

**SÉRVIO TULIO PEREIRA JUSTINO**

**DINÂMICA FLORESTAL E ESTOQUE DE CARBONO EM FRAGMENTOS DE  
MATA ATLÂNTICA**

**Botucatu**

**2024**



**SÉRVIO TULIO PEREIRA JUSTINO**

**DINÂMICA FLORESTAL E ESTOQUE DE CARBONO EM FRAGMENTOS DE  
MATA ATLÂNTICA**

Tese apresentada à Faculdade de  
Ciências Agronômicas da Unesp Câmpus  
de Botucatu, para obtenção do título de  
Doutor em Ciência Florestal

Orientador: Iraê Amaral Guerrini

Coorientadora: Deicy Carolina Lozano  
Sivisaca

**Botucatu**

**2024**

J96d	<p>Justino, Sérgio Túlio Pereira</p> <p>Dinâmica florestal e estoque de carbono em fragmentos de Mata Atlântica / Sérgio Túlio Pereira Justino. -- Botucatu, 2024</p> <p>138 p. : il., tabs., fotos, mapas</p> <p>Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências Agrônomicas, Botucatu</p> <p>Orientador: Iraê Amaral Guerrini</p> <p>Coorientadora: Deicy Carolina Lozano Sivilsaca</p> <p>1. antropização. 2. dinâmica florestal. 3. estoque de carbono. 4. florestas secundárias. I. Título.</p>
------	---

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências Agrônomicas, Botucatu. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: DINÂMICA FLORESTAL E ESTOQUE DE CARBONO EM FRAGMENTOS DE MATA ATLÂNTICA

AUTOR: SÉRVIO TÚLIO PEREIRA JUSTINO  
ORIENTADOR: IRAÊ AMARAL GUERRINI  
COORIENTADORA: DEICY CAROLINA LOZANO SIVISACA

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em Ciência Florestal, pela Comissão Examinadora:

*Im fuenim*

Prof. Dr. IRAÊ AMARAL GUERRINI (Participação Presencial)  
Ciência Florestal Solos e Ambiente / Faculdade de Ciências Agronômicas de Botucatu UNESP

*PI* Pesquisador Dr. CELSO ANIBAL YAGUANA PUGLLA (Participação Virtual)  
Botânica / Escuela Superior Politécnica del Litoral

*Im fuenim*

*PI* Prof. Dr. JACOB SILVA SOUTO (Participação Virtual)  
Ciências Florestais / Universidade Federal de Campina Grande

*Im fuenim*

Prof.ª Dr.ª RENATA CRISTINA BATISTA FONSECA (Participação Presencial)  
Ciência Florestal Solos e Ambiente / Faculdade de Ciências Agronômicas de Botucatu

*R. Fonseca*

*PI* Professor Doutor FRANCISCO DAS CHAGAS VIEIRA SALES (Participação Virtual)  
Engenharia Florestal / Universidade Federal de Campina Grande

*Im fuenim*

Botucatu, 29 de fevereiro de 2024



*Às meus amados pais,*

*Ana e Antônio,*

*dedico*



## AGRADECIMENTOS

À divindade onipresente e onisciente, quero dedicar palavras adicionais de profunda gratidão. Em cada passo da minha jornada, reconheço sua orientação e proteção, especialmente nos momentos mais desafiadores e nas alegrias que permeiam minha existência. Deus, agradeço não apenas pelos presentes tangíveis que recebo, mas também pelas lições que aprendo em cada experiência. Cada desafio é uma oportunidade de crescimento, e sua luz divina tem sido a chama que ilumina meu caminho, dissipando as sombras da incerteza. Nos momentos de alegria, reconheço que é sua graça que enche meu coração de gratidão e paz.

Aos meus amados pais, Antônio Justino e Ana Maria, quero expressar minha gratidão de maneira ainda mais profunda. Seu apoio inabalável foi a luz que iluminou meu caminho acadêmico e pessoal. Cada palavra de incentivo proferida por vocês ecoou como um hino motivacional, impulsionando-me a buscar sempre o melhor em cada desafio. Sua presença constante não apenas ao meu lado, mas como guias e mentores, foi uma fonte inestimável de força e inspiração. Mãe, seus gestos de carinho e sua sabedoria infindável foram meu refúgio nos momentos de incerteza. Pai, sua determinação e exemplo de trabalho árduo foram faróis a guiar meu percurso. Juntos, vocês não apenas me deram a vida, mas também moldaram meu caráter e me forneceram as ferramentas necessárias para enfrentar o mundo com confiança.

Ao meu irmão Lucas, que além de ser meu irmão, é um amigo leal, quero dedicar palavras especiais. Obrigado por compartilhar comigo não apenas os momentos de desafio, mas também os risos que tornaram a jornada mais leve. Sua presença constante é um testemunho do vínculo inquebrantável que temos, e estou grato por cada memória que construímos juntos. Às minhas irmãs Kamila e Kalline, agradeço por suas presenças constantes em minha jornada. À minha amada irmã Karla (*in memoriam*), embora não tenha compartilhado fisicamente minha trajetória acadêmica, permanece viva em nossas memórias e saudades. Cada conquista é dedicada a você, minha irmã.

Ao meu orientador, professor Iraê, agradeço sinceramente por acreditar em meu potencial desde o início. Sua confiança e apoio foram fundamentais para meu desenvolvimento acadêmico e pessoal. Obrigado pelas oportunidades enriquecedoras de conhecer a Amazônia e a Itália, experiências que moldaram meu olhar para o mundo. Considero-o não apenas um orientador, mas um pai acadêmico.

À minha coorientadora Deicy, agradeço por sua orientação valiosa e apoio constante durante a pesquisa.

A Rafael (mago), meu amigo e colega de doutorado, expressei minha gratidão pela presença constante em todas as etapas deste trabalho. Sua amizade e coração generoso foram alicerces importantes para superarmos desafios e celebrarmos conquistas. Ao Alessandro Zabotto, agradeço pela amizade e confiança em meu trabalho.

À Roberta, companheira de apartamento em Botucatu e amiga de longa data, agradeço pelos momentos compartilhados e pelo apoio constante. Às minhas amigas da graduação e do mestrado, Yasmim Yathara e Amanda Lira, por toda a amizade, carinho e a valiosa troca de conhecimentos. Sinto saudades de vocês.

Aos colegas de doutorado, Guilherme Mores, Aline Fonseca, Jammily, Karla Borelli e Guilherme Alcarás, agradeço pelas trocas valiosas e pela camaradagem durante essa jornada desafiadora.

Aos colegas do Departamento de Solos, Ana Paula e Lucas, agradeço pelas conversas enriquecedoras e risadas nos momentos de estresse. Sentirei saudades das interações diárias e do apoio mútuo. Aos funcionários do Departamento de Solos, em especial ao José Carlos, agradeço pela competência e humanidade demonstradas, que foram vitais para o sucesso desta pesquisa.

Aos amigos paraibanos, Wesley, Mellina e Leonardo, mesmo chegando no final do meu doutorado, foram essenciais para o término desta pesquisa. Ao Maicon, baiano e companheiro nas coletas, agradeço pela amizade genuína e preocupação constante. À Edvania, amiga de longa data, agradeço por sua amizade sincera e preocupação constante. Sua consideração e apoio foram pilares essenciais durante meu doutorado. À minha querida amiga Nariana Castro, seu coração generoso e sua simplicidade cativante tornaram os desafios mais leves e as vitórias mais significativas. Agradeço por cada palavra de encorajamento, pelos conselhos sábios e pelo apoio constante.

Aos colegas do grupo de pesquisa, Roberta, Nildaiane, Mariana e Lucas, agradeço pela parceria e pelo suporte nas coletas, momentos que ficarão gravados em minhas lembranças.

Aos amigos de infância Emmanuel e Kaio, verdadeiros irmãos, agradeço por estarem ao meu lado durante toda a vida. Aos amigos da Itália, Ludmila, Enzo e Neto, agradeço pela acolhida calorosa e apoio crucial durante minha estadia em Sassari.

Aos professores Gian Franco Capra e Antônio Ganga, expresso minha profunda gratidão pelo apoio durante minha estadia na Itália e pela valiosa assistência proporcionada em minha pesquisa.

Aos amigos da Academia do Dórico - Alex, Iago Silveira, Alejandro Diego (Colombiano) Carlos e Sérgio, quero expressar minha sincera gratidão pelo apoio e amizade que compartilhamos durante o período em que morei em Botucatu. Cada um de vocês contribuiu de maneira única para tornar essa fase da minha vida significativa e repleta de momentos especiais.

À banca examinadora, composta pelos professores Renata Fonseca, Jacob Souto e Celso Anibal e Francisco das Chagas, agradeço pelas considerações e sugestões valiosas que aprimoraram significativamente esta pesquisa.

Agradeço à Organizzazione Internazionale Italo-Latino Americana (IILA) pela concessão da bolsa durante o período em que estagiei na Università Degli Studi di Sassari, em particular à Evelyn Casale, pelo apoio contínuo e imprescindível.

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

Este é um marco em minha jornada acadêmica, e cada pessoa mencionada desempenhou um papel fundamental nessa conquista. Estou eternamente grato.



## RESUMO

A Mata Atlântica brasileira (BAF), reconhecida como um hotspot de biodiversidade, encontra-se em grave ameaça devido à fragmentação de sua paisagem, resultado de impactos ambientais. A diversidade existente nos fragmentos apresenta desafios consideráveis na identificação e mensuração dos recursos florestais, incluindo o estoque de carbono presente tanto acima quanto abaixo do solo. Aqui, avaliamos a dinâmica florestal, estoque de carbono acima e abaixo do solo, além da dinâmica de carbono em fragmentos de Mata Atlântica, ao longo de uma antroposequência caracterizada por históricos decrescentes de perturbação humana: secundária (SF) > perturbada (DF) > floresta tardia (LF). Utilizamos dados provenientes de 18 parcelas, totalizando 3,6 hectares, distribuídas ao longo de um gradiente de perturbação. Dessas, 4 parcelas estão localizadas em áreas de Floresta Secundária, 8 em Floresta Perturbadas e 6 em Florestas Tardia. Realizamos dois inventários, em 2017 e 2022, em cada um dos quais mensuramos todas as árvores vivas e mortas com  $DAP \geq 5$  cm, contabilizando sobreviventes, recruta e indivíduos mortos entre os intervalos. Além disso, determinamos parâmetros demográficos, como taxas de recrutamento, crescimento e mortalidade do caule, juntamente com a área basal. Para o estoque de carbono acima do solo, estimamos os estoques na biomassa aérea, madeira morta e serrapilheira. Abaixo do solo, determinamos os estoques de carbono em diferentes profundidades (0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 cm). Na dinâmica do carbono, avaliamos as mudanças nos estoques de carbono em árvores vivas, serrapilheira, madeira morta, carbono total e carbono orgânico do solo até um metro de profundidade, bem como o recrutamento e perda de carbono. Descobrimos que as taxas de recrutamento, crescimento e rotatividade de espécies da Floresta secundária que sofreram intensamente atividades antrópicas foi significativamente maior do que aqueles que sofreram menos perturbações. A mortalidade de caule e perda de área basal foi mais significativa a medida que diminuía o gradiente de perturbação com destaque a Floresta tardia. A Floresta tardia destacou-se com o maior estoque de carbono nas árvores vivas e com médias de  $99,0 \pm 8,6$  Mg ha<sup>-1</sup>. No estoque de carbono do solo até um metro de profundidade, a Floresta perturbada e Floresta tardia apresentaram o maior estoque de carbono com  $182,3 \pm 28,1$  Mg ha<sup>-1</sup> e  $176,5 \pm 19,4$  Mg ha<sup>-1</sup> respectivamente. Enquanto, o estoque de carbono total apresentou uma tendência crescente ( $p < 0.05$ ) com a diminuição do gradiente de perturbação humana

(SF → DF → LF). Observamos mudanças significativas no estoque de carbono das árvores vivas (63,3 Mg ha<sup>-1</sup> em 2017 para 75,2 Mg ha<sup>-1</sup> em 2022) e no solo (121,4 Mg ha<sup>-1</sup> em 2017 para 136,5 Mg ha<sup>-1</sup> em 2022) na Floresta Secundária. A dinâmica anual do carbono nas árvores foi mais acentuada na Floresta Secundária, devido ao recrutamento (1,0 Mg ha<sup>-1</sup>). A Floresta Secundária destacou-se no estoque de carbono total, com aumento significativo ( $p < 0.05$ ) de 27,3 Mg ha<sup>-1</sup>. A influência negativa da perturbação humana torna evidente que os fragmentos florestais com menor grau de interferência ou ausência dela desempenham um papel significativo no armazenamento dos estoques de carbono, enquanto esse papel diminui à medida que o grau de perturbação aumenta. Os estudos de estoque de carbono em fragmentos de Mata Atlântica com diferentes graus de perturbação humana são de extrema importância, pois não apenas evidenciam a capacidade dessas florestas em mitigar as mudanças climáticas, atuando como sumidouros de carbono, mas também destacam seu papel na conservação da biodiversidade e na prestação de diversos serviços ecossistêmicos.

**Palavras-chave:** antropização; dinâmica florestal; estoque de carbono, florestas secundárias.

## ABSTRACT

The Brazilian Atlantic Forest (BAF), recognized as a biodiversity hotspot, is under severe threat due to the fragmentation of its landscape, a consequence of environmental impacts. The diversity within the fragments poses considerable challenges in identifying and measuring forest resources, including the carbon stock both above and below ground. Here, we assess the forest dynamics, carbon stock above and below ground, and carbon dynamics in fragments of the Atlantic Forest along an anthroposequence characterized by decreasing human disturbance histories: secondary forest (SF) > disturbed forest (DF) > late forest (LF). We utilized data from 18 plots, totaling 3.6 hectares, distributed along a disturbance gradient. Of these, 4 plots are situated in areas of Secondary Forest, 8 in Disturbed Forests, and 6 in Late Forests. We conducted two inventories, in 2017 and 2022, in each of which we measured all living and dead trees with  $DBH \geq 5$  cm, accounting for survivors, recruits, and individuals dead between intervals. Additionally, we determined demographic parameters, such as recruitment, growth, and stem mortality rates, along with basal area. For the aboveground carbon stock, we estimated stocks in aerial biomass, dead wood, and litter. Below ground, we determined carbon stocks at different depths (0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 cm). In carbon dynamics, we assessed changes in carbon stocks in live trees, litter, dead wood, total carbon, and soil organic carbon down to one meter depth, as well as carbon recruitment and loss. We found that the rates of recruitment, growth, and species turnover in the Secondary Forest that underwent intensive anthropogenic activities were significantly higher than those subjected to less disturbance. Stem mortality and loss of basal area were more significant as the disturbance gradient decreased, with Late Forest standing out. The Late Forest stood out with the highest carbon stock in live trees and averaged  $99.0 \pm 8.6 \text{ Mg ha}^{-1}$ . In the soil carbon stock down to one meter depth, the Disturbed Forest and Late Forest showed the highest carbon stock with  $182.3 \pm 28.1 \text{ Mg ha}^{-1}$  and  $176.5 \pm 19.4 \text{ Mg ha}^{-1}$ , respectively. Meanwhile, the total carbon stock showed an increasing trend ( $p < 0.05$ ) with decreasing human disturbance gradient (SF  $\rightarrow$  DF  $\rightarrow$  LF). We observed significant changes in the carbon stock of live trees ( $63.3 \text{ Mg ha}^{-1}$  in 2017 to  $75.2 \text{ Mg ha}^{-1}$  in 2022) and in the soil ( $121.4 \text{ Mg ha}^{-1}$  in 2017 to  $136.5 \text{ Mg ha}^{-1}$  in 2022) in the Secondary Forest. The annual carbon dynamics in trees were more pronounced in the Secondary Forest, due to recruitment ( $1.0 \text{ Mg ha}^{-1}$ ). The Secondary Forest stood out in the total

carbon stock, with a significant increase ( $p < 0.05$ ) of  $27.3 \text{ Mg ha}^{-1}$ . The negative influence of human disturbance makes it evident that forest fragments with lower interference or its absence play a significant role in storing carbon stocks, while this role diminishes as the degree of disturbance increases. Studies on carbon stocks in Atlantic Forest fragments with different degrees of human disturbance are of utmost importance, as they not only highlight the ability of these forests to mitigate climate change by acting as carbon sinks but also emphasize their role in biodiversity conservation and the provision of various ecosystem services.

**Keywords:** anthropization; forest dynamics; carbon stock; secondary forest.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

<b>Capítulo 1 – A DINÂMICA FLORESTAL EM FRAGMENTOS DE MATA ATLÂNTICA DURANTE A RECUPERAÇÃO APÓS PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS</b> .....	<b>28</b>
Figura 1 – Local de estudo e distribuição das parcelas ao longo do gradiente de perturbação humana .....	34
Figura 2 – Índice de diversidade de Shannon (a), Equitabilidade de Pielou (b) e Riqueza (c), nas formações florestais investigadas (SF= floresta secundária; DF= floresta perturbada; LF: floresta tardia).....	39
Figura 3 – Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) (a). Rarefação (linhas sólidas) e curvas de extrapolação (linhas tracejadas) da diversidade de espécies lenhosas com base nos primeiros números de hill ( $q = 0$ ) em diferentes categorias do gradiente de perturbação: floresta secundária (SF), floresta perturbada (DF) e floresta tardia (LF) .....	40
Figura 4– Dinâmica dos diferentes atributos da estrutural florestal: Densidade (a), Diâmetro médio (b), Altura média (c) e Área basal (d) nas formações florestais investigadas (SF= floresta secundária; DF= floresta perturbada; LF: floresta tardia) .....	42
Figura 5 – As taxas de recrutamento de caules (a), mortalidade (b) e rotatividade de espécies(c) de florestas após três regimes de perturbação. SF: floresta secundária; DF: floresta perturbada; LF: floresta tardia.....	43
Figura 6 – As taxas de recrutamento de área basal (a), crescimento (b), mortalidade (c) de florestas após três regimes de perturbação. SF, floresta secundária; DF, floresta perturbada; LF, floresta tardia.....	43
Figura 7 – Os tamanhos médios de efeito padronizados das variáveis preditoras das taxas de caule entre os três regimes de perturbação. análises separadas	

foram conduzidas para taxas de recrutamento de caule (a), mortalidade (b) e rotatividade de espécies (c) ..... 44

Figura 8 – Os tamanhos médios de efeito padronizados das variáveis preditoras das taxas de área basal entre os três regimes de perturbação. análises separadas foram conduzidas para taxas de recrutamento (a), mortalidade (b) e crescimento (c) ..... 45

## **Capítulo 2 – ESTOQUE DE CARBONO ACIMA E ABAIXO DO SOLO NA MATA ATLÂNTICA EM DIFERENTES NÍVEIS DE PERTURBAÇÃO ANTRÓPICA ..... 64**

Figura 1– Local de estudo e distribuição das parcelas ao longo do gradiente de perturbação humana ..... 68

Figura 2 – Comparação do estoque de carbono das árvores vivas (a), árvores mortas (b), serapilheira (c) raízes (d) entre os tipos de florestas investigadas (SF: floresta secundária, DF: floresta perturbada, LF: floresta tardia) ..... 72

Figura 3 – Densidade aparente do solo (BD) nas camadas de 0–20, 20-40, 40-60, 60-80 e 80-100 cm do solo em diferentes formações florestais: floresta secundária, floresta perturbada e floresta tardia ..... 73

Figura 4 – Comparação do estoque de carbono total do solo (a) e porcentagem de carbono nas profundidades de 0-40 cm e 40-100 cm (b) entre as áreas de florestas investigadas (SF: floresta secundária, DF: floresta perturbada, LF: floresta tardia) ..... 74

Figura 5 – Estoques de carbono orgânico (SOC) do solo nas camadas de 0–20, 20-40, 40-60, 60-80 e 80-100 cm do solo em diferentes formações florestais, floresta secundária, floresta perturbada e floresta tardia ..... 75

