmo tempo, de degradação ambiental (MYERS *et al.*, 2003). A diversidade taxonômica vegetal nesse bioma compreende cerca de 14 mil espécies de plantas vasculares, onde 48% destas são endêmicas (WERNECK *et al.*, 2011). No Brasil, após cinco séculos de mudanças no uso do solo, grande parte das paisagens de Floresta Atlântica são arquipélagos de pequenos fragmentos florestais rodeados por uma matriz de habitats abertos e dominados pela agricultura, pecuária e o crescimento urbano (RIBEIRO *et al.*, 2009). Aproximadamente 72% da população humana estão concentrados no bioma Floresta Atlântica, o que está associado às maiores proporções de terras cultivadas do país (SOS MATA ATLÂNTICA, 2014).

A Floresta Atlântica brasileira cobre uma vasta área (1.481.946 km<sup>2</sup>, aproximadamente 17% do território brasileiro), entretanto, hoje, sua cobertura original é de aproximadamente 150 milhões de hectares (BERGAMIN *et al.*, 2015; MARCILIO-SILVA *et al.*, 2017). Distribuída em diferentes condições de clima e topografia, a Floresta Atlântica compreende desde terras

baixas e montanhas costeiras com alta precipitação, até planaltos interiores com longos períodos de seca (OLIVEIRA-FILHO & FONTES, 2000).

### **Dimensões da Diversidade**

Biodiversidade é um termo genérico e abrangente, que engloba diversos níveis de organização e complexidade nos sistemas ecológicos, desde o nível dos genes, indivíduos, populações, espécies, comunidades, ecossistemas até os biomas, incluindo a variação na distribuição espacial e temporal destes níveis (LAVOREL & GARNIER, 2002; CARDINALE *et al.*, 2012). A biodiversidade que vemos hoje é o resultado de bilhões de anos de evolução, moldados por processos naturais e, cada vez mais, pela influência dos seres humanos.

Para ser significativo para a ciência, várias características importantes da biodiversidade devem ser capazes de ser medidas por meio de variáveis e índices matemáticos. Tais índices devem ser entendidos pelo que são, representações de características da biodiversidade, não da própria biodiversidade (VAN DIKE, 2008). Especificamente, é necessário esclarecer que característica da biodiversidade está sendo examinada, que nível de diversidade está sob investigação e qual dimensão desse nível está sendo avaliada. Na aplicação prática, a unidade mais utilizada da biodiversidade é a riqueza de espécies, que consiste em um refinamento mais aprofundado se comparado a uma lista de espécies, pois ao contrário desta, a riqueza de espécies é padronizada para refletir o número de espécies registradas por área de amostragem ou por algum número uniforme de observações (VAN DIKE, 2008). Como medida de diversidade, a riqueza de espécies tem vários atributos positivos e os dados necessários são relativamente fáceis de coletar por meio de amostras. Indivíduos de diferentes espécies não precisam ser contados; os únicos dados que o observador precisa registrar é se a espécie está presente ou ausente. O resultado final é fácil de apresentar, interpretar e comparar com outras comunidades semelhantes, e o número de espécies presentes oferece uma primeira aproximação útil da biodiversidade da área ou habitat (VAN DIKE, 2008). Entretanto à medida que necessitamos investigar grandes conjuntos de dados de uma comunidade, percebe-se a perda de informações relevantes quando se utiliza apenas a riqueza de espécies e os índices tradicionais de diversidade, pois são

estimativas pouco preditivas da estrutura (WEBB, 2000; RICOTTA *et al.*, 2005) e do funcionamento (DÍAZ & CABIDO, 2001; PETCHEY, 2004) da comunidade. Desta forma, medidas de diversidade que incorporem informações sobre as suas características funcionais (DÍAZ & CABIDO, 2001; PETCHEY & GASTON, 2006) ou as relações filogenéticas das espécies (WEBB, 2000; RICOTTA *et al.*, 2005) são alternativas complementares as medidas tradicionais.

A diversidade funcional é definida como o valor e a variação das espécies e de seus atributos que influenciam o funcionamento das comunidades (TILMAN, 2001; PETCHEY & GASTON, 2006). Isso significa medir a diversidade de atributos funcionais, que são componentes dos fenótipos dos organismos que influenciam os processos na comunidade, podendo ser qualquer característica morfológica, fisiológica e fenológica mensurável ao nível individual do organismo inteiro (VIOLLE *et al.*, 2007). A respeito dos atributos funcionais, existe uma literatura extensa para as plantas, bem como análises dedicadas a testar o poder preditivo desses atributos em relação a questões de como e por que atributos funcionais variam entre as espécies e locais, ajudando a explicar dinâmicas complexas das comunidades, além de prever os efeitos das mudanças ambientais sobre processos ecossistêmicos (CORNELISSEN *et al.*, 2003; WESTOBY & WRIGHT 2006; VIOLLE *et al.*, 2007).

Vários índices de diversidade funcional estão disponíveis na literatura e diferem na informação que contêm e na maneira com que quantificam a diversidade (RICOTTA, 2005, PETCHEY & GASTON, 2006), podendo ser divididas em medidas categóricas ou contínuas. Dentre estes índices destacam-se a riqueza funcional (FRic), que mede o volume do espaço funcional ocupado por uma comunidade; uniformidade funcional (FEve), que indica com que frequência as abundâncias dos valores dos atributos são distribuídos; divergência funcional (FDiv), que quantifica a quantidade de espécies que divergem em suas distâncias ponderadas pela abundância do centro do volume de riqueza funcional; a dispersão funcional (FDis) e o índice de entropia quadrática de Rao (RAO Q), que medem a distância funcional média ponderada pela abundância entre dois indivíduos escolhidos aleatoriamente em uma comunidade (Villéger *et al.* 2008, Laliberté & Legendre, 2010; Mouchet *et al.* 2010). Estes índices são eficientes em representar as funcionalidades do ecossistema, pois quantificam a maneira pela qual as espécies são distribuídas como pontos dentro de um espaço de atributos

multidimensional (GARNIER *et al.*, 2004; VILLÉGER *et al.*, 2008; LALIBERTÉ & LEGENDRE, 2010; MOUCHET *et al.*, 2010).

### **Relações entre Biodiversidade e Funções do Ecossistema (BEF) e Biodiversidade e Serviços Ecossistêmicos (BES)**

As alterações globais promovidas pelos seres humanos estão modificando sensivelmente os ecossistemas, pois o aumento da queima de combustíveis fósseis e as mudanças no uso da terra aumentaram em aproximadamente 30% as concentrações de dióxido de carbono atmosférico (CO<sub>2</sub>) nos últimos três séculos, com mais da metade desse aumento ocorrendo nos últimos 40 anos (UNFCCC, 2007; IPCC, 2012). As concentrações de gases de efeito estufa mais que dobraram, o que pode causar a mais rápida mudança climática que a Terra experimentou desde o final da última glaciação (IPCC, 2012). As mudanças no uso da terra até o ano de 2100 constituirão no maior impacto global sobre a biodiversidade, seguida pela mudança climática, deposição de nitrogênio, invasão por espécies exóticas e mudanças nas concentrações de CO<sub>2</sub> atmosférico (SALA *et al.*, 2000). Juntas, essas mudanças alteram a diversidade biológica da Terra, e muitas espécies estão sendo eliminadas de áreas dominadas por influências humanas, mesmo em áreas de conservação onde as espécies nativas foram frequentemente consumidas ou excluídas competitivamente por espécies invasoras (SALA *et al.*, 2000).

A perda acentuada da diversidade de espécies ocasiona mudanças funcionais profundas nas comunidades, porque tanto o número, quanto os tipos de espécies presentes determinam os atributos, que influenciam nas funções dos ecossistemas (produtividade, estabilidade do solo e ciclagem de nutrientes), quanto nos serviços ecossistêmicos (fertilidade do solo, estoques de carbono, provisão de produtos vegetais, controle da erosão, resistência à invasão, regulação de pragas e patógenos e abastecimento de água) (HECTOR *et al.*, 2007; NAEEM *et al.*, 1999; QUIJAS *et al.*, 2010). Cerca de 1,2 a 1,5 bilhão de pessoas dependem diretamente das florestas tropicais para alimentos, madeira, medicamentos e outros serviços ecossistêmicos (VIRA *et al.*, 2015). Essa multiplicidade de funções e serviços florestais é

sustentada por suas diversas espécies residentes, de tal forma que florestas diversas são florestas saudáveis (FAO 2010).

De forma geral, funções ecossistêmicas são mediadas por atributos não-aditivos de duas ou mais espécies (grupo funcional), pois as interações (mutualismo, predação, facilitação, competição), conjuntamente com a diversidade de espécies, determinam o funcionamento ecossistêmico (CHAPIN *et al.*, 2000; TILMAN *et al.*, 2014). Além de seus efeitos no funcionamento dos ecossistemas, a diversidade de espécies influencia a resiliência e a resistência dos ecossistemas perante às mudanças climáticas (DIAZ *et al.*, 2009; GROSS *et al.*, 2014; SAKSCHEWSKI *et al.*, 2016). A compreensão do funcionamento ecossistêmico permitiu a concepção de uma relação mais clara entre a biodiversidade e os serviços ecossistêmicos fornecidos para a humanidade (MEA 2005; CARDINALE *et al.*, 2012). Em suma, há uma grande evidência de que a biodiversidade tem influência positiva nas funções e serviços dos ecossistemas (BALVANERA *et al.*, 2006; TILMAN *et al.*, 2014).

Uma das relações mais exploradas na última década sobre funcionalidades e serviços ecossistêmicos, é a influência da diversidade sobre a biomassa e o armazenamento de carbono (DÍAZ *et al.*, 2009). Em escalas continentais estas relações têm sido bem exploradas, compreendendo todo gradiente latitudinal das florestas neotropicais (POORTER *et al.*, 2017; SULLIVAN *et al.*, 2017). Comunidades que apresentam maior diversidade sofrem menos perdas de biomassa em eventos estocásticos de perturbação do que comunidades com menor diversidade (TILMAN, 2014). Entretanto em escalas menores, os mecanismos que produzem e mantêm a biomassa acima do solo (AGB) em ecossistemas florestais são ainda pouco compreendidos.

Três mecanismos têm sido explorados para explicar os efeitos da diversidade sobre o funcionamento ecossistêmico. O primeiro é o efeito de seleção, em que espécies possuem aptidões competitivas distintas, sendo que quanto mais competitiva for uma espécie, maior a aptidão em influenciar o processo ecossistêmico avaliado (e.g. produtividade primária, captação de nutrientes). A partir deste modelo, comunidades mais diversas possuem maior chance de ocorrência ou um maior número de espécies com habilidades competitivas maiores (TILMAN, 1999; LOREAU & HECTOR 2001). O segundo é o mecanismo baseado na complementaridade de nicho (TILMAN, 1999) em que o ambiente é espacial e temporalmente

heterogêneo e as espécies possuem características distintas que determinam suas respostas a esta heterogeneidade. A complementaridade é resultado da diminuição da competição interespecífica devido à partição de nicho; então cada espécie é uma competidora superior em uma parte das condições heterogêneas do ambiente e conseqüentemente tem um efeito maior no funcionamento ecossistêmico (TILMAN, 1999). Portanto, em comunidades mais diversas, é mais provável a inclusão de uma espécie dominante ou de uma combinação particular de espécies complementares, causando assim um *continuum* entre ambos os mecanismos. Além disso, as diferenças na alocação de recursos, a eficiência do uso de recursos e a magnitude da variação nas características funcionais entre espécies pode modificar este balanço entre efeitos de amostragem e complementaridade (LOREAU & HECTOR 2001; HOOPER *et al.*, 2005).

O terceiro mecanismo é baseado na premissa de que os efeitos das características da comunidade nos processos ecossistêmicos são dependentes da proporção da biomassa das espécies ou indivíduos que compõe a comunidade, o que representa a quantidade de energia e recursos assimilados (GRIME, 1998; LAVOREL *et al.*, 2008). Uma característica pré-determinada influenciaria no efeito sobre o processo ecossistêmico avaliado, efeito este dependente da proporção ou abundância desta característica na comunidade, podendo estar associado com espécies dominantes que apresentem valores elevados da característica preponderante, independente da diversidade, distribuição ou amplitude de outras características da vegetação (GRIME, 1998; RICOTTA & MORETTI, 2011).

Ainda que em escalas locais estas relações têm sido bem exploradas, é necessário compreender como o funcionamento e os serviços ecossistêmicos são afetados em escalas maiores (regionais) pela diversidade, pois podem fornecer *insights* para diferenças sutis que ocorrem apenas nestas escalas, proporcionando ferramentas para tomada de decisão em projetos ligados à conservação e restauração de ecossistemas.

## Contextualização Regional

O bioma Mata Atlântica (MORELLATO & HADDAD, 2000; OLIVEIRA-FILHO & FONTES, 2000) é considerado como um dos pontos globais de diversidade e endemismo de plantas (MYERS *et al.*, 2000), cobrindo cerca de 14 milhões de hectares (GALINDO-LEAL & CAMARA, 2003), sendo um importante *hotspot* para conservação (MYERS *et al.*, 2000; LAURANCE *et al.*, 2009). Inserido neste contexto, está o estado de Santa Catarina, localizado no sul do Brasil, com uma área total de aproximadamente 96.000 km<sup>2</sup>, dos quais 28% são considerados como áreas naturais, preponderando a Floresta Atlântica (SOS MATA ATLÂNTICA 2017).

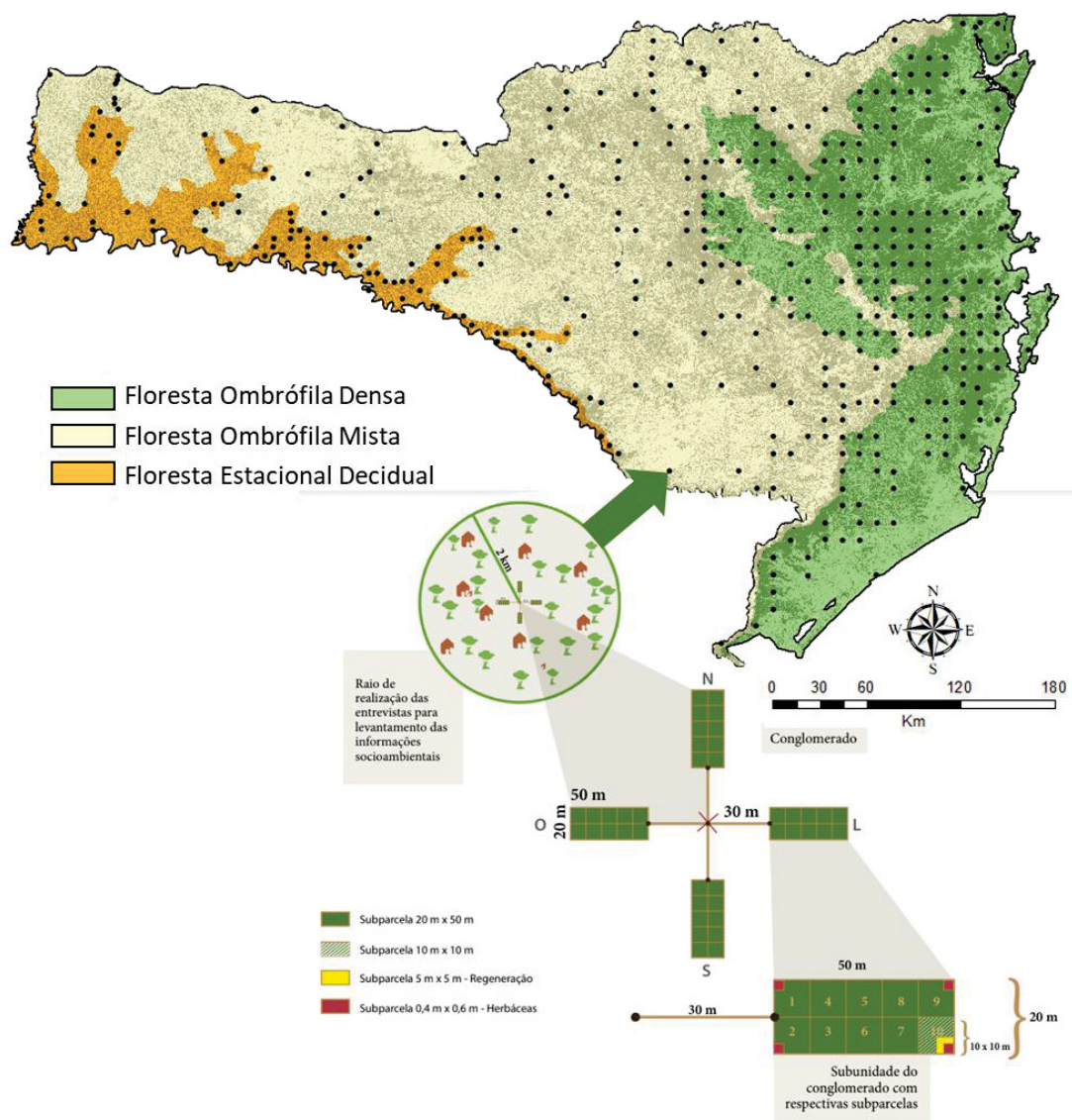
A Floresta Atlântica de Santa Catarina (SC) apresenta três fitofisionomias bem distintas. A Floresta Ombrófila Densa predomina ao longo dos vales e planícies costeiras voltadas para o leste, sendo florestas sempre verdes (perenifólias) que se desenvolvem em ambientes muito úmidos (ombrófilas) (FERNANDES, 2003). É caracterizada por clima, geralmente, quente e úmido nas terras baixas e mais frio e úmido nas encostas, com temperaturas médias que variam de 22 a 25 °C (IBGE, 1992; OLIVEIRA-FILHO & FONTES, 2000). Conforme LEITE & KLEIN (1990), em geral caracteriza-se também por estratos superiores com árvores de altura entre 25 e 30 m. Segundo VIBRANS *et al.* (2013) dos seus ~ 31.000 km<sup>2</sup> de abrangência, ainda possui cerca de 40% de sua área original, o que compreende cerca de 12.600 km<sup>2</sup>.

A Floresta Ombrófila Mista ocorre em altitudes entre 750 e 1000m e é caracterizada pela presença marcante da conífera *Araucaria angustifolia*, que se sobressai no estrato emergente (GASPER *et al.*, 2012; VELOSO *et al.*, 1991). Pode ser entendida como a expressão de um *continuum* de variação do domínio da Floresta Atlântica da América do Sul, que é fortemente influenciado pela distribuição anual de chuvas no norte e temperatura no sul (GIEHL & JARENKOW, 2012; OLIVEIRA-FILHO *et al.*, 2013), com temperatura média anual variando de 12 a 18 °C (BEHLING, 2002). Atualmente, estima-se que essa fitofisionomia possui apenas 28% dos seus 56.000 km<sup>2</sup> de cobertura original no estado de SC, o que representa uma área estimada de ~15.600 km<sup>2</sup> (VIBRANS *et al.*, 2013).

A Floresta Estacional Decidual ocorre na região oeste, distante da margem oceânica, na parte inferior e dissecada das bacias dos rios Paraná e Uruguai (KOTTEK *et al.*, 2006). Esta floresta é caracterizada por ocorrer em regiões com duas estações distintas, com marcada

alternância de clima tropical com chuvas intensas e temperaturas em torno de 22 °C no verão, para clima subtropical com temperaturas mais baixas em torno de 15 °C e escassa precipitação no inverno. As árvores são, em maioria, decíduas (20% -50%) e expressam a deciduidade das folhas no período entre maio e setembro durante o período mais frio e seco (IBGE, 1992). Em termos de abrangência, sua área original ocupava ~ 7700 km<sup>2</sup> do estado, dos quais 16% são remanescentes florestais, o que representa atualmente ~1.200 km<sup>2</sup> (VIBRANS *et al.*, 2013).

Entre 2007 e 2010 foram instaladas 418 unidades amostrais, compreendendo todo o estado de Santa Catarina (Figura 1), 197 em Floresta Ombrófila Densa, 143 em Floresta Ombrófila Mista e 78 em Floresta Estacional Decidual, o que consistiu no Inventário Florístico Florestal do Estado de Santa Catarina (IFFSC). Neste inventário foram levantados dados da estrutura e composição florística das florestas do estado, nos seus componentes arbóreo, arbustivo, herbáceo e das epífitas vasculares. Cada unidade amostral foi composta por um conjunto de parcelas com área total de 4.000 m<sup>2</sup>, constituído por quatro subunidades de 20 m x 50 m (1.000 m<sup>2</sup> cada), orientadas na direção norte, sul, leste e oeste, e equidistantes (30 m) do centro do conjunto de parcelas, totalizando 2,56 ha. Cada subunidade de 20 m x 50 m foi constituída por 10 unidades básicas de 10 m x 10 m (100 m<sup>2</sup>). Os dados da vegetação, em cada unidade amostral do IFFSC compreenderam: riqueza de espécies, número de fustes, diâmetro à altura do peito (DAP), altura do fuste, altura total, qualidade do fuste, sanidade da árvore e a sua posição sociológica. Cada subunidade continha uma subparcela de 5 x 5 m, destinada ao levantamento da regeneração natural, na Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Decidual, enquanto que para Floresta Ombrófila Densa, foram quatro subparcelas por subunidade. Na amostragem, consideraram-se as plantas com DAP < 10 cm. Nesta subparcela foram registrados, além de indivíduos regenerantes de espécies do dossel, também espécimes exclusivos do sub-bosque. A variável levantada foi apenas a altura total da planta. Foram registrados as coordenadas, localidade, município, aspectos físicos da região (exposição, relevo, declividade) e as características gerais da vegetação no fragmento e no seu entorno com os dados médios de cada unidade amostral.



**Figura 1.** Localização das unidades amostrais do Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina e esquema de amostragem. Fonte: adaptado de Vibrans et al., 2010.

## OBJETIVOS

Neste estudo exploramos a relação entre diferentes dimensões da biodiversidade (diversidade taxonômica, diversidade funcional e estrutura funcional), clima e a estrutura da paisagem sobre o armazenamento de biomassa e carbono na Floresta Atlântica do sul do Brasil. A tese está organizada em dois capítulos, preparados no formato de artigos. No primeiro capítulo, exploramos a influência da diversidade (taxonômica e funcional) e de variáveis abióticas sobre a biomassa acima do solo (AGB), testando se a complementaridade de nicho e razão de massa atuam de forma individual ou complementar sobre a AGB. No segundo capítulo, buscamos compreender como a paisagem de entorno afeta a funcionalidade dos fragmentos florestais, avaliando se as características de tamanho, distância, quantidade de borda e funcionalidade da matriz da paisagem afetam as diversidades taxonômica, funcional e o estoque de carbono acima do solo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVES, L.F., VIEIRA, S. A., SCARANELLO, M. A., CAMARGO, P. B.; SANTOS, F. A. M., JOLY, C. A., MARTINELLI, L.A. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management**, 260, 679-691, 2010.
- ASNER, G. P., RUDEL, T. K., AIDE, T. M., DEFRIES, R., EMERSON, R. A Contemporary Assessment of Change in Humid Tropical Forests. **Conservation Biology**, 23, 1386-1395, 2009.
- BALVANERA, P., PFISTERER, A.B., BUCHMANN, N., HE, J. S., NAKASHIZUKA, T., RAFFAELLI, D., SCHMID, B. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. **Ecology Letters**, 9, 1146–1156, 2006.
- BARLOW, J., GARDNER, T. A., LEES, A. C., PARRY, L., PERES, C. A. How pristine are tropical forests? An ecological perspective on the pre-Columbian human footprint in Amazonia and implications for contemporary conservation. **Biological Conservation**, 151, 45-49, 2012.
- BEHLING, H. South and southeast Brazilian grassland during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 177, 19-27, 2002.
- BERGAMIN, R. S., DUARTE, L. S., MARCILIO-SILVA, V., SEGER, G.D.S., LIEBSCH, D., MARQUES, M. C. M. Compilation of woody species occurring in the Brazilian Atlantic Forest complex. **Frontiers of Biogeography**, v.7, n.2, 2015.
- CARDINALE, B. J., DUFFY, J. E., GONZALEZ, A., HOOPER, D. U., PERRINGS, C., VENAIL, P. *et al.* Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, 486, 59-67, 2012.
- CHAPIN III, F. S., ZAVALA, E. S., EVINER, V. T., NAYLOR, R. L., VITOUSEK, P. M., REYNOLDS, H. L. *et al.* Consequences of changing biodiversity. **Nature**, 405, 234-242, 2000.
- COCHRANE, M. A. Fire science for rainforests. **Nature**, 421, 913–919, 2003.
- CORNELISSEN, J.H.C., LAVOREL, S., GARNIEL, E., DÍAZ, S., BUCHMANN, N. *et al.* A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Austral Journal of Botany**, 51, 335-380, 2003.
- DEVARAJU, N., BALA, G., & MODAK, A. Effects of large-scale deforestation on precipitation in the monsoon regions: Remote versus local effects. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 112, 3257–3262, 2015.
- DIAZ, S. & CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology and Evolution**, 16(8), 646-655, 2001.
- DIAZ, S., HECTOR, A., WARDLE, D.A., Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. **Current Opinion in Environmental Sustainability**, 1, 55–60, 2009.
- EDWARDS, D. P., TOBIAS, J. A., SHEIL, D., MEIJAARD, E., LAURANCE, W. F. Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests. **Trends in Ecology and Evolution**, 29, 511-520, 2014.

ELLIS, E. C. KAPLAN, J. O., FULLER, D. Q., VAVRUS, S., GOLDEWIJK, K. K., VERBURG, P. H. Used planet: a global history. **Proceedings National Academy Science**, 110, 7978–7985 2013.

FAO, Global Forest Resources Assessment 2010. FAO Forestry Paper No. 163. **Food and Agriculture Organization of the United Nations**, 2010.

FERNANDES, C. R. Floresta Atlântica: Reserva da Biosfera. 20 ed. Curitiba: **Tempo Integral**, 2003.

GALINDO-LEAL, C., CÂMARA, I.G. Atlantic Forest hotspot status: an overview. In: Galindo-Leal, C., Câmara, I.G. (Eds.), *The Atlantic Forest of South America. Biodiversity Status, Threats and Outlook*. **Island Press**, Washington, 3–11, 2003.

GARNIER, E., CORTEZ, J., BILLÈS, G., NAVAS, M.L., ROUMET, C., DEBUSSCHE, M., TOUSSAINT, J.P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, 85, 2630–2637, 2004.

GASPER, A.L., UHLMANN, A., VIBRANS, A.C., SEVEGNANI, L., MEYER, L. Grupos florísticos da Floresta Estacional Decidual em Santa Catarina. In: Vibrans, A.C., Sevegnani, L., Gasper, A.L., Lingner, D.V. (Eds.), *Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina, Vol. II, Floresta Estacional Decidual*. **Edifurb, Blumenau**, 125-136, 2012.

GIBBS, H. K., RUESCH, A. S., ACHARD, F., CLAYTON, M. K., HOLMGREN, P., RAMANKUTTY, N., FOLEY, J.A. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 107, 16732-16737, 2010.

GIEHL, E. L. H., JARENKOW, J. A. Niche conservatism and the differences in species richness at the transition of tropical and subtropical climates in South America. **Ecography**, 35, 933-943, 2012.

GROOMBRIDGE, B., JENKINS, M.D. World Atlas of Biodiversity: earth's living resources in the 21st century, **UNEP-WCMC**, p-300, 2003.

GROSS, K., CARDINALE, B.J., FOX, J.W., GONZALEZ, A., LOREAU, M., POLLEY, H.W., REICH, P.B., VAN RUIJVEN, J. Species Richness and the Temporal Stability of Biomass Production: A New Analysis of Recent Biodiversity Experiments. **American Naturalist**, 183, 1–12, 2014.

HECTOR, A., JOSHI, J., SCHERER-LORENZEN, M., SCHMID, B., SPEHN, E.M., WACKER, L., WEILENMANN, M., BAZELEY-WHITE, E., et al. Biodiversity and ecosystem functioning: Reconciling the results of experimental and observational studies. **Functional Ecology**, 21, 998–1002, 2007.

HOOPER, D. U., CHAPIN III, F. S., EWEL, J. J., HECTOR, A., INCHAUSTI, P., LAVOREL, S., et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, 75(1), 3-35, 2005.

IPCC, 2012. Managing the risks of extreme events and disasters to advance Climate Change adaptation. A special report of working groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Field, C.B., Barros, V., Stocker, T.F., Qin, D., Dokken, D.J., Ebi, K.L., Mastrandrea, M.D., Mach, K.J., Plattner, G.-K. Allen, S.K., Tignor, M., Midgley, P.M., (Eds.), **Cambridge University Press**, Cambridge, UK, New York, NY, USA, 582pp.

