

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

CILMAR ANTÔNIO DALMASO

ESTRUTURA E DEMOGRAFIA DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS DA MATA  
ATLÂNTICA: EFEITOS DO ESPAÇO, DO TEMPO E DO AMBIENTE

CURITIBA

2019

CILMAR ANTÔNIO DALMASO

ESTRUTURA E DEMOGRAFIA DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS DA MATA  
ATLÂNTICA: EFEITOS DO ESPAÇO, DO TEMPO E DO AMBIENTE

Tese apresentada, como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Engenharia Florestal, ao Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, Setor de Ciências Agrárias, da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Renato Marques  
Coorientadores: Dra. Marcia Cristina Mendes Marques e Dr. Pedro Higuchi

CURITIBA

2019

Ficha catalográfica elaborada pela  
Biblioteca de Ciências Florestais e da Madeira - UFPR

Dalmaso, Cilmar Antônio

Estrutura e demografia de florestas secundárias da Mata Atlântica:  
efeitos do espaço, do tempo e do ambiente. - Curitiba, 2019.

119 f. : il.

Orientador: Prof. Dr. Renato Marques

Coorientadores: Profa. Dra. Márcia Cristina Mendes Marques

Prof. Dr. Pedro Higuchi

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências  
Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal. Defesa:  
Curitiba, 23/09/2019. Área de concentração: Conservação da Natureza.

1. Mata Atlântica – Brasil, Sul. 2. Sucessão ecológica. 3. Serapilheira. 4.  
Florestas – Brasil, Sul. 5. Ecologia florestal. 6. Teses. I. Marques, Renato. II.  
Marques, Márcia Cristina Mendes. III. Higuchi, Pedro. IV. Universidade  
Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias. V. Título.

CDD – 634.9

CDU – 634.0.182.2(816)

Bibliotecária: Berenice Rodrigues Ferreira – CRB 9/1160



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SETOR DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ENGENHARIA  
FLORESTAL - 40001016015P0

## TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ENGENHARIA FLORESTAL da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **CILMAR ANTÔNIO DALMASO** intitulada: **ESTRUTURA E DEMOGRAFIA DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS DA MATA ATLÂNTICA: EFEITOS DO ESPAÇO, DO TEMPO E DO AMBIENTE.**, sob orientação do Prof. Dr. RENATO 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, 23 de Setembro de 2019.



RENATO MARQUES  
Presidente da Banca Examinadora



ROMAN CARLOS RIOS  
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)



VICTOR PEREIRA ZWIENER  
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)



KELLY GERONAZZO MARTINS  
Avaliador Externo (AUTÔNOMO)



AFONSO FIGUEIREDO FILHO  
Avaliador Interno (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

## **AGRADECIMENTOS**

Ao Programa de Pós-graduação em Engenharia Florestal da Universidade Federal do Paraná, pela oportunidade e apoio para tornar este estudo possível e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) pelo apoio com recursos de bolsa por meio do processo 1497765.

À Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS) e ao Instituto Earthwatch por disponibilizar recursos durante a pesquisa de campo.

Ao orientador Professor Dr. Renato Marques pela contribuição na minha formação, orientação constante e compromisso durante todo o período do doutorado.

Aos coorientadores deste trabalho, Professora Dra. Marcia C. M. Marques e Professor Dr. Pedro Higuchi, pelo apoio, revisões, comentários e sugestões durante o processo de elaboração e execução desta pesquisa.

Ao amigo Vinicius Costa Cysneiros pelo auxílio durante o processo de coleta dos dados de campo.

À Banca Examinadora por aceitar o convite para participar da avaliação deste trabalho.

À minha família pelo apoio e compreensão de minha ausência, à minha companheira Luzia Bucco Coelho, aos meus pais, minhas irmãs e sobrinhos.

Gostaria de agradecer especialmente aos amigos Jonas Eduardo Bianchin, Carolina Benghi, Hilbert Blum, Fabiana M. Silveira, Cristine G. Donha, Francihele C. Müller, Elaine V. Oliva, Everaldo dos Santos, Thiago Woiciechowski e Kelly G. Martins pela recepção acolhedora e compartilhamento de trabalho no Laboratório de Biogeoquímica.

Ao Laboratório de Ecologia Vegetal (LEV) e às pessoas que frequentam esse espaço, de alguns dos quais tive a companhia agradável durante dias no campo: Daniele Moraes, Ricardo Camargo, Gabriel De La Torre, Elivane Capellesso, Marcia L. Malanotte e Tiago Malucelli.

Aos amigos Ederlan Magri, Amanda Johann e Heloisa Favero, Angelita Bazotti, Marco Tulio, Amanda Pires, Manuela e Nayara Julião pelo apoio permanente e pelos momentos de descontração, alegria e convivência.

Há ainda um número significativo de pessoas, eventos e instituições que contribuíram durante esta “caminhada”. Se seus nomes não foram aqui mencionados, isso não significa esquecimento e deixo a todos meu agradecimento mais especial.

Sobre a importância de não apenas se assimilar conhecimento, mas ter a disposição para questioná-lo, ser imaginativo e, como vários desajustados e rebeldes de todas as eras, pensar diferente.

**(Leonardo da Vinci / Walter Isaacson; tradução André Czarnobai. – 1. Ed. – Rio de Janeiro: Intrínseca, 2017, SINOPSE)**

### **As Árvores**

*As árvores são fáceis de achar  
Ficam plantadas no chão  
Mamam do sol pelas folhas  
E pela terra  
Também bebem água  
Cantam no vento  
E recebem a chuva de galhos abertos  
Há as que dão frutas  
E as que dão frutos  
As de copa larga  
E as que habitam esquilos  
As que chovem depois da chuva  
As cabeludas, as mais jovens mudas  
As árvores ficam paradas  
Uma a uma enfileiradas  
Na alameda  
Crescem pra cima como as pessoas  
Mas nunca se deitam  
O céu aceita  
Crescem como as pessoas  
Mas não são soltas nos passos  
São maiores, mas  
Ocupam menos espaço  
Árvore da vida...*

**Menezes Jorge Lima  
Augusto Nora Antunes Filho Arnaldo**

## RESUMO

Este estudo teve como objetivo geral compreender a estrutura e demografia de assembleias de árvores em áreas secundárias de Floresta Ombrófila Densa Submontana, em paisagem pouco transformada no sul do Brasil. Para tal, foram selecionadas seis porções de florestas secundárias de um hectare cada (100 m x 100 m) em processo de regeneração natural, variando em idade desde o último distúrbio (25, 60, 75, 90 e mais de 100 anos). Todos os indivíduos arbóreos com diâmetro (DAP)  $\geq 5$  cm foram mensurados em relação ao diâmetro e estimados em relação à altura, identificados e demarcados pela localização por meio de coordenadas cartesianas e com plaquetas metálicas fixadas ao caule. As árvores foram avaliadas inicialmente em 2007 e, em 2017, reavaliadas para registrar a mortalidade, medir e identificar ingressos e remedir as sobreviventes. Com base na leitura e análise desse banco de dados da vegetação e de variáveis ambientais (atributos químicos do solo: C orgânico; pH; P; K; Na; Ca; Mg; Al; Cu; Fe; Mn e Zn, quantidade de serapilheira acumulada e declividade), esta tese foi estruturada em três capítulos na forma de artigos. No primeiro capítulo, foi investigada a estrutura espacial e temporal da diversidade e dinâmica demográfica ao longo do gradiente sucessional, analisando-se a direcionalidade, a dimensão e a variabilidade das mudanças. Os resultados demonstram diferentes aspectos da sucessão secundária em uma floresta tropical hiperdiversificada e servem de referência para avaliação e monitoramento de ações de restauração e manejo local. No segundo capítulo, investigam-se possíveis fatores preditores na dinâmica demográfica, utilizando o ordenamento das taxas como resposta em uma árvore de regressão. As taxas de dinâmica foram mais bem preditas pela estrutura arbórea e pela quantidade média de serapilheira acumulada. As evidências da relação entre a serapilheira acumulada e a produtividade apresentam-se promissoras. No terceiro capítulo, foram quantificadas as mudanças temporais na composição de espécies e analisados possíveis fatores preditores da perda e do ganho de espécies. Para explorar a variabilidade espacial, foram comparados dois delineamentos de subdivisão de parcelas: QD: cada parcela de dimensões 100 m x 100 m foi dividida em 25 quadrículas de 20 m x 20 m gerando um total de 150 subparcelas; CC: as subparcelas foram delineadas com um círculo concêntrico de 10 metros de raio no entorno de cada árvore avaliada em 2007, gerando um enredo de 10.628 subparcelas. A dissimilaridade temporal em uma década foi afetada pela idade pós-perturbação e a proporção de perda de espécie foi maior que o ganho para a assembleia e para todas as florestas com idades pós-perturbação  $\geq 60$  anos. A taxa de perda local de espécie foi predita pela declividade, enquanto a taxa de ganho de espécie foi predita pela ordenação das variáveis da estrutura, pela quantidade de serapilheira acumulada e pela declividade. O delineamento CC mostrou potencialidade para identificar áreas maiores com mudanças significativas e gerou um ganho de previsão para a perda de espécies, além de mais fatores e interações preditivas de ganho de espécies.

**Palavras-chave:** estudos ecológicos de longa duração, conservação da biodiversidade, dinâmica florestal, parcelas subdivididas, diversidade beta temporal.

## ABSTRACT

The objective of this work was to understand the structure and demography of tree assemblages in secondary areas of Dense Submontane Rainforest, in a landscape that has not been much transformed in southern Brazil. For this purpose, six portions of secondary forests, of one hectare each (100 m x 100 m), were selected in the process of natural regeneration, varying in age since the last disturbance (25, 60, 75, 90 and over 100 years). All arboreal individuals with diameter (DBH)  $\geq 5$  cm were measured according to diameter and estimated in relation to height, identified and demarcated by location, using cartesian coordinate and metal platelets attached to the stem. The trees were initially evaluated in 2007 and, in 2017 re-evaluated to record mortality, measure and identify recruitment and remeasure survivors. Based on the reading and analysis of this vegetation and environmental variables database (chemical attributes of the soil: organic C; pH; P; K; Na; Ca; Mg; Al; Cu; Fe; Mn and Zn; accumulated quantity of plant litter and slope), this thesis was structured in three chapters. In the first chapter, the spatial and temporal structure of diversity and demographic dynamics was investigated along the successional gradient, analyzing the directionality, the dimension and the variability of the changes. The results demonstrate different aspects of secondary succession in a hyper-diversified tropical forest and serve as a reference for the evaluation and monitoring of restoration and local management actions. In the second chapter, possible predictive factors in demographic dynamics were investigated, using the ordering of rates as a response in a regression tree. The dynamics rates were better predicted by the tree structure and the average amount of accumulated plant litter. Evidence of the relationship between accumulated litterfall and productivity is promising. In the third chapter, the temporal changes in the composition of tree species were quantified, and possible predictive factors of species loss and gain were analyzed. To explore the spatial variability, we compared two sample designs with different plots subdivisions: QD: each plot was divided into 25 squares of 20 m x 20 m generating a total of 150 subplots; CC: the subplots were outlined with a concentric circle of 10 meters in radius around each tree evaluated in 2007, generating a plot of 10,628 subplots. The temporal dissimilarity in a decade was affected by the post-disturbance age and the proportion of species loss was greater than the gain for the assembly and for all forests aged post-disturbance  $\geq 60$  years. The rate of local species loss was predicted by the slope, while the rate of species gain was predicted by the ordering of the structure variables, the amount of litterfall accumulated, and the slope. The CC design demonstrated the potential to identify larger areas with significant changes and generated a forecast gain for species loss, in addition to more factors and predictive interactions of species gain.

**Keywords:** long-term ecological studies, biodiversity conservation, forest dynamics, subdivided plots, beta temporal diversity.



## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - Localização das áreas amostrais (florestas) com diferentes idades (25, 60, 75, 90 e com mais de 100 anos), em zona de ocorrência da Floresta Ombrófila Densa Submontana em Antonina, Paraná, Brasil. .... 17

Figure 2 - Species richness (A to F), Shannon alpha diversity index (G to L), abundance (M to R) and basal area (S to X) in 2007 and 2017 of six stand ages (25, 60, 75, 90, 100A, and 100B) of secondary forests in southern Brazil. Boxplots represent the medians and quartiles with the lower and upper limits. .... 37

Figure 3 - Demography rates of six stand ages (25, 60, 75, 90, 100A, and 100B) of secondary forests in southern Brazil. A: mortality rate; B: recruitment rate; C: turnover of abundance; D: loss rate in basal area; E: gain rate in basal area; F: turnover of basal area. AB = Abundance; BA = Basal area. .... 40

Figure 4 - Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination of the species occurring in six stand ages (25, 60, 75, 90, 100A, and 100B) during two study years (2007 and 2017) in secondary forests in southern Brazil. .... 42

Figure 5 - Multivariate homogeneity of groups dispersions (variances) and comparison between groups with Tukey's 'Honest Significant Difference' method. .... 42

Figure 6 - Multiple-site dissimilarities accounting for the components of beta spatial diversity, turnover ( $\beta_{sim}$ ), nestedness ( $\beta_{sne}$ ), and the sum of both values ( $\beta_{sor}$ ) in six stand ages (25, 60, 75, 90, 100A, and 100B), and two study years (2007 and 2017) in secondary forests in southern Brazil. Values with the same letter (for different stands) did not differ significantly by the Fisher's test using Bonferroni correction with  $p < 0.05$ . .... 44

Figure 7 - Temporal changes over ten-years in community composition according to the components of beta diversity, turnover ( $\beta_{sim}$ ), nestedness ( $\beta_{sne}$ ), and the sum of both values ( $\beta_{sor}$ ), in six stand ages (25, 60, 75, 90, 100A, and 100B) in secondary forests in southern Brazil. A scale break is on the y-axis of the Stand-100A (E) to improve representation of data. Values with the same letter (for different stands) did not differ significantly by the Fisher's test using Bonferroni correction with  $p < 0.05$ . 45

Figura 8 - Scree plot do valor de inércia de cada componente da PCA e o valor determinado pela distribuição de broken stick para as taxas de dinâmica (A) atributos químicos na profundidades de 0-5 cm (B); 5-10 cm (C); 10-20 cm (D), para os parâmetros da estrutura arbórea (E) e padrões espaciais (F). .... 63

Figura 9 - Gráficos de ordenação de Análise de Componentes Principais (PCA) para florestas com seis idades (Grupos) pós-perturbação (Floresta-25, Floresta-60, Floresta-75, Floresta-90, Floresta-100A e Floresta-100B). A: taxas de dinâmica; B: atributos químicos do solo na profundidade de 0 a 5 cm; C: atributos químicos do solo na profundidade de 5 a 10 cm; D: atributos químicos do solo na profundidade de 10 a 20 cm de profundidade; E: parâmetros estruturais; F: padrões espaciais. .... 68

Figura 10 - Árvore de regressão do eixo principal de ordenação das taxas demográficas (*boxplots*) em função da quantidade de serapilheira acumulada (Serapilheira.Ac) e do eixo principal da ordenação da estrutura florestal (Estrutura). Nós finais (Nó 2; Nó 4 e Nó 5) indicam o número de observações (n). *Boxplots* representam as medianas e quartis com os limites inferior e superior dos valores da ordenação das taxas de dinâmica em cada grupo. Letras diferentes nos *boxplots* indicam diferença significativa ( $p < 0,05$ ) de acordo com o teste de Kruskal-Wallis. 69

Figura 11 - Análise exploratória das taxas de dinâmica da comunidade arbórea (Dim1\_TAXAS: principal componente da PCA das taxas de dinâmica; Dim1\_Estrutura: principal componente da PCA da estrutura arbórea; SERAP\_AC: serapilheira acumulada; ROTAT.N: taxa de rotatividade em abundância; ROTAT.AB: taxa de rotatividade em área basal; TX.PERDA.AB: taxa de perda em área basal; TX.MORT: taxa de mortalidade; TX.GANHO.AB: taxa de ganho de área basal; TX.RECR: taxa de recrutamento; e das variáveis explicativas (AB: área basal; ALTURA\_máx: altura máxima; DAP\_máx: diâmetro máximo;) em seis florestas com idades distintas (25, 60, 75, 90, 100A e 100B). A diagonal representa histogramas que indicam a distribuição das parcelas em classes de valores. A diagonal superior representa a correlação e a significância das relações entre as taxas (\*\*\*) = 0,001; \*\* = 0,01; \* = 0,05). A diagonal inferior representa gráficos de dispersão da relação entre as taxas e variáveis. ....70

Figura 12 - Grupos formados pela árvore de regressão (nós finais: Nó 5 = azul; Nó 4 = amarelo; Nó 2 = verde) em florestas com seis idades pós-perturbação (A: 25, B: 60, C: 75, D: 90, E: 100A e F: 100B), destacando-se as diferenças de declividade. ....72

Figura 13 - Comparação entre os nós finais formados pela árvore de regressão quanto às variações observadas para: taxa de rotatividade em abundância (A), taxa de rotatividade em área basal (B), DAP máximo (C), área Basal (D), altura máxima (E) e serapilheira acumulada (F). *Boxplots* representam as medianas e quartis com os limites inferior e superior. Letras diferentes nos *boxplots* indicam diferença significativa ( $p < 0,05$ ) de acordo com o teste de Kruskal-Wallis. ....73

Figura 14 - Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) destacando os grupos (nós finais) formados pela árvore de regressão. ....74

Figura 15 - Representação dos dois delineamentos utilizados. A: Subparcelas em quadrículas (QD: 20 m x 20 m) e; B: Subparcelas concêntricas (CC: raio de 10 m). 86

Figura 16 - Áreas com mudanças significativas na diversidade beta temporal total para o delineamento QD (A: Floresta-25; B: Floresta-60; C: Floresta-75; D: Floresta-90; E: Floresta-100A; F: Floresta-100B) e para o delineamento CC (G: Floresta-25; H: Floresta-60; I: Floresta-75; J: Floresta-90; K: Floresta-100A; L: Floresta-100B) em florestas secundárias no sul do Brasil. ....90

Figura 17 - Scree plot do valor de inércia e o valor determinado pela distribuição de broken stick de cada componente da PCA para os atributos químicos do solo na profundidades de 0 a 5 cm (QD: A; CC: E); 5 a 10 cm (QD: B; CC: F); 10 a 20 cm (QD: C; CC: G) e para os parâmetros da estrutura arbórea (QD: D; CC: H) em florestas secundárias no sul do Brasil.....91

Figura 18 - Ordenação por análise de componentes principais (PCA) das possíveis variáveis preditoras. QD: atributos químicos do solo na profundidade de 0 a 5 cm (A); 5 a 10 cm (B); 10 a 20 cm (C) e estrutura arbórea (D). CC: Para as mesmas variáveis, respectivamente: atributos químicos do solo na profundidade de 0 a 5 cm (E); 5 a 10 cm (F); 10 a 20 cm (G) e estrutura arbórea (H) em florestas secundárias no sul do Brasil. ....92

Figura 19 - Árvore de regressão para predição da perda (A) e do ganho (B) de espécie em uma década em florestas secundárias no sul do Brasil com o delineamento QD. ....94

Figura 20 - Árvore de regressão para predição da perda de espécie em uma década em florestas secundárias no sul do Brasil com o delineamento CC.....95

Figura 21 - Árvore de regressão para predição do ganho de espécie em uma década em florestas secundárias no sul do Brasil com o delineamento CC.....96

## LISTA DE TABELAS

Table 1 - Demography of secondary forests in southern Brazil. AB = Abundance; BA = Basal area. ....	36
Table 2 - Two-way ANOVA with permutations for the effects of stand age and study year on species richness and structural parameters (abundance, basal area). Signif. codes * is $p < 0.05$ ; *** is $p < 0.001$ . ....	38
Tabela 3 - Características das parcelas florestais: idade, classe de solo, coordenadas geográficas (latitude e longitude) e elevação. ....	59
Tabela 4 - Peso e índice KMO referente à ordenação por PCA das possíveis variáveis preditoras. ....	64
Tabela 5 - Valores médios e desvio padrão das variáveis respostas (Y) e das possíveis variáveis explicativas em sete matrizes (X1, X2, X3, X4, X5, X6 e X7), em florestas secundárias com seis idades (25, 60, 75, 90, 100A e 100B) no Sul do Brasil. Y1) Mudança temporal por taxa de mortalidade (TX.MORT), taxa de recrutamento (TX.RECR), taxa de rotatividade em número de árvores (ROTAT.N), taxa de perda em área basal (TX.PERDA.AB), taxa de ganho de área basal (TX.GANHOS.AB) e taxa de rotatividade em área basal (ROTAT.AB); X1) Estrutura florestal no ano de 2007, atributos químicos do solo na profundidade de 0 a 5 cm; X2) Atributos químicos do solo na profundidade de 5 a 10 cm; X3), Atributos químicos do solo na profundidade de 5 a 10 cm; X4) Atributos químicos do solo na profundidade de 10 a 20 cm; X4) Estrutura florestal no ano de 2007; X5) Padrão espacial (Função K de Ripley) no ano de 2007 em diferentes escalas (1 a 25m); X6) Declividade em graus; X7) Quantidade de serapilheira acumulada. ....	65
Tabela 6 - Valores médios para a diversidade beta temporal (TBI) e respectivas proporções de perda e de ganho de espécies para o delineamento em quadrículas em florestas secundárias no sul do Brasil. ....	89
Tabela 7 - Valores médios para a diversidade beta temporal (TBI) e respectivas proporções de perda e de ganho de espécies para o delineamento com círculos concêntricos em florestas secundárias no sul do Brasil. ....	90
Tabela 8 - Peso e índice KMO referente à ordenação por PCA das possíveis variáveis preditoras da perda e do ganho de espécies em florestas secundárias no sul do Brasil. ....	93

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	13
JUSTIFICATIVA .....	15
OBJETIVOS GERAIS .....	15
METODOLOGIA GERAL .....	16
ESTRUTURA DA TESE .....	21
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	23
1 <b>CAPÍTULO 1 – SPATIAL AND TEMPORAL STRUCTURE OF DIVERSITY AND DEMOGRAPHIC DYNAMICS ALONG A SUCCESSIONAL GRADIENT OF TROPICAL FORESTS IN SOUTHERN BRAZIL</b> .....	28
<b>ABSTRACT</b> .....	28
1.1 <b>INTRODUCTION</b> .....	29
1.2 <b>MATERIALS AND METHODS</b> .....	32
1.2.1   Study area and sample design .....	32
1.2.2   Data collection .....	33
1.2.3   Demographic rates .....	33
1.2.4   Analysis .....	34
1.3 <b>RESULTS</b> .....	35
1.3.1   General stand structure and species richness .....	35
1.3.2   Demographic rates .....	39
1.3.3   Species composition .....	41
1.3.4 $\beta$ diversity between stand ages and study years .....	43
1.4 <b>DISCUSSION</b> .....	46
<b>REFERENCES</b> .....	50
2 <b>CAPÍTULO 2 - ESTRUTURA FLORESTAL E SERAPILHEIRA ACUMULADA PREDIZEM A VELOCIDADE DA DINÂMICA DEMOGRÁFICA EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS DA MATA ATLÂNTICA</b> .....	56
<b>RESUMO</b> .....	56
2.1 <b>INTRODUÇÃO</b> .....	58
2.2 <b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	59
2.2.1   Área de estudo e desenho amostral .....	59
2.2.2   Coleta de dados .....	60

2.2.3	Análise e processamento .....	60
2.3	RESULTADOS .....	63
2.4	DISCUSSÃO .....	74
2.5	CONCLUSÕES.....	77
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>78</b>
3	<b>CAPÍTULO 3 – MUDANÇAS NA COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES E PREDITORES DA PERDA E DO GANHO DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS DA MATA ATLÂNTICA NO SUL DO BRASIL .....</b>	<b>81</b>
	<b>RESUMO.....</b>	<b>81</b>
3.1	INTRODUÇÃO.....	83
3.2	MATERIAIS E MÉTODOS.....	84
3.2.1	Área de estudo e delineamento amostral .....	84
3.2.2	Coleta de dados.....	86
3.2.3	Análise de dados .....	87
3.3	RESULTADOS .....	88
3.4	DISCUSSÃO .....	96
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>100</b>
	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS E RECOMENDAÇÕES .....</b>	<b>105</b>
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>107</b>
	<b>APÊNDICE A .....</b>	<b>117</b>
	<b>APÊNDICE B .....</b>	<b>118</b>
	<b>APÊNDICE C .....</b>	<b>119</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

Embora as florestas primárias sejam insubstituíveis para sustentar a biodiversidade tropical (GIBSON et al., 2011), as florestas secundárias podem atenuar o processo de perda de espécies, tendo potencial de constituir importantes reservatórios de biodiversidade (CHAZDON et al., 2009). Além disso, as florestas secundárias, que ocupam uma proporção crescente de cobertura florestal, têm valores para a manutenção da biodiversidade e fornecimento de serviços ecossistêmicos cada vez mais reconhecidos (BROOK; BRADSHAW, 2006; CHAZDON; COE, 1999; FERRAZ et al., 2014; FOLEY et al., 2007; GARDNER et al., 2007; LAURANCE, 2007).

A intervenção humana altera a vegetação desde a gestão local do uso da terra até a introdução de espécies exóticas e mudanças climáticas (WORTHY, SWENSON, 2019; ZWIENER et al., 2018), sendo que a compreensão das taxas de recuperação de florestas tropicais é fundamental para entender os processos responsáveis pela estruturação das comunidades (ROZENDAAL et al., 2019; WERNER et al., 2007; CHISHOLM et al., 2014). Entretanto, observa-se uma limitação na análise das taxas de dinâmica de múltiplas escalas espaciais e temporais, revelando a carência de dados de séries temporais espacialmente referenciados (LIEBHOLD et al., 2011).

Uma propriedade comum da maioria das teorias de regeneração natural é a ideia de que as florestas secundárias passam por diferentes estádios de desenvolvimento durante a sucessão e que os processos ecológicos mudam de tal forma que a estrutura e a composição de comunidade são evidenciadas de forma característica no decorrer desse processo (CHANTHORN et al., 2017). Essa sequência de estádios apresenta determinada ordem e relação espacial que podem ser interpretadas em termos de suas relações temporais (WATT, 1947). No entanto, há desvios de tendência inerentes à ordem (WATT, 1947) causados por uma complexa interação de fatores ambientais naturais, processos estocásticos e de efeito de distúrbios (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017; CHAZDON, 2008).

Geralmente, a trajetória sucessional é mais previsível e rápida em paisagens recentemente modificadas e onde as florestas nativas ricas em biodiversidade ainda estão presentes e preservadas na paisagem (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017). A alta cobertura florestal tem sido geralmente associada à maior disponibilidade de

árvores com sementes e agentes de dispersão e maior conectividade à paisagem, aumentando a recuperação da riqueza de espécies (ROZENDAAL et al., 2019). Mas, como o processo de substituição de espécies no decorrer do tempo, tradicionalmente visto como direcional, não é necessariamente previsível, ele pode levar a variações em taxas demográficas, abrangendo invasões e extinções e requerendo, portanto, a consideração explícita de como as espécies (não apenas a riqueza de espécies) mudam no espaço e no tempo (OLDEN et al., 2011).

A Mata Atlântica brasileira, objeto desta pesquisa, apresenta-se como uma área de relevante interesse para a conservação por sua exuberância e biodiversidade, com valores paisagísticos e de interesse para a ciclagem de nutrientes e água. Essas florestas prestam um importante serviço na ciclagem e estoque de carbono (DIXON et al., 1994) e de outros nutrientes (PAUDEL et al., 2015), que pode ser interrompido ou perturbado por transformações do uso do solo. Esse serviço é potencialmente restabelecido com a regeneração natural e recuperação da cobertura pelas florestas secundárias (PAUDEL et al., 2015; VENDRAMI et al., 2012).

Estudos que avaliaram as florestas secundárias indicaram que a riqueza de espécies e a biomassa podem ser rapidamente recuperadas, mas que a composição de espécies pode levar séculos (GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001; ROZENDAAL et al., 2019; LIEBSCH et al., 2008). Rozendaal et al. (2019) avaliaram 56 sítios, 1.630 parcelas, e mais de 183.000 árvores e observaram que, após 20 anos, a recuperação relativa prevista da riqueza de espécies foi, em média, de 80% da riqueza de florestas antigas, enquanto a recuperação relativa prevista da composição foi, em média, de 34% apenas. A baixa capacidade de dispersão de especialistas raros e a longa vida de árvores resultam em uma lenta substituição de espécies pela sucessão (ROZENDAAL et al., 2019). Além disso, qualquer variação no ambiente alterará as taxas demográficas das árvores, a composição funcional e a dinâmica da floresta (WORTHY e SWENSON, 2019).

Na Mata Atlântica, a vegetação se desenvolve sobre solos com baixa fertilidade e as taxas de dinâmica demográfica apresentam relação com os parâmetros estruturais da vegetação e da paisagem, com a sucessão, com cobertura do dossel, com atributos químicos do solo e com variações topográficas (MARTINS et al., 2015; CARDOSO et al., 2012; GROSS et al., 2018; MARQUES et al., 2009; MACHADO e OLIVEIRA-FILHO, 2010; SALAMI et al., 2014). Localmente, o estabelecimento de



espécies arbóreas durante a sucessão depende da disponibilidade de água, nutrientes e da qualidade na matriz da paisagem circundante (ROZENDAAL et al., 2019). O acúmulo e a ciclagem de nutrientes podem ser afetados diretamente pela qualidade da serapilheira (FONTES et al., 2014). A serapilheira, além de ajudar a manter a fertilidade, serve de habitat para várias espécies, sendo que, nesse local, ocorrem relações mutualistas entre macro e microorganismos, que, sob as condições de alta temperatura e umidade, aumentam muito a atividade biológica sobre a matéria orgânica, causando aumento da decomposição da serapilheira e da mineralização de nitrogênio, nutriente limitante ao crescimento das florestas tropicais (LAVELLE et al., 1993; VITOUSEK e HOWARTH, 1991).

#### Justificativa

A cobertura original da Mata Atlântica no Brasil se encontra, nos dias de hoje, severamente alterada e os remanescentes florestais são principalmente formações secundárias em processo de regeneração natural. Ribeiro et al. (2009) identificaram mais de 80% dos fragmentos com área inferior a 50 ha, sendo que a distância média entre fragmentos é grande (1.440 m). Apenas 30% da cobertura total de vegetação está localizada dentro de áreas protegidas, sendo que os 70% restantes de cobertura vegetal são regidos por outras medidas baseadas na Lei Brasileira (BRASIL, 2012; BRASIL, 2006), que podem permitir intervenção e desmatamento em situações específicas (REZENDE et al., 2018). Considerando esse contexto, para que se definam estratégias de conservação e manejo coerentes com a realidade, é essencial entender o funcionamento e a dinâmica dessas florestas (CRUZ et al., 2018).

#### Objetivos gerais

Avaliar mudanças estruturais e demográficas das assembleias e as taxas de dinâmica, no decorrer de uma década, em florestas secundárias da Mata Atlântica do Sul do Brasil.

## Metodologia geral

A região do litoral sul de São Paulo e litoral do Paraná conta com um conjunto de unidades de conservação denominado de Mosaico Lagamar, onde está inserida a Área de Proteção Ambiental (APA) de Guaraqueçaba, que abrange diversas unidades de conservação, incluindo a Reserva Natural Guaricica, local onde este estudo foi realizado. Trata-se de área particular de proteção ambiental constituída há 18 anos, de propriedade da Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS), possuindo extensão de 8.600 hectares. Nesse espaço, um estudo experimental de longo prazo, com parcelas permanentes em florestas de diferentes idades, vem sendo monitorado por inventário contínuo. A matriz florestal predomina na paisagem devido à existência de outras unidades de conservação na região, que contribuem para as boas condições de conservação da região.

Para este estudo, foram selecionadas seis áreas de florestas secundárias em processo de regeneração natural com diferentes idades desde o último distúrbio (25, 60, 75, 90 e mais de 100 anos). A área de pesquisa está situada próxima às coordenadas geográficas 48°40'W e 25°19'S, nas encostas da Serra do Mar no litoral do estado do Paraná, Brasil (Figura 1). As florestas de estudo estão no interior de um grande maciço florestal contínuo que se estende até o estado de São Paulo, em uma paisagem montanhosa e preservada, inserida no segundo maior fragmento de Mata Atlântica contínua, que representa 3,2% da área total remanescente (RIBEIRO et al., 2009). As áreas estão em zona de ocorrência natural de Floresta Ombrófila Densa Submontana.

As seis porções de florestas foram amostradas em parcelas de um hectare cada, com dimensões de 100 m x 100 m, e avaliados em dois momentos num período de 10 anos (2007 e 2017). Todos os indivíduos arbóreos com diâmetro (DAP)  $\geq 5$  cm, além de mensurados e identificados, foram demarcados pela localização dentro da parcela amostral por meio de coordenadas cartesianas (X e Y).

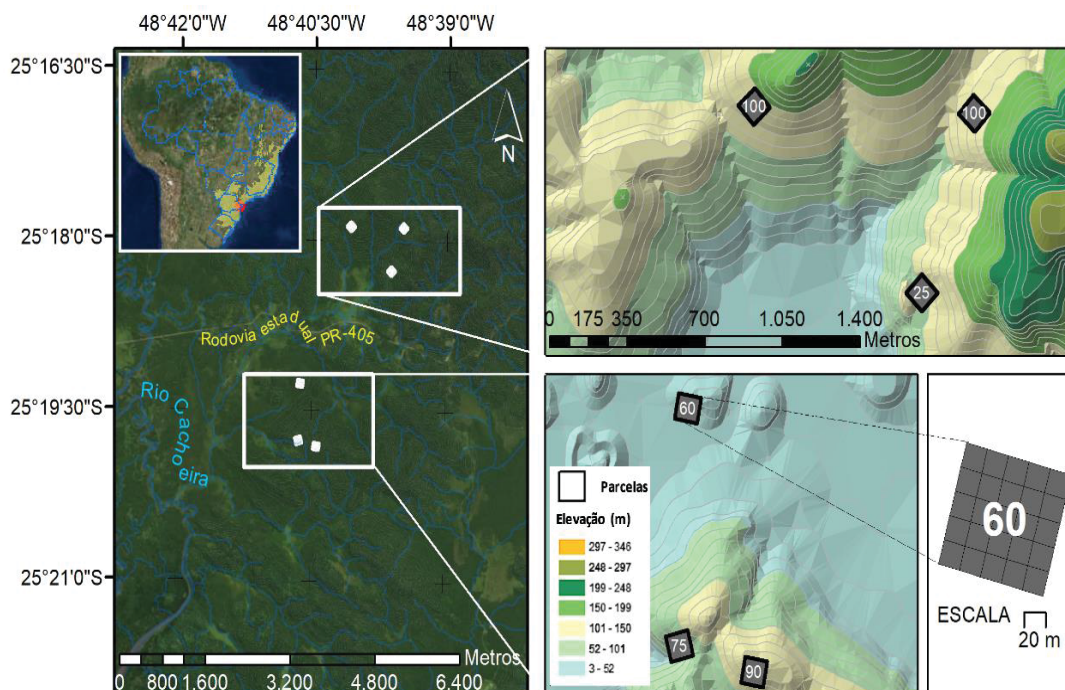


Figura 1 - Localização das áreas amostrais (florestas) com diferentes idades (25, 60, 75, 90 e com mais de 100 anos), em zona de ocorrência da Floresta Ombrófila Densa Submontana em Antonina, Paraná, Brasil.