Figura 6 – Estoque de carbono total ( $\text{mg ha}^{-1}$ ) a partir do somatório de todos os reservatórios de carbono. acima do solo (árvores vivas, madeira morta,

serrapilheira), abaixo do solo (raízes e solo), entre as áreas de floresta estacional semidecidual de Mata Atlântica .....76

Figura 7 – Análises dos componentes principais para ordenação, correlação e associação entre o carbono com a estrutura da vegetação, propriedade física do solo, diversidade da vegetação, em diferentes tipos de florestas: LF= floresta tardia, SF= floresta secundária, DF= floresta perturbada...77

### **Capítulo 3 – DINÂMICA DE ESTOQUE DE CARBONO EM FRAGMENTOS DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DE MATA ATLÂNTICA COM DIFERENTES HISTÓRICOS DE PERTURBAÇÃO .....95**

Figura 1 – Local de estudo e distribuição das parcelas ao longo do gradiente de perturbação humana ..... 101

Figura 2 – Delineamento experimental da parcela. os pontos em vermelho indicam a coleta de solos em diferentes profundidades com o auxílio do trado manual, os pontos em azul representam a coleta de amostras da serrapilheira, enquanto os pontos em preto marcam a abertura da trincheira para a coleta dos anéis de densidade do solo ..... 102

Figura 3 – Mudanças do estoque de carbono nos diferentes reservatórios: árvores vivas (a), árvores mortas (b), serrapilheira (c) e solo (d) nas formações florestais investigadas (SF= floresta secundária; DF= floresta perturbada; LF: floresta tardia) ..... 107

Figura 4 – Mudanças no estoque de carbono durante dois anos de medição (a) e diferenças no incremento líquido entre as formações florestais investigadas (SF= floresta secundária; DF= floresta perturbada; LF: floresta tardia) por classe diamétrica (b) ..... 108

Figura 5 – Box-plots mostrando diferenças nas taxas de incremento líquido de carbono (a), incremento periódico anual (b), recrutamento (c) e perda de carbono (d)

entre as formações florestais investigadas (SF= floresta secundária; DF= floresta perturbada; LF: floresta tardia ..... 109

Figura 6 – Estoque de carbono ( $\text{mg ha}^{-1}$ ) nos dois inventários para as 10 espécies com maior estoque no primeiro inventário ao longo do gradiente de perturbação humana nas formações florestais investigadas: floresta secundária (a); floresta perturbada (b); floresta tardia (c)..... 111

Figura 7 – Mudanças no estoque de carbono (a) e incremento de carbono em porcentagem (b) nas formações florestais investigadas (SF= floresta secundária; DF= floresta perturbada; LF: floresta tardia) ..... 112

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	<b>23</b>
<b>CAPÍTULO 1 – A DINÂMICA FLORESTAL EM FRAGMENTOS DE MATA ATLÂNTICA DURANTE A RECUPERAÇÃO APÓS PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS</b> .....	<b>28</b>
1.1 INTRODUÇÃO .....	28
1.2 MATERIAL E MÉTODOS .....	32
1.2.1 Área de estudo .....	32
1.2.2 Delineamento experimental .....	33
1.2.3 Coleta de dados .....	34
1.2.4 Cálculos das taxas demográficas .....	35
1.2.5 Análises de dados .....	37
1.3 RESULTADOS .....	38
1.3.1 Índice de diversidade e riqueza .....	38
1.3.2 Mudanças nas comunidades arbóreas .....	41
1.3.3 Determinantes ambientais da dinâmica das plantas em florestas perturbadas .....	44
1.4 DISCUSSÃO .....	46
1.4.1 Índice de diversidade e riqueza .....	46
1.4.2 Mudanças nas comunidades arbóreas .....	48
1.4.3 Dinâmica vegetal de florestas tropicais após diferentes perturbações .....	50
1.4.4 Determinantes ambientais da dinâmica em florestas perturbadas .....	52
1.5 CONCLUSÕES .....	54
<b>CAPÍTULO 2 – ESTOQUE DE CARBONO ACIMA E ABAIXO DO SOLO NA MATA ATLÂNTICA EM DIFERENTES NÍVEIS DE PERTURBAÇÃO ANTRÓPICA</b> .....	<b>64</b>
2.1 INTRODUÇÃO .....	64
2.2 MATERIAL E MÉTODOS .....	67
2.2.1 Características da área de estudo .....	67
2.2.3 Carbono acima do solo .....	69
2.2.4 Estoque de carbono abaixo do solo .....	70
2.2.5 Análise estatística .....	71

2.3	RESULTADOS.....	72
2.3.1	Estoque de carbono acima do solo.....	72
2.3.2	Estoque de carbono abaixo do solo.....	73
2.3.3	Estoque de carbono total.....	75
2.3.4	Análise de componentes principais.....	76
2.4	DISCUSSÃO.....	77
2.4.1	Estoque de carbono acima do solo.....	77
2.4.2	Estoque de carbono abaixo do solo.....	79
2.4.3	Estoque de carbono total.....	83
2.4.4	Análise de componentes principais.....	84
2.5	CONCLUSÃO.....	85
	REFERÊNCIAS.....	87
	<b>CAPÍTULO 3 - DINÂMICA DE ESTOQUE DE CARBONO EM FRAGMENTOS DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DE MATA ATLÂNTICA COM DIFERENTES HISTÓRICOS DE PERTURBAÇÃO .....</b>	<b>95</b>
3.1	INTRODUÇÃO.....	95
3.2	Material e métodos.....	99
3.2.1	Área de estudo.....	99
3.2.3	Coleta de dados.....	101
3.2.4	Dinâmica do estoque de carbono das árvores vivas e recrutadas.....	103
3.2.5	Mudanças no estoque de carbono na madeira morta e serapilheira .....	104
3.2.6	Dinâmica de carbono no solo .....	105
3.2.7	Análise estatística .....	105
3.3	RESULTADOS.....	106
3.3.1	Mudanças no estoque de carbono.....	106
3.3.2	Taxas de incremento, recrutamento e perda de carbono .....	108
3.3.3	Estoque de carbono nas espécies arbóreas.....	110
3.3.4	Dinâmica do armazenamento do carbono total .....	111
3.4	DISCUSSÃO.....	112
3.4.1	Mudanças no estoque de carbono.....	112
3.4.2	Taxas de incremento, recrutamento e perda de carbono .....	114
3.4.3	Mudanças no estoque de carbono por profundidade.....	116

3.4.4	Estoque de carbono por espécie .....	117
3.4.5	Dinâmica do carbono total .....	117
3.5	CONCLUSÃO.....	119
	REFERÊNCIAS .....	120
	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>129</b>
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>131</b>
	<b>APÊNDICE A.....</b>	<b>135</b>



## INTRODUÇÃO GERAL

As florestas tropicais abrangem cerca de 7% da superfície terrestre exercendo um papel essencial na captura de carbono, representando aproximadamente 68% do carbono florestal global (Pan *et al.*, 2013). No entanto, esses ecossistemas encontram-se altamente vulneráveis e ameaçados devido à exploração econômica, incluindo a fragmentação decorrente do desmatamento e distúrbios induzidos pelo homem, como, expansão agrícola, mineração e pecuária, resultando na perda de biodiversidade florestal e o armazenamento de carbono acima e abaixo do solo (Sodhi *et al.*, 2010; Naidu *et al.*, 2021).

Aproximadamente um terço das áreas florestais globais passaram por desmatamento, resultando em florestas secundárias (SGF) em vários estágios sucessionais (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). Estas SGF realizam um papel crucial como reservatórios de biodiversidade, oferecendo um grande número de serviços ecossistêmicos, incluindo a regulação da dinâmica e estoque de carbono, bem como a provisão de recursos florestais não madeireiros (como alimentos, medicamentos e fibras) para uso sustentável (Chazdon *et al.*, 2016).

No Brasil, a Mata Atlântica, classificada como uma floresta tropical, é amplamente reconhecida como um ponto crucial de biodiversidade (Myers *et al.*, 2000), sendo considerada uma prioridade global para a conservação. A região biogeográfica da Mata Atlântica abrange 17 estados, incluindo sete das nove principais bacias hidrográficas do país, e mantém uma ligação direta com aproximadamente 145 milhões de pessoas (SOS Mata Atlântica, 2019). Ao longo do tempo, essa área sofreu com desmatamento histórico, degradação e recentes mudanças no uso da terra (Ribeiro *et al.*, 2009), resultando em um mosaico de áreas em diversos estágios de regeneração (Rosa *et al.*, 2021). O impacto significativo da atividade humana na Mata Atlântica resultou na perda de biodiversidade e de estoques de carbono (Lima *et al.*, 2020), com possíveis implicações na capacidade da floresta em capturar carbono.

No contexto da sucessão ecológica, que descreve a evolução de populações de espécies, comunidades, ecossistemas e seus serviços ao longo do tempo após uma perturbação (Poorter *et al.*, 2023), torna-se evidente que a Mata Atlântica enfrenta mudanças significativas. Durante a sucessão, à medida que os ecossistemas florestais secundários se desenvolvem, diversas transformações ecológicas e

funcionais ocorrem, abrangendo a estrutura do povoamento, como o aumento da altura das árvores, diâmetro e área basal, a composição de espécies e o estoque de carbono (Aryal *et al.*, 2024).

A compreensão integral das alterações nos processos ecológicos durante a sucessão florestal permanece incompleta. Estudos prévios (Poorter *et al.*, 2016) investigaram as tendências de recuperação e a persistência dos atributos florestais ao longo da sucessão secundária. Essas pesquisas, em conjunto com outras análises, indicam que os padrões e o tempo necessário para a restauração da biomassa das árvores e da diversidade de espécies são influenciados pelo tipo de floresta, condições climáticas, histórico de uso da terra, dispersão de sementes e recrutamento de novas árvores (Aryal *et al.*, 2014, Bauters *et al.*, 2019).

Os consideráveis progressos na compreensão da sucessão florestal pós-perturbação, apesar de notáveis, foram recentemente destacados por uma revisão que ressaltou lacunas de pesquisa na dinâmica da vegetação e em seu impacto no sequestro de carbono em ecossistemas tropicais (Balvanera *et al.*, 2021). Para uma gestão ou conservação eficaz dos ecossistemas florestais, torna-se essencial aprofundar o conhecimento sobre parâmetros específicos que influenciam as mudanças ao longo do tempo na composição da comunidade vegetal, na biodiversidade e no potencial desses ecossistemas em compensar o CO<sub>2</sub> atmosférico através do sequestro e armazenamento de carbono (Mori *et al.*, 2021; Xu *et al.*, 2021).

Dentre os parâmetros específicos estudados na dinâmica da comunidade florestal, estão os processos de recrutamento, morte e crescimento individual (Fan *et al.*, 2023). As alterações no estoque de carbono presente na biomassa das árvores vivas, num determinado intervalo de tempo após o abandono, resultam da soma do crescimento das árvores existentes, adicionado ao recrutamento de novos indivíduos, menos a mortalidade (Prach; Walker, 2011). O estabelecimento, crescimento, mortalidade e longevidade das árvores revelam variações que são influenciadas pela espécie e estágio da sucessão florestal (Aryal *et al.*, 2014). Esses fatores, por sua vez, exercem impacto direto na dinâmica do carbono.

Esses parâmetros assumem uma importância particular em áreas onde a vegetação original é extensivamente desmatada, dando lugar ao crescimento de florestas secundárias em diferentes estágios de desenvolvimento. As alterações nas características estruturais e funcionais da vegetação ao longo da sucessão desempenham um papel crucial no determinar do sucesso da regeneração natural

das florestas secundárias, visando recuperar seus atributos ecossistêmicos até alcançarem níveis comparáveis aos de florestas maduras (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2023; Ssekuubwa *et al.*, 2023). Essa perspectiva amplia ainda mais a compreensão dos impactos da dinâmica da comunidade florestal, não apenas nos ciclos de carbono, mas também na regeneração e na resiliência desses ecossistemas em resposta a perturbações.

Outro serviço fundamental fornecido pela Floresta tropical de Mata Atlântica é sua significativa contribuição para o estoque de carbono no solo, apesar do grau considerável de ameaça que enfrenta (Gomes *et al.*, 2019). O solo representa um dos principais depósitos de carbono no planeta, abrigando aproximadamente três vezes mais carbono do que a atmosfera e quase o dobro do carbono presente na biomassa vegetal (Zanini *et al.*, 2021; Zhu *et al.*, 2023). O carbono retido nos solos das florestas desempenha uma função crucial no sequestro global de carbono nos ecossistemas florestais (Terra *et al.*, 2023), desempenhando um papel indispensável na atenuação dos impactos adversos das mudanças climáticas (Walker *et al.*, 2023).

Além disso, o carbono presente no solo exerce uma função biológica essencial na regulação dos processos envolvidos na dinâmica, formas, fluxo e ciclagem de nutrientes (Haghverdi; Kooch, 2019), ao mesmo tempo em que contribui de maneira significativa para a agregação do solo, aprimoramento da estrutura e prevenção da erosão (Guillaume *et al.*, 2015). A maioria das pesquisas que exploram os efeitos da fragmentação nos estoques de carbono florestal tem se concentrado no carbono armazenado acima do solo, especialmente nas árvores vivas. Em contraste, o estoque de carbono orgânico do solo, estimado em contribuir entre 36-60% do total de carbono nos trópicos (Malhi *et al.*, 1999), permaneceu relativamente negligenciado em termos de estudos.

Particularmente, as conexões entre os estoques de carbono do solo e a diversidade funcional das árvores constituem uma área de conhecimento crucial, embora a ligação direta entre a diversidade de espécies de plantas e o carbono do solo seja estabelecida (Lange *et al.*, 2015). Características específicas das plantas, como a estrutura global ou a alocação de biomassa entre seus órgãos, influenciam as entradas de carbono no solo por meio da produtividade primária e da distribuição de carbono subterrâneo. Paralelamente, outras características, como a taxa de crescimento, afetam a perda de carbono do solo por meio da respiração e volatilização de compostos orgânicos (De Deyn *et al.*, 2008). Essas relações indicam que

mudanças na composição funcional das comunidades arbóreas após diversas perturbações podem influenciar simultaneamente o armazenamento de carbono tanto acima quanto abaixo do solo (Aryal *et al.*, 2024; Mantovani *et al.*, 2024)

O impacto da perturbação humana na dinâmica das frações de carbono (C) do solo e, conseqüentemente, na dinâmica do carbono orgânico do solo (SOC), varia conforme a profundidade do solo (Zhao *et al.*, 2015). Até o momento, diversos estudos examinaram a resposta do SOC à sucessão florestal na camada superficial do solo (Tang *et al.*, 2011). Contudo, há uma escassez de pesquisas que investiguem a dinâmica do SOC em camadas mais profundas do solo e que identifiquem quais frações de carbono exercem uma influência significativa nos estoques de carbono do solo ao longo do processo de sucessão florestal, especialmente em regiões subtropicais (Quartucci *et al.*, 2023).

As pesquisas sobre o armazenamento de carbono orgânico do solo (SOC) frequentemente focam na camada superficial de 0–30 cm (IPCC, 2019) ou, em alguns casos, até 30 a 40 cm de profundidade do solo (Minasny *et al.*, 2017). Essa abordagem é comum em muitos estudos que avaliam o armazenamento de carbono do solo após perturbação humana (Brancalion *et al.*, 2021; Zanini *et al.*, 2021). No entanto, é importante notar que aproximadamente metade, ou até mais, do carbono do solo está armazenado no subsolo até um metro de profundidade (Duarte-Guardia *et al.*, 2020). Especialmente durante a restauração da terra no processo de sucessão florestal, observa-se que o carbono presente no subsolo e em camadas mais profundas do solo desempenha um papel significativo no armazenamento total de carbono no ecossistema (Borchard *et al.*, 2019). Essa consideração torna-se crucial em ambientes tropicais, nos quais os solos podem atingir vários metros de profundidade, acumulando uma parcela substancial de carbono abaixo da superfície do solo (Kögel-Knabner; Amelung, 2021).

Entretanto, há uma escassez de estudos que realizem uma quantificação precisa dos estoques de carbono do solo em florestas tropicais, especialmente na Mata Atlântica, exigindo experimentos em escala mais detalhada em fragmentos florestais (Sayer *et al.*, 2019) para compreender os principais impulsionadores dos estoques de carbono. Além disso, a obtenção de valores de referência precisas para o estoque de carbono no solo em ecossistemas atlânticos continua sendo uma necessidade (Quartucci *et al.*, 2023). Assim sendo, é crucial realizar estudos experimentais que busquem quantificar o carbono no solo em escalas locais, a fim de

aprimorar as estimativas e aprofundar a compreensão do papel desempenhado pela Mata Atlântica na mitigação das mudanças climáticas (Mantovani *et al.*, 2024). Essa abordagem pode contribuir para ampliar a conscientização acerca da importância da preservação florestal na promoção da fixação de carbono no solo e na redução das emissões atmosféricas (Anderson-Teixeira; Belair, 2022).

O presente trabalho foi estruturado em três capítulos distintos. No Capítulo I, investigamos a dinâmica florestal em fragmentos de Mata Atlântica sujeitos a diversas formas de perturbação. Nosso objetivo foi identificar os impactos das variáveis antropogênicas e ambientais nas mudanças relativas no recrutamento, crescimento e mortalidade das espécies vegetais.

No Capítulo II, realizamos uma avaliação do estoque de carbono, tanto acima quanto abaixo do solo, em áreas com diferentes níveis de atividade humana. Nossa análise visou determinar se os fragmentos de floresta sujeitos a atividades humanas mais intensas apresentam um estoque reduzido de carbono em comparação com aqueles menos perturbados.

No Capítulo III, concentramo-nos na dinâmica do estoque de carbono em diferentes tipos de reservatórios e investigamos como o recrutamento e a mortalidade de árvores influenciam essa dinâmica durante o processo de sucessão florestal.

## CAPÍTULO 1

### A DINÂMICA FLORESTAL EM FRAGMENTOS DE MATA ATLÂNTICA DURANTE A RECUPERAÇÃO APÓS PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS

**Resumo:** A interação dinâmica nos ecossistemas florestais é influenciada por uma ampla gama de fatores e está diretamente relacionada aos benefícios proporcionados pelos serviços ecossistêmicos. A dinâmica observada no hotspot da Mata Atlântica brasileira (BAF), notadamente degradada, é predominantemente impulsionada por seu contexto antropogênico. Atualmente, a grande maioria da área da BAF consiste em pequenos fragmentos florestais que apresentam diferentes níveis de perturbação, encontrando-se em diversos estágios de sucessão florestal e exibindo variações nos padrões de recuperação. Aqui, avaliamos a dinâmica florestal em fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual de Mata Atlântica, ao longo de uma antroposequência caracterizada por históricos decrescentes de perturbação humana: floresta secundária (SF) > perturbada (DF) > tardia (LF). Utilizamos dados de 18 parcelas (3,6 ha), distribuídas ao longo do gradiente de perturbação (SF, DF, LF), monitoradas em dois inventários (2017 e 2022). Em cada inventário medimos todas as árvores vivas com DAP  $\geq$  5 cm e contamos os sobreviventes, recrutadas e indivíduos mortos entre os intervalos. Além disso, determinamos os parâmetros demográficos (taxas de recrutamento, crescimento e mortalidade do caule e área basal) e, em seguida, analisamos os fatores que os influenciam. Descobrimos que as taxas de recrutamento, crescimento e rotatividade de espécies da Floresta secundária que sofreram intensamente atividades antrópicas foi significativamente maior do que aqueles que sofreram menos perturbações. A mortalidade de caule e perda de área basal foi mais significativa à medida que diminuía o gradiente de perturbação, com destaque para a floresta tardia. A temperatura superficial do solo, como um dos fatores mais importantes, foi positivamente correlacionada com as taxas de recrutamento e crescimento de caule, enquanto a distância da borda e a elevação média foram negativamente correlacionados com a mortalidade de caule e perda de área basal. Nossos resultados apontam para a necessidade de estratégias de conservação e manejo que levem em conta não apenas as características específicas de cada fragmento, mas também as influências ambientais que moldam suas dinâmicas. A compreensão da heterogeneidade e das tendências temporais nos fragmentos florestais da Mata Atlântica é crucial para o desenvolvimento de abordagens eficazes que visem promover a resiliência, a sustentabilidade e a preservação da rica biodiversidade desses ecossistemas vitais.