- KOTTEK, M., GRIESER, J., BECK, C., RUDOLF, B., RUBEL, F. World Map of the Koppen-Geiger climate classification updated. **Meteorologische Zeitschrift**, 15, 259-263, 2006.
- LALIBERTÉ, E., & LEGENDRE, P. A distance- based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, 91, 299–305, 2010.
- LAURANCE, W.F. Hyper-dynamism in fragmented habitats. **Journal of Vegetation Science**, 13, 595-602, 2002.
- LAURANCE W.F., GOOSEM M., LAURANCE S.G.W. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. **Trends in Ecology and Evolution**, 24, 659-669, 2009.
- LAURANCE W.F., CAROLINA, D., RENDEIRO, J., et al. Biodiversity collapse in tropical forest protected areas. **Nature**, 489, 290–294, 2012.
- LAVOREL S. & GARNIER E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plants traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, 16, 545-556, 2002.
- LAVOREL, S., K. GRIGULIS, S. MCINTYRE, N. S. G. WILLIAMS, D. GARDEN, J. DORROUGH, S. BERMAN, F. QUÉTIER, A. THEBAULT AND A. BONIS. Assessing functional diversity in the field - methodology matters! **Functional Ecology**, 22:134-147, 2008.
- LEITE, P. F.; KLEIN, R. M. Vegetação. In: INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. (Ed.). **Geografia do Brasil: Região Sul**. Rio de Janeiro, 2,113-150, 1990.
- LEWIS, S. L., & MASLIN, M. A. Defining the Anthropocene. **Nature**, 519, 171–180, 2015.
- LEWIS, S. L., EDWARDS, D. P., GALBRAITH, D. Increasing human dominance of tropical forests. **Science**, 349, 827-832, 2015.
- LOREAU, M., & HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature**, 412, 72-76, 2001.
- MARCILIO-SILVA, V., ZWIENER, V. P.; MARQUES, M.C.M. Metacommunity structure, additive partitioning and environmental drivers of woody plants diversity in the Brazilian Atlantic Forest. **Diversity and distribution**, v. 23, p.1110-1119, 2017.
- MERCER, B. Tropical Forests: A Review. **International Sustainability Unit**, London, 153p. 2015.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. **Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis**, World Resources Institute, Washington, DC, 2005.
- MORELLATO, L.P.C.; HADDAD, C.F.B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, 32(4), 786-792, 2000.
- MOUCHET, M. A., VILLÉGER, S., MASON, N. W. H., & MOUILLOT, D. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, 24(4), 867–876, 2010.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., DA FONSECA, G.A., KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, 403, 853–858, 2000.

- NAEEM, S., CHAPIN, F.S., CONSTANZA, R., EHRLICH, P.R., GOLLEY, F.B., HOOPER, D.U., LAWTON, J.H., O'NEILL, R. V, MOONEY, H.A., SALA, O.E., SYMSTAD, A.J., TILMAN, D. Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. **Ecology**, 1–13, 1999.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. Patterns of floristic differentiation among atlantic forests in Southeastern Brazil and influence of climate. **Biotropica**, 32, 793-810, 2000.
- PETCHEY, O.L. On the statistical significance of functional diversity. **Functional Ecology**, 18(2), 297-303, 2004.
- PETCHEY, O.L. & GASTON, K.J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, 9(6), 741-758, 2006.
- POORTER, L.; van der SANDE, M. T.; ARETS, E. J. M. M.; ASCARRUNZ, N.; ENQUIST, B. J.; FINEGAN, B.; LICONA, J.C.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; MAZZEI, L.; MEAVE, J.A.; MUÑOZ, et al. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 26, p. 1423-1434, 2017.
- POTAPOV, P., YAROSHENKO, A., TURUBANOVA, S., DUBININ, M., LAESTADIUS, L., et al. Mapping the World's Intact Forest Landscapes by Remote Sensing. **Ecology and Society**, 13, 51, 2008.
- QUIJAS, S., SCHMID, B., BALVANERA, P. Plant diversity enhances provision of ecosystem services: A new synthesis. **Basic and Applied Ecology**, 11, 582–593, 2010.
- RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.J.; HIROTA, M.M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v.142, p.1141-1153, 2009.
- RICOTTA, C., AVENA, G. & CHIARUCCI, A. Quantifying the effects of nutrient addition on the taxonomic distinctness of serpentine vegetation. **Plant Ecology**, 179(1), 21-29, 2005.
- SAKSCHIEWSKI, B., VON BLOH, W., BOIT, A., POORTER, L., et al. Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. **Nature Climate Change**, 6, 1032–1036, 2016.
- SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica, período de 2015 a 2016, 2017
- SPRACKLEN, D. V., ARNOLD, S. R., & TAYLOR C. M. Observations of increased tropical rainfall preceded by air passage over forests, **Nature**, 489, 282–285, 2012.
- SULLIVAN, M. J. P., TALBOT, J., LEWIS, S. L., PHILLIPS, O. L., QIE, L., BEGNE, S. K., et al. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. **Nature Scientific Reports**, 1–12, 2017.
- TILMAN, D. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles 101. **Ecology**, 80(5), 1455-1474, 1999.
- TILMAN, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 101(30), 10854-10861, 2004.

TILMAN, D., ISBELL, F., & COWLES, J. M. Biodiversity and ecosystem functioning. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 45(1), 471-493, 2014.

UNFCCC (United Nations Framework Convention on Climate Change), 2007. Uniting on Climate. A guide to the Climate Change Convention and the Kyoto Protocol, **Bonn**, Germany. URL: <[http://unfccc.int/resource/docs/publications/unitingonclimate\\_eng.pdf](http://unfccc.int/resource/docs/publications/unitingonclimate_eng.pdf)>.

VAN DYKE, F. Conservation Biology Foundations, Concepts, Applications. **Springer**, Netherlands, 2008.

VELOSO, H., RANGEL-FILHO, A., LIMA, J. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro, 1992.

VIBRANS, A. C., MCROBERTS, R. E., MOSER, P., NICOLETTI, A. L. Using satellite image-based maps and ground inventory data to estimate the area of the remaining Atlantic forest in the Brazilian state of Santa Catarina. **Remote Sensing of Environment**, 130, 87–95, 2013.

VILLÉGER, S., MASON, N. W. H., & MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, 89(8), 2290–2301, 2008.

VIOLLE, C., NAVAS, M. L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I., & GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, 116(5), 882-892, 2007.

VIRA, B., WILDBURGER, C., MANSOURIAN, S. Forests, Trees and Landscapes for Food Security and Nutrition. A Global Assessment Report. **IUFRO**, Vienna (2015).

WEBB, C.O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, 156(1), 145-155, 2000.

WERNECK, M. S., SOBRAL, M. E. G., ROCHA, C. T. V., LANDAU, E.C., STEHMANN, J. R. Distribution and endemism of angiosperms in the Atlantic Forest. **Natureza e Conservação**, 9, 188-193, 2011.

WESTOBY, M., & WRIGHT, I. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, 21(5), 261-268, 2006.

**CAPÍTULO 1\***

**DIVERSIDADE TAXONÔMICA É O PRINCIPAL FATOR QUE AFETA O ARMAZENAMENTO DE CARBONO DA MATA ATLÂNTICA**

\* Capítulo formatado de acordo com as normas da revista *Applied Vegetation Science*

## Diversidade taxonômica é o principal fator que afeta o armazenamento de carbono da Mata Atlântica

Júlio R. Bastos<sup>1</sup>, Vinicius Marcilio-Silva<sup>1</sup>, Victor P. Zwiener<sup>2</sup>, Alexander C. Vibrans<sup>3</sup>, Márcia C. M. Marques<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Ecologia Vegetal, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Caixa Postal 19031, 81531-980 Curitiba, PR, Brazil

<sup>2</sup>Departamento de Biodiversidade, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, 2153, 85950-000 Palotina, PR, Brazil

<sup>3</sup>Departamento de Engenharia Florestal, Universidade Regional de Blumenau e FURB, Rua São Paulo, 3250, 89030-000, Blumenau, SC, Brazil

\* corresponding author: [julioricardobastos@gmail.com](mailto:julioricardobastos@gmail.com)

### Resumo

**Questões:** Florestas tropicais são centros globais de biodiversidade e desempenham um papel desproporcionalmente importante no ciclo global de carbono (C). Desta forma, o conhecimento sobre os principais fatores que afetam biomassa acima do solo (AGB) em um sistema heterogêneo e biodiverso pode elucidar os processos subjacentes à relação entre C e biodiversidade.

**Local:** Realizamos o estudo na Floresta Atlântica do estado de Santa Catarina, localizado entre as latitudes 25 ° 57 'e 29 ° 21 'S e longitudes 48 ° 62' e 53 ° 50 'W, sul do Brasil, considerando os tipos florestais Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Decidual.

**Métodos:** Utilizamos um conjunto de dados do Inventário Florestal de Santa Catarina, que compreende 407 parcelas, contendo 129.773 árvores adultas, de 668 espécies, distribuídas em uma área de 95.733 km<sup>2</sup>. Quantificamos, para cada parcela, a diversidade taxonômica por meio da riqueza de espécies, riqueza rarefeita, índices de diversidade funcional (FRic, FDiv, FEve, RAO), atributos ponderadas pela comunidade ( $CWM_{\text{woody density}}$ ,  $CWM_{\text{DBH}}$ ,  $CWM_{\text{estimated}}$

leaf area,  $CWM_{height}$ ) e fatores ambientais. Exploramos os efeitos dos componentes da biodiversidade (taxonômicos e funcionais) e fatores ambientais no AGB através de modelos de equações estruturais (SEMs).

**Resultados:** Os modelos de SEMs explicaram uma grande proporção de variação (> 42%) na escala macro ou regional. Encontramos uma relação positiva e direta da diversidade taxonômica (riqueza de espécies) sobre a AGB nos três tipos de floresta individualmente e em macroescala (três tipos de floresta juntos). Com maior diversidade taxonômica, há um aumento da diversidade de atributos no nível da comunidade, levando a uma complementaridade de nicho e maior captura de recursos (AGB). Além disso, a riqueza funcional (FRic) e o RAO tiveram baixa influência no armazenamento de carbono. Entre as características médias ponderadas pela comunidade, a  $CWM_{woody\ density}$ ,  $CWM_{DBH}$  foram as mais importantes e tiveram um impacto direto na AGB. As variáveis ambientais tiveram papel importante e a isotermalidade, precipitação anual e potencial de evapotranspiração, influenciaram direta e indiretamente o armazenamento de AGB.

**Conclusões:** Nossos resultados mostram que a diversidade taxonômica tem importância explícita no armazenamento de C, possivelmente através da complementaridade de nicho e dos efeitos da razão de massa simultaneamente. A presença de relações claras entre o AGB e a diversidade em escalas regionais e tipologias florestais é importante para o planejamento da conservação, o que significa que as estratégias de conservação centradas na biodiversidade podem abrigar ecossistemas com grandes estoques de C.

**Palavras-chave:** biomassa, funcionamento do ecossistema, complementaridade de nicho, efeitos de massa, modelo de equação estrutural

## Introdução

As florestas tropicais desempenham um papel importante no armazenamento de carbono terrestre, representando cerca de 45 a 55% dos estoques globais (Bonan, 2008; Beer et al. 2010; Pan et al., 2011), sendo considerado um dos grandes sumidouros globais de carbono (Brienen et al. 2015). Por este motivo, essas florestas são fundamentais para se alcançar as metas internacionais de redução de emissões de carbono (Paris Agreement, 2015). Entretanto as alterações no uso da terra em sistemas florestais tropicais por meio do desmatamento e da degradação ambiental representam de 12 a 20% das emissões antrópicas globais de gases de efeito estufa, constituindo-se no principal fator que leva à perda de grandes estoques de carbono em regiões tropicais (Harris et al., 2012; Achard et al. 2014). Portanto, compreender a amplitude dos impactos antropogênicos sobre as trocas de carbono entre as florestas e a atmosfera, é cruciais para planos de manejo florestal e mitigação das mudanças climáticas em nível global.

O estoque de carbono na biomassa acima do solo (AGB) é afetado pelo ambiente, que é um regulador chave nas florestas tropicais, pois sua variação tem efeitos diretos e indiretos sobre a AGB. O clima influencia a distribuição e a abundância das espécies (Boerner, 2006; Murphy et al. 2015), que por sua vez influencia os atributos físicos (ex. distribuição do tamanho das árvores e arranjo foliar) e biológicos (ex. traços fisiológicos foliares) (Dial, Bloodworth, Lee, Boyne, & Heys, 2004; Dial, Nadkarni, & Jewell, 2011; Fahey et al., 2015; Jucker, Bouriaud, & Coomes, 2015).

Além do ambiente, há uma sinergia entre a AGB e a biodiversidade do ecossistema florestal (Chisholm et al. 2013; Wu et al. 2014; Poorter et al., 2015). Esta relação entre biodiversidade e função ecossistêmica é bem conhecida, pois promove a complementaridade na utilização de diferentes recursos, que permitem que diferentes espécies aumentem a produtividade geral do ecossistema, enquanto espécies dominantes podem excluir competitivamente outras espécies (Loreau e Hector 2001, Paquette e Messier 2011). A biodiversidade e os serviços ecossistêmicos têm graus variados de correlações em escala, como por exemplo, negativos no nível da população e cada vez mais fortes à medida que se sobe na escala, como nos níveis da comunidade e do ecossistema (Balvanera et al. 2006). Tais

relações variam ao longo do tempo e do espaço devido à heterogeneidade espacial e regimes de perturbação (Cardinale et al. 2000). Em escalas continentais, estas relações têm sido bem exploradas, compreendendo todo gradiente latitudinal das florestas neotropicais (Poorter et al. 2017; Sullivan et al. 2017). Entretanto, em escalas regionais, os mecanismos subjacentes que produzem e mantêm a AGB em ecossistemas florestais ainda são escassos.

Três hipóteses principais foram sugeridas para explicar o mecanismo no qual a biodiversidade afeta a funcionalidade ecossistêmica. A hipótese de complementaridade de nicho (Tilman 1999) prevê que comunidades com maior riqueza de espécies ou atributos funcionais (Diaz et al. 2011) utilizam o nicho disponível de forma particionada, possibilitando interações positivas entre as espécies (Cardinale et al. 2012; Tilman et al. 2014), o que levaria ao uso dos recursos disponíveis mais eficientemente, aumentando a função ecossistêmica (Zhang, Chen & Reich 2012). Aditivamente a hipótese de complementaridade, a segunda hipótese atribui a explicação da relação entre biodiversidade e função ecossistêmica, ao chamado efeito de seleção (Loreau & Hector 2001) que reflete a probabilidade de ocorrência de espécies dominantes (como resultado da competição) aumentada com a diversidade de espécies arbóreas, determinando os efeitos da diversidade nas funções dos ecossistemas (Ruiz-Benito et al. 2014; Lasky et al. 2014). A terceira hipótese, a razão de massa (Grime, 1998), prevê que a função ecossistêmica é impulsionada pelas características das espécies dominantes na comunidade. Desta forma, se espécies com alta produtividade alcançam dominância em áreas com maior riqueza de espécies, o efeito da razão de massa poderia explicar as relações de diversidade – produtividade. Estas hipóteses foram formuladas, genericamente, para múltiplas funções ecossistêmicas, sendo também adequadas para testar os efeitos da biodiversidade sobre a produtividade e acúmulo de biomassa nos sistemas.

Uma das formas de testar a hipótese de complementaridade de nicho e sua relação com a biodiversidade é utilizando índices de diversidade funcional, ou seja, a amplitude, distribuição e abundância relativa dos valores dos atributos funcionais dos organismos que compõem um ecossistema (Diaz et al. 2011). Estes índices são eficientes em representar a funcionalidade do ecossistema, pois quantificam a maneira pela qual as espécies são distribuídas como pontos dentro de um espaço de atributos multidimensional (Garnier et al. 2004). Indiretamente, as diversidades taxonômica e funcional poderiam aumentar a AGB por

meio de sua influência na composição e na estrutura da comunidade, determinando as classes de tamanho dos indivíduos e o arranjo espacial das folhas, podendo aumentar a produtividade florestal (Ali, Yan, Chang, Cheng e Liu, 2017; Chiang et al. 2016; Dănescu, Albrecht e Bauhus, 2016; Zhang & Chen, 2015; Hardiman et al., 2013). Por outro lado, a razão de massa pode ser testada com índices que associam a dominância de uma espécie ao seu papel funcional no ecossistema, tais como as médias ponderadas da comunidade, que avalia uma determinada característica funcional considerando a abundância ou biomassa das espécies que compõem a comunidade (Lavorel et al. 2008).

Na América do Sul, a Floresta Atlântica é considerada como uma das mais importantes florestas tropicais mundiais por sua alta diversidade de plantas e alto grau de endemismo, sendo classificada como prioridade global para conservação (Myers et al. 2000; Morellato & Haddad, 2000; Galindo-Leal & Câmara, 2003). Após cinco séculos de expansão antropogênica, a maioria das paisagens da Floresta Atlântica são mosaicos de pequenos fragmentos florestais cercados por uma matriz de habitats abertos dominados por agricultura, pecuária e crescimento urbano (Ribeiro et al. 2009). A intensificação das mudanças no uso da terra potencialmente reduz drasticamente a biodiversidade (Lira et al. 2012), ameaçando funções ecossistêmicas que dependem da biodiversidade, reduzindo sua eficiência (Cardinale et al. 2012).

Devido à sua ampla distribuição em mais de 14 milhões de hectares, a Floresta Atlântica apresenta diferenças fisionômicas e ecológicas importantes (Oliveira-Filho & Fontes 2000), sendo reconhecidos três principais tipos florestais, com padrões de diversidade distintos, porém complementares (Marcilio-Silva et al. 2017). A Floresta Ombrófila Densa (RF) é uma floresta sempre verde (perenifólia) que se desenvolve em ambientes muito úmidos (ombrófilas) (Fernandes, 2003). Conforme Leite e Klein (1990), em geral, a RF caracteriza-se também por estratos superiores com árvores de altura entre 25 e 30 m com as suas copas entrelaçadas. A segunda fisionomia, Floresta Estacional Decidual (SF) expressa a deciduidade das folhas no período entre maio e setembro, como resultado de fatores climáticos restritivos, como o frio e o menor fotoperíodo durante o inverno. Por fim, a Floresta Ombrófila Mista (MF) pode ser entendida como a expressão de um *continuum* de variação do domínio da

Floresta Atlântica da América do Sul, que é fortemente influenciado pela distribuição anual de chuvas no norte e temperatura no sul (Giehl e Jarenkow, 2012; Oliveira-Filho et al., 2013).

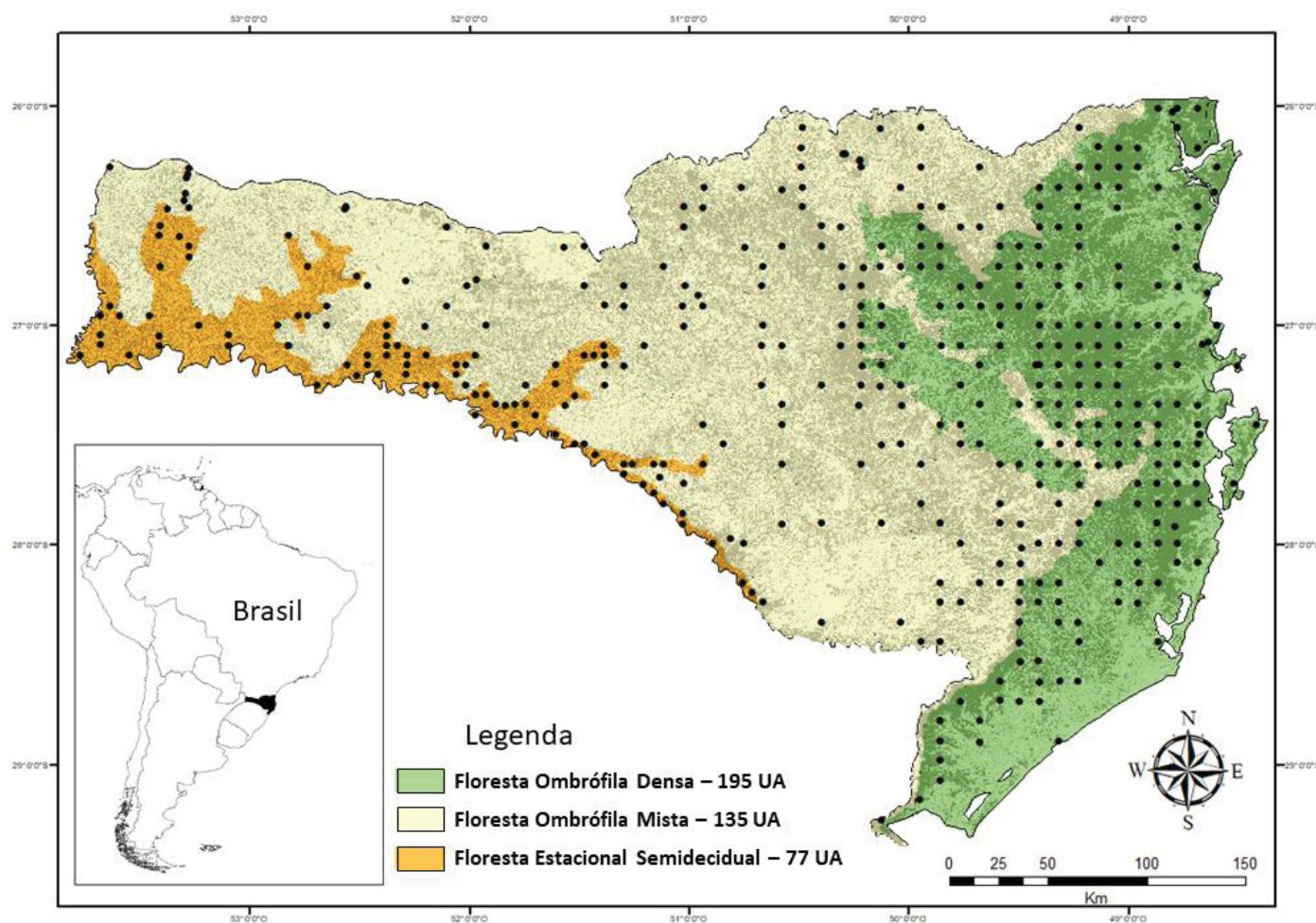
Neste estudo, avaliamos a variação de diferentes componentes da biodiversidade, da biomassa aérea (AGB) e do clima nas três tipologias da Floresta Atlântica (Floresta Ombrófila Densa, Floresta Estacional Decidual, Floresta Ombrófila Mista) no estado de Santa Catarina, a fim de subsidiar a discussão sobre a conservação de espécies e serviços ecossistêmicos em florestas tropicais. Nós utilizamos modelos de equações estruturais para verificar os efeitos relativos dos condicionantes ambientais, da biodiversidade, da estrutura funcional e do clima sobre a biomassa acima do solo (AGB), buscando testar as hipóteses: (1) os componentes da biodiversidade (diversidades taxonômica e funcional) afetam diretamente, enquanto os condicionantes ambientais (precipitação, temperatura, potencial de evapotranspiração e solo) e a estrutura funcional (atributos ponderados pela comunidade CWM) têm efeitos diretos e indiretos sobre a AGB; (2) as relações diretas ou indiretas, bem como os efeitos positivos ou negativos entre os fatores determinantes e a AGB variam entre as escalas ampla (todas as florestas do estado) e regional (cada tipo florestal individualmente) avaliadas.

## **Materiais e métodos**

### **Área de Estudo**

O estudo foi realizado no Estado de Santa Catarina, sul do Brasil (Figura 1), onde ocorrem três tipos florestais típicos da Floresta Atlântica: Floresta Ombrófila Densa (RF), Estacional Decidual (SF) e Floresta Ombrófila Mista (MF). O clima regional é subtropical, com uma frequência de geadas e neve em alguns pontos altos e com precipitação média anual variando entre 1500 a 2100mm (Pandolfo et al. 2002; Wrege et al. 2011). O estado está inserido no Bioma Mata Atlântica, que apresenta formações florestais com variação em suas fisionomias e composição de espécies. A Floresta Ombrófila Densa (RF) predomina ao longo dos vales e planícies costeiras voltadas para o leste e é caracterizada por temperaturas médias que variam de 22 a 25 °C, e clima, geralmente, quente e úmido nas terras baixas e mais frio e úmido nas encostas (IBGE, 1992; Oliveira-Filho & Fontes, 2000). Segundo (Vibrans et al. 2013)

ainda possui cerca de 40% de sua área original. A Floresta Estacional Decidual (SF) ocorre na região oeste, distante da margem oceânica, na parte inferior e dissecada das bacias dos rios Paraná e Uruguai (Kottek et al. 2006). Estas florestas são caracterizadas por duas estações distintas, com marcada alternância de clima tropical com chuvas intensas e temperaturas em torno de 22 °C no verão, para clima subtropical com temperaturas mais baixas em torno de 15 °C e escassa precipitação no inverno. As árvores são, em maioria, decíduas (20% -50% das espécies), com queda de folhas durante o período mais frio e seco (IBGE, 1992). Sua área original ocupava 7.967 km<sup>2</sup>, entretanto atualmente ocupa apenas 16,3% (Vibrans et al. 2013). A Floresta Ombrófila Mista (MF) ocorre em altitudes entre 750 e 1000 m e é caracterizada pela presença marcante da conífera *Araucaria angustifolia*, que se sobressai no estrato emergente (Gasper et al. 2012; Veloso et al. 1991). Estas florestas estão em regiões de climas tropicais e subtropicais úmidos, sem períodos secos pronunciados, onde a temperatura média anual varia de 12 a 18 °C (Behling, 2002). Atualmente, estima-se que para Santa Catarina essa fitofisionomia possui apenas 26% da cobertura original (Vibrans et al., 2013). Nas três fisionomias, os remanescentes florestais estão representados por fragmentos florestais com menos que 50 há (Vibrans et al., 2013).



**Figura 1.** Localização das 407 unidades amostrais UA, distribuídas nas três tipologias de Floresta Atlântica (Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Decidual) no estado de Santa Catarina, sul do Brasil.

### Levantamento de dados

Nós compilamos informações sobre a diversidade de espécies, estrutura e biomassa de 407 parcelas (195 em RF, 77 em SF e 135 em MF) de 0,4 ha estabelecidas em florestas distribuídas a partir de uma grade de pontos com uma distância de 10 km × 10 km cobrindo todo o estado de Santa Catarina, Brasil (Figura 1). Cada parcela consistiu de quatro subunidades com 20 m × 50 m orientadas para os quatro pontos cardeais (norte, sul, leste e oeste), cada uma localizada a 30 m do centro. Em cada parcela foram amostrados e identificados indivíduos arbustivos e arbóreos com diâmetro à altura do peito (DAP)  $\geq 10$  cm.

Cada um desses locais está localizado em paisagens parcial ou totalmente afetadas pela atividade humana. Estas parcelas foram estabelecidas de 2007 a 2010, dentro das atividades do Inventário Florestal de Santa Catarina, um trabalho coordenado pelo Sistema Florestal Brasileiro e que contou com a participação de dezenas de pesquisadores (Vibrans et al. 2010). No total, foram amostrados 27.555 km<sup>2</sup>, com 92.754 indivíduos de 668 espécies de árvores (Tabela S1).

### **Cálculos de riqueza e diversidade taxonômicas**

Para cada parcela foram calculados a riqueza de espécies (S), diversidade de Shannon (H') e a riqueza rarefeita (Heck et al. 1975). Esta última foi calculada a partir da reamostragem aleatória de 40 indivíduos em cada parcela (valor mínimo observado) e tem a vantagem de reduzir os ruídos causados pelas diferenças de abundância entre as parcelas ou tipos florestais considerados. Os cálculos foram feitos usando o pacote "Vegan" (Oksanen et al. 2014) no ambiente R versão 3.2 (R Core Development Team, 2016).

### **Obtenção de atributos e cálculos de diversidade funcional**

Para cada espécie amostrada nós levantamos atributos que estivessem relacionados com o acúmulo de biomassa nas árvores: densidade de madeira (WD), altura (H), diâmetro à altura do peito (DBH) e área foliar estimada (LA). Para H e DBH foram utilizados os valores obtidos no próprio levantamento de dados. A WD foi obtida do Global Wood Density Database (Zanne et al. 2009) e complementada com literatura regional para as espécies não registradas. A LA foi estimada a partir de medidas de folhas tomadas em herbário ou em literatura específica regional (Flora Ilustrada de Santa Catarina). Nós utilizamos a largura e o comprimento de folhas (1 a 5) para estimar a área da elipse, a qual foi utilizada como estimativa da LA. Essas quatro características funcionais representam estratégias da história de vida e particionamento de nichos e são comumente usadas em estudos de biodiversidade-funções ecossistêmicas (Díaz et al., 2007; Dimitrakopoulos & Schmid, 2004; Wright et al., 2010).

Nós calculamos a diversidade funcional a partir dos índices de riqueza funcional (FRic), que mede o volume do espaço funcional ocupado por uma comunidade; uniformidade funcional (FEve), que indica com que frequência as abundâncias dos valores dos atributos são distribuídos; divergência funcional (FDiv), que quantifica a quantidade de espécies que divergem em suas distâncias ponderadas pela abundância do centro do volume de riqueza funcional; e o índice de entropia quadrática de Rao (RAO Q), que mede a distância funcional média ponderada pela abundância entre dois indivíduos escolhidos aleatoriamente em uma comunidade (Villéger et al. 2008, Laliberté & Legendre, 2010; Mouchet et al. 2010). Além destes, foi calculada a média ponderada da comunidade (CWM) para os atributos medidos (Lavorel et al. 2008), que é um índice de característica univariada, com o objetivo de investigar a estrutura funcional das comunidades. O CWM foi calculado para a densidade de madeira ( $CWM_{wd}$ ), altura máxima ( $CWM_{Hmax}$ ), DAP máximo ( $CWM_{DBHmax}$ ) e para a área foliar estimada ( $CWM_{LA}$ ). A escolha desses atributos veio de encontro ao proposto por Villegger et al. (2008) e Laliberté & Legendre (2010) que recomendam o uso de poucos atributos para evitar a correlação, tanto quanto possível. Os índices funcionais foram calculados usando o pacote "FD" (Laliberté & Legendre, 2010) no ambiente R versão 3.2 (R Core Development Team, 2016).

### **Cálculos de biomassa**

Os dados coletados em cada parcela foram cuidadosamente revisados para anomalias nos valores de DBH que poderiam causar erros ou viés na estimativa da biomassa acima do solo, especialmente se ligados a árvores de grande porte, como é frequentemente o caso (Clark & Clark. 2000; Chave et al. 2003). Calculamos AGB usando a fórmula alométrica de Chave et al. (2014). A fórmula precisa como parâmetro de entrada um valor E, que é uma medida do estresse ambiental (para cada unidade amostral, recuperado em [http://chave.ups-tlse.fr/pantropical\\_allometry/readlayers.R](http://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry/readlayers.R)), diâmetro altura do peito (DBH), altura do indivíduo (H) e densidade da madeira (WD) em gramas por centímetro cúbico. A AGB (em  $Mg\ ha^{-1}$ ) de cada parcela foi então calculada a partir da soma dos valores de todos os indivíduos.