Dados de declividade foram obtidos com um modelo digital de elevação (MDE), a partir da diferença de altitude entre os vértices de uma grade de 10 m x 10 m. A diferença de altitude entre os vértices da grade foi obtida pela fórmula do cosseno (da teoria do triângulo retângulo em geometria) usando um clinômetro (Brunton®) para obter o valor do ângulo.

Amostras de serapilheira acumulada e de solos foram analisadas em 25 pontos (grade de 20 m x 20 m) equidistantes dentro de cada floresta, em quatro ocasiões diferentes (inverno e verão de 2013; inverno e verão de 2014) (WOICIECHOWSKI, 2015). Amostras de solo foram também coletadas nos mesmos pontos onde se coletou serapilheira, em três profundidades (0 - 5 cm, 5 - 10 cm, 10 - 20 cm). Os atributos químicos do solo analisados nessas amostras foram: C orgânico, pH; P, K, Na; Ca, Mg e Al; Cu, Fe, Mn e Zn.

Os valores das amostras em relação às variáveis químicas de solo e serapilheira acumulada foram interpolados espacialmente com uma função kernel polinomial de quinta ordem (FAN e GIJBELS, 1996; HOERL e KENNARD, 1970; YAN e SU, 2009); e os valores foram extraídos para cada árvore, agregando-os como

atributos na tabela de dados. Ou seja, o valor do atributo de cada árvore foi obtido da superfície de previsão produzida a partir dos valores interpolados. Esse procedimento faz com que cada árvore dentro da unidade amostral (parcela) possua um valor diferente das árvores vizinhas, explorando assim os gradientes que simulam melhor as condições naturais.

As médias para os atributos químicos do solo, serapilheira acumulada e declividade foram calculadas com os valores das árvores de cada subparcela. Os dados de declividade também foram extraídos de uma superfície interpolada (MDE) e agregados como um atributo de cada árvore.

#### Processamentos e análises de dados

As taxas de dinâmica foram estimadas com equações programadas por meio da linguagem de programação estatística “R”, por Higuchi (2017).

Para taxa de mortalidade, utilizou-se a notação expressa por:

$$\left[ 1 - \left( \frac{N_1}{N_0} \right)^{\frac{1}{t}} \right] \times 100$$

em que o resultado é a proporção anual de árvores mortas,  $N_0$  e  $N_1$  são, respectivamente, o número de árvores no início e no final do intervalo de tempo ( $t$ ) entre as medições (SHEIL et al., 1995).

A taxa de recrutamento foi quantificada pelo mesmo raciocínio, ou seja:

$$\left[ 1 - \left( 1 - \frac{N_r}{N_1} \right)^{\frac{1}{t}} \right] \times 100$$

em que o resultado é a proporção de árvores que ingressaram e  $N_r$  é o número de recrutadas (SHEIL et al., 2000).

A taxa de rotatividade em número de árvores, expressa por:

$$\frac{(\text{TX.MORTALIDADE} + \text{TX.RECRUTAMENTO})}{2}$$

representa a taxa média anual da mortalidade e do recrutamento (PHILLIPS e GENTRY, 1994).

A taxa de perdas em área basal, conforme Oliveira-Filho et al. (2007) descreve a proporção de perda anual de área basal pelas árvores mortas ( $AB_m$ ) e eventuais decrementos ( $AB_d$ ) de sobreviventes; e é calculada pela fórmula expressa por:

$$\left\{ 1 - \left[ \frac{(AB_0 - AB_m + AB_d)}{AB_0} \right]^{\frac{1}{t}} \right\} \times 100.$$

A taxa de ganho anual em área basal, conforme Oliveira-Filho et al. (2007) descreve a proporção de ganho de área basal com as recrutas ( $AB_r$ ) e com o incremento em área basal das sobreviventes ( $AB_g$ ), sendo calculada pela fórmula:

$$\left\{ 1 - \left[ 1 - \frac{(AB_r + AB_g)}{AB_1} \right]^{\frac{1}{t}} \right\} \times 100.$$

A taxa de rotatividade em área basal representa uma taxa anual média entre a taxa de perda e de ganhos de área basal (OLIVEIRA-FILHO et al., 2007).

O padrão de diversidade beta foi analisado utilizando-se a abordagem proposta por Baselga (2012), em que a dissimilaridade total é particionada em dois componentes (*turnover* e aninhamento) baseados nos índices Sorensen ( $\beta_{sor}$ ) e Simpson ( $\beta_{sim}$ ). O índice de dissimilaridade de Sørensen ( $\beta_{sor}$ ) é formulado como:

$$\frac{b+c}{2a+b+c}$$

em que  $a$  é o número de espécies comuns em ambos locais,  $b$  é o número de espécies que ocorrem exclusivamente no primeiro local e  $c$  é o número de espécies que ocorrem exclusivamente no segundo local (SØRENSEN, 1948). O índice de dissimilaridade de Simpson ( $\beta_{sim}$ ) é calculado pela fórmula:

$$\frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)}$$

em que  $a$ ,  $b$  e  $c$  são as mesmas variáveis definidas para a dissimilaridade de Sørensen (KOLEFF et al., 2003).  $\beta_{sim}$  representa a rotatividade espacial de espécies (*turnover*) enquanto o  $\beta_{sne}$  (obtido pela diferença entre  $\beta_{sor}$  e  $\beta_{sim}$ ) mostra a perda ou ganho de espécies em razão do aninhamento (BASELGA, 2010). Quando ambas as localidades têm o mesmo número de espécies,  $b$  e  $c$  devem ser iguais; assim  $\beta_{sor}$  e  $\beta_{sim}$  também são iguais; e qualquer dissimilaridade entre as duas localidades com o mesmo número de espécies é completamente devida à rotatividade espacial (*turnover*) porque o aninhamento não pode ocorrer. Quando ambos os locais têm diferentes números de espécies,  $b$  e  $c$  são diferentes, assim  $\beta_{sor}$  e  $\beta_{sim}$  também são diferentes. Como  $\beta_{sor}$  e  $\beta_{sim}$  são iguais na ausência de aninhamento, sua diferença é uma medida do componente de aninhamento da diversidade beta. Portanto, a dessemelhança resultante do aninhamento ( $\beta_{sne}$ ) é formulada como:

$$\beta_{\text{sor}} - \beta_{\text{sim}} = \frac{b+c}{2a+b+c} - \frac{\min(b,c)}{a+\min(b,c)} = \frac{\max(b,c) - \min(b,c)}{2a + \min(b,c) + \max(b,c)} \times \frac{a}{a + \min(b,c)}$$

Dessa forma,  $\beta_{\text{sne}}$  produz o componente de aninhamento da diversidade beta; então, tem-se uma medida de dissimilaridade responsável por todos os aspectos da diversidade beta.

Os dados foram analisados com a linguagem de programação estatística R versão 3.3.2 (R, 2019) usando as funções 'beta-multi.R' e 'beta-temp.R' do pacote *betapart* (BASELGA *et al.*, 2018).

Os padrões de composição de espécies foram comparados por meio da análise de ordenação por Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS). A homogeneidade multivariada de dispersão de grupos foi testada e a PERMANOVA foi aplicada usando 999 permutações com comparação entre grupos com o método 'Honest Significant Difference' de Tukey.

Efeitos potenciais das diferentes “florestas” na riqueza de espécies, diversidade alfa, abundância, área basal, taxas demográficas (mortalidade; recrutamento; rotatividade da abundância; taxa de perda na área basal; taxa de ganho na área basal; rotatividade da área basal), diversidade espacial beta (*turnover*, aninhamento e *turnover* + aninhamento) e mudanças temporais, ao longo de dez anos, na composição da comunidade, de acordo com os componentes da diversidade beta (*turnover*, aninhamento e rotatividade + aninhamento), foram testados com uma ANOVA de dois fatores com permutação. O tempo foi definido categoricamente (dois níveis, 2007 e 2017) como covariável para controle da heterogeneidade temporal. Os resultados que indicaram variações significativas foram submetidos ao teste de Fisher com o uso da correção de Bonferroni com  $p < 0,05$ .

Padrões espaciais foram descritos por meio da função  $K$  de Ripley e da transformação da raiz quadrada, função  $L$ , usando-se o desvio do valor teórico em distâncias consecutivas de 1 metro, até um máximo de 10 metros.

Ordenações foram realizadas com PCA, sendo que dados em proporção foram transformados pelo arcosseno de raiz quadrada e posteriormente padronizados em escala com a divisão pelo desvio padrão. Outros tipos de dados quantitativos (variáveis dendrométricas e variáveis do solo) foram transformados por logaritmo natural e padronizados com a divisão pelo desvio padrão.

Para identificar áreas com mudanças significativas na composição florística, calculou-se o índice temporal de diversidade beta (TBI) para cada subparcela, que foi decomposto em perdas e ganhos e testado quanto à significância, identificando-se, assim, os locais que mudaram de composição de maneira excepcional. (LEGENDRE, 2019).

Árvores de regressão Breiman et al. (1984) foram usadas para testar possíveis preditores (estrutura da floresta, aos atributos químicos do solo, ao padrão espacial, à densidade local, à declividade e à serapilheira acumulada) das taxas de dinâmicas. A qualidade das árvores de regressão foi avaliada por meio de *boxplots* e comparação das variáveis preditoras e variáveis respostas. Para isso, utilizou-se o teste de Kruskal-Wallis com comparações múltiplas ( $p < 0,05$ ) e o critério da diferença menos significativa de Fisher.

## Estrutura da tese

A tese foi estruturada em três capítulos, na forma de artigos, que abordam diferentes aspectos.

No primeiro capítulo, são comparadas a riqueza de espécies, diversidade alfa, estrutura arbórea (abundância e área basal), composição de espécies e diversidade beta baseada nos índices de *turnover* e aninhamento entre as florestas e os anos de estudo. Além disso são comparadas as taxas de dinâmica demográfica (mortalidade, recrutamento, perda e ganho em área basal, rotatividade em abundância e rotatividade em área basal) e a diversidade beta temporal entre as florestas.

No segundo capítulo, investiga-se a influência de fatores ambientais e espaciais na dinâmica demográfica de uma década, utilizando-se o ordenamento das taxas dinâmicas como resposta em uma análise com árvore de regressão. Como possíveis variáveis explicativas, testou-se a declividade, a serapilheira acumulada, o ordenamento das principais variáveis químicas do solo, o padrão espacial em diferentes escalas e o ordenamento de parâmetros de estrutura.

No terceiro e último capítulo, foi quantificado as mudanças temporais na composição de espécies arbóreas e analisado possíveis fatores preditores da perda e do ganho de espécies em em uma década. Para explorar a variabilidade espacial

foram comparados dois delineamentos de subdivisão de parcelas: QD: cada parcela foi dividida em 25 quadrículas de 20 m x 20 m gerando um total de 150 subparcelas; CC: as subparcelas foram delineadas com um círculo concêntrico de 10 metros de raio no entorno de cada árvore avaliada em 2007, gerando um enredo de 10.628 subparcelas.

Por fim, nas considerações finais, são ressaltados os principais resultados obtidos e algumas recomendações para novas pesquisas.



## REFERÊNCIAS

ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v. 92, n. 1, p. 326-340, 2017.

BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, p. 134-143, 2010.

BASELGA, A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, p. 1223-1232, 2012.

BASELGA, A. et al. **betapart**: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package, v. 1.5.0, 2018.

BRASIL. **Lei nº 12.651 de 28 maio de 2012**. Dispõe sobre a proteção da vegetação nativa; altera as Leis nº 6.938, de 31 de agosto de 1981, 9.393, de 19 de dezembro de 1996, e 11.428, de 22 de dezembro de 2006; revoga as Leis nº 4.771, de 15 de setembro de 1965, e 7.754, de 14 de abril de 1989, e a Medida Provisória nº 2.166-67, de 24 de agosto de 2001; e dá outras providências. Brasília, DOU, 2012.

BRASIL. **Lei nº 11.428 de 26 dezembro de 2006**. Dispõe sobre a utilização e proteção da vegetação nativa do Bioma Mata Atlântica, e dá outras providências. Brasília, DOU, 2006.

BREIMAN, L. et al. **Classification and Regression Trees**. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton: 1984.

BROOK, B. W. et al. Momentum drives the crash: Mass extinction in the tropics. **Biotropica**, v. 38, p. 302-305, 2006.

CARDOSO, F. C. G. et al. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. **Plant and Soil**, v. 354, n. 1–2, p. 269-281, 2012.

CHANTHORN, W.; HARTIG, F.; BROCKELMAN, W. Y. Structure and community composition in a tropical forest suggest a change of ecological processes during stand development. **Forest Ecology and Management**, v. 404, p. 100-107, 2017.

CHAZDON, R. L.; COE, F. G. Ethnobotany of woody species in second-Growth, old-Growth, and selectively logged forests of Northeastern Costa Rica. **Conservation Biology**, v. 13, n. 6, p. 1312-1322, 1999.

CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON, W. P., SCHNITZER, S. A. (Ed.). **Tropical Forest Community Ecology**. Oxford: Wiley-Blackwell, 2008. p. 384-408.

CHAZDON, R. L. et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology**, v. 23, n. 6, p. 1406-1417, 2009.

CHISHOLM, R. A. et al. Temporal variability of forest communities: Empirical estimates of population change in 4000 tree species. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 855-865, 2014.

CRUZ, A. P. et al. Inter-relação entre paisagem, organização florístico-estrutural e demografia do componente arbóreo em floresta com araucárias. **Ciência Florestal**, v. 28, n. 1, p. 67-79, 2018.

DIXON, R. K. et al. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. **Science**, v. 263, n. 5144, p. 185-190, 1994.

FAN, J.; GIJBELS, I. **Local Polynomial Modelling and Its Applications**. Chapman & Hall, London: 1996.

FERRAZ, S. F. B. et al. How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? **Landscape Ecology**, v. 29, n. 2, p. 187-200, 2014.

FOLEY, J. A. et al. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 5, n. 1, p. 25-32, 2007.

FONTES, A. G. et al. Nutrient stocks in litterfall and litter in cocoa agroforests in Brazil. **Plant and Soil**, v. 383, n. 1-2, p. 313-335, 2014.

GARDNER, T. A. et al. Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. **Biotropica**, v. 39, n. 1, p. 25-30, 2007.

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

GROSS, A. et al. Fragmentation as a key driver of tree community dynamics in mixed subtropical evergreen forests in Southern Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 411, p. 20-26, 2018.

GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, p. 185-206, 2001.

HIGUCHI, P. **forest.din**: Função em linguagem de programação estatística R para a determinação de taxas demográficas de espécies arbóreas, 2017. <https://doi.org/10.5281/zenodo.439701>.

HOERL, A. E. KENNARD, R. W. Ridge regression: biased estimation for nonorthogonal problems. **Technometrics**, v. 12, n. 1, p. 55-67, 1970,

KOLEFF, P., GASTON, K.J., LENNON, J.K. Measuring beta diversity for presence-absence data. **Journal of Animal Ecology**, v. 72, p. 367-382, 2003.

LAURANCE, W. F. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, n. 2, p. 65-70, 2007.

LAVELLE, P. et al. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the umid tropics. **Biotropica**, v. 25, n. 2, p. 130-150, 1993.

LEGENDRE, P. A temporal beta-diversity index to identify exceptional sites in space-time surveys. **Ecology and Evolution**, p. 1-15, 2019.

LIEBHOLD, A.; KOENIG, W. D.; BJORNSTAD, O. N. Spatial synchrony in population dynamics. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 35, n. 2004, p. 467-490, 2011.

LIEBSCH, D., MARQUES, M. C. M., GOLDENBERG, R. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. **Biological Conservation**, v. 141, p. 1717-1725, 2008.

MACHADO, E. L. M.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Spatial patterns of tree community dynamics are detectable in a small (4 ha) and disturbed fragment of the Brazilian Atlantic forest. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 1, p. 250-261, 2010.

MARQUES, M. C. M. et al. Dynamics and diversity of flooded and unflooded forests in a Brazilian Atlantic rain forest: a 16-year study. **Plant Ecology and Diversity**, v. 2, p. 57-64, 2009.

MARTINS, K. G. et al. Effects of soil conditions on the diversity of tropical forests across a successional gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 349, p. 4-11, 2015.

OLDEN, J. D.; LOCKWOOD, J. L.; PARR, C. L. Biological Invasions and the homogenization of faunas and floras. **Conservation Biogeography**, p. 224-243, 2011.

OLIVEIRA-FILHO, A. T. et al. Dinâmica da comunidade e populações arbóreas da borda e interior de um remanescente florestal na Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, em um intervalo de cinco anos (1999-2004). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, p. 149-161, 2007.

PAUDEL, E. et al. Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest. **Forest Ecology and Management**, v. 353, p. 97-106, 2015.

PHILLIPS, O. L., GENTRY A. H. Increasing turnover through time in tropical forests. **Science**. v. 263, p. 954-958, 1994.

R Core Team (2019). **R**: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

REZENDE, C. L. et al. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, n. 4, p. 208-214, 2018.

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

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

SALAMI, B. et al. Influência de variáveis ambientais na dinâmica do componente arbóreo em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista em Lages, SC. **Scientia Forestalis**, v. 42, n. 102, p. 197-207, 2014.

SHEIL, D., JENNINGS, S., SAVILL, P. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, p. 865-882, 2000.

SHEIL, D.; BURSLEM, D. F. R. P.; ALDER, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. **Journal of Ecology**, v. 83, p. 331-333, 1995.

SORENSEN, T. A. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. **Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter**, v. 5, p. 1-34, 1948.

VENDRAMI, J. L. et al. Litterfall and leaf decomposition in forest fragments under different successional phases on the Atlantic Plateau of the state of São Paulo, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 12, n. 3, p. 136-143, 2012.

VITOUSEK, P. M.; HOWARTH, R. W. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? **Biogeochemistry**, v. 13, n. 2, p. 87-115, 1991.

WATT, A. S. Pattern and process in the plant community. **Journal of Ecology**, v. 35, n. 1/2, p. 1-22, 1947.

WERNER, E. E. et al. Turnover in an amphibian metacommunity: the role of local and regional factors. **Oikos**, v. 116, n. 10, p. 1713-1725, 2007.

WOICIECHOWSKI, T. Ciclagem de fitomassa e nutrientes na Floresta Ombrófila Densa Submontana no litoral do Paraná. 2015. 133 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2015. Disponível em: <https://acervodigital.ufpr.br/handle/1884/43731>. Acesso em: 25 nov.

WORTHY, S. J.; SWENSON, N. G. Functional perspectives on tropical tree demography and forest dynamics. **Ecological Processes**, v. 8, n. 1, p. 1-11, 2019.

YAN, X.; SU, X. **Linear regression analysis: theory and computing**. Singapore: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., 2009.

ZWIENER, V. P. et al. Climate change as a driver of biotic homogenization of woody plants in the Atlantic Forest. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, p. 298-309, 2018.

# 1 CAPÍTULO 1 – SPATIAL AND TEMPORAL STRUCTURE OF DIVERSITY AND DEMOGRAPHIC DYNAMICS ALONG A SUCCESSIONAL GRADIENT OF TROPICAL FORESTS IN SOUTHERN BRAZIL

## ABSTRACT

Analysis of the structure, diversity and demographic dynamics of tree assemblages in tropical forests are especially important to evaluate successional trajectories locally and the diversity of regional successional trajectories. We conducted a long-term study to investigate how the structure, species richness and diversity of secondary tropical forests changes over time. Trees (DBH  $\geq$  5 cm) in the Atlantic Forest of southern Brazil were sampled twice in 10-year period (2007 and 2017) in six stands (1 ha each) that varied in age from their last disturbance (25, 60, 75, 90, and more than 100 years). We compared forest structure (abundance, and basal area), species richness, alpha diversity, demographic rates (mortality, recruitment, and loss or gain in basal area), species composition (by non-metric multidimensional scaling – nMDS), spatial beta diversity and temporal beta diversity (based on  $\beta$  Sørensen, turnover ( $\beta_{sim}$ ) and nestedness ( $\beta_{sne}$ ) indices) among stand ages and study years. Demographic rates recorded to 10-year interval indicate a rapid and dynamic process of species substitution and structural changes and are less predictable in younger stands than in older stands. Structural recovery occurred at a faster rate than beta diversity and species composition. The successional gradient evidenced a pattern of species trade-off over time, with less spatial dissimilarity and faster demographic rates in younger stands. As stands grow older stands show larger spatial turnover of species than younger stands making them more stochastic in relation to species composition. Stands appear to split chronologically to some extent, but not across a straightforward linear axis, reflecting stochastic changes, evidence for nonequilibrium community. These results reiterate the complexity and variability of forest succession and serve as a reference for the evaluation and monitoring of local management actions and for defining regional strategies that take into account a diversity of local successional trajectories including to evaluate the effectiveness of restoration measures in secondary forests of the Atlantic Forest biome.

**Keywords:** Biodiversity conservation, Submontane Dense Ombrophilous Forest, structural change, nestedness, turnover, floristic richness, beta diversity.

## 1.1 INTRODUCTION

With the widespread loss of primary forests in the tropics (KEENAN et al., 2015), secondary forests now occupy a growing proportion of forest cover globally and are considered as valuable for maintaining biodiversity (BROOK et al., 2006; CHAZDON et al., 2009; GARDNER et al., 2007; LAURANCE, 2007), providing ecosystem services, and supplying forest products (CHAZDON and COE, 1999; FERRAZ et al., 2014; FOLEY et al., 2007). Considering that forest resilience is associated with past history, evolutionary pressures, and previous extinctions, and that this problem increases in scale, conservation actions should target more and more entire communities rather than species (BALMFORD, 1996). In this context, long-term studies are especially important to evaluate the effects of multiple factors affecting species assemblages over time, and to provide more accurate future estimates of biodiversity conservation and ecosystem services by targeting current management and conservation actions (GROSS et al., 2018; LIEBSCH et al., 2008; MARQUES et al., 2009; PHILLIPS and GENTRY, 1994; PHILLIPS et al., 1994; PHILLIPS et al., 1998; SHEIL, 1999; SHEIL et al., 2000).

After a disturbance, the structure and composition of a forest community changes over time, going through defined stages of the successional process (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017; CHANTHORN et al., 2017; GUARIGUATA and OSTERTAG, 2001). The successional trajectory can be influenced by several factors, such as type and intensity of disturbance, and distance from the sources of propagules (CHAZDON, 2008; GLENN-LEWIN et al., 1992; HOOPER et al., 2004; KAUANO et al., 2013). Some forest parameters, such as accumulated aboveground biomass and species richness, may recover rapidly, after decades (25 to 85% biomass and 80% to species richness after two decades), while others, such as species composition, may require centuries (POORTER et al., 2016; ROZENDAAL et al., 2019). Species can lead to variations in demographic rates especially when species respond differently to environmental changes for his autoecology, phylogenetics, physiological activity, leaf longevity, allometric relationships between biomass of leaves stems and roots (GIVNISH, 2002; POORTER et al., 2012). Additionally, the dynamics of vegetation during succession of the secondary rainforest reflects a complex interaction between

deterministic and stochastic processes (CHAZDON, 2008), being a multifactorial phenomenon with different possible trajectories (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017; CHAZDON et al., 2009). That is, dynamic and diversity patterns depend on the relative strength of deterministic processes versus stochastic processes. For example, it is possible to have predictive rates of species renewal throughout the successional process (CEQUINEL et al., 2018), although species compositions may vary stochastically among forest communities (NORDEN et al., 2015). For temporal patterns to be synchronized within a habitat, there must be an environmental filter that consistently determines the relative strength of stochastic versus deterministic dynamics (VAN ALLEN et al., 2017). Assessing such trajectories is an important step for establishing efficient local management and conservation strategies, and for defining regional strategies that take into account a diversity of local successional trajectories including monitoring of invasions and extinctions, and taxonomic and functional simplification (OLDEN et al., 2011; MCKINNEY and LOCKWOOD, 1999; SOLAR et al., 2015).

Natural communities are not constant and can change substantially seasonally or on short and long-term scales (MAGURRAN and DORNELAS, 2010; VAN ALLEN et al., 2017). In successional studies of tropical landscapes, it still remains unclear how population and species turnover change over space and time and with the spatial and/or temporal scale considered (CONDIT et al., 2002). Even considering that mortality and recruitment rates are dynamic in tropical forests (GOMES et al., 2003; KORNING and BALSLEV, 1994; MARQUES et al., 2009; PHILLIPS and GENTRY, 1994), and that migration processes are slower and dependent on landscape attributes (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017; CHAZDON, 2008), species replacement rates are expected to occur driving diversity. In this context, partitioning of the beta diversity approach, can be particularly useful for might help to identify potential biological processes that might be relevant in structuring the diversity of tropical forest communities, and how these processes change over time (BASELGA, 2010). The total spatial dissimilarity is partitioned into two components (turnover and nestedness) based on the Sorensen ( $\beta_{sor}$ ) and Simpson ( $\beta_{sim}$ ) indices.  $\beta_{sim}$  represents the spatial turnover of species while the  $\beta_{sne}$  (obtained by the difference between  $\beta_{sor}$  and  $\beta_{sim}$ ) shows the loss or gain of species due to nestedness (BASELGA, 2010). When both localities have the same number of species,  $\beta_{sor}$  and  $\beta_{sim}$  they are the same; and any



dissimilarity between the two localities with the same number of species is completely due to spatial rotation (*turnover*), because nestedness can not occur. The total temporal beta diversity is divided in the same way, considering two periods for the same locality. Partitioning of beta diversity into nestedness and turnover can help with understanding selective differentiation among sites, which is useful for analyzing the causality of the processes underlying biodiversity changes, as well as for conservation purposes (BASELGA, 2010; WRIGHT and REEVES, 1992). Nestedness may lead to the disintegration of assemblages by the replication of subsets of species, as opposed to turnover, which is a natural process in which species are replaced by environmental selection, or historical and spatial constraints (BASELGA and ORME, 2012).

In the Atlantic Forest of Brazil, differences in historical disturbances resulted in fragments of secondary forests that are in different stages of recovery but are conserving a large proportion of its biodiversity (CRUZ et al., 2018; RIBEIRO et al., 2009; SALAMI et al., 2017). Under this scenario, to improve conservation and management actions of these forest remnants, we conducted a long-term study in secondary forests in the southern region of the Atlantic Forest, to investigate how these forests changed in time and space in relation to structure (abundance and basal area), floristic richness, species composition, demographic dynamics rates, alpha diversity and spatial beta diversity. Our study was carried out over a 10-year interval (2007–2017) in the stands of secondary forests that were disturbed by total and/or selective logging in different times in the past (25, 60, 75, 90, and 100 years ago), to specifically test the following hypotheses: 1) The stands differ more predictably in floristic richness, diversity, structural parameters (abundance, basal area), while rates of population dynamics, species composition and beta diversity (temporal and spatial) are more stochastic; 2) Spatial beta diversity and its turnover component increase with the stand age, while nestedness decreases and the inverse effect is expected with little predictability for temporal beta diversity and its respective components; 3) The younger stands (25, 60, and 75) present higher and more stochastic demographic rates than the older stands (90, 100A, and 100B).

## 1.2 MATERIALS AND METHODS

### 1.2.1 Study area and sample design

The study was conducted on the slopes of the Serra do Mar, in the municipality of Antonina, Paraná State, Brazil (Figure S1 - Appendix A). The region is inside a large continuous forest-covered massif that extends across a mountainous and well-preserved landscape from Parana State to São Paulo State. The region has a set of conservation units where the APA of Guaraqueçaba, which covers several conservation units, is inserted. The study site is located in the Guaricica Natural Reserve (48°40'W and 25°19'S), a private protected area that has been under environmental protection for 18 years and covers 8,600 ha. The reserve comprises areas with elevation varying from 3 to 500 m within the Lowland Ombrophilous Forest, Submontane Ombrophilous Forest, and Montane Ombrophilous Forest.

Six, 1 ha stands (plots of 100 × 100 m, subdivided into 20 × 20 m subplots) were established within secondary forests at elevation ranging from 10 to 180 m above sea level (Submontane Ombrophilous Forest). All stands were located within a radius of approximately 2 km, with the minimum distance between stands being 250 m. The age of each stand in terms of the time elapsed since the last disturbance was estimated from reports by residents, aerial imaging, and dendrochronological studies (DONHA, 2016). The youngest stand, estimated to be 25 years of age (Stand-25), was previously cultivated for agriculture and had exposed soil for 30 years, with the initial stage of succession only reached 17 years before this study (2000). The stand estimated to be 60 years of age (Stand-60) had dense forests that started an early stage of succession 37 years ago (1980). The stand estimated to be 75 years of age (Stand-75) began the initial stage of forest succession 65 years ago (1952). The stand estimated to be 90 years of age (Stand-90) had part of its coverage at the initial stage of forest succession 65 years ago (1952), and the remainder was covered with a dense forest. Two areas with secondary vegetation estimated to be more than 100 years of age (Stand-100A and Stand-100B), had a dense forest as shown in photographs taken since 1952 (65 years ago), but there was selective logging in these areas (according to reports from

former local workers) close to old roads that were used to transport logged wood from the forest.

The soils of all areas include Dystric Acrisol and Cambisol in Stand-25; Stagnic Dystric Gleysol and Dystric Cambisol in Stand-60, Dystric Cambisol in Stand-75, Stand-90, and Stand-100A; and Dystric Acrisol and Dystric Cambisol in Stand-100B (DONHA, 2016; IUSS WORKING GROUP WRB, 2015). All soils are characterized by high acidity, high concentrations of C, and low or very low levels of nutrients (P, K, Ca, and Mg) in the 0–20 cm layer (WOICIECHOWSKI and MARQUES, 2017).

### 1.2.2 Data collection

The first data collection was in 2007 and all arboreal and arborescent trees with a diameter at breast height (DBH)  $\geq 5$  cm were identified, numbered with metallic tags, and their DBH measured. During the second sampling (2017), all trees were reevaluated to record mortality, measure and identify recruits, and re-measure survivors in 150 subplots of 0.04 ha each, which composes six hectares of secondary forest.

### 1.2.3 Demographic rates

In each subplot we calculated the annual mortality and recruitment rates, by considering, respectively, the number of living trees tagged in 2007 and not found or dead in 2017, and the number of recruits (i.e. trees without numbered tags). The turnover rate, assessed in terms of abundance, represents the annual average rate of mortality and recruitment. Additionally, we calculated the basal area loss rate considering basal area of dead trees and the eventual decrease in survivors, and basal area gain rate considering basal area gained from recruits and from the increase in the basal area of survivors. We calculated the basal area turnover rate as the mean annual difference between the basal area loss rate and the basal area gain rate. The demographic rates were calculated following Phillips and Gentry (1994); Oliveira-Filho et al. (2007); Sheil et al. (1995) and Sheil et al. (2000) (Table S3 – APPENDIX C). All demographic rates were estimated using equations programmed into the R statistical

programming language by Higuchi (2017). In practice, assume that within the period 2007-2017 demography is stationary because annual surveys between 2007 and 2017 were not possible to conduct.

#### 1.2.4 Analysis

Potential effects of stands on the species richness, alpha diversity, abundance, basal area, demographic rates (mortality; recruitment; turnover of abundance; loss rate in basal area; gain rate in basal area; turnover of basal area), beta spatial diversity (turnover, nestedness and turnover + nestedness) and temporal changes over ten-years in community composition according to the components of beta diversity (turnover, nestedness and turnover + nestedness) were tested with a Two-Way ANOVA with permutation, using statistical functions of the 'ImPerm' package in R (R, 2019; WHEELER and TORCHIANO, 2016). The time was defined categorically (two levels, 2007 and 2017), as a covariate to control for temporal heterogeneity. The results that indicated significant variations to stands were submitted to Fisher's test with Bonferroni correction for  $p < 0.05$ , using functions from the R package 'agricolae' (MENDIBURU, 2017; R, 2019).

The patterns of species composition were compared among the different stands and time (2007 and 2017) through a non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination. The nMDS was performed using a distance matrix of Bray-Curtis dissimilarity values with the function 'metaMDS', with 2, 3 and 4 dimensions and 100 iterations, while the multivariate homogeneity of groups dispersions was tested with the function 'betadisper' and PERMANOVA was applied using 999 permutations with the statistical function 'adonis', both in the 'vegan' package in R (OKSANEN et al., 2019; R, 2019) and comparison between groups with Tukey's 'Honest Significant Difference' method.

We analyzed the changes in species composition using the beta diversity ( $\beta$ ) approach proposed by Baselga (2012), where total dissimilarity is partitioned into two components (turnover and nestedness) based on the Sørensen ( $\beta_{sor}$ ) (SØRENSEN, 1948) and Simpson ( $\beta_{sim}$ ) (KOLEFF et al., 2003) indices (Table S3 – APPENDIX C).  $\beta_{sim}$  represents the spatial turnover of species, while  $\beta_{sne}$  (obtained from the difference

between  $\beta_{\text{sor}}$  and  $\beta_{\text{sim}}$ ) represents the loss or gain of species due to nestedness (BASELGA, 2010). We calculated the turnover and nestedness at the stand level (differences among plots), and time level (differences between 2007 and 2017). The analyses were performed in the statistical programming language R (R, 2019), using the 'beta-multi.R', 'beta-sample.R', 'beta-temp.R' functions of the 'betapart' package (BASELGA et al., 2018). While the R function 'beta-multi' computes multiple-site dissimilarities accounting for the spatial turnover and the nestedness components of beta diversity, plus the sum of both values, the function 'beta-temp' does the same for each locality between study years (time 1 and time 2). We used the function 'beta-sample' to resample multiple-site dissimilarities controlling the number of sites in 10 with 100 replicates, and we generated the distribution of values into 'beta-multi' (BASELGA and ORME, 2012). Without generating the distribution of values with "beta-sample" would be only a single value for each component of beta diversity and it would not be possible to describe and compare the variability and dispersion of the data. For beta-temp, the distribution of the values was generated with the results of the pairwise (2007-2017) calculation of the 25 subplots in each stand.

## 1.3 RESULTS

### 1.3.1 General stand structure and species richness

A total of 10,628 living arboreal trees of 212 species were sampled in the first survey (2007), and 10,170 trees of 215 species were sampled in the second survey (2017) (Table 1). Large differences among stands in terms of species richness (70–137 species), abundance (1,485–2,132 individuals), and basal area (25.56 to 36.49 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>) were also observed (Table 1).

Table 1 - Demography of secondary forests in southern Brazil. AB = Abundance; BA = Basal area.