**Palavra-chave:** fatores ambientais, mudanças estruturais, sucessão florestal.

#### 1.1 INTRODUÇÃO

A crescente expansão das atividades humanas tem resultado em alterações significativas na cobertura original da terra em âmbito global, com as regiões tropicais exibindo as maiores diminuições na vegetação nativa (Leal *et al.*, 2021). De fato, as áreas de floresta restantes estão sendo progressivamente reduzidas e integradas em

paisagens dominadas principalmente por pastagens, zonas agrícolas e áreas urbanizadas (Taubert *et al.*, 2018). Os fragmentos florestais enfrentam uma variedade de perturbações que têm impactos diretos e indiretos nas populações vegetais remanescentes (Jackson; Fahrig, 2016). A redução da cobertura florestal ao redor provoca mudanças abruptas na riqueza, abundância e composição das plantas nos remanescentes de florestas tropicais, acarretando consequências nos processos ecológicos (Ding *et al.*, 2012; Decocq *et al.*, 2014;).

No Brasil, as várias regiões biogeográficas e os diferentes tipos de vegetação têm sido historicamente sujeitos a perturbações distintas, encontrando-se inseridos em contextos ecológicos diversos (Souza *et al.*, 2021). Nas áreas fortemente impactadas pela atividade humana, como é o caso do hotspot da Mata Atlântica no leste do Brasil (Pompeu *et al.*, 2023), os fatores antropogênicos interagem com efeitos em macroescala (distribuição de espécies, alterações climáticas), resultando em padrões complexos na dinâmica florestal (Hubau *et al.*, 2020; Sullivan *et al.*, 2020).

A dinâmica na região da Mata Atlântica no Brasil é fortemente moldada por eventos recentes de perturbação (Cirne-Silva *et al.*, 2020; Dalmaso *et al.*, 2020). A remoção da cobertura florestal teve início no século XVI com a exploração do pau-brasil (*Paubrasilia echinata* [Lam.] Gagnon, HC Lima & GP Lewis) e persistiu ao longo de diferentes ciclos econômicos, como os vinculados à cana-de-açúcar, ouro, café, e períodos de industrialização (Lira *et al.*, 2021). Em decorrência disso, a configuração da paisagem na Mata Atlântica transformou-se em um arquipélago de pequenos fragmentos florestais cercados por matrizes de habitat aberto (Joly *et al.*, 2014; Scarano; Ceotto, 2015). Aproximadamente 80% dos remanescentes florestais apresentam tamanhos inferiores a 50 ha (Ribeiro *et al.*, 2009), e o isolamento desses fragmentos florestais aumentou em 36,4% na paisagem durante o período de 1990 a 2017 (Rosa *et al.*, 2021).

Desse modo, a Mata Atlântica exhibe paisagens heterogêneas, abrangendo fragmentos florestais com diferentes graus de perturbação, em distintos estágios de sucessão florestal e variando nos padrões de recuperação (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). Como resultado, as interações entre o uso da terra, históricos de perturbação e características climáticas e de solo desempenham um papel fundamental na dinâmica e nas trajetórias sucessionais dessas florestas (Cirne-Silva *et al.*, 2020; Dalmaso *et al.*, 2020).

A ausência de medições repetidas da estrutura florestal frequentemente representa um desafio na avaliação das trajetórias de recuperação pós-perturbação. Os estudos existentes que investigam as conexões entre os agentes perturbadores e a subsequente recuperação geralmente se baseiam em avaliações de campo (Loto; Bravo, 2020). Para superar essa limitação, os estudos sobre a dinâmica das comunidades pós-perturbação, concentram-se em processos demográficos arbóreos, como crescimento, mortalidade, recrutamento (De Carvalho *et al.*, 2017; Fan *et al.*, 2023) e parâmetros estruturais que são fundamentais para compreender as mudanças na composição de espécies (rotatividade de espécies) durante a sucessão (Chazdon, 2008).

Essa tarefa é complexa, uma vez que diferentes perturbações exercem efeitos distintos na estrutura e composição da floresta (Pyles *et al.*, 2018). Isso pode resultar em diferentes trajetórias de desenvolvimento pós-perturbação e, conseqüentemente, em resultados de longo prazo distintos na estrutura florestal (Giovanini *et al.*, 2013). Por exemplo, a prática de exploração madeireira seletiva geralmente tem como alvo espécies de alto valor e árvores de maior porte, ao passo que o corte raso busca abater todas ou a maioria das árvores em uma determinada área para uso posterior em atividades agrícolas ou pecuárias (Barlow *et al.*, 2016; Fan, *et al.*, 2023). Além disso, a complexidade e a heterogeneidade naturais das florestas tropicais da Mata Atlântica, que incluem diversos tipos de florestas como a Floresta Ombrófila Perene, Floresta Decídua ou semidecídua (Neves *et al.*, 2017; Dexter *et al.*, 2018), combinadas com agentes de perturbação específicos, podem resultar em diferentes trajetórias pós-perturbação, levando a resultados diversos (Rocha-Santos *et al.*, 2016).

A velocidade de recuperação dos processos demográficos pode variar consideravelmente entre os tipos de perturbação (Marzo *et al.*, 2023). No geral, a estrutura e composição da floresta podem se restabelecer de maneira relativamente rápida após perturbações que não impactam principalmente o solo, como é o caso do corte seletivo de algumas espécies (Villa *et al.*, 2018). Entretanto, a recuperação tende a ser consideravelmente mais lenta quando as perturbações afetam fortemente o solo, como é o caso de práticas como pecuária, agricultura e incêndios (Fan *et al.*, 2023). Apesar das variedades na recuperação pós-perturbação e das notáveis implicações que essas variações deveriam ter para a ecologia e biodiversidade das florestas tropicais (Yuan *et al.*, 2018; Jara-Guerrero *et al.*, 2021), nossa compreensão da

dinâmica pós-perturbação em florestas tropicais da Mata Atlântica é limitada (Zwiener *et al.*, 2018). Em especial, ainda não está completamente esclarecido se a recuperação da floresta ocorre de maneira distinta após diferentes tipos de perturbação. Esta lacuna é preocupante, uma vez que uma recuperação mais lenta ou uma alteração permanente na estrutura florestal pode resultar em uma diminuição do funcionamento ecológico indicando potencial de degradação florestal (Siyum, 2020; Schröder *et al.*, 2021).

Além disso, a dinâmica dos processos demográficos é fortemente moldada pela interação entre fatores antropogênicos e condições ambientais (Van Der Sande *et al.*, 2017; Uriarte *et al.*, 2018). Esta interação complexa sugere a existência de múltiplos caminhos sucessionais em paisagens heterogêneas (Kreyling *et al.*, 2011). Fatores ambientais, como topografia (Fortunel *et al.*, 2018) e propriedades do solo podem criar um mosaico de microhabitats, influenciando de maneira única os processos demográficos (Pontara *et al.*, 2016; Rodrigues *et al.*, 2019). A diferenciação nos padrões demográficos pode ser mais destacada quando vinculada a fatores antropogênicos, incluindo efeitos de borda, fragmentação e uso do solo (Safar *et al.*, 2022). Ademais, as alterações climáticas, impulsionadas por fatores ambientais e antropogênicos, têm o potencial de intensificar as mudanças nos padrões demográficos (Clark *et al.*, 2017; Uriarte *et al.*, 2018).

Estudos de monitoramento de longo prazo que investigam o impacto de fatores antropogênicos e ambientais nos processos demográficos e estruturais são fundamentais para a compreensão dos principais impulsionadores de diversos caminhos sucessionais em florestas tropicais (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). Dessa forma, investigações sobre a recuperação de florestas após perturbações serão cruciais para elucidar os impactos dos diferentes níveis de perturbação na função e estabilidade das florestas tropicais, oferecendo diretrizes para políticas relacionadas à conservação e gestão de ecossistemas tropicais degradados (Cugunovs *et al.*, 2017).

Diante disso, neste estudo, investigamos a dinâmica florestal em fragmentos de Mata Atlântica sujeitos a diferentes tipos de perturbações. As seguintes questões foram abordadas: (i) existem diferenças entre os fragmentos nas taxas relativas de recrutamento, crescimento e mortalidade? (ii) quais são os impactos das variáveis antropogênicas e ambientais nas mudanças relativas no recrutamento, crescimento e mortalidade? (iii) como variam os padrões de recuperação entre os fragmentos

florestais sujeitos a diferentes tipos de perturbações? (iv) quais foram os principais fatores ambientais que impulsionaram a dinâmica de espécies lenhosas? Com base nessas perguntas de pesquisa, testamos as seguintes hipóteses: (i) as taxas de recrutamento, crescimento de caule e área basal na floresta secundária são mais elevadas em comparação com a Floresta tardia; (ii) as taxas de mortalidade de caule e perda de área basal são proporcionalmente maiores à medida que diminui o gradiente de perturbação; (iii) os efeitos das variáveis ambientais (elevação média, declividade) e a distância do efeito de borda tem impactos negativos nas taxas de recrutamento, crescimento e mortalidade.

## 1.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 1.2.1 Área de estudo

As áreas de estudo abrangem as Fazendas Experimentais Edgardia e Lageado, localizadas em Botucatu, estado de São Paulo, Sudeste do Brasil (22°47'30" a 22°50'S e 48°26'15" a 48°22'30"W), a uma altitude de 600 m (Figura 1). O clima da região é classificado como Cfa, segundo a classificação de Köppen, caracterizado por invernos secos e verões quentes e chuvosos, apresentando uma média anual de 1.495 mm de precipitação e temperatura média de 23 °C (Alvares *et al.*, 2013).

Originalmente, todas as áreas estudadas eram cobertas pela Mata Atlântica Semidecídua (Roder *et al.*, 2023). O solo foi classificado nas Ordens de Latossolos e Argissolos (Soil Survey Staff, 2014). Esses solos apresentam horizonte mineral profundo óxico ou argílico, respectivamente, com variações na profundidade do perfil de acordo com a sua morfologia. De forma geral, esses solos são altamente lixiviados, o que os torna ácidos e com baixa fertilidade em termos de nutrientes (Nogueira *et al.*, 2018).

A geologia das Fazendas experimentais Lageado e Edgardia é predominantemente composta por rochas ígneas da bacia do Paraná, como a formação cuesta basáltica do Grupo São Bento (formação Serra Geral), conferindo a essa paisagem uma singularidade reconhecida internacionalmente. O termo "cuesta", derivado do espanhol "encosta", refere-se a uma estrutura geológica conhecida como "crista homoclinal", caracterizada por uma falésia ou escarpa em um lado e uma suave inclinação ou declive no outro (Roder *et al.*, 2023). Essas características topográficas

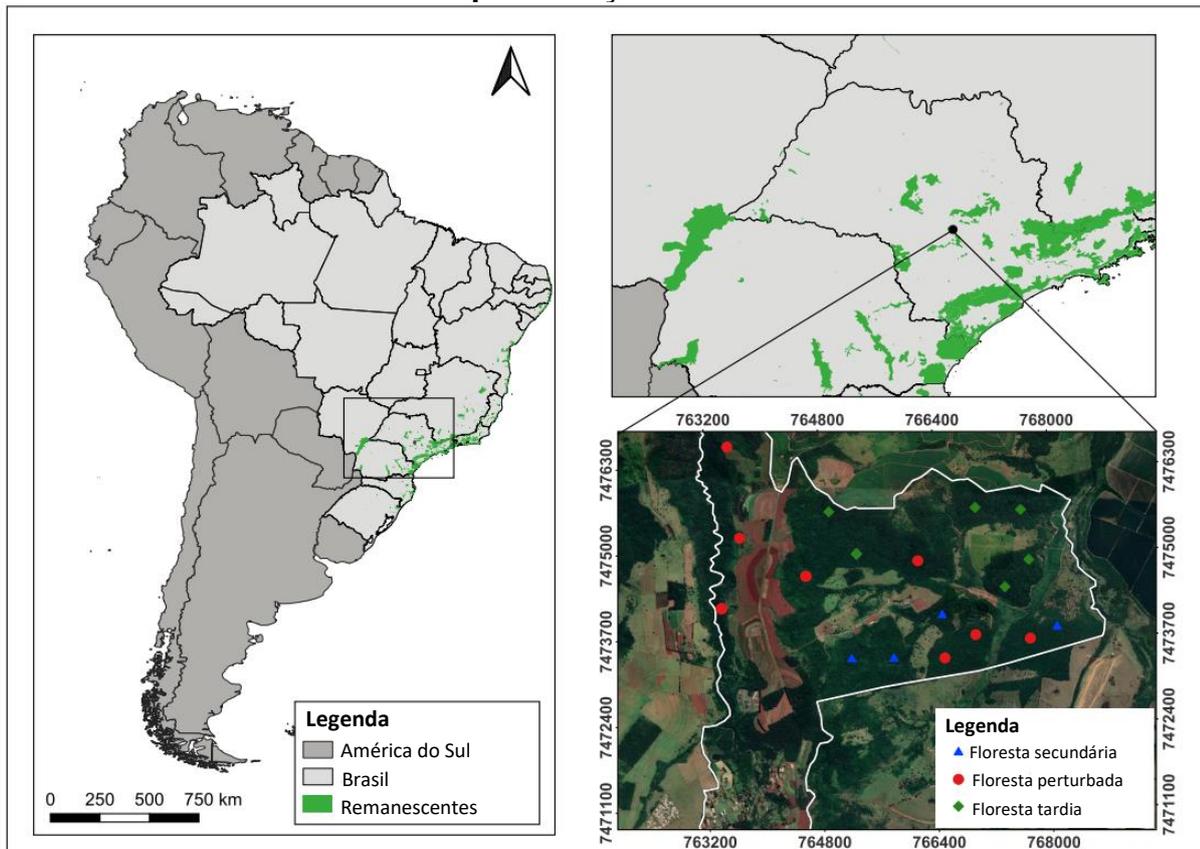
ocorrem em áreas de estratos inclinados, onde uma camada de cobertura mais dura repousa sobre uma camada mais suave, formando penhascos. A camada mais suave sofre erosão em uma taxa mais rápida do que a camada de cobertura, resultando em processos-chave de erosão diferencial e intemperismo na formação da cuesta (Machado *et al.*, 2015).

### 1.2.2 Delineamento experimental

Ao longo dos últimos séculos, a região das fazendas (EL) tem sido impactada por diversos tipos de manejo, tanto em períodos passados quanto no presente, sendo também influenciada por eventos históricos desde os tempos da colonização portuguesa. Esses acontecimentos resultaram na fragmentação da vegetação em áreas distintas, cada uma caracterizada por variações na fisiologia, composição da flora, espécies e associações florísticas. O estudo conduzido por Jorge e Sartori (2002) categorizou os fragmentos em sete formações distintas. Para este estudo, foram examinados três desses fragmentos, cobrindo uma extensão total de 938 hectares (Figura 1). A escolha destes fragmentos foi fundamentada nas notáveis discrepâncias observadas no grau de interferência humana (detalhes podem ser vistos abaixo).

Os três fragmentos de Mata Atlântica Brasileira (BAF) examinados, apresentados em uma escala decrescente de interferência humana (ou ascendente de naturalidade), são os seguintes, conforme descrito por Jorge e Sartori (2002): **Floresta Secundária (SF)** foi intensamente perturbada por atividades antrópicas (Agricultura e pastagens durante décadas) até cerca de 30 anos atrás, quando foi finalmente abandonada após ser usada primariamente como pastagem. **Floresta Perturbada (DF)**: sofreu fortes impactos pela atividade humana até 30-40 anos atrás, especialmente por meio de exploração seletiva de espécies arbóreas (*Aspidosperma polyneuron*) e incêndios eventuais devido à queima de pastagens próximas. **Floresta Tardia (LF)**: caracterizada por apresentar cobertura vegetal quase nativa com mais de 80 anos, e a perturbação humana é considerada praticamente ausente, uma vez que os fragmentos estão localizados em áreas de difícil acesso.

**Figura 1 – Local de estudo e distribuição das parcelas ao longo do gradiente de perturbação humana**



Sérvio Tullio Pereira Justino-2024

Em 2017, estabelecemos 18 (dezoito) parcelas permanentes de 2000 m<sup>2</sup>, com dimensões de 20 × 100 m, totalizando 3,6 ha de área amostral total, utilizando um delineamento inteiramente casualizado. Essas parcelas foram distribuídas ao longo do gradiente de perturbação em três níveis principais: 4 na floresta secundária, 8 na floresta perturbada e 6 na floresta tardia.

### 1.2.3 Coleta de dados

No primeiro inventário realizado em 2017 (Sivisaca, 2020), foram incluídos na amostragem todos os indivíduos arbóreos de cada parcela com diâmetro à altura do peito (1,30 m do solo) igual ou > 5 cm. Em seguida, medimos o DAP e altura de cada indivíduo amostrado e o identificamos em nível de espécie seguindo o APG IV (APG - Angiosperm Phylogeny Group, 2016) para famílias e o REFLORA (FLORA DO BRASIL, 2020) para padronização de nomenclatura. A identificação botânica foi realizada em campo ou em laboratório, comparando material vegetal com material já

coletado em herbários da região. Adotamos o método de inclusão por árvore (Souza *et al.*, 2021a, 2021b) para tratar de indivíduos com mais de um fuste, em que o indivíduo é incluído quando o DAP equivalente (raiz da soma dos quadrados dos diâmetros) atende ao critério de inclusão. Em seguida, retornamos às parcelas permanentes em 2022 para mensurar novamente os indivíduos vivos e amostrar os indivíduos que atendiam aos critérios de inclusão na faixa (recrutas). Além disso, foram contabilizados os indivíduos mortos ou ausentes.

Com o intuito de facilitar a coleta de dados comunitários e ambientais, cada parcela foi subdividida em 20 subparcelas de dimensões uniformes (10m x 10m). De maneira aleatória, foram selecionadas cinco subparcelas em cada uma dessas parcelas para a coleta de amostras de solo na profundidade de 0 a 40 cm. Essas amostras foram posteriormente transportadas para um laboratório de solo, onde foram submetidas a análises após secagem natural ao ar. As análises abrangeram diversos parâmetros, incluindo pH, matéria orgânica do solo (MOS), nitrogênio total (NT). Adicionalmente, nas mesmas cinco subparcelas de cada parcela, foram coletadas amostras de solo indeformadas (utilizando anéis de aço inoxidável de 25 cm<sup>3</sup>) na camada de 0 a 40 cm. Essas amostras foram utilizadas para determinar a densidade do solo. A temperatura superficial do solo (TST) foi mensurada mensalmente ao longo dos anos do levantamento por meio de imagens de satélite, especificamente do tipo Landsat. Além disso, foram registradas a elevação média e a declividade de cada subparcela, proporcionando uma caracterização mais abrangente das condições ambientais.

#### 1.2.4 Cálculos das taxas demográficas

Calculamos as taxas de recrutamento, mortalidade, rotatividade de espécies, incremento, recrutamento e crescimento relativo de área basal entre os dois censos seguindo Condit *et al.* (1999) e Diamond e May (1977):

Taxa de recrutamento de caule:

$$\lambda_{indr} = \frac{\ln(N_2) - \ln(N_{2sur})}{t} * 100\% \quad (1)$$

Taxa de mortalidade de caule:

$$\lambda_{indm} = \frac{\ln(N_1) - \ln(N_{2sur})}{t} * 100\% \quad (2)$$

Onde  $N_1$  e  $N_2$  são os números totais de indivíduos no primeiro censo e no recenseamento, respectivamente.  $N_{2sur}$  é o número total de indivíduos sobreviventes durante os 5 anos.  $M$  e  $R$  são o número total de indivíduos mortos e recém-recrutados no recenseamento, respectivamente, e  $t$  é o intervalo de 5 anos.