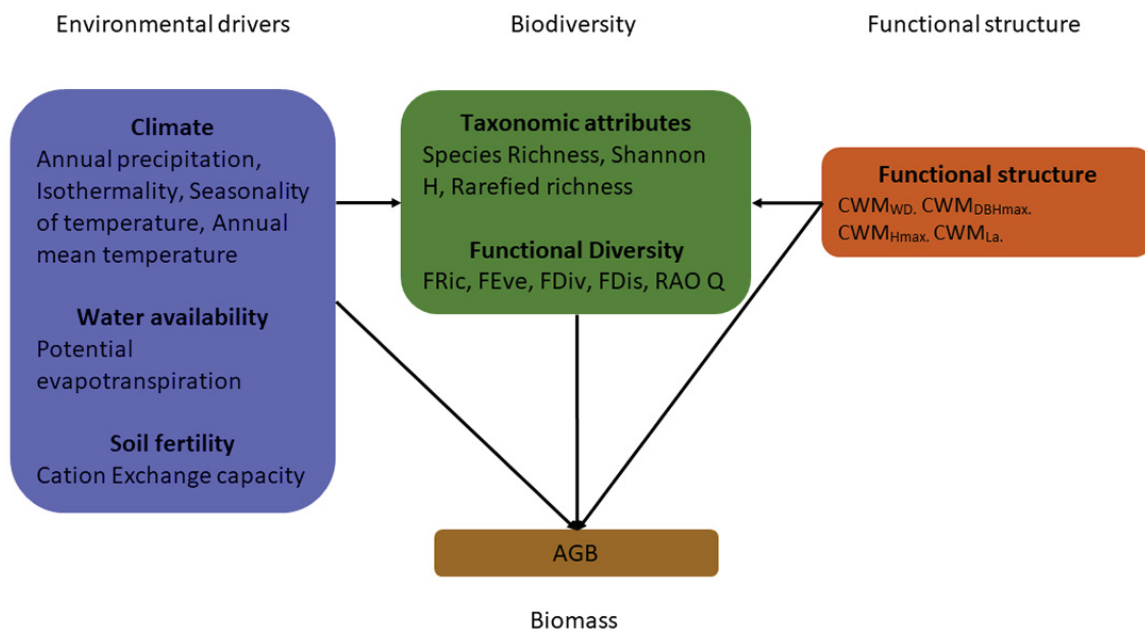
## Variáveis ambientais

Para cada parcela, nós obtivemos dados climáticos e do solo a partir de bases de interpolação globais. Do *WorldClim* (Hijmans et al. 2005), base climática global com 19 variáveis climáticas, nós utilizamos precipitação anual, isotermalidade, sazonalidade da temperatura e temperatura média anual, pois estão intimamente relacionadas à regionalidade climática. Adicionalmente, obtivemos dados de potencial de evapotranspiração anual (PET) da base Global Aridity and PET Database (disponível em <http://www.cgiar-csi.org>), que consiste em um conjunto de dados climáticos globais de alta resolução relacionados a processos de evapotranspiração e déficit de chuva para potencial crescimento vegetativo (Trabucco e Zomer 2010). O PET pode ser definido como uma estimativa da quantidade de água usada para corresponder à demanda de energia ambiental ou simplesmente a quantidade de água perdida pela superfície com vegetação (Whittaker et al. 2001). Assim, estima o balanço hídrico-energético, é reconhecido como um bom correlato da produtividade da planta e do indicador de estresse hídrico sofrido pelas plantas (Austin e Smith 1989, Willig et al. 2003). Dados do solo foram obtidos da base *Harmonized World Soil Database* (Nachtergaele et al 2012) que consiste em um banco de dados raster, com mais de 15.000 diferentes unidades de mapeamento de solo, que combina as atualizações regionais e nacionais existentes de informações sobre solo em todo o mundo. Nós utilizamos a capacidade de troca de cátions (CEC) (em  $\text{cmol kg}^{-1}$ ), pois está geralmente associada à fertilidade do solo (Nachtergaele et al 2009).

## Modelos de equações estruturais (SEM)

Nós utilizamos a abordagem de Modelagem de Equações Estruturais (SEM) para avaliar os efeitos de todos os preditores simultaneamente, as possíveis covariáveis e observar separadamente os efeitos diretos e indiretos ou efeitos compartilhados entre as variáveis de interesse. Essa abordagem não busca relações entre variáveis preditoras e resposta, mas sim testa relações hipotéticas entre variáveis, permitindo o desenvolvimento de modelos de regressão múltipla precisos e elucidativos quando ocorre colinearidade entre variáveis

preditoras (Graham 2003). Inicialmente, correlações de Pearson foram usadas para avaliar se havia uma associação entre AGB e cada uma das medidas taxonômicas, ambientais e métricas de diversidade funcional para os três tipos de vegetação e para o conjunto de dados (todas as florestas) (Tabela S2a,b,c,d) posteriormente utilizamos modelos bivariados seguidos de análise de covariância (ANCOVA) para investigar as relações em cada tipo de floresta (Figura s1) e verificar as possíveis diferenças na inclinação das retas (Tabela S3). Os modelos foram construídos considerando as quatro características médias ponderadas pela comunidade ( $CWM_{WD}$ ,  $CWM_{Hmax}$ ,  $CWM_{DAPmax}$  e  $CWM_{LA}$ ), três medidas de diversidade taxonômica (riqueza de espécies, índice de Shannon e riqueza rarefeita de espécies), quatro índices de diversidade funcional (FRic, FEve, FDiv e Rao Q) e seis variáveis ambientais (precipitação média anual, isothermalidade, sazonalidade da temperatura, temperatura média anual, potencial evapotranspiração anual e capacidade de troca catiônica). O modelo conceitual assume relações diretas e indiretas das variáveis ambientais, da estrutura funcional e das métricas de diversidade sobre a AGB (Figura 2). Foram considerados quatro possíveis modelos de equações estruturais, levando-se em conta cada tipo de floresta (RF, SF e MF), além do conjunto de todos os tipos florestais (Macroescala). Em cada análise, após serem gerados todos os possíveis modelos preditivos, foi feita a escolha do melhor modelo com base na estatística  $\chi^2$ . Quando p-valor do  $\chi^2$  foi  $> 0,05$ , o modelo não foi rejeitado e então o maior valor de  $R^2$  foi considerado para a escolha do melhor modelo (Tabela S4) (Graham 2003). Todos os modelos foram gerados usando o pacote "Lavaan" (Yves Rosseel 2012), e executados no ambiente R versão 3.2 (R Core Development Team, 2016).



**Figura 2.** Modelo conceitual geral que liga os fatores ambientais e bióticos à biomassa acima do solo (AGB).

## Resultados

Os modelos selecionados para cada tipo florestal e para ampla escala explicaram entre 40% (MF) e 60% (RF) da variação da AGB (Figura 3; ver Tabela S5 para todas as relações dos modelos).

No modelo que compreende todas as florestas (Figura 3a), isotermalidade foi positivamente relacionada com a AGB, enquanto o potencial de evapotranspiração teve efeito direto e negativo ( $\beta = -0,26$ ). A biodiversidade e a estrutura funcional apresentaram efeitos positivos sobre a AGB, por meio da riqueza de espécies ( $\beta = 0,86$ ), riqueza rarefeita ( $\beta = 0,30$ ) e respectivamente CWM<sub>WD</sub>, CWM<sub>DAPmax</sub>, a isotermalidade teve efeito negativo sobre a riqueza de espécies, enquanto CWM<sub>WD</sub> e CWM<sub>DAPmax</sub> apresentaram relação negativa com a riqueza rarefeita.

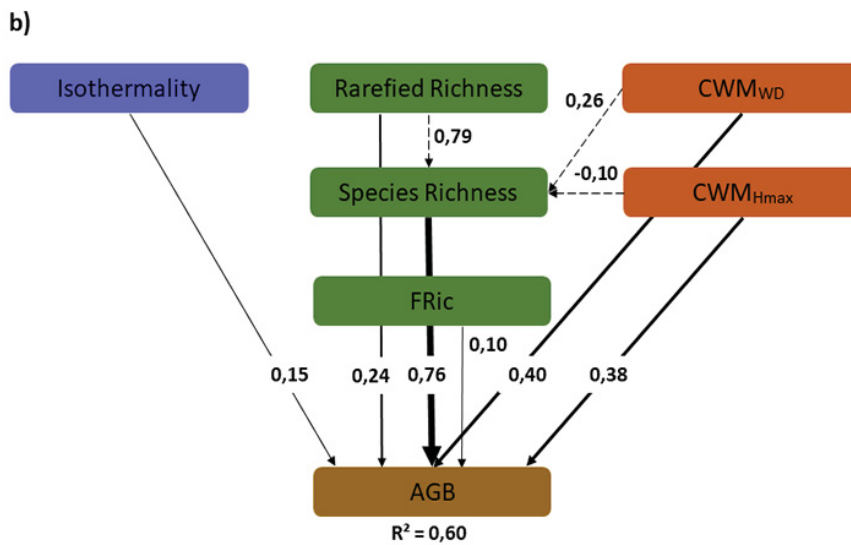
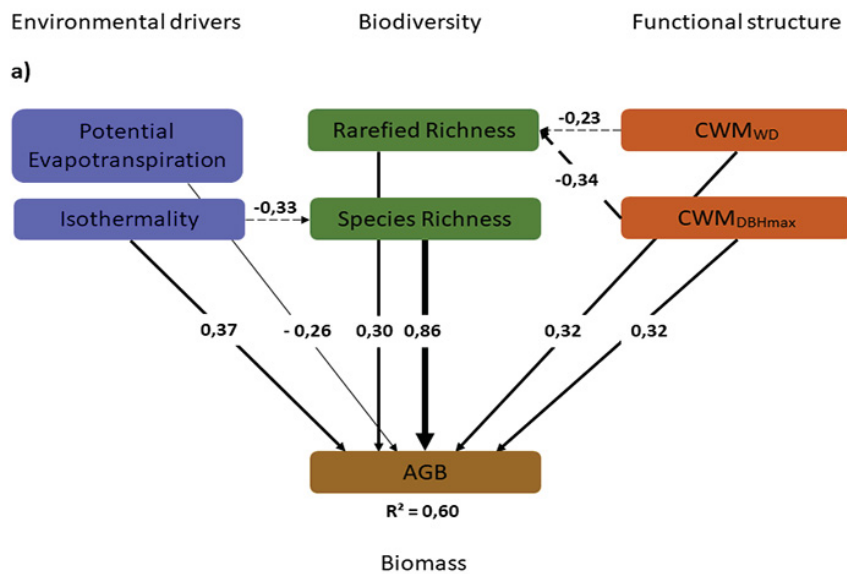
Considerando o modelo para a RF (Figura 3b), dos fatores ambientais, apenas a isotermalidade apresentou relação positiva com AGB. Para os atributos da vegetação, riqueza de espécies foi o mais impactante ( $\beta = 0,76$ ), seguido de CWM<sub>WD</sub> ( $\beta = 0,40$ ), CWM<sub>Hmax</sub> ( $\beta =$

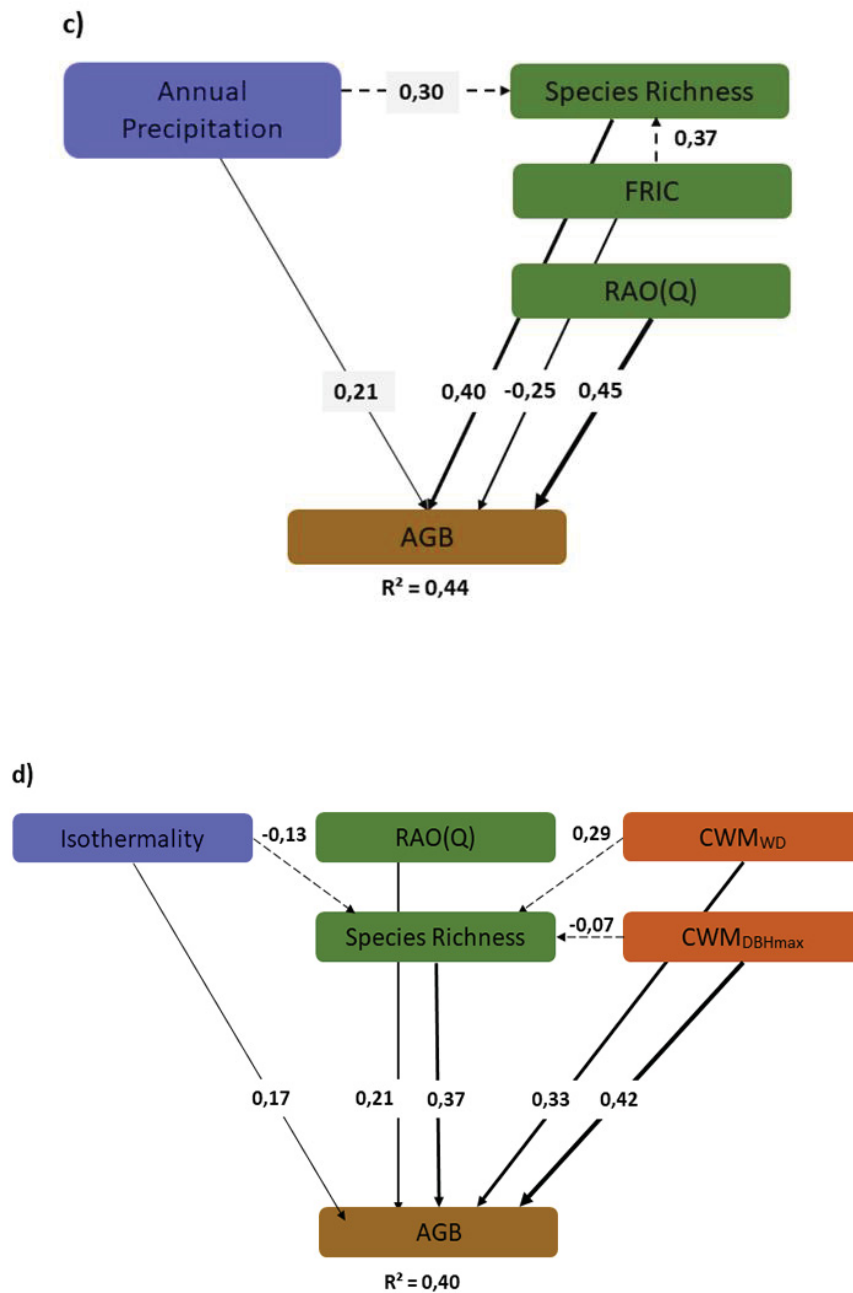
0,38), riqueza rarefeita ( $\beta = 0,24$ ) e FRIC ( $\beta = 0,10$ ). De forma indireta, riqueza rarefeita teve efeito positivo sobre a riqueza de espécies e  $CWM_{WD}$  e  $CWM_{Hmax}$ , efeitos negativos.

Na SF (Figura 3c), dos fatores ambientais, a precipitação anual teve efeito positivo direto sobre a AGB ( $\beta = 0,21$ ). Entre os atributos da vegetação, riqueza de espécies e RAO(Q) apresentaram efeitos positivos sobre a AGB (respectivamente,  $\beta = 0,40$  e  $\beta = 0,45$ ), enquanto FRIC teve influência direta, porém negativa ( $\beta = -0,25$ ). Indiretamente, FRIC influenciou positivamente a riqueza de espécies.

No modelo gerado para a MF (Figura 3d), isothermalidade apresentou efeito positivo sobre a AGB. Para os atributos da vegetação,  $CWM_{DAPmax}$  apresentou o maior efeito ( $\beta = 0,42$ ), seguido da riqueza de espécies ( $\beta = 0,37$ ),  $CWM_{WD}$  ( $\beta = 0,37$ ) e RAO (Q) ( $\beta = 0,21$ ). Das influências indiretas,  $CWM_{WD}$  teve relação positiva com a riqueza de espécies, enquanto isothermalidade e  $CWM_{DAPmax}$  foram negativamente relacionados com a riqueza de espécies.

Os modelos bivariados dos atributos ambientais avaliados, mostram que a precipitação anual (Figuras S1g) foi significativa apenas na SF, enquanto a isothermalidade e o potencial de evapotranspiração (Figuras S1h e i), em MF. Dos atributos da vegetação, riqueza de espécies foi significativa para os três tipos florestais (Figura S1a) e riqueza rarefeita para RF e MF (Figura S1b). Densidade de indivíduos foi significativa nos três tipos florestais (Figura S1c). O  $CWM_{WD}$  mostrou relação significativa em RF e MF (figura S1e), o  $CWM_{Hmax}$ , apenas em SF; para  $CWM_{DAPmax}$  e RAO (Q) não ocorreram relações significativas.





**Fig. 3.** Modelos de equações estruturais, para os efeitos positivos (linhas contínuas) e negativos (linhas pontilhadas), das variáveis ambientais, atributos da vegetação na biomassa acima do solo (AGB): (a) Macroescala (todos os três tipos florestais), (b) Floresta Ombrófila Densa, (c) Floresta Estacional Semidecidual, e (d) Floresta Ombrófila Mista. Em todos os modelos, apenas coeficientes padronizados com nível de significância são apresentados; o conjunto total de coeficientes é apresentado no Apêndice S1.  $R^2$  = proporção de variação explicada; DAP = diâmetro à altura do peito; WD = densidade da madeira; H = altura; FRIC = riqueza funcional; RAO (Q) = entropia quadrática de Rao.

## Discussão

O estudo das relações entre os condicionantes ambientais, a biodiversidade e a estrutura funcional sobre a biomassa aérea da Floresta Atlântica de Santa Catarina mostrou que tanto em escala ampla (todas as florestas do estado), quanto em escala regional (cada tipo florestal individualmente), a riqueza de espécies é o fator que afeta mais positivamente a biomassa, sendo menos importante apenas na MF, enquanto o ambiente (especialmente a isothermalidade, potencial de evapotranspiração e precipitação anual) tiveram efeitos menores e variados. A estrutura funcional foi o segundo fator mais relevante em ampla escala, e individualmente foi mais importante que a biodiversidade na MF. Estes resultados sugerem que mecanismos relacionados com complementaridade de nicho sejam importantes para a função de fixação de carbono nestes ecossistemas, o que traz uma contribuição importante para a discussão sobre a necessidade de conservação da biodiversidade para a garantia de um relevante serviço ecossistêmico fornecido pela Floresta Atlântica.

Dentre os diferentes componentes da biodiversidade avaliados, a riqueza de espécies se destacou como mais forte preditor da AGB. Estes resultados podem indicar que a variação na densidade de indivíduos entre as unidades amostrais afetam parcialmente a relação AGB-diversidade, pois a riqueza de espécies é influenciada pelo esforço amostral em número de indivíduos (Chao et al. 2014). A riqueza rarefeita foi o segundo fator mais importante da biodiversidade sobre a AGB, nos modelos de ampla escala e para RF, e forte influência nos modelos suplementares de SF e MF com  $R^2$  inferior aos modelos escolhidos (tabela S4), demonstrando que independente da densidade de indivíduos, a biodiversidade atua de maneira forte e direta sobre a AGB; a diversidade de Shannon teve pouco ou nenhum efeito. A maior riqueza de espécies pode aumentar a variação nos atributos na comunidade, fazendo com que haja maior captura e uso de recursos complementares, afetando positivamente a produtividade (Tilman et al, 2014). A maior riqueza de espécies também pode aumentar a facilitação entre as espécies, onde, por exemplo, uma espécie fixadora de nitrogênio aumenta a fertilidade do solo e, com isso, a produtividade das outras espécies (Poorter et al. 2015). Além disso, a maior riqueza de espécies aumenta a chance de ocorrência de uma espécie altamente produtiva, com grande contribuição no armazenamento de biomassa (Sullivan et

al. 2017; Poorter et al. 2015). De fato, a complementariedade de nicho e o efeito de seleção são alguns dos mecanismos mais importantes para explicar o acúmulo de biomassa (Tilman et al. 2014; Loreau & Hector 2001), o que parece ser o caso das florestas estudadas.

A riqueza de espécies e a biomassa atual da Floresta Atlântica também são em parte reflexo do estado de perturbação a que esses remanescentes foram submetidos no passado, pois tratam-se de fragmentos florestais de crescimento secundário, degradados e jovens, sendo que 56% estão nos estádios inicial a intermediário de regeneração e 44% em regeneração avançada (Vibrans et al. 2019). Os principais impactos antrópicos nas florestas de SC foram corte seletivo de madeira, corte raso, fogo, corte de sub-bosque, pastoreio e pisoteio pelo gado (Vibrans et al. 2019). Essa pressão de degradação afeta negativamente tanto a diversidade quanto a AGB, o que poderia resultar em uma relação espúria entre ambas. Em nosso estudo não foi possível avaliar este fator em função da indisponibilidade de dados.

Ao contrário do que previmos, não houve um efeito de escala espacial na relação entre riqueza de espécies e AGB, pois a relação positiva ocorreu tanto para os tipos florestais separadamente, quanto para ampla escala. Estudos que analisaram estas relações em escalas espaciais continentais encontraram pouca ou nenhuma relação da biodiversidade com os estoques de carbono (Chisholm et al. 2013; Poorter et al. 2015, Sullivan et al. 2017), o que poderia ser explicado pela incidência maior de redundância de espécies. Ainda assim, nossos resultados são estimulantes pois utilizamos unidades amostrais de 0,4 ha, um valor considerado intermediário se comparado aos trabalhos com abordagem Pantropical citados acima (unidades amostrais com 0,1 e 1 ha) e encontraram relações positivas apenas nas de 0,1 ha. Essa descoberta, mesmo que em um estudo de abrangência regional, põe nova luz sobre a conservação da Floresta Atlântica, pois em tamanhos intermediários de unidade amostral a relação entre biodiversidade-AGB é extremamente forte.

A variação dos estoques de C em florestas tropicais é uma função da densidade de indivíduos, diâmetro médio dos caules, altura, área da copa e densidade da madeira (Chave et al. 2005). A biomassa aumenta exponencialmente com o diâmetro da árvore e as árvores grandes, portanto, contribuem de forma desproporcional para a biomassa em comparação com árvores pequenas (Lutz et al. 2018). Nossos resultados mostraram que o  $CWM_{DBHmax}$

afetou negativamente a riqueza de espécies em macroescala, demonstrando que em comunidades com domínio de indivíduos maiores é possível que ocorra a diminuição na capacidade de coexistência, pois restringem o nicho disponível para as espécies. Desta forma DBH afeta em dois caminhos os estoques de carbono, diretamente pelo efeito da dominância, e indiretamente diminuindo a riqueza de espécies destas comunidades, o que pode ser explicado pela idade e estágios sucessionais das florestas. Este mesmo efeito ocorre para  $CWM_{Hmax}$  na Floresta Ombrófila Densa, pois florestas com altura avançada tendem a ter DBH alto, e o domínio acentuado do dossel. Resultados semelhantes foram encontrados para florestas tropicais, em nível global (Poorter et al., 2015; 2016; Shen et al. 2016), onde 20 a 70% da variação local na AGB foi determinada pela densidade de árvores grandes (DBH > 60 cm). As árvores grandes desempenham um papel importante no funcionamento do ecossistema, não apenas porque contribuem com a maior parte do C, mas também porque formam o dossel da floresta, onde a maior parte do ganho de carbono fotossintético é concentrado (Stephenson et al. 2014).

Nosso trabalho demonstrou que, indiretamente,  $CWM_{WD}$  influenciou positivamente a riqueza de espécies em dois dos quatro modelos (RF e MF). Os efeitos positivos do  $CWM_{WD}$  sobre a biomassa ocorrem porque maiores densidades de madeira implicam em mais biomassa de caule por volume de madeira, e porque a densidade da madeira aumenta a longevidade do caule (Baker et al. 2009). Valores elevados de  $CWM_{DBH}$  e  $CWM_{WD}$  indicam comunidades dominadas por espécies conservadoras (espécies com capacidade de aquisição de recursos e taxas de crescimento mais baixas, porém com maior capacidade de tolerar sombra e outras tensões) e espera-se que estejam associados à baixa produtividade (Malhi et al. 2004; Finegan et al. 2015). Este é o caso de florestas secundárias em estado avançado de sucessão e florestas maduras, uma vez que estas florestas geralmente não são dominadas por espécies aquisitivas de rápido crescimento (ou seja, espécies pioneiras). Espécies conservadoras com DBH maior e maior WD podem acumular mais C em florestas antigas (Shen Y, et al. 2014). Embora valores de atributos conservadores levem a uma menor produtividade de biomassa em florestas úmidas (Malhi et al. 2004; Finegan et al. 2015), nossos resultados revelam que eles podem aumentar o desempenho e a produtividade indiretamente por meio da riqueza de espécies. Em geral, os valores de CWM são bons preditores de estoques e

dinâmicas de biomassa por várias razões. Primeiro, têm um impacto mecanicista direto no funcionamento da floresta (ou seja, são "atributos de efeito"). Em segundo lugar, o CWM reflete os atributos das espécies dominantes na comunidade que têm o maior impacto na produtividade e fluxos do ecossistema (Fauset et al. 2015). Finalmente, essas características também refletem como as espécies são filtradas pelo meio ambiente, respondendo assim pelos efeitos indiretos das condições abióticas nos estoques e dinâmicas da biomassa (van der Sande et al., 2017). Nosso estudo demonstrou que os valores de CWM explicam uma parte importante da variação da funcionalidade ecossistêmica de armazenamento de carbono na Floresta Atlântica do sul do país. Isso indica que, para alcançar altos níveis de previsibilidade ao modelar processos ecossistêmicos distintos ou múltiplos, o CWM deve ser incluído em uma estrutura conceitual e analítica comum em conjunto com os dados de diversidade.

De maneira geral em nosso estudo houve uma fraca relação entre os índices de diversidade funcional e a AGB. Estudos anteriores em ecossistemas tropicais (Paquette & Messier 2011; Conti & Diaz 2013) encontraram que a diversidade funcional foi positivamente correlacionada com a biomassa e a produtividade. Segundo Spasojevic & Suding (2012) o uso de um único índice de diversidade funcional multivariado pode mascarar algumas relações chave entre diversidade e funcionamento do ecossistema, porque diferentes atributos funcionais individuais podem ser relacionados a eixos de nicho opostos e estão associados a diferentes funções do ecossistema (Cornwell & Ackerly 2009; Cornwell, et al., 2006). O uso da DF de atributos únicos para investigar a variação em escalas menores no armazenamento de C em florestas tropicais poderia ajudar a entender as relações entre diversidade e produtividade. Por exemplo, a altura das árvores e o tamanho das folhas estão ligados à estatura da planta, mas as concentrações de SLA, LDMC e clorofila estão relacionadas a características foliares e aquisição de recursos. Mas, em nosso estudo esta relação não foi evidente, possivelmente porque utilizamos o conjunto de atributos para produzir as métricas de diversidade funcional, desta forma é possível que utilizando os atributos de forma individual, capturaremos de forma mais eficiente os efeitos sobre os estoques de carbono.

Das variáveis ambientais consideradas, a isothermalidade apresentou-se como a que mais afeta positivamente a AGB, em todas as escalas estudadas, mas especialmente nas Florestas Ombrófilas Densa e Mista. Segundo Nix (1986), a isothermalidade quantifica o quanto

as temperaturas do dia e noite oscilam ao longo dos meses do ano. Alta instabilidade de temperatura pode ser restritiva (ao limitar a ocorrência de espécies) e ao mesmo tempo favorecer (por manter a coexistência de espécies tolerantes) a diversidade (Law, et al., 2009). Desta forma, é possível sugerir que, à medida que se tem heterogeneidade na temperatura ao longo do ano nas florestas Ombrófilas Densa e Mista, o pool de espécies que coexistem tem sua eficácia para armazenar biomassa aumentada, essa perspectiva pode ter relação com o gradiente altitudinal existente ao longo dos tipos florestais, que não avaliamos neste trabalho, o que poderia complementar as explicações da isothermalidade sobre a AGB.

Acreditávamos que a precipitação anual teria forte impacto sobre a AGB dos diferentes tipos florestais, o que ocorreu apenas na Floresta Estacional Decidual, sugerindo que espécies de florestas sazonais sejam mais fortemente restringidas pela disponibilidade de água. O potencial de evapotranspiração demonstrou ser um fator limitante para a AGB em todas as florestas, o que demonstra a importância do déficit de chuva para o potencial crescimento vegetativo (Trabucco e Zomer 2010). O balanço hídrico-energético representado pelo potencial de evapotranspiração pode estar refletindo o atual cenário de mudanças climáticas, que predizem menos ou mais chuvas para várias regiões nos trópicos (IPCC 2014), o que pode potencialmente prejudicar a riqueza de espécies e a AGB nessas regiões.

A fertilidade do solo (CEC) não apresentou efeitos significativos sobre a biomassa, possivelmente porque esta variável foi obtida de um banco de dados global e geral, que não capturou diferenças relevantes entre as regiões estudadas. Uma outra possível explicação é que a produtividade florestal é limitada pelo fósforo (Quesada et al., 2012) e nitrogênio (Davidson et al 2017), elementos que não estão disponíveis na base de dados utilizados.

## **Conclusão**

Demonstramos que áreas com alta riqueza de espécies têm alto potencial de armazenamento de biomassa e que este processo pode ser controlado pela complementaridade de nicho e efeito de massa. A presença de relações claras entre diversidade-biomassa em escalas regionais e tipologias florestais é importante para o planejamento da conservação, pois significa que as estratégias de conservação centradas em

biomassa e carbono poderão abrigar ecossistemas de alta diversidade. Desta forma, é fundamental considerar estas relações em políticas para otimizar o manejo dos estoques de carbono e da biodiversidade tropical.