Stand structural parameters and demographic rates	Stand post-disturbance age (years)						Total (6 ha)
	25	60	75	90	100A	100B	
Richness 2007 (species ha <sup>-1</sup> )	70	100	130	133	125	137	212
Richness 2017 (species ha <sup>-1</sup> )	89	95	128	130	132	132	215
Shannon 2007	2.61	3.51	3.63	3.46	3.85	4.11	4.20
Shannon 2017	2.74	3.53	3.59	3.44	3.86	4.03	4.16
Abundance 2007 (ind ha <sup>-1</sup> )	2,132	1,722	1,927	1,604	1,624	1,619	10,628
Abundance 2017 (ind ha <sup>-1</sup> )	2,115	1,573	1,867	1,601	1,529	1,485	10,170
BA 2007 (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	22.7	31.02	33.28	32.23	32.35	32.87	184.45
BA 2017 (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	25.56	32.93	36.49	35.91	36.06	34.88	201.83
Dead (ind ha <sup>-1</sup> )	494	283	274	249	228	235	1,763
Recruits (ind ha <sup>-1</sup> )	477	134	214	246	133	101	1,305
Mortality rate (% year <sup>-1</sup> )	2.7	1.8	1.5	1.7	1.5	1.6	1.8
Recruitment rate (% year <sup>-1</sup> )	2.6	1.0	1.2	1.7	1.0	0.7	1.36
AB Turnover (% year <sup>-1</sup> )	2.7	1.4	1.4	1.7	1.2	1.2	1.58
BA Gain, survivors (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	6.94	6.31	7.24	7.89	7.37	5.45	41.12
BA Dead (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	5.44	4.56	4.52	5.08	3.95	3.61	27.16
BA Recruits (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	1.71	0.47	0.66	1.11	0.45	0.28	4.68
BA Loss rate (% year <sup>-1</sup> )	3.0	1.7	1.6	1.9	1.4	1.3	2.37
BA Gain rate (% year <sup>-1</sup> )	4.2	2.3	2.5	3	2.4	1.8	2.55
BA Turnover (% year <sup>-1</sup> )	3.6	2.0	2.0	2.4	1.9	1.5	2.46

Species richness (Figure 2A to 2F) and alpha diversity (Figure 2G to 2L) was affected by stand age (Table 2), with a gradual increase in the number of species from Stand-25 to Stand-100A and Stand-100B.

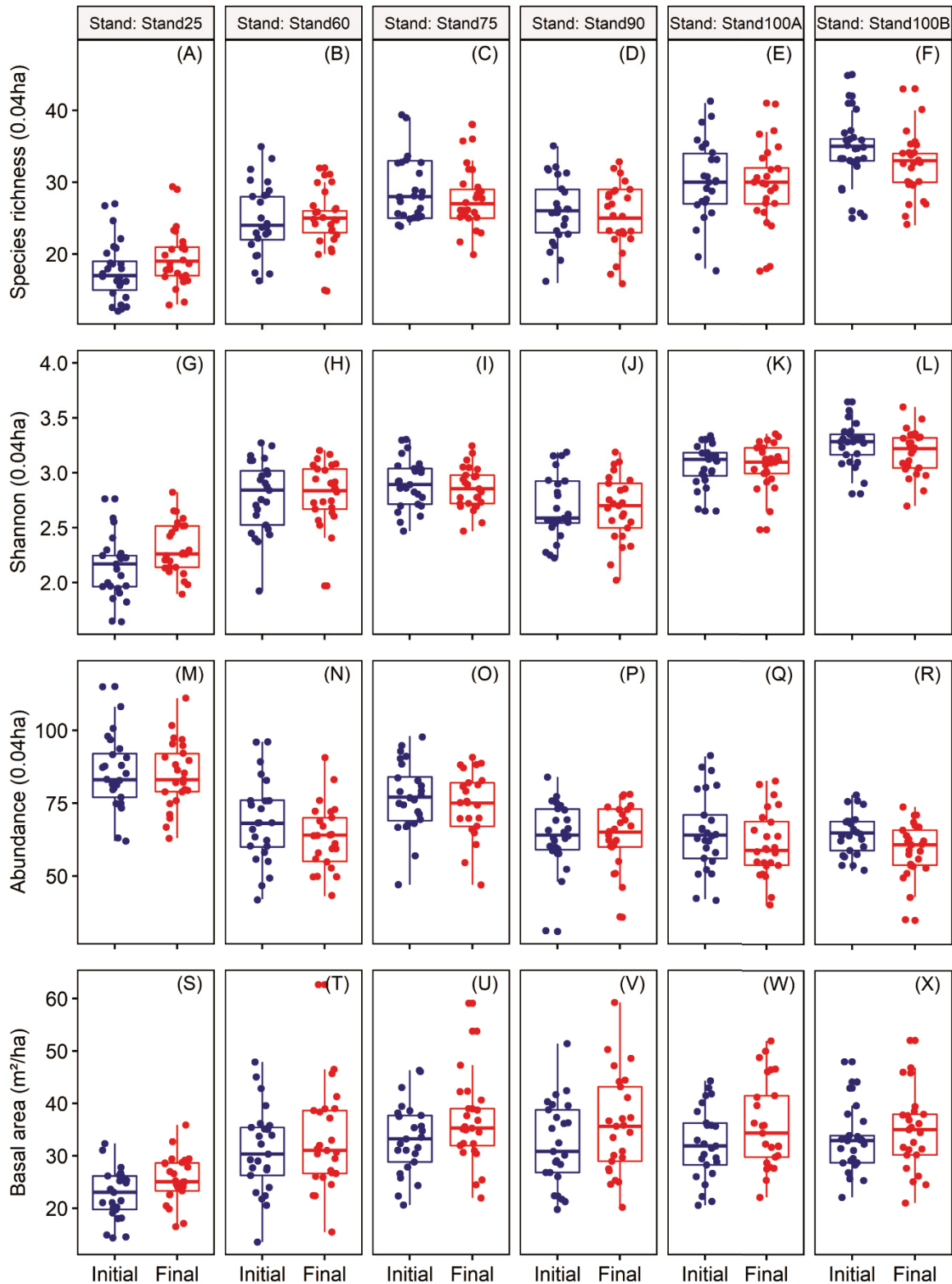


Figure 2 - Species richness (A to F), Shannon alpha diversity index (G to L), abundance (M to R) and basal area (S to X) in 2007 and 2017 of six stand ages (25, 60, 75, 90, 100A, and 100B) of secondary forests in southern Brazil. Boxplots represent the medians and quartiles with the lower and upper limits.

Abundance was affected by stand age; there was a decrease in abundance from Stand-25 to Stand-100 (A and B), and from 2007 to 2017 (Figure 2M to 2R). Finally, there was an effect of stand age and study year on the basal area, which increased from Stand-25 to Stand-100 (A and B), and from 2007 to 2017 (Figure 2S to 2X).

Table 2 - Two-way ANOVA with permutations for the effects of stand age and study year on species richness and structural parameters (abundance, basal area). Signif. codes \* is  $p < 0.05$ ; \*\*\* is  $p < 0.001$ .

	Df	Sum Sq	Mean Sq	P
<b>Species richness</b>				
Stand age	5	6,693.4	1,338.67	<0.001***
Residuals	294	6,095.8	20.7	
Study year	1	24.1	24.08	0.234
Residuals	298	12,765.0	42.84	
<b>Shannon alpha diversity</b>				
Stand age	5	30.07	6.014	<0.001***
Residuals	294	18.18	0.062	
Study year	1	0.014	0.014	0.8824
Residuals	298	48.234	0.1619	
<b>Abundance</b>				
Stand age	5	20,878	4,175.7	<0.001***
Residuals	294	38,348	130.4	
Study year	1	699	699.2	0.034*
Residuals	298	58,527	196.4	
<b>Basal área</b>				
Stand age	5	4,133.3	826.67	<0.001***
Residuals	294	17,175.3	58.42	
Study year	1	631.4	631.35	<0.001***
Residuals	298	20,677.3	69.39	
<b>Turnover</b>				
Stand age	5	2.1772	0.4354	<0.001***
Residuals	1,194	0.4175	0.0003	
Study year	1	0.0046	0.0046	0.246
Residuals	1,198	2.5901	0.0022	
<b>Nestedness</b>				
Stand age	5	0.2790	0.0556	<0.001***



	<b>Df</b>	<b>Sum Sq</b>	<b>Mean Sq</b>	<b>P</b>
Residuals	1,194	0.1628	0.0001	
Study year	1	0.0045	0.0045	<0.001***
Residuals	1,198	0.4373	0.0003	
<b>Nestedness + Turnover</b>				
Stand age	5	0.95994	0.1920	<0.001***
Residuals	1,194	0.17708	0.0001	
Study year	1	0.000	1.90e-07	1
Residuals	1,198	1.137	9.49e-04	

### 1.3.2 Demographic rates

A total of 1,763 trees died, and 1,305 trees were recruited during the 10-year interval, with large variations in death and recruitment being observed among stands (228–494 and 101–477, respectively) during this time (Table 1). In general, the mortality rate was 1.8% year<sup>-1</sup>, and the recruitment rate was 1.4% year<sup>-1</sup>, indicating a turnover of approximately 1.6% year<sup>-1</sup> (Table 1). There were differences among stands in terms of mortality, recruitment, and turnover rates (Figure 3A, 3B, and 3C). In all cases the younger stand (Stand-25) presented a higher demographic rate (Figure 3A, 3B, and 3C); however, no or small differences were observed among the older stands (Stand-60 to Stand-100B). In addition, the rates of basal area changes (loss, gain, and turnover) were higher in Stand-25; with no or small differences being observed among other the stands (Figure 3D, 3E, and 3F).

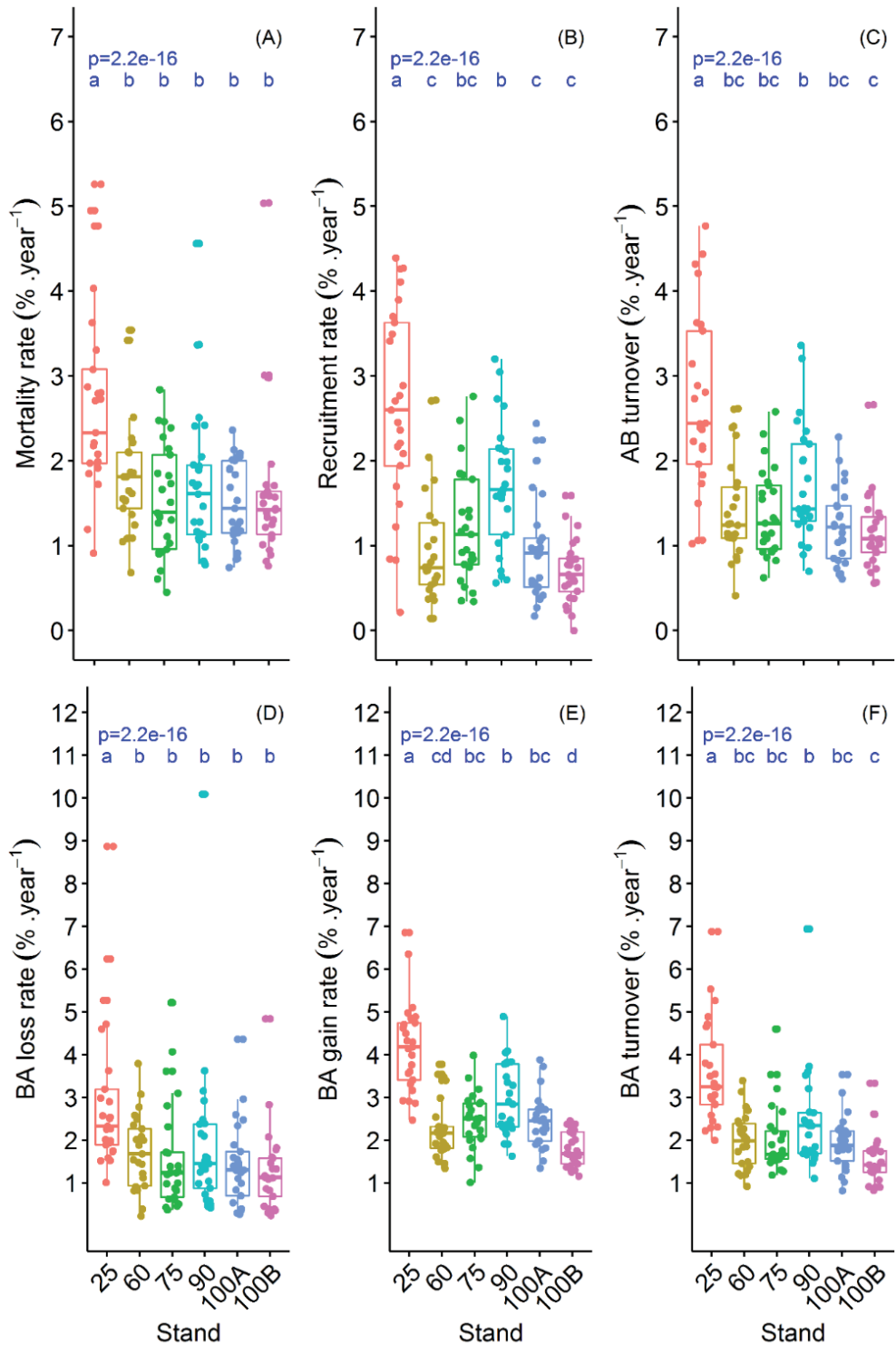


Figure 3 - Demography rates of six stand ages (25, 60, 75, 90, 100A, and 100B) of secondary forests in southern Brazil. A: mortality rate; B: recruitment rate; C: turnover of abundance; D: loss rate in basal area; E: gain rate in basal area; F: turnover of basal area. AB = Abundance; BA = Basal area.

### 1.3.3 Species composition

The nMDS ordination with only two dimensions identified three non-overlapping groups (Figure 4), with the younger stand (Stand-25) being the most dissimilar to the others and more similar inside. The stress value found for 2, 3 and 4 dimensions was 0.1780, 0.1359 and 0.1126, respectively, indicating that the ordinations are adequate for interpretation of multiple dimensions. Although the multivariate homogeneity test of group dispersions (Figure 5) indicated differences ( $p = 0.01$ ), we believe that the balanced experimental design (even number of samples) makes PERMANOVA robust in relation to variance heterogeneity (ANDERSON, 2017). Stand-25 had less variation among its sub-samples but had a greater difference between study years and between older stands evaluated. The composition patterns showed a successional gradient where the younger stand was more distinguishable from the other stands (isolated to the left in the nMDS plot), and the other stands (Stand-60, Stand-75, Stand-90, Stand-100A, and Stand-100B) were placed to the right side of the figure; following a chronological pattern of variation along the horizontal and vertical axis of the nMDS plot (Figure 4). That is, the nMDS suggests that stands appear to split chronologically to some extent, but not across a straightforward linear axis, reflecting stochastic changes in terms of compositional and multiple basins of attraction, evidence for nonequilibrium community structure (VANDERMEER et al., 2004).

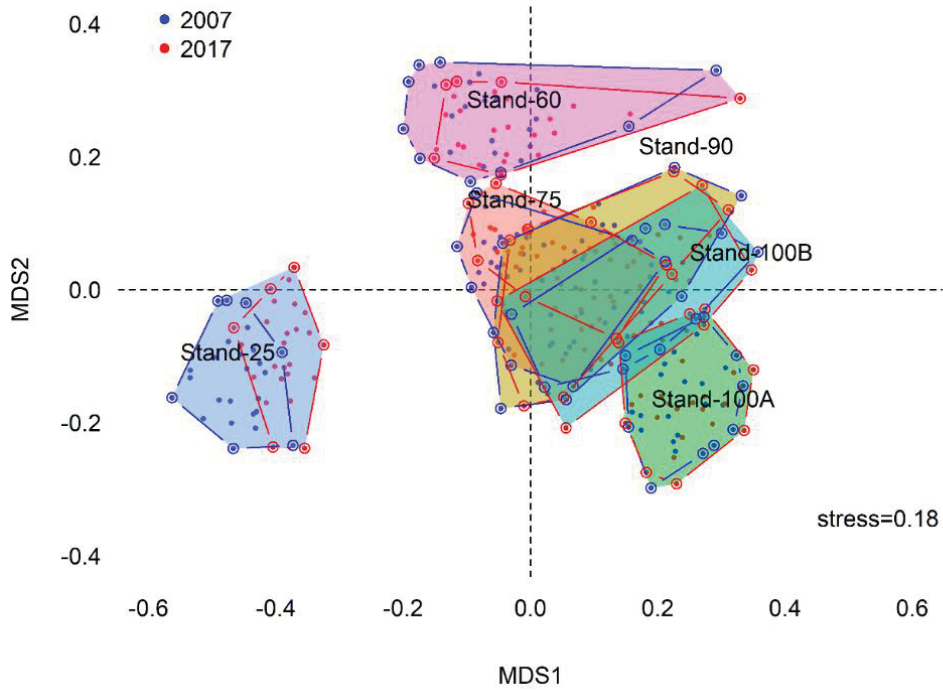


Figure 4 - Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination of the species occurring in six stand ages (25, 60, 75, 90, 100A, and 100B) during two study years (2007 and 2017) in secondary forests in southern Brazil.

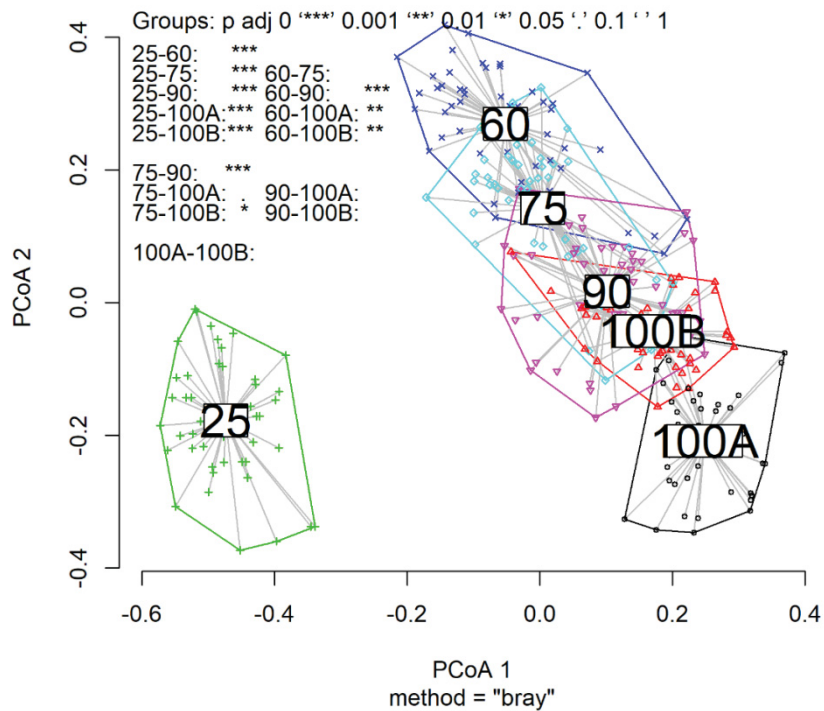


Figure 5 - Multivariate homogeneity of groups dispersions (variances) and comparison between groups with Tukey's 'Honest Significant Difference' method.

#### 1.3.4 $\beta$ diversity between stand ages and study years

The partitioning of the Sørensen dissimilarity index ( $\beta_{\text{sor}}$ ) revealed a greater contribution of the turnover ( $\beta_{\text{sim}}$ ) component, compared to the nestedness ( $\beta_{\text{sne}}$ ) component, to the overall dissimilarity for all stands and both study years (Figure 6). Proportionally, Stand-25 and Stand-60 (Figure 6A and 6C) presented higher nestedness than Stand-75, Stand-90, Stand-100A, and Stand-100B in the initial (2007) range (Figure 6E, 6G, 6I and 6K); this tendency was not consistent during the 10-year interval (2017) when Stand 60 (Figure 6D) approached older stands (Figure 6H and 6J) .

The comparison of temporal Sørensen dissimilarity index ( $\beta_{\text{sor}}$ ) between 2007 and 2017 showed that  $\beta_{\text{sor}}$  was higher and more variable among plots in Stand-25, and did not differ in the older stands (Figure 7). The components of temporal  $\beta$  diversity, especially turnover ( $\beta_{\text{sim}}$ ), had the highest value in Stand-25 (Figure 7A) compared to the other stands (Figure 7B to 7F). Moreover, the variation in the Sørensen dissimilarity index between stands (0.66 to 0.83; Figure 6) and between years (0 to 0.27; Figure 7) in absolute terms was similar, while in relative terms (variance/mean), temporal beta diversity showed much more variance than beta spatial diversity.

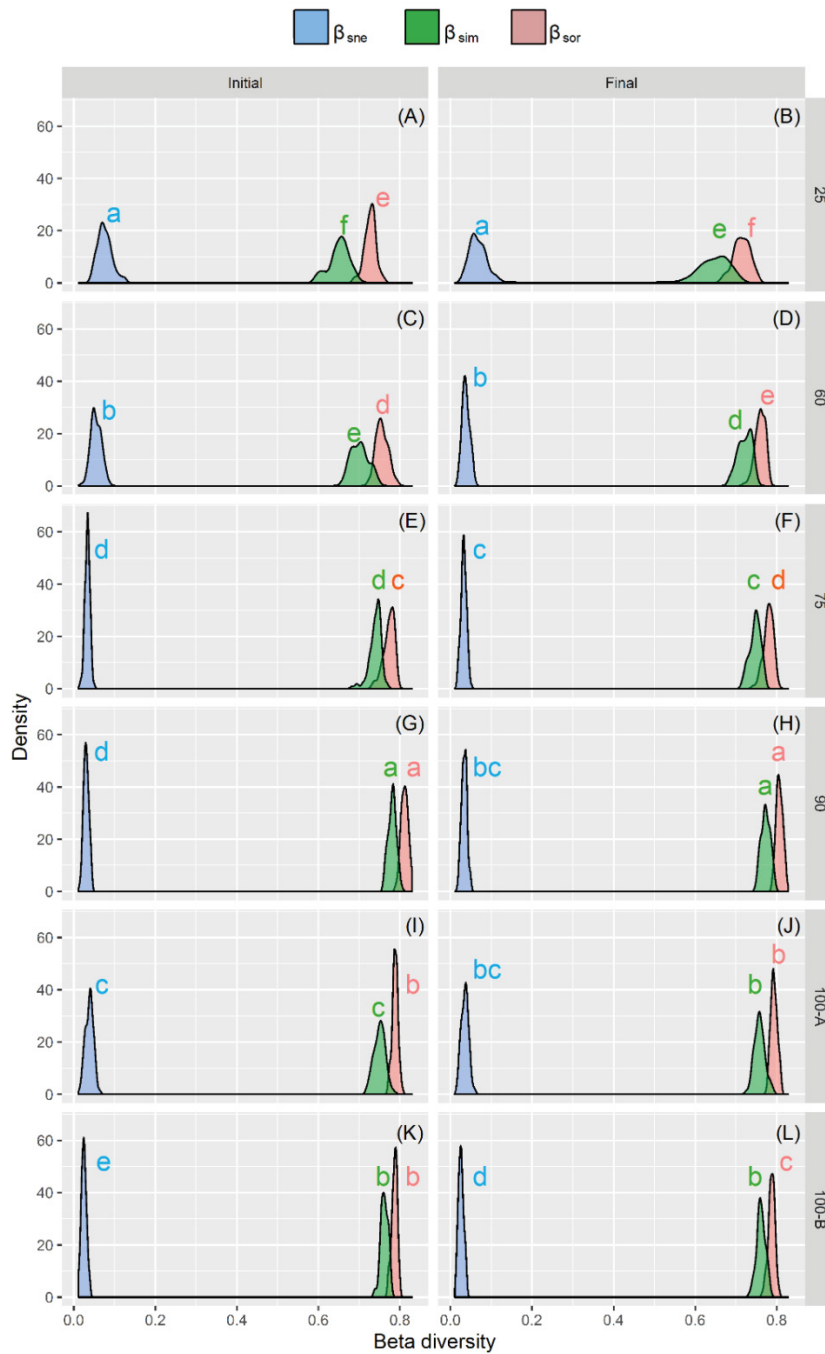


Figure 6 - Multiple-site dissimilarities accounting for the components of beta spatial diversity, turnover ( $\beta_{sim}$ ), nestedness ( $\beta_{sne}$ ), and the sum of both values ( $\beta_{sor}$ ) in six stand ages (25, 60, 75, 90, 100A, and 100B), and two study years (2007 and 2017) in secondary forests in southern Brazil. Values with the same letter (for different stands) did not differ significantly by the Fisher's test using Bonferroni correction with  $p < 0.05$ .

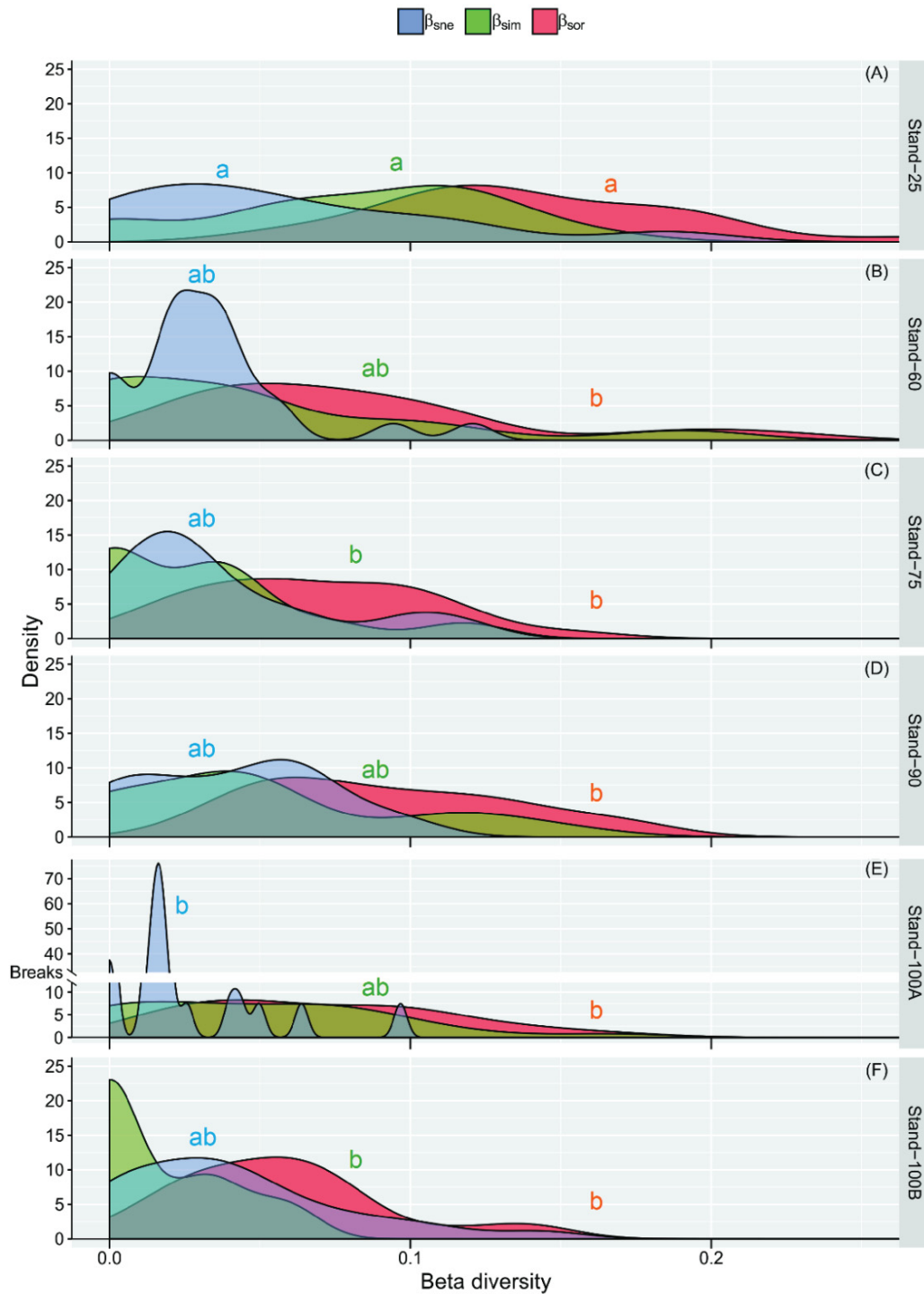


Figure 7 - Temporal changes over ten-years in community composition according to the components of beta diversity, turnover ( $\beta_{sim}$ ), nestedness ( $\beta_{sne}$ ), and the sum of both values ( $\beta_{sor}$ ), in six stand ages (25, 60, 75, 90, 100A, and 100B) in secondary forests in southern Brazil. A scale break is on the y-axis of the Stand-100A (E) to improve representation of data. Values with the same letter (for different stands) did not differ significantly by the Fisher's test using Bonferroni correction with  $p < 0.05$ .

## 1.4 DISCUSSION

As hypothesized, we observed a high spatial-temporal heterogeneity of the studied tree assemblages regarding species richness, structure, composition, diversity, and dynamics. In general, the youngest site was more floristically distinct, showed fewer species, a less structured stand, a lower spatial beta diversity but higher temporal beta diversity, and faster demographic rates than the oldest stands. Significant relationships were observed between the different parameters evaluated and demographic rates (Figure S2 – Appendix B) which are often additive effects. Taken together, this pattern suggests that forest succession is a complex process with a certain predictability in terms of structure and composition, with time post-disturbance being fundamental predictor.

Despite the changes in the structure (abundance and basal area) and in the nestedness component of beta diversity, species richness, alpha diversity (Shannon), turnover component and total beta diversity remained stable in the period (Table 2). But that does not mean that there were no changes, the data collected on only two occasions limit analysis of temporal interactions. As the demographic structure changes more abruptly from 25 years (Figure 3) and the species richness, diversity (Figure 2), composition (Figure 4), beta spatial diversity (Figure 6) are more stable after 75 years, the demographics change and stabilize more rapidly than compositional diversity. In fact, evidence of a rapid recovery of species composition, ecological groups, biotic interactions, and functional characteristics in secondary forests is questionable (CHAZDON et al., 2003; GUARIGUATA and OSTERTAG, 2001) since these types of forests house substantially less biodiversity compared to old-growth sites (TURNER et al., 1997). Species composition may remain different in secondary forests for centuries (FINEGAN, 1996), or may never equate to a primary forest (CHAZDON, 2008). For example, Liebsch et al. (2008) estimated that the Atlantic Forest needs up to three centuries to reach the proportion of species found in mature forests, and significantly more time (between one and four thousand years) to reach the original levels of endemism. The progressive change of species composition (Sheil, 1999) indicates that a significant proportion of the successional trajectory may be explained by deterministic models of succession (CEQUINEL et al., 2018). On the



other hand, differences between stands with the same post disturbance recovering time (Stand-100A and Stand-100B) corroborates the evidence that secondary succession may not lead to convergence in species composition (CHAZDON, 2008). This variation may be associated to different perturbations and related environmental variations, such as, soil conditions (MARTINS et al., 2015), hydrological variation guided by topography (ZULETA et al., 2018), history of landscape use (GROSS et al., 2018), differences in initial site conditions (VANDERMEER et al., 2004), or stochastic processes that possibly operate with environmental factors.

Considering that the size of the polygons in the hypothetical space of the nMDS (Figure 4) is proportional to the stochasticity, the intermediate supports (Stand-60, Stand-75, Stand-90 and Stand-100B) were more stochastic in the spatial rotation of species while the extremes Stand-25 and Stand-100A were more consistent. We infer that a greater proportion of deterministic processes acted in the assembly of their respective assemblies and that the opposite positions with the greatest temporal dissimilarity (greater distance between polygons) suggesting that it is not the same environmental filter that is acting in the assembly of their respective sets. The younger area showed different composition. For the stages of 60 years or more, the composition variance was synchronized with PCoA2 (Figure 5) showing systematic changes. Systematic differences in temporal and spatial patterns suggest that there are changes in the relative strength of deterministic vs. stochastic processes along gradients, results that cover community assembly theory, identifying common mechanisms linking spatial and temporal patterns (VAN ALLEN et al., 2017).

The demographic rates of change of the stands (Figure 3) were larger and more stochastic in the younger groups. The observed mortality (1.5 to 2.7% year<sup>-1</sup>) and recruitment (0.7 to 2.6% year<sup>-1</sup>) rates were similar to other studies conducted in tropical forests that ranged from 0.7 to 2.9% year<sup>-1</sup> for mortality and from 0.4 to 5.1% year<sup>-1</sup> for recruitment (MARQUES et al., 2009; PHILLIPS et al., 1994; ROLIM et al., 2005). The dynamics rates were particularly higher in the youngest stand (Stand-25), having a balance between mortality (2.7% year<sup>-1</sup>) and recruitment (2.6% year<sup>-1</sup>). Older stands (over 60 years) showed a more imbalanced dynamic in favor to mortality and basal area gain (Table 2; Figure 2). These patterns are often reported in the Atlantic Forest, suggesting a self-thinning process (mainly of small trees) caused by an intense

interspecific and intraspecific competition among trees (OLIVEIRA-FILHO et al., 2007; VALIM et al., 2018; WERNECK and FRANCESCHINELLI, 2004).

The total spatial dissimilarity of the assemblages was driven mainly by species substitution, with both generally increasing with time (stand age) (Figure 6). Our results agree with the analysis of the components of beta diversity for wide geographic areas that showed turnover being five times greater than nestedness (SOININEN et al., 2018). A high proportion of the turnover component may indicate a natural process of species substitution (BASELGA and ORME, 2012). A higher proportion of nestedness in more recently disturbed areas shows a greater of the same species co-occurrences (WRIGHT and REEVES, 1992). In this case, differences in species are probably related to multiple factors, such as the frequency of dispersion events, environmental heterogeneity, and biotic interactions (SOININEN et al., 2018). The temporal dissimilarity (changes in species composition between the two sampling periods) was higher for the youngest stand, with the higher turnover rate driving species substitution (Figure 7). We observe trade-off between spatial and temporal beta diversity occurs as stands grow older, so that young stands show more temporal turnover of species than old stands, and, conversely, older stands show larger spatial turnover of species than younger stands (Figure 7). Colonization generally dominates the initial successional change, and turnover rates decrease steadily at rates of species gain given increasing competitive pressure and a decreasing pool of potential new colonists (SHEIL et al., 2000). These results confirm that, as a consequence of demographic events in the studied secondary tropical forest, local extinction was surpassed by the arrival of new immigrant species. This indicates that disturbances have resulted in significant changes in species composition that are becoming more heterogeneous by gradually regaining diversity over time. Despite the relatively short period for a community of trees (10 years) the changes in the ecosystem reflected a wide variation in beta diversity. (Figure 7). It is important to note the magnitude of the temporal fluctuations likely to depend on the sampling interval and tree communities turn into decades (VAN ALLEN et al., 2017). Thus, the patterns that we identify should be better exploited for a longer period of time, since we recognize that in this aspect the differences in temporal beta diversity for the period of a decade are not consistent to establish relations with the successional trajectory.

Our results demonstrate different aspects of secondary succession in a tropical hyper-diverse forest inserted within a forest matrix relatively well preserved. The demographic rates and diversity recorded in 10-year interval indicate the “rapid and dynamic process of species replacement and structural changes” takes place on younger stands (over time and space), and only over space on older stands. Such results reiterate the complexity and variability of forest succession in tropical ecosystems; and can as benchmark for evaluating and monitoring the effectiveness of restoration measures to promote biodiversity and forest structural recovery in impacted tropical ecosystems that sustain the ecological processes critical to maintenance of biodiversity.