Além das taxas demográficas, também calculamos a rotatividade de espécies ( $T_{sp}$ ) foi calculado para cada parcela utilizando a fórmula sugerida por Diamond e May (1977):

$$T_{sp} = \frac{L+g}{(S)t} \quad (3)$$

Nesta fórmula,  $L$  é o número de espécies extintas numa determinada parcela,  $g$  é o número de espécies imigrantes,  $S$  é o número total de espécies presentes e  $t$  o intervalo de 5 anos.  $T_{sp}$  foi utilizado para estimar a taxa de substituição de espécies durante a sucessão.

Taxa de incremento da área basal:

$$\lambda_{bar} = \frac{\ln(B_2) - \ln(B_{2sur})}{t} * 100\% \quad (4)$$

Taxa de perda ou mortalidade da área basal:

$$\lambda_{bam} = \frac{\ln(B_1) - \ln(B_{2sur})}{t} * 100\% \quad (5)$$

Taxa de crescimento relativo da área basal:

$$\lambda_{bag} = \frac{\ln(B_{2sur}) - \ln(B_{1sur})}{t} * 100\% \quad (6)$$

Onde  $B_1$  e  $B_2$  são as áreas basais totais no primeiro censo e no recenseamento, respectivamente.  $B_{1sur}$  e  $B_{2sur}$  são as áreas basais totais dos indivíduos sobreviventes durante os 5 anos no primeiro e segundo censo, respectivamente.

#### 1.2.5 Análises de dados

Os parâmetros quantitativos clássicos foram calculados: densidade de indivíduos, área basal, diâmetro médio, altura média. Além disso, o índice de diversidade de Shannon ( $H'$ ) e o índice de equitabilidade de Pielou ( $J'$ ) e riqueza (Brower; Zar, 1984) foram calculados para cada local separadamente. A Diferenças na riqueza de espécies, diversidade ( $H'$ ) e equitabilidade ( $J'$ ), foram avaliadas usando modelos lineares generalizados (GLM) assumindo uma distribuição de erro de Poisson (Crawley, 2002) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukay ( $p < 0.05$ ).

Analizamos as diferenças na riqueza de espécies em cada área por meio de curvas de rarefação e extrapolação construídas com os primeiros números de Hill (Chao *et al.*, 2014). As extrapolações foram conduzidas com base em dados de presença/ausência (número de Hill de ordem  $q = 0$ ), utilizando 100 execuções de bootstrapping replicadas para estimar intervalos de confiança de 95%. Estendemos as extrapolações até o dobro do tamanho da amostra, seguindo as diretrizes de Colwell *et al.* (2012), e empregamos o pacote 'iNEXT' (Hsieh *et al.*, 2016) para realizar essas análises. Na busca por diferenças na composição de espécies ao longo do gradiente de perturbação, empregamos o escalonamento multidimensional não métrico (NMDS). Calculamos o índice de Simpson a partir do número de espécies em cada parcela. O valor da tensão obtido nessa análise indica em que medida os eixos produzidos explicam as variações nos dados brutos, proporcionando insights sobre a diferenciação na composição de espécies ao longo do gradiente analisado.

Para investigar as semelhanças e diferenças entre as áreas florestais em relação às espécies presentes, utilizou-se a análise de espécies indicadoras. As espécies com valor indicador  $\geq 0,70$  e  $p < 0,05$  foram consideradas como espécies indicadoras significativas. Essas espécies foram utilizadas para descrever a composição florística de cada área. A análise de espécies indicadoras foi realizada utilizando os pacotes "vegan" e "indicspecies" no software R (Cáceres; Jasen, 2016, R, 2018). Com essas análises, foi possível identificar as espécies que contribuem para

a similaridade entre as áreas florestais e aquelas que são características específicas de cada uma delas.

Para avaliar as mudanças na estrutura florestal, incluindo densidade de indivíduos ( $\text{ind ha}^{-1}$ ), diâmetro médio (cm), altura média (m) e área basal ( $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ ), ao longo do período de amostragem de 2017 a 2022, utilizamos o teste t pareado. Esse teste foi empregado para verificar se houve diferenças estatisticamente significativas entre os anos de coleta de dados. No que diz respeito à comparação das taxas demográficas nos três tipos de floresta, que incluem a taxa de recrutamento, a mortalidade de caule, a rotatividade de espécies, assim como as taxas de incremento, mortalidade e crescimento relativo da área basal, optamos pelo teste de diferença significativa honesta (HSD) de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Utilizamos também a abordagem de regressão linear múltipla para avaliar o impacto das variáveis abióticas nos regimes de perturbação. A fim de mitigar a multicolinearidade, eliminamos variáveis fortemente correlacionadas, considerando coeficientes de correlação de Pearson ( $> |0,7|$ ). A seleção do modelo foi conduzida por meio do pacote "MuMIn" (<https://rdr.io/cran/MuMIn/>) no software R ("R: Uma linguagem e ambiente para computação estatística. R Foundation for Statistical Computing. Viena, Áustria," R Core Team, 2021), sendo os modelos de melhor ajuste escolhidos com base no critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc). Ao considerar os coeficientes de regressão padronizados, comparamos a relevância de diferentes variáveis abióticas em cada modelo utilizando o pacote R "apaTables" (<https://dstanley4.github.io/apaTables/>), com o intuito de inferir os principais fatores que influenciam a recuperação de florestas tropicais perturbadas.

## 1.3 RESULTADOS

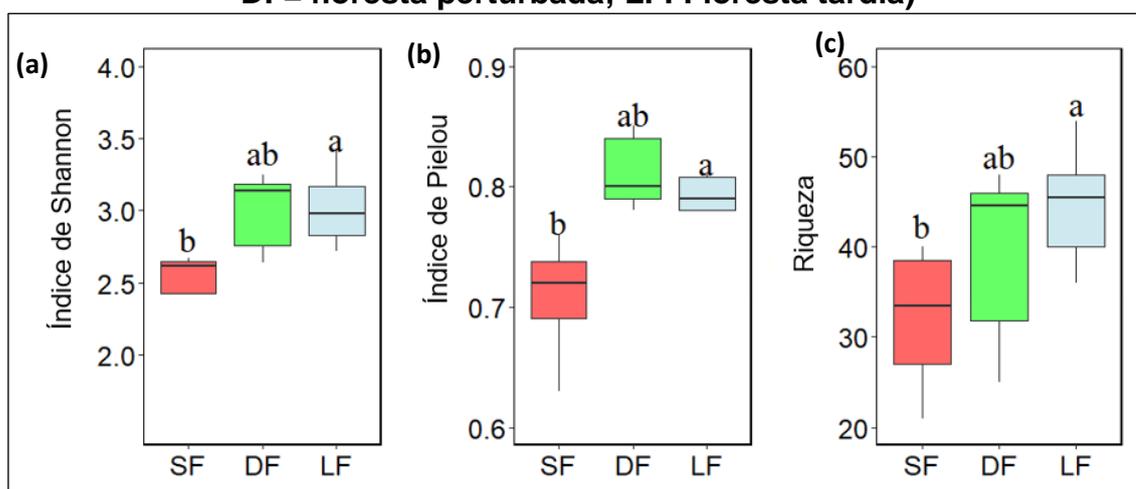
### 1.3.1 Índice de diversidade e riqueza

No geral, foram amostradas 3858 árvores em 2017 ( $1205,5 \text{ árvores ha}^{-1}$ ) e 3799 árvores em 2022 ( $1187,2 \text{ árvores ha}^{-1}$ ), pertencentes a 168 e 167 espécies de árvores, respectivamente (Tabela S1). Observamos que em relação ao inventário de 2017, quatro espécies desapareceram (*Coutarea hexandra*, *Cupania tenuivalvis*, *Maytenus ilicifolia* e *Piper umbellatum*) e três novas espécies surgiram (*Esenbeckia grandiflora*, *Ficus eximia* e *Inga vera*). As famílias mais ricas em espécies foram

Fabaceae (37 espécies), Rutaceae (17 espécies), Myrtaceae (16 espécies), Euphorbiaceae e Lauraceae (9 espécies cada), Malvaceae (7 espécies) e Apocynaceae (5 espécies), que somadas representaram 59,2% de todas as espécies amostradas.

Em relação aos índices de diversidade (Figura 2), a floresta tardia demonstrou os maiores valores ( $p < 0,05$ ) nos índices de Shannon ( $3,0 \pm 0,2$ ), Pielou ( $0,8 \pm 0,0$ ) e riqueza de espécies ( $44,7 \pm 4,1$ ), não diferindo significativamente da floresta perturbada, mas apresentando diferenças em relação à floresta secundária. Por outro lado, a floresta secundária exibiu os menores valores nos três índices estudados ( $p < 0,05$ ), com índices de Shannon, Pielou e riqueza de espécies registrando valores de  $2,5 \pm 0,1$ ;  $0,7 \pm 0,0$ ; e  $32,0 \pm 2,1$ , respectivamente.

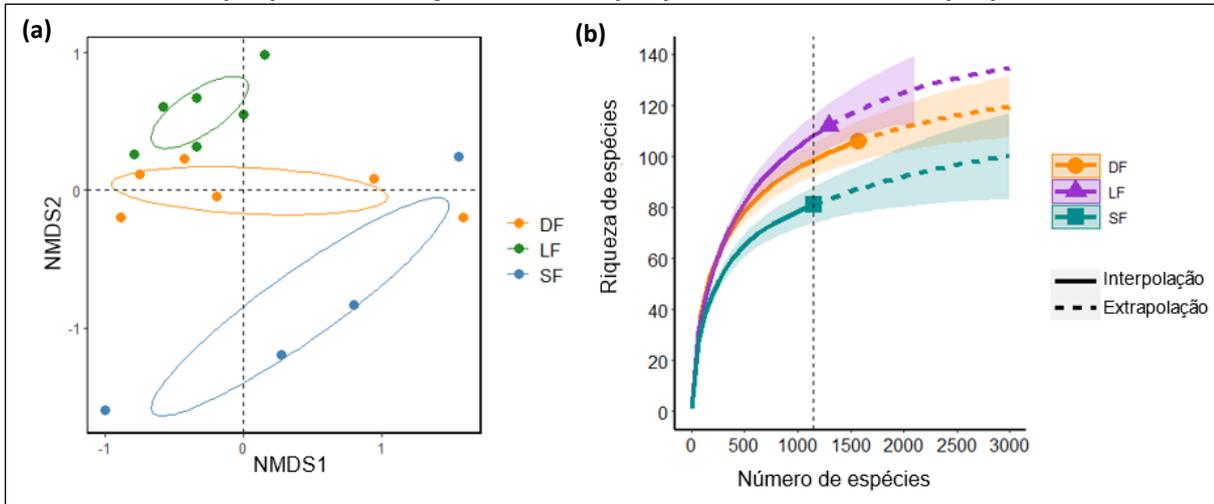
**Figura 2 – Índice de diversidade de Shannon (a), Equitabilidade de Pielou (b) e riqueza (c), nas formações florestais investigadas (SF= floresta secundária; DF= floresta perturbada; LF: Floresta tardia)**



Médias no box-plot com letras diferentes mostram diferenças significativas entre os regimes de perturbação em  $p < 0,05$  de acordo com teste de Tukey HSD.

O NMDS revelou que a composição da comunidade arbórea apresentou diferenças marginais entre os três tipos de Florestas (Figura 3a). Nas curvas de rarefação e extrapolação, encontramos maior riqueza de espécies na floresta tardia (LF) do que em floresta perturbada (SF) e floresta secundária (Figura 3b).

**Figura 3 – Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) (a). Rarefação (linhas sólidas) e curvas de extrapolação (linhas tracejadas) (b) da diversidade de espécies lenhosas com base nos primeiros números de Hill ( $q = 0$ ) em diferentes categorias do gradiente de Perturbação: Floresta secundária (SF), Floresta perturbada (DF) e Floresta tardia (LF)**



A análise das espécies indicadoras foi realizada nas áreas florestais, resultando na identificação de 16 espécies com valor indicador elevado e significância estatística (Tabela 1). Dessas espécies, 9 foram encontradas na floresta tardia, 6 na floresta secundária, e 6 na floresta perturbada. As espécies com maior valor indicador foram *Holocalyx balansae* e *Aspidosperma polyneuron* na LF, *Casearia sylvestris* na SF e *Aspidosperma polyneuron* na DF.

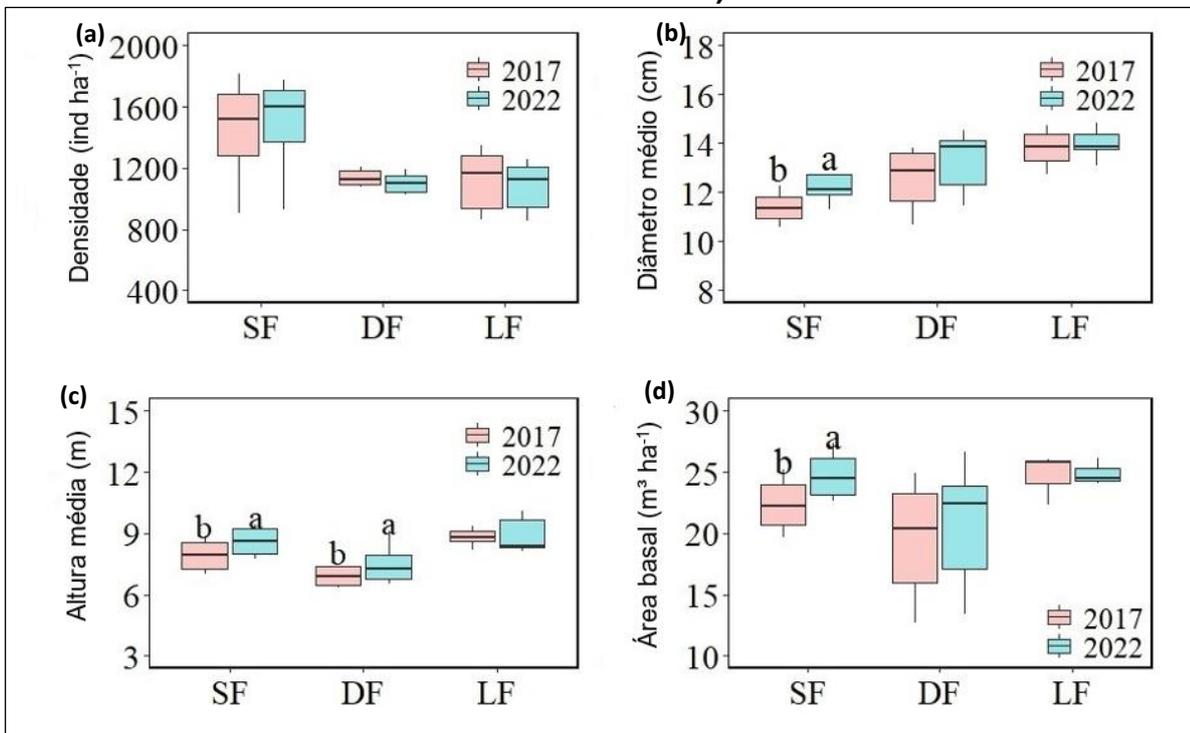
**Tabela 1 – Valor indicador (VI  $\geq$  0,70;  $p < 0,05$ ) para as espécies indicadoras e sua família botânica nas áreas florestais da Floresta Estacional Semidecidual, Botucatu**

Família	Espécies indicadoras	Valor indicador		
		Floresta tardia	Floresta secundária	Floresta perturbada
Verbenaceae	<i>Aloysia virgata</i>			0,85
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>		0,90	
Fabaceae	<i>Machaerium villosum</i>		0,87	
Rutaceae	<i>Essenbeckia densiflora</i>		0,71	
Leguminosae	<i>Pterogyne nitens</i>		0,71	
Leguminosae	<i>Holocalyx balansae</i>	0,91		
Meliaceae	<i>Trichilia casaretti</i>	0,86		
Ochnaceae	<i>Ouratea castaneifolia</i>	0,82		
Meliaceae	<i>Trichilia claussenii</i>	0,78		
Sapindaceae	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	0,77		
Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i>	0,71		
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana hystrix</i>		0,88	0,88
Leguminosae	<i>Machaerium brasiliense</i>		0,85	0,85
Apocynaceae	<i>Aspidosperma polyneuron</i>	0,89		0,89
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i>	0,88		0,88
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	0,87		0,87

### 1.3.2 Mudanças nas comunidades arbóreas

A dinâmica ao longo dos anos nas três categorias de florestas revelou variações em diversos parâmetros da estrutura florestal (Figura 4). A densidade (indivíduos por hectare) não apresentou alterações significativas em nenhuma das formações florestais estudadas. Por outro lado, a floresta secundária demonstrou mudanças significativas ( $p < 0,05$ ) no diâmetro médio e área basal, com o diâmetro passando de  $11,4 \pm 0,4$  cm (2017) para  $12,5 \pm 0,7$  cm (2022) e a área basal de  $22,4 \pm 1,3$  m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> (2017) para  $24,8 \pm 1,1$  m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> (2022). Além disso, a altura total aumentou significativamente na floresta secundária, passando de  $7,9 \pm 0,4$  m (2017) para  $8,6 \pm 0,4$  m (2022), e na floresta perturbada, de  $7,2 \pm 0,4$  m (2017) para  $7,5 \pm 0,4$  m (2022), respectivamente. Em nenhum dos parâmetros estudados foram constatadas mudanças significativas na floresta tardia (Figura 4).

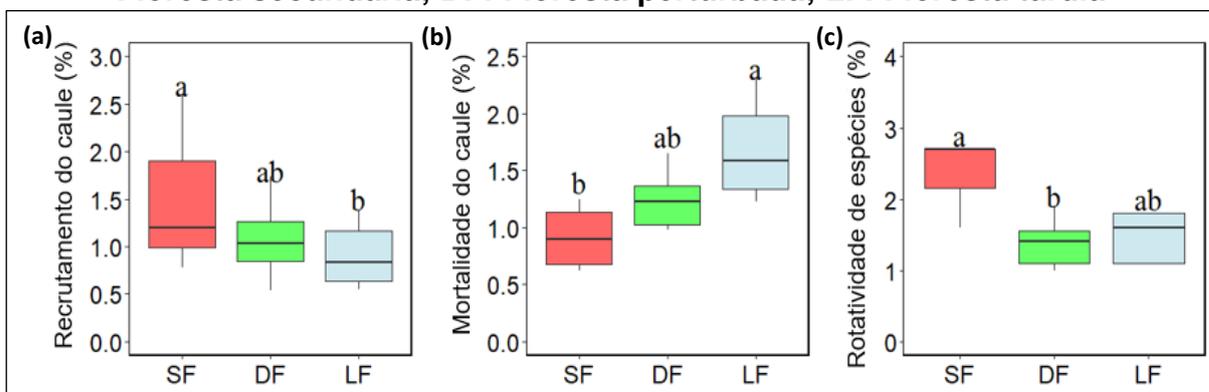
**Figura 4 – Dinâmica dos diferentes atributos da estrutural florestal: densidade (a), diâmetro médio (b), Altura média (c) e área basal (d) nas formações florestais investigadas (SF= floresta secundária; DF= floresta perturbada; LF: Floresta tardia)**



Médias no box-plot com letras diferentes mostram diferenças significativas entre dois anos de medição ( $\alpha = 0.05$ ).

A taxa de recrutamento foi maior que a taxa de mortalidade somente na floresta secundária, enquanto nos demais tipos de florestas a mortalidade do caule foi superior ao recrutamento (Figura 5). A taxa de recrutamento do caule apresentou diferença significativa ( $p < 0,05$ ), com destaque para a floresta secundária, que registrou um valor de  $2,0 \pm 0,3\%$ , diferindo da floresta tardia (Figura 5a). O inverso ocorreu na mortalidade do caule; a floresta tardia apresentou o maior valor, com  $1,8 \pm 0,2\%$ , diferindo estatisticamente da floresta Secundária, que registrou  $0,9 \pm 0,2\%$ . Quanto à rotatividade de espécies por parcela (Figura 5c), a floresta secundária e a floresta tardia se destacaram, apresentando valores de  $3,0 \pm 0,7\%$  e  $2,3 \pm 0,6\%$ , respectivamente, enquanto a floresta perturbada teve o menor valor, com  $1,2 \pm 0,3\%$ .