### **Agradecimentos**

Gostaríamos de agradecer à Universidade Regional de Blumenau (FURB) e o Sistema Florestal Brasileiro por compartilhar os dados do Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina (IFFSC). À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) que forneceu bolsa para JRB; ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro a MCMM (Grant 202897/2016-3).

### **Referências**

- Achard, F., Beuchle, R., Mayaux, P., Stibig, H. J., Bodart, C., Brink, A., . . . Simonetti, D. (2014). Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010. *Global Change Biology*, 20, 2540–2554.
- Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., ... Fischer, M. (2015). Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology Letters*, 18(8), 834–843.
- Ali, A., Yan, E.-R., Chang, S. X., Cheng, J.-Y., & Liu, X.-Y. (2017). Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests. *Science of The Total Environment*, 574, 654–662.
- Austin, M. P.; Smith, T. M. (1989). A new model for the continuum concept. *Vegetation*, 83, 35–47
- Baccini, A., Goetz, S.J., Walker, W.S., Laporte, N.T., Sun, M., Sulla-Menashe, D., Hackler, J., Beck, P.S.A., Dubayah, R., Friedl, M.A., Samanta, S. & Houghton, R.A. (2012) Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nature Climate Change*, 2, 182–185.
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Laurance, W. F., Pitman, N. C. A., Almeida, S., Arroyo, L., ... Lloyd, J. (2009). Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? *Biogeosciences*, 6, 297–307.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9, 1146–1156.
- Beer, C., Reichstein, M., Tomelleri, E. et al. (2010) Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. *Science*, 329, 834–838.

- Behling, H. (2002). South and southeast Brazilian grassland during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaogeography, Palaoclimatology, Palaeoecology*, 177, 19-27.
- Bonan, G.B. (2008) Forests and climate change: forcing, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320, 1444– 1449.
- Boerner, R. E. J. (2006). Unraveling the Gordian Knot: Interactions among vegetation, topography, and soil properties in the central and southern Appalachians. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 133, 321–361.
- Brienen, R. J. W. et al. (2015) Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* 519, 344–348.
- Cardinale, B.J., K. Nelson, and M.A. Palmer. (2000). Linking species diversity to the functioning of ecosystems: On the importance of environmental context. *OIKOS*, 91, 175–183.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., et al. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67.
- Chave, J., Condit, R., Lao, S., Caspersen, J.P., Foster, R.B. & Hubbell, S.P. (2003) Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *Journal of Ecology*, 91, 240–252.
- Chave, J. et al. (2014) Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20, 3177–3190.
- Chao, A., Gotelli, N. J; Hsieh, T. C; Elizabeth, L. S; Ma, K. H; Colwell, R. K; Ellison, A. M. (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67.
- Chazdon, R. (2016). Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances*, 333(6045), 988–93.
- Chiang, J. M., Spasojevic, M. J., Muller-Landau, H. C., Sun, I. F., Lin, Y., Sus, S. H., ... McEwan, R. W. (2016). Functional composition drives ecosystem function through multiple mechanisms in a broadleaved subtropical forest. *Oecologia*, 182, 829–840.
- Chisholm, R. A., Muller-Landau, H. C., Abdul Rahman, K., Bebbler, D. P., Bin, Y., Bohlman, S. A., Zimmerman, J. K. (2013). Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *Journal of Ecology*, 101, 1214–1224.
- Clark, D. B. & Clark, D. A. (2000). Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137, 185–198.
- Conti, G. & Díaz, S. (2013) Plant functional diversity and carbon storage – an empirical test in semi-arid ecosystems. *Journal of Ecology*, 101, 18–28.

- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Cornwell, W., Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87, 1465–1471.
- Dănescu, A., Albrecht, A. T., & Bauhus, J. (2016). Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia*, 182, 1–15.
- Dial, R., Bloodworth, B., Lee, A., Boyne, P., & Heys, J. (2004). The distribution of free space and its relation to canopy composition at six forest sites. *Forest Science*, 50, 312–325.
- Dial, R. J., Nadkarni, N., & Jewell, C. D. (2011). Canopy structure in a 650-year Douglas-fir chronosequence in western Washington: Distribution of canopy elements and open space. *Forest Science*, 57, 309–319.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, M. (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 20684–20689.
- Díaz, S., Hector, A., Wardle, D.A., (2009). Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 1, 55–60.
- Díaz, S., Quétier, F., Cáceres, D. M., Trainor, S. F., Pérez-Harguindeguy, N., Bret-Harte, M. S., ... Poorter, L. (2011). Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 895–902.
- Dimitrakopoulos, P. G., & Schmid, B. (2004). Biodiversity effects increase linearly with biotope space. *Ecology Letters*, 7, 574–583.
- Fahey, R. T., Fotis, A. T., & Woods, K. D. (2015). Quantifying canopy complexity and effects on productivity and resilience in late successional hemlock-hardwood forests. *Ecological Applications*, 25, 834–847.
- Fauset, S., Johnson, M. O., Gloor, M., Baker, T. R., Monteagudo M, A., Brienen, R. J. W., ... Phillips, O. L. (2015). Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature Communications*, 6, 6857.
- Fernandes, C. R. *Floresta Atlântica: Reserva da Biosfera*. 20 ed. Curitiba: Tempo Integral, 2003.
- Finegan, B., Peña-Claros, M., Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M.S., Carreño-Rocabado, G., Casanoves, F., Díaz, S., ... Lourens, P., (2015). Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*. 103, 191–201.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R. et al. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309, 570–574.

- Galindo-Leal, C., Câmara, I.G. (2003). Atlantic Forest hotspot status: an overview. In: Galindo-Leal, C., Câmara, I.G. (Eds.), *The Atlantic Forest of South America. Biodiversity Status, Threats and Outlook*. Island Press, Washington. 3–11.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., ... Toussaint, J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637
- Gasper, A.L., Uhlmann, A., Vibrans, A.C., Sevegnani, L., Meyer, L., 2012. Grupos florísticos da Floresta Estacional Decidual em Santa Catarina. In: Vibrans, A.C., Sevegnani, L., Gasper, A.L., Lingner, D.V. (Eds.), *Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina, Vol. II, Floresta Estacional Decidual*. Edifurb, Blumenau. 125-136
- Graham, A.E., Mulkey, S.S., Kitajima, K., Phillips, N.G. & Wright, S.J. (2003) Cloud cover limits net CO<sub>2</sub> uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 100, 572– 576.
- Grime, J. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Hardiman, B. S., Bohrer, G., Gough, C. M., Vogel, C. S., & Curtis, P. S. (2011). The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. *Ecology*, 92, 1818–1827.
- Hardiman, B. S., Gough, C. M., Halperin, A., Hofmeister, K. L., Nave, L. E., Bohrer, G., & Curtis, P. S. (2013). Maintaining high rates of carbon storage in old forests: A mechanism linking canopy structure to forest function. *Forest Ecology and Management*, 298, 111–119.
- Harris NL, Brown S, Hagen SC et al. (2012) Baseline map of carbon emissions from deforestation in tropical regions. *Science*, 336, 1573–1576.
- Heck, K.L., van Belle, G. & Simberloff, D. (1975). Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology* 56, 1459–1461.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005) Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W. S., Reich, P. B., ... Loreau, M. (2011). High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477(7363), 199–202.
- Jucker, T., Bouriaud, O., & Coomes, D. A. (2015). Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed species forests. *Functional Ecology*, 29, 1078–1086.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F., 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Z.* 15, 259e263.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance- based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.

- Lasky, J.R., Uriarte, M., Boukili, V.K., Erickson, D.L., John Kress, W., Chazdon, R.L., (2014) The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession. *Ecology Letters* 17, 1158–1167.
- Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N. S. G. Williams, D. Garden, J. Dorrough, S. Berman, F. Quétier, A. Thebault and A. Bonis (2008) Assessing functional diversity in the field - methodology matters! *Functional Ecology* 22:134-147.
- Law, R., Illian, J.B., Burslem, D.F.R.P., Gratzner, G., Gunatilleke, C.V.S. & Gunatilleke, I.A.U.N. (2009) Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology*, 97, 616–628.
- Leite, P. F.; Klein, R. M. *Vegetação*. In: INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. (Ed.). *Geografia do Brasil: Região Sul*. Rio de Janeiro, 2,113-150, 1990.
- Loreau, M. & Hector A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72–76.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Paz, H., Perez-Garcia, E.A., Romero-Perez, I.E., Tauro, A. & Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94, 1211–1216.
- Lira, P. K., Tambosi, L. R., Ewers, R. M., & Paul, J. (2012). Forest Ecology and Management Land-use and land-cover change in Atlantic Forest landscapes. *Forest Ecology and Management*, 278, 80–89.
- Lutz, J. A., Furniss, T. J., Johnson, D. J., Davies, S. J., Allen, D., Alonso, A., ... Zimmerman, J. K. (2018). Global importance of large-diameter trees. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 849–864.
- Malhi, Y., Baker, T.R., Phillips, O.L. et al. (2004) The above- ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology*, 10, 563–591.
- Marcilio-Silva, V., & Marques, M. C. M. (2017). New paradigms for Atlantic Forest agriculture and conservation. *Biodiversity*, 18, 201–205.
- Morellato, L.P.C.; Haddad, C.F.B. (2000). Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 32, 786-792.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867–876.
- Murphy, S. J., Audino, L. D., Whitacre, J., Eck, J. L., Wenzel, J. W., Queenborough, S. A., & Comita, L. S. (2015). Species associations structured by environment and land- use history promote beta- diversity in a temperate forest. *Ecology*, 96, 705–715.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A., Kent, J., (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.

Nachtergaele, F., van Velthuis, H., Verelst, L. & Wiberg, D. (2012) Harmonized world soil database version 1.2. FAO, Rome and IIASA, Laxenburg, Austria.

Oliveira-Filho, A.T.; Fontes, M.A.L. (2000) Patterns of floristic differentiation among atlantic forests in Southeastern Brazil and influence of climate. *Biotropica*, 32, 793-810.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2014) Package vegan: Community ecology package. R package version 2.2-0. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/> (accessed 20 November 2016).

Paine, C.E.T., Amissah, L., Auge, H., Baraloto, C., Baruffol, M., Bourland, N. et al. (2015). Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. *Journal of Ecology*, 103, 978–989.

Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988–993.

Pandolfo, C., Braga, H., Silva-Junior, V., Massignam, A., Pereira, E., Thome, V., Valci, F., 2002. Atlas climatológico digital do Estado de Santa Catarina. EPAGRI, Florianópolis/SC.

Paquette, A., & Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: From temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 170–180.

Paris Agreement, 2015. Annex to UNFCCC Draft Decision COP21. Adoption of the Paris Agreement (FCCC/CP/2015/L.9/Rev.1).

Poorter, L., van der Sande, M. T., Thompson, J., Arets, E. J. M. M., Alarcon, A., Alvarez-Sanchez, J., ... Penha-Claros, M. (2015). Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 1314–1328.

Poorter, L., Bongers, F., Aide, T. M., Zambrano, A. M. A., Balvanera, P., Becknell, J. M., ... Uriarte, M. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530, 211–214.

Poorter, L.; van der Sande, M. T.; Arets, E. J. M. M.; Ascarrunz, N.; Enquist, B. J.; Finegan, B.; Licona, J.C.; Martínez-Ramos, M.; Mazzei, L.; Meave, J.A.; Muñoz, et al. (2017). Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 1423-1434.

Prado-Junior, J.A., Schiavini, I., Vale, V.S., Arantes, C.S., van der Sande, M.T., Lohbeck, M., and Poorter, L. (2016). Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. *Journal of Ecology*, 104, 817–827.

Quesada, C.A., Phillips, O.L., Schwarz, M., Czimczik, C.I., Baker, T.R., Patino, S. et al. (2012). Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, 9, 2203– 2246.

- Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Ponzoni, F.J.; Hirota, M.M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142, 1141-1153.
- Ruiz-Benito, P., Gómez-Aparicio, L., Paquette, A., Messier, C., Kattge, J., Zavala, M., (2014) Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Global Ecology and Biogeography* 23, 311–322.
- Sakschewski, B., Von Bloh, W., Boit, A., Poorter, L., et al. (2016). Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. *Nature Climate Change*, 6, 1032–1036.
- Shen, Y., Yu, S., Lian, J., Shen, H., Cao, H., Lu, H., & Ye, W. (2016). Tree aboveground carbon storage correlates with environmental gradients and functional diversity in a tropical forest. *Scientific Reports*, 1–10.
- Spa, E., Forest, N., & Republic, S. (2014). Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010, 2010, 2540–2554.
- Spasojevic, M.J. & Suding, K.N. (2012) Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology*, 100, 652–661.
- Stephenson, N. L., Das, A. J., Condit, R., Russo, S. E., Baker, P. J., Beckman, N. G., ... Zavala, M. A. (2014). Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 507, 90–93.
- Sullivan, M. J. P., Talbot, J., Lewis, S. L., Phillips, O. L., Qie, L., Begne, S. K., ... Zemagho, L. (2017). Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. *Scientific Reports*, 1–12.
- Wu, X., Wang, X., Tang, Z., Shen, Z., Zheng, C., Xia, X., & Fang, J. (2015). The relationship between species richness and biomass changes from boreal to subtropical forests in China. *Ecography*, 38, 602–613.
- Tilman, D. (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80, 1455–1474.
- Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471–493.
- Trabucco, A. & Zomer, R.J. (2010). Global Soil Water Balance Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at: <http://www.cgiar-csi.org/data/climate>.
- Van der Sande, M. T., Arets, E. J. M. M., Penha-Claros, M., Hoosbeek, M.R., Caceres-Siani, Y., van der Hout, P., & Poorter, L. (2017). Soil fertility and species traits, but not diversity, drive productivity and bio- mass stocks in a Guyanese tropical rainforest. *Functional Ecology*, 32, 461-474.

- Veloso, H., Rangel-Filho, A., Lima, J. (1992). Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.
- Vibrans, A.C., Sevegnani, L., Lingner, D.V., Gasper, A.L.d, Sabbagh, S. (2010). Inventário florístico florestal de Santa Catarina (IFFSC): aspectos metodológicos e operacionais. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 30, 291-302.
- Vibrans, A. C., Mcroberts, R. E., Moser, P., Nicoletti, A. L. (2013). Using satellite image-based maps and ground inventory data to estimate the area of the remaining Atlantic forest in the Brazilian state of Santa Catarina. *Remote Sensing of Environment*, 130, 87–95.
- Vibrans, A. C.; Gasper, A. L. de ; Moser, P. ; Oliveira, L. Z. ; Lingner, D.V. ; Sevegnani, L. (2019). Insights from a large-scale inventory in the Southern Brazilian Atlantic Forest. *Scientia Agricola*, 77, 1-12.
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Willig, M. R. *et al.* (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34, 273–309.
- Whittaker, R. J. *et al.* (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*. 28, 453–470.
- Wrege, M., Steinmetz, S., Reisser-Junior, C., Almeida, I., 2011. Atlas Climático da Região Sul do Brasil: estados do Paraná. Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Embrapa Clima Temperado/Embrapa Florestas, Pelotas,RS/Colombo,PR.
- Wright, J. S., Kitajima, J., Kraft, N. J. B., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., ... Zanne, A. E. (2010). Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91, 3664–3674.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., (2015). Individual size inequality links forest diversity and aboveground biomass. *Journal of Ecology*. 103, 1245–1252.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Reich, B.P. (2012). Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*. 100, 742–749.
- Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C. & Chave, J. (2009) Data from: towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repository. Available at: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.234> (accessed 15 November 2016).

## Informações Complementares

**Tabela S1.** Visão geral das informações sobre a área de estudo.

**Tabela S2.a** Coeficientes de correlação de Pearson em macroescala

**Tabela S2.b** Coeficientes de correlação de Pearson na Floresta Ombrófila Densa

**Tabela S2.c** Coeficientes de correlação de Pearson na Floresta Estacional Decidual

**Tabela S2.d** Coeficientes de correlação de Pearson na Floresta Ombrófila Mista

**Tabela S3.** Análise de covariância (ANCOVA), Homogeneidade (igualdade) de inclinações

**Tabela S4.** Comparação dos modelos de equação estrutural alternativos

**Tabela S5.** Resultados dos modelos de equação estrutural

**Figura S1.** Relação entre biodiversidade, estrutura funcional e variáveis ambientais sobre a biomassa aérea (AGB)

**Tabela S1.** Características gerais das florestas estudadas.

	All forests	Rain forest	Seasonal forest	Mixed forest
Forest remnants (ha)	27.555,0	12.618,5	1.231,3	13.741,3
DBH (cm)	18.88 ± 0.85	18.13 ± 0.32	19.55 ± 0.74	20.42 ± 0.60
Height (m)	10.73 ± 0.37	10.06 ± 0.22	10.00 ± 0.46	9.08 ± 0.40
Stem density (ind.ha <sup>-1</sup> )	537.22 ± 29.46	629.44 ± 27.12	422.37 ± 31.57	559.87 ± 42.39
Number of individuals	92.754	48.071	12.899	31.784
AGB (Mg.ha <sup>-1</sup> )	127.90 ± 12.61	127.00 ± 8.52	125.66 ± 13.47	131.05 ± 10.71
Number of species	668	580	210	369

**Tabela S2.a** Coeficientes de correlação de Pearson para **Macroescala**, comparações pareadas entre biomassa aérea e biodiversidade (transformadas em ln), estrutura funcional e variáveis ambientais, bem como para correlações pareadas entre todas as variáveis independentes. Correlações significativas são mostradas em negrito.

	AGB	Especies richness	Rarefied richness	Shanom H	FRic	FEve	FDiv	RAO (Q)	FDIs	Cwmla	CWMDbHmax	CWMHmax	CWMWWD	CEC	PET	Annual Mean Temperature	Isothermality	Temperature Seasonality	Annual Precipitation	
AGB	-																			
Species richness	<b>0.408</b>	-																		
Rarefied richness	<b>0.320</b>	<b>0.854</b>	-																	
Shanom H	<b>0.308</b>	<b>0.823</b>	<b>0.864</b>	-																
FRic	0.035	<b>0.654</b>	<b>0.558</b>	<b>0.539</b>	-															
FEve	0.019	<b>0.381</b>	<b>0.464</b>	<b>0.345</b>	<b>0.503</b>	-														
FDiv	-0.045	<b>-0.621</b>	<b>-0.534</b>	<b>-0.508</b>	<b>-0.946</b>	<b>-0.385</b>	-													
RAO (Q)	0.075	<b>0.296</b>	<b>0.298</b>	<b>0.279</b>	<b>0.458</b>	<b>0.271</b>	<b>-0.389</b>	-												
FDIs	<b>0.116</b>	<b>0.265</b>	<b>0.446</b>	<b>0.473</b>	<b>0.206</b>	<b>0.321</b>	<b>-0.148</b>	<b>0.176</b>	-											
Cwmla	0.069	<b>0.402</b>	<b>0.397</b>	<b>0.372</b>	<b>0.596</b>	<b>0.337</b>	<b>-0.554</b>	<b>0.917</b>	<b>0.165</b>	-										
CWMDbHmax	<b>0.370</b>	<b>-0.349</b>	<b>-0.349</b>	<b>-0.278</b>	<b>-0.339</b>	<b>-0.174</b>	<b>0.376</b>	<b>0.061</b>	<b>-0.051</b>	<b>-0.054</b>										
CWMHmax	-0.028	<b>-0.313</b>	<b>-0.315</b>	<b>-0.221</b>	<b>-0.225</b>	<b>-0.123</b>	<b>0.279</b>	<b>0.153</b>	<b>-0.030</b>	<b>0.093</b>	<b>0.697</b>	-								
CWMWWD	<b>0.361</b>	<b>0.158</b>	<b>0.182</b>	<b>0.217</b>	<b>-0.113</b>	<b>-0.059</b>	<b>0.106</b>	<b>-0.152</b>	<b>0.146</b>	<b>-0.222</b>	<b>-0.203</b>	-								
CEC	0.059	-0.062	0.015	-0.066	<b>-0.122</b>	0.006	<b>0.112</b>	<b>-0.077</b>	<b>-0.076</b>	<b>-0.114</b>	0.071	<b>-0.016</b>	<b>-0.079</b>	-						
PET	<b>0.158</b>	<b>-0.181</b>	<b>-0.012</b>	0.039	<b>-0.334</b>	<b>-0.026</b>	<b>0.374</b>	<b>-0.055</b>	<b>0.215</b>	<b>-0.076</b>	<b>0.352</b>	<b>0.326</b>	0.096	0.054	-					
Annual Mean Temperature	0.029	<b>0.333</b>	<b>0.356</b>	<b>0.463</b>	<b>0.488</b>	<b>0.273</b>	<b>-0.445</b>	<b>0.290</b>	<b>0.311</b>	<b>0.438</b>	<b>-0.047</b>	<b>0.133</b>	<b>0.100</b>	<b>-0.339</b>	<b>0.360</b>	-				
Isothermality	<b>0.252</b>	<b>-0.434</b>	<b>-0.282</b>	<b>-0.321</b>	<b>-0.678</b>	<b>-0.222</b>	<b>0.690</b>	<b>-0.254</b>	<b>-0.034</b>	<b>-0.376</b>	<b>0.360</b>	<b>0.211</b>	0.032	<b>0.232</b>	<b>0.725</b>	<b>-0.329</b>	-			
Temperature Seasonality	0.025	<b>-0.141</b>	0.000	0.064	<b>-0.310</b>	<b>-0.022</b>	<b>0.328</b>	<b>-0.112</b>	<b>0.232</b>	<b>-0.131</b>	<b>0.336</b>	<b>0.297</b>	0.095	<b>0.179</b>	<b>0.774</b>	<b>0.182</b>	<b>0.484</b>	-		
Annual Precipitation	<b>0.104</b>	<b>-0.210</b>	<b>-0.143</b>	<b>-0.096</b>	<b>-0.433</b>	<b>-0.171</b>	<b>0.427</b>	<b>-0.190</b>	<b>-0.026</b>	<b>-0.208</b>	<b>0.125</b>	<b>0.140</b>	<b>0.203</b>	<b>-0.176</b>	<b>0.424</b>	0.046	<b>0.485</b>	<b>0.111</b>	-	

**Tabela S2.b** Coeficientes de correlação de Pearson para **Floresta Ombrófila Densa**, com comparações pareadas entre biomassa aérea e biodiversidade (transformadas em ln), estrutura funcional e variáveis ambientais, bem como para correlações pareadas entre todas as variáveis independentes. Correlações significativas são mostradas em negrito.

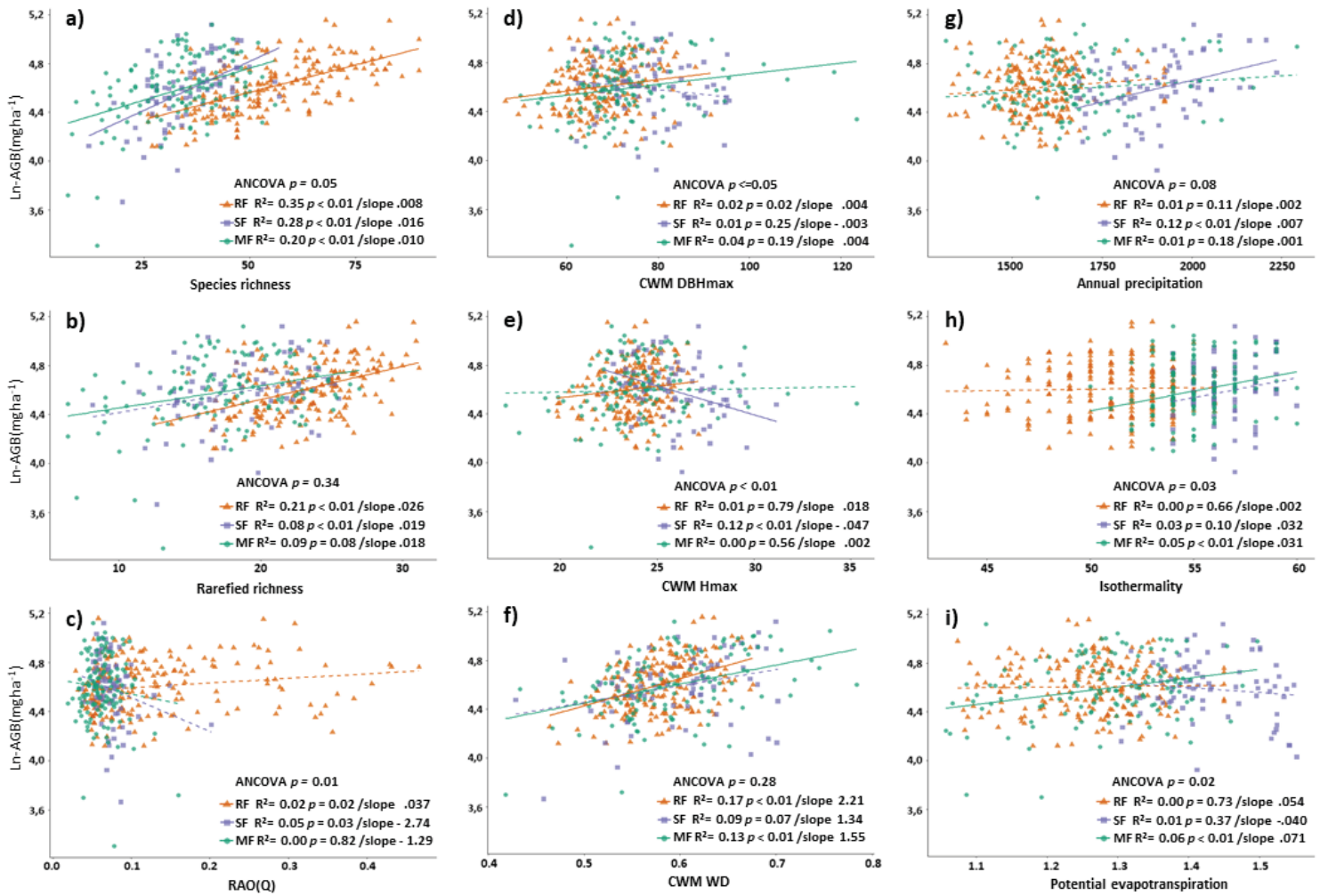
	AGB	Especies richness	Rarefied richness	Shanom H	FRic	FEve	FDiv	RAO(Q)	FDis	Cwmla	CWMDbHmax	CWMHmax	CWMWD	CEC	PET	Annual Mean Temperature	Isothermality	Temperature Seasonality	Annual Precipitation	
AGB	-																			
Species richness	<b>0.599</b>	-																		
Rarefied richness	<b>0.459</b>	<b>0.819</b>	-																	
Shanom H	<b>0.432</b>	<b>0.825</b>	<b>0.842</b>	-																
FRic	-0.097	0.103	0.106	0.068	-															
FEve	-0.013	0.024	0.091	0.063	<b>0.465</b>	-														
FDiv	0.012	0.112	<b>0.181</b>	0.102	<b>0.304</b>	<b>0.524</b>	-													
RAO (Q)	<b>0.163</b>	0.049	0.135	0.086	<b>0.155</b>	0.111	0.112	-												
FDis	<b>-0.167</b>	-0.076	-0.019	-0.067	<b>0.269</b>	<b>0.508</b>	<b>0.278</b>	0.064	-											
Cwmla	<b>0.117</b>	0.008	0.080	0.043	0.107	0.077	0.065	<b>0.950</b>	0.059	-										
CWMDbHmax	<b>0.165</b>	-0.112	-0.046	-0.134	-0.031	-0.011	-0.024	<b>0.356</b>	-0.114	<b>0.285</b>	-									
CWMHmax	<b>0.126</b>	<b>-0.211</b>	-0.130	<b>-0.198</b>	-0.017	-0.027	-0.013	<b>0.490</b>	-0.007	<b>0.532</b>	-									
CWMWD	<b>0.422</b>	<b>0.289</b>	<b>0.271</b>	<b>0.333</b>	-0.107	-0.026	0.006	<b>-0.257</b>	-0.081	<b>-0.283</b>	-0.295	-								
CEC	0.072	-0.020	<b>0.180</b>	0.041	-0.063	0.020	0.108	0.004	-0.051	-0.043	-0.008	-0.123	-							
PET	0.021	-0.047	0.066	-0.001	0.089	<b>0.206</b>	<b>0.199</b>	0.139	0.139	0.116	0.122	0.103	-0.091	<b>0.277</b>	-					
Annual Mean Temperature	-0.002	<b>-0.146</b>	<b>-0.185</b>	-0.073	0.064	0.055	0.026	0.097	0.097	<b>0.183</b>	-0.060	<b>0.214</b>	<b>0.249</b>	<b>-0.362</b>	<b>0.258</b>	-				
Isothermality	<b>0.332</b>	0.030	<b>0.158</b>	0.029	0.048	<b>0.160</b>	<b>0.184</b>	0.072	0.065	-0.001	<b>0.159</b>	-0.041	<b>-0.223</b>	<b>0.444</b>	<b>0.804</b>	<b>-0.318</b>	-			
Temperature Seasonality	-0.036	-0.043	0.053	-0.016	0.035	<b>0.159</b>	<b>0.148</b>	0.027	0.115	0.000	0.071	0.074	<b>-0.146</b>	<b>0.340</b>	<b>0.643</b>	-0.073	<b>0.523</b>	-		
Annual Precipitation	<b>0.112</b>	<b>0.193</b>	0.125	<b>0.181</b>	0.082	0.091	-0.123	-0.002	0.074	-0.005	<b>-0.182</b>	<b>0.149</b>	<b>-0.180</b>	<b>-0.156</b>	<b>-0.193</b>	<b>0.148</b>	<b>-0.368</b>	-		

**Tabela S2.c** Coeficientes de correlação de Pearson para **Floresta Estacional Decidual**, comparações pareadas entre biomassa aérea e biodiversidade (transformadas em ln), estrutura funcional e variáveis ambientais, bem como para correlações pareadas entre todas as variáveis independentes. Correlações significativas são mostradas em negrito.