## REFERENCES

- ARROYO-RODRÍGUEZ, V., MELO, F. P. L., MARTÍNEZ-RAMOS, M. et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v. 92, p. 326-340, 2017. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>.
- BALMFORD, A. Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 11, p. 193-6, 2010. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10026-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10026-4).
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, p. 134-143, 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>.
- BASELGA, A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, p. 1223-1232, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x>.
- BASELGA, A., ORME, C. D. L. betapart: an R package for the study of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 808-812, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>.
- BASELGA, A., ORME, D., VILLEGGER, S., et al. **betapart**: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package, v. 1.5.0, 2018. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>.
- BROOK, B. W., BRADSHAW, C. J. A., KOH, L. P. et al. Momentum drives the crash: Mass extinction in the tropics. **Biotropica**, v. 38, p. 302-305, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00141.x>.
- CEQUINEL, A., CAPELLESSO, E., MARCILIO-SILVA, V. et al. Determinism in tree turnover during the succession of a tropical forest. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 120-128, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.08.007>.
- CHANTHORN, W., HARTIG, F., BROCKELMAN, W. Y. Structure and community composition in a tropical forest suggest a change of ecological processes during stand development. **Forest Ecology and Management**, v. 404, p. 100-107, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.001>.
- CHAZDON, R. L., CAREAGA, S., WEBB, C. et al. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. **Ecological Monographs**, v. 73, p. 331-348, 2003. <https://doi.org/10.1890/02-4037>.

CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON, W. P., SCHNITZER, S. A. (Ed.). **Tropical Forest Community Ecology**. Oxford: Wiley-Blackwell, 2008. p. 384-408.

CHAZDON, R. L., COE, F. G. Ethnobotany of woody species in second-growth, old-growth, and selectively logged forests of northeastern Costa Rica. **Conservation Biology**, v. 13, p. 1312-1322, 1999. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98352.x>.

CHAZDON, R. L., PERES, C. A., DENT, D. et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology**, v. 23, p. 1406-1417, 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01338.x>.

CONDIT, R., PITMAN, N., LEIGH, E. G. Jr. et al. Beta-diversity in tropical forest trees. **Science**, v. 25, p. 666-667, 2002. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1066854>.

CRUZ, A. P., HIGUCHI, P., SILVA, A. C. et al. Inter-relação entre paisagem, organização florístico-estrutural e demografia do componente arbóreo em floresta com araucárias. **Ciência Florestal**, v. 28, p. 67-79, 2008. <http://dx.doi.org/10.5902/1980509831579>.

DONHA, C. G. **Dinâmica de crescimento e estoque de biomassa, carbono e nutrientes em espécies arbóreas da Floresta Atlântica no Sul do Brasil**. Doctoral thesis. Universidade Federal do Paraná, 2016.

FERRAZ, S. F. B, FERRAZ, K. M. P. M. B., CASSIANO, C. C. et al. How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? **Landscape Ecology**, v. 29, p. 187-200, 2014. <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-014-9988-z>.

FINEGAN, B. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 11, p. 119-124, 1996. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81090-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81090-1).

FOLEY, J. A. et al., 2007. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 5, n. 1, p. 25-32, 2007. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[25:ARFDAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[25:ARFDAL]2.0.CO;2).

GARDNER, T. A., BARLOW, J., PARRY, L. T. W. et al. Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. **Biotropica**, v. 39, p. 25-30, 2007. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00228.x>.

GLENN-LEWIN, D. C., PEET, R. K., VEBLEN, T. T. **Plant Succession: Theory and Prediction**, first ed. Chapman & Hall, London, 1992.

GOMES, E. P. C., MANTOVANI, W., KAGEYAMA, P. Y. Mortality and recruitment of trees in a secondary montane rain forest in southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 63, p. 35-45, 2003. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842003000100007>.

GROSS, A., SILVA, A. C. da, CRUZ, A. P. et al. Fragmentation as a key driver of tree community dynamics in mixed subtropical evergreen forests in Southern Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 411, p. 20-26, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.013>.

GUARIGUATA, M. R., OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, p. 185-206, 2001. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1).

HIGUCHI, P. **forest.din**: Função em linguagem de programação estatística R para a determinação de taxas demográficas de espécies arbóreas, 2017. <https://doi.org/10.5281/zenodo.439701>.

HOOPER, E. R., LEGENDRE, P., CONDIT, R. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. **Ecology**, v. 85, p. 3313-3326, 2004. <https://doi.org/10.1890/03-0655>.

IUSS Working Group WRB. **World Reference Base for Soil Resources (WRB)**, sistema universal reconhecido pela International Union of Soil Science (IUSS) e FAO, 2015. <http://www.fao.org/3/a-i3794e.pdf>.

KAUANO, E. E., CARDOSO, F. C. G., TOREZAN, J. M. D. et al. Micro-and meso-scale factors affect the restoration of Atlantic Forest. **Natureza e Conservação**, v. 11, p. 145-151, 2013. <http://dx.doi.org/10.4322/natcon.2013.023>.

KEENAN, R. J., REAMS, G. A., ACHARD, F. et al. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment, 2015. **Forest Ecology and Management**, v. 352, p. 9-20, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.014>.

KOLEFF, P., GASTON, K.J., LENNON, J.K. Measuring beta diversity for presence-absence data. **Journal of Animal Ecology**, v. 72, p. 367-382, 2003. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x>.

KORNING, J., BALSLEV, H. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. **Journal of Vegetation Science**, v. 5, p. 77-86, 1994. <https://doi.org/10.2307/3235641>.

LAURANCE, W. F. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, p. 65-70, 2007. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.014>.

LIEBSCH, D., MARQUES, M. C. M., GOLDENBERG, R. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. **Biological Conservation**, v. 141, p. 1717-1725, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.013>.

MAGURRAN, A. E., DORNELAS, M. Biological diversity in a changing world. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, p. 3593-3597, 2010. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0296>.

MARQUES, M. C. M., BURSLEM, D. F. R. P., BRITZ, R. et al. Dynamics and diversity of flooded and unflooded forests in a Brazilian Atlantic rain forest: a 16-year study. **Plant Ecology and Diversity**, v. 2, p. 57-64, 2009. <https://doi.org/10.1080/17550870902946569>.

MARTINS, K. G., MARQUES, M. C. M., DOS SANTOS, E. et al. Effects of soil conditions on the diversity of tropical forests across a successional gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 349, p. 4-11, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.018>.

MENDIBURU, F. **Agricolae**: Statistical Procedures for Agricultural Research. R package version 1.2-8, 2017. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>.

OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., FRIENDLY, M. et al. **Vegan**: Community Ecology Package. R package version 2.5-4, 2019. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

OLDEN, J. D., LOCKWOOD, J. L., PARR, C. L. Biological invasions and the homogenization of faunas and floras. In: WHITTAKER, R. J., LADLE, R.J. (Ed.). **Conservation biogeography**. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011. p. 224-243.

OLIVEIRA-FILHO, A.T., CARVALHO, W. A. C., MACHADO, E. L. M. et al. Dinâmica da comunidade e populações arbóreas da borda e interior de um remanescente florestal na Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, em um intervalo de cinco anos (1999-2004). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, p. 149-161, 2007. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042007000100015>.

PHILLIPS, O. L., GENTRY A. H. Increasing turnover through time in tropical forests. **Science**. v. 263, p. 954-958, 1994. <http://dx.doi.org/10.1126/science.263.5149.954>.

PHILLIPS, O. L., HALL, P., GENTRY, A. H. et al. Dynamics and species richness of tropical rain forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 91, p. 2805-2809, 1994. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.7.2805>.

PHILLIPS, O. L., MALHI, Y., HIGUCHI, N. et al. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. **Science**, v. 282, p. 439-442, 1998. <https://doi.org/10.1126/science.282.5388.439>.

POORTER, L., BONGERS, F., AIDE, T. M. et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, v. 530, p. 211-214, 2016. <https://doi.org/10.1038/nature16512>.

POORTER, H., NIKLAS, K. J., REICH, P. B. et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, 193, 30-50, 2012.

PROJETO MapBiomas – Coleção 3 da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso de Solo do Brasil, accessed in 15/07/2019 through the link: <http://mapbiomas.org/map#>.

R Core Team (2019). **R**: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

RIBEIRO, M. C., METZGER, J. P., MARTENSEN, A. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1141-1153, 2009. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>.

ROLIM, S. G., JESUS, R. M., NASCIMENTO, H. E. M. et al. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. **Oecologia**, v. 142, p. 238-246, 2005. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1717-x>.

ROZENDAL, D. M. A., BONGERS, F., AIDE, T. M. et al. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. **Science Advances**, v. 5, p. 1-10, 2019. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>.

SALAMI, B., HIGUCHI, P., SILVA, A.C. et al. Dinâmica de populações de espécies arbóreas em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista Montana em Lages, Santa Catarina. **Ciência Florestal**, v. 27, p. 105-116, 2017. <http://dx.doi.org/10.5902/1980509826451>.

SHEIL, D. Developing tests of successional hypotheses with size-structured populations, and an assessment using long-term data from a Ugandan rain forest. **Plant Ecology**, v. 140, p. 117-127, 1999. <https://doi.org/10.1023/A:1009729108668>.

SHEIL, D.; BURSLEM, D. F. R. P.; ALDER, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. **Journal of Ecology**, v. 83, p. 331-333, 1995. <http://dx.doi.org/10.2307/2261571>.

SHEIL, D., JENNINGS, S., SAVILL, P. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, p. 865-882, 2000. <https://doi.org/10.1017/S0266467400001723>.

SOININEN, J., HEINO, J., WANG, J. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, p. 96-109, 2018. <https://doi.org/10.1111/geb.12660>.

SORENSEN, T. A. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. **Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter**, v. 5, p. 1-34, 1948.



TURNER, I. M., WONG, Y. K. CHEW, P. T. et al. Tree species richness in primary and old secondary tropical forest in Singapore. **Biodiversity and Conservation**, v. 6, p. 537-543, 1997. <https://doi.org/10.1023/A:1018381111842>.

VALIM, B. D. F., VEFAGO, M. B., DUARTE, E. et al. Tree community dynamics in a forest adjacent to the reservoir of a hydroelectric power plant in the southern Brazilian Atlantic Forest. **Bosque**, v. 39, p. 255-264, 2018. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002018000200255>.

VANDERMEER, J., DE LA CERDA, I.G., PERFECTO, I. et al. Multiple basins of attraction in a tropical forest: evidence for nonequilibrium community structure. **Ecology**, v. 85, p. 575-579, 2004.

VAN ALLEN, B. G., RASMUSSEN, N. L., DIBBLE, C. J. et al. Top predators determine how biodiversity is partitioned across time and space. **Ecology Letters**, v. 20, p. 1004-1013, 2017. <https://doi.org/10.1111/ele.12798>.

WERNECK, M. S., FRANCESCHINELLI, E.V. Dynamics of a dry forest fragment after the exclusion of human disturbance in southeastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 174, p. 337-346, 2004. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000049112.06259.4c>.

WHEELER, B., TORCHIANO, M. **ImPerm**: Permutation Tests for Linear Models. R package version 2.1.0, 2016. <https://CRAN.R-project.org/package=ImPerm>.

WOICIECHOWSKI, T., MARQUES, R. Produção de serapilheira e restituição de nutrientes em florestas secundárias do litoral paranaense. **Revista Ecologia e Nutrição Florestal**, v. 5, p. 53-67, 2017. <http://dx.doi.org/10.5902/2316980X27369>.

WRIGHT, D. H., REEVES, J. H. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. **Oecologia**, v. 92, p. 416-428, 1992. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00317469>.

ZULETA, D., RUSSO, S.E., BARONA, A. et al. Importance of topography for tree species habitat distributions in a terra firme forest in the Colombian Amazon. **Plant and Soil**, p. 1-17, 2018. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3878-0>.

## 2 CAPÍTULO 2 - ESTRUTURA FLORESTAL E SERAPILHEIRA ACUMULADA PREDIZEM A VELOCIDADE DA DINÂMICA DEMOGRÁFICA EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS DA MATA ATLÂNTICA

### RESUMO

O conhecimento dos fatores preditivos da dinâmica demográfica de florestas secundárias é útil para planejar estratégias de recuperação de áreas degradadas, estimar a produção de biomassa e para subsidiar o planejamento da utilização racional de recursos. O objetivo deste estudo foi investigar possíveis fatores bióticos e abióticos que predizem taxas de dinâmica demográfica da vegetação secundária da Mata Atlântica. Para isso, em seis florestas, que variaram em idade desde a última perturbação (25, 60, 75, 90 e mais de 100 anos) foi obtido a ordenação por PCA das taxas demográficas (mortalidade, recrutamento, rotatividade em abundância, perda em área basal, ganho em área basal e rotatividade em área basal) e utilizada como variável resposta em uma árvore de regressão. Como possíveis fatores preditivos foram utilizados: a declividade, variáveis químicas do solo em diferentes profundidades, parâmetros da estrutura florestal, quantidade de serapilheira acumulada e padrões espaciais. A árvore de regressão revelou que variações locais nos padrões dinâmicos foram mais bem preditas pela estrutura florestal e pela quantidade média de serapilheira acumulada. Locais com estrutura menos desenvolvida em relação ao diâmetro máximo, altura máxima e área basal ocorreram nas florestas mais jovens (25 anos) e em clareiras das áreas mais antigas (com 90 e 100 anos), onde foram observadas as maiores taxas de dinâmica demográfica. Áreas com estrutura mais desenvolvida foram frequentes em todas as florestas independentemente da idade pós-perturbação. Nessas áreas, as mudanças foram mais lentas e a quantidade de serapilheira acumulada sobre o solo foi inversamente proporcional à rotatividade de árvores e de área basal.

**Palavras-chave:** floresta ombrófila densa submontana; sucessão ecológica; taxas demográficas; atributos químicos do solo.

## ABSTRACT

*Forest structure and litterstock predict the speed of demographic dynamics in secondary forests of the Atlantic Forest.* The knowledge of predictive factors related to the demographic dynamics of secondary forests is useful plan strategies for recovery of degraded areas, estimate the production of biomass and to subsidize the planning for rational use of resources. The aim of this study was to investigate possible biotic and abiotic factors that predict rates of demographic dynamics in second-growth vegetation of the Southern Atlantic Forest. We applied a PCA on data from six forests which varied in age from the last disturbance (25, 60, 75, 90 and more than 100 years-old) ordering of demographic rates (mortality, recruitment, abundance turnover, loss in basal area , basal area gain and basal area turnover), and used its ordination as response variable in a regression tree. As possible predictive factors were used: slope, soil chemical variables at different depths, forest structure parameters, amount of litterstock and spatial patterns. The regression tree revealed that the dynamics rates were better predicted by the forest structure and by the average amount of litterstock. Sites with a less developed structure in relation to maximum diameter, maximum height and basal area occurred in the youngest forests (25 years-old) and in clearings of the oldest forests (90 and 100 years-old), where the highest rates of demographic dynamics were observed. Areas with more developed structure were frequent in all forests independent of post-disturbance age. In these areas, the changes were slower and the amount of litterstock on the ground was inversely proportional to trees and basal area turnover.

**Keywords:** submontane dense ombrophilous forest; ecological succession; demographic rates; soil chemical attributes.

## 2.1 INTRODUÇÃO

A análise da dinâmica da vegetação florestal reflete interações complexas de eventos de perturbação (CHAZDON, 2003) e requer uma compreensão de como os outros componentes interagem e como influenciam em escala regional e local (NORDEN et al., 2015). Na Mata Atlântica, as taxas de dinâmica demográfica apresentam relação com os parâmetros estruturais da vegetação e da paisagem (GROSS et al., 2018); com a sucessão (MACHADO e OLIVEIRA-FILHO, 2010); cobertura do dossel; atributos químicos do solo (soma de bases) (SALAMI et al., 2014) e variações topográficas (MARQUES et al., 2009). Além disso, o crescimento é potencialmente afetado por atributos químicos do solo (CARDOSO et al., 2012), sendo que variações em pequena escala podem influenciar trajetórias sucessionais, principalmente onde a vegetação se desenvolve sobre solos com baixa fertilidade (MARTINS et al., 2015). É em pequena escala também que ocorrem as relações mutualistas entre macro e microorganismos, que, sob as condições de alta temperatura e umidade, aumentam muito a atividade biológica sobre a dinâmica da matéria orgânica (LAVELLE et al., 1993), causando aumento da decomposição da serapilheira e da mineralização de nitrogênio, nutriente limitante ao crescimento das florestas tropicais (VITOUSEK e HOWARTH, 1991).

Estimativas recentes mostram que as florestas nativas representam 26% da cobertura do bioma Mata Atlântica (REZENDE et al., 2018), proporção abaixo do limiar recomendado para manter a integridade de diferentes grupos taxonômicos (BANKS-LEITE et al., 2014). Além disso, por se tratar de um *hotspot* intensamente fragmentado (RIBEIRO et al., 2009) e antropizado (REZENDE et al., 2018), apresentam alta vulnerabilidade às mudanças. Tal situação requer políticas públicas com estratégias de monitoramento e predição das mudanças, pois importantes serviços ecossistêmicos estão ameaçados.

O trecho de floresta onde este estudo foi realizado está inserido no segundo maior remanescente de Mata Atlântica contínua do país (RIBEIRO et al., 2009), no litoral do Paraná, e é caracterizado por um mosaico de vegetação de florestas secundárias com diferentes idades pós-perturbações naturais e antrópicas. Um conjunto de parcelas permanentes de florestas com diferentes idades foi monitorado

por dois inventários com intervalo de dez anos. Neste trabalho, foi testada a hipótese de que variações locais nos padrões dinâmicos das assembleias de árvores podem ser preditas por fatores ambientais como inclinação do terreno, quantidade de serapilheira acumulada, atributos químicos do solo em diferentes profundidades, estrutura da floresta e padrão espacial em diferentes escalas.

O objetivo deste trabalho foi investigar quais fatores bióticos e/ou abióticos predizem as taxas de dinâmica demográfica da vegetação secundária da Floresta Atlântica Submontana, no litoral do Paraná.

## 2.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.2.1 Área de estudo e desenho amostral

O estudo foi realizado na Reserva Natural Guaricica, localizada no município de Antonina, estado do Paraná, em área de formação natural da Floresta Ombrófila Densa Submontana no bioma da Mata Atlântica. O clima da região é subtropical úmido com verões quentes e temperados, classificado como Cfa segundo Köppen-Geiger com uma precipitação média anual de 2.545 mm (FERRETTI e DE BRITTEZ, 2006). A matriz florestal predomina na paisagem devido à existência de outras Unidades de Conservação que contribuem para as boas condições ambientais da região. Esta pesquisa buscou analisar dados de seis faixas etárias com floresta secundária no processo de regeneração natural (Tabela 3).

Tabela 3 - Características das parcelas florestais: idade, classe de solo, coordenadas geográficas (latitude e longitude) e elevação.

<b>Idade</b>	<b>Classe de Solo*</b>	<b>Latitude S</b>	<b>Longitude W</b>	<b>Elevação</b>
<b>25</b>	Cambissolo e Argissolo	25°18'15,901"	48°39'37,382"	133
<b>(45-70)</b>	Cambissolo e Gleissolo	25°19'15,773"	48°40'38,001"	41
<b>(75-80)</b>	Cambissolo	25°19'45,886"	48°40'38,801"	113
<b>90</b>	Cambissolo	25°19'48,992"	48°40'26,679"	131
<b>100A</b>	Cambissolo	25°17'53,011"	48°39'29,403"	154
<b>100B</b>	Cambissolo e Argissolo	25°17'52,701"	48°40'4,995"	163

\* FONTE: DONHA (2016).

As idades das florestas foram estimadas por meio de entrevistas com proprietários de terras e moradores antigos, imagens de satélite ou fotografias aéreas e contagens de anéis de árvores (DONHA, 2016). O uso do solo ou cobertura vegetal, em tempos passados, variou entre agricultura com solo exposto e extração seletiva de madeira, combinada com extração de palmito. Na região do entorno, sempre predominou a cobertura florestal nativa e o uso antrópico mais expressivo e impactante para a regeneração foi a criação de bubalinos em pastagens com herbáceas de espécies naturalizadas (incluindo *Urochloa decumbens* (Stapf) R. D. Webster, *Urochloa humidicola* (Rendle) Morrone & Zuloaga) e nativas (CHEUNG et al., 2009).

### 2.2.2 Coleta de dados

As árvores foram avaliadas em duas ocasiões (2007 e 2017) em parcelas permanentes com dimensões de 100 m x 100 m. Todos os indivíduos arbóreos com diâmetro à altura do peito (DAP) maior ou igual ( $\geq$ ) 5 cm foram medidos, marcados e mapeados. Os dados de declividade foram obtidos entre os vértices de uma grade de 10 m x 10 m, usando um clinômetro (Brunton®). A serapilheira acumulada foi quantificada após coletas, usando-se um gabarito de 50 cm x 50 cm (0,25 m<sup>2</sup>) em 25 pontos equidistantes (grade 20 m x 20 m) dentro de cada floresta, em quatro ocasiões diferentes (inverno e verão de 2013; inverno e verão de 2014) (WOICIECHOWSKI, 2015). O material foi seco em estufa e pesado posteriormente. Amostras de solo foram também coletadas nos mesmos pontos onde se coletou serapilheira, em três profundidades (0 - 5 cm, 5 - 10 cm, 10 - 20 cm). Os atributos químicos do solo analisados nessas amostras foram: C orgânico; pH (CaCl<sub>2</sub> 0,01 mol/L); P; K; Na (extrator Mehlich); Ca; Mg; Al (extrator KCl); Cu; Fe; Mn e Zn (extrator HCl 0,01 mol/L).

### 2.2.3 Análise e processamento

Os valores de cada atributo químico do solo e da quantidade de serapilheira acumulada foram interpolados com uma função polinomial de Kernel para uma distância de até 25 metros e, portanto, houve a ponderação dos valores (suavização)

com as amostras vizinhas. Os valores de inclinação foram interpolados, usando-se um modelo de elevação digital (MDE), gerado a partir da diferença de altitude entre os vértices. Os valores das interpolações para cada atributo químico de solo, para serapilheira acumulada e declividade foram extraídos para cada árvore, agregando-os como atributos na tabela de dados.

As parcelas foram divididas em subparcelas de 20 m x 20 m. As variáveis dendrométricas (diâmetro máximo, área basal, altura máxima e número de árvores) foram calculadas em cada subparcela com base nos dados coletados no primeiro levantamento (em 2007), assim passaram a ser consideradas preditoras das mudanças demográficas de uma década (2017). Padrões espaciais foram descritos por meio da função  $K$  de Ripley e da transformação da raiz quadrada, função  $L$ , usando-se o desvio do valor teórico em distâncias consecutivas de 1 metro, até um máximo de 10 metros; ou seja, 10 padrões foram usados na ordenação. Os padrões espaciais foram analisados com o programa computacional “R” (R, 2019), usando-se o pacote “spatstat” (BADDELEY et al., 2015). As médias para os atributos químicos do solo, serapilheira acumulada e declividade foram obtidas para as subparcelas em função dos valores das árvores de cada subparcela.

As taxas de dinâmica foram estimadas a partir das equações programadas por HIGUCHI (2017). Para a taxa de mortalidade, utilizou-se a proporção anual de árvores mortas em função do número de árvores no início e no final do intervalo de medição. A taxa de recrutamento foi quantificada pela proporção média anual de árvores que ingressaram. A taxa de rotatividade em número de árvores é a taxa média anual da mortalidade e do recrutamento. A taxa de perdas em área basal se refere à proporção de perda anual de área basal pelas árvores mortas e eventuais decrementos de sobreviventes. A taxa de ganho anual em área basal descreve a proporção de ganho de área basal com as recrutas e com o incremento em área basal das sobreviventes, e a taxa de rotatividade em área basal representa uma taxa anual média entre a taxa de perda e de ganhos de área basal.

As variáveis dependentes foram agrupadas em uma matriz e as variáveis explicativas em cinco matrizes multivariadas e duas univariadas (Tabela 5). Dados em proporção foram transformados pelo arcosseno de raiz quadrada e posteriormente padronizados em escala com a divisão pelo desvio padrão. Os valores da estrutura e variáveis do solo foram transformados por logaritmo natural e padronizados com a

divisão pelo desvio padrão. A ordenação das matrizes com mais de uma variável foi realizada pela PCA e extraídos os componentes significativos. A significância dos componentes da PCA foi verificada com análise do gráfico scree plot e distribuição de broken stick. O teste Kaiser-Meyer-Olkin (KMO) foi aplicado para selecionar apenas as variáveis com proporção mínima de 0,5 da variância considerada comum a todas as variáveis e o teste de esfericidade foi aplicado para avaliar a correlação ( $p < 0,001$ ) entre as variáveis. Uma árvore de regressão (BREIMAN et al., 1984) foi usada para prever as taxas dinâmicas relacionadas à estrutura da floresta, aos atributos químicos do solo, ao padrão espacial, à declividade e à serapilheira acumulada. O crescimento da árvore foi baseado em regras estatísticas de parada com função 'ctree.R' do pacote estatístico 'party' (HOTHORN et al., 2006), método pelo qual não foi necessário remover variáveis. Para a poda da árvore de regressão, a função testa a hipótese nula global de independência entre qualquer uma das variáveis de entrada com a resposta para o valor p menor que 0,05 utilizando os testes de permutação desenvolvidos por Strasser e Weber (1999). A qualidade da árvore de regressão foi avaliada por meio de boxplots e comparação das variáveis preditoras e variáveis respostas. Para isso, utilizou-se o teste de Kruskal-Wallis com comparações múltiplas ( $p < 0,05$ ) e o critério da diferença menos significativa de Fisher. A estruturação espacial foi analisada visualmente pela distribuição das subparcelas dentro das florestas.

Padrões de composição de espécies de diferentes grupos foram comparados usando escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) e testados com análise de variância multivariada com permutação, usando matrizes de distância (PERMANOVA). O NMDS usado para separar visualmente os grupos, foi aplicado com uma matriz de distância de dissimilaridade de Bray-Curtis com a função 'metaMDS', com 2 e 3 dimensões e 100 interações, enquanto a PERMANOVA foi aplicada usando 999 permutações com a função estatística 'adonis', ambas no pacote 'vegan' (OKSANEN et al., 2019) em R (R, 2019).



## 2.3 RESULTADOS

Em relação às variáveis preditoras ordenadas por PCA, a análise do scree plot (Figura 8) indicou apenas um componente principal significativo, com exceção para os padrões espaciais, para a qual a análise indicou dois componentes principais significativos. Em todas as PCAs, o teste de esfericidade de Bartlett indicou correlação ( $p < 0,001$ ) entre as variáveis, podendo estas ser reduzidas a um único fator.

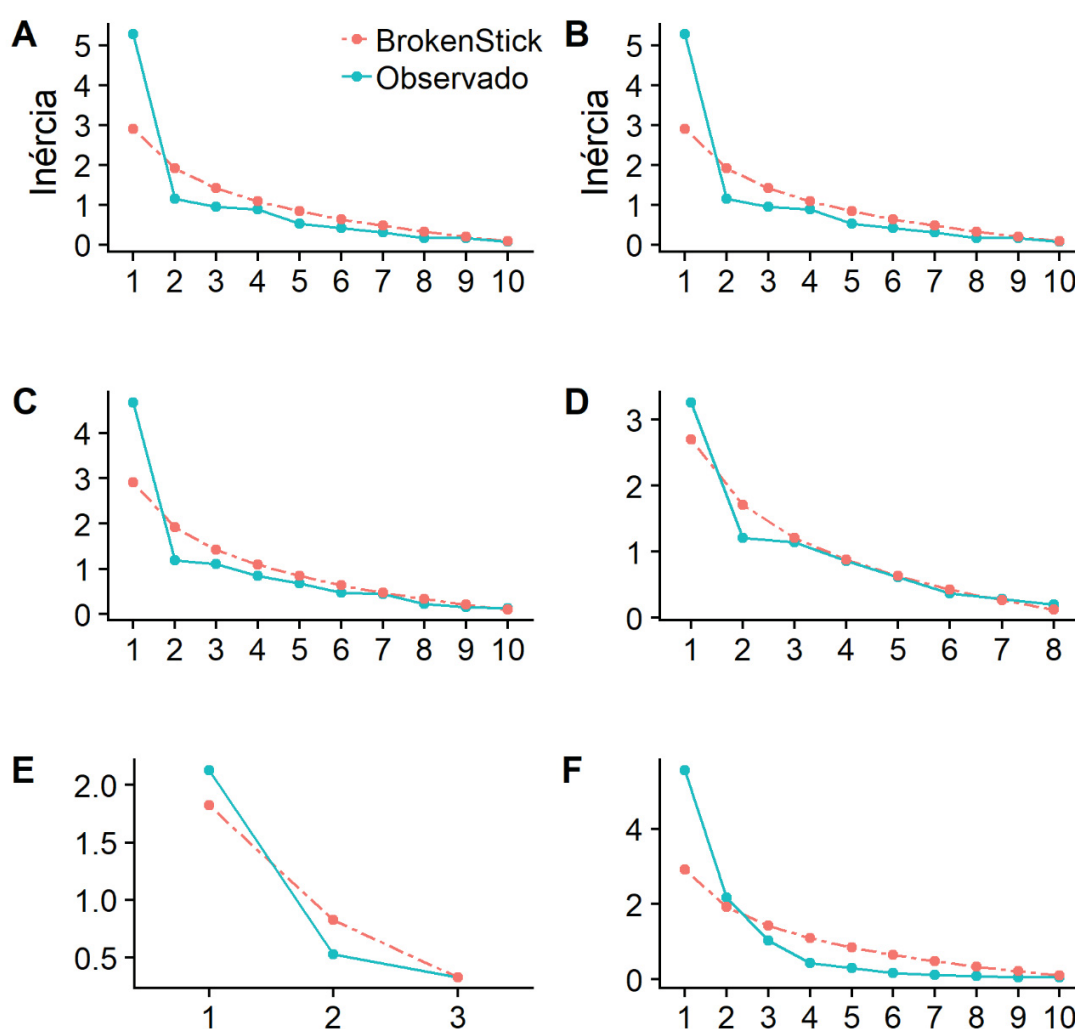


Figura 8 - Scree plot do valor de inércia de cada componente da PCA e o valor determinado pela distribuição de broken stick para as taxas de dinâmica (A) atributos químicos na profundidades de 0-5 cm (B); 5-10 cm (C); 10-20 cm (D), para os parâmetros da estrutura arbórea (E) e padrões espaciais (F).

Algumas variáveis foram excluídas por apresentarem um índice KMO menor de 0,5 (Tabela 4).

Tabela 4 - Peso e índice KMO referente à ordenação por PCA das possíveis variáveis preditoras.

<b>Fator</b>	<b>Variável</b>	<b>PESO</b>	<b>KMO</b>
Taxas de dinâmica	ROTAT.N	0,451	0,603
	ROTAT.AB	0,449	0,598
	TX.PERDA.AB	0,398	0,534
	TX.MORT	0,394	0,534
	TX.RECR	0,377	0,509
	TX.GANHO.AB	0,374	0,501
Atributos químicos do solo 0 - 5 cm	Ca	-0,386	0,79
	Al	0,381	0,824
	Mn	-0,379	0,824
	K	-0,36	0,84
	Mg	-0,327	0,789
	pH.CaCl2	-0,321	0,829
	Cu	-0,293	0,756
	Zn	-0,253	0,746
	C	0,225	0,699
	P	-0,148	0,808
	Fe	-	KMO<0,5 (excluída)
Na	-	KMO<0,5 (excluída)	
Atributos químicos do solo 5 - 10 cm	Mn	-0,397	0,817
	Ca	-0,388	0,776
	K	-0,384	0,807
	Mg	-0,362	0,806
	Al	0,331	0,774
	pH.CaCl2	-0,299	0,765
	Cu	-0,289	0,684
	Zn	-0,26	0,71
	C	0,207	0,689
	P	-0,142	0,747
	Fe	-	KMO<0,5 (excluída)
Na	-	KMO<0,5 (excluída)	
Atributos químicos do solo 10 – 20 cm	Mg	0,469	0,719
	Mn	0,461	0,737
	K	0,433	0,827
	Ca	0,358	0,658
	Fe	0,327	0,722
	Zn	0,258	0,762
	Na	0,235	0,568
	Cu	-0,152	0,465
	Al	-	KMO<0,5 (excluída)
	C	-	KMO<0,5 (excluída)
	P	-	KMO<0,5 (excluída)
pH.CaCl2	-	KMO<0,5 (excluída)	
Estrutura	AB	0,6	0,648
	Alt_max	0,589	0,783

Fator	Variável	PESO	KMO
	DAP_max	0,541	0,665
	N	-	KMO<0,5 (excluída)
Padrões espaciais	L7	0,384	0,794
	L6	0,376	0,798
	L5	0,372	0,793
	L8	0,367	0,838
	L4	0,326	0,782
	L9	0,309	0,777
	L3	0,287	0,79
	L10	0,271	0,805
	L2	0,243	0,739
	L1	0,149	0,705

As taxas de dinâmica demográfica (Mat."Y" na Tabela 5) sintetizadas pelo eixo principal da PCA (Figura 9A) explicaram uma proporção de 72,7% da inércia total. As variáveis que mais se correlacionaram com a ordenação foram a rotatividade em número de árvores (ROTAT.N, peso = 0,45) e a rotatividade em área basal (ROTAT.BA, peso = 0,45).

Tabela 5 - Valores médios e desvio padrão das variáveis respostas (Y) e das possíveis variáveis explicativas em sete matrizes (X1, X2, X3, X4, X5, X6 e X7), em florestas secundárias com seis idades (25, 60, 75, 90, 100A e 100B) no Sul do Brasil. Y1) Mudança temporal por taxa de mortalidade (TX.MORT), taxa de recrutamento (TX.RECR), taxa de rotatividade em número de árvores (ROTAT.N), taxa de perda em área basal (TX.PERDA.AB), taxa de ganho de área basal (TX.GANHO.AB) e taxa de rotatividade em área basal (ROTAT.AB); X1) Estrutura florestal no ano de 2007, atributos químicos do solo na profundidade de 0 a 5 cm; X2) Atributos químicos do solo na profundidade de 5 a 10 cm; X3), Atributos químicos do solo na profundidade de 5 a 10 cm; X4) Atributos químicos do solo na profundidade de 10 a 20 cm; X4) Estrutura florestal no ano de 2007; X5) Padrão espacial (Função K de Ripley) no ano de 2007 em diferentes escalas (1 a 25m); X6) Declividade em graus; X7) Quantidade de serapilheira acumulada.