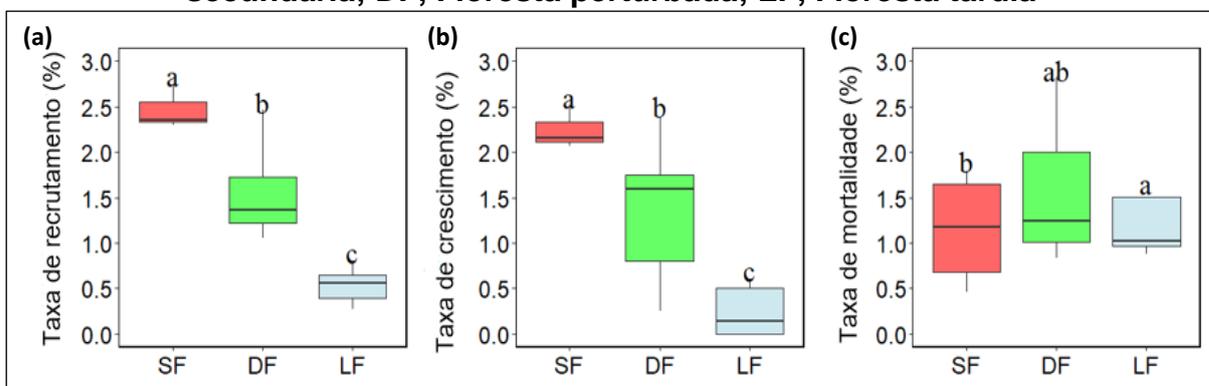
**Figura 5 – As taxas de recrutamento de caules (a), mortalidade (b) e rotatividade de espécies(c) de florestas após três regimes de perturbação. SF: Floresta secundária; DF: Floresta perturbada; LF: Floresta tardia**



Diferentes letras minúsculas dentro de cada caixa mostram diferenças significativas entre os regimes de perturbação em  $P < 0,05$  de acordo com ANOVA e teste de Tukey HSD

A taxa de recrutamento e crescimento relativo da área basal aumentou com o regime de perturbação, enquanto a taxa de mortalidade aumentou com a redução do grau de perturbação (Figura 6). As taxas de recrutamento e crescimento relativo da área basal foram significativamente maiores ( $p < 0.05$ ) em florestas secundárias (SF) em comparação com florestas de perturbada (DF) e florestas tardia (LF), registrando valores de  $2,7 \pm 0,2\%$  e  $2,8 \pm 0,5\%$ , respectivamente (Figura 6ab). A taxa de mortalidade da área basal foi significativamente superior na LF, com um valor de  $2,1 \pm 0,4\%$ , embora não tenha diferido de maneira significativa da DF ( $1,5 \pm 0,3\%$ ).

**Figura 6 – As taxas de recrutamento de área basal (a), crescimento (b), mortalidade (c) de florestas após três regimes de perturbação. SF, Floresta secundária; DF, Floresta perturbada; LF, Floresta tardia**

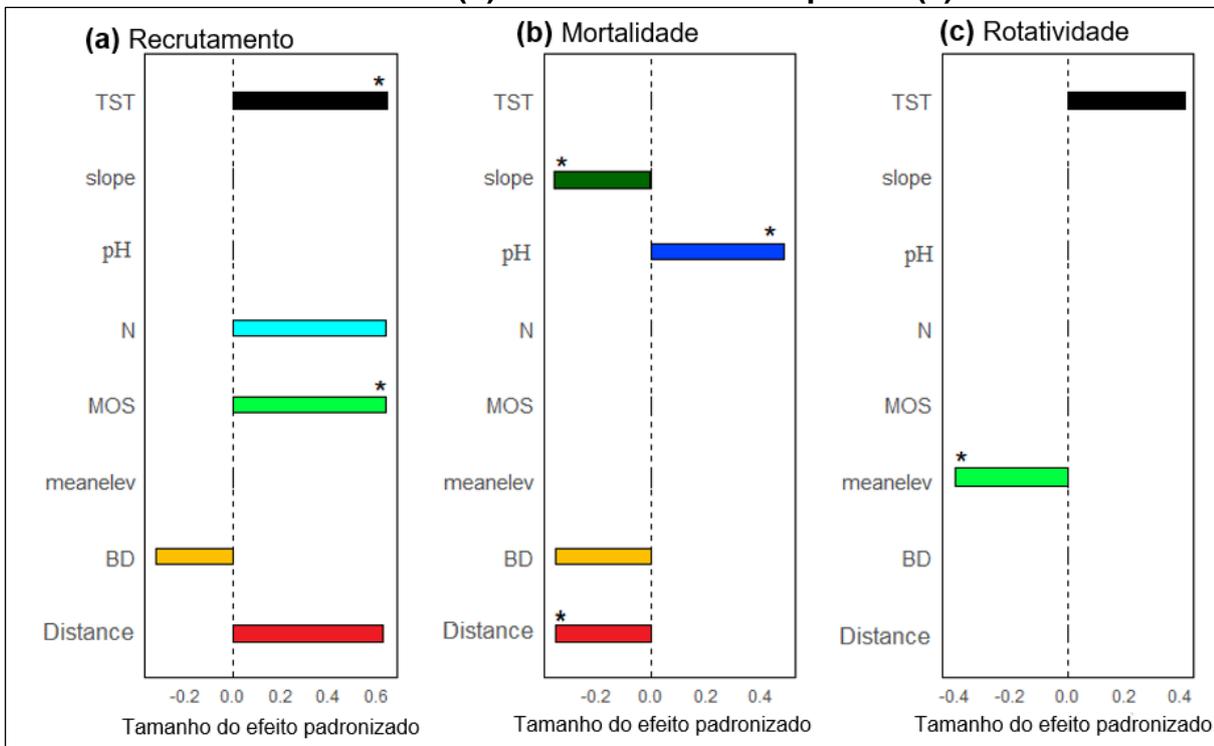


Diferentes letras minúsculas dentro de cada caixa mostram diferenças significativas entre os regimes de perturbação em  $p < 0,05$  de acordo com ANOVA e teste de Tukey HSD.

### 1.3.3 Determinantes ambientais da dinâmica em Florestas perturbadas

Os fatores topográficos, como declividade e elevação média, influenciaram a dinâmica do caule, impactando as taxas de mortalidade e rotatividade de espécies (Figura 7). Observou-se que a temperatura superficial do solo (TST) e a matéria orgânica do solo (MOS) desempenharam um papel significativo no aumento das taxas de recrutamento (Figura 7). Notavelmente, constatou-se que a MOS teve um efeito positivo significativo na mortalidade do caule, enquanto, a distância da borda influenciou negativamente a taxa de mortalidade (Figura 7b). Adicionalmente, tanto o nitrogênio disponível (N) quanto a TST contribuíram para o aumento nas taxas de recrutamento e rotatividade das espécies (Figura 7a-c), enquanto a densidade do solo (BD) reduziu as taxas de recrutamento, mortalidade e renovação, com efeitos insignificantes. (Figura 7).

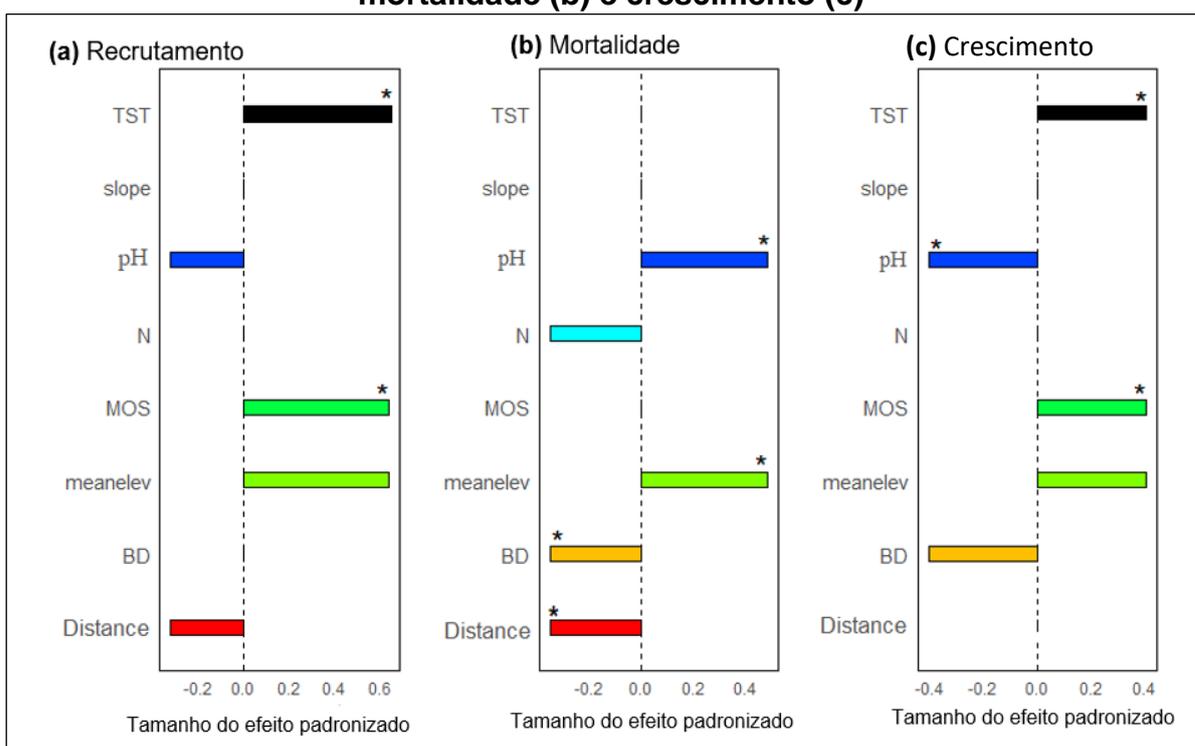
**Figura 7 – Os tamanhos médios de efeito padronizados das variáveis preditoras das taxas de caule entre os três regimes de perturbação. Análises separadas foram conduzidas para taxas de recrutamento de caule (a), mortalidade (b) e rotatividade de espécies (c)**



MOS, matéria orgânica do solo; N, nitrogênio disponível; DB, densidade do solo; pH do solo; meanelev, elevação média; slope; declive médio, TST; temperatura superficial do solo e Distance; distância da borda. As barras com asterisco (\*) significam efeitos significativos, enquanto barras sem asterisco (\*) significam efeitos insignificantes.

Observamos que a TST e a MOS exerceram efeitos positivos significativos no recrutamento e nas taxas de crescimento da área basal (Figura 8a-c). Entretanto, notamos que a taxa de crescimento foi significativamente afetada negativamente pelo pH do solo (Figura 8c). As taxas de mortalidade foram positivamente influenciadas pelo pH e pela elevação média, enquanto foram negativamente afetadas significativamente pela densidade do solo (BD) e a distância da borda. Além disso, a distância da borda e o pH do solo diminuíram as taxas de recrutamento, enquanto o nitrogênio (N) afetou mortalidade, e a BD influenciou o crescimento, com efeitos insignificantes (Figura 8).

**Figura 8 – Os tamanhos médios de efeito padronizados das variáveis preditoras das taxas de área basal entre os três regimes de perturbação. Análises separadas foram conduzidas para taxas de recrutamento (a), mortalidade (b) e crescimento (c)**



MOS, matéria orgânica do solo; N, nitrogênio disponível; DB, densidade do solo; pH do solo; meanelev, elevação média; slope; declive médio e TST; temperatura superficial do solo, Distance; Distância da borda. As barras com asterisco (\*) significam efeitos significativos, enquanto barras sem asterisco (\*) significam efeitos insignificantes.

## 1.4 DISCUSSÃO

### 1.4.1 Índice de diversidade e riqueza

Neste estudo, observamos alterações marcantes na estrutura da vegetação, enquanto identificamos poucas mudanças na composição de espécies ao longo de um gradiente de perturbação. Notavelmente, constatamos que a floresta tardia exibiu maior riqueza e diversidade de espécies em comparação com os outros tipos de florestas, resultando em baixa similaridade florística entre elas.

A floresta tardia apresentou maior índice de diversidade e riqueza (Figura 2). Estudos indicam que áreas florestais mais antigas exibem maior biodiversidade (Bu *et al.*, 2014), devido à presença de uma variedade mais ampla de nichos que podem ser ocupados por diferentes espécies. Esses nichos englobam desde espécies adaptadas à sombra até aquelas espécies emergentes que necessitam expor a copa ao sol. Esse cenário destaca a relevância dos fragmentos florestais conservados e antigos para a preservação e promoção da diversidade, desempenhando um papel fundamental na oferta de serviços ecossistêmicos, conforme já observado na Mata Atlântica (Capellesso *et al.*, 2020; Matos *et al.*, 2020).

Adicionalmente, esses fragmentos florestais mais conservados atuam como fontes de propágulos essenciais para preservar a diversidade em fragmentos menores, onde se observa uma redução no tamanho das populações e o risco de extinção de espécies (Magnago *et al.*, 2015a, Magnago *et al.*, 2015b). Essa contribuição estende-se também a áreas em processo de regeneração. Essa dinâmica pode ser explicada pelo fato de que as espécies raras geralmente se tornam mais abundantes em fragmentos mais antigos, dado que são mais sensíveis às variações nas condições ambientais (Magnago *et al.*, 2015a; Magnago *et al.*, 2015b). Como exemplo, algumas espécies que possuem tolerância à sombra podem não conseguir sobreviver ou germinar em ambientes com alta irradiação solar. Essa situação é comum em fragmentos secundários, nos quais a maior parte do habitat está sujeita às influências de borda, ou em áreas nos estágios iniciais de regeneração (Magnago *et al.*, 2015a, Magnago *et al.*, 2015b; Villa *et al.*, 2018).

O contrário foi observado na floresta secundária com menores valores nos índices de Shannon, Pielou e Riqueza (Figura 2). Em áreas fortemente perturbadas também podem apresentar uma acumulação de espécies em taxas mais baixas ou

ser dominada por aquelas altamente adaptadas a perturbações frequentes, o que, por vezes, resulta em trajetórias sucessionais alternativas (Jakovac *et al.*, 2016). No entanto, em florestas tropicais sujeitas a perturbações em grande escala e/ou de alta intensidade, a recuperação da composição florística pode demandar séculos (Jakovac *et al.*, 2015). Isso sugere a necessidade de abordar perturbações de pequena escala e baixa intensidade de maneira distinta, devido à recuperação relativamente rápida desses atributos.

O NMDS revelou diferenças na composição da comunidade arbórea entre os três tipos de florestas (SF, DF e LF). Essas discrepâncias podem ser atribuídas a diversos fatores, como variações ambientais, histórico de perturbações e dinâmicas específicas de cada ecossistema. Esse fenômeno é previsível em ambientes de florestas tropicais, dado que essas se distribuem ao longo de uma ampla variedade de gradientes edáficos, levando a variações substanciais na estrutura e composição das espécies em escalas espaciais reduzidas (Russo *et al.*, 2007; Jucker *et al.*, 2018). A diferença mais proeminente na composição florística entre os conjuntos estudados foi a inexistência de *Aspidosperma polyneuron* e *Holocalyx balansae* na comunidade arbórea dos conjuntos de povoamentos secundários.

A floresta tardia revelou maior riqueza de espécies, contrastando com a menor riqueza observada na floresta secundária (Figura 3b). Essa tendência já foi identificada em estudos anteriores realizados na Mata Atlântica (Capellesso *et al.*, 2020; Matos *et al.*, 2020; César *et al.*, 2021). A diversidade de espécies demonstra uma tendência de aumento ao longo do tempo, refletindo o padrão observado em muitas florestas tropicais (Sansevero *et al.*, 2017). Embora o acréscimo no número de espécies apresente uma tendência a desacelerar entre 50 e 80 anos após o processo de regeneração (Rozendaal *et al.*, 2019, Dalmaso *et al.*, 2020), em nossa pesquisa a curva de acumulação de espécies continuou ascendendo.

A composição de espécies pode manter-se distintiva em florestas secundárias ao longo de séculos ou, em alguns casos, nunca equivaler à de uma floresta madura (Chazdon, 2008). Essas taxas de recuperação florestal são largamente influenciadas pelas características do solo e pelas condições climáticas (Rozendaal *et al.*, 2019). No entanto, em ambientes com paisagens modificadas pela ação humana, o impacto da gestão prévia pode reduzir a velocidade de recuperação e influenciar as trajetórias sucessionais, uma vez que perturbações passadas podem alterar as condições ambientais locais (Jakovac *et al.*, 2015; Villa *et al.*, 2018). Por exemplo, a

intensificação e degradação do uso da terra são induzidas ao aumentar a frequência dos ciclos de uso da terra, como exploração madeireira, cultivo itinerante e plantação, e ao reduzir o período de pousio na mesma área florestal (Jakovac *et al.*, 2017; Villa *et al.*, 2018). Esse processo resulta na expansão das fronteiras agrícolas em escala local, diminuindo, assim, a resiliência florestal (Jakovac *et al.*, 2015). Além disso, fatores como a configuração da paisagem (por exemplo, tamanho das manchas e isolamento) podem limitar a dispersão de espécies devido à distância das florestas antigas e à dissimilaridade da matriz, retardando assim a recuperação florestal (MATOS *et al.*, 2020).

#### 1.4.2 Mudanças nas comunidades arbóreas

As mudanças na altura, diâmetro e área basal em florestas secundárias (Figura 4) é resultado de um processo dinâmico conhecido como sucessão ecológica (Aryal *et al.*, 2014, Rozendaal *et al.*, 2017). A sucessão ecológica é a transição gradual e previsível da composição e estrutura de uma comunidade biológica ao longo do tempo. No contexto das florestas secundárias, esse fenômeno ocorre após perturbações naturais ou atividades humanas que causam a remoção parcial ou total da vegetação original, como desmatamento, incêndios ou agricultura abandonada (Jakovac *et al.*, 2016).

Inicialmente, a sucessão em uma floresta secundária é caracterizada pela colonização do terreno por espécies pioneiras, que geralmente se estabelecem rapidamente nas áreas abertas (Villa *et al.*, 2018). À medida que essas plantas pioneiras criam condições mais favoráveis, como sombra e acumulação de matéria orgânica, outras espécies arbóreas começam a colonizar o local. Essas árvores iniciais geralmente são de crescimento rápido e contribuem para o aumento da altura média da floresta. Conforme a sucessão continua, ocorre uma competição intensa entre as diferentes espécies arbóreas pelo acesso a recursos como luz, água e nutrientes do solo (Jakovac *et al.*, 2016; Mangueira *et al.*, 2021). As árvores mais adaptadas e competitivas crescem em altura e diâmetro, contribuindo para o aumento da área basal da floresta secundária (Van Breugel *et al.*, 2019).

Em florestas tardias, a estabilidade dos atributos como diâmetro, altura e área basal é resultado de complexas interações entre fatores ambientais, bióticos e históricos (Acker *et al.*, 2015). No que diz respeito ao diâmetro das árvores, observa-

se frequentemente uma uniformização ao longo do tempo (Seiwa *et al.*, 2023). Isso ocorre devido à eliminação natural das árvores menos adaptadas, resultando em uma população mais homogênea (Lohbeck *et al.*, 2013). A altura das árvores, por sua vez, atinge um patamar em florestas tardias, uma vez que as árvores maduras alcançam sua altura máxima. No entanto, eventos como quedas de árvores, mudanças climáticas e perturbações naturais podem afetar a estabilidade dessa característica.

A competição por luz solar entre as árvores também desempenha um papel na determinação da altura (Dalmaso *et al.*, 2020). Quanto à área basal, que representa a seção transversal do tronco de uma árvore, ela tende a estabilizar em florestas maduras (Yuan *et al.*, 2021). As árvores maduras mantêm uma área basal relativamente constante, a menos que eventos como incêndios causem danos significativos (Seiwa *et al.*, 2023). Mudanças na área basal podem ocorrer devido a processos naturais de regeneração, como o estabelecimento de novas árvores e o recrutamento de espécies tolerantes à sombra, que são mais comuns em estágios de sucessão tardia (Rozendaal *et al.*, 2019, Villa *et al.*, 2021).