	AGB	Especies richness	Rarefied richness	Shanom H	Fric	FEve	FDiv	RAO (Q)	FDIs	Cwmla	CWIMDBHmax	CWMHmax	CWMWWD	CEC	PET	Annual Mean Temperature	Isothermality	Temperature Seasonality	Annual Precipitation	
AGB	-																			
Species richness	<b>0.533</b>	-																		
Rarefied richness	<b>0.297</b>	<b>0.752</b>	-																	
Shanom H	<b>0.390</b>	<b>0.771</b>	<b>0.931</b>	-																
FRic	0.220	<b>0.407</b>	<b>0.430</b>	<b>0.401</b>	-															
FEve	-0.142	<b>0.249</b>	<b>0.415</b>	<b>0.328</b>	0.045	-														
FDiv	<b>-0.285</b>	<b>-0.237</b>	<b>-0.329</b>	<b>-0.244</b>	<b>-0.403</b>	-0.085	-													
RAO (Q)	<b>-0.240</b>	0.054	<b>0.374</b>	<b>0.324</b>	<b>0.503</b>	<b>0.288</b>	0.022	-												
FDIs	0.151	<b>0.387</b>	<b>0.722</b>	<b>0.800</b>	<b>0.293</b>	0.149	-0.112	<b>0.456</b>	-											
Cwmla	-0.158	-0.039	0.108	0.070	<b>0.410</b>	0.129	0.098	<b>0.666</b>	0.153	-										
CWIMDBHmax	-0.131	<b>-0.494</b>	<b>-0.513</b>	<b>-0.409</b>	<b>-0.327</b>	-0.222	<b>0.374</b>	<b>-0.236</b>	<b>-0.236</b>	-0.052	-									
CWMHmax	<b>-0.351</b>	<b>-0.611</b>	<b>-0.723</b>	<b>-0.698</b>	<b>-0.364</b>	<b>-0.225</b>	<b>0.426</b>	<b>-0.258</b>	<b>-0.549</b>	-0.174	<b>0.700</b>	-								
CWMWWD	<b>0.304</b>	<b>0.472</b>	<b>0.498</b>	<b>0.512</b>	0.141	0.221	-0.180	<b>0.099</b>	<b>0.435</b>	<b>-0.391</b>	<b>-0.565</b>	<b>-0.475</b>	-							
CEC	0.041	-0.075	-0.216	-0.146	-0.089	0.058	0.108	-0.096	-0.224	-0.101	<b>0.326</b>	<b>0.306</b>	-0.183	-						
PET	-0.103	0.050	<b>0.321</b>	0.212	<b>0.330</b>	<b>0.258</b>	-0.188	<b>0.434</b>	<b>0.341</b>	<b>0.234</b>	<b>-0.287</b>	<b>-0.316</b>	0.132	-0.186	-					
Annual Mean Temperature	-0.114	0.069	<b>0.350</b>	0.223	<b>0.274</b>	0.167	-0.221	<b>0.343</b>	<b>0.343</b>	<b>0.246</b>	<b>-0.389</b>	<b>-0.385</b>	0.153	<b>-0.510</b>	<b>0.800</b>	-				
Isothermality	0.182	0.221	<b>0.350</b>	<b>0.336</b>	0.199	<b>0.270</b>	-0.129	0.211	<b>0.265</b>	0.157	-0.179	<b>-0.292</b>	0.119	-0.021	<b>0.564</b>	<b>0.238</b>	-			
Temperature Seasonality	<b>-0.323</b>	<b>-0.228</b>	-0.070	-0.149	0.130	0.039	0.005	<b>0.274</b>	0.047	0.065	0.018	0.099	-0.050	<b>0.239</b>	<b>0.485</b>	<b>0.255</b>	-0.222	-		
Annual Precipitation	<b>0.356</b>	<b>0.312</b>	<b>0.334</b>	<b>0.362</b>	0.131	0.153	-0.131	0.072	<b>0.245</b>	0.087	-0.181	<b>-0.324</b>	0.142	<b>-0.234</b>	0.341	0.193	<b>0.848</b>	<b>-0.537</b>	-	

**Tabela S2.d** Coeficientes de correlação de Pearson para **Floresta Ombrófila Mista**, comparações pareadas entre biomassa aérea e biodiversidade (transformadas em ln), estrutura funcional e variáveis ambientais, bem como para correlações pareadas entre todas as variáveis independentes. Correlações significativas são mostradas em negrito.

	AGB	Species richness	Rarefied richness	Shanom H	FRic	FEve	FDiv	RAO (Q)	FDIs	CWMLa	CWMDbHmax	CWMHmax	CWMWD	CEC	PET	Annual Mean Temperature	Isothermality	Temperature Seasonality	Annual Precipitation	
AGB	-																			
Species richness	<b>0.412</b>	-																		
Rarefied richness	<b>0.303</b>	<b>0.840</b>	-																	
Shanom H	<b>0.287</b>	<b>0.801</b>	<b>0.773</b>	-																
FRic	<b>0.145</b>	<b>0.462</b>	<b>0.374</b>	<b>0.414</b>	-															
FEve	<b>0.083</b>	<b>0.251</b>	<b>0.462</b>	0.155	<b>-0.208</b>	-														
FDiv	-0.005	<b>-0.281</b>	<b>-0.341</b>	<b>-0.192</b>	<b>-0.199</b>	0.085	-													
RAO (Q)	<b>0.218</b>	<b>-0.218</b>	<b>-0.237</b>	-0.047	0.167	-0.118	<b>0.516</b>	-												
FDIs	<b>0.267</b>	<b>0.465</b>	<b>0.574</b>	<b>0.585</b>	<b>0.268</b>	<b>0.179</b>	-0.066	<b>0.343</b>	-											
CWMLa	<b>0.047</b>	<b>0.457</b>	<b>0.533</b>	<b>0.400</b>	<b>0.294</b>	<b>0.271</b>	<b>-0.371</b>	<b>-0.247</b>	<b>0.247</b>	-										
CWMDbHmax	<b>0.178</b>	<b>-0.231</b>	<b>-0.277</b>	-0.138	-0.036	<b>0.043</b>	<b>0.359</b>	<b>0.457</b>	0.124	0.046	-									
CWMHmax	0.027	<b>-0.234</b>	<b>-0.218</b>	-0.072	-0.080	<b>0.047</b>	<b>0.383</b>	<b>0.447</b>	0.164	0.007	<b>0.698</b>	-								
CWMWD	<b>0.367</b>	<b>0.304</b>	<b>0.207</b>	<b>0.264</b>	0.108	<b>-0.077</b>	<b>0.025</b>	0.066	0.164	<b>-0.225</b>	-0.155	<b>-0.184</b>	-							
CEC	0.074	<b>0.198</b>	<b>0.249</b>	0.129	0.073	0.177	-0.130	<b>-0.188</b>	0.099	0.142	-0.109	0.017	0.017	-						
PET	<b>0.245</b>	<b>0.232</b>	<b>0.341</b>	<b>0.392</b>	0.107	0.203	-0.135	<b>-0.020</b>	<b>0.404</b>	<b>0.329</b>	<b>0.389</b>	0.124	<b>0.186</b>	-						
Annual Mean Temperature	0.129	<b>0.415</b>	<b>0.422</b>	<b>0.565</b>	<b>0.252</b>	0.095	-0.142	-0.023	<b>0.418</b>	<b>0.301</b>	<b>0.260</b>	<b>0.224</b>	0.166	<b>0.204</b>	<b>0.741</b>	-				
Isothermality	<b>0.225</b>	<b>-0.131</b>	<b>0.029</b>	-0.077	-0.115	0.174	-0.085	<b>0.002</b>	0.108	<b>0.158</b>	<b>0.268</b>	<b>0.169</b>	<b>0.010</b>	<b>0.039</b>	<b>0.641</b>	0.030	-			
Temperature Seasonality	<b>0.221</b>	<b>0.327</b>	<b>0.392</b>	<b>0.465</b>	0.131	0.225	-0.119	-0.038	<b>0.449</b>	<b>0.303</b>	<b>0.336</b>	<b>0.230</b>	<b>0.180</b>	<b>0.174</b>	<b>0.902</b>	<b>0.729</b>	-			
Annual Precipitation	0.114	<b>-0.050</b>	-0.006	-0.024	-0.085	0.014	-0.140	<b>-0.187</b>	-0.116	0.014	-0.155	-0.077	<b>0.206</b>	-0.137	0.126	-0.140	<b>0.478</b>	-0.078	-	



**Figura S1.** Relação entre biodiversidade, estrutura funcional e variáveis ambientais sobre a biomassa aérea (AGB), em cada um dos três tipos de floresta estudados. Riqueza de espécies (a), riqueza rarefeita (b), RAO (Q) (c), CWM DBH<sub>max</sub>(d), CWM<sub>Hmax</sub> (e), CWM<sub>WD</sub> (f), precipitação anual (g), isoterma (h), evapotranspiração potencial (i). Floresta Ombrófila Densa (RF), Floresta Estacional Decidual (SF), Floresta Ombrófila Mista (MF).

**Tabela S3.**

Análise de covariância (ANCOVA), homogeneidade (igualdade) de inclinação entre os três tipos de floresta para os atributos de biodiversidade, estrutura funcional e ambiente.

<b>Predictor variable</b>	<b>df</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
Species richness	2	2.93	0.05
Rarefied richness	2	1.08	0.34
RAO(Q)	2	4.48	0.01
CWM DBHmax	2	2.96	0.05
CWM Hmax	2	6.82	0.001
CWM WD	2	1.25	0.28
Annual precipitation	2	2.51	0.08
Isothermality	2	3.43	0.03
Potential Evapotranspiration	2	3.85	0.02

**Tabela S4.** Comparação entre modelos de equação estrutural alternativos que melhor se ajustaram para prever a biomassa acima do solo. Resultados dos 4 melhores modelos de equação estrutural (SEMs) para macroescala, Floresta Ombrófila Densa, Floresta Estacional Decidual e Floresta Ombrófila Mista. Para cada SEM, apresentamos o ajuste do modelo (qui-quadrado e o valor de P) e R<sup>2</sup>. Os SEMs em negrito foram escolhidos como o melhor modelo para o processo ecossistêmico.

<b>Forest type</b>	<b>Environment</b>	<b>Functional structure</b>	<b>Biodiversity</b>	<b>Chi-square</b>	<b>P-value</b>	<b>R<sup>2</sup></b>
<b>All forests</b>	<b>Isothermality</b>	<b>CWM DBHmax</b>	<b>Species richness</b>	<b>1.59</b>	<b>0.971</b>	<b>0.60</b>
	<b>Potential evapotranspiration</b>	<b>CWM WD</b>	<b>Rarefied richness</b>			
All forests	Isothermality	CWM Hmax	Species richness	1.22	0.407	0.37
	Annual Precipitation	CWM WD	Shanom H			
All forests	Potential evapotranspiration	CWM DBHmax	Rarefied richness	1.06	0.682	0.31
	Annual Precipitation	CWM Hmax	FDis			
<b>Rain forest</b>	<b>Isothermality</b>	<b>CWM Hmax</b>	<b>Species richness</b>	<b>1.03</b>	<b>0.431</b>	<b>0.60</b>
		<b>CWM WD</b>	<b>Rarefied richness</b>			
			<b>FRic</b>			

Rain forest	Isothermality Annual Precipitation	CWM DBHmax CWM WD	Species richness FRic	0.83	0.507	0.42
Rain forest	Annual Precipitation	CWM DBHmax CWM Hmax	Species richness Shanom H	0.58	0.725	0.26
<b>Seasonal forest</b>	<b>Annual Precipitation</b>	<b>--</b>	<b>Species richness FRic RAO (Q)</b>	<b>0.69</b>	<b>0.372</b>	<b>0.44</b>
Seasonal forest	Annual Precipitation Temperature Seasonality	CWM Hmax CWM WD	Species richness	0.47	0.058	0.33
Seasonal forest	Temperature Seasonality	CWM WD	Species richness Rarefied richness	0.52	0.271	0.30
<b>Mixed forest</b>	<b>Isothermality</b>	<b>CWM DBHmax CWM WD</b>	<b>Species richness RAO (Q)</b>	<b>1.12</b>	<b>0.447</b>	<b>0.40</b>
Mixed forest	Temperature Seasonality	CWM La CWM WD	Species richness Rarefied richness FRic	0.97	0.531	0.22
Mixed forest	Isothermality Temperature Seasonality	CWM DBHmax CWM WD	Species richness Shanom H	0.72	0.264	0.20

**Tabela S5.**

Resultados completos dos modelos de equações estruturais escolhidos em cada um dos três tipos de floresta e em Macroescala: Macroescala, Floresta Ombrófila Densa, Floresta Estacional Decidual e Floresta Ombrófila Mista. Cada linha indica uma relação (isto é, uma seta) na Fig. 3. Para cada relação, o coeficiente (Coeff), o coeficiente padronizado (Std. Coeff), o erro padrão (SE), o valor Z e o valor P são dados. Número de parcelas incluídos por modelo são fornecidos. CWM = média ponderada pela comunidade, WD = densidade da madeira, DBHmax = diâmetro máximo à altura do peito, FRIC = riqueza funcional, H = altura; RAO (Q) = entropia quadrática de rao.

Forest type	Response variable	Predictor variable	Coeff	Std. Coeff	SE	Z	P
All forests (406 sites)	AGB	Species Richness	0.86	0.86	0.05	10.10	0.001
		Rarefied Richness	0.30	0.30	0.04	6.10	0.001
		CMW WD	0.32	0.32	0.04	6.74	0.000
		CWM DBHmax	0.32	0.32	0.04	7.02	0.000
		Potential Evapotranspiration	-0.26	-0.26	0.07	-2.40	0.016
		Isothermality	0.37	0.37	0.06	5.17	0.350
	Rarefied Richness	CMW WD	-0.23	0.17	0.07	-3.29	0.001
		CWM DBHmax	-0.34	-0.35	0.06	-5.18	0.000
	Isothermality	Species Richness	-0.33	-0.33	0.04	-7.05	0.000
		CWM DBHmax	0.27	0.27	0.04	6.63	0.000
		Potential Evapotranspiration	0.68	0.68	0.05	12.66	0.073
	CWM WD	CWM DBHmax	0.23	0.23	0.04	5.24	0.000
		Potential Evapotranspiration	0.39	0.39	0.05	7.58	0.000
Rain forest (195 sites)	AGB	Species Richness	0.75	0.76	0.08	9.09	0.000
		Rarefied Richness	0.24	0.24	0.08	2.83	0.005
		FRIC	0.10	0.10	0.04	2.58	0.010
		CWM WD	0.40	0.40	0.05	7.97	0.000
		CWHmax	0.38	0.38	0.04	8.13	0.000

		Isothermality	0.15	0.15	0.04	3.47	0.001
	Species Richness	Rarefied Richness	0.79	0.81	0.07	10.19	0.000
		CWM WD	0.26	0.27	0.06	3.94	0.000
		CWHmax	-0.10	-0.11	0.04	-2.45	0.014
	Rarefied Richness	CWM WD	-0.23	-0.44	0.07	3.26	0.001
	Isothermality	CWM WD	-0.23	-0.24	0.06	-3.84	0.000
		Rarefied Richness	0.13	0.13	0.04	2.94	0.003
	CMW WD	CWHmax	-0.26	-0.27	0.06	-3.96	0.000
Seasonal forest (77 sites)	AGB	Species Richness	0.40	0.40	0.09	4.17	0.002
		FRIC	-0.25	-0.25	0.09	-2.66	0.008
		RAO(Q)	0.45	0.45	0.07	5.81	0.000
		Annual Precipitation	0.21	0.21	0.06	3.04	0.002
	Species Richness	FRIC	0.37	0.38	0.08	4.32	0.000
	FRIC	RAO(Q)	0.47	0.48	0.18	2.55	0.011
	Annual Precipitation	Species Richness	0.30	0.31	0.11	2.68	0.007
		FRIC	0.09	0.09	0.09	1.01	0.312
Mixed forest (135 sites)	AGB	Species Richness	0.37	0.37	0.09	3.91	0.000
		CMW WD	0.31	0.31	0.07	4.15	0.000
		CWM DBHmax	0.36	0.36	0.09	3.67	0.000
		RAO(Q)	0.21	0.21	0.09	-2.09	0.036
		Isothermality	0.17	0.17	0.06	2.78	0.005
	Species Richness	CWM WD	0.29	0.29	0.09	3.09	0.002
		CWM DBHmax	-0.07	-0.08	0.09	-0.88	0.378
		Isothermality	-0.13	-0.13	0.07	-1.88	0.060
	CWM DBHmax	RAO(Q)	0.44	0.44	0.10	4.36	0.000
		Isothermality	0.26	0.26	0.05	4.59	0.000

## CAPÍTULO 2

**QUANTIDADE DE HABITAT E QUALIDADE DA MATRIZ DETERMINAM AS DIMENSÕES DA  
DIVERSIDADE, MAS NÃO OS ESTOQUES DE CARBONO EM FLORESTA TROPICAL**

## **Quantidade de habitat e qualidade da matriz determinam as dimensões da diversidade, mas não os estoques de carbono em floresta tropical**

### **Resumo**

A fragmentação é, reconhecidamente, um dos principais fatores que afetam a perda espécies em florestas hiperdiversas como as tropicais. Apesar destas florestas serem também importantes sumidouros de C global, ainda não se sabe se a fragmentação afeta concomitantemente o estoque de carbono. Neste estudo, nós avaliamos como a paisagem afeta as diversidades taxonômica e funcional e os estoques de carbono na Floresta Atlântica. Nós utilizamos um conjunto amplo de dados, o qual compreende 92.754 árvores adultas de 668 espécies, distribuídas em uma área de 95.733 km<sup>2</sup> no estado de Santa Catarina, sul do Brasil. Em cada unidade amostral nós quantificamos a diversidade taxonômica (riqueza de espécies), a diversidade funcional (riqueza funcional) e o estoque de carbono aéreo e relacionamos com diferentes métricas da paisagem (área total, número de fragmentos, total de borda, índice do maior fragmento, tamanho efetivo da rede e o índice de agregação) em três recortes de paisagem de entorno (1000, 3000 e 5000 m de raio). Construímos modelos de regressão múltipla, selecionamos os melhores modelos (critério de Akaike), para avaliar a influência da paisagem sobre as diversidades e estoques de carbono. Nossos resultados mostraram que, para a escala de estudo utilizada, a paisagem exerce pouco efeito sobre os estoques de carbono. Entretanto, a diversidade taxonômica e a diversidade funcional foram positivamente relacionadas com a quantidade de habitat (área total) dos fragmentos, a matriz circundante (índice de agregação e tamanho efetivo da rede) e negativamente com o total de bordas. Os resultados contrastantes sugerem que a configuração instantânea da paisagem revela mais sobre a perda de biodiversidade que sobre a perda de carbono ocasionadas pela fragmentação, o qual parece ser afetado por fatores dinâmicos da paisagem, que ocorrem em escalas temporais mais amplas.

**Palavras chave:** fragmentação, carbono, floresta atlântica, quantidade de habitat, efeito de borda.

### **Introdução**

As florestas tropicais são consideradas os maiores depósitos de biodiversidade e serviços ecossistêmicos terrestres (Bonan, 2008; Myers et al., 2000; Pan et al., 2011). No entanto, as expansões urbana, industrial, agrícola e o aumento da população têm levado à ocupação e ao uso desordenado da terra, causando perda de biodiversidade e degeneração de serviços ecossistêmicos destas florestas (Chiang et al. 2016; Terrado et al. 2015). Em termos do serviço de fixação de carbono, a perda de florestas tropicais tem reduzido consideravelmente a biomassa acima do solo (Briant et al., 2010; Laurance et al., 2011;

Lindenmayer et al., 2012; Pütz et al., 2011), o que contribuí com 7 a 17% das emissões globais de carbono (Achard et al. 2014). Neste cenário, o acúmulo de biomassa e o armazenamento de carbono das florestas tropicais são considerados essenciais para mitigação das mudanças climáticas globais (Paris Agreement, 2015), pois estima-se que, aproximadamente, 45% do carbono terrestre está armazenado nas florestas tropicais (Bonan, 2008; Pan et al., 2011; Díaz et al., 2009; Poorter et al. 2017). Portanto, compreender a amplitude dos impactos antropogênicos sobre a diversidade de espécies arbóreas e os estoques de carbono é crucial para planos de manejo florestal e mitigação das mudanças climáticas em nível global.

A fragmentação de habitats naturais, ou seja, o processo em escala de paisagem derivado da perda de ecossistemas e sua separação espacial (Fahrig, 2003) é considerada uma das principais causas de perda da biodiversidade, gerando efeitos em cadeia que afetam tanto populações, comunidades e serviços ecossistêmicos (Benitez-Malvido & Martinez-Ramos 2016; Fahrig, 2003; Pardini et al., 2010; Pütz et al., 2011, 2014 ). Nas florestas tropicais, os efeitos da fragmentação sobre a diversidade de espécies são bem documentados (Fahrig, 2003., Briant, et al., 2010; Laurance et al., 2000; Lôbo et al., 2011). Eles compreendem a perda de habitat, a criação de bordas na floresta, a ruptura da conectividade biológica, o isolamento de populações, a invasão por espécies alóctones, as extinções locais, que em conjunto causam perda de biodiversidade (Laurance et al. 2006, 2011; Fahrig 2003; Kuussaari et al., 2009).

Estes efeitos negativos da fragmentação são explicados por diversos mecanismos que ocorrem em cascata ou concomitantemente e que degradam a estrutura e funcionamento dos ecossistemas. Por exemplo, a fragmentação pode degradar a estrutura da copa das florestas tropicais, causando dessecamento de dossel (Tabarelli & Gasconl, 2005), aumentando a penetração de luz, levando ao recrutamento de gramíneas (Haddad et al., 2015; Laurence et al., 2000), podendo causar incêndios e morte de árvores sensíveis ao fogo (Hoffmann et al., 2012). Com a perda de indivíduos, o tamanho do fragmento diminui, o que causa progressivo decréscimo populacional, aumentando a probabilidade de extinção devido à estocasticidade ambiental (Hanski, 1999; Foley 1997). No entanto, os fragmentos podem ser novamente colonizados, se a distância entre eles for pequena, aumentando a conectividade e as chances de dispersão (Brown & Kodric, 1977, Hanski, 1999). Dessa forma, tanto o tamanho quanto a distância entre fragmentos são determinantes para a conservação da biodiversidade em paisagens fragmentadas.

Paralelamente à mudança na composição de espécies, a fragmentação afeta a funcionalidade das florestas tropicais (Haddad et al., 2015; Magnago et al., 2017). Uma revisão recente dos efeitos de diferentes aspectos da mudança da paisagem sobre a diversidade funcional em múltiplos grupos taxonômicos nos trópicos mostrou que quanto maiores as alterações na paisagem, mais negativos são os efeitos sobre a diversidade funcional (Hatfield, Harrison & Banks-Leite, 2018). Para comunidades de plantas os efeitos da fragmentação dependem do tipo de mudança na paisagem, podendo resultar em aumento, diminuição ou nenhum efeito sobre a diversidade funcional (Hatfield, Harrison & Banks-Leite, 2018). Em geral, a fragmentação causa um aumento na redundância funcional, afetando as funções e serviços ecossistêmicos, tais como a decomposição de serapilheira, ciclagem de nutrientes e a redução do armazenamento de carbono (Diaz et al., 2007; Laliberte et al., 2010; Bello et al., 2015). Especificamente para o armazenamento de carbono, a forma com que os diferentes elementos da matriz florestal afetam a biomassa em escalas regionais a amplas, ainda é pouco compreendida.

A Floresta Atlântica brasileira se destaca como um domínio extremamente rico em espécies e endemismo (Werneck et al., 2011), considerada como um dos maiores *hotspots* de biodiversidade do mundo para a conservação (Myers et al., 2000). O desmatamento histórico e contínuo reduziu sua área florestal para ~ 15% de sua cobertura original (Fundação SOS Mata Atlântica 2018). A maioria dos remanescentes existentes são florestas secundárias fragmentadas jovens (Ribeiro et al., 2009) que sofrem com atividades humanas como a extração seletiva de madeira (Vibrans et al., 2011), pastoreio de gado (Pereira et al., 2015), espécies exóticas invasoras (Padilha et al., 2015), entre outros. No estado de Santa Catarina (SC), os fragmentos florestais são, majoritariamente, de crescimento secundário, com 56% dentro do estágio inicial a intermediário de regeneração e 44% em regeneração avançada (Vibrans et al., 2018). Os principais impactos antrópicos nas florestas de SC foram corte seletivo de madeira, corte raso, fogo, corte de sub-bosque e pastoreio e pisoteio pelo gado. Esses impactos provavelmente foram intensificados pelos usos da terra circunvizinhos, como aqueles associados à agricultura, pastagens e plantações florestais (Vibrans et al., 2018).

Nesse estudo avaliamos como a paisagem afeta a funcionalidade de fragmentos florestais no sul do Brasil. Com base em um levantamento intensivo e padronizado em todo o estado de Santa Catarina, nós avaliamos se as características de tamanho, qualidade e funcionalidade da matriz da paisagem afetam as diversidades taxonômica, funcional e o

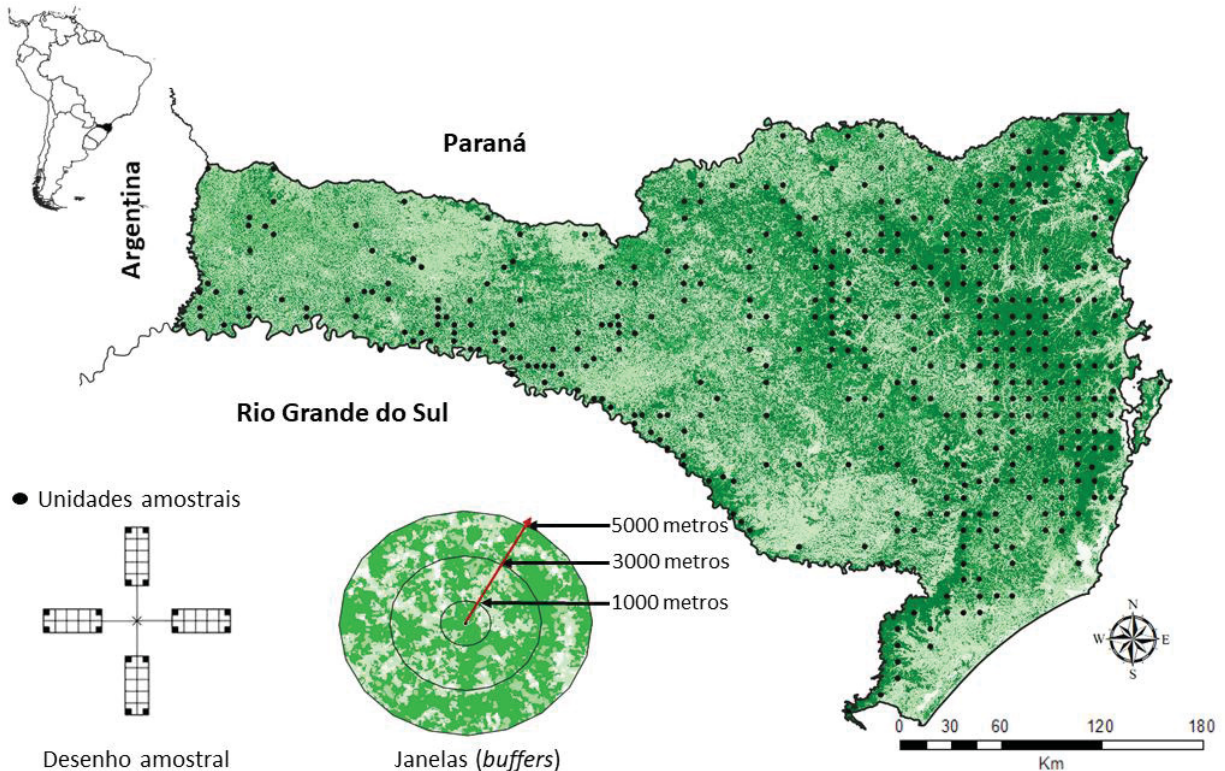
estoque de carbono acima do solo. Nós esperamos que a quantidade de habitat disponível nos fragmentos, a matriz de entorno e o total de borda sejam determinantes para manutenção da diversidade e das funcionalidades ecossistêmicas.

## **Materiais e métodos**

### **Área de estudo**

O estudo foi realizado no estado de Santa Catarina (25°57' e 29°21' S; 48°62' e 53°50' W), um dos três estados do sul do Brasil, com área total de 95.733 km<sup>2</sup> (Figura 1).

A vegetação de Santa Catarina está inserida nos domínios da Floresta Atlântica, apresentado representantes dos principais tipos florestais deste bioma: Floresta Ombrófila Densa, com uma área de ~ 31.000 km<sup>2</sup>, dos quais ~ 40% são remanescentes florestais; Floresta Ombrófila Mista, com área de aproximadamente 56.000 km<sup>2</sup>, dos quais aproximadamente 28% são remanescentes florestais; e Floresta Estacional Decidual, com área de ~ 7700 km<sup>2</sup>, dos quais ~ 16% são remanescentes florestais (Vibrans et al., 2013). O estado de Santa Catarina, de acordo com a classificação climática de Köppen-Geiger, é influenciado por dois tipos climáticos: Cfa - clima temperado úmido com verão quente e Cfb - clima temperado úmido com verão frio (Alvares et al., 2013). A temperatura média anual varia de 10 a 22 ° C, enquanto a precipitação média anual varia de 1500 a 2100mm mm e é bem distribuída durante todo o ano (Pandolfo et al., 2002; Wrege et al., 2011).