Variáveis		Floresta / idade					
Mat.	Var.	25	60	75	90	100A	100B
Y	TX.MORT	2,7±1,1	1,8±0,7	1,5±0,7	1,7±0,9	1,5±0,5	1,6±0,9
	TX.RECR	2,6±1,2	1,0±0,7	1,2±0,7	1,7±0,7	1,0±0,6	0,7±0,4
	ROTAT.N	2,7±1,1	1,4±0,6	1,4±0,5	1,7±0,7	1,2±0,4	1,2±0,4
	TX.PERDA.AB	3,0±1,8	1,7±0,9	1,6±1,3	1,9±1,9	1,4±1,0	1,3±1,0
	TX.GANHO.AB	4,2±1,0	2,3±0,7	2,5±0,6	3,0±0,8	2,4±0,6	1,8±0,4
	ROTAT.AB	3,6±1,2	2,0±0,6	2,0±0,8	2,4±1,2	1,9±0,6	1,5±0,6

Variáveis		Floresta / idade					
Mat.	Var.	25	60	75	90	100A	100B
X1	C	39,42±6,65	44,93±7,62	43,14±7,02	36,51±6,26	23,97±7,43	33,50±5,71
	pH	3.42± 0.1	3.2± 0.18	2.82± 0.24	3.59± 0.28	3.57± 0.14	3.52± 0.1
	P	10,70±6,37	5,18±1,69	5,43±1,23	7,41±4,27	8,57±1,69	4,18±0,74
	Ca	0,50±0,15	0,15±0,10	0,41±0,07	0,99±0,69	1,06±0,47	0,45±0,20
	K	0,15±0,02	0,11±0,02	0,12±0,02	0,16±0,02	0,21±0,04	0,13±0,02
	Mg	0,59±0,24	0,29±0,12	0,43±0,11	0,89±0,31	0,59±0,19	0,52±0,19
	Al	1,95±0,20	2,94±0,23	2,38±0,38	1,58±0,51	1,68±0,34	2,00±0,21
	Na	0,06±0,02	0,06±0,02	0,07±0,01	0,06±0,01	0,08±0,01	0,08±0,02
	Cu	0,08±0,04	0,02±0,02	0,04±0,01	0,08±0,03	0,08±0,03	0,09±0,02
	Fe	15,73±1,32	10,56±3,13	10,68±2,35	11,97±2,92	7,93±1,38	8,69±1,78
	Mn	1,23±0,40	0,14±0,05	0,96±1,07	3,38±2,02	3,96±1,51	2,90±1,53
	Zn	0,22±0,13	0,14±0,10	0,18±0,08	0,23±0,08	0,27±0,08	0,24±0,07
X2	C	25,64±4,47	34,88±3,57	31,48±3,1	29,89±4,16	20,08±5,03	25,56±5,84
	pH	3.44± 0.1	3.3± 0.16	2.91± 0.17	3.54± 0.22	3.57± 0.11	3.55± 0.06
	P	9,24±6,48	5,36±2,68	3,91±0,66	9,22±12,79	8,10±3,13	3,19±0,92
	Ca	0,26±0,10	0,15±0,10	0,32±0,05	0,55±0,49	0,68±0,42	0,13±0,06
	K	0,10±0,01	0,09±0,02	0,09±0,02	0,13±0,02	0,15±0,03	0,09±0,01
	Mg	0,25±0,11	0,20±0,09	0,26±0,07	0,61±0,21	0,40±0,18	0,24±0,09
	Al	2,02±0,21	2,90±0,36	2,36±0,31	2,00±0,47	1,97±0,34	2,43±0,31
	Na	0,04±0,01	0,06±0,01	0,05±0,01	0,05±0,01	0,06±0,01	0,06±0,01
	Cu	15,60±1,23	11,07±2,92	9,97±2,29	12,76±3,22	8,45±1,48	10,41±1,75
	Fe	0,06±0,04	0,02±0,01	0,04±0,01	0,07±0,03	0,08±0,03	0,07±0,02
	Mn	0,43±0,17	0,10±0,04	0,57±0,64	2,16±1,32	2,87±1,20	0,94±0,42
	Zn	0,13±0,09	0,13±0,08	0,16±0,07	0,17±0,06	0,22±0,10	0,14±0,04
X3	C	20,73±4,28	27,83±4,09	21,65±2,90	26,90±7,95	16,07±4,22	17,67±4,41
	pH	3.49± 0.11	3.36± 0.11	3.03± 0.13	3.5± 0.12	3.64± 0.11	3.65± 0.08
	P	7,67±5,08	3,79±1,18	3,01±2,11	3,87±2,16	5,97±1,62	1,96±0,82
	Ca	0,21±0,08	0,13±0,09	0,27±0,03	0,26±0,23	0,32±0,38	0,08±0,07
	K	0,07±0,01	0,08±0,01	0,05±0,01	0,11±0,03	0,11±0,02	0,06±0,01
	Mg	0,12±0,05	0,13±0,05	0,15±0,04	0,38±0,16	0,23±0,17	0,14±0,10
	Al	1,99±0,16	2,84±0,31	2,01±0,20	2,15±0,33	3,64±5,40	2,11±0,31
	Na	0,03±0,01	0,04±0,01	0,03±0,01	0,04±0,01	0,04±0,01	0,04±0,01
	Cu	13,36±2,12	12,81±2,93	11,76±2,42	12,93±3,00	9,18±1,96	11,04±1,90
	Fe	0,05±0,03	0,02±0,01	0,03±0,01	0,08±0,03	0,08±0,03	0,06±0,02
	Mn	0,23±0,11	0,09±0,02	0,72±0,99	1,67±1,29	1,79±0,93	0,55±0,30
	Zn	0,10±0,11	0,11±0,09	0,12±0,08	0,14±0,06	0,15±0,06	0,09±0,03
X4	N (ind.ha <sup>-1</sup> )	2132±315	1722±357	1927±298	1604±270	1624±333	1619±182
	DAP_máx (cm)	31,56±11,30	40,30±8,99	49,47±9,97	17,86±18,72	11,15±11,38	45,10±9,30
	Alt_máx (m)	14,16±1,93	19,74±2,14	20,96±2,35	18,96±3,77	18,36±2,72	17,92±2,43
	AB (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	22,70±4,81	31,02±8,08	33,28±6,77	32,23±8,08	32,35±6,85	32,87±6,11
X5	L1	0,28±0,14	0,07±0,14	0,09±0,16	0,10±0,13	0,01±0,15	0,08±0,12
	L2	0,18±0,16	0,03±0,13	0,03±0,13	0,06±0,16	-0,02±0,14	0,08±0,10
	L3	0,10±0,16	0,03±0,13	-0,03±0,10	0,05±0,23	-0,05±0,15	0,03±0,14
	L4	0,09±0,17	-0,01±0,16	-0,04±0,12	0,03±0,31	-0,04±0,10	0,01±0,13
	L5	0,07±0,17	-0,03±0,13	-0,04±0,11	0,06±0,30	-0,02±0,13	-0,01±0,12
	L6	0,10±0,21	-0,05±0,15	-0,02±0,11	0,06±0,29	-0,01±0,12	-0,02±0,13
	L7	0,08±0,21	-0,06±0,16	-0,02±0,12	0,02±0,31	-0,01±0,15	0,01±0,16
	L8	0,04±0,24	-0,03±0,16	-0,01±0,15	0,02±0,30	-0,01±0,19	0,00±0,17
	L9	0,01±0,28	-0,04±0,20	0,02±0,19	0,03±0,30	-0,02±0,19	0,00±0,23
	L10	0,01±0,28	-0,04±0,21	0,05±0,20	0,06±0,31	0,00±0,22	0,01±0,24
X6	Declividade	17,54±3,89	12,82±6,02	17,82±6,06	11,91±4,95	13,9±3,85	18,43±4,21
X7	Serapilheira	2,81±0,41	3,05±0,53	3,09±0,52	3,26±0,63	3,47±0,47	4,43±0,43

O ordenamento dos atributos químicos (Figura 9B) da superfície do solo (0 a 5 cm) (Mat."X1" na Tabela 5) explicou 53,1% da inércia total pelo eixo principal, com as variáveis mais correlacionadas Ca (peso = -0,38) e Al (peso = 0,38). Na profundidade de 5 a 10 cm (Mat."X2" na Tabela 5), a ordenação dos atributos químicos (Figura 9C) explicou 47,1% da inércia total pelo eixo principal, com as variáveis mais correlacionadas Mn e Ca (peso = -0,39). Na profundidade de 10 a 20 cm (Mat."X3" na Tabela 5), a ordenação dos atributos químicos (Figura 9D) explicou 41% da inércia total pelo eixo principal, com as variáveis mais correlacionadas Mg e Mn (peso = 0,46).

Para a estrutura da floresta (Mat.X4 na Tabela 5), a proporção de variação explicada pelo eixo principal (Figura 9E) foi de 71,3% da inércia total, com a sequência de variáveis com maior peso dada pela área basal (AB, peso = 0,60) e altura máxima (Alt\_máx, peso = 0,59).

A ordenação dos padrões espaciais (Mat."X5" na Tabela 5) explicou uma proporção de 55,9% da inércia total no eixo principal (Figura 9F). Os padrões espaciais mais correlacionados com o eixo principal foram distâncias de 6 e 7 metros (peso = 0,38).

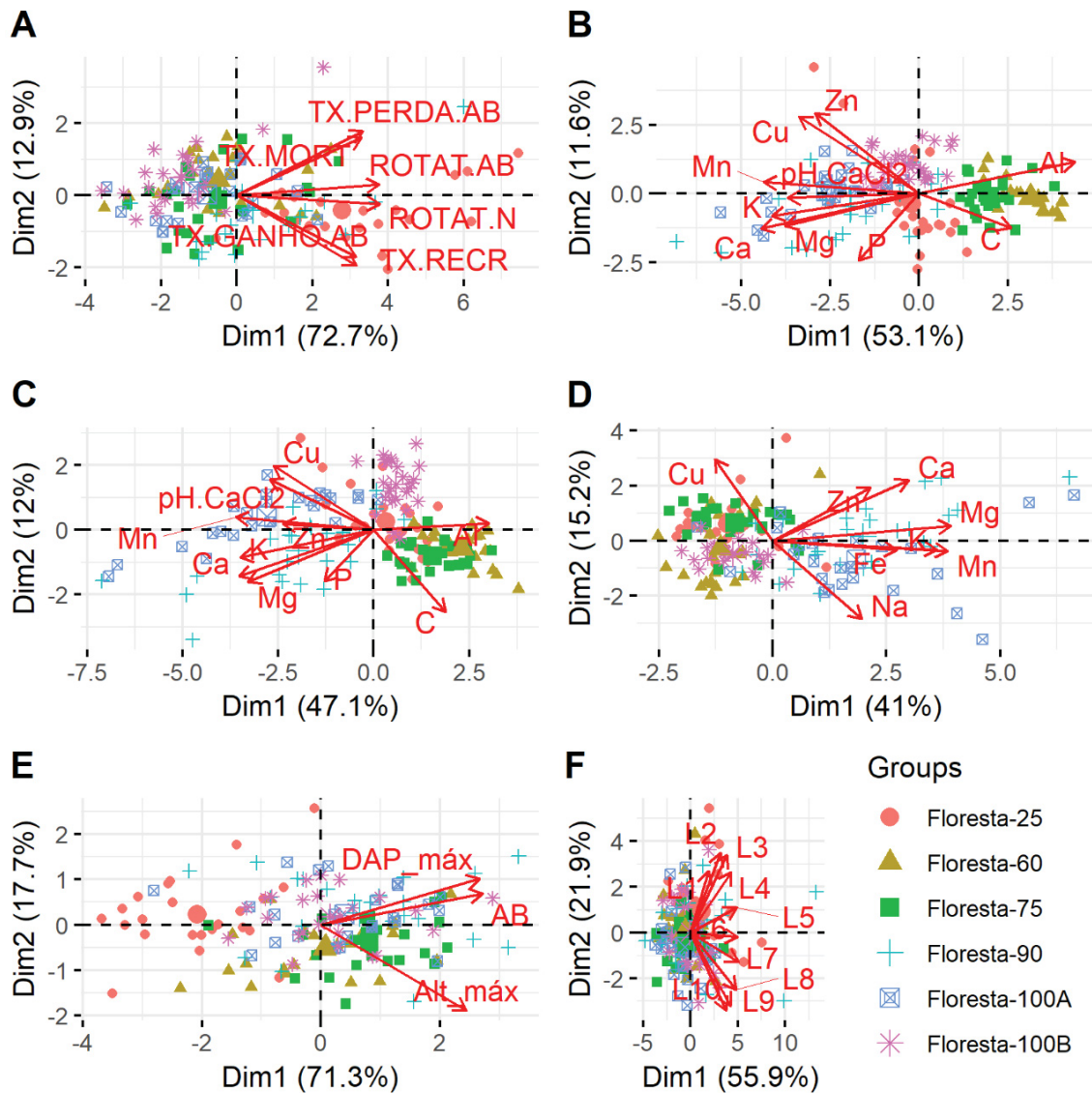


Figura 9 - Gráficos de ordenação de Análise de Componentes Principais (PCA) para florestas com seis idades (Grupos) pós-perturbação (Floresta-25, Floresta-60, Floresta-75, Floresta-90, Floresta-100A e Floresta-100B). A: taxas de dinâmica; B: atributos químicos do solo na profundidade de 0 a 5 cm; C: atributos químicos do solo na profundidade de 5 a 10 cm; D: atributos químicos do solo na profundidade de 10 a 20 cm de profundidade; E: parâmetros estruturais; F: padrões espaciais.

A árvore de regressão revelou três subgrupos finais associados com a estrutura da floresta (Nó 1) e com a quantidade de serapilheira acumulada (Nó 3) (Figura 10).

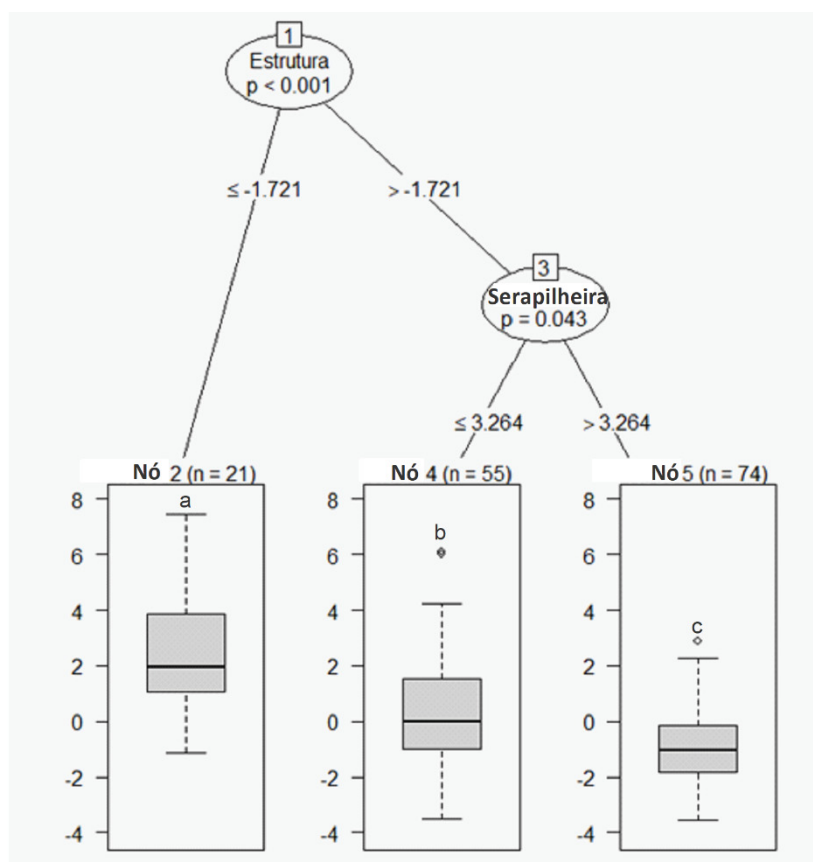


Figura 10 - Árvore de regressão do eixo principal de ordenação das taxas demográficas (*boxplots*) em função da quantidade de serapilheira acumulada (*Serapilheira.Ac*) e do eixo principal da ordenação da estrutura florestal (*Estrutura*). Nós finais (Nó 2; Nó 4 e Nó 5) indicam o número de observações (*n*). *Boxplots* representam as medianas e quartis com os limites inferior e superior dos valores da ordenação das taxas de dinâmica em cada grupo. Letras diferentes nos *boxplots* indicam diferença significativa ( $p < 0,05$ ) de acordo com o teste de Kruskal-Wallis.

As áreas com estrutura menos desenvolvida apresentaram valores maiores de 1,908 no eixo principal da PCA, isto é, foram as áreas com altura máxima menor, diâmetro máximo menor e menor área basal. Essas áreas estiveram associadas com valores mais altos das taxas de dinâmica (Nó 2). Áreas com estrutura arbórea mais desenvolvida, ou seja, com árvores médias e grandes e maior área basal ( $> -1,721$  no eixo principal da PCA, Figura 9E) e com menor quantidade de serapilheira acumulada ( $\leq 3,264 \text{ Mg ha}^{-1}$ ), estiveram associadas aos valores intermediários das taxas de dinâmica (Nó 4). Áreas com estrutura arbórea mais desenvolvida ( $> -1,721$ ) e com maior quantidade de serapilheira acumulada ( $> 3,264 \text{ Mg ha}^{-1}$ ) estiveram associadas

com menores taxas de dinâmica (Nó 5). Ou seja, a quantidade de serapilheira acumulada, a altura máxima, o diâmetro máximo e a área basal foram inversamente associadas com as taxas de dinâmica demográficas.

As correlações e distribuições das variáveis (Figura 11) revelaram associação significativa entre as variáveis preditas e predictoras. As variáveis individuais da estrutura formaram padrões mais estocásticos, apresentando maior nulidade nas correlações, principalmente a altura máxima. Já o componente principal da estrutura (Dim1.Estrutura) foi correlacionado com todas as outras variáveis, sugerindo que a utilização conjunta de variáveis estruturais é mais eficiente para a predição da dinâmica.

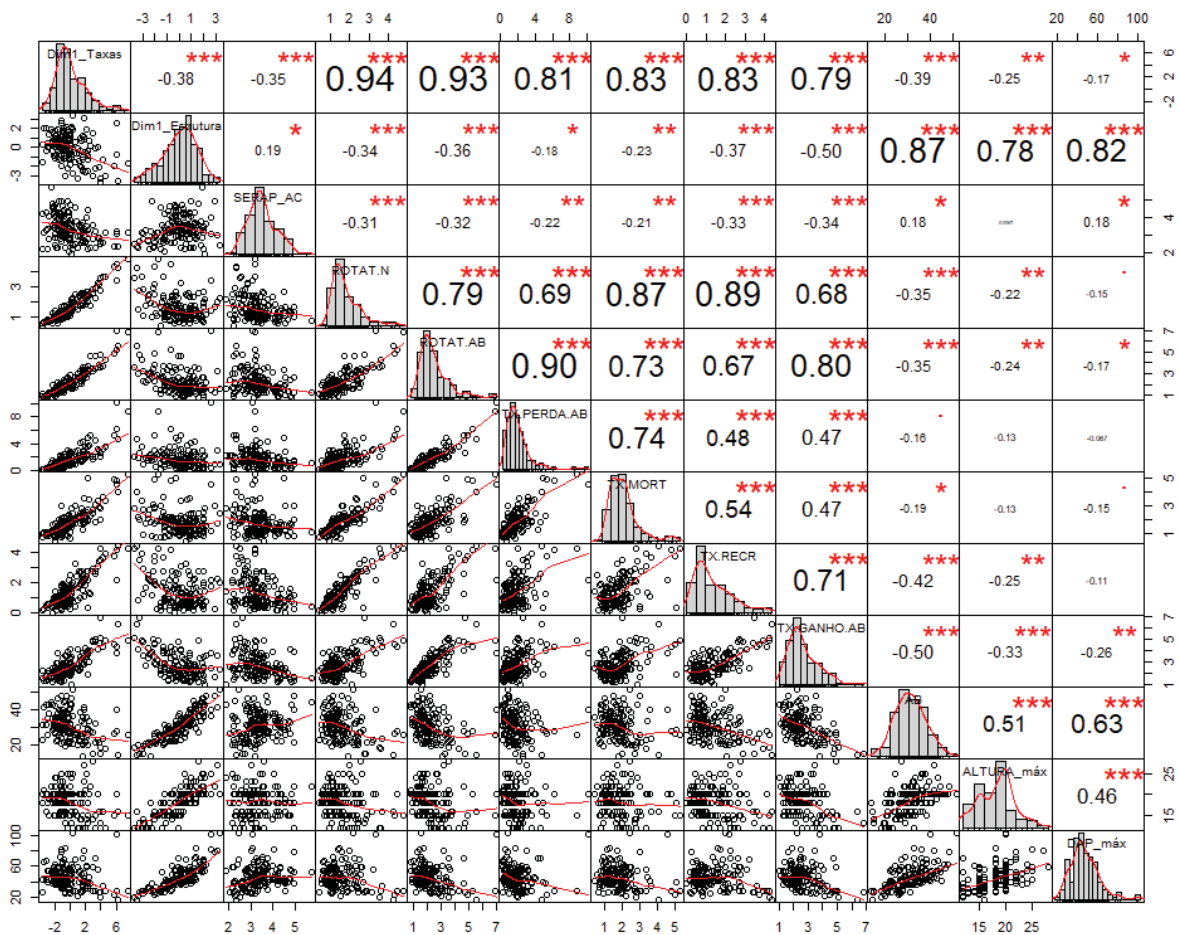


Figura 11 - Análise exploratória das taxas de dinâmica da comunidade arbórea (Dim1\_TAXAS: principal componente da PCA das taxas de dinâmica; Dim1\_Estrutura: principal componente da PCA da estrutura arbórea; SERAP\_AC: serapilheira acumulada; ROTAT.N: taxa de rotatividade em abundância; ROTAT.AB: taxa de rotatividade em área basal); TX.PERDA.AB: taxa de perda em área basal; TX.MORT:



taxa de mortalidade; TX.GANHO.AB: taxa de ganho de área basal; TX.RECR: taxa de recrutamento; e das variáveis explicativas (AB: área basal; ALTURA\_máx: altura máxima; DAP\_máx: diâmetro máximo;) em seis florestas com idades distintas (25, 60, 75, 90, 100A e 100B). A diagonal representa histogramas que indicam a distribuição das parcelas em classes de valores. A diagonal superior representa a correlação e a significância das relações entre as taxas (\*\* = 0,001; \* = 0,01; \* = 0,05). A diagonal inferior representa gráficos de dispersão da relação entre as taxas e variáveis.

A espacialização dos grupos (Figura 12) formados pelos nós finais da árvore de regressão evidenciou autocorrelação espacial com maior estocasticidade na floresta mais jovem (Figura 12A). As florestas avaliadas apresentaram elevação entre 26 e 180 metros aproximadamente; com desnível variando até 40 metros entre as extremidades de uma parcela, embora não tenha sido observada relação das taxas de dinâmica com a declividade.

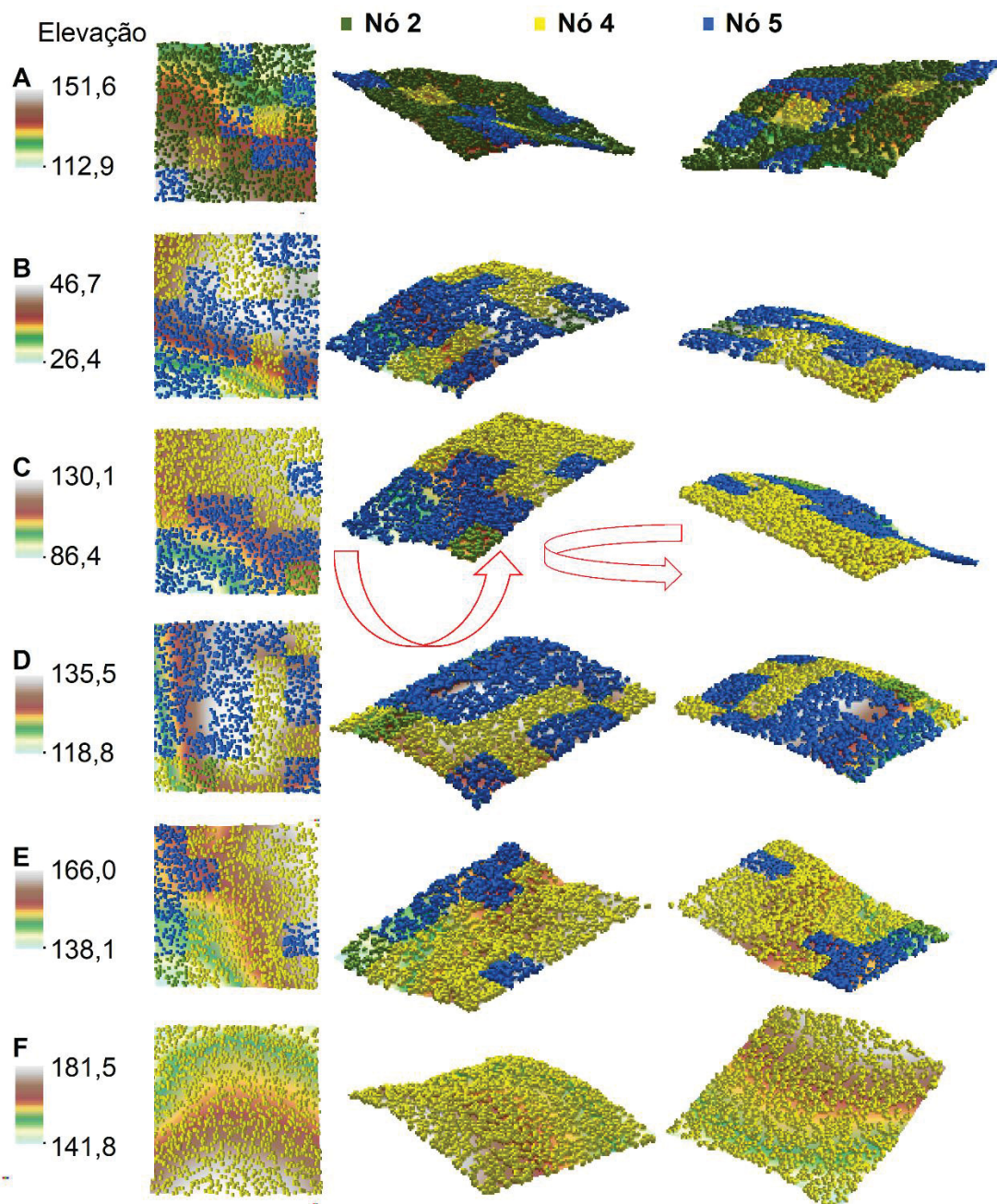


Figura 12 - Grupos formados pela árvore de regressão (nós finais: Nó 5 = azul; Nó 4 = amarelo; Nó 2 = verde) em florestas com seis idades pós-perturbação (A: 25, B: 60, C: 75, D: 90, E: 100A e F: 100B), destacando-se as diferenças de declividade.

A comparação dos subgrupos em relação às variáveis preditas e preditoras (Figura 13) demonstrou que o resultado foi explicado de forma satisfatória. As principais variáveis preditas (rotatividade em abundância (ROTAT.N) e em área basal (ROTAT.AB)) foram significativamente diferentes ( $p < 0,05$ ) entre os grupos formados

pela árvore de regressão. As variáveis da estrutura arbórea (diâmetro máximo, altura máxima e área basal) foram significativamente diferentes ( $p < 0,05$ ) entre os grupos separados pelo Nó 1 da árvore de regressão. A serapilheira acumulada também foi significativamente diferente ( $p < 0,05$ ) entre os grupos separados pelo Nó 3 da árvore de regressão.

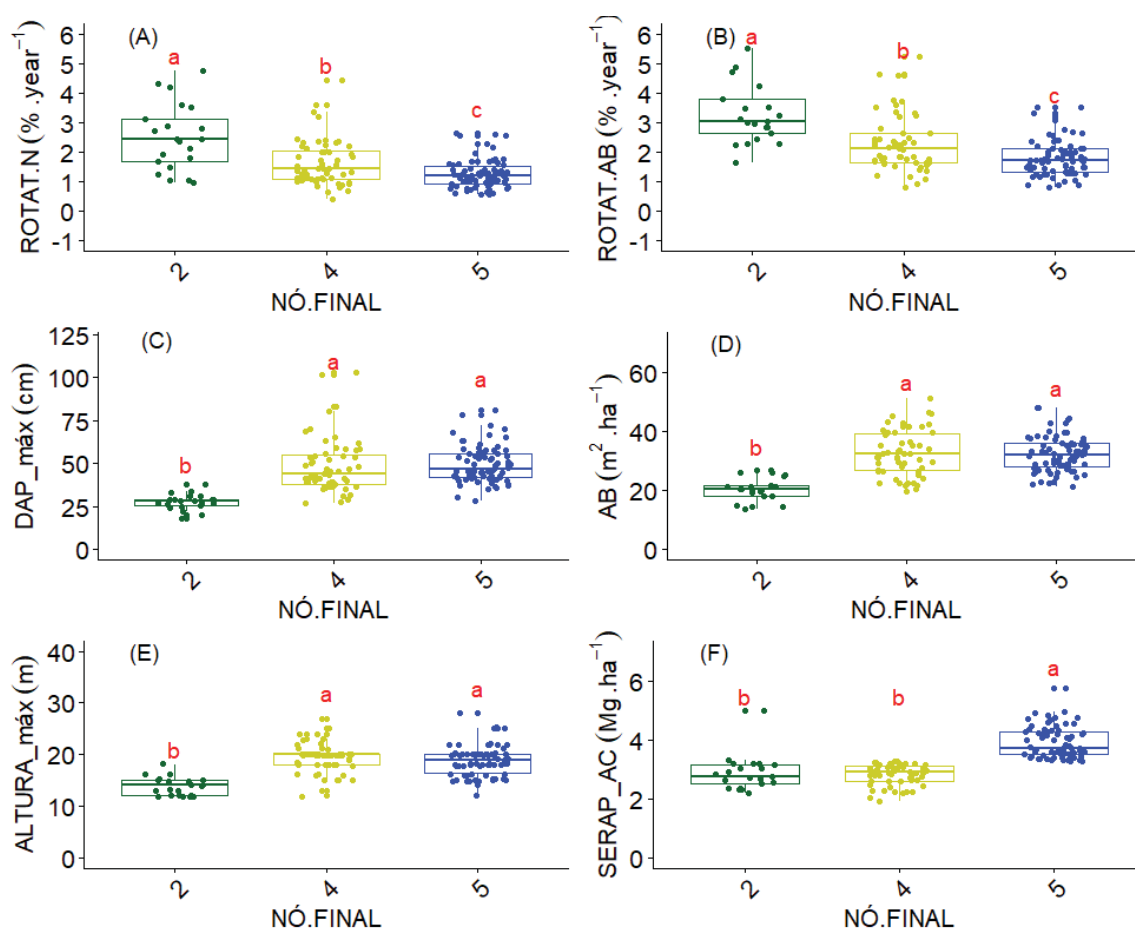


Figura 13 - Comparação entre os nós finais formados pela árvore de regressão quanto às variações observadas para: taxa de rotatividade em abundância (A), taxa de rotatividade em área basal (B), DAP máximo (C), área Basal (D), altura máxima (E) e serapilheira acumulada (F). *Boxplots* representam as medianas e quartis com os limites inferior e superior. Letras diferentes nos *boxplots* indicam diferença significativa ( $p < 0,05$ ) de acordo com o teste de Kruskal-Wallis.

A ordenação NMDS com duas dimensões sobrepôs parcialmente os grupos (Figura 14), sendo o Nó 2 mais dissimilar do que os outros dois: Nó 5 e Nó 4. Ao considerar três dimensões na NMDS, o valor de estresse reduziu de 0,17 para 0,13,

sugerindo diferenciação na composição das espécies. Os padrões de composição do Nó 5 e do Nó 4 foram menos dissimilares, mas com diferença significativa entre eles de acordo com a PERMANOVA ( $p < 0,001$ ).

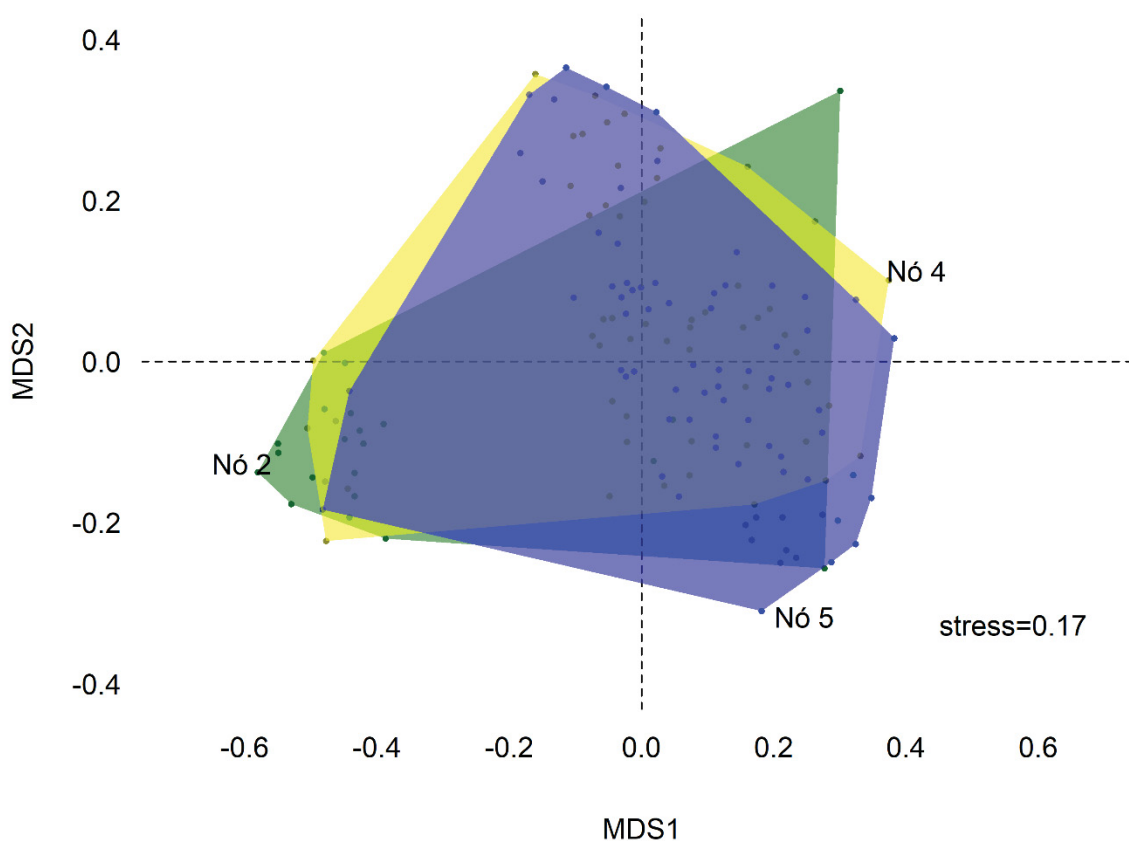


Figura 14 - Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) destacando os grupos (nós finais) formados pela árvore de regressão.

## 2.4 DISCUSSÃO

As mudanças demográficas que mais variaram localmente foram a rotatividade em abundância e a rotatividade em área basal, que representam uma média das taxas de perda (mortalidade e decrescimento) e de ganhos (recrutamento e crescimento) e

são interpretadas como uma medida de velocidade das mudanças (SALAMI et al., 2014). Com isso, as taxas de dinâmica consideradas neste estudo foram relacionadas (Figura 9A, Figura 11) e preditas em função de parâmetros estruturais e da quantidade de serapilheira acumulada (Figura 10).

Áreas com árvores de menor porte e menor área basal ocorreram principalmente na idade pós-perturbação mais recente, quando a substituição de espécies pioneiras com ciclo de vida mais curto contribui para acelerar as taxas de dinâmica. Evidências de diferenças nos padrões de composição de espécies entre os grupos são suportadas pela redução dos valores de estresse da NMDS com utilização de três dimensões e teste de PERMANOVA. Além disso, com maior abundância (Tabela 5) nas áreas mais jovens, é comum ocorrer alta mortalidade (NORDEN et al., 2015), sendo que o efeito do uso anterior do solo sobre a estrutura do solo e disponibilidade de nutrientes favorecem taxas demográficas menos estacionárias e mais estocásticas do que em florestas mais antigas (CHAZDON, 2014).