A estabilidade desses atributos está intrinsecamente ligada à dinâmica natural das florestas tardias. Fatores como a presença de espécies dominantes, disponibilidade de recursos, ocorrência de distúrbios e o ciclo de vida das árvores desempenham papéis fundamentais na determinação da estabilidade desses atributos ao longo do tempo. Essa compreensão requer uma abordagem integrada que considere tanto os processos ecológicos quanto os eventos históricos que moldaram a floresta. Em resumo, a estabilidade dos atributos em florestas tardias é um reflexo da complexidade e da adaptação contínua desses ecossistemas maduros ao longo do tempo.

Quanto à floresta perturbada, foram registradas poucas alterações nos atributos florestais ao longo do período de cinco anos (Figura 4). A manutenção de uma área basal e diâmetro inferior significativos nos fragmentos florestais explorados pode indicar que as aberturas na copa ainda não foram completamente preenchidas, mesmo por espécies arbóreas em estágios iniciais de sucessão. O impacto da exploração madeireira seletiva na estrutura da copa vai além da remoção das grandes árvores, resultando em danos às árvores circundantes (Milodowski *et al.*, 2021). Dessa maneira, formas de vida nativas não arbóreas, principalmente lianas, têm a capacidade de se estabelecer nessas aberturas e inibir a regeneração natural de espécies arbóreas através de sombreamento (Liebsch *et al.*, 2021), resultando em

uma diminuição na área basal em florestas exploradas. Em Florestas Atlânticas sazonais, é conhecido que fragmentos que passaram historicamente por diversas perturbações de origem humana, incluindo exploração madeireira seletiva, enfrentam o aumento da proliferação de espécies de lianas nativas (César *et al.*, 2017).

#### 1.4.3 Dinâmica vegetal de florestas tropicais após diferentes perturbações

Identificamos que o impacto de atividades antropogênicas na dinâmica da floresta permanece evidente mesmo décadas após a ocorrência de perturbações. Fragmentos que foram previamente submetidos à mudança de uso do solo, como desmatamento, pecuária e agricultura, apresentaram taxas relativas de recrutamento e crescimento mais elevadas em comparação com fragmentos sujeitos a um uso menos intensivo da terra. Após o uso intensivo da terra, a sucessão é iniciada por espécies arbóreas de rápido crescimento e que demandam alta luminosidade (Jakovac *et al.*, 2016; Mangueira *et al.*, 2021), que podem dominar o povoamento florestal ao longo de várias décadas. Em nossa pesquisa, os fragmentos de floresta secundária ainda são predominantemente ocupados por espécies de rápido crescimento, como *Machaerium scleroxylon* e *Nectandra megapotamica*, enquanto que as áreas de floresta tardia, com um histórico menos intensivo de uso do solo, são caracterizadas por espécies mais tolerantes à sombra, como *Aspidosperma polyneuron* e *Holocalyx balansae*. O fato de que, mesmo após mais de três décadas desde a ocorrência da perturbação, os fragmentos ainda apresentam diferenças em sua dinâmica destaca a importância de uma quantificação mais precisa do histórico de uso da terra em estudos de sucessão florestal. Portanto, é essencial caracterizar a intensidade, frequência e duração dos usos anteriores da terra para uma compreensão mais aprofundada do impacto do histórico de uso da terra nas florestas.

Os padrões de rotatividade de espécies apresentaram variações ao longo do gradiente de perturbação, sendo observadas taxas mais elevadas de substituição de espécies na floresta secundária (Figura 5c). Nas fases iniciais desse processo, as comunidades são dominadas por populações de espécies de vida curta (Chazdon, 2008), cujos indivíduos são continuamente renovados, resultando em uma alta taxa de renovação de espécies. À medida que o processo sucessional avança, a renovação de espécies ocorre em uma taxa mais moderada, e novas espécies são gradualmente incorporadas à comunidade. Portanto, a substituição de indivíduos

redistribuí as abundâncias entre as espécies, contribuindo para o acúmulo de espécies e, por conseguinte, para o aumento da diversidade na comunidade (Norden *et al.*, 2012).

Identificamos que o recrutamento relativo (Figura 5a) e o crescimento (Figura 5b) da área basal apresentaram redução conforme o grau de perturbação diminuiu. Esse fenômeno decorre do avanço da sucessão, à medida que os níveis de luminosidade diminuem e a competição por recursos, como luz, água e nutrientes, intensifica-se (Teixeira *et al.*, 2020). A diminuição na disponibilidade de luz resulta em taxas mais baixas de recrutamento para espécies exigentes em luz (Vibrans *et al.*, 2022) e em taxas de crescimento mais lentas para árvores estabelecidas. As taxas médias anuais estimadas de mortalidade natural que identificamos ( $2,0\% \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ) estão geralmente em conformidade com as expectativas para florestas (sub)tropicais (Dalmaso *et al.*, 2020). Diversos distúrbios naturais podem ter contribuído para as taxas de mortalidade observadas em algumas parcelas. Secas severas foram apontadas como um dos principais fatores causadores de mortalidade de árvores na Mata Atlântica tropical (Rocha *et al.*, 2020).

Observa-se nitidamente mudanças significativas na floresta secundária tanto no crescimento e recrutamento da área basal (Figura 5a-b). A dinâmica de sucessão e recuperação de florestas secundárias tem sido um tema central de discussão na ecologia da restauração (Huang *et al.*, 2015). A perturbação pode criar oportunidades para algumas espécies de árvores em florestas tropicais, que se caracterizam por uma diversidade extremamente elevada e composições de espécies complexas (Derroire *et al.*, 2016). Distintos regimes de perturbação exercem efeitos diversos nas comunidades florestais e o histórico de uso da terra pode ter impactos significativos na recuperação da comunidade florestal. Por exemplo, perturbações de grande escala, como a agricultura itinerante, podem resultar em uma intensa filtragem abiótica na comunidade secundária, resultando em comunidades dominadas por espécies adaptadas a perturbações, com interações reduzidas entre organismos (Holmes; Matlack, 2017).

Em contraste, florestas sujeitas ao corte raso frequentemente preservam propágulos das plantas e bancos de sementes no solo, o que resulta em impactos menores nas condições do povoamento. Em regiões tropicais, as florestas secundárias têm a capacidade de se regenerar rapidamente após o desmatamento (Ding *et al.*, 2017), especialmente em relação à estrutura e riqueza da comunidade

(Osazuwapeters *et al.*, 2015). A compreensão dos pontos de inflexão entre diferentes regimes de perturbação é essencial para antecipar a recuperação da comunidade florestal e estabelecer limites e diretrizes para uma agricultura sustentável.

#### 1.4.4 Determinantes ambientais da dinâmica em florestas perturbadas

Identificamos que tanto fatores bióticos quanto abióticos desempenham um papel crucial na influência sobre a distribuição, crescimento, recrutamento e mortalidade das árvores, incluindo propriedades físicas do solo (Ford; Hillerislammers, 2020), propriedades químicas (Hjelm; Rytter, 2016) e fatores ambientais (Cequinel *et al.*, 2018). Notamos que a densidade aparente (BD) e o pH do solo exerceram influência no crescimento e na mortalidade do caule. A densidade aparente demonstra uma influência significativa na mortalidade do caule (Quesada *et al.*, 2012), dificultando a absorção de água e nutrientes em solos altamente compactados. Em contrapartida, em solos com baixa densidade, a coesão entre as raízes das plantas e o solo pode ser reduzida, limitando a absorção de nutrientes. Consequentemente, tanto o crescimento quanto o recrutamento do caule e a área basal podem ser reduzidos em solos com densidade aparente muito alta ou muito baixa, quando comparados com solos que possuem densidade aparente ideal. Além disso, observamos que o pH do solo afetou significativamente a mortalidade da área basal, exercendo um impacto negativo no crescimento em área basal.

Adicionalmente, a Matéria Orgânica do Solo (MOS) apresentou uma relação positiva com o recrutamento relativo, crescimento (Fig. 4 D) e as taxas de mortalidade da área basal (Figura 6 C). Em solos férteis, as florestas tendem a exibir elevadas taxas de rotatividade no povoamento, promovendo tanto o recrutamento quanto a mortalidade de árvores (Quesada *et al.*, 2012). Os cátions desempenham um papel crucial em diversos processos químicos e fisiológicos, como a fotossíntese e o armazenamento de energia, o que pode influenciar o crescimento das mudas e, por conseguinte, o recrutamento (Lucas *et al.*, 2011). Evidenciamos um crescimento mais robusto em áreas com maior teor de matéria orgânica no solo, sendo a matéria orgânica um indicador significativo da qualidade do solo (Teixeira *et al.*, 2020) e propiciando taxas elevadas de crescimento.

Vários estudos destacaram a importância das propriedades químicas do solo na distribuição e sucessão de espécies arbóreas; entretanto, é crucial salientar que

as características do solo variam de acordo com os atributos do fragmento, como a idade de abandono, topografia e histórico de uso da terra (Teixeira *et al.*, 2020, Villa *et al.*, 2021). A intensidade da atividade humana no uso da terra exerce uma influência significativa na composição funcional das árvores, alterando a disponibilidade de nutrientes no solo (Bauters *et al.*, 2021). Indicadores como a Matéria Orgânica do Solo (MOS) e o conteúdo de nitrogênio (N) podem ser empregados para avaliar aspectos físicos e químicos que refletem a sustentabilidade do uso da terra (Jakovac *et al.*, 2016). Essas transformações têm potencial para afetar a recuperação de longo prazo e os processos dinâmicos de florestas submetidas a diferentes tipos de perturbações.

A influência da altitude como a única variável da paisagem na composição florística é atribuída à variabilidade existente, mesmo em escalas locais (Jucker *et al.*, 2018; Rodrigues *et al.*, 2019). Os gradientes de elevação desempenham um papel crucial na configuração dos padrões de diversidade (Rodrigues *et al.*, 2019), resultando da redução da temperatura, aumento da precipitação, radiação solar e cobertura de nuvens com o aumento da altitude. Isso influencia as características das condições edáficas e microclimáticas (Ali *et al.*, 2019). As alterações decorrentes do aumento da altitude criam diversos nichos que caracterizam a vegetação (Brown *et al.*, 2013; Jucker *et al.*, 2018).

Constatamos que a distância da borda afetou negativamente a mortalidade de caule e a perda de área basal das árvores. Isso ocorre porque as parcelas que estão localizadas mais próximas da borda do fragmento são geralmente mais vulneráveis a perturbações, como danos causados pelo vento (Silvério *et al.*, 2019), infestação de cipós (Campbell *et al.*, 2018) e fogo (Guedes *et al.*, 2020). Este resultado pode ser explicado porque a maioria das parcelas próximas à borda são fragmentos antigos (isto é, alto BA total) sujeitos a uso menos intenso da terra (isto é, exploração madeireira seletiva). É possível que as bordas florestais desses fragmentos já estejam seladas por florestas secundárias em regeneração (Nascimento *et al.*, 2006), aumentando nesta forma o efeito negativo das bordas na taxa de mortalidade). Outros estudos descobriram que os efeitos negativos de borda penetram no interior da floresta até 300 m (Chaplin-Kramer *et al.*, 2015). Portanto, nossos resultados sugerem que o efeito da borda da floresta na mortalidade também depende de outras características do fragmento, como, por exemplo, tamanho da floresta, histórico de uso da terra, idade desde o abandono (D'albertas *et al.*, 2018), que precisam ser levadas em consideração nos estudos de fragmentação.

Embora seja desafiador determinar a relação causal entre as condições do solo, fatores ambientais e as mudanças observadas na floresta secundária neste estudo, nossos resultados fornecem contribuições significativas para orientar investigações futuras sobre a complexa interação entre o solo e a vegetação em florestas após perturbações.

## 1.5 CONCLUSÕES

Os resultados apontam para uma notável heterogeneidade entre os diferentes tipos de fragmentos, exemplificada pelas distintas respostas observadas na floresta secundária, floresta perturbada e floresta tardia. A floresta secundária revelou mudanças na sua dinâmica, evidenciada por maiores taxas de recrutamento e crescimento de caule ao longo do tempo, sugerindo uma resiliência robusta e uma capacidade adaptativa em face de mudanças ambientais e antrópicas. Por outro lado, a floresta tardia, embora tenha apresentado estabilidade em alguns parâmetros, experimentou desafios significativos, manifestados por taxas superiores de mortalidade de caule e perda de área basal.

Nossos resultados apontam para a necessidade de estratégias de conservação e manejo que levem em conta não apenas as características específicas de cada fragmento, mas também as influências ambientais que moldam suas dinâmicas. A compreensão da heterogeneidade e das tendências temporais nos fragmentos florestais da Mata Atlântica é crucial para o desenvolvimento de abordagens eficazes que visem promover a resiliência, a sustentabilidade e a preservação da rica biodiversidade desses ecossistemas vitais. Ao abordar as diferentes facetas dos processos demográficos e estruturais, esta pesquisa contribui para uma base mais sólida no desenvolvimento de estratégias de conservação adaptadas a cada contexto específico na Mata Atlântica.

## REFERÊNCIAS

- ACKER, S. A. *et al.* Recent Tree Mortality and Recruitment in Mature and Old-Growth Forests in Western Washington. **Forest ecology and management**, v. 336, p. 109–118, 2015.
- ALI, A. *et al.* Stand Structural Diversity Rather than Species Diversity Enhances Aboveground Carbon Storage in Secondary Subtropical Forests in Eastern China. **Biogeosciences**, v. 13, n. 16, p. 4627–4635, 2016.
- ALVARES, C. A. *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. *et al.* Multiple Successional Pathways in Human-Modified Tropical Landscapes: New Insights from Forest Succession, Forest Fragmentation and Landscape Ecology Research: Multiple Successional Pathways. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 92, n. 1, p. 326–340, 2017.
- ARYAL, D. R. *et al.* Carbon Stocks and Changes in Tropical Secondary Forests of Southern Mexico. **Agriculture, ecosystems & environment**, v. 195, p. 220–230, 2014.
- BARLOW, J. *et al.* Anthropogenic Disturbance in Tropical Forests Can Double Biodiversity Loss from Deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144–147, 2016.
- BAUTERS, M. *et al.* Soil Nutrient Depletion and Tree Functional Composition Shift Following Repeated Clearing in Secondary Forests of the Congo Basin. **Ecosystems (New York, N.Y.)**, v. 24, n. 6, p. 1422–1435, 2021.
- BREUGEL, M. *et al.* Soil Nutrients and Dispersal Limitation Shape Compositional Variation in Secondary Tropical Forests across Multiple Scales. **The Journal of ecology**, v. 107, n. 2, p. 566–581, 2019.
- BROWN, C. *et al.* **Proceedings. Biological sciences**, v. 280, n. 1764, p. 20130502, 2013.
- BROWER, J. E.; ZAR, J. H. **Field and laboratory methods for general ecology**. Boston: WCB McGraw-Hill, 1998.
- BU, W.; ZANG, R.; DING, Y. Field Observed Relationships between Biodiversity and Ecosystem Functioning during Secondary Succession in a Tropical Lowland Rainforest. **Acta oecologica (Montrouge, France)**, v. 55, p. 1–7, 2014.
- BUENO, M. L. *et al.* The Environmental Triangle of the Cerrado Domain: Ecological Factors Driving Shifts in Tree Species Composition between Forests and Savannas. **The Journal of ecology**, v. 106, n. 5, p. 2109–2120, 2018.

CAMPBELL, M. J. *et al.* Edge Disturbance Drives Liana Abundance Increase and Alteration of Liana-Host Tree Interactions in Tropical Forest Fragments. **Ecology and evolution**, v. 8, n. 8, p. 4237–4251, 2018.

CAPELLESSO, E. S.; CEQUINEL, A.; MARQUES, R.; MARQUES, M. C. M. Temporal and Environmental Correlates of Carbon Stocks in a Regenerating Tropical Forest. **Applied vegetation science**, v. 23, n. 3, p. 353–362, 2020.

CEQUINEL, A.; CAPELLESSO, E. S.; MARCILIO-SILVA, V.; CARDOSO, F. C. G.; MARQUES, M. C. M. Determinism in Tree Turnover during the Succession of a Tropical Forest. **Perspectives in plant ecology, evolution and systematics**, v. 34, p. 120–128, 2018.

CÉSAR, R. G. *et al.* It Is Not Just about Time: Agricultural Practices and Surrounding Forest Cover Affect Secondary Forest Recovery in Agricultural Landscapes. **Biotropica**, v. 53, n. 2, p. 496–508, 2021.

CÉSAR, R. G.; ROTHER, D. C.; BRANCALION, P. H. S. Early Response of Tree Seed Arrival after Liana Cutting in a Disturbed Tropical Forest. **Tropical conservation science**, v. 10, p. 194008291772358, 2017.

CHAO, A.; GOTELLI, N. J.; HSIEH, T. C.; SANDER, E. L.; MA, K. H.; COLWELL, R. K.; ELLISON, A. M. Rarefaction and Extrapolation with Hill Numbers: A Framework for Sampling and Estimation in Species Diversity Studies. **Ecological monographs**, v. 84, n. 1, p. 45–67, 2014.

CHAPLIN-KRAMER, R. *et al.* Degradation in Carbon Stocks near Tropical Forest Edges. **Nature communications**, v. 6, n. 1, p. 10158, 2015.

CHRISTIAN VIBRANS, A. *et al.* Unprecedented Large-Area Turnover Estimates for the Subtropical Brazilian Atlantic Forest Based on Systematically-Gathered Data. **Forest ecology and management**, v. 505, n. 119902, p. 119902, 2022.

CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. **Tropical forest community ecology**, v. 1, p. 384-408, 2008.

CIRNE-SILVA, T. M. *et al.* Environmental heterogeneity caused by anthropogenic disturbance drives forest structure and dynamics in Brazilian Atlantic forest. **Journal of tropical forest science**, v. 32, n. 2, p. 125–135, 2020.

CLARK, D. B.; CLARK, D. A.; OBERBAUER, S. F.; KELLNER, J. R. Multidecadal Stability in Tropical Rain Forest Structure and Dynamics across an Old-Growth Landscape. **PloS one**, v. 12, n. 10, p. e0183819, 2017.

COLWELL, R. K.; CHAO, A.; GOTELLI, N. J.; LIN, S.-Y.; MAO, C. X.; CHAZDON, R. L.; LONGINO, J. T. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. **Journal of plant ecology**, v. 5, n. 1, p. 3–21, 2012.

CONDIT, R.; ASHTON, P. S.; MANOKARAN, N.; LAFRANKIE, J. V.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Dynamics of the Forest Communities at Pasoh and Barro Colorado: Comparing Two 50-Ha Plots. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 354, n. 1391, p. 1739–1748, 1999.

ČUGUNOV, M.; TUUTTILA, E.-S.; SARA-AHO, I.; PEKKOLA, L.; KOUKI, J. Recovery of boreal forest soil and tree stand characteristics a century after intensive slash-and-burn cultivation. **Silva Fennica**, v. 51, n. 5, 2017.

D'ALBERTAS, F. *et al.* Lack of Evidence of Edge Age and Additive Edge Effects on Carbon Stocks in a Tropical Forest. **Forest ecology and management**, v. 407, p. 57–65, 2018.

DALMASO, C. A.; MARQUES, M. C. M.; HIGUCHI, P.; ZWIENER, V. P.; MARQUES, R. Spatial and Temporal Structure of Diversity and Demographic Dynamics along a Successional Gradient of Tropical Forests in Southern Brazil. **Ecology and evolution**, v. 10, n. 7, p. 3164–3177, 2020.

DE CARVALHO, A. L.; D'OLIVEIRA, M. V. N.; PUTZ, F. E.; DE OLIVEIRA, L. C. Natural Regeneration of Trees in Selectively Logged Forest in Western Amazonia. **Forest ecology and management**, v. 392, p. 36–44, 2017.