**Figura 1.** Remanescentes florestais do estado de Santa Catarina (Sul do Brasil), com a distribuição das unidades amostrais utilizadas no estudo. Para cada unidade amostral foram construídas janelas (*buffers*), com 1000, 3000 e 5000 m de raio, para obtenção das métricas da paisagem.

### Obtenção de dados de vegetação

Os dados utilizados neste estudo são provenientes do Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina (IFFSC), um estudo extensivo da flora arbórea do estado ocorrido entre 2007 e 2010 (Vibrans et al., 2013). Neste inventário, o desenho amostral compreendeu 407 parcelas (195 em Floresta Ombrófila Densa, 135 em Floresta Ombrófila Mista e 77 em Floresta Estacional Decidual), distribuídas a partir de uma grade de pontos com a distância de 10 × 10 km cobrindo todo o estado. Para Floresta Estacional Decidual foi utilizada uma grade de pontos 5 × 5 km para garantir a representatividade, pois esta fitofisionomia se encontra altamente fragmentada (Vibrans et al., 2010). As parcelas amostradas foram localizadas em remanescentes de florestas nativas após uma pré-estratificação do uso da terra com base em mapas construídos a partir de imagens de satélite multiespectrais de resolução média (Vibrans et al., 2013). Cada parcela consistiu em um agrupamento de quatro subparcelas transversais com área de 1000 m<sup>2</sup> (20 x 50 m), localizadas a uma distância de 30 m do centro da parcela

amostral, cobrindo uma área de ~ 2,6 ha. Em cada parcela foram amostrados e identificados indivíduos arbustivos e arbóreos com diâmetro à altura do peito (DAP)  $\geq 10$  cm. Cada um desses locais está localizado em paisagens parcial ou totalmente afetadas pela atividade humana (Vibrans et al., 2010).

O inventário florestal revelou uma riqueza taxonômica de 668 espécies arbóreas, totalizando 92.754 indivíduos, subdivididas em Floresta Ombrófila Densa, com 580 espécies e 48.071 indivíduos, Floresta Ombrófila Mista, com 369 espécies e 31.784 indivíduos e Floresta Estacional Decidual, com 210 espécies e 12.899 Indivíduos.

### **Diversidade taxonômica, atributos e diversidade funcional**

Em cada unidade amostral foram amostrados e identificados indivíduos arbustivos e arbóreos com diâmetro à altura do peito (DAP)  $\geq 10$  cm, constituindo a riqueza taxonômica de cada um dos pontos.

Foram compilados dados de atributos funcionais das 668 espécies arbóreas levantadas no IFFSC com base nos dados levantados em campo, na literatura regional, consulta a herbário e bancos de dados específicos. Nós escolhemos atributos que estivessem relacionados com o acúmulo de biomassa nas árvores e, conseqüentemente, o armazenamento de carbono. A altura de cada indivíduo (H) e o diâmetro à altura do peito (DBH) foram obtidos dos dados de campo do IFFSC. A área foliar (LA) foi estimada a partir de medidas de folhas tomadas em herbário ou em literatura específica regional (Flora Ilustrada de Santa Catarina). Nós utilizamos a largura e o comprimento de folhas (1 a 5 folhas) para estimar a área da elipse, a qual foi utilizada como estimativa da LA. A densidade de madeira (WD) foi obtida por meio do Global Wood Density Database (Zanne et al., 2009) e complementada com literatura regional (Flora Ilustrada de Santa Catarina, Reitz 1965 – 1989 e Reis 1999 – 2011), para as espécies não registradas utilizamos os valores médios por gênero.

A partir dos atributos coletados, foi calculado o índice de riqueza funcional (FRic), que indica a eficiência com que os grupos funcionais aproveitam os recursos disponíveis no ambiente (TILMAN et al., 1996). Os índices funcionais foram calculados usando o pacote "FD" (Laliberté & Legendre, 2010) no ambiente R versão 3.2 (R Core Development Team, 2018).

## Cálculos de biomassa e estoques de carbono

Calculamos biomassa acima do solo usando a fórmula alométrica de Chave et al. (2014). A fórmula precisa como parâmetro de entrada um valor E, que é uma medida do estresse ambiental (para cada unidade amostral, recuperado em [http://chave.ups-tlse.fr/pantropical\\_allometry/readlayers.R](http://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry/readlayers.R)), diâmetro altura do peito (DBH), altura do indivíduo (H) e densidade da madeira (WD) em gramas por centímetro cúbico. A biomassa (em  $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) de cada parcela foi então calculada a partir da soma dos valores de todos os indivíduos. Para calcular o estoque de carbono acima do solo multiplicamos o valor da biomassa por 0,5 (Brown et al., 1995).

## Levantamento de dados da paisagem

Nós utilizamos o mapa de uso do solo do bioma Mata Atlântica produzido pelo Projeto MapBiomias – Coleção 3, escala 1:1.000.000, para o ano de referência de 2010 ([http://mapbiomas.org/pages/database/mapbiomas\\_collection\\_download](http://mapbiomas.org/pages/database/mapbiomas_collection_download)). As imagens, em formato raster, tiveram o sistema de informações geográficas convertido em projeção UTM para garantir cálculos precisos de área e distância. Em cada uma das 407 parcelas, nós recortamos uma janela (*buffer*) circular que representasse a paisagem do entorno, com raios de 1, 3, e 5 km (áreas de 3.141, 28.270 e 78.530  $\text{m}^2$ , respectivamente), a fim de capturar os efeitos de escala neste tipo de estudo (Jackson & Fahrig, 2015). Todas as análises geográficas foram realizadas utilizando o Sistema de Apoio à Análise de Recursos Geográficos, SIG, versão 6.4.3 (GRASS Development Team 2013) e Quantum GIS, vers. 3.6.1 (Equipe de Desenvolvimento do QGIS 2019).

Em cada recorte das 407 parcelas e nos diferentes tamanhos de *buffer*, nós extraímos métricas da paisagem que possam ter relação com a biodiversidade e com o serviço ecossistêmico de estoque de carbono, por meio do software FRAGSTAT 4.2 (Mcgarigal & Ene, 2005). Assim, para cada unidade amostral, foram obtidas a área total do fragmento, que representa a forma de ocupação de manchas e padrões de distribuição de espécies em uma paisagem (Mcgarigal & Marks, 1995), o número de fragmentos, que representa uma medida simples da extensão da subdivisão ou fragmentação dos tipos de fragmentos. (Mcgarigal & Marks, 1995), o total de borda, medida absoluta do comprimento total da borda de um

determinado tipo de fragmento, que está relacionada com a redução da qualidade do habitat no fragmento (Ewers & Didham, 2006), o índice do maior fragmento (em nível de classe), quantifica a porcentagem da área total de paisagem composta pelo maior fragmento (Mcgarigal & Cushman, 2002), o tamanho efetivo da rede, que é baseado na probabilidade de dois pontos escolhidos aleatoriamente em uma região serem conectados (Jaeger, 2000) e o índice de agregação, que leva em conta as adjacências semelhantes envolvendo a classe focal (He, DeZonia & Mladenoff, 2000). Todas as variáveis foram transformadas (logn), a fim de normalizar os dados.

### **Análise estatística**

Para evitar a colinearidade entre as variáveis, primeiro, testamos as correlações entre as variáveis preditoras Área Total, Número de Fragmentos, Total de Borda, Índice do maior Fragmento, Tamanho efetivo da Rede, Índice de Agregação e riqueza de espécies, riqueza funcional e estoques de Carbono em cada uma das distâncias avaliadas, usando os coeficientes de correlação de Pearson. Em seguida, usamos a regressão linear múltipla para avaliar os efeitos de todos os preditores simultaneamente nos diferentes recortes. O modelo completo incluiu cinco variáveis espaciais (área total, número de manchas, total de borda, tamanho Efetivo da Rede e o índice de Agregação). A seleção do modelo foi então realizada comparando todos os modelos possíveis com base no critério de informação de Akaike (AIC) e os modelos com melhor ajuste foram aqueles com os menores valores de AIC (Burnham & Anderson, 2002). No caso de vários modelos selecionados, foi utilizado um procedimento de média ponderada para cada variável preditora (Bartoń, 2016). Todas as análises foram executadas no ambiente R versão 3.2 (R Core Development Team, 2016). A comparação e a média dos modelos foram realizados usando o pacote "MuMIn" (Bartoń, 2016). Para validação dos modelos utilizamos a análise de resíduos, por meio dos quantís teóricos e o teste de (Shapiro-Wilk) Figura S1. Nós assumimos  $\alpha=0.05$  em todos os testes. Os estoques de carbono, a riqueza funcional e as variáveis preditoras da paisagem foram log-transformados antes de todas as análises.

## Resultados

### Modelo de Regressão Múltipla

Para a riqueza taxonômica, os modelos de regressão múltipla explicaram ~30% da variação no recorte de 5000 m, 16% no recorte de 1000 e 13% no recorte de 3000 m (Tabela 1). O recorte de 5000 m apresentou os modelos maior verossimilhança e os dois principais modelos selecionados incluem as variáveis área total do fragmento, índice de agregação e o tamanho efetivo da rede; nos recortes de 1000 e 3000 m os modelos selecionados apresentam as variáveis área total do fragmento, total de borda, tamanho efetivo da rede e índice de agregação (Tabela 1). Para riqueza funcional, o modelo com maior capacidade de explicação está no recorte de 3000 m, explicando ~23% da variação, e incluíam as variáveis área total do fragmento, número de fragmentos, total de borda e índice do maior fragmento; nos recortes de 1000 e 5000 m, a explicação da variação foi de (~11 a 14%), além destas variáveis estavam presentes tamanho efetivo da rede e índice de agregação (Tabela 1). Para os estoques de carbono, em todos os recortes os melhores modelos tiveram poder explicativo muito baixo ( $\leq 3\%$ ).

Considerando o valor total de importância de cada variável explicativa (Tabela 2), a área total foi a variável mais importante para riqueza taxonômica, com 0,59, no recorte de 1000 m, 0,11 em 3000 e 0,49 em 5000. O número de fragmentos individualmente exerceu pouca influência, com -0,04 em 3000m. De forma negativa, o total de borda exerceu as maiores influências sobre a diversidade taxonômica em todos os recortes, variando de -0,07 em 1000 a -0,29 em 5000. No índice que mede o tamanho efetivo da rede, o menor recorte apresentou a maior importância, com 0,22, e posteriormente 0,10 em 5000m. Para o índice de agregação, os valores de importância foram expressivos, com forte influência sobre os recortes de 1000m com 0,69 e 0,49 em 3000m. Para a riqueza funcional, área total foi mais importante nos menores recortes, entretanto, essa variação foi pequena, de 0,29 em 1000 m, à 0,22 em 5000. A variação no número de fragmentos foi negativa, com fraca influência sobre 3000 e 5000m. O total de borda influenciou negativamente a riqueza funcional, sendo mais importante no recorte de 3000m com -0,25. Por sua vez o índice do maior fragmento foi significativo para os recortes de 1000 e 3000m, com 0,17 e 0,29. Para o tamanho efetivo da rede, apenas em 1000m este foi relevante, 0,17. Por fim o índice de agregação apresentou alta importância nos recortes de 1000 e 5000m, com, 0,21 e 0,60 respectivamente.

**Tabela 1.** Seleção do modelo usando o *Akaike Information Criterion* (AIC) dos efeitos das variáveis explanatórias da paisagem sobre a riqueza taxonômica, riqueza funcional e os estoques de carbono da Floresta Atlântica, em recortes da paisagem de 1000, 3000 e 5000 m.

<b>Variável Resposta</b>	<b>Variáveis exploratórias</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>AIC</b>
	<b>1000 m</b>		
	Área Total + Total de Borda + Tamanho Efetivo da Rede	0,16	3058,49
	Área Total + Total de Borda + Tamanho Efetivo da Rede + Índice de Agregação	0,16	3059,73
	<b>3000 m</b>		
<b>Riqueza Taxonômica</b>	Área Total + Número de Fragmentos + Total de Borda + Índice de Agregação	0,13	4136,58
	Área Total + Número de Fragmentos + Total de Borda	0,12	4136,67
	<b>5000 m</b>		
	Área Total + Total de Borda	0,25	3065,32
	Área Total + Total de Borda + Tamanho Efetivo da Rede	0,26	3065,73
	<b>1000 m</b>		
	Área Total + Total de Borda + Tamanho Efetivo da Rede	0,11	4087,35
	Área Total + Total de Borda + Índice do Maior Fragmento + Tamanho Efetivo da Rede	0,11	4088,19
	<b>3000 m</b>		
<b>Riqueza Funcional</b>	Área Total + Número de Fragmentos + Total de Borda	0,23	3078,52
	Área Total + Número de Fragmentos + Total de Borda + Índice do Maior Fragmento	0,23	3079,57
	<b>5000 m</b>		
	Área Total + Total de Borda + Índice de Agregação	0,14	4130,87
	Área Total + Número de Fragmentos + Total de Borda + Índice de Agregação	0,14	4131,01
	<b>1000 m</b>		
	Total de Borda	0,02	5204,89
	Área Total + Total de Borda + Índice de Agregação	0,03	5205,59
	<b>3000 m</b>		
<b>Estoques de Carbono</b>	Total de Borda + Índice do Maior Fragmento	0,03	5270,45
	Área Total + Total de Borda	0,03	5270,48
	<b>5000 m</b>		
	Total de Borda + Tamanho Efetivo da Rede	0,03	5270,7
	Total de Borda + Índice do Maior Fragmento	0,03	5270,9

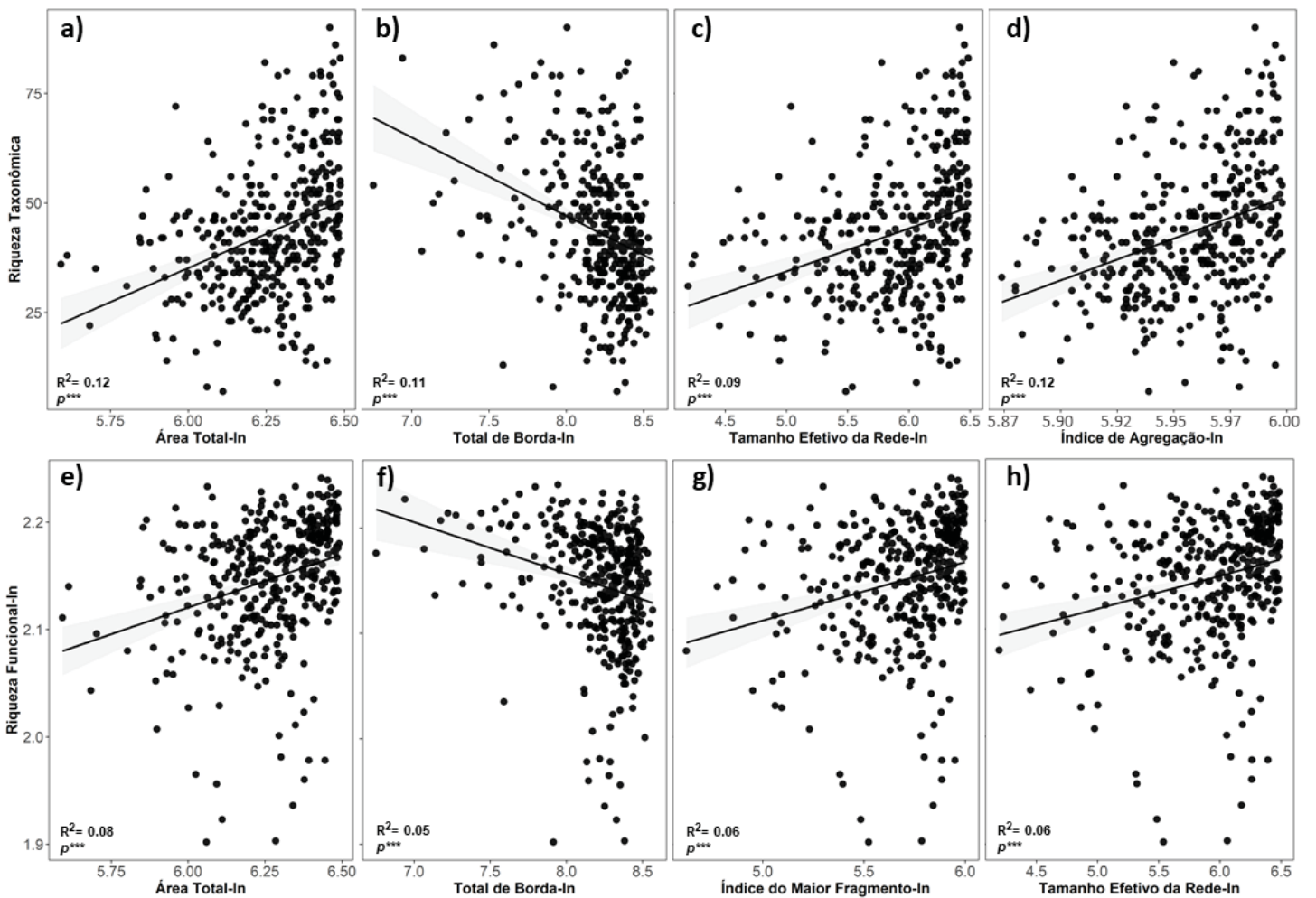
**Tabela 2.** Resultados dos modelos de regressão múltipla, mostrando o valor de importância de cada variável explicativa. Negrito indicam efeitos significativos para cada variável resposta nos recortes de 1000, 3000 e 5000 metros.

Variável Resposta	Variáveis exploratórias	1000 m	3000 m	5000 m
<b>Riqueza Taxonômica</b>	Área Total	<b>0,59</b>	<b>0,11</b>	<b>0,49</b>
	Número de Fragmentos	-0,01	<b>-0,04</b>	0,02
	Total de borda	<b>-0,07</b>	<b>-0,10</b>	<b>-0,29</b>
	Índice do maior fragmento	0,09	0,10	0,10
	Tamanho efetivo da rede	<b>0,22</b>	0,08	<b>0,10</b>
	Índice de agregação	<b>0,66</b>	<b>0,49</b>	0,16
<b>Riqueza Funcional</b>	Área Total	<b>0,29</b>	<b>0,26</b>	<b>0,22</b>
	Número de Fragmentos	-0,01	<b>-0,07</b>	<b>-0,03</b>
	Total de borda	<b>-0,03</b>	<b>-0,25</b>	<b>-0,13</b>
	Índice do maior fragmento	<b>0,17</b>	<b>0,29</b>	0,10
	Tamanho efetivo da rede	<b>0,16</b>	0,18	0,07
	Índice de agregação	<b>0,21</b>	0,27	<b>0,60</b>
<b>Estoques de Carbono</b>	Área Total	-0,37	-0,26	-0,06
	Número de Fragmentos	-0,04	-0,05	-0,11
	Total de borda	-0,06	-0,12	-0,07
	Índice do maior fragmento	-0,07	-0,20	0,27
	Tamanho efetivo da rede	0,06	0,11	-0,25
	Índice de agregação	1,73	0,51	1,11

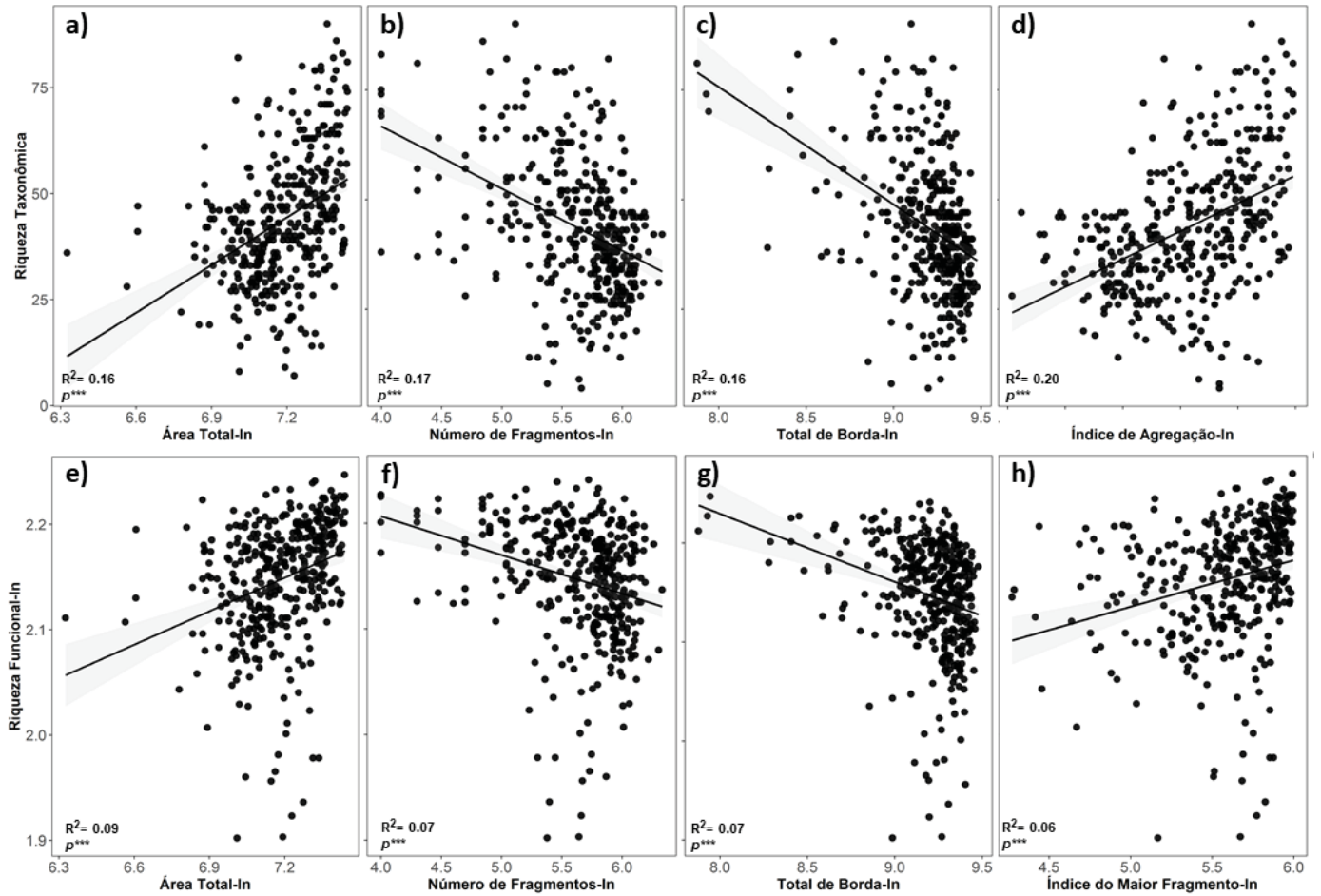
### Correlações entre riqueza taxonômica, riqueza funcional e estoques de carbono com as variáveis preditoras

As variáveis preditoras explicaram, individualmente, pouco da variação dos dados para riqueza taxonômica no recorte de 1000 (Figura 2), as correlações positivas foram estabelecidas com o índice de área total, tamanho efetivo da rede e o índice de agregação ( $R^2 \leq 0,12$ ), enquanto as correlações negativas com o total de borda ( $R^2 \leq 0,11$ ). No recorte de 3000 m, as correlações para riqueza taxonômica apresentaram valores de explicação similares, na faixa de  $R^2 \leq 0,17$ , exceto o Índice de Agregação,  $R^2 = 0,20$ ; com efeitos positivos do índice de área total e o índice de agregação, enquanto o número de fragmentos e o total de borda apresentaram relações negativas (Figura 3). Em 5000 m as correlações positivas ocorreram para área total e o tamanho efetivo da rede, e negativas para número de

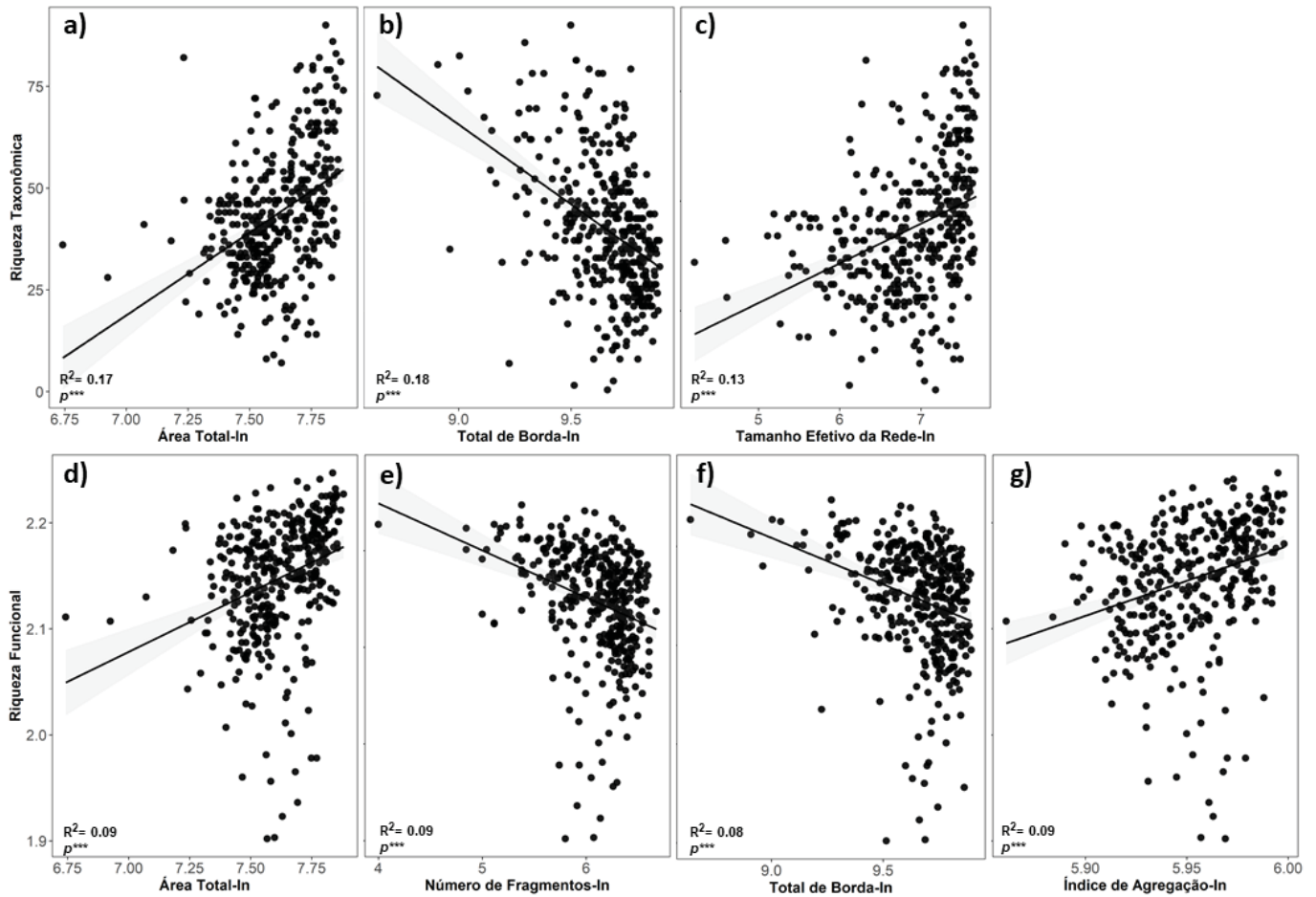
fragmentos e total de borda (Figura 4). Para a riqueza funcional, o mesmo padrão de correlações anteriores se repetiu, porém com menos força de explicação ( $R^2 \leq 0,08$ ) para área total no recorte de 1000m, e ( $R^2 \leq 0,09$ ) no recorte de 3000m. Por fim no recorte de 5000m, área total, número de fragmentos e o índice de agregação apresentaram valores de explicação ( $R^2 \leq 0,09$ ). Nenhuma relação entre as métricas de paisagem e os estoques de carbono foram significativas, mesmo nos três recortes avaliados.



**Figura 2.** Relações entre as métricas da paisagem e riqueza taxonômica e funcional, no recorte (*buffer*) de 1000 m.



**Figura 3.** Relações entre as métricas da paisagem e riqueza taxonômica e funcional, no recorte (*buffer*) de 3000 m.



**Figura 4.** Relações entre as métricas da paisagem e a riqueza taxonômica e funcional, no recorte (*buffer*) de 5000 m.

## Discussão

Nossos resultados demonstraram que a quantidade de habitat disponível na paisagem exerce as maiores influências sobre as diversidades taxonômica e funcional. Foi possível vislumbrar o quanto o fenômeno da fragmentação influencia na qualidade da biodiversidade encontrada nas florestas tropicais de Santa Catarina, pois, segundo Fahrig, (2001), a quantidade de habitat em uma paisagem pode influenciar o tamanho da comunidade e a persistência das espécies.

Tanto a riqueza taxonômica quanto a riqueza funcional apresentaram respostas às diferentes métricas da paisagem investigadas, a área total do fragmento teve um forte efeito positivo sobre as duas dimensões da diversidade, o que corrobora com os estudos sobre

fragmentação conduzidos na última década, (Achard et al., 2014; Fahrig, 2003; Fahrig, 2013; Benchimol & Peres, 2015; Holl & Aide 2011; Markl et al., 2012).