Algumas áreas com maior idade pós-perturbação e com árvores de menor porte e área basal podem ser explicadas pela presença ou proximidade de clareiras, nas quais as mudanças são impulsionadas pela maior luminosidade e menor competição, e também estão sujeitas a um maior efeito da estocasticidade. O maior incremento das taxas demográficas é indicativo de uma fase de estruturação, desencadeada por perturbações passadas (SALAMI et al., 2014).

A relação da serapilheira com as taxas de dinâmica é tema pouco investigado até o momento. Os resultados indicam que áreas com estrutura caracterizada por árvores médias e grandes, e com maior área basal, tiveram mudanças mais rápidas quando o acúmulo de serapilheira foi menor. Sugere-se que a decomposição da matéria orgânica é mais rápida nesses locais, já que essas florestas não diferem em relação à deposição de serapilheira (DICKOW et al., 2012; WOICIECHOWSKI, 2015). Como a decomposição é afetada pela diversidade taxonômica, diversidade funcional e composicional, e por alguns componentes ambientais (OLIVEIRA et al., 2019) e do microclima (luminosidade-temperatura, umidade, pH, por exemplo), o aumento na diversidade de serapilheira e heterogeneidade espacial pode acelerar a taxa de ciclagem de nutrientes (CELENTANO et al., 2011). Nesse sentido, em muitas florestas secundárias, a riqueza de espécies arbóreas supera aquela das florestas maduras

(mais velhas), em função da coocorrência de espécies pioneiras que persistiram e não pioneiras que se estabeleceram (BONGERS et al., 2009).

Muita perturbação reduz a diversidade geral, mas a variedade de histórias de distúrbios locais contribui e maximiza a riqueza de espécies que podem ser mantidas (BONGERS et al., 2009), melhorando a qualidade/diversidade da serapilheira. Soma-se à influência da maior diversidade a menor relação C/N na composição da serapilheira das espécies pioneiras que persistem, sendo de mais fácil decomposição. Como resultado, a ciclagem de nutrientes é rápida e o acúmulo de matéria orgânica nos solos pode ser menor (LAVELLE et al., 2006), impulsionando o crescimento da vegetação e as taxas de dinâmica.

Os atributos químicos do solo apresentaram menor variabilidade nas amostras de solo subsuperficiais, pois os teores dos elementos no solo resultam principalmente da transformação do material de origem (rocha), enquanto, no solo superficial, a mineralização da matéria orgânica é quem comanda a composição química. Nas três profundidades, Ca e Mn foram correlacionados com o eixo principal da PCA, e isso parece ser muito influenciado pela mineralização da serapilheira, uma vez que ela apresenta alta concentração desses nutrientes (WOICIECHOWSKI, 2015). Apesar disso, nem mesmo a ordenação dos atributos químicos da camada superficial foi eficiente para identificar áreas com diferentes taxas de dinâmica. CRUZ et al. (2018) constataram que, dependendo da escala e do tamanho amostral, a dinâmica da floresta pode ser pouco influenciada por fatores ecológicos espacialmente estruturados como no caso dos solos. As variações de concentrações de nutrientes da serapilheira, ao longo de um gradiente de perturbação, nem sempre são significativas, mesmo com uma mudança substancial na composição de espécies de plantas (PAUDEL et al., 2015).

As florestas estudadas estavam em encostas, mas as parcelas de estudo exibiram baixa amplitude da declividade. Já o padrão espacial apresentou alta variação (desvio padrão) dentro da mesma escala (Tabela 5). No entanto, ambos não se confirmaram como preditores da dinâmica florestal.

Destacamos neste capítulo uma abordagem com interpolações das variáveis ambientais mapeadas e a extração desses valores para um atributo de cada árvore mapeada. Ao ponderar os valores médios da amostra em função das árvores presentes e da localização, obtém-se uma melhor simulação das condições naturais.

Essa metodologia deve ser mais amplamente validada como alternativa aos métodos que utilizam a média aritmética simples.

## 2.5 CONCLUSÕES

Variações locais nos padrões dinâmicos das assembleias de árvores em vegetação secundária da Floresta Atlântica Submontana, no litoral do Paraná, foram preditas satisfatoriamente por fatores bióticos (estrutura arbórea e quantidade de serapilheira acumulada). Sequencialmente, não sendo possível distinguir áreas com diferentes produtividades, utilizando apenas dados da estrutura arbórea (diâmetro máximo, altura máxima e área basal), a serapilheira acumulada pode ser um bom indicador.

As evidências da relação da serapilheira para prever mudanças demográficas de florestas tropicais em processo de sucessão secundária precisam ser testadas em florestas plantadas e em outras florestas tropicais impactadas em regiões diferentes das deste estudo, considerando que tais resultados são promissores.

## REFERÊNCIAS

- BADDELEY, A.; RUBAK, E.; TURNER, R. **Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R**. London: 2015.
- BANKS-LEITE, C. et al. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. **Science**, v. 345, n. 1041, p. 1041-1045, 2014.
- BONGERS, F. et al. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. **Ecology Letters**, v. 12, n. 8, p. 798-805, 2009.
- BREIMAN, L. et al. **Classification and Regression Trees**. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton: 1984.
- CARDOSO, F. C. G. et al. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. **Plant and Soil**, v. 354, n. 1-2, p. 269-281, 2012.
- CELENTANO, D. et al. Litterfall dynamics under different tropical forest restoration strategies in Costa Rica. **Biotropica**, v. 43, n. 3, p. 279-287, 2011.
- CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n. 1-2, p. 51-71, 2003.
- CHAZDON, R. L. **Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation**. London: University of Chicago Press, Ltd., 2014.
- CHEUNG, K. C.; MARQUES, M. C. M.; LIEBSCH, D. Relação entre a presença de vegetação herbácea e a regeneração natural de espécies lenhosas em pastagens abandonadas na Floresta Ombrófila Densa do Sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, n. 4, p. 1048-1056, 2009.
- CRUZ, A. P. et al. Inter-relação entre paisagem, organização florístico-estrutural e demografia do componente arbóreo em floresta com araucárias. **Ciência Florestal**, v. 28, n. 1, p. 67-79, 2018.
- DICKOW, K. et al. Produção de serapilheira em diferentes fases sucessionais de uma floresta subtropical secundária em Antonina, PR. **Cerne**, v. 18, n. 1, p. 75-86, 2012.
- DONHA, C. G. Dinâmica de crescimento e estoque de biomassa, carbono e nutrientes em espécies arbóreas da Floresta Atlântica no Sul do Brasil. 2016. 205 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2016. Disponível em: <https://acervodigital.ufpr.br/handle/1884/52644>. Acesso em: 23 mar. 2019.
- FERRETTI, A. R.; BRITZ, R. M. Ecological restoration, carbon sequestration and



biodiversity conservation: The experience of the Society for Wildlife Research and Environmental Education (SPVS) in the Atlantic Rain Forest of Southern Brazil. **Journal for Nature Conservation**, v.14, n.3, 249-259, 2006.

GROSS, A. et al. Fragmentation as a key driver of tree community dynamics in mixed subtropical evergreen forests in Southern Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 411, p. 20-26, 2018.

HIGUCHI, P. **forest.din**: Função em linguagem de programação estatística R para a determinação de taxas demográficas de espécies arbóreas, 2017. <https://doi.org/10.5281/zenodo.439701>.

HOTHORN, T.; HORNIK, K.; ZEILEIS, A. Unbiased recursive partitioning: a conditional inference framework. **Journal of Computational and Graphical Statistics**, v. 15, n. 3, p. 651-674, 2006.

LAVELLE, P. et al. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the umid tropics. **Biotropica**, v. 25, n. 2, p. 130-150, 1993.

LAVELLE, P. et al. Soil invertebrates and ecosystem services. **European Journal of Soil Biology**, v. 42, p. S3-S15, 2006.

MACHADO, E. L. M.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Spatial patterns of tree community dynamics are detectable in a small (4 ha) and disturbed fragment of the Brazilian Atlantic forest. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 1, p. 250-261, 2010.

MARQUES, M. C. M. et al. Dynamics and diversity of flooded and unflooded forests in a brazilian atlantic rain forest: a 16-year study. **Plant Ecology and Diversity**, v. 2, n. 1, p. 57-64, 2009.

MARTINS, K. G. et al. Effects of soil conditions on the diversity of tropical forests across a successional gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 349, p. 4-11, 2015.

NORDEN, N. et al. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 26, p. 8013-8018, 2015.

OKSANEN, J. et al. **vegan**: Community Ecology Package. R package version 2.5-4, 2019. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.

OLIVEIRA, R. A. C.; MARQUES, R.; MARQUES, M. C. M. Plant diversity and local environmental conditions indirectly affect litter decomposition in a tropical forest. **Applied Soil Ecology**, v. 134, p. 45-53, 2019.

PAUDEL, E. et al. Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest. **Forest Ecology and Management**, v. 353, p. 97-106, 2015.

R Core Team (2019). **R**: A language and environment for statistical computing. R

Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

REZENDE, C. L. et al. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, n. 4, p. 208-214, 2018.

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

SALAMI, B. et al. Influência de variáveis ambientais na dinâmica do componente arbóreo em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista em Lages, SC. **Scientia Forestalis**, v. 42, n. 102, p. 197-207, 2014.

VITOUSEK, P. M.; HOWARTH, R. W. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? **Biogeochemistry**, v. 13, n. 2, p. 87-115, 1991.

WOICIECHOWSKI, T. Ciclagem de fitomassa e nutrientes na Floresta Ombrófila Densa Submontana no litoral do Paraná. 2015. 133 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2015. Disponível em: <https://acervodigital.ufpr.br/handle/1884/43731>. Acesso em: 25 nov. 2019.

### 3 CAPÍTULO 3 – MUDANÇAS NA COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES E PREDITORES DA PERDA E DO GANHO DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS DA MATA ATLÂNTICA NO SUL DO BRASIL

#### RESUMO

O objetivo deste estudo foi quantificar mudanças temporais na composição de espécies arbóreas e analisar possíveis fatores preditores da perda e do ganho de espécies em florestas secundárias de Mata Atlântica. Utilizaram-se dados de seis florestas com diferentes idades pós-distúrbio (25 anos, 60 anos, 75 anos, 90 anos e mais de 100 anos). Os dados foram coletados em parcelas permanentes com um hectare cada (dimensões de 100 m x 100 m) contendo todas as árvores (DAP  $\geq$  5 cm) mapeadas. As árvores foram avaliadas e identificadas quanto à espécie em 2007 e, em 2017, foram reavaliadas para registrar a mortalidade e identificar e mapear as recrutas. Para explorar a variabilidade espacial, foram comparados dois delineamentos de subdivisão de parcelas: QD: cada parcela foi dividida em 25 quadrículas de 20 m x 20 m gerando um total de 150 subparcelas; CC: as subparcelas foram delineadas com um círculo concêntrico de 10 metros de raio no entorno de cada árvore avaliada em 2007, gerando um enredo de 10.628 subparcelas. Para cada subparcela, foi calculado um índice de diversidade beta temporal (TBI) e as respectivas proporções de perda e de ganho de espécies e testada a significância estatística das mudanças em uma década e da diferença entre perdas e ganhos. O efeito da idade foi testado por comparação de médias entre as parcelas. A significância e relevância de possíveis fatores preditores da perda e do ganho de espécie foram testadas com uma árvore de regressão que foi podada a partir de regras de parada estatística para  $p \leq 0,05$  e pela comparação da variável resposta dos nós finais. Como possíveis fatores preditores, considerou-se a quantidade de serapilheira acumulada, a ordenação por PCA de variáveis dendrométricas que representam a estrutura arbórea (diâmetro máximo, altura máxima e área basal), a ordenação por PCA dos atributos químicos do solo (C; pH-SMP; P; Ca; K; Mg; Al; Na; Cu; Fe; Mn; Zn) em três profundidades (0 a 5 cm, 5 a 10 cm e 10 a 20 cm) e a declividade. A dissimilaridade temporal em uma década foi afetada pela idade pós-perturbação com uma grande diferença da floresta mais jovem em relação às demais idades. A proporção de perda de espécie foi maior que o ganho para a assembleia e para as florestas com idades pós-perturbação  $\geq$  60 anos. A taxa de perda local de espécie foi predita pela declividade apenas, enquanto a taxa de ganho de espécie foi predita pela ordenação das variáveis da estrutura, pela quantidade de serapilheira acumulada, e pela declividade. O delineamento CC mostrou potencialidade para identificar áreas maiores com mudanças significativas e gerou um ganho de previsão para a perda de espécies, além de mais fatores e interações preditivas de ganho de espécies.

**Palavras-chave:** diversidade beta temporal, estudos ecológicos de longa duração, parcelas subdivididas, efeitos de borda.

## ABSTRACT

*Changes in the species composition and predictors of the loss and gain of tree species in secondary forests of the Atlantic Forest in southern Brazil.* The objective of this study was to quantify temporal changes in the composition of tree species and to analyze possible causes of species loss and gain in secondary forests of the Atlantic Forest. The data were collected in permanent plots of one hectare each (dimensions of 100 m x 100 m) containing all the trees (DBH  $\geq$  5 cm) mapped. The trees were evaluated and identified for the species in 2007 and, in 2017, were reevaluated to record mortality, identify and map the recruits. To explore the spatial variability, two plot subdivision designs were compared: QD: each plot was divided into 25 squares (dimensions of 20 m x 20 m) generating 150 subplots; CC: the subplot is a concentric circle of 10 meters radius in all trees evaluated in 2007, generating 10,628 subplots. For each subplot, a beta temporal diversity index (TBI) and the respective proportions of species loss and gain were calculated. The statistical significance of changes in a decade and the difference between losses and gains was tested. The effect of stand age was tested by comparing the means between the plots. The significance and relevance of possible predictors were tested using a regression tree, pruned by statistical rules of stop  $p \leq 0.05$  and comparing the variable response of the final nodes. As possible predictive factors, we have considered: accumulated litterfall; PCA ordering of dendrometric variables that represent the tree structure (maximum diameter, maximum height and basal area); PCA ordering of soil chemical attributes (C; pH -SMP; P; Ca; K; Mg; Al; Na; Cu; Fe; Mn; Zn) in three depths (0 to 5 cm, 5 to 10 cm and 10 to 20 cm) and the slope. Temporal dissimilarity in a decade was affected by post-disturbance age, with a large difference in the younger forest compared to other ages. The proportion of species loss was greater than the gain for the assembly and for forests with post-disturbance age  $\geq$  60 years. The rate of loss of local species was predicted by the slope, while the rate of species gain was predicted by the tree structure variables ordering, the amount of plant litter accumulated and the slope. The CC design demonstrated the potential to identify larger areas with significant changes, to recognize a predictor for species loss and to present more predictive factors and interactions of species gain.

**Keywords:** beta temporal diversity, long-term ecological studies, subdivided plots, edge effects.

### 3.1 INTRODUÇÃO

Informações sobre as taxas de mudanças da composição de espécies podem ajudar na detecção de impacto e de diferenças graduais ou abruptas nas condições ambientais, incluindo alterações induzidas pelo homem (LEGENDRE e CONDIT, 2019; MAGURRAN et al., 2010). Essas informações também são importantes para entender os fatores que afetam a rotatividade de espécies em diferentes tipos de habitats; e sobre os processos responsáveis pela estruturação das comunidades (CHISHOLM et al., 2014; WERNER et al., 2007).

Na natureza, as condições ambientais locais afetam fortemente o funcionamento de qualquer espécie, incluindo sua abundância (FOX e KERR, 2012). Embora seja este um dos principais aspectos estruturantes dos padrões de distribuição de espécies, os mecanismos subjacentes são pouco compreendidos (COMITA e ENGELBRECHT, 2009). Os mecanismos biológicos subjacentes que causam perda de espécies não são necessariamente semelhantes aos mecanismos que causam ganho de espécies (FOX e KERR, 2012). Mesmo assim, na natureza o ganho de espécies geralmente acompanha a perda de espécies (KERR e GODFREY-SMITH, 2009), exceto por mudanças climáticas (COLINVAUX et al., 1996; CONDIT et al., 1996), distúrbios naturais, além de surtos de pragas e patógenos que não são raros (CHISHOLM et al., 2014), especialmente devido ao aumento da frequência e intensidade de distúrbios antropogênicos (WRIGHT, 2005). Os efeitos do ganho e perda de espécies devem ser distinguidos entre si, porque sua aleatoriedade ou não aleatoriedade deve ser julgada por padrões de referência diferentes; além disso, em ambientes com gradientes de biodiversidade como nas florestas tropicais, a decomposição das mudanças em perda e ganho de espécie justifica-se porque, quando as espécies são perdidas e adquiridas, são dois efeitos na riqueza de espécies, dois efeitos na função do ecossistema e dois efeitos na composição das espécies (FOX e KERR, 2012).

Estudos de longo prazo revelaram que a composição de espécies em florestas tropicais está mudando e que as causas e consequências dessas mudanças permanecem em debate (FEELEY et al., 2011). Em florestas secundárias, as

mudanças geralmente são atribuídas à recuperação sucessional, mas estudos destacam também a possível influência de outros fatores, como a fertilização com carbono (LAURANCE et al., 2004; LEWIS et al., 2009), frequência de raios (MAGNUSSON et al., 1996), secas (CONDIT et al., 1995), tempestade, vento (CONDIT et al., 1999), incêndios (BARBOSA e FEARNSIDE, 2005), pragas e flutuações de chuvas e da temperatura (CHISHOLM et al., 2014). A intensificação dos distúrbios no nível de paisagem também pode favorecer poucas espécies resilientes em detrimento de espécies sensíveis às perturbações (MCKINNEY e LOCKWOOD, 1999; TABARELLI et al., 2012).

Quando se estuda a floresta em parcelas com árvores mapeadas, é possível dividir a área em quadrículas ou outras formas de subamostras. Essa subdivisão permite identificar áreas com parâmetros estruturais, composição florística e taxas de dinâmica distintas e/ou determinados tipos de habitat quando existirem informações de outras variáveis ambientais. A importância quantitativa e a natureza de alterações temporais (por exemplo, ganhos e perdas de espécies) também podem ser testadas para indicar, por exemplo, seções da floresta que mudaram de forma significativa (LEGENDRE, 2019). Neste artigo, utilizaram-se dois diferentes delineamentos de subdivisão de parcelas para quantificar as mudanças temporais na composição de espécie em uma década e investigar possíveis fatores preditores do ganho e da perda de espécies em florestas secundárias da Mata Atlântica. Especificamente, procurou-se responder à seguinte pergunta: A variação nas taxas de perda e de ganho de espécies arbóreas pode ser prevista por quais fatores locais?

## 3.2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 3.2.1 Área de estudo e delineamento amostral

Esta pesquisa buscou analisar dados de seis porções de floresta secundária em processo de regeneração natural localizadas na Reserva Natural Guaricica (Lat.S: 25°18'15,901"; Long.W: 48°39'37,382") no município de Antonina, Paraná. O uso do

solo ou cobertura vegetal, em tempos passados, variou entre agricultura com solo exposto, pastagens com herbáceas naturalizadas *Urochloa decumbens* (Stapf) R. D. Webster, *Urochloa humidicola* (Rendle) Morrone & Zuloaga e nativas (CHEUNG et al., 2009) e extração seletiva de madeira, combinada com extração de palmito. As idades das florestas foram estimadas em 25, 60, 75 e 90 anos; e duas áreas com mais de 100 anos (100A e 100B) (DONHA, 2016).

Em cada floresta, foi amostrada uma parcela com área de 10.000 m<sup>2</sup> (100 m x 100 m). Com a informação espacial pontual das árvores, primeiramente se subdividiu cada parcela amostral em 25 quadrículas adjacentes de 20 m x 20 m, método chamado neste artigo de QD. Em seguida, propôs-se experimentalmente um delineamento com um círculo de 10 m de raio no entorno de cada árvore (árvore viva em 2007) formando subparcelas concêntricas e parcialmente sobrepostas, método chamado neste artigo de CC. Para isso, utilizou-se uma ferramenta de criação de mapas de distância em sistema de informação geográfica, gerando um enredo de subparcelas parcialmente sobrepostas. Para relacionar cada subparcela concêntrica com a localização, foi calculado o centroide de cada polígono, que corresponde à mesma coordenada da árvore central. Em seguida, as subparcelas próximas à borda foram recortadas conforme os limites das parcelas (100 m x 100 m) e foi calculada a área de todas as subparcelas. Portanto, as subparcelas concêntricas têm tamanhos diferentes para as árvores próximo (<10 m) da borda. Esse tamanho raramente é inferior a  $\frac{1}{2}$  e, no máximo, pode ser  $\frac{1}{4}$  da área de uma subparcela inteira se a árvore central estiver exatamente em um vértice da parcela. Para relacionar cada subparcela com as respectivas árvores, foi utilizada uma ferramenta de intersecção em ambiente de sistema de informação geográfica, cruzando o arquivo em formato *shapefile* dos polígonos (subparcelas) com o arquivo *shapefile* dos pontos (árvores).

Com o delineamento por círculos concêntricos, buscou-se uma alternativa para mitigar efeitos de borda e explorar mais intensamente a variabilidade espacial. As linhas que delimitam as subdivisões das quadrículas (adjacentes e não sobrepostas) podem “pulverizar” efeitos. Por exemplo, o local com mudança excepcional pode estar próximo a um vértice das quadrículas, ou mesmo entre duas quadrículas adjacentes. No exemplo ilustrativo (Figura 15), estão representados os dois delineamentos utilizados no artigo. Foram selecionadas algumas subparcelas concêntricas para destacar a área considerada e as árvores incluídas.

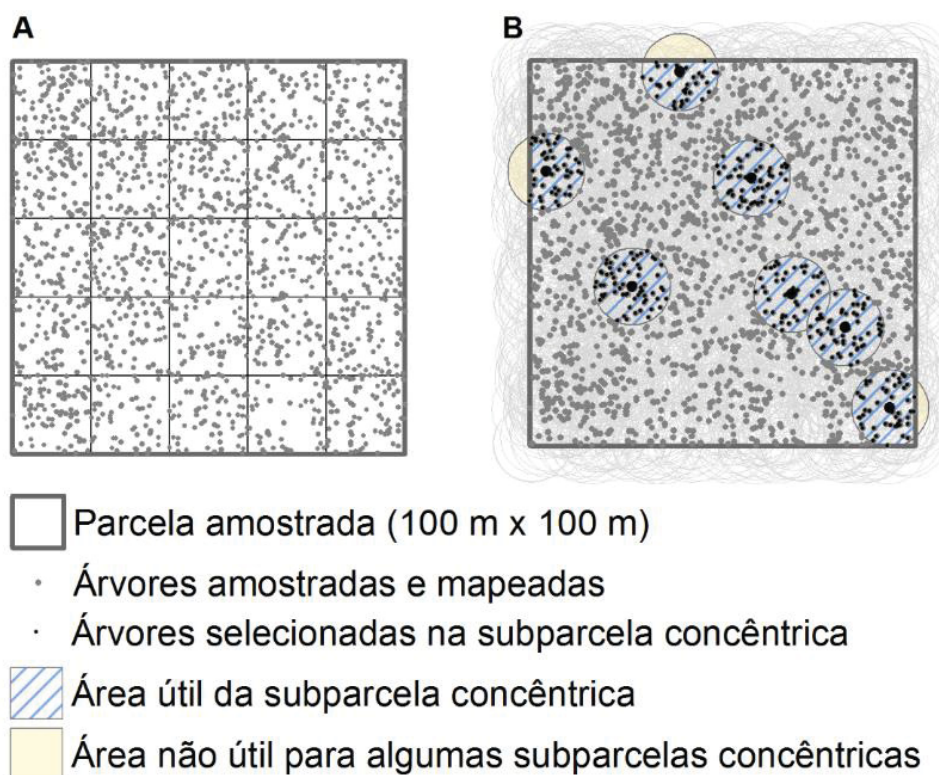


Figura 15 - Representação dos dois delineamentos utilizados. A: Subparcelas em quadrículas (QD: 20 m x 20 m) e; B: Subparcelas concêntricas (CC: raio de 10 m).

### 3.2.2 Coleta de dados

As árvores foram avaliadas, identificadas quanto à espécie e registradas suas localizações com coordenadas cartesianas em 2007; e, em 2017, foram reavaliadas para registrar a mortalidade e identificar e mapear as recrutas.

Em relação às possíveis variáveis preditoras, a serapilheira acumulada foi estimada usando-se um gabarito de 50 cm x 50 cm (0,25 m<sup>2</sup>) em 25 pontos equidistantes (grade 20 m x 20 m) dentro de cada parcela, em quatro ocasiões diferentes (inverno e verão de 2013; inverno e verão de 2014) (WOICIECHOWSKI, 2015). As amostras de solo foram também coletadas nos mesmos pontos e período em que se coletou serapilheira, em três profundidades (0 a 5 cm, 5 a 10 cm, 10 a 20 cm). A serapilheira foi quantificada após secagem em estufa e os atributos químicos analisados nas amostras de solo foram: C orgânico; pH (CaCl<sub>2</sub> 0,01 mol/L); P; K; Na



(extrator Mehlich); Ca; Mg; Al (extrator KCl); Cu; Fe; Mn e Zn (extrator HCl 0,01 mol/L), seguindo a rotina padrão do Laboratório de Fertilidade do Solo da Universidade Federal do Paraná. Os atributos químicos do solo e a quantidade de serapilheira acumulada foram interpolados com uma função polinomial de Kernel para uma distância de até 25 metros. Os valores de inclinação foram interpolados, usando-se um modelo de elevação digital (MDE), gerado a partir da diferença de altitude entre os vértices de uma grade de 10 m x 10 m, medido no campo com um clinômetro (Brunton®). Os valores das interpolações para cada atributo químico de solo, para a serapilheira acumulada e declividade foram extraídos para cada árvore, agregando-os como atributo na tabela de dados. Os valores para cada subparcela amostral foram calculados pela média dos atributos das árvores incluídas.

### 3.2.3 Análise de dados

A variação espacial na composição da comunidade tem sido chamada de diversidade beta (WHITTAKER, 1972). Esse conceito também vem sendo aplicado para analisar a variação temporal na composição, sendo chamada de diversidade beta temporal (LEGENDRE e GAUTHIER, 2014). Neste estudo, calculou-se um índice temporal de diversidade beta (TBI) para a diferença percentual da mudança na composição das espécies entre a primeira (2007) e a segunda (2017) pesquisa. Para calcular um valor válido do teste de significância, a dissimilaridade entre início (T1) e o final (T2) é computada com dados das outras parcelas, conforme método proposto por Legendre (2019). A hipótese nula do teste TBI é que uma assembleia de espécies não é excepcionalmente diferente entre T1 e T2 de um determinado período, comparado com as assembleias que poderiam ser observadas nesse local entre T1 e T2 sob condições correspondentes a H0. Calculou-se o TBI, identificando-se as subparcelas que mudaram de composição de maneira significativa para um valor de  $p \leq 0,05$ . Os cálculos foram feitos com a função 'TBI' do pacote estatístico 'adespatial' (DRAY et al., 2019) utilizando duas matrizes de presença-ausência (Tempo 1 e Tempo 2) com o método "% diferença", que calcula o índice de diferença percentual. O valor TBI foi decomposto em proporção de perdas e de ganhos e a significância da diferença testada com 999 permutações simples (sem reposição).

Como variáveis preditoras bióticas, foi considerada a quantidade de serapilheira acumulada e a ordenação por PCA de variáveis dendrométricas que representam a estrutura arbórea (abundância, diâmetro máximo, altura máxima e área basal). Como variáveis abióticas, considerou-se a ordenação por PCA dos atributos químicos do solo: C; pH-SMP; P; Ca; K; Mg; Al; Na; Cu; Fe; Mn; Zn em três profundidades (0 a 5 cm; 5 a 10 cm; e 10 a 20 cm) e a declividade. A ordenação com PCA foi realizada com os valores transformados por logaritmo natural e padronizados pela divisão com o desvio padrão. A significância dos componentes da PCA foi verificada com análise do gráfico scree plot e distribuição de broken stick. O teste Kaiser-Meyer-Olkin (KMO) foi aplicado para selecionar apenas as variáveis com proporção mínima de 0,5 da variância considerada comum a todas as variáveis e o teste de esfericidade foi aplicado para avaliar a correlação ( $p < 0,001$ ) entre as variáveis.

Utilizou-se a análise com árvore de regressão (BREIMAN et al., 1984) para testar quais fatores são preditores mais relevantes e significativos da perda e do ganho de espécies. O crescimento da árvore foi baseado em regras estatísticas de parada com função 'ctree.R' do pacote estatístico 'party' (HOTHORN et al., 2006). Para a poda da árvore de regressão, foram utilizados os testes de permutação, desenvolvidos por Strasser e Weber (1999), que testam a hipótese nula global de independência entre qualquer uma das variáveis de entrada com a resposta para o valor  $p$  menor que 0,05. Além disso, impôs-se a restrição de um máximo de nós finais com valores da variável resposta significativamente diferentes. A qualidade da árvore de regressão foi avaliada por meio de *boxplots* e comparação de médias. Para isso, foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis com comparações múltiplas ( $p < 0,05$ ) e o critério da diferença menos significativa de Fisher.

### 3.3 RESULTADOS

A dissimilaridade temporal (TBI) da assembleia em uma década variou de 0,084  $\pm$  0,051 a 0,096  $\pm$  0,061 no delineamento QD e CC, respectivamente (Tabela 6 e

Tabela 7). A proporção de perda de espécie na assembleia (QD: 57%; CC: 52%) foi maior que a de ganho (QD: 43%; CC: 48%) com diferenças significativas ( $p_{perm} = p < 0,05$ ). O valor TBI foi afetado pela idade pós-perturbação com uma grande diferença da floresta mais jovem (Floresta-25). A idade pós-perturbação não afetou (Tabela 6) ou pouco afetou (Tabela 7) a perda de espécies, não se observando uma sequência lógica ou sincronizada no teste de comparação de médias. Já o ganho de espécies diminuiu significativamente com o aumento da idade pós-perturbação, com um saldo positivo apenas para a floresta mais jovem (QD: 64%; CC: 67%). O menor ganho de espécies (QD: 16%; CC: 20%) ocorreu em uma floresta antiga (Floresta-100B), sugerindo que, associado com menor rotatividade de florestas antigas, há uma taxa proporcionalmente menor de ganho. Portanto, a floresta mais jovem e a mais antiga apresentaram os maiores desequilíbrios entre as proporções de perdas e ganhos, mas em direções opostas.

Tabela 6 - Valores médios para a diversidade beta temporal (TBI) e respectivas proporções de perda e de ganho de espécies para o delineamento em quadrículas em florestas secundárias no sul do Brasil.

Idade	TBI	Perda	Ganho	Direção	%Perda	%Ganho	p.perm
25	0,140±0,048 <sup>a</sup>	0,051±0,033 <sup>a</sup>	0,089±0,053 <sup>a</sup>	0,038	0,36	0,64	0,014
60	0,080±0,056 <sup>bc</sup>	0,042±0,034 <sup>a</sup>	0,038±0,038 <sup>b</sup>	-0,005	0,53	0,47	0,633
75	0,067±0,039 <sup>bc</sup>	0,048±0,035 <sup>a</sup>	0,019±0,021 <sup>bc</sup>	-0,030	0,72	0,28	0,004
90	0,092±0,042 <sup>b</sup>	0,057±0,034 <sup>a</sup>	0,035±0,031 <sup>b</sup>	-0,022	0,62	0,38	0,045
100A	0,070±0,042 <sup>bc</sup>	0,040±0,024 <sup>a</sup>	0,030±0,028 <sup>b</sup>	-0,010	0,57	0,43	0,102
100B	0,057±0,035 <sup>c</sup>	0,048±0,035 <sup>a</sup>	0,009±0,012 <sup>c</sup>	-0,039	0,84	0,16	0,001
<b>Total</b>	<b>0,084±0,051</b>	<b>0,048±0,033</b>	<b>0,037±0,041</b>	<b>-0,011</b>	<b>0,57</b>	<b>0,43</b>	<b>0,018</b>

As diferenças significativas entre as florestas foram observadas principalmente com o delineamento CC (Tabela 7).

Tabela 7 - Valores médios para a diversidade beta temporal (TBI) e respectivas proporções de perda e de ganho de espécies para o delineamento com círculos concêntricos em florestas secundárias no sul do Brasil.

Idade	TBI	Perda	Ganho	Direção	%Perda	%Ganho	p.perm
25	0,154±0,068 <sup>a</sup>	0,051±0,041 <sup>bc</sup>	0,103±0,065 <sup>a</sup>	0,052	0,33	0,67	0,001
60	0,088±0,056 <sup>c</sup>	0,050±0,037 <sup>c</sup>	0,039±0,041 <sup>c</sup>	-0,011	0,56	0,44	0,001
75	0,076±0,042 <sup>d</sup>	0,047±0,032 <sup>c</sup>	0,030±0,031 <sup>d</sup>	-0,017	0,61	0,39	0,001
90	0,101±0,055 <sup>b</sup>	0,053±0,037 <sup>ab</sup>	0,048±0,041 <sup>b</sup>	-0,006	0,53	0,47	0,001
100A	0,071±0,045 <sup>e</sup>	0,042±0,028 <sup>d</sup>	0,029±0,030 <sup>d</sup>	-0,013	0,59	0,41	0,001
100B	0,068±0,032 <sup>e</sup>	0,054±0,031 <sup>a</sup>	0,014±0,016 <sup>e</sup>	-0,040	0,80	0,20	0,001
<b>Total</b>	<b>0,096±0,061</b>	<b>0,049±0,035</b>	<b>0,046±0,051</b>	<b>-0,003</b>	<b>0,52</b>	<b>0,48</b>	<b>0,001</b>

O delineamento QD e CC apresentaram resultados diferentes em relação à delimitação espacial e à quantificação das áreas com mudanças significativas (Figura 16). Muitas subparcelas QD com mudanças significativas foram espacialmente concordantes com as subparcelas significativas em CC, mas o delineamento CC identificou locais diferentes e áreas maiores.

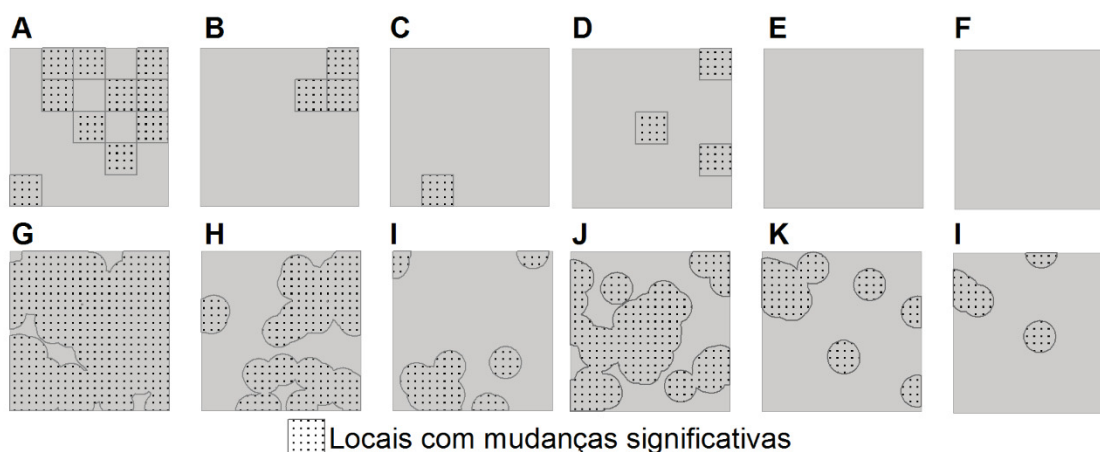


Figura 16 - Áreas com mudanças significativas na diversidade beta temporal total para o delineamento QD (A: Floresta-25; B: Floresta-60; C: Floresta-75; D: Floresta-90; E: Floresta-100A; F: Floresta-100B) e para o delineamento CC (G: Floresta-25; H: Floresta-60; I: Floresta-75; J: Floresta-90; K: Floresta-100A; L: Floresta-100B) em florestas secundárias no sul do Brasil.