DE MARZO, T.; PRATZER, M.; BAUMANN, M.; GASPARRI, N. I.; PÖTZSCHNER, F.; KUEMMERLE, T. Linking Disturbance History to Current Forest Structure to Assess the Impact of Disturbances in Tropical Dry Forests. **Forest ecology and management**, v. 539, n. 120989, p. 120989, 2023.

DERROIRE, G. *et al.* Resilience of tropical dry forests—a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. **Oikos**, v. 125, n. 10, p. 1386–1397, 2016.

DE SOUZA, C. R. *et al.* Tropical Forests Structure and Diversity: A Comparison of Methodological Choices. **Methods in ecology and evolution**, v. 12, n. 10, p. 2017–2027, 2021. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/2041-210x.13670>.

DECOCQ, G.; BEINA, D.; JAMONEAU, A.; GOURLET-FLEURY, S.; CLOSSET-KOPP, D. Don't Miss the Forest for the Trees! Evidence for Vertical Differences in the Response of Plant Diversity to Disturbance in a Tropical Rain Forest. **Perspectives in plant ecology, evolution and systematics**, v. 16, n. 6, p. 279–287, 2014.

DEXTER, K. G.; PENNINGTON, R. T.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; BUENO, M. L.; SILVA DE MIRANDA, P. L.; NEVES, D. M. Inserting tropical dry forests into the discussion on biome transitions in the tropics. **Frontiers in ecology and evolution**, v. 6, 2018.

DIAMOND, J. M.; MAY, R. M. Species Turnover Rates on Islands: Dependence on Census Interval. **Science (New York, N.Y.)**, v. 197, n. 4300, p. 266–270, 1977.

DING, Y., ZANG, R., LU, X., HUANG, J. The impacts of selective logging and clear-cutting on woody plant diversity after 40 years of natural recovery in a tropical montane rain forest, south China. **Science of the Total Environment**, v. 579, p. 1683-1691, 2017.

DING, Y.; ZANG, R.; LETCHER, S. G.; LIU, S.; HE, F. Disturbance Regime Changes the Trait Distribution, Phylogenetic Structure and Community Assembly of Tropical Rain Forests. **Oikos (Copenhagen, Denmark)**, v. 121, n. 8, p. 1263–1270, 2012.

FAN, K.; LIU, P.; MAO, P.; YAO, J.; ZANG, R. The Turnover Dynamics of Woody Plants in a Tropical Lowland Rain Forest during Recovery Following Anthropogenic Disturbances. **Journal of environmental management**, v. 342, n. 118371, p. 118371, 2023.

**Flora do Brasil**, 2020. em construção, 2022. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 20 dezembro 2023.

FORD, K. R.; HILLERISLAMBERS, J. Soil Alters Seedling Establishment Responses to Climate. **Ecology letters**, v. 23, n. 1, p. 140–148, 2020.

FORTUNEL, C. *et al.* Topography and Neighborhood Crowding Can Interact to Shape Species Growth and Distribution in a Diverse Amazonian Forest. **Ecology**, v. 99, n. 10, p. 2272–2283, 2018.

GIOVANINI, J.; KROLL, A. J.; JONES, J. E.; ALTMAN, B.; ARNETT, E. B. Effects of Management Intervention on Post-Disturbance Community Composition: An Experimental Analysis Using Bayesian Hierarchical Models. **PloS one**, v. 8, n. 3, p. e59900, 2013.

GUEDES, B. J.; MASSI, K. G.; EVERS, C.; NIELSEN-PINCUS, M. Vulnerability of Small Forest Patches to Fire in the Paraíba Do Sul River Valley, Southeast Brazil: Implications for Restoration of the Atlantic Forest Biome. **Forest ecology and management**, v. 465, n. 118095, p. 118095, 2020.

HJELM, K.; RYTTER, L. The influence of soil conditions, with focus on soil acidity, on the establishment of poplar (*Populus* spp.). **New forests**, v. 47, n. 5, p. 731–750, 2016.

HOLMES, M. A.; MATLACK, G. R. Forest Micro-Environment Develops through Time: Changes in Physical and Structural Heterogeneity Follow Abandonment from Two Forms of Agriculture. **Forest ecology and management**, v. 404, p. 55–64, 2017.

HSIEH, T. C.; MA, K. H.; CHAO, A. iNEXT: An R Package for Rarefaction and Extrapolation of Species Diversity (Hill Numbers). **Methods in ecology and evolution**, v. 7, n. 12, p. 1451–1456, 2016.

HUANG, Y. *et al.* Changes in the Diversity of Evergreen and Deciduous Species during Natural Recovery Following Clear-Cutting in a Subtropical Evergreen-

Deciduous Broadleaved Mixed Forest of Central China. **Tropical conservation science**, v. 8, n. 4, p. 1033–1052, 2015.

HUBAU, W. *et al.* Asynchronous Carbon Sink Saturation in African and Amazonian Tropical Forests. **Nature**, v. 579, n. 7797, p. 80–87, 2020.

JAKOVAC, C.C. *et al.* Land use as a filter for species composition in Amazonian secondary forests. **Journal of vegetation science**, v. 27, n. 6, p. 1104–1116, 2016.

JACKSON, N. D.; FAHRIG, L. Habitat Amount, Not Habitat Configuration, Best Predicts Population Genetic Structure in Fragmented Landscapes. **Landscape ecology**, v. 31, n. 5, p. 951–968, 2016.

JAKOVAC, C.C.; PEÑA-CLAROS, M.; KUYPER, T.W.; BONGERS, F. Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 1, p. 67–77, 2015.

JAKOVAC, C. C.; DUTRIEUX, L. P.; SITI, L.; PEÑA-CLAROS, M.; BONGERS, F. Spatial and Temporal Dynamics of Shifting Cultivation in the Middle-Amazonas River: Expansion and Intensification. **PloS one**, v. 12, n. 7, p. e0181092, 2017.

JARA-GUERRERO, A.; GONZÁLEZ-SÁNCHEZ, D.; ESCUDERO, A.; ESPINOSA, C. I. Chronic disturbance in a tropical dry forest: Disentangling direct and indirect pathways behind the loss of plant richness. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 4, 2021.

JOLY, C. A.; METZGER, J. P.; TABARELLI, M. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: Ecological Findings and Conservation Initiatives. **The new phytologist**, v. 204, n. 3, p. 459–473, 2014.

JORGE, L. A. B.; SARTORI, M. S. Uso do solo e análise temporal da ocorrência de vegetação natural na fazenda experimental Edgardia, em Botucatu-SP. **Revista Árvore**, v. 26, n. 5, p. 585–592, 2002.

JUCKER, T. *et al.* Topography Shapes the Structure, Composition and Function of Tropical Forest Landscapes. **Ecology letters**, v. 21, n. 7, p. 989–1000, 2018.

KREYLING, J.; JENTSCH, A.; BEIERKUHNLEIN, C. Stochastic Trajectories of Succession Initiated by Extreme Climatic Events: Stochastic Succession Caused by Drought. **Ecology letters**, v. 14, n. 8, p. 758–764, 2011.

LIEBSCH, D.; VELAZCO, S. J. E.; MIKICH, S. B.; MARQUES, M. C. M.; GALVÃO, F. Effects of Selective Logging, Fragmentation, and Dominance of Bamboos on the Structure and Diversity of Araucaria Forest Fragments. **Forest ecology and management**, v. 487, n. 118961, p. 118961, 2021.

LIRA, P. K.; PORTELA, R. de C. Q.; TAMBOSI, L. R. Land-cover changes and an uncertain future: Will the Brazilian Atlantic forest lose the chance to become a hopespot? *Em: The Atlantic Forest*. Cham: Springer International Publishing, 2021. p. 233–251.

LOHBECK, M. *et al.* Successional Changes in Functional Composition Contrast for Dry and Wet Tropical Forest. **Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1211–1216, 2013.

LOTO, D.; BRAVO, S. Species Composition, Structure, and Functional Traits in Argentine Chaco Forests under Two Different Disturbance Histories. **Ecological indicators**, v. 113, n. 106232, p. 106232, 2020.

LUCAS, R. W. *et al.* Meta-Analysis of the Effects of Nitrogen Additions on Base Cations: Implications for Plants, Soils, and Streams. **Forest ecology and management**, v. 262, n. 2, p. 95–104, 2011.

MACHADO, W. S.; TELLES, T. S.; TAVARES FILHO, J. Sugarcane expansion in the Capivara River hydrographic basin (SP) between 1977 and 2010. **Semina. Ciências agrárias**, v. 36, n. 6Supl2, p. 4185, 2015.

MAGNAGO, L. F. S. *et al.* Would Protecting Tropical Forest Fragments Provide Carbon and Biodiversity Cobenefits under REDD+? **Global change biology**, v. 21, n. 9, p. 3455–3468, 2015a.

MAGNAGO, L. F. S. *et al.* Microclimatic Conditions at Forest Edges Have Significant Impacts on Vegetation Structure in Large Atlantic Forest Fragments. **Biodiversity and conservation**, v. 24, n. 9, p. 2305–2318, 2015b.

MANGUEIRA, J. R. S. A. *et al.* Plant Diversity Conservation in Highly Deforested Landscapes of the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in ecology and conservation**, v. 19, n. 1, p. 69–80, 2021.

MATOS, F. A. R. *et al.* Secondary Forest Fragments Offer Important Carbon and Biodiversity Cobenefits. **Global change biology**, v. 26, n. 2, p. 509–522, 2020.

MILODOWSKI, D. T. *et al.* The Impact of Logging on Vertical Canopy Structure across a Gradient of Tropical Forest Degradation Intensity in Borneo. **The journal of applied ecology**, v. 58, n. 8, p. 1764–1775, 2021.

NASCIMENTO, H. E. M. *et al.* Effects of the Surrounding Matrix on Tree Recruitment in Amazonian Forest Fragments. **Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology**, v. 20, n. 3, p. 853–860, 2006.

NEVES, D. M. *et al.* Dissecting a Biodiversity Hotspot: The Importance of Environmentally Marginal Habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. **Diversity & distributions**, v. 23, n. 8, p. 898–909, 2017.

NOGUEIRA, T. A. R. *et al.* Background Concentrations and Quality Reference Values for Some Potentially Toxic Elements in Soils of São Paulo State, Brazil. **Journal of environmental management**, v. 221, p. 10–19, 2018.

NORDEN, N.; LETCHER, S. G.; BOUKILI, V.; SWENSON, N. G.; CHAZDON, R. Demographic drivers of successional changes in phylogenetic structure across life-history stages in plant communities. **Ecology**, v. 93, n. sp8, p. S70–S82, 2012.

OSAZUWA-PETERS, O. L.; JIMÉNEZ, I.; OBERLE, B.; CHAPMAN, C. A.; ZANNE, A. E. Selective Logging: Do Rates of Forest Turnover in Stems, Species Composition and Functional Traits Decrease with Time since Disturbance?-A 45 Year Perspective. **Forest ecology and management**, v. 357, p. 10–21, 2015.

POMPEU, J.; DE OLIVEIRA PORTELLA, R. Genetic Viability and Habitat Suitability of the Critically Endangered Southern Muriqui (*Brachyteles Arachnoides*) in the Atlantic Forest's Fragmented Landscapes under Land Use and Climate Change Scenarios. **Climate Change Ecology**, v. 5, n. 100065, p. 100065, 2023.

PONTARA, V. *et al.* Fine-Scale Variation in Topography and Seasonality Determine Radial Growth of an Endangered Tree in Brazilian Atlantic Forest. **Plant and soil**, v. 403, n. 1–2, p. 115–128, 2016.

PYLES, M. V. *et al.* Loss of Biodiversity and Shifts in Aboveground Biomass Drivers in Tropical Rainforests with Different Disturbance Histories. **Biodiversity and conservation**, v. 27, n. 12, p. 3215–3231, 2018.

QUESADA, C. A. *et al.* **Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties.** 2012.

R CORE TEAM, 2023. **R: A Language and Environment for Statistical Computing.** R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria URL <https://www.R-project.org/>.

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.

ROCHA, S. J. S. S. *et al.* Drought Effects on Carbon Dynamics of Trees in a Secondary Atlantic Forest. **Forest ecology and management**, v. 465, n. 118097, p. 118097, 2020.

RODER, L. R. *et al.* Atlantic Rainforest Natural Regeneration in Fragmented Formations Affected by Increasing Human Disturbance. **Journal of environmental management**, v. 325, n. Pt B, p. 116521, 2023.

RODRIGUES, A. C.; VILLA, P. M.; NERI, A. V. Fine-Scale Topography Shape Richness, Community Composition, Stem and Biomass Hyperdominant Species in Brazilian Atlantic Forest. **Ecological indicators**, v. 102, p. 208–217, 2019.

ROSA, M. R. *et al.* Hidden Destruction of Older Forests Threatens Brazil's Atlantic Forest and Challenges Restoration Programs. **Science advances**, v. 7, n. 4, p. eabc4547, 2021.

ROZENDAAL, D. M. A. *et al.* Biodiversity Recovery of Neotropical Secondary Forests. **Science advances**, v. 5, n. 3, p. eaau3114, 2019.

- ROZENDAAL, D. M. A. *et al.* Demographic Drivers of Aboveground Biomass Dynamics during Secondary Succession in Neotropical Dry and Wet Forests. **Ecosystems (New York, N.Y.)**, v. 20, n. 2, p. 340–353, 2017.
- RUSSO, S. E.; BROWN, P.; TAN, S.; DAVIES, S. J. Interspecific Demographic Trade-Offs and Soil-Related Habitat Associations of Tree Species along Resource Gradients: Demographic Trade-Offs on Habitat Gradients. **The Journal of ecology**, v. 96, n. 1, p. 192–203, 2007.
- SANSEVERO, J. B. B. *et al.* Past Land-Use and Ecological Resilience in a Lowland Brazilian Atlantic Forest: Implications for Passive Restoration. **New forests**, v. 48, n. 5, p. 573–586, 2017.
- SCARANO, F. R.; CEOTTO, P. Brazilian Atlantic Forest: Impact, Vulnerability, and Adaptation to Climate Change. **Biodiversity and conservation**, v. 24, n. 9, p. 2319–2331, 2015.
- SCHRÖDER, J. M.; ÁVILA RODRÍGUEZ, L. P.; GÜNTER, S. Research Trends: Tropical Dry Forests: The Neglected Research Agenda? **Forest policy and economics**, v. 122, n. 102333, p. 102333, 2021.
- SEIWA, K.; SASAKI, T.; MASAKA, K. Important Role of a Few Large-Diameter Tree Species in Basal Area and Its Increase in an Old-Growth Deciduous Broadleaf Forest in Japan. **Trees, forests and people**, v. 13, n. 100421, p. 100421, 2023.
- SILVÉRIO, D. V. *et al.* Fire, Fragmentation, and Windstorms: A Recipe for Tropical Forest Degradation. **The Journal of ecology**, v. 107, n. 2, p. 656–667, 2019.
- SIVISACA, D. C. L. **Caracterização estrutural e de biodiversidade de árvores e aves em florestas da Cuesta de Botucatu: existe relação entre estoque de carbono e biodiversidade?**. 2020. 233 f. Tese (Doutorado em Ciência Florestal)-Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2020. Disponível em: <https://repositorio.unesp.br/server/api/core/bitstreams/5b7490bb-c562-42f7-966b-827909cf4022/content>. Acesso em: 10 dez. 2023
- SIYUM, Z. G. Tropical Dry Forest Dynamics in the Context of Climate Change: Syntheses of Drivers, Gaps, and Management Perspectives. **Ecological processes**, v. 9, n. 1, 2020.
- Soil Survey Staff, 2014. **Keys to Soil Taxonomy, twelfth ed. USDA-Natural Resources Conservation Service**, Washington.
- SOUZA, C. R. *et al.* Long-Term Ecological Trends of Small Secondary Forests of the Atlantic Forest Hotspot: A 30-Year Study Case. **Forest ecology and management**, v. 489, n. 119043, p. 119043, 2021.
- SULLIVAN, M. J. P. *et al.* Long-Term Thermal Sensitivity of Earth's Tropical Forests. **Science (New York, N.Y.)**, v. 368, n. 6493, p. 869–874, 2020.

TAUBERT, F.; FISCHER, R.; GROENEVELD, J.; LEHMANN, S.; MÜLLER, M. S.; RÖDIG, E.; WIEGAND, T.; HUTH, A. Global Patterns of Tropical Forest Fragmentation. **Nature**, v. 554, n. 7693, p. 519–522, 2018.

TEIXEIRA, H. M. *et al.* Linking Vegetation and Soil Functions during Secondary Forest Succession in the Atlantic Forest. **Forest ecology and management**, v. 457, n. 117696, p. 117696, 2020.

URIARTE, M.; MUSCARELLA, R.; ZIMMERMAN, J. K. Environmental Heterogeneity and Biotic Interactions Mediate Climate Impacts on Tropical Forest Regeneration. **Global change biology**, v. 24, n. 2, p. e692–e704, 2018.

V. H. SAFAR, N. *et al.* Landscape Openness Has Different Effects on the Structure, Diversity and Functional Composition of Brazilian Rainforests. **Forest ecology and management**, v. 520, n. 120395, p. 120395, 2022.

VAN DER SANDE, M. T. *et al.* Abiotic and Biotic Drivers of Biomass Change in a Neotropical Forest. **The Journal of ecology**, v. 105, n. 5, p. 1223–1234, 2017.

VILLA, P. M. *et al.* Intensification of Shifting Cultivation Reduces Forest Resilience in the Northern Amazon. **Forest ecology and management**, v. 430, p. 312–320, 2018.

VILLA, P. M. *et al.* Attributes of Stand-Age-Dependent Forest Determine Technosol Fertility of Atlantic Forest Re-Growing on Mining Tailings in Mariana, Brazil. **Journal of forestry research**, v. 33, n. 1, p. 103–116, 2022.

YUAN, Z. *et al.* Few Large Trees, Rather than Plant Diversity and Composition, Drive the above-Ground Biomass Stock and Dynamics of Temperate Forests in Northeast China. **Forest ecology and management**, v. 481, n. 118698, p. 118698, 2021.

YUAN, Z. *et al.* Aboveground Carbon Storage Is Driven by Functional Trait Composition and Stand Structural Attributes Rather than Biodiversity in Temperate Mixed Forests Recovering from Disturbances. **Annals of forest science**, v. 75, n. 3, 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: a journal of macroecology**, v. 27, n. 3, p. 298–309, 2018.

## CAPÍTULO 2

### ESTOQUE DE CARBONO ACIMA E ABAIXO DO SOLO NA MATA ATLÂNTICA EM DIFERENTES NÍVEIS DE PERTURBAÇÃO ANTRÓPICA<sup>1</sup>

**Resumo:** A Mata Atlântica brasileira (BAF), altamente ameaçada, enfrenta a fragmentação de sua paisagem devido a impactos ambientais. A diversidade nos fragmentos representa um desafio na identificação e medição dos recursos florestais, incluindo o estoque de carbono acima e abaixo do solo. Nosso objetivo foi avaliar o estoque de carbono acima e abaixo do solo em fragmentos de Floresta Estacional semidecídua da Mata Atlântica com diferentes históricos de perturbação humana. Utilizamos dados de 18 parcelas (3,6 ha), distribuídas ao longo do gradiente de perturbação (Floresta secundária (SF) > Floresta perturbada (DF) > Floresta tardia (LF)), e medimos todas as árvores vivas e mortas com DAP ≥ 5 cm. Além disso, foram coletadas amostras de solo em diferentes profundidades (0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 cm). Estimamos os estoques de carbono na biomassa aérea, madeira morta, biomassa radicular, solo e carbono total. A Floresta tardia destacou-se com o maior estoque de carbono nas árvores vivas e com média de  $99,0 \pm 8,6 \text{ Mg ha}^{-1}$ . No estoque de carbono do solo até um metro de profundidade, a Floresta perturbada e Floresta tardia apresentaram o maior estoque de carbono com  $182,3 \pm 28,1 \text{ Mg ha}^{-1}$  e  $176,5 \pm 19,4 \text{ Mg ha}^{-1}$ , respectivamente, enquanto o estoque de carbono total apresentou uma tendência crescente ( $p < 0.05$ ) com a diminuição do gradiente de perturbação humana (SF → DF → LF). Os fragmentos de Mata Atlântica apresentam uma notável capacidade de armazenamento de carbono, tanto acima como abaixo do solo, mas esse potencial é sensivelmente afetado pela perturbação humana. A influência negativa da perturbação humana torna evidente que os fragmentos florestais com menor grau de interferência ou ausência dela desempenham um papel significativo no armazenamento dos estoques de carbono, enquanto esse papel diminui à medida que o grau de perturbação aumenta. Os estudos de estoque de carbono em fragmentos de Mata Atlântica com diferentes graus de perturbação humana são de extrema importância, pois não apenas evidenciam a capacidade dessas florestas em mitigar as mudanças climáticas, atuando como sumidouros de carbono, mas também destacam seu papel na conservação da biodiversidade e na prestação de diversos serviços ecossistêmicos.