Reduções contínuas no tamanho de fragmentos de vegetação nativa podem pressionar os sistemas biológicos para um limiar de perda de habitat, dessa forma o arranjo espacial dos fragmentos na paisagem pode afetar a abundância e persistência de espécies na paisagem através do seu efeito sobre os fluxos biológicos entre manchas. Desse modo, a probabilidade de sobrevivência das populações de espécies mais sensíveis a mudanças na paisagem pode cair muito abaixo de um limiar de quantidade de habitat (Fahrig, 2001). Essas constatações coincidem com os resultados apresentados por Vibrans et al. (2019) em nível de unidades amostrais, o IFFSC registrou uma média de espécies de arbóreas de apenas 31 espécies para Floresta Estacional Decidual, 29 na Floresta Ombrófila Mista e 53 na Floresta Ombrófila Densa. Isso representa menos da metade do esperado em florestas antigas bem conservadas, três exemplos comparativos são os trabalhos de Kilca e Longhi (2011) que encontraram aproximadamente 52 espécies de árvores em um povoamento antigo de floresta estacional decidual, enquanto Jarenkow & Budke (2009) mencionaram 120 espécies em áreas antigas de floresta ombrófila mista bem conservada. Por último, Maçaneiro et al., (2016) relataram 144 espécies lenhosas em áreas bem conservadas de floresta ombrófila densa. Isso demonstra o quanto a Floresta Atlântica tem sido pressionada para limiares que ainda desconhecemos, e que podem afetar a médio e longo prazo a diversidade e as funções ecossistêmicas.

Em contrapartida, o número de fragmentos, apresentou uma fraca relação negativa com as dimensões da diversidade, mesmo nas diferentes escalas, o que denota que mesmo que se tenham muitos fragmentos florestais na paisagem, os fragmentos são geralmente grandes e próximos uns dos outros, assim, uma boa parte da paisagem permanece funcionalmente conectada, porque as espécies só precisam atravessar curtas distâncias na matriz. Conseqüentemente, tais paisagens podem ter alta disponibilidade de habitat, mesmo para espécies com capacidades de dispersão limitadas, potencialmente sustentando grandes tamanhos populacionais (Fahrig, 2003) e riqueza de espécies (Pardini et al., 2010; Martensen et al., 2012).

O índice do maior fragmento reforça os resultados relativos à importância da quantidade de área disponível para as espécies, principalmente sobre a riqueza funcional, pois a partir do momento que fragmentos maiores dominam a paisagem, as chances de coexistência de espécies que desempenham papéis similares no funcionamento do

ecossistema aumentam, o que pode implicar em uma maior redundância funcional. Assim, se uma espécie desaparecer, sua função ecológica não estará perdida, pois outras espécies podem desempenhar esta função (De Bello et al., 2013), influenciando a resiliência das comunidades (Naeem, 1998, Pillar et al., 2013).

Paralelamente, o índice de agregação, que estima o quanto os fragmentos da paisagem tem como seus vizinhos imediatos outros fragmentos (He, DeZonia & Mladenoff, 2000) apresentou resultados positivos sobre as diversidades. Esta métrica é complementar ao tamanho da área dos fragmentos e garante que espécies vizinhas imediatas de um fragmento auxiliem a manter níveis de diversidade taxonômica e funcional. Quando a perda e a fragmentação do habitat se intensificam, aumentando as distâncias entre fragmentos, o fluxo biológico (por exemplo, polinizadores e espécies de dispersores de sementes) entre fragmentos pode ser acentuadamente reduzido, aumentando o risco de isolamento e extinção de espécies (Pardini et al., 2010).

Em termos de qualidade da paisagem, o tamanho efetivo da rede é uma métrica baseada na probabilidade de dois pontos escolhidos aleatoriamente em uma região serem conectados. Quanto mais barreiras na paisagem, menor a probabilidade de os dois pontos estarem conectados e menor o tamanho efetivo da rede (Jaeger, 2000). O que visualizamos foi que na escala de 1000 metros a paisagem está bem conectada, o que parece influenciar positivamente sobre as diversidades taxonômica e funcional. Entretanto, a partir de 3000 m, essa relação passa a não acontecer, o que pode significar que à medida que aumentamos a escala, os efeitos da fragmentação aumentam, desta forma as chances de conexão entre fragmentos diminuem.

O total de borda representou a principal influência negativa sobre as dimensões da diversidade, sendo relevante nas três escalas avaliadas, visto que, aproximadamente, 72% da população brasileira está concentrada no bioma Floresta Atlântica, dessa forma, remanescentes florestais afetados pelo efeito de borda são comuns em paisagens tropicais (Haddad et al., 2015). Vários estudos mostraram que a criação de bordas pode induzir a simplificação florística e funcional de comunidades arbóreas (por exemplo, Lobo et al., 2011; Michalski, Nishi e Peres, 2007, contribuindo com o cenário apresentado por Vibrans et al. (2019), com uma expressiva redução da diversidade taxonômica e consequente diminuição na riqueza funcional nas principais fitofisionomias do estado de Santa Catarina, e potencialmente em todo sul do Brasil. As alterações microclimáticas que ocorrem nas bordas dos

remanescentes acarretam em altos índices de mortalidade em árvores de grande porte (Laurance et al., 2006; Benchimol & Peres, 2015), que por sua vez apresentam como característica principal a tolerância à sombra e a dispersão por vertebrados representando, 73% da composição de árvores de grande porte que habitam o dossel e 42% nas camadas emergentes de florestas neotropicais (Melito, 2016), levando a simplificação florística e funcional de comunidades arbóreas. Nossos modelos demonstram que o total de bordas e consequentemente sua extensão é uma das principais pressões antrópicas na paisagem. Historicamente sabe-se que estes remanescentes tratam-se de fragmentos florestais de crescimento secundário, degradados e jovens, com 56% dentro do estágio inicial a intermediário de regeneração e 44% em regeneração avançada (Vibrans et al. 2019). Embora espécies pioneiras de ciclo curto se proliferem nas bordas, geralmente são de pequeno porte e com baixa densidade de madeira (Michalski et al., 2007). Dessa forma, o potencial para o armazenamento de carbono acaba sendo limitado a médio e longo prazo, o que ocasiona no desequilíbrio em termos de biomassa causado pela mortalidade de árvores nestes locais (Laurance et al., 2000; Phillips et al., 2006). Portanto, como as árvores tolerantes à sombra são o principal componente da biomassa acima do solo (AGB) em florestas tropicais (Melito, 2016), sua perda pode afetar negativamente os estoques de carbono (Bastin et al., 2015; Fauset et al., 2015).

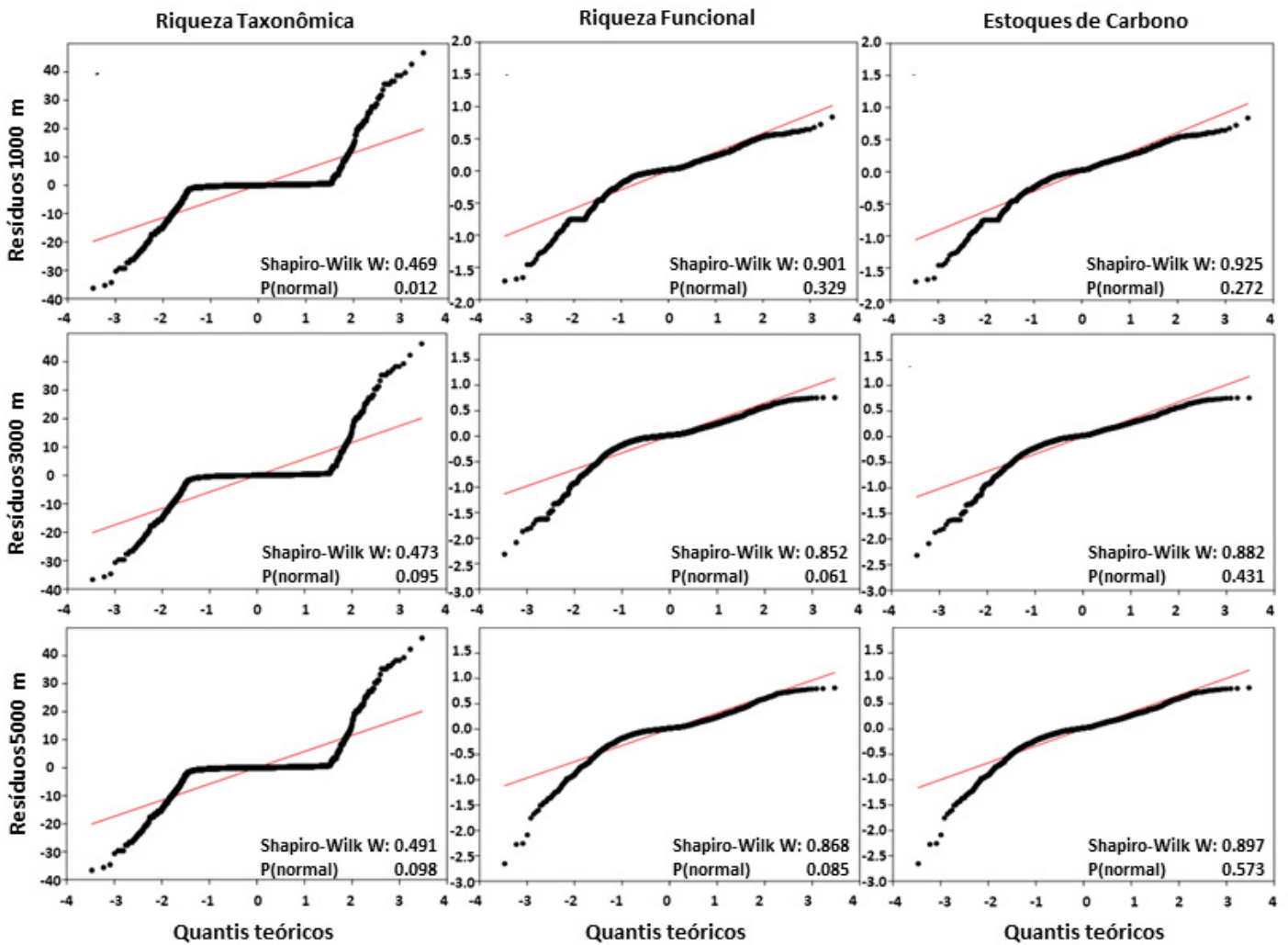
Os estoques de carbono em nosso trabalho não apresentaram relações fortes com a paisagem, sugerindo que a influência da paisagem sobre os estoques de carbono é dependente do estágio temporal em que as modificações na comunidade ocorreram (Melito et al., 2017). Em paisagens antropogênicas ou neoecossistemas cercados por uma matriz severa há uma queda acentuada na biomassa nos primeiros anos após a fragmentação da floresta, devido à mortalidade de grandes árvores tolerantes à sombra. A duração desse período de decaimento da biomassa é dependente do contexto, e pode variar entre 4 e 80 anos (Dantas de Paula, et al., 2015; Laurance et al., 1997). Esse período é condizente com as evidências apresentadas por Lisi et al., (2008), que constatou que a Floresta Atlântica de Santa Catarina tem entre 50 e 80 anos de idade, sendo predominantemente de sucessão secundária. Após a estabilização da mortalidade das espécies tolerantes à sombra, a biomassa pode ser aumentada pela proliferação de espécies pioneiras e lianas, mas insuficientemente para compensar o período de diminuição acentuada da biomassa. Outro fator importante a ser considerado é que em muitos trabalhos a área basal é utilizada como principal *proxy* para biomassa e estoques de

carbono, entretanto, espécies pioneiras e mesmo secundárias que ocorrem preponderantemente em fragmentos degradados apresentam baixos valores de densidade da madeira e a média de altura dos indivíduos também é menor, isso afeta diretamente na biomassa real presente nas florestas tropicais, dessa forma, a área basal por si só pode não ser uma das melhores variáveis resposta quando estudamos o efeito da paisagem sobre essa funcionalidade ecossistêmica.

### **Agradecimentos**

Gostaríamos de agradecer à Universidade Regional de Blumenau (FURB) e o Sistema Florestal Brasileiro por compartilhar os dados do Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina (IFFSC). À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) que forneceu bolsa para JRB; ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro a MCMM (Grant 202897/2016-3).

## Material Suplementar



**Figura S1.** Distribuição residual e quantis teóricos dos modelos de regressão múltipla para Riqueza Taxonômica, Riqueza Funcional e Estoques de Carbono nas janelas buffer de 1000 m, 3000 m, 5000 m.

## Referências

- Achard, F., Beuchle, R., Mayaux, P., Stibig, H. J., Bodart, C., Brink, A., . . . Simonetti, D. 2014. Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010. *Global Change Biology*, 20, 2540–2554.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M., Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22, 711–728.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9, 1146–1156.
- Bartoń, K. 2016. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Baptista, S.R., Rudel, T.K. 2006. A re-emerging Atlantic forest? Urbanization, industrialization and the forest transition in Santa Catarina, southern Brazil. *Environmental Conservation*, 33, 195–202.
- Bello, C., Galetti, M., Pizo, M.A., Magnago, L.F.S., Rocha, M.F., Lima, R.A.F.,... 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science*, 1, e1501105
- Benchimol, M., & Peres, C. A. 2015. Edge-mediated compositional and functional decay of tree assemblages in Amazonian forest islands after 26 years of isolation. *Journal of Ecology*, 103, 408–420.
- Benitez-Malvido, J., & Martinez-Ramos, M., 2003. Impact of Forest Fragmentation on Understory Plant Species Richness in Amazonia. *Conservation Biology*, 17, 389–400.
- Briant, G., Gond, V., Laurance S.G.W., 2010. Habitat fragmentation and the desiccation of forest canopies: A case study from eastern Amazonia. *Biological Conservation*, 143, 2763-2769.
- Brown, J.H., & Kodric-Brown, A. 1977. Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. *Ecology*, 58, 445-449.
- Brown, I.F., Martinelli, L.A., Wayt, T.W., Moreira, M.Z., Cid Ferreira, C.A & Victoria, R.L. 1995. Uncertainty in the biomass of Amazonian forest: an example from Rondônia, Brazil. *Forest Ecology Management*, 75, 175-189.
- Bonan, G.B. 2008. Forests and climate change: forcing, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320, 1444–1449.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. New York, NY: Springer-Verlag.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M.A., Chambers, JQ., Eamus, D ... & Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145, 87-99.
- Chiang, J-M., Spasojevic, M.J., Muller-Landau, H.C., Sun, I., Lin, Y., Su, S-H., et al. 2016. Functional composition drives ecosystem function through multiple mechanisms in a broadleaved subtropical forest. *Oecologia*, 182, 829–840.

- Chisholm, R. A., Muller-Landau, H. C., Abdul Rahman, K., Bebbler, D. P., Bin, Y., Bohlman, S. A., Zimmerman, J. K. 2013. Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *Journal of Ecology*, 101, 1214–1224.
- Dantas de Paula, M., Groeneveld, J., & Huth, A., 2015. Tropical forest degradation and recovery in fragmented landscapes – Simulating changes in tree community, forest hydrology and carbon balance. *Global Ecology and Conservation*, 3, 664–677.
- de Bello, F., Carmona, C. P., Mason, N. W., Sebastià, M. T., & Lepš, J. 2013. Which trait dissimilarity for functional diversity: trait means or trait overlap? *Journal of Vegetation Science*, 24, 807-819.
- Díaz, S., Hector, A., Wardle, D.A., 2009. Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. 1, 55–60.
- Díaz, S.; Lavorel, L.; de Bello, F.; Quétier, F.; Grigulis, K.; Robson, T.M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 20684-20689.
- Di Marco, M., Watson, J.E.M., Currie, D.J., Possingham, H.P., Venter, O., 2018. The extent and predictability of the biodiversity-carbon correlation. *Ecology Letters*, 21, 365–375.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation*, 100, 65–74.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 14, p. 34:487-515.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, v. 40, p. 1649-1663.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., . . . Townshend, J. R. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1, e1500052–e1500052.
- Hanski, I. 1999. Habitat Connectivity, Habitat Continuity, and Metapopulations in Dynamic Landscapes. *Oikos*. 87, 209–219.
- Hatfield, J.H., Orme, C.D.L., Banks-Leite, C., 2018. Using functional connectivity to predict potential meta-population sizes in the Brazilian Atlantic Forest, *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16, 215-220.
- He, H.S., DeZonia, B.E. & Mladenoff, D.J. 2000. An aggregation index (AI) to quantify spatial patterns of landscapes. *Landscape Ecology*, 15, 591–601.
- Hobbs, R.J., Higgs, E. & Harris, J.A., 2009. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 599–605.
- Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lau, O.L... 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology letters*, 15, 759-768.
- Holl, K.D., Aide, T.M. 2011. When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management*, 261, 1558–1563.
- Jackson, H.B., Fahrig, L. 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, 24, 52-63.

Jaeger, J.A.G. 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation, *Landscape Ecology* 15, 115–130.

Jarenkow, J.A., Budke, J.C. 2009. Floristic patterns and structure analysis of Araucaria forest remnants. p. 113-126. In: Fonseca, C.R., Souza, A.F., Leal-Zanchet, A.M., Dutra, T., Backes, A., Ganado, D., eds. *Araucaria forests: ecology, conservation and sustainable development*. Holos, Ribeirão Preto, SP, Brazil.

Kilca, V.R.; Longhi, J.S. 2011. Composition and structure of secondary forests at the southern border of the plateau. p. 53-83. In: Schumacher, M.V.; Lognhi, S.J.; Brun, E.J.; Kilca, R.V., eds. *The subtropical seasonal forest: description and ecology at the southern border of the plateau*. Pallotti, Santa Maria, RS, Brazil.

Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R... 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution*. 24, 564–571.

Laliberte, E., & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.

Laurance, W. F., Camargo, J. L. C., Luizão, R. C. C., Laurance, S. G., Pimm, S. L., Bruna, E. M., . . . Lovejoy, T. E. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144, 56–67.

Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ribeiro, J. E., Giraldo, J. P., D'Angelo, S. 2006. Rapid decay of tree community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 19010–19014.

Laurance, W. F., Delamônica, P., Laurance, S. G., Vasconcelos, H. L., & Lovejoy, T. E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404, 836.

Lindenmayer, D. B., et al. 2012. Improving biodiversity monitoring. *Austral Ecology* 37:285–294.

Lisi, C.S., Fo, M.T., Botosso, P.C., Roig, F.A., Maria, V.R.B., Ferreira-Fedele, L., Voigt, A.R.A. 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. *IAWA Journal*, 29, 189–207.

Lôbo, D., Leão, T., Melo, F. P. L., Santos, A., & Tabarelli, M., 2011. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions*, 17, 287–296.

Luo, W., Liang, J., Cazzolla Gatti, R., Zhao, X., Zhang, C., 2019. Parameterization of biodiversity-productivity relationship and its scale dependency using georeferenced tree-level data. *Journal of Ecology*, 107, 1–14.

Maçaneiro, J.P., Oliveira, L.Z., Eisenlohr, P.V., Schorn, L.A. 2016 . Paradox between species diversity and conservation: a subtropical Atlantic Forest Reserve in Brazil has similar tree species diversity to unprotected sites in the same region. *Tropical Conservation Science* 9: 1–19.

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? *Functional Ecology*, 31, 542–552.

- Markl, J.S., Schleuning, M., Forget, P.M., Jordano, P., Lambert, J.E., Traveset, A., Wright, S.J., Böhning-Gaese, K., 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation Biology*, 26, 1072–1081.
- Martensen, A.C., Ribeiro, M.C., Banks-Leite, C.; Prado, P.I., Metzger, J.P. 2012. Associations of forest cover, fragment area, and connectivity with neotropical understory bird species richness and abundance. *Conservation biology*, 26, 1100-1111.
- McGarigal, K., Marks, B. J. 1995. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. General Technical Report PNW-GTR-351. Portland, OR: USDA Forest Service. Pacific Northwest Research Station.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications*, 12, 335-345
- Mcgarigal, K.; Ene, E.; FRAGSTATS: a spatial pattern analysis program for categorical map. version 4.2, 2005.
- MEA, 2005. Millenium Ecosystem Assessment.  
<https://www.millenniumassessment.org/en/index.html> (acessado 05 06 2019).
- Melito, M. 2016. Effects of forest fragmentation on biomass in Tropical forests. São Paulo, Brasil: Universidade de São Paulo. 126 pp.
- Melito, M., Metzger, J.P., de Oliveira, A.A., 2017. Landscape-level effects on aboveground biomass of tropical forests: A conceptual framework. *Global Change Biology*, 24, 597–607.
- Michalski, F., Nishi, I., & Peres, C. A., 2007. Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 39, 691–701.
- Morse, N.B., Pellissier, P.A., Cianciola, E.N., Brereton, R.L., Sullivan, M.M., Shonka, N.K., Wheeler, T.B., and McDowell, W.H., 2014. Novel ecosystems in the Anthropocene: a revision of the novel ecosystem concept for pragmatic applications. *Ecology and Society*, 19, 12.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability *Conservation Biology*, 12, 39-45.
- Padilha, P.T., Santos-Junior, R., Custódio, S.Z., et al. 2015 Comunidade epifítica vascular do Parque Estadual da Serra Furada, sul de Santa Catarina, Brasil. *Ciência e Natura*, 37, 64-78.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Hayes, D. 2011. A large and persistent carbon sink in the world’s forests. *Science*, 333, 988–993.
- Pandolfo, C., Braga, H., Silva-Junior, V., Massignam, A., Pereira, E., Thome, V., Valci, F., 2002. Atlas climatológico digital do Estado de Santa Catarina. EPAGRI, Florianópolis/SC.
- Paris Agreement, 2015. Annex to UNFCCC Draft Decision COP21. Adoption of the Paris Agreement (FCCC/CP/2015/L.9/Rev.1).
- Pardini, R., Bueno, A. A., Gardner, T. A., Prado, P. I., & Metzger, J. P. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: Regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS ONE*, 5, e13666.

- Pereira, J.A.A., Oliveira-Filho, A.T., Eisenlohr, P.V., Miranda, P.L.S., Lemos Filho, J.P. 2015. Human impacts affect tree community features of 20 forest fragments of a vanishing neotropical hotspot. *Environmental Management*, 55, 296–307.
- Pillar, V.D., Blanco, C.C., Müller, S.C., et al. 2013. Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 24, 963-974.
- Poorter, L.; van der Sande, M. T.; Arets, E. J. M. M.; Ascarrunz, N.; Enquist, B. J.; Finegan, B.; Licona, J.C.; Martínez-Ramos, M.; Mazzei, L.; Meave, J.A.; Muñoz, et al. 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 1423-1434.
- Pütz, S.; Groeneveld, J.; Alves, L.F.; Metzger, J.P.; Huth, A. 2011. Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: A modelling study for Brazilian Atlantic forests. *Ecological Modelling*, 222, 1986-1997.
- Pütz, S.; Groeneveld, J.; Henle, K.; Knogge, C.; Martensen, A.C.; Metz, M.; Metzger, J.P.; Ribeiro, M.C.; Paula, M.D.; Huth, A. 2014. Long-term carbon loss in fragmented Neotropical forests. *Nature communications*, 5, 5037.
- Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Ponzoni, F.J.; Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142, 1141-1153.
- Reitz, R. 1965. Collection plan. In: Reitz, R., ed. *Illustrated Flora of Santa Catarina. Plano de coleção. Flora Ilustrada de Santa Catarina. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, SC, Brazil.*
- SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica, período de 2017 a 2018.
- Tabarelli, M., & Gascon, C. (2005). Lessons from fragmentation research: Improving management and policy guidelines for biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 19, 734–739.
- Tilman, D., Reich, P.B., Isbell, F., 2012. Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 109, 10394–10397.
- Tilman, D. 1996. Biodiversity: Population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77, n. 2, 350-363.
- Vibrans, A. C., Mcroberts, R. E., Moser, P., Nicoletti, A. L. 2013. Using satellite image-based maps and ground inventory data to estimate the area of the remaining Atlantic forest in the Brazilian state of Santa Catarina. *Remote Sensing of Environment*, 130, 87–95.
- Vibrans, A.C., Sevegnani, L., Uhlmann, A., Schorn, L.A., Sobral, M., Gasper, A.L., Lingner, D.V., Brogni, E., Klemz, G., Godoy, M.B. & Verdi, M. 2011. Structure of mixed ombrophylous forests with *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) under external stress in Southern Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 59: 1371-1387.
- Vibrans, A.C., Sevegnani, L., Lingner, D.V., Gasper, A.L.d, Sabbagh, S., 2010. Inventário florístico florestal de Santa Catarina (IFFSC): aspectos metodológicos e operacionais. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 30, 291-302.
- Vibrans, A. C., et al. 2018 Insights from a large-scale inventory in the southern Brazilian Atlantic Forest. *Scientia Agricola*, 77, e20180036.

Werneck, M. S., Sobral, M. E. G., Rocha, C. T. V., Landau, E.C., Stehmann, J. R. 2011. Distribution and endemism of angiosperms in the Atlantic Forest. *Natureza e Conservação*, 9, 188-193.

Wrege, M., Steinmetz, S., Reisser-Junior, C., Almeida, I., 2011. Atlas Climático da Região Sul do Brasil: estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Embrapa Clima Temperado/Embrapa Florestas, Pelotas,RS/Colombo,PR.

Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C. & Chave, J. 2009. Data from: towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repository. Available at: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.234> (acesso 15 November 2016).

## CONCLUSÕES GERAIS

A Floresta Atlântica apresenta extraordinária biodiversidade resultante de uma combinação de fatores agindo em diferentes escalas espaciais e temporais. Exploramos as relações entre a diversidade, paisagem e a funcionalidade ecossistêmica de armazenamento de biomassa e consequente estoques de carbono, ao longo da Floresta Atlântica do estado de Santa Catarina, e desvelamos fatores diretos e indiretos até então pouco compreendidos em diferentes tipos florestais e escalas da paisagem.

Demonstramos no capítulo 1 que o armazenamento da biomassa da Floresta Atlântica é condicionado principalmente pela diversidade taxonômica, de forma predominante em todo o estado, assim como individualmente nos três tipos florestais. Isso reflete o processo de sucessão que acontece a longo prazo, estruturando as comunidades, implicando em um *pool* de espécies biodiverso, com atributos conservativos, explicando a atuação conjunta da complementaridade de nicho e do efeito de massa. A falta de relação mais forte da diversidade funcional com a biomassa pode estar refletindo a necessidade de medir outros atributos que não puderam ser explorados, tais como a área foliar específica, concentração de nitrogênio foliar e teor de fósforo no solo.

Entendemos que mudanças finas promovidas pela isothermalidade que refletem as oscilações de temperatura tem efeito direto sobre a biomassa. A instabilidade de temperatura pode ser restritiva e ao mesmo tempo favorecer a diversidade. Restritiva por limitar a composição das espécies que toleram ambos limites. Favorecer a diversidade por manter a coexistência de espécies que tolerem tal variação, mas que tenham seus ótimos de temperatura em posições extremas desse gradiente. Mesmo que a precipitação anual não tenha sido um preditor em todos os modelos, compreendemos a importância deste na Floresta Estacional Decidual, e descobrimos que a disponibilidade de água representada pelo potencial de evapotranspiração exerce um forte efeito sobre a biomassa em ampla escala, evidenciando que o funcionamento da floresta pode ser sensível às mudanças climáticas. Dessa forma, é importante ficar atento a este fino balanço promovido pela isothermalidade e a disponibilidade de água, pois com as mudanças climáticas os limiares de tolerância das espécies podem ser ultrapassados, o que pode eliminar gradualmente as espécies promovendo uma homogeneização biótica da Floresta Atlântica.

No segundo capítulo compreendemos como a paisagem afeta os estoques de carbono, e as diversidades taxonômica e funcional ao longo da Floresta Atlântica. Concluímos que à medida que a quantidade habitat disponível na paisagem aumenta, as diversidades taxonômica e funcional aumentam. A qualidade da matriz circundante tem influência sobre as diversidades, pois detectamos que, indiretamente, por meio do índice de agregação e do tamanho efetivo da rede, que fragmentos que possuem como vizinhos diretos outros fragmentos, mantêm uma rede conectiva, permitindo o fluxo biológico entre as áreas. Antagonicamente, o efeito de borda é um determinante negativo nos fragmentos florestais, pois promovem mudanças microclimáticas nas bordas que alteram sensivelmente a estrutura e composição das comunidades. Aparentemente, os estoques de carbono não respondem as características da paisagem, entretanto, este pode ser conduzido em função de fatores temporais e da resiliência das florestas tropicais após eventos de degradação e fragmentação. Por fim, o trabalho traz evidências claras da relação entre diversidade-carbono em escalas regionais e tipologias florestais, e demonstra que para se manter níveis elevados de biodiversidade é necessário quantidade e qualidade de habitat. Desta forma, estratégias de conservação centradas em diversidade poderão abrigar ecossistemas com altos valores de biomassa e carbono.

## REFERÊNCIAS

- Achard, F., Beuchle, R., Mayaux, P., Stibig, H. J., Bodart, C., Brink, A., . . . Simonetti, D. (2014). Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010. *Global Change Biology*, 20, 2540–2554.
- Ali, A., Yan, E.-R., Chang, S. X., Cheng, J.-Y., & Liu, X.-Y. (2017). Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests. *Science of The Total Environment*, 574, 654–662.
- Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., ... Fischer, M. (2015). Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology Letters*, 18(8), 834–843.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M., Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22, 711–728.
- Alves, L.F., Vieira, S. A., Scaranello, M. A., Camargo, P. B.; Santos, F. A. M., Joly, C. A., Martinelli, L.A. (2010). Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management*, 260, 679-691.
- Asner, G. P., Rudel, T. K., Aide, T. M., Defries, R., Emerson, R. A (2009). Contemporary Assessment of Change in Humid Tropical Forests. *Conservation Biology*, 23, 1386-139.
- Austin, M. P.; Smith, T. M. (1989). A new model for the continuum concept. *Vegetation*, 83, 35–47
- Baccini, A., Goetz, S.J., Walker, W.S., Laporte, N.T., Sun, M., Sulla-Menashe, D., Hackler, J., Beck, P.S.A., Dubayah, R., Friedl, M.A., Samanta, S. & Houghton, R.A. (2012) Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nature Climate Change*, 2, 182–185.
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Laurance, W. F., Pitman, N. C. A., Almeida, S., Arroyo, L., ... Lloyd, J. (2009). Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? *Biogeosciences*, 6, 297–307.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9, 1146–1156.
- Baptista, S.R., Rudel, T.K. (2006). A re-emerging Atlantic forest? Urbanization, industrialization and the forest transition in Santa Catarina, southern Brazil. *Environmental Conservation*, 33, 195–202.
- Barlow, J., Gardner, T. A., Lees, A. C., Parry, L., Peres, C. A. (2012). How pristine are tropical forests? An ecological perspective on the pre-Columbian human footprint in Amazonia and implications for contemporary conservation. *Biological Conservation*, 151, 45-49.
- Bartoń, K. (2016). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Beer, C., Reichstein, M., Tomelleri, E. et al. (2010). Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. *Science*, 329, 834–838.