Em relação às variáveis preditoras ordenadas por PCA, a análise do *scree-plot* indicou apenas um componente principal significativo, independente do delineamento e conjunto de variáveis (Figura 17). Em todas as PCAs, o teste de esfericidade de

Bartlett indicou correlação ( $p < 0,001$ ) entre as variáveis, podendo ser reduzidas a um único fator. Algumas variáveis foram excluídas por apresentarem um índice KMO menor de 0,5.

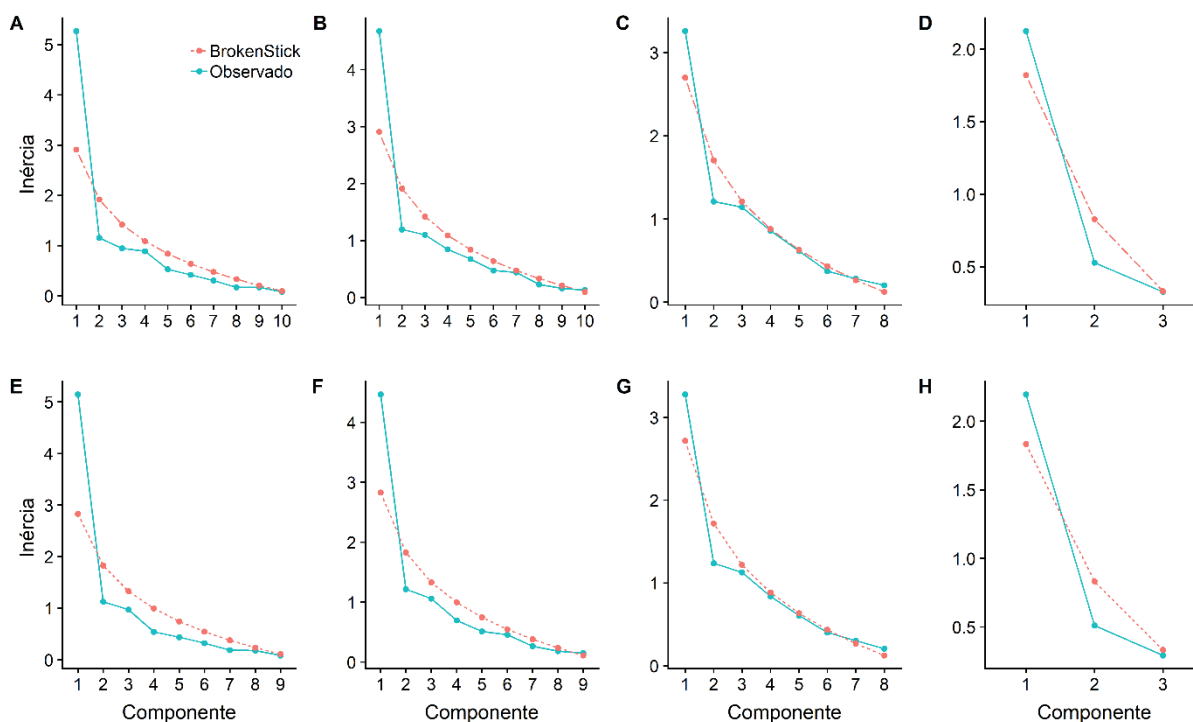


Figura 17 - Scree plot do valor de inércia e o valor determinado pela distribuição de broken stick de cada componente da PCA para os atributos químicos do solo na profundidades de 0 a 5 cm (QD: A; CC: E); 5 a 10 cm (QD: B; CC: F); 10 a 20 cm (QD: C; CC: G) e para os parâmetros da estrutura arbórea (QD: D; CC: H) em florestas secundárias no sul do Brasil.

Nos dois delineamentos, os resultados das PCAs foram semelhantes (Figura 18, Tabela 8). A comparação de porcentagem de explicação pelos componentes principais da ordenação dos atributos químicos da superfície do solo indicou uma perda de variabilidade com a profundidade e com o delineamento QD (QD: 53,1%, CC: 57,2% para as variáveis do solo a 0 – 5 cm; QD: 47,1%, CC: 49,6% para as variáveis do solo a 5 – 10 cm e QD: 41%, CC: 41% para as variáveis do solo a 10 – 20 cm). A ordenação das variáveis dendrométricas com um número reduzido para apenas três variáveis apresentou uma proporção explicada pelo componente principal de 71,3% e 73,2%, respectivamente para o delineamento QD e CC.

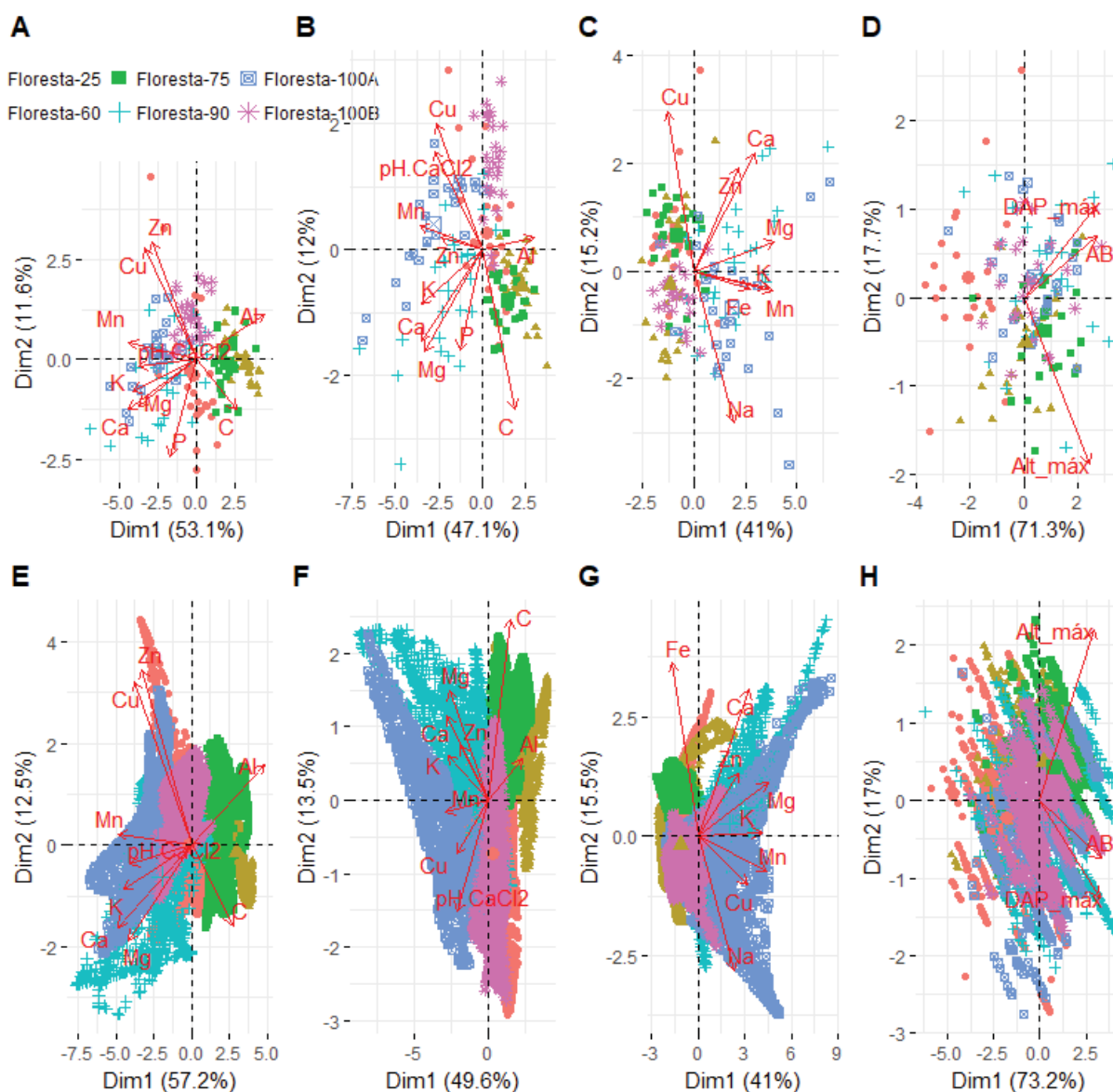


Figura 18 - Ordenação por análise de componentes principais (PCA) das possíveis variáveis preditoras. QD: atributos químicos do solo na profundidade de 0 a 5 cm (A); 5 a 10 cm (B); 10 a 20 cm (C) e estrutura arbórea (D). CC: Para as mesmas variáveis, respectivamente: atributos químicos do solo na profundidade de 0 a 5 cm (E); 5 a 10 cm (F); 10 a 20 cm (G) e estrutura arbórea (H) em florestas secundárias no sul do Brasil.

Os atributos químicos do solo na profundidade de 0 a 5 cm mais correlacionadas com o componente principal foram Ca, Al, Mn e K. Na profundidade de 5 a 10 cm, os atributos químicos mais correlacionadas com o componente principal

foram Mn, Ca, K e Mg. Na profundidade de 10 a 20 cm, os atributos químicos mais correlacionadas com o componente foram Mg, Mn, K e Ca; e, por fim, para as variáveis dendrométricas que representam o componente da estrutura da floresta, as variáveis com maior peso foram área basal (AB), altura máxima (Alt\_max) e o diâmetro máximo (DAP\_max) (Tabela 8).

Tabela 8 - Peso e índice KMO referente à ordenação por PCA das possíveis variáveis preditoras da perda e do ganho de espécies em florestas secundárias no sul do Brasil.

Fator	Variável	Delineamento			
		Subparcelas em quadrícula		Subparcelas concêntricas	
		PESO	KMO	PESO	KMO
Atributos químicos do solo (Dim1_05)	Ca	-0,386	0,790	-0,390	0,780
	Al	0,381	0,824	0,386	0,817
	Mn	-0,379	0,824	-0,385	0,834
	K	-0,360	0,84	-0,360	0,833
	Mg	-0,327	0,789	-0,333	0,799
	pH.CaCl2	-0,321	0,829	-0,322	0,804
	Cu	-0,293	0,756	-0,301	0,754
	Zn	-0,253	0,746	-0,261	0,737
	C	0,225	0,699	0,221	0,696
	P	-0,148	0,808	-	KMO<0,5 (excluída)
	Fe	-	KMO<0,5 (excluída)	-	KMO<0,5 (excluída)
Na	-	KMO<0,5 (excluída)	-	KMO<0,5 (excluída)	
Atributos químicos do solo 5 - 10 cm (Dim1_510)	Mn	-0,397	0,817	-0,403	0,813
	Ca	-0,388	0,776	-0,392	0,768
	K	-0,384	0,807	-0,384	0,806
	Mg	-0,362	0,806	-0,371	0,806
	Al	0,331	0,774	0,323	0,769
	pH.CaCl2	-0,299	0,765	-0,300	0,718
	Cu	-0,289	0,684	-0,301	0,669
	Zn	-0,260	0,71	-0,267	0,715
	C	0,207	0,689	0,207	0,673
	P	-0,142	0,747	-	KMO<0,5 (excluída)
	Fe	-	KMO<0,5 (excluída)	-	KMO<0,5 (excluída)
Na	-	KMO<0,5 (excluída)	-	KMO<0,5 (excluída)	
Atributos químicos do solo 10 – 20 cm (Dim1_1020)	Mg	0,469	0,719	0,466	0,713
	Mn	0,461	0,737	0,461	0,743
	K	0,433	0,827	0,424	0,824
	Ca	0,358	0,658	0,342	0,649
	Fe	0,327	0,722	-0,168	0,511
	Zn	0,258	0,762	0,273	0,784
	Na	0,235	0,568	0,246	0,581
	Cu	-0,152	0,465	0,332	0,766
Al	-	KMO<0,5 (excluída)	-	KMO<0,5 (excluída)	

Fator	Variável	Delineamento			
		Subparcelas em quadrícula		Subparcelas concêntricas	
		PESO	KMO	PESO	KMO
	C	-	KMO<0,5 (excluída)	-	KMO<0,5 (excluída)
	P	-	KMO<0,5 (excluída)	-	KMO<0,5 (excluída)
	pH.CaCl2	-	KMO<0,5 (excluída)	-	KMO<0,5 (excluída)
Estrutura (Dim1_Est)	AB	0,600	0,648	0,602	0,645
	Alt_max	0,589	0,783	0,540	0,794
	DAP_max	0,541	0,665	0,588	0,668
	N	-	KMO<0,5 (excluída)	-	KMO<0,5 (excluída)

Para a perda de espécie, não foi possível identificar fatores preditores com o delineamento QD e árvore de regressão (Figura 19A). Já o ganho de espécie no delineamento QD foi predito pela quantidade de serapilheira acumulada (Figura 19B). Áreas com menor quantidade de serapilheira acumulada ( $\leq 4,08$  Mg/ha) apresentaram maior ganho de espécies.

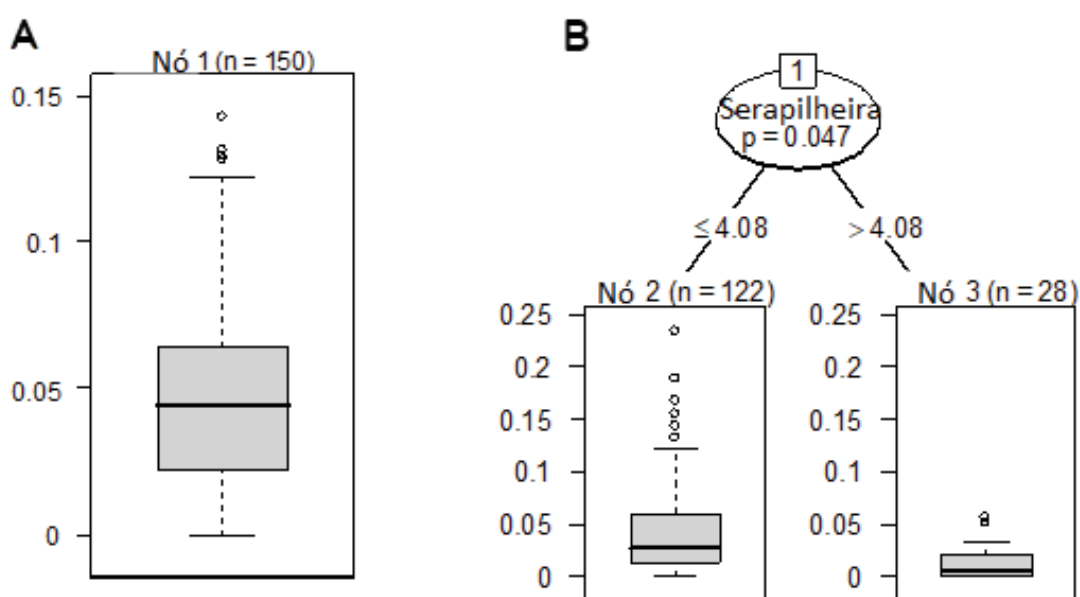


Figura 19 - Árvore de regressão para predição da perda (A) e do ganho (B) de espécie em uma década em florestas secundárias no sul do Brasil com o delineamento QD.

Com o delineamento CC, a perda de espécie foi predita pela declividade (Figura 20), em que áreas com declividade menor ( $\leq 12,951^\circ$ ) tiveram maiores taxas de perda de espécies.



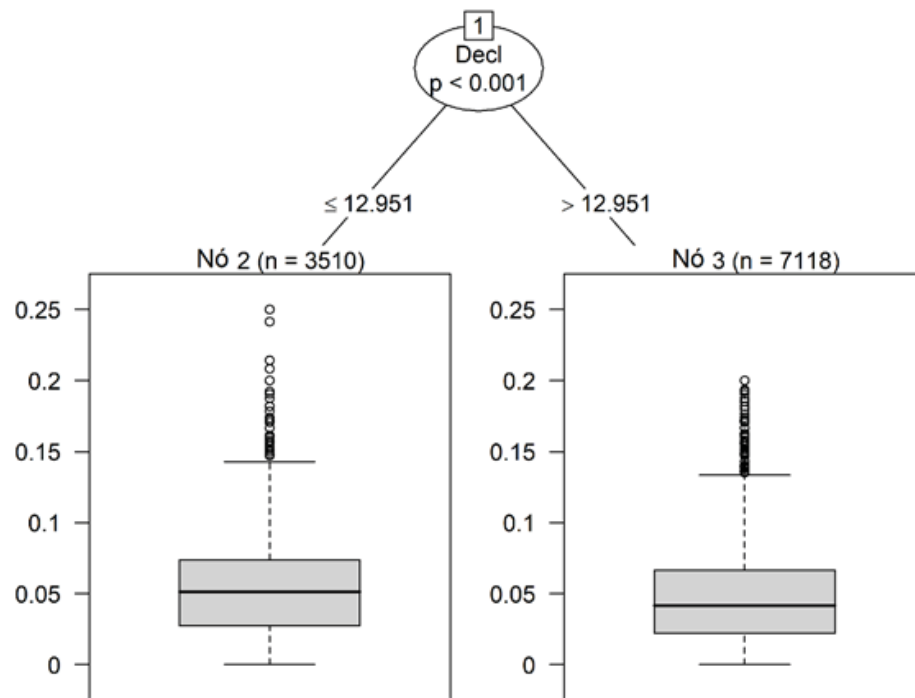


Figura 20 - Árvore de regressão para predição da perda de espécie em uma década em florestas secundárias no sul do Brasil com o delineamento CC.

O ganho de espécies no delineamento CC foi predito pela ordenação das variáveis da estrutura, pela serapilheira acumulada e pela declividade, formando cinco nós finais que agrupam subparcelas com taxas distintas (Figura 21). Para interpretar os valores de Dim1\_Est da Figura 21, é necessário observar a Figura 18H. Como o componente principal está diretamente associado com as variáveis da estrutura, as áreas com valores menores ( $\leq -1,372$ ) são as subparcelas com árvores de tamanhos menores e menor área basal que representam aproximadamente 20% da assembleia ( $n = 2022$ ). Essas áreas apresentaram maior ganho de espécies (nó 2). As áreas com estrutura mais desenvolvida (árvores maiores e maior área basal) e com maior quantidade de serapilheira ( $> 3,934$  Mg/ha) apresentaram as menores taxas de ganho de espécies (nó 9) e foram representadas por aproximadamente 17% da amostra ( $n = 1789$ ). As áreas com estrutura mais desenvolvida e menor quantidade de serapilheira acumulada (nó 4) tiveram ganhos intermediários em relação ao nó 2 e ao nó 9 e novamente uma maior taxa de ganho de espécies foi predito pela estrutura menos desenvolvida ( $\leq -0,135$ ), formando um novo grupo com aproximadamente 17% da amostra ( $n=1857$ ). Por fim, com aproximadamente metade da amostragem, o nó 6

foi dividido em dois novos grupos com distintas taxas de ganho de espécie, em que áreas com menor declividade ( $\leq 11,683$ ), aproximadamente 17% ( $n = 1.774$ ) da amostra tiveram maior taxa de ganho de espécies. O grupo formado pelas subparcelas em áreas com estrutura mais desenvolvida ( $> -0,135$ ), menor quantidade de serapilheira ( $\leq 3,934$ ) e em locais com declividade maior ( $>11,68$ ) apresentou taxas menores de ganho de espécies e foi representado por aproximadamente 30% da amostra ( $n= 3.186$ ).

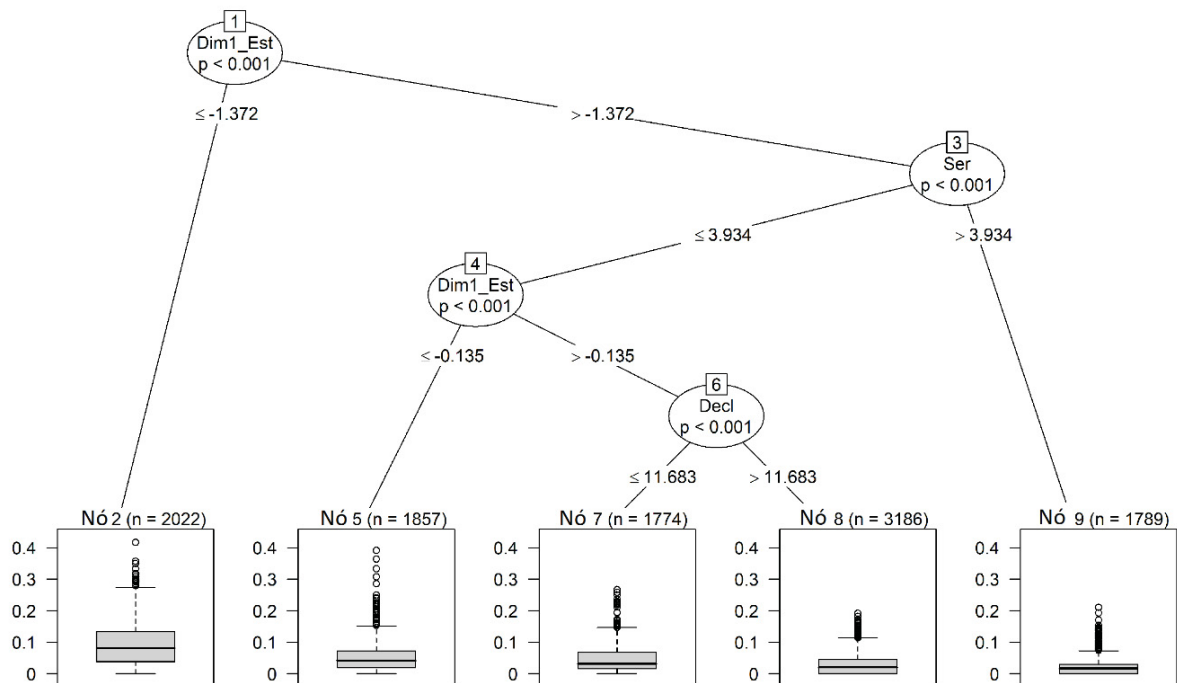


Figura 21 - Árvore de regressão para predição do ganho de espécie em uma década em florestas secundárias no sul do Brasil com o delineamento CC.

### 3.4 DISCUSSÃO

Qualquer variação no ambiente pode alterar as taxas demográficas das árvores e a composição funcional das florestas (FOX e KERR, 2012; WORTHY e SWENSON,

2019). As mudanças que geralmente acompanham as condições ambientais podem refletir também processos ecológicos, evolutivos e atividades antropogênicas (MAGURRAN e DORNELAS, 2010). Por exemplo, um crescente número de evidências sugere que os ecossistemas naturais têm passado por um fenômeno de simplificação taxonômica e funcional de espécies (SOLAR et al., 2015), em que, à medida que distúrbios são intensificados ao nível de paisagem, poucas espécies altamente resilientes, gradualmente, dominam comunidades ecológicas em detrimento de espécies sensíveis às perturbações induzidas pelo homem (MCKINNEY e LOCKWOOD, 1999; TABARELLI et al., 2012). Tais efeitos, conhecidos como homogeneização biótica, foram observados principalmente em paisagens altamente transformadas e caracterizam-se pela perda de espécies e formação de comunidades aninhadas. Em florestas secundárias tropicais, onde a matriz florestal foi pouco alterada, como na região deste estudo, maiores perdas de árvores podem estar associadas com o processo ecológico de dependência da densidade, também conhecido na área florestal como autodesbaste (OLIVEIRA FILHO et al., 2007; VALIM et al., 2018).

Embora a proporção de perda de espécies tenha prevalecido na assembleia e para as cinco áreas com idade  $\geq 60$  anos, a riqueza geral da assembleia aumentou em três espécies (conforme capítulo 1 desta tese). Inferimos que a floresta mais jovem (Floresta-25), com maior mudanças temporais (TBI) e proporção de ganho (Figura 16), contribuiu para o aumento da riqueza geral da assembleia. Além disso, a perda de espécies, pelo processo de autodesbaste, pode afetar principalmente as espécies mais abundantes por competição intraespecífica, preservando representantes de espécies raras.

A floresta mais jovem apresentou taxa de mortalidade semelhante à taxa de recrutamento e um alto valor de rotatividade (conforme capítulo 1 desta tese), sendo a área com maior mudança temporal (TBI) e a única onde as taxas de ganho superaram as taxas de perdas (Tabela 6, Tabela 7). Para as demais florestas, o TBI diminuiu e as taxas de perdas prevaleceram sobre as taxas de ganhos, corroborando a hipótese de que a diversidade beta temporal em florestas secundárias está relacionada com a mudança sucessional. Em muitas florestas secundárias, a riqueza de espécies arbóreas supera aquela das florestas maduras (mais velhas), em função

da coocorrência de espécies pioneiras que persistiram e não pioneiras que se estabeleceram (BONGERS et al., 2009).

Os valores da perda de espécie foram semelhantes entre as diferentes florestas (Tabela 1) ou não sincronizados com o gradiente de idade pós-perturbação (Tabela 2), variando apenas em função da declividade (Figura 19). Pequenas inundações podem causar aumentos temporários na mortalidade das árvores (LAURANCE et al., 2004), resultando em maiores perdas de espécies em áreas sujeitas a esse tipo de alagamentos. A variação espacial da disponibilidade de água em escalas locais é frequentemente conduzida pela topografia, sendo que as árvores em áreas com pouca declividade são mais vulneráveis aos efeitos da seca (DAWS et al., 2002, GIBBONS e NEWBERY, 2003).

A quantidade de serapilheira acumulada (Figura 19 e Figura 21) foi inversamente relacionada com o ganho de espécies. Muitas sementes pequenas e de espécies pioneiras requerem solo nu para germinar (MOLOFSKY e AUGSPURGER, 1992), e mais espécies podem ser favorecidas onde há menor quantidade de serapilheira acumulada. A serapilheira pode atuar diretamente como barreira mecânica impedindo a germinação de sementes, ou impedindo as raízes de plântulas de alcançar o solo, ou alterando a quantidade e qualidade da luz, causando efeitos bioquímicos, além de efeitos indiretos na umidade, temperatura e matéria orgânica no solo (FACELLI e PICKETT, 1991; GUZMAN-GRAJALES e WALKER, 1991). Nas florestas estudadas, a vegetação se desenvolve sobre solos com baixa fertilidade; e locais com menor acumulação de serapilheira também correspondem aos locais com maiores taxas de ciclagem de nutrientes, já que a deposição de serapilheira varia pouco nestas florestas (DICKOW et al., 2012; WOICIECHOWSKI, 2015), o que pode ter contribuído também para o maior ganho de espécies nas áreas com menor acumulação de serapilheira. Além da estrutura arbórea e serapilheira acumulada, a declividade foi um fator preditivo significativo do ganho de espécies. Assim a superfície topográfica pode atuar como um direcionador na distribuição de espécies (ELIAS et al., 2019).

Embora as parcelas subdivididas não sejam independentes uma das outras, elas aumentam a precisão com que estimamos a resposta de cada réplica, permitindo testar os efeitos principais e a interação entre dois fatores manipulados (GOTELLI e ELLISON, 2011). O delineamento CC terá utilidade para identificar, da melhor forma,

locais desejados quando existir a informação espacial pontual, ajudando o pesquisador a selecionar tratamentos e a analisar processos ecológicos. Os resultados obtidos com as subparcelas concêntricas reconheceram áreas maiores com mudanças significativas. Além disso, o método mostrou-se mais eficiente para o reconhecimento de fatores preditores da perda de espécie e revelou mais fatores e interações preditivas do ganho de espécie em comparação com o método de subdivisões em quadriculas. No entanto, é necessária uma melhor validação estatística, além disso há de se observar que essa abordagem exige um custo computacional elevado que pode ser sofisticado em razão de uma linguagem de programação adequada.

## REFERÊNCIAS

ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v. 92, n. 1, p. 326-340, 2017.

BARBOSA, R. I.; FEARNSTIDE, P. M. Fire frequency and area burned in the Roraima savannas of Brazilian Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 204, n. 2-3, p. 371-384, 2005.

BONGERS, F. et al. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. **Ecology Letters**, v. 12, n. 8, p. 798-805, 2009.

BREIMAN, L. et al. 1984. **Classification and Regression Trees**. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, FL. 368 p.

BROOK, B. W. et al. Momentum drives the crash: Mass extinction in the tropics. **Biotropica**, v. 38, p. 302-305, 2006.

CHANTHORN, W.; HARTIG, F.; BROCKELMAN, W. Y. Structure and community composition in a tropical forest suggest a change of ecological processes during stand development. **Forest Ecology and Management**, v. 404, n. p. 100-107, 2017.

CHAZDON, ROBIN L.; COE, F. G. Ethnobotany of woody species in second-Growth, old-Growth, and selectively logged forests of Northeastern Costa Rica. **Conservation Biology**, v. 13, n. 6, p. 1312-1322, 1999.

CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession, in: CARSON, W. P., SCHNITZER, S. A. (Eds.). **Tropical Forest Community Ecology**. Wiley-Blackwell, Oxford, p. 384-408, 2008.

CHAZDON, R. L. et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology**, v. 23, n. 6, p. 1406-1417, 2009.

CHISHOLM, R. A. et al. Temporal variability of forest communities: Empirical estimates of population change in 4000 tree species. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 855-865, 2014.

COLINVAUX, P. A. et al. A long pollen record from Lowland Amazonia: Forest and cooling in glacial times. **Science**, v. 274, n. 5284, p. 85-88, 1996.

COMITA, L. S.; ENGELBRECHT, B. M. J. Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. **Ecology**, v. 90, n. 10, p. 2755-2765, 2009.

CONDIT, R. et al. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. **The Royal Society**, v. 354, p. 1739-1748, 1999.

CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. **Ecological Monographs**, v. 65, n. 4, p. 419-439, 1995.

CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Changes in tree species abundance in a neotropical forest: Impact of climate change. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, n. 2, p. 231-256, 1996.

CRUZ, A. P. et al. Inter-relação entre paisagem, organização florístico-estrutural e demografia do componente arbóreo em floresta com araucárias. **Ciência Florestal**, v. 28, n. 1, p. 67-79, 2018.

DAWS, M. I. et al. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panama. **Plant and Soil**, v. 238, p. 79-90, 2002.

DRAY, S. et al. (2019). adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis. R package version 0.3-7. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>

DICKOW, K. et al. Produção de serapilheira em diferentes fases sucessionais de uma floresta subtropical secundária em Antonina, PR. **Cerne**, v. 18, n. 1, p. 75-86, 2012.

DIXON, R. K. et al. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. **Science**, v. 263, n. 5144, p. 185-190, 1994.

DONHA, C. G. **Dinâmica de crescimento e estoque de biomassa, carbono e nutrientes em espécies arbóreas da Floresta Atlântica no sul do Brasil**. Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná, 2016.

FACELLI, J. M.; PICKETT, S. T. A. Plant Litter: Its dynamics and effects on plant community structure. **Botanical Review**, v. 57, n. 1, p. 1-32, 1991.

FEELEY, K. J. et al. Directional changes in the species composition of a tropical forest. **Ecology**, v. 92, n. 4, p. 871-882, 2011.

FERRAZ, S. F. B. et al. How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? **Landscape Ecology**, v. 29, n. 2, p. 187-200, 2014.

FOLEY, J. A. et al., 2007. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 5, n. 1, p. 25-32, 2007.

FONTES, A. G. et al. Nutrient stocks in litterfall and litter in cocoa agroforests in Brazil. **Plant and Soil**, v. 383, n. 1-2, p. 313-335, 2014.

FOX, J. W.; KERR, B. Analyzing the effects of species gain and loss on ecosystem function using the extended Price equation partition. **Oikos**, v. 121, n. 2, p. 290-298, 2012.

GARDNER, T. A. et al. Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. **Biotropica**, v. 39, n. 1, p. 25-30, 2007.

GIBBONS, J. M.; NEWBERY, D. M. Drought avoidance and the effect of local topography on trees in the understorey of Bornean lowland rain forest. **Plant Ecology**, v. 164, p. 1-18, 2003.

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

GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **Princípios de Estatística em Ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2011. 528 p.

GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, p. 185-206, 2001.

GUZMAN-GRAJALES, S. M.; WALKER, L. R. Differential seedling responses to litter after Hurricane Hugo in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. **Biotropica**, v. 23, n. 4, p. 407-413, 1991.

HOTHORN, T.; HORNIK, K.; ZEILEIS, A. Unbiased recursive partitioning: a conditional inference framework. **Journal of Computational and Graphical Statistics**, v. 15, n. 3, p. 651-674, 2006.

KERR, B.; GODFREY-SMITH, P. Generalization of the price equation for evolutionary change. **Evolution**, v. 63, n. 2, p. 531-536, 2009.

LAURANCE, W. F. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, n. 2, p. 65-70, 2007.

LAURANCE, W. F. et al. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. **Nature**, v. 428, p. 171-175, 2004.

LEGENDRE, P. A temporal beta-diversity index to identify exceptional sites in space-time surveys. **Ecology and Evolution**, p. 1-15, 2019.

LEGENDRE, P.; CONDIT, R. Spatial and temporal analysis of beta diversity in the Barro Colorado Island forest dynamics plot, Panama. **Forest Ecosystems**, v. 6, n. 1, p. 7, 2019.

LEGENDRE, P.; GAUTHIER, O. Statistical methods for temporal and space-time analysis of community composition data. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 281, 2014.



LEWIS, S. L. et al. Changing ecology of tropical forests: evidence and drivers. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, n. 1, p. 529-549, 2009.

LIEBHOLD, A.; KOENIG, W. D.; BJORNSTAD, O. N. Spatial synchrony in population dynamics. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 35, n. 2004, p. 467-490, 2011.

MAGNUSSON, W. E.; LIMA, A. P.; DE LIMA, O. Group lightning mortality of trees in a Neotropical forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, n. 6, p. 899-903, 1996.

MAGURRAN, A. E. et al. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: Assessing change in ecological communities through time. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 25, n. 10, p. 574-582, 2010.

MAGURRAN, A. E., DORNELAS, M. Biological diversity in a changing world. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, p. 3593-3597, 2010.

MCKINNEY, M. L.; LOCKWOOD, J. L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 14, p. 450-453, 1999.

OLDEN, J. D.; LOCKWOOD, J. L.; PARR, C. L. Biological invasions and the homogenization of faunas and floras. **Conservation Biogeography**, p.224-243, 2011.

OLIVEIRA FILHO, A. T. et al. Dinâmica da comunidade e populações arbóreas da borda e interior de um remanescente florestal na Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, em um intervalo de cinco anos (1999-2004). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 1, p. 149-161, 2007.

PAUDEL, E. et al. Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest. **Forest Ecology and Management**, v. 353, p. 97-106, 2015.

R Core Team (2019). **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

REZENDE, C. L. et al. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, n. 4, p. 208-214, 2018.

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

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

SHEIL, D., JENNINGS, S., SAVILL, P. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, p. 865-882, 2000.

SOLAR, R. R. C. et al. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? **Ecology Letters**, v. 18, n. 10, p. 1108-1118, 2015.

STRASSER, H.; WEBER, C. On the asymptotic theory of permutation statistics. **Mathematical Methods of Statistics**, v. 8, p. 220-250, 1999.

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

VALIM, B. D. F. et al. Tree community dynamics in a forest adjacent to the reservoir of a hydroelectric power plant in the southern Brazilian Atlantic Forest. **Bosque**, v. 39, n. 2, p. 255-264, 2018.

VENDRAMI, J. L. et al. Litterfall and leaf decomposition in forest fragments under different successional phases on the Atlantic Plateau of the state of Sao Paulo, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 12, n. 3, p. 136-143, 2012.

WATT, A. S. Pattern and process in the plant community. **Journal of Ecology**, v. 35, n. 1/2, p. 1-22, 1947.

WERNER, E. E. et al. Turnover in an amphibian metacommunity: the role of local and regional factors. **Oikos**, v. 116, n. 10, p. 1713-1725, 2007.

WHITTAKER, R. H. Evolution and measurement of species diversity. **Taxon**, v. 21, n. 2, p. 213-251, 1972.

WOICIECHOWSKI, T. **Ciclagem de fitomassa e nutrientes na Floresta Ombrófila Densa Submontana no litoral do Paraná**. Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná, 2015.

WORTHY, S. J.; SWENSON, N. G. Functional perspectives on tropical tree demography and forest dynamics. **Ecological Processes**, v. 8, n. 1, p. 1-11, 2019.

WRIGHT, S. J. Tropical forests in a changing environment. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, n. 10, p. 553-560, 2005.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS E RECOMENDAÇÕES

Estudos que abordam as variações estruturais e de biodiversidade de florestas, ao longo do tempo, são importantes fontes de informação para os agentes da conservação e manejo; e para os legisladores, pois a floresta desempenha importantes serviços ambientais que precisam ter sustentabilidade. Destaca-se nesta tese a importância dos estudos de longa duração espacialmente referenciados e a utilidade das informações geradas para o monitoramento das mudanças na vegetação. Os resultados apresentados reiteram, num primeiro momento, a complexidade e a variabilidade da sucessão florestal e servem como referência também para a avaliação de ações de manejo local. Os dados podem ser utilizados também para o planejamento de estratégias regionais que levem em conta uma diversidade de trajetórias sucessionais locais, incluindo avaliar a eficácia de medidas de restauração em florestas secundárias do bioma Mata Atlântica. Em escala mais ampla, os dados podem contribuir com meta-análises para validação de teorias ecológicas ou mudanças causadas por outros fatores, como o clima, por exemplo. É importante notar que as flutuações temporais dependem do intervalo de amostragem e, na prática, foi assumido que, para o período de 2007-2017, a demografia é estacionária, pois as medições anuais não foram possíveis. Assim, os padrões que foram identificados devem ser analisados por um período mais longo, com maior repetição de idades.

Destaca-se, no segundo capítulo, uma abordagem metodológica com interpolação espacial das variáveis ambientais mapeadas e a extração desses valores como atributo de cada árvore. Ao ponderar os valores médios da amostra em função das árvores presentes e da localização em que elas estão, obtém-se uma melhor simulação das condições naturais. Essa metodologia deve ser mais amplamente validada como alternativa aos métodos que utilizam a média aritmética simples. Os resultados encontrados neste capítulo trouxeram informações importantes como as evidências da relação entre a serapilheira acumulada e a produtividade. Tal hipótese precisa ser testada em outras florestas tropicais e em plantios florestais em regiões diferentes das deste estudo.

No terceiro capítulo, os resultados indicaram que a dissimilaridade temporal em uma década foi afetada pela idade pós-perturbação. A proporção de perda local de espécie para a assembleia foi maior que o ganho e foi predita pela declividade apenas, enquanto a taxa de ganho de espécie foi predita pela ordenação das variáveis da estrutura, pela quantidade de serapilheira acumulada, e pela declividade. Os resultados obtidos com as subparcelas concêntricas indicaram áreas maiores com mudanças significativas e foram melhores nas predições da perda e do ganho de espécie em comparação com o método de subdivisões em quadrículas. No entanto, é necessária uma melhor validação estatística.

Com base nos três capítulos deste trabalho, fazem-se as seguintes recomendações gerais:

- Dar continuidade ao monitoramento e remediações de outras parcelas permanentes para aumentar a replicação das amostras de floresta;
- Testar a relação da serapilheira para predizer mudanças demográficas em florestas plantadas e em outras florestas tropicais impactadas em regiões diferentes das deste estudo;
- Utilizar métodos de interpolações espaciais das variáveis ambientais em estudos com árvores mapeadas e extrair os valores como atributo da árvore. Essa abordagem permite aplicar facilmente outras formas de subdivisão de parcelas ou selecionar árvores e espécies para estudos específicos;
- Testar novos fatores preditores e hipóteses para a perda e o ganho de espécies buscando uma melhor compreensão sobre os mecanismos subjacentes;
- Testar a aplicabilidade da abordagem com círculos concêntricos em amostragens de outros tipos de dados com informação espacial, como mudanças no uso do solo, queimadas, experimentos agrícolas e de laboratório.

## REFERÊNCIAS

ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v. 92, n. 1, p. 326-340, 2017.

BADDELEY, A.; RUBAK, E.; TURNER, R. **Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R**. London: 2015.

BALMFORD, A. Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology. **Trends in Ecology and Evolution**, v.11, p. 193-6, 2010.

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

BARBOSA, R. I.; FEARNSIDE, P. M. Fire frequency and area burned in the Roraima savannas of Brazilian Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 204, n. 2-3, p. 371-384, 2005.

BASELGA, A. et al. **betapart**: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package, v. 1.5.0, 2018.

BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, p. 134-143, 2010.

BASELGA, A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, p. 1223-1232, 2012.

BASELGA, A., ORME, C. D. L. betapart: an R package for the study of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 808-812, 2012.

BONGERS, F. et al. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. **Ecology Letters**, v. 12, n. 8, p. 798-805, 2009.

BRASIL. **Lei nº 11.428 de 26 dezembro de 2006**. Dispõe sobre a utilização e proteção da vegetação nativa do Bioma Mata Atlântica, e dá outras providências. Brasília, DOU, 2006.

BRASIL. **Lei nº 12.651 de 28 maio de 2012**. Dispõe sobre a proteção da vegetação nativa; altera as Leis nº 6.938, de 31 de agosto de 1981, 9.393, de 19 de dezembro de 1996, e 11.428, de 22 de dezembro de 2006; revoga as Leis nº 4.771, de 15 de setembro de 1965, e 7.754, de 14 de abril de 1989, e a Medida Provisória nº 2.166-67, de 24 de agosto de 2001; e dá outras providências. Brasília, DOU, 2012.

BREIMAN, L. et al. **Classification and Regression Trees**. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton: 1984.

BROOK, B. W. et al. Momentum drives the crash: mass extinction in the tropics. **Biotropica**, v. 38, p. 302-305, 2006.

CARDOSO, F. C. G. et al. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. **Plant and Soil**, v. 354, n. 1–2, p. 269-281, 2012.

CELENTANO, D. et al. Litterfall dynamics under different tropical forest restoration strategies in Costa Rica. **Biotropica**, v. 43, n. 3, p. 279-287, 2011.

CEQUINEL, A. et al. Determinism in tree turnover during the succession of a tropical forest. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 120-128, 2018.

CHANTHORN, W.; HARTIG, F.; BROCKELMAN, W. Y. Structure and community composition in a tropical forest suggest a change of ecological processes during stand development. **Forest Ecology and Management**, v. 404, p. 100-107, 2017.

CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON, W. P., SCHNITZER, S. A. (Ed.). **Tropical Forest Community Ecology**. Oxford: Wiley-Blackwell, 2008. p. 384-408.

CHAZDON, R. L. et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology**, v. 23, n. 6, p. 1406-1417, 2009.

CHAZDON, R. L. **Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation**. London: University of Chicago Press, Ltd., 2014.

CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n. 1–2, p. 51-71, 2003.

CHAZDON, R. L. et al. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. **Ecological Monographs**, v. 73, p. 331-348, 2003.

CHAZDON, R. L.; COE, F. G. Ethnobotany of woody species in second-Growth, old-Growth, and selectively logged forests of Northeastern Costa Rica. **Conservation Biology**, v. 13, n. 6, p. 1312-1322, 1999.

CHEUNG, K. C.; MARQUES, M. C. M.; LIEBSCH, D. Relação entre a presença de vegetação herbácea e a regeneração natural de espécies lenhosas em pastagens abandonadas na Floresta Ombrófila Densa do Sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, n. 4, p. 1048-1056, 2009.

CHISHOLM, R. A. et al. Temporal variability of forest communities: Empirical estimates of population change in 4000 tree species. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 855-865, 2014.

COLINVAUX, P. A. et al. A long pollen record from Lowland Amazonia: Forest and cooling in glacial times. **Science**, v. 274, n. 5284, p. 85-88, 1996.

COMITA, L. S.; ENGELBRECHT, B. M. J. Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. **Ecology**, v. 90, n. 10, p. 2755-2765, 2009.

CONDIT, R. et al. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. **The Royal Society**, v. 354, p. 1739-1748, 1999.

CONDIT, R. et al. Beta-diversity in tropical forest trees. **Science**, v. 25, p. 666-667, 2002.

CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Changes in tree species abundance in a neotropical forest: Impact of climate change. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, n. 2, p. 231-256, 1996.

CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. **Ecological Monographs**, v. 65, n. 4, p. 419-439, 1995.

CRUZ, A. P. et al. Inter-relação entre paisagem, organização florístico-estrutural e demografia do componente arbóreo em floresta com araucárias. **Ciência Florestal**, v. 28, n. 1, p. 67-79, 2018.

DAWS, M. I. et al. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panama. **Plant and Soil**, v. 238, p. 79-90, 2002.

DICKOW, K. et al. Produção de serapilheira em diferentes fases sucessionais de uma floresta subtropical secundária em Antonina, PR. **Cerne**, v. 18, n. 1, p. 75-86, 2012.

DIXON, R. K. et al. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. **Science**, v. 263, n. 5144, p. 185-190, 1994.

DONHA, C. G. Dinâmica de crescimento e estoque de biomassa, carbono e nutrientes em espécies arbóreas da Floresta Atlântica no Sul do Brasil. 2016. 205 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2016. Disponível em: <https://acervodigital.ufpr.br/handle/1884/52644>. Acesso em: 23 mar. 2019.

DRAY, S. et al. **adespatial**: Multivariate Multiscale Spatial Analysis. R package version 0.3-7, 2019. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>.

FACELLI, J. M.; PICKETT, S. T. A. Plant Litter: Its dynamics and effects on plant community structure. **Botanical Review**, v. 57, n. 1, p. 1-32, 1991.

FAN, J.; GIJBELS, I. **Local Polynomial Modelling and Its Applications**. London: Chapman & Hall, 1996.

FEELEY, K. J. et al. Directional changes in the species composition of a tropical forest. **Ecology**, v. 92, n. 4, p. 871-882, 2011.

FERRAZ, S. F. B. et al. How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? **Landscape Ecology**, v. 29, n. 2, p. 187-200, 2014.

FERRETTI, A. R.; BRITZ, R. M. Ecological restoration, carbon sequestration and biodiversity conservation: The experience of the Society for Wildlife Research and Environmental Education (SPVS) in the Atlantic Rain Forest of Southern Brazil. **Journal for Nature Conservation**, v.14, n. 3, p. 249-259, 2006.

FINEGAN, B. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 11, p. 119-124, 1996. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81090-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81090-1).

FOLEY, J. A. et al. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 5, n. 1, p. 25-32, 2007.

FONTES, A. G. et al. Nutrient stocks in litterfall and litter in cocoa agroforests in Brazil. **Plant and Soil**, v. 383, n. 1–2, p. 313-335, 2014.

FOX, J. W.; KERR, B. Analyzing the effects of species gain and loss on ecosystem function using the extended Price equation partition. **Oikos**, v. 121, n. 2, p. 290-298, 2012.

GARDNER, T. A. et al. Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. **Biotropica**, v. 39, n. 1, p. 25-30, 2007.

GIBBONS, J. M.; NEWBERY, D. M. Drought avoidance and the effect of local topography on trees in the understorey of Bornean lowland rain forest. **Plant Ecology**, v. 164, p. 1-18, 2003.

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

GLENN-LEWIN, D. C., PEET, R. K., VEBLEN, T. T. **Plant Succession: Theory and Prediction**. London: Chapman & Hall, 1992.

GOMES, E. P. C., MANTOVANI, W., KAGEYAMA, P. Y. Mortality and recruitment of trees in a secondary montane rain forest in southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 63, p. 35-45, 2003.

GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **Princípios de Estatística em Ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2011.



GROSS, A. et al. Fragmentation as a key driver of tree community dynamics in mixed subtropical evergreen forests in Southern Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 411, p. 20-26, 2018.

GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, p. 185-206, 2001.

GUZMAN-GRAJALES, S. M.; WALKER, L. R. Differential seedling responses to litter after Hurricane Hugo in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. **Biotropica**, v. 23, n. 4, p. 407-413, 1991.

HIGUCHI, P. **forest.din**: Função em linguagem de programação estatística R para a determinação de taxas demográficas de espécies arbóreas, 2017. <https://doi.org/10.5281/zenodo.439701>.

HOERL, A. E. KENNARD, R. W. Ridge regression: biased estimation for nonorthogonal problems. **Technometrics**, v. 12, n. 1, p. 55-67, 1970.

HOOPER, E. R., LEGENDRE, P., CONDIT, R. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. **Ecology**, v. 85, p. 3313-3326, 2004.

HOTHORN, T.; HORNIK, K.; ZEILEIS, A. Unbiased recursive partitioning: a conditional inference framework. **Journal of Computational and Graphical Statistics**, v. 15, n. 3, p. 651-674, 2006.

IUSS Working Group WRB. **World Reference Base for Soil Resources (WRB)**, sistema universal reconhecido pela International Union of Soil Science (IUSS) e FAO, 2015. <http://www.fao.org/3/a-i3794e.pdf>.

KAUANO, E. E. et al. Micro-and meso-scale factors affect the restoration of Atlantic Forest. **Natureza e Conservação**, v. 11, p. 145-151, 2013.

KEENAN, R. J. et al. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment, 2015. **Forest Ecology and Management**, v. 352, p. 9-20, 2015.

KERR, B.; GODFREY-SMITH, P. Generalization of the price equation for evolutionary change. **Evolution**, v. 63, n. 2, p. 531-536, 2009.

KOLEFF, P., GASTON, K.J., LENNON, J.K. Measuring beta diversity for presence-absence data. **Journal of Animal Ecology**, v. 72, p. 367-382, 2003.

KORNING, J., BALSLEV, H. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. **Journal of Vegetation Science**, v. 5, p. 77-86, 1994.

LAURANCE, W. F. et al. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. **Nature**, v. 428, p. 171-175, 2004.

LAURANCE, W. F. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, n. 2, p. 65-70, 2007.

LAVELLE, P. et al. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the umid tropics. **Biotropica**, v. 25, n. 2, p. 130-150, 1993.

LAVELLE, P. et al. Soil invertebrates and ecosystem services. **European Journal of Soil Biology**, v. 42, p. S3-S15, 2006.

LEGENDRE, P. A temporal beta-diversity index to identify exceptional sites in space-time surveys. **Ecology and Evolution**, p. 1-15, 2019.

LEGENDRE, P.; CONDIT, R. Spatial and temporal analysis of beta diversity in the Barro Colorado Island forest dynamics plot, Panama. **Forest Ecosystems**, v. 6, n. 1, p. 7, 2019.

LEGENDRE, P.; GAUTHIER, O. Statistical methods for temporal and space-time analysis of community composition data. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 281, 2014.

LEWIS, S. L. et al. Changing ecology of tropical forests: evidence and drivers. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, n. 1, p. 529-549, 2009.

LIEBHOLD, A.; KOENIG, W. D.; BJORNSTAD, O. N. Spatial synchrony in population dynamics. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 35, n. 2004, p. 467-490, 2011.

LIEBSCH, D., MARQUES, M. C. M., GOLDENBERG, R. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. **Biological Conservation**, v. 141, p. 1717-1725, 2008.

MACHADO, E. L. M.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Spatial patterns of tree community dynamics are detectable in a small (4 ha) and disturbed fragment of the Brazilian Atlantic forest. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 1, p. 250-261, 2010.

MAGNUSSON, W. E.; LIMA, A. P.; DE LIMA, O. Group lightning mortality of trees in a Neotropical forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, n. 6, p. 899-903, 1996.

MAGURRAN, A. E. et al. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: Assessing change in ecological communities through time. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 25, n. 10, p. 574-582, 2010.

MAGURRAN, A. E., DORNELAS, M. Biological diversity in a changing world. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, p. 3593-3597, 2010.

MARQUES, M. C. M. et al. Dynamics and diversity of flooded and unflooded forests in a Brazilian Atlantic rain forest: a 16-year study. **Plant Ecology and Diversity**, v. 2, p. 57-64, 2009.

MARTINS, K. G. et al. Effects of soil conditions on the diversity of tropical forests across a successional gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 349, p. 4-11, 2015.

MCKINNEY, M. L.; LOCKWOOD, J. L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 14, p. 450-453, 1999.

MENDIBURU, F. **Agricolae**: Statistical Procedures for Agricultural Research. R package version 1.2-8, 2017. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>.

NORDEN, N. et al. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 26, p. 8013-8018, 2015.

OKSANEN, J. et al. **vegan**: Community Ecology Package. R package version 2.5-4, 2019. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.

OLDEN, J. D., LOCKWOOD, J. L., PARR, C. L. Biological invasions and the homogenization of faunas and floras. In: WHITTAKER, R. J., LADLE, R.J. (Ed.). **Conservation biogeography**. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011. p. 224-243.

OLIVEIRA FILHO, A. T. et al. Dinâmica da comunidade e populações arbóreas da borda e interior de um remanescente florestal na Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, em um intervalo de cinco anos (1999-2004). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 1, p. 149-161, 2007.

OLIVEIRA, R. A. C.; MARQUES, R.; MARQUES, M. C. M. Plant diversity and local environmental conditions indirectly affect litter decomposition in a tropical forest. **Applied Soil Ecology**, v. 134, p. 45-53, 2019.

PAUDEL, E. et al. Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest. **Forest Ecology and Management**, v. 353, p. 97-106, 2015.

PHILLIPS, O. L. et al. Dynamics and species richness of tropical rain forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 91, p. 2805-2809, 1994.

PHILLIPS, O. L. et al. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. **Science**, v. 282, p. 439-442, 1998.

PHILLIPS, O. L., GENTRY A. H. Increasing turnover through time in tropical forests. **Science**. v. 263, p. 954-958, 1994.

POORTER, H. et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, 193, 30-50, 2012.

POORTER, L. et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, v. 530, p. 211–214, 2016.

PROJETO MapBiomias – Coleção 3 da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso de Solo do Brasil, accessed in 15/07/2019 through the link: <http://mapbiomas.org/map#>.

R Core Team (2019). **R**: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

REZENDE, C. L. et al. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, n. 4, p. 208-214, 2018.

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

ROLIM, S. G. et al. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. **Oecologia**, v. 142, p. 238-246, 2005.

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

SALAMI, B. et al. Dinâmica de populações de espécies arbóreas em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista Montana em Lages, Santa Catarina. **Ciência Florestal**, v. 27, p. 105-116, 2017.

SALAMI, B. et al. Influência de variáveis ambientais na dinâmica do componente arbóreo em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista em Lages, SC. **Scientia Forestalis**, v. 42, n. 102, p. 197-207, 2014.

SHEIL, D. Developing tests of successional hypotheses with size-structured populations, and an assessment using long-term data from a Ugandan rain forest. **Plant Ecology**, v. 140, p. 117-127, 1999.

SHEIL, D., JENNINGS, S., SAVILL, P. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, p. 865-882, 2000.

SHEIL, D.; BURSLEM, D. F. R. P.; ALDER, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. **Journal of Ecology**, v. 83, p. 331-333, 1995.

SOININEN, J., HEINO, J., WANG, J. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, p. 96-109, 2018.

SOLAR, R. R. C. et al. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? **Ecology Letters**, v. 18, n. 10, p. 1108-1118, 2015.

SORENSEN, T. A. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. **Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter**. v. 5, p. 1-34, 1948.

STRASSER, H.; WEBER, C. On the asymptotic theory of permutation statistics. **Mathematical Methods of Statistics**, v. 8, p. 220-250, 1999.

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

TURNER, I. M. et al. Tree species richness in primary and old secondary tropical forest in Singapore. **Biodiversity and Conservation**, v. 6, p. 537-543, 1997. <https://doi.org/10.1023/A:1018381111842>.

VALIM, B. D. F. et al. Tree community dynamics in a forest adjacent to the reservoir of a hydroelectric power plant in the southern Brazilian Atlantic Forest. **Bosque**, v. 39, n. 2, p. 255-264, 2018.

VAN ALLEN, B. G. et al. Top predators determine how biodiversity is partitioned across time and space. **Ecology Letters**, v. 20, p. 1004-1013, 2017.

VANDERMEER, J. et al. Multiple basins of attraction in a tropical forest: evidence for nonequilibrium community structure. **Ecology**, v. 85, p. 575-579, 2004.

VENDRAMI, J. L. et al. Litterfall and leaf decomposition in forest fragments under different successional phases on the Atlantic Plateau of the state of São Paulo, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 12, n. 3, p. 136-143, 2012.

VITOUSEK, P. M.; HOWARTH, R. W. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? **Biogeochemistry**, v. 13, n. 2, p. 87-115, 1991.

WATT, A. S. Pattern and process in the plant community. **Journal of Ecology**, v. 35, n. 1/2, p. 1-22, 1947.

WERNECK, M. S., FRANCESCHINELLI, E.V. Dynamics of a dry forest fragment after the exclusion of human disturbance in southeastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 174, p. 337-346, 2004.

WERNER, E. E. et al. Turnover in an amphibian metacommunity: the role of local and regional factors. **Oikos**, v. 116, n. 10, p. 1713-1725, 2007.

WHEELER, B., TORCHIANO, M. **ImPerm**: Permutation Tests for Linear Models. R package version 2.1.0, 2016. <https://CRAN.R-project.org/package=ImPerm>.

WHITTAKER, R. H. Evolution and measurement of species diversity. **Taxon**, v. 21, n. 2, p. 213-251, 1972.

WOICIECHOWSKI, T. Ciclagem de fitomassa e nutrientes na Floresta Ombrófila Densa Submontana no litoral do Paraná. 2015. 133 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2015. Disponível em: <https://acervodigital.ufpr.br/handle/1884/43731>. Acesso em: 25 nov. 2019.

WOICIECHOWSKI, T., MARQUES, R. Produção de serapilheira e restituição de nutrientes em florestas secundárias do litoral paranaense. **Revista Ecologia e Nutrição Florestal**, v. 5, p. 53-67, 2017.

WORTHY, S. J.; SWENSON, N. G. Functional perspectives on tropical tree demography and forest dynamics. **Ecological Processes**, v. 8, n. 1, p. 1-11, 2019.

WRIGHT, D. H., REEVES, J. H. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. **Oecologia**, v. 92, p. 416-428, 1992.

WRIGHT, S. J. Tropical forests in a changing environment. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, n. 10, p. 553-560, 2005.

YAN, X.; SU, X. **Linear regression analysis: theory and computing**. Singapore: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., 2009.

ZULETA, D. et al. Importance of topography for tree species habitat distributions in a terra firme forest in the Colombian Amazon. **Plant and Soil**, p. 1-17, 2018.

ZWIENER, V. P. et al. Climate change as a driver of biotic homogenization of woody plants in the Atlantic Forest. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, p. 298-309, 2018.

## APÊNDICE A

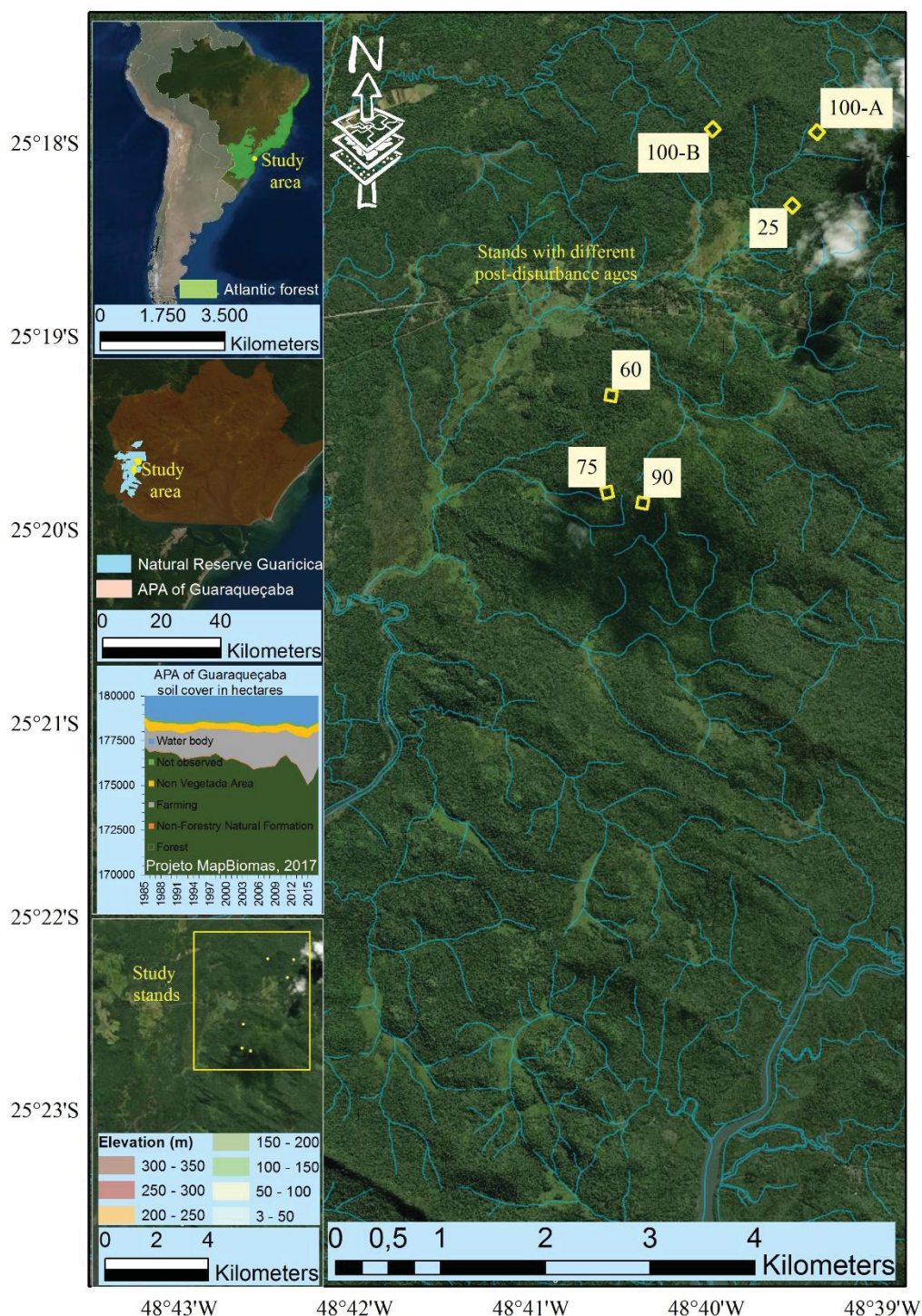


Figure S1 - Location of the sampled stands with different post-disturbance ages (25, 60, 75, 90, 100A, and 100B) in Atlantic forest remnants in southern Brazil. For obtaining soil cover data we used Projeto MapBiomias (2017). Projeto MapBiomias – Coleção 3 da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso do Solo do Brasil. Retrieved from <http://mapbiomas.org/map#>

## APÊNDICE B

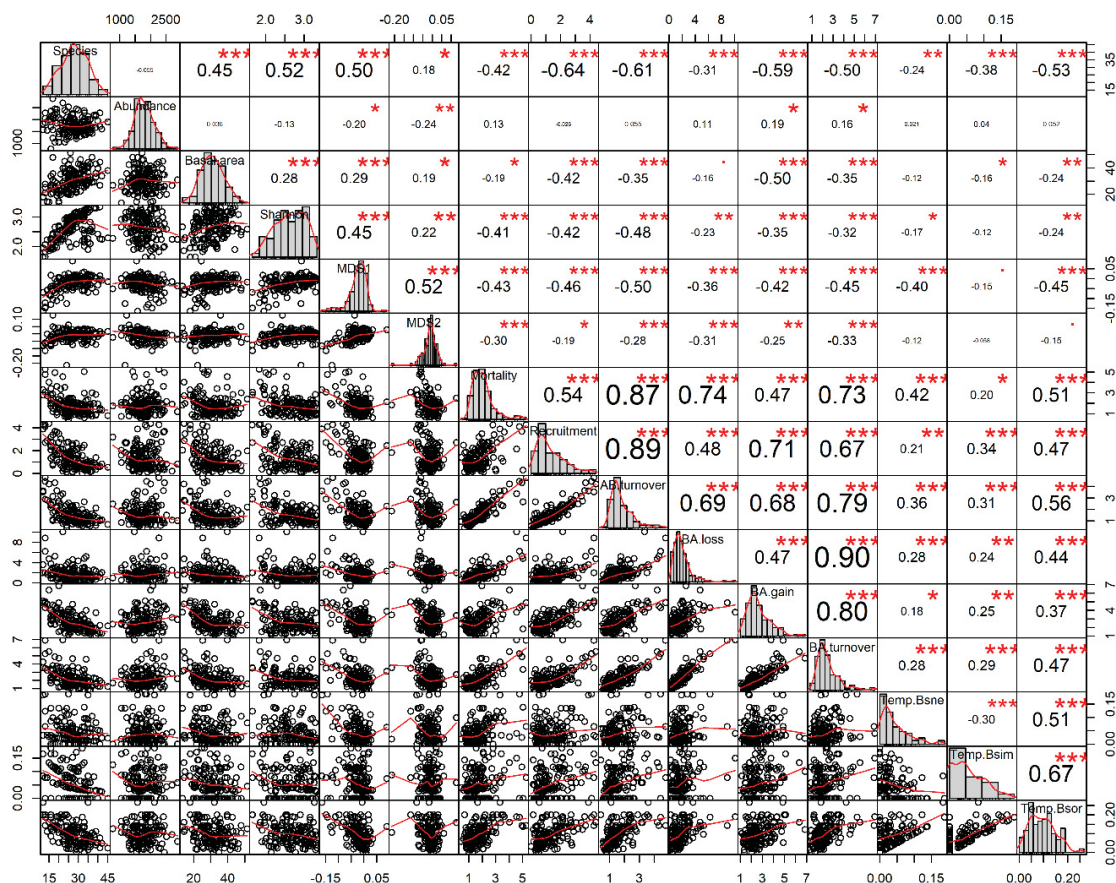


Figure S2 - Exploratory analysis of tree community species richness (Species) in year 2007, structural parameters (Abundance; Basal area) in year 2007, alpha diversity (Shannon) in year 2007, difference in composition scores (2007 – 2017) in terms of the two main dimensions of NMDS (MDS1; MDS2), dynamics rates (2007 – 2017) (Mortality; Recruitment; Turnover in abundance; Loss in basal area; Gain in basal area; Turnover in basal area), and temporal beta diversity (2007 – 2017) (Temporal nestedness; Temporal turnover; Temporal nestedness + Temporal turnover) in six stands with different post-disturbance ages (25, 60, 75, 90, 100A, and 100B) in Atlantic forest remnants in southern Brazil. The diagonal contains histograms indicating the distribution of different the plots of different classes of values of the dynamics rates and the explanatory variables. The region above the diagonal represents the correlation and the significance of the correlation between the rates (\*\*\*) = 0,001; \*\* = 0,01; \* = 0,05). The region below the diagonal represents scatter plots of the relationship between rates and variables.



## APÊNDICE C

Table S3 - Formulas described in common algebraic notation to calculate demographic rates in Atlantic forest remnants in southern Brazil.

Eq.	Demographic rates (% year <sup>-1</sup> )	Equation	Reference
Eq. (1)	Mortality	$MORT\ RATE = \left[ 1 - \left( 1 - \frac{N_0 - N_1}{N_0} \right)^{\frac{1}{t}} \right] \times 100$	Sheil et al. (1995)
Eq. (2)	Recruitment	$RECR\ RATE = \left[ 1 - \left( 1 - \frac{N_r}{N_1} \right)^{\frac{1}{t}} \right] \times 100$	Sheil et al. (2000)
Eq. (3)	Turnover	$TURN = \frac{(MORT\ RATE + RECR\ RATE)}{2}$	Phillips and Gentry (1994)
Eq. (4)	Basal area loss	$BA.\ LOSS.\ RATE = \left\{ 1 - \left[ \frac{(BA_0 - BA_m + BA_d)}{BA_0} \right]^{\frac{1}{t}} \right\} \times 100$	Oliveira-Filho et al. (2007)
Eq. (5)	Basal area gain	$BA.\ GAIN.\ RATE = \left\{ 1 - \left[ 1 - \frac{(BA_r + BA_g)}{BA_1} \right]^{\frac{1}{t}} \right\} \times 100$	Oliveira-Filho et al. (2007)
Eq. (6)	Basal area turnover	$BA.\ TURN = \frac{(BA.\ LOSS.\ RATE + BA.\ GAIN.\ RATE)}{2}$	Oliveira-Filho et al. (2007)
Eq. (7)	$\beta_{sorensen}$ - beta diversity	$\beta_{sor} = \frac{b + c}{2a + b + c}$	Sorensen (1948)
Eq. (8)	$\beta_{simpson}$ - turnover	$\beta_{sim} = \frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)}$	Koleff, et al. (2003)
Eq. (9)	$\beta_{sne}$ - nestedness	$\beta_{sne} = \beta_{sor} - \beta_{sim} = \frac{b + c}{2a + b + c} - \frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)} = \frac{\max(b, c) - \min(b, c)}{2a + \min(b, c) + \max(b, c)} \times \frac{a}{a + \min(b, c)}$	Baselga (2010)

$N_0$  = number of trees at the beginning of the measurement interval (t);  $N_1$  = number of trees at the end of the measurement interval (t);  $N_r$  = number of recruits;  $BA_m$  = basal area by dead trees;  $BA_d$  = basal area decrease in that of survivors;  $BA_r$  = basal area gained from recruits;  $BA_g$  = basal area increase in that of survivors;  $BA_0$  = basal area at the beginning of the measurement interval (t);  $BA_1$  = basal area at the end of the measurement interval (t);  $a$  = number of species in common between both sites;  $b$  = number of species occurring exclusively in the first location;  $c$  = number of species occurring exclusively in the second location.