- Behling, H. (2002). South and southeast Brazilian grassland during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177, 19-27.
- Bello, C., Galetti, M., Pizo, M.A., Magnago, L.F.S., Rocha, M.F., Lima, R.A.F.,... (2015). Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science*, 1, e1501105.
- Benchimol, M., & Peres, C. A. (2015). Edge-mediated compositional and functional decay of tree assemblages in Amazonian forest islands after 26 years of isolation. *Journal of Ecology*, 103, 408–420.
- Benitez-Malvido, J., & Martinez-Ramos, M., (2003). Impact of Forest Fragmentation on Understory Plant Species Richness in Amazonia. *Conservation Biology*, 17, 389–400.
- Bergamin, R. S., Duarte, L. S., Marcilio-Silva, V., Seger, G.D.S., Liebsch, D., Marques, M. C. M. (2015). Compilation of woody species occurring in the Brazilian Atlantic Forest complex. *Frontiers of Biogeography*, v.7, n.2.
- Boerner, R. E. J. (2006). Unraveling the Gordian Knot: Interactions among vegetation, topography, and soil properties in the central and southern Appalachians. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 133, 321–361.
- Bonan, G.B. (2008). Forests and climate change: forcing, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320, 1444– 1449.
- Briant, G., Gond, V., Laurance S.G.W., (2010). Habitat fragmentation and the desiccation of forest canopies: A case study from eastern Amazonia. *Biological Conservation*, 143, 2763-2769.
- Brienen, R. J. W. et al. (2015). Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* 519, 344–348.
- Brown, I.F., Martinelli, L.A., Wayt, T.W., Moreira, M.Z., Cid Ferreira, C.A & Victoria, R.L. (1995). Uncertainty in the biomass of Amazonian forest: an example from Rondônia, Brazil. *Forest Ecology Management*, 75, 175-189.
- Brown, J.H., & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. *Ecology*, 58, 445-449.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. New York, NY: Springer-Verlag.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., et al. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67.
- Cardinale, B.J., K. Nelson, and M.A. Palmer. (2000). Linking species diversity to the functioning of ecosystems: On the importance of environmental context. *OIKOS*, 91, 175–183.
- Chao, A., Gotelli, N. J; Hsieh, T. C; Elizabeth, L. S; Ma, K. H; Colwell, R. K; Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67.
- Chapin Iii, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L. et al. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-242.
- Chave, J. et al. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20, 3177–3190.

- Chave, J., Condit, R., Lao, S., Caspersen, J.P., Foster, R.B. & Hubbell, S.P. (2003). Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *Journal of Ecology*, 91, 240–252.
- Chazdon, R. (2016). Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances*, 333(6045), 988–993.
- Chiang, J. M., Spasojevic, M. J., Muller-Landau, H. C., Sun, I. F., Lin, Y., Sus, S. H., ... McEwan, R. W. (2016). Functional composition drives ecosystem function through multiple mechanisms in a broadleaved subtropical forest. *Oecologia*, 182, 829–840.
- Chisholm, R. A., Muller-Landau, H. C., Abdul Rahman, K., Bebber, D. P., Bin, Y., Bohlman, S. A., Zimmerman, J. K. (2013). Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *Journal of Ecology*, 101, 1214–1224.
- Clark, D. B. & Clark, D. A. (2000). Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137, 185–198.
- Cochrane, M. A. (2003). Fire science for rainforests. *Nature*, 421, 913–919.
- Conti, G. & Díaz, S. (2013) Plant functional diversity and carbon storage – an empirical test in semi-arid ecosystems. *Journal of Ecology*, 101, 18–28.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garniel, E., Díaz, S., Buchmann, N. et al. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Austral Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Cornwell, W., Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87, 1465–1471.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Dănescu, A., Albrecht, A. T., & Bauhus, J. (2016). Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia*, 182, 1–15.
- Dantas de Paula, M., Groeneveld, J., & Huth, A., (2015). Tropical forest degradation and recovery in fragmented landscapes – Simulating changes in tree community, forest hydrology and carbon balance. *Global Ecology and Conservation*, 3, 664–677.
- de Bello, F., Carmona, C. P., Mason, N. W., Sebastià, M. T., & Lepš, J. (2013). Which trait dissimilarity for functional diversity: trait means or trait overlap? *Journal of Vegetation Science*, 24, 807–819.
- Devaraju, N., Bala, G., & Modak, A. (2015). Effects of large-scale deforestation on precipitation in the monsoon regions: Remote versus local effects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 3257–3262.
- Di Marco, M., Watson, J.E.M., Currie, D.J., Possingham, H.P., Venter, O. (2018). The extent and predictability of the biodiversity-carbon correlation. *Ecology Letters*, 21, 365–375.
- Dial, R. J., Nadkarni, N., & Jewell, C. D. (2011). Canopy structure in a 650-year Douglas-fir chronosequence in western Washington: Distribution of canopy elements and open space. *Forest Science*, 57, 309–319.

- Dial, R., Bloodworth, B., Lee, A., Boyne, P., & Heys, J. (2004). The distribution of free space and its relation to canopy composition at six forest sites. *Forest Science*, 50, 312–325.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2011). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(8), 646–655.
- Díaz, S., Hector, A., Wardle, D.A., (2009). Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 1, 55–60.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 20684–20689.
- Díaz, S., Quétier, F., Cáceres, D. M., Trainor, S. F., Pérez-Harguindeguy, N., Bret-Harte, M. S., ... Poorter, L. (2011). Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 895–902.
- Díaz, S.; Lavorel, L.; de Bello, F.; Quétier, F.; Grigulis, K.; Robson, T.M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 20684–20689.
- Dimitrakopoulos, P. G., & Schmid, B. (2004). Biodiversity effects increase linearly with biotope space. *Ecology Letters*, 7, 574–583.
- Edwards, D. P., Tobias, J. A., Sheil, D., Meijaard, E., Laurance, W. F. (2014). Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 29, 511–520.
- Ellis, E. C. Kaplan, J. O., Fuller, D. Q., Vavrus, S., Goldewijk, K. K., Verburg, P. H. (2013). Used planet: a global history. *Proceedings National Academy Science*. 110, 7978–7985.
- Fahey, R. T., Fotis, A. T., & Woods, K. D. (2015). Quantifying canopy complexity and effects on productivity and resilience in late successional hemlock-hardwood forests. *Ecological Applications*, 25, 834–847.
- Fahrig, L. (2001). How much habitat is enough? *Biological Conservation*, 100, 65–74.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 14, p. 34:487–515.
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, v. 40, p. 1649–1663.
- FAO, Global Forest Resources Assessment (2010). FAO Forestry Paper No. 163. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Fauset, S., Johnson, M. O., Gloor, M., Baker, T. R., Monteagudo M, A., Brienen, R. J. W., ... Phillips, O. L. (2015). Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature Communications*, 6, 6857.
- Fernandes, C. R. Floresta Atlântica: Reserva da Biosfera. 20 ed. Curitiba: Tempo Integral. (2003).
- Finegan, B., Peña-Claros, M., Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M.S., Carreño- Rocabado, G., Casanoves, F., Díaz, S., ... Lourens, P., (2015). Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses hypotheses. *Journal of Ecology*. 103, 191–201.

- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R. et al. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309, 570–574.
- Galindo-Leal, C., Câmara, I.G. (2003). Atlantic Forest hotspot status: an overview. In: Galindo-Leal, C., Câmara, I.G. (Eds.), *The Atlantic Forest of South America. Biodiversity Status, Threats and Outlook*. Island Press, Washington. 3–11.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., ... Toussaint, J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637
- Gasper, A.L., Uhlmann, A., Vibrans, A.C., Sevegnani, L., Meyer, L., (2012). Grupos florísticos da Floresta Estacional Decidual em Santa Catarina. In: Vibrans, A.C., Sevegnani, L., Gasper, A.L., Lingner, D.V. (Eds.), *Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina, Vol. II, Floresta Estacional Decidual*. Edifurb, Blumenau. 125-136
- Gibbs, H. K., Ruesch, A. S., Achard, F., Clayton, M. K., Holmgren, P., Ramankutty, N., Foley, J.A. (2010). Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 16732-16737.
- Giehl, E. L. H., Jarenkow, J. A. (2012). Niche conservatism and the differences in species richness at the transition of tropical and subtropical climates in South America. *Ecography*, 35, 933-943.
- Graham, A.E., Mulkey, S.S., Kitajima, K., Phillips, N.G. & Wright, S.J. (2003). Cloud cover limits net CO<sub>2</sub> uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 100, 572–576.
- Grime, J. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Groombridge, B., Jenkins, M.D. (2003). *World Atlas of Biodiversity: earth's living resources in the 21st century*, UNEP-WCMC, p-300.
- Gross, K., Cardinale, B.J., Fox, J.W., Gonzalez, A., Loreau, M., Polley, H.W., Reich, P.B., Van Ruijven, J. (2014). Species Richness and the Temporal Stability of Biomass Production: A New Analysis of Recent Biodiversity Experiments. *American Naturalist*, 183, 1–12.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., . . . Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1, e1500052–e1500052.
- Hanski, I. (1999). Habitat Connectivity, Habitat Continuity, and Metapopulations in Dynamic Landscapes. *Oikos*. 87, 209–219.
- Hardiman, B. S., Bohrer, G., Gough, C. M., Vogel, C. S., & Curtis, P. S. (2011). The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. *Ecology*, 92, 1818–1827.
- Hardiman, B. S., Gough, C. M., Halperin, A., Hofmeister, K. L., Nave, L. E., Bohrer, G., & Curtis, P. S. (2013). Maintaining high rates of carbon storage in old forests: A mechanism linking canopy structure to forest function. *Forest Ecology and Management*, 298, 111–119.
- Harris NL, Brown S, Hagen SC et al. (2012). Baseline map of carbon emissions from deforestation in tropical regions. *Science*, 336, 1573–1576.

Hatfield, J.H., Orme, C.D.L., Banks-Leite, C., (2018). Using functional connectivity to predict potential meta-population sizes in the Brazilian Atlantic Forest, *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16, 215-220.

He, H.S., DeZonia, B.E. & Mladenoff, D.J. (2000). An aggregation index (AI) to quantify spatial patterns of landscapes. *Landscape Ecology*, 15, 591–601.

Heck, K.L., van Belle, G. & Simberloff, D. (1975). Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology* 56, 1459–1461.

Hector, A., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Spehn, E.M., Wacker, L., Weilenmann, M., Bazeley-White, E., et al. (2007). Biodiversity and ecosystem functioning: Reconciling the results of experimental and observational studies. *Functional Ecology*, 21, 998–1002.

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005) Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.

Hobbs, R.J., Higgs, E. & Harris, J.A., (2009). Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 599–605.

Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lau, O.L... (2012). Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology letters*, 15, 759-768.

Holl, K.D., Aide, T.M. (2011). When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management*, 261, 1558–1563.

Hooper, D. U., Chapin Iii, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., et al. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3-35.

IPCC, (2012). Managing the risks of extreme events and disasters to advance Climate Change adaptation. A special report of working groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Field, C.B., Barros, V., Stocker, T.F., Qin, D., Dokken, D.J., Ebi, K.L., Mastrandrea, M.D., Mach, K.J., Plattner, G.-K. Allen, S.K., Tignor, M., Midgley, P.M., (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge, UK, New York, NY, USA, 582pp.

Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W. S., Reich, P. B., ... Loreau, M. (2011). High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477(7363), 199–202.

Jackson, H.B., Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, 24, 52-63.

Jaeger, J.A.G. (2000). Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation, *Landscape Ecology* 15, 115–130.

Jarenkow, J.A., Budke, J.C. (2009). Floristic patterns and structure analysis of Araucaria forest remnants. p. 113-126. In: Fonseca, C.R., Souza, A.F., Leal-Zanchet, A.M., Dutra, T., Backes, A., Ganado, D., eds. *Araucaria forests: ecology, conservation and sustainable development*. Holos, Ribeirão Preto, SP, Brazil.

Jucker, T., Bouriaud, O., & Coomes, D. A. (2015). Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed species forests. *Functional Ecology*, 29, 1078–1086.

- Kilca, V.R.; Longhi, J.S. (2011). Composition and structure of secondary forests at the southern border of the plateau. p. 53-83. In: Schumacher, M.V.; Lognhi, S.J.; Brun, E.J.; Kilca, R.V., eds. The subtropical seasonal forest: description and ecology at the southern border of the plateau. Pallotti, Santa Maria, RS, Brazil.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F. (2006). World Map of the Koppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Z.* 15, 259e263.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R... (2009). Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution.* 24, 564–571.
- Labillardiere, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Lasky, J.R., Uriarte, M., Boukili, V.K., Erickson, D.L., John Kress, W., Chazdon, R.L., (2014). The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession. *Ecology Letters* 17, 1158–1167.
- Laurance W.F., Carolina, D., Rendeiro, J., et al. (2012). Biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature*, 489, 290–294.
- Laurance W.F., Goosem M., Laurance S.G.W. (2009). Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 659-669.
- Laurance, W. F., Camargo, J. L. C., Luizão, R. C. C., Laurance, S. G., Pimm, S. L., Bruna, E. M., . . . Lovejoy, T. E. (2011). The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144, 56–67.
- Laurance, W. F., Delamônica, P., Laurance, S. G., Vasconcelos, H. L., & Lovejoy, T. E. (2000). Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404, 836.
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ribeiro, J. E., Giraldo, J. P., D'Angelo, S. (2006). Rapid decay of tree community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 19010–19014.
- Laurance, W.F. (2002). Hyper-dynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science*, 13, 595-602.
- Lavorel S. & Garnier E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plants traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545-556.
- Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N. S. G. Williams, D. Garden, J. Dorrough, S. Berman, F. Quétier, A. Thebault and A. Bonis (2008). Assessing functional diversity in the field - methodology matters! *Functional Ecology* 22:134-147.
- Law, R., Illian, J.B., Burslem, D.F.R.P., Gratzner, G., Gunatilleke, C.V.S. & Gunatilleke, I.A.U.N. (2009). Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology*, 97, 616–628.
- Leite, P. F.; Klein, R. M. Vegetação. In: INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. (Ed.). *Geografia do Brasil: Região Sul*. Rio de Janeiro, 2,113-150, (1990).
- Lewis, S. L., & Maslin, M. A. (2015). Defining the Anthropocene. *Nature*, 519, 171–180.

- Lewis, S. L., Edwards, D. P., Galbraith, D. (2015). Increasing human dominance of tropical forests. *Science*, 349, 827-832.
- Lindenmayer, D. B., et al. (2012). Improving biodiversity monitoring. *Austral Ecology* 37:285–294.
- Lira, P. K., Tambosi, L. R., Ewers, R. M., & Paul, J. (2012). Forest Ecology and Management Land-use and land-cover change in Atlantic Forest landscapes. *Forest Ecology and Management*, 278, 80–89.
- Lisi, C.S., Fo, M.T., Botosso, P.C., Roig, F.A., Maria, V.R.B., Ferreira-Fedeles, L., Voigt, A.R.A. (2008). Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. *IAWA Journal*, 29, 189–207.
- Lôbo, D., Leão, T., Melo, F. P. L., Santos, A., & Tabarelli, M. (2011). Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions*, 17, 287–296.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Paz, H., Perez-Garcia, E.A., Romero-Perez, I.E., Tauro, A. & Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94, 1211–1216.
- Loreau, M. & Hector A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72–76.
- Luo, W., Liang, J., Cazzolla Gatti, R., Zhao, X., Zhang, C. (2019). Parameterization of biodiversity-productivity relationship and its scale dependency using georeferenced tree-level data. *Journal of Ecology*, 107, 1–14.
- Lutz, J. A., Furniss, T. J., Johnson, D. J., Davies, S. J., Allen, D., Alonso, A., ... Zimmerman, J. K. (2018). Global importance of large-diameter trees. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 849–864.
- Maçaneiro, J.P., Oliveira, L.Z., Eisenlohr, P.V., Schorn, L.A. (2016). Paradox between species diversity and conservation: a subtropical Atlantic Forest Reserve in Brazil has similar tree species diversity to unprotected sites in the same region. *Tropical Conservation Science* 9: 1–19.
- 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? *Functional Ecology*, 31, 542–552.
- Malhi, Y., Baker, T.R., Phillips, O.L. et al. (2004). The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology*, 10, 563–591.
- Marcilio-Silva, V., & Marques, M. C. M. (2017). New paradigms for Atlantic Forest agriculture and conservation. *Biodiversity*, 18, 201–205.
- Markl, J.S., Schleuning, M., Forget, P.M., Jordano, P., Lambert, J.E., Traveset, A., Wright, S.J., Böhning-Gaese, K. (2012). Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation Biology*. 26, 1072–1081.
- Martensen, A.C., Ribeiro, M.C., Banks-Leite, C.; Prado, P.I., Metzger, J.P. (2012). Associations of forest cover, fragment area, and connectivity with neotropical understory bird species richness and abundance. *Conservation biology*, 26, 1100-1111.
- McGarigal, K., Cushman, S.A. (2002). Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications*, 12, 335-345

- McGarigal, K., Marks, B. J. (1995). FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. General Technical Report PNW-GTR-351. Portland, OR: USDA Forest Service. Pacific Northwest Research Station.
- Mcgarigal, K.; Ene, E. (2005). FRAGSTATS: a spatial pattern analysis program for categorical map. version 4.2.
- Melito, M. (2016). Effects of forest fragmentation on biomass in Tropical forests. São Paulo, Brasil: Universidade de São Paulo. 126 pp.
- Melito, M., Metzger, J.P., de Oliveira, A.A., (2017). Landscape-level effects on aboveground biomass of tropical forests: A conceptual framework. *Global Change Biology*, 24, 597–607.
- Mercer, B. (2015). Tropical Forests: A Review. International Sustainability Unit, London, 153p.
- Michalski, F., Nishi, I., & Peres, C. A. (2007). Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 39, 691–701.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis, World Resources Institute, Washington, DC.
- Morellato, L.P.C.; Haddad, C.F.B. (2000). Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 32, 786-792.
- Morse, N.B., Pellissier, P.A., Cianciola, E.N., Brereton, R.L., Sullivan, M.M., Shonka, N.K., Wheeler, T.B., and McDowell, W.H. (2014). Novel ecosystems in the Anthropocene: a revision of the novel ecosystem concept for pragmatic applications. *Ecology and Society*, 19, 12.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Moullot, D. (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867–876.
- Murphy, S. J., Audino, L. D., Whitacre, J., Eck, J. L., Wenzel, J. W., Queenborough, S. A., & Comita, L. S. (2015). Species associations structured by environment and land- use history promote beta- diversity in a temperate forest. *Ecology*, 96, 705–715.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A., Kent, J., (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Nachtergaele, F., van Velthuisen, H., Verelst, L. & Wiberg, D. (2012). Harmonized world soil database version 1.2. FAO, Rome and IIASA, Laxenburg, Austria.
- Naeem, S. (1998). Species redundancy and ecosystem reliability *Conservation Biology*, 12, 39-45.
- Naeem, S., Chapin, F.S., Constanza, R., Ehrlich, P.R., Golley, F.B., Hooper, D.U., Lawton, J.H., O’neill, R. V, Mooney, H.A., Sala, O.E., Symstad, A.J., Tilman, D. (1999). Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. *Ecology*, 1–13.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, R., O’Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2014). Package vegan: Community ecology package. R package version 2.2-0. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/> (accessed 20 November 2016).
- Oliveira-Filho, A.T.; Fontes, M.A.L. (2000). Patterns of floristic differentiation among atlantic forests in Southeastern Brazil and influence of climate. *Biotropica*, 32, 793-810.

- Padilha, P.T., Santos-Junior, R., Custódio, S.Z., et al. (2015). Comunidade epifítica vascular do Parque Estadual da Serra Furada, sul de Santa Catarina, Brasil. *Ciência e Natura*, 37, 64-78.
- Paine, C.E.T., Amisshah, L., Auge, H., Baraloto, C., Baruffol, M., Bourland, N. et al. (2015). Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. *Journal of Ecology*, 103, 978–989.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988–993.
- Pandolfo, C., Braga, H., Silva-Junior, V., Massignam, A., Pereira, E., Thome, V., Valci, F. (2002). Atlas climatológico digital do Estado de Santa Catarina. EPAGRI, Florianópolis/SC.
- Paquette, A., & Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: From temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 170–180.
- Pardini, R., Bueno, A. A., Gardner, T. A., Prado, P. I., & Metzger, J. P. (2010). Beyond the fragmentation threshold hypothesis: Regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS ONE*, 5, e13666.
- Paris Agreement. (2015). Annex to UNFCCC Draft Decision COP21. Adoption of the Paris Agreement (FCCC/CP/2015/L.9/Rev.1).
- Pereira, J.A.A., Oliveira-Filho, A.T., Eisenlohr, P.V., Miranda, P.L.S., Lemos Filho, J.P. (2015). Human impacts affect tree community features of 20 forest fragments of a vanishing neotropical hotspot. *Environmental Management*, 55, 296–307.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741-758.
- Petchey, O.L. (2004). On the statistical significance of functional diversity. *Functional Ecology*, 18(2), 297-303.
- Pillar, V.D., Blanco, C.C., Müller, S.C., et al. (2013). Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 24, 963-974.
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T. M., Zambrano, A. M. A., Balvanera, P., Becknell, J. M., ... Uriarte, M. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530, 211–214.
- Poorter, L., van der Sande, M. T., Thompson, J., Arets, E. J. M. M., Alarcon, A., Alvarez-Sanchez, J., ... Penha-Claros, M. (2015). Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 1314–1328.
- Poorter, L.; van der Sande, M. T.; Arets, E. J. M. M.; Ascarrunz, N.; Enquist, B. J.; Finegan, B.; Licona, J.C.; Martínez-Ramos, M.; Mazzei, L.; Meave, J.A.; Muñoz, et al. (2017). Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 1423-1434.
- Potapov, P., Yaroshenko, A., Turubanova, S., Dubinin, M., Laestadius, L., et al. (2008). Mapping the World's Intact Forest Landscapes by Remote Sensing. *Ecology and Society*, 13, 51.
- Prado-Junior, J.A., Schiavini, I., Vale, V.S., Arantes, C.S., van der Sande, M.T., Lohbeck, M., and Poorter, L. (2016). Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. *Journal of Ecology*, 104, 817–827.

- Pütz, S.; Groeneveld, J.; Alves, L.F.; Metzger, J.P.; Huth, A. (2011). Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: A modelling study for Brazilian Atlantic forests. *Ecological Modelling*, 222, 1986-1997.
- Pütz, S.; Groeneveld, J.; Henle, K.; Knogge, C.; Martensen, A.C.; Metz, M.; Metzger, J.P.; Ribeiro, M.C.; Paula, M.D.; Huth, A. (2014). Long-term carbon loss in fragmented Neotropical forests. *Nature communications*, 5, 5037.
- Quesada, C.A., Phillips, O.L., Schwarz, M., Czimczik, C.I., Baker, T.R., Patino, S. et al. (2012). Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, 9, 2203–2246.
- Quijas, S., Schmid, B., Balvanera, P. (2010). Plant diversity enhances provision of ecosystem services: A new synthesis. *Basic and Applied Ecology*, 11, 582–593.
- Reitz, R. (1965). Collection plan. In: Reitz, R., ed. *Illustrated Flora of Santa Catarina*. Plano de coleção. *Flora Ilustrada de Santa Catarina*. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, SC, Brazil.
- Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Ponzoni, F.J.; Hirota, M.M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142, 1141-1153.
- Ricotta, C., Avena, G. & Chiarucci, A. (2005). Quantifying the effects of nutrient addition on the taxonomic distinctness of serpentine vegetation. *Plant Ecology*, 179(1), 21-29.
- Ruiz-Benito, P., Gómez-Aparicio, L., Paquette, A., Messier, C., Kattge, J., Zavala, M. (2014). Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Global Ecology and Biogeography* 23, 311–322.
- Sakschewski, B., Von Bloh, W., Boit, A., Poorter, L., et al. (2016). Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. *Nature Climate Change*, 6, 1032–1036.
- Shen, Y., Yu, S., Lian, J., Shen, H., Cao, H., Lu, H., & Ye, W. (2016). Tree aboveground carbon storage correlates with environmental gradients and functional diversity in a tropical forest. *Scientific Reports*, 1–10.
- SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica, período de 2015 a 2016, 2017
- SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica, período de 2017 a 2018.
- Spa, E., Forest, N., & Republic, S. (2014). Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010, 2010, 2540–2554.
- Spasojevic, M.J. & Suding, K.N. (2012) Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology*, 100, 652–661.
- Spracklen, D. V., Arnold, S. R., & Taylor C. M. (2012). Observations of increased tropical rainfall preceded by air passage over forests, *Nature*, 489, 282–285.
- Stephenson, N. L., Das, A. J., Condit, R., Russo, S. E., Baker, P. J., Beckman, N. G., ... Zavala, M. A. (2014). Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 507, 90–93.

- Sullivan, M. J. P., Talbot, J., Lewis, S. L., Phillips, O. L., Qie, L., Begne, S. K., ... Zemagho, L. (2017). Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. *Scientific Reports*, 1–12.
- Tabarelli, M., & Gascon, C. (2005). Lessons from fragmentation research: Improving management and policy guidelines for biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 19, 734–739.
- Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80, 1455–1474.
- Tilman, D. (1996). Biodiversity: Population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77, n. 2, 350–363.
- Tilman, D. (2004). Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(30), 10854–10861.
- Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471–493.
- Tilman, D., Reich, P.B., Isbell, F. (2012). Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 109, 10394–10397.
- Trabucco, A. & Zomer, R.J. (2010). Global Soil Water Balance Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at: <http://www.cgiar-csi.org/data/climate>.
- UNFCCC (United Nations Framework Convention on Climate Change). (2007). *Uniting on Climate. A guide to the Climate Change Convention and the Kyoto Protocol*, Bonn, Germany. URL: [http://unfccc.int/resource/docs/publications/unitingonclimate\\_eng.pdf](http://unfccc.int/resource/docs/publications/unitingonclimate_eng.pdf).
- Van der Sande, M. T., Arets, E. J. M. M., Penha-Claros, M., Hoosbeek, M.R., Caceres-Siani, Y., van der Hout, P., & Poorter, L. (2017). Soil fertility and species traits, but not diversity, drive productivity and bio-mass stocks in a Guyanese tropical rainforest. *Functional Ecology*, 32, 461–474.
- Van Dyke, F. (2008). *Conservation Biology Foundations, Concepts, Applications*. Springer, Netherlands.
- Veloso, H., Rangel-Filho, A., Lima, J. (1992). *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.
- Vibrans, A. C., Mcroberts, R. E., Moser, P., Nicoletti, A. L. (2013). Using satellite image-based maps and ground inventory data to estimate the area of the remaining Atlantic forest in the Brazilian state of Santa Catarina. *Remote Sensing of Environment*, 130, 87–95.
- Vibrans, A. C.; Gasper, A. L. de ; Moser, P. ; Oliveira, L. Z. ; Lingner, D.V. ; Sevegnani, L. (2019). Insights from a large-scale inventory in the Southern Brazilian Atlantic Forest. *Scientia Agrícola*, 77, 1–12.
- Vibrans, A.C., Sevegnani, L., Lingner, D.V., Gasper, A.L.d, Sabbagh, S. (2010). Inventário florístico florestal de Santa Catarina (IFFSC): aspectos metodológicos e operacionais. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 30, 291–302.
- Vibrans, A.C., Sevegnani, L., Uhlmann, A., Schorn, L.A., Sobral, M., Gasper, A.L., Lingner, D.V., Brogni, E., Klemz, G., Godoy, M.B. & Verdi, M. (2011). Structure of mixed ombrophylous forests with

- Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) under external stress in Southern Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 59: 1371-1387.
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Vira, B., Wildburger, C., Mansourian, S. (2015). *Forests, Trees and Landscapes for Food Security and Nutrition. A Global Assessment Report*. IUFRO, Vienna.
- Webb, C.O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156(1), 145-155.
- Werneck, M. S., Sobral, M. E. G., Rocha, C. T. V., Landau, E.C., Stehmann, J. R. (2011). Distribution and endemism of angiosperms in the Atlantic Forest. *Natureza e Conservação*, 9, 188-193.
- Westoby, M., & Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(5), 261-268.
- Whittaker, R. J. et al. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*. 28, 453–470.
- Willig, M. R. et al. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34, 273–309.
- Wrege, M., Steinmetz, S., Reisser-Junior, C., Almeida, I. (2011). *Atlas Climático da Região Sul do Brasil: estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul*. Embrapa Clima Temperado/Embrapa Florestas, Pelotas,RS/Colombo,PR.
- Wright, J. S., Kitajima, J., Kraft, N. J. B., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., ... Zanne, A. E. (2010). Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91, 3664–3674.
- Wu, X., Wang, X., Tang, Z., Shen, Z., Zheng, C., Xia, X., & Fang, J. (2015). The relationship between species richness and biomass changes from boreal to subtropical forests in China. *Ecography*, 38, 602–613.
- Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C. & Chave, J. (2009). Data from: towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repository. Available at: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.234> (accessed 15 November 2016).
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., (2015). Individual size inequality links forest diversity and aboveground biomass. *Journal of Ecology*. 103, 1245–1252.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Reich, B.P. (2012). Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*. 100, 742–749.