**Palavra-chave:** armazenamento de carbono, antropização, floresta estacional semidecidual.

#### 2.1 INTRODUÇÃO

As Florestas Tropicais são consideradas os ecossistemas terrestres mais produtivos e ricos em espécies do mundo (Ricklefs; He, 2016), contendo cerca de 60% de todas as espécies de plantas vasculares e 50% de todas as espécies da terra (FAO e PNUMA, 2020). Estas florestas cobrem cerca de 1.770 milhões de hectares, que

---

<sup>1</sup> Capítulo redigido de acordo com as normas do periódico Journal of Environmental Management

corresponde a 7% da superfície terrestre (Brandon, 2014), e fornecem valiosos serviços ecossistêmicos. Além disso, desempenham um papel importante para o bem-estar e a sobrevivência humana (Brandon, 2014) e contribuem com a mitigação de mudanças climáticas, principalmente através do armazenamento de carbono na biomassa acima e abaixo do solo (Griscom *et al.*, 2020, Mantovani *et al.*, 2024).

Estes ecossistemas são responsáveis pelo sequestro de até 30% das emissões antropogênicas de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) e armazenam pelo menos 59% dos estoques globais de carbono (Yguel *et al.*, 2019), correspondendo, aproximadamente, a 470 bilhões de toneladas de CO<sub>2</sub> (Pugh *et al.*, 2019). Apesar da sua importância no balanço global de carbono, as florestas tropicais estão desaparecendo em um ritmo acelerado (Griscom *et al.*, 2020), principalmente por modificações causadas pelo homem como a expansão urbana, agrícola, pecuária e, principalmente, o desmatamento, que causa a fragmentação florestal e perda da biodiversidade (Naidu *et al.*, 2021; Chaudhury *et al.*, 2022).

A Mata Atlântica brasileira é um ecossistema profundamente influenciado por eventos históricos recentes de perturbações (Cirne-Silva *et al.*, 2020, Dalmaso *et al.*, 2020). Dados históricos indicam que, com a chegada dos colonizadores europeus no século XVI, a Mata Atlântica começou a sofrer uma destruição substancial (Souza *et al.*, 2021). Atualmente, após uma série de ciclos econômicos que moldaram a região, apenas 12,4% de sua extensão original permanece preservada (Joly *et al.*, 2014, Ribeiro *et al.*, 2009). A vegetação desse ecossistema é classificada como: Florestas Estacionais Decíduas e Semidecíduas; Florestas Ombrófilas Densa, Aberta e Mista (Morellato; Haddad, 2000; IBGE, 2012). No entanto, a maioria dos remanescentes de Mata Atlântica ocorre na forma de fragmentos isolados, inferiores a 50 ha (Ribeiro *et al.*, 2009) e compostos por florestas secundárias em diferentes estágios sucessionais.

Os remanescentes da Mata Atlântica consistem principalmente em pequenos fragmentos florestais secundários com baixa conectividade, inseridas em paisagens dominadas por atividades agrícolas (Ribeiro *et al.*, 2011). Esses fragmentos enfrentam uma série de ameaças, incluindo os efeitos de borda e perturbações causadas pela ação antrópica, como a exploração seletiva de madeira, pecuária e o uso intensivo de agrotóxicos (Joly *et al.*, 2014, Ribeiro *et al.*, 2009). Devido à fragmentação, entre 2005 e 2014, estima-se que este bioma tenha perdido aproximadamente 69 Tg C ( $\pm 14$  Tg C), sendo equivalente a 9-24% do total anual de perda de carbono associado ao desmatamento tropical global (Pütz *et al.*, 2014).

A ação antrópica vem reduzido a diversidade da flora na Mata Atlântica (Coelho *et al.*, 2020; Ribeiro *et al.*, 2015) e aumentando a presença de espécies invasoras (Gudiel *et al.*, 2016). Essas perturbações, aliadas a diferentes padrões de uso da terra, afetam o ciclo do carbono e têm um impacto profundo nas reservas de carbono orgânico do solo destes ecossistemas (Wijesekara *et al.*, 2017). Mesmo com modificações antrópicas, é inquestionável que os remanescentes florestais desempenham um papel crucial nos serviços ecossistêmicos, como alta biodiversidade e estoque de carbono na vegetação e no solo (Spracklen; Righelato, 2014; Houghton *et al.*, 2018). No entanto, as estimativas dos estoques de carbono em florestas perturbadas frequentemente limitam-se a avaliar apenas o estoque de carbono acima do solo (Poorter *et al.*, 2016), ou o carbono superficial do solo (0-30 cm) (Liu *et al.*, 2018).

A avaliação do estoque de carbono nas camadas mais profundas do solo e o efeito e como as mudanças no uso da terra influenciam nestas concentrações ainda são pouco reportadas na literatura (Quartucci *et al.*, 2023; Montovani *et al.*, 2024). Além disso, as pesquisas raramente abrangem os diversos reservatórios, como o armazenamento de carbono na madeira morta e na camada da serapilheira, porque representam uma proporção menor de carbono total (Anderson-Teixeira *et al.*, 2016).

O conhecimento do estoque de carbono em todos os reservatórios e em camadas mais profundas do solo é essencial para fazer estimativas mais precisas e compreender como o carbono florestal total se acumula, à medida que as florestas se desenvolvem após diferentes impactos da perturbação humana (Powers; Marín-Spiotta, 2017). Nesse sentido, novos estudos são importantes para maior compreensão do estoque de carbono em fragmentos da Mata Atlântica, que enfrentaram diversos níveis de intervenção humana e assim contribuir para criação de novas iniciativas de conservação ambiental e ações de combate às mudanças climáticas (Joly *et al.*, 2014; Matos *et al.*, 2020; Silva *et al.*, 2020).

Assim, este estudo teve como objetivo avaliar o estoque de carbono acima e abaixo do solo em fragmentos/manchas de Floresta Estacional Semidecídua de Mata Atlântica com diferentes históricos de perturbação humana. Especificamente, perguntamos (i) Todos os reservatórios de carbono aumentam consistentemente com a diminuição do grau de perturbação humana? (ii) como é distribuído o carbono no solo em diferentes profundidades (0-20 cm, 20-40 cm, 40-60 cm, 60-80 cm, 80-100 cm) em áreas com históricos variados de perturbação humana? (iii) Como a

intensidade da perturbação humana afeta os estoques de carbono acima e abaixo do solo em fragmentos de Floresta Estacional semidecídua na Mata Atlântica?

Com base nas perguntas de pesquisa, foram testadas as seguintes hipóteses:

(i) os fragmentos com níveis mais elevados de atividades humanas apresentariam um estoque reduzido de carbono quando comparados com os fragmentos que sofreram menos perturbações; (II) os estoques de carbono no solo variam significativamente em diferentes profundidades, com áreas mais perturbadas exibindo uma distribuição desigual desses estoques em comparação com áreas menos perturbadas; (iii) o estoque de carbono acima do solo tem uma contribuição proporcionalmente maior em áreas menos perturbadas, enquanto áreas mais perturbadas terão uma contribuição relativamente maior de estoques de carbono no solo.

## 2.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.2.1 Características da área de estudo

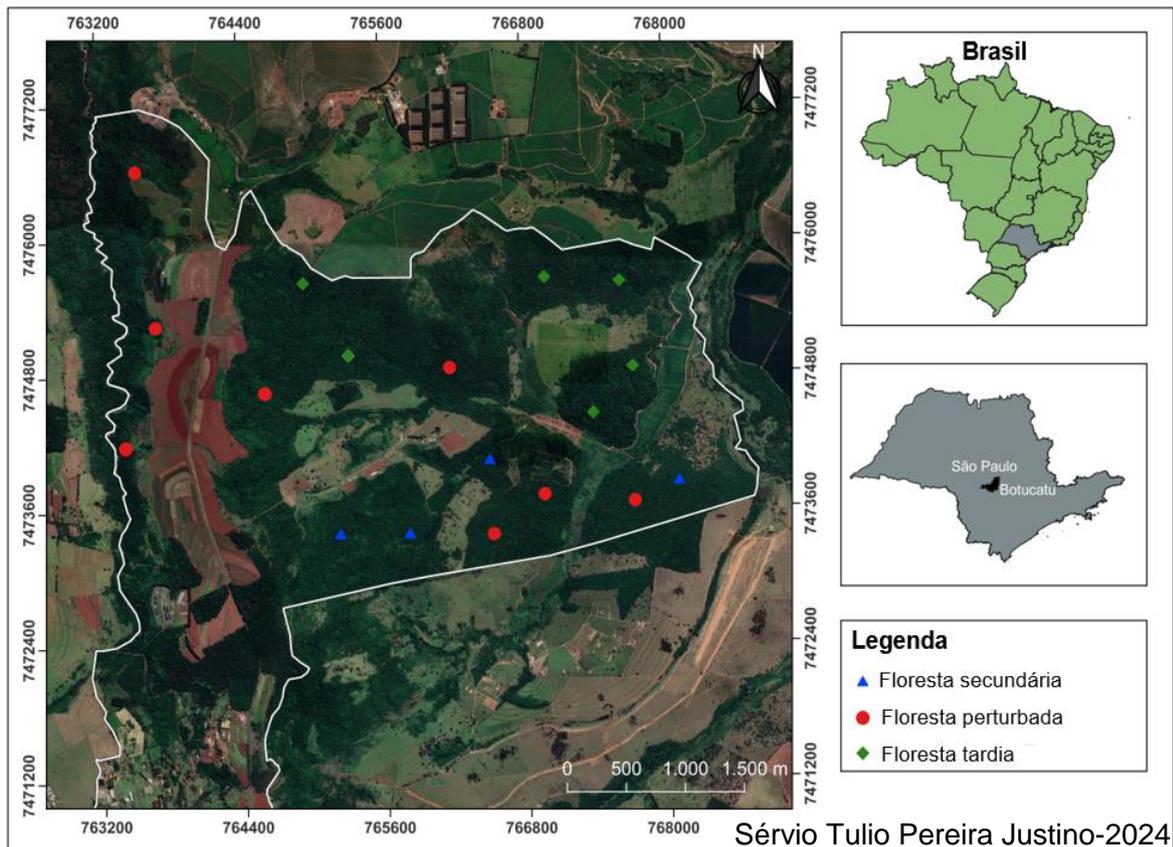
A área de estudo compreende as fazendas experimentais "Edgardia e Lageado" (EL) e estão localizadas no município de Botucatu, sudeste do Brasil, na região da Bacia do Tietê, no planalto ocidental de São Paulo, nas coordenadas 22°47'30" - 22°50'S e 48°26'15" - 48°22'30"W. O clima é classificado como subtropical quente e úmido (Cfa) de acordo com os critérios de Köppen (Alvares *et al.*, 2013), com temperatura média anual de 20,5°C. Julho registra a temperatura média mais fria, de 17,5°C, enquanto fevereiro é o mês mais quente, com média de 23°C. A precipitação média anual é de 1495 mm, concentrada principalmente entre outubro e março. A área pertence à bacia do rio Capivara, abrangendo cerca de 3.432,23 km<sup>2</sup>.

Originalmente, todas as áreas estudadas eram cobertas pela Mata Atlântica Estacional Semidecídua (Roder *et al.*, 2023). A maioria dos solos encontrados no EL pertence às Ordens de Latossolos e Argissolos (Soil Survey Staff, 2014). Esses solos apresentam horizonte mineral profundo óxico ou argílico, respectivamente, com variações na profundidade do perfil de acordo com a sua morfologia. De forma geral, esses solos são altamente lixiviados, o que os torna ácidos e com baixa fertilidade em termos de nutrientes, conforme evidenciado por Nogueira *et al.* (2018).

### 2.2.2 Delineamento experimental

Ao longo dos últimos séculos, a região das fazendas (EL) tem sido afetada por diferentes tipos de manejo tanto no passado e presente, bem como por adversidades históricas desde a época da colonização portuguesa. Esses eventos levaram à fragmentação da vegetação em áreas distintas, cada uma caracterizada por variações na fisiologia, composição da flora, espécies e associações florísticas. O estudo realizado por Jorge e Sartori (2002) classificou os fragmentos em sete formações distintas. Para esta pesquisa, foram analisados três desses fragmentos, abrangendo uma área total de 938 hectares (Figura 1).

**Figura 1– Local de estudo e distribuição das parcelas ao longo do gradiente de perturbação humana**



A seleção desses fragmentos foi baseada nas notáveis diferenças observadas no nível de perturbação humana (ver detalhes abaixo). Os três fragmentos de Mata Atlântica Brasileira (BAF) investigados, apresentados em um gradiente decrescente de perturbação humana (ou crescente de naturalidade), são os seguintes, conforme relatado por Jorge e Sartori (2002): **Floresta Secundária (SF)** foi intensamente perturbada por atividades antrópicas (Agricultura e pastagem) até cerca de 30 anos

atrás, quando foi finalmente abandonada após ser usada primariamente como pastagem. **Floresta Perturbada (DF)**: sofreu fortes impactos pela atividade humana até 30-40 anos atrás, especialmente por meio de intensa intervenção antrópica com exploração seletiva de espécies arbóreas (*Aspidosperma polyneuron*). **Floresta Tardia (LF)**: caracterizada por apresentar cobertura vegetal quase nativa com mais de 80 anos, e a perturbação humana é considerada praticamente ausente, uma vez que o fragmento está localizado em áreas de difícil acesso.

Estabelecemos dezoito parcelas permanentes de 2000 m<sup>2</sup> na dimensão de 20 x 100 m, em 2017, sendo distribuídas aleatoriamente (Delineamento inteiramente casualizado) em 4 parcelas na SF, 8 parcelas na DF e 6 parcelas na LF. Para evitar o efeito de borda, cada parcela foi colocada no mínimo 200 m da borda do fragmento.

### 2.2.3 Carbono acima do solo

#### Árvores vivas

Todas as árvores vivas dentro das parcelas com diâmetro à altura do peito (DAP, 1,3 m)  $\geq$  5 cm foram marcadas e medidas. O DAP foi medido com fita diamétrica e a altura (Ht) com um hipsômetro digital. As árvores com mais de um tronco que atenderam aos critérios de inclusão também foram medidas. A identificação das espécies foi realizada tanto no campo quanto em laboratório, comparando o material vegetal com amostras já coletadas em herbários da região. Calculamos a biomassa das árvores usando o modelo alométrico pantropical desenvolvido por Chave et al. (2014). A densidade da madeira foi obtida do banco de dados de Chave et al. (2006). O estoque de carbono foi calculado multiplicando-se o estoque de biomassa pelo fator 0.47 (IPCC, 2019). Com base na biomassa média da parcela, foi possível extrapolar a biomassa (Mg ha<sup>-1</sup>) e o estoque de carbono (Mg C ha<sup>-1</sup>) para toda a área, conforme a equação:

$$AGWB = 0,0673(D^2 * H * WD)^{0,976} \quad (1)$$

Onde *AGWB* é a biomassa acima do solo da árvore (kg), *D* é diâmetro (cm), *H* é a altura da árvore (m) e *WD* é a densidade da madeira do tronco (g/cm<sup>3</sup>).

## Serrapilheira

Dentro de cada parcela os reservatórios de serrapilheira foram amostrados em por uma moldura quadrada (50 x 50 cm) distribuída em cinco pontos aleatórios. As amostras foram secas em estufa (65 °C) até estabilização do peso. A biomassa seca (g) foi medida em balança semi-analítica. O valor foi ampliado para a área da parcela e calculada a média da parcela em cada tratamento. Em seguida, as amostras foram moídas em moinho e peneiradas em malha de 0,250 mm. Na sequência uma subamostra foi separada e foi determinado o teor de carbono (%) pelo método de combustão a seco usando um CHN analisador. Após calcular o teor de carbono (%) e biomassa, esses valores foram multiplicados para determinar o estoque de carbono ( $\text{Mg C ha}^{-1}$ ).

## Árvores mortas e madeira morta caída

Para as árvores mortas em pé, seguimos a mesma metodologia da biomassa das árvores vivas, onde foram medidos os indivíduos mortos no campo com  $\text{DAP} \geq 5$  cm. A biomassa morta foi calculada multiplicando-se o volume pela densidade da madeira, e para determinação do estoque de carbono, a biomassa morta foi multiplicada pelo teor de carbono (%), ambos considerando seu grau de decomposição, como em Vieira et al. (2011).

### 2.2.4 Estoque de carbono abaixo do solo

#### Raiz

A biomassa de raízes vivas foi obtida a partir da proporção da biomassa parte aérea-raiz. Para essa estimativa foi utilizado o coeficiente da proporção raiz-parte aérea igual a 0,285 (IPCC, 2019). O estoque de carbono foi calculado multiplicando a biomassa com o fator de conversão de 0,47 (IPCC, 2019).

#### Estoque de carbono no solo

Dentro de cada parcela foram coletadas cinco amostras compostas de solo em cinco diferentes profundidades (0-20 cm; 20-40 cm; 40-60 cm; 60-80 cm; 80-100 cm). Estas amostras foram secas ao ar, peneiradas e moídas de acordo com a metodologia descrita por Raij *et al.* (2001). Em seguida, determinou-se o teor de carbono (%) por combustão a seco usando um CHN analisador. Também coletamos amostras de solos indeformadas (anel de aço inoxidável de 25 cm<sup>3</sup>) em cada camada. As amostras foram secas em estufa a 105 °C por 72 horas, e em seguida o peso seco foi determinado e calculada a densidade aparente. Posteriormente o estoque de carbono do solo foi calculado da seguinte forma:

$$SOC = HD * BD * SOC\% * 100 \quad (2)$$

Onde: SOC = estoque de carbono orgânico do solo, em Mg/ha; SOC% = teor de carbono do solo na camada investigada; BD = densidade aparente do solo, em g cm<sup>-3</sup>; HD = profundidade da camada, em cm.

#### 2.2.5 Análise estatística

As análises estatísticas das variáveis densidade do solo, estoque de carbono nos diferentes reservatórios (árvores vivas, madeira morta, serapilheira, solo e carbono total) foi realizada no software R (R Development Core Team, 2023). Primeiramente realizamos testes de Levene e Shapiro-Wilk para verificar e validar os requisitos da normalidade dos dados. Na sequência foi aplicada a ANOVA ( $p < 0.05$ ), e quando significativa, foi usado o teste post-hoc de Tukey com  $p < 0,05$ . No estudo, o SOC, e o BD na camada de 0–100 cm do solo foram a média das cinco camadas do solo (0–20, 20–40 e 40–60, 60-80, 80-100 cm). O estoque de carbono total foi a soma do estoque de solo das cinco camadas do solo (0–20, 20–40 e 40–60, 60-80, 80-100 cm). ANOVA unidirecional foi utilizada para analisar as médias das mesmas camadas de solo nas diferentes áreas. As diferenças foram avaliadas ao nível de significância de 0,05. Quando observada significância no nível  $P < 0,05$ , utilizou-se o teste post hoc de Tukey para realizar as comparações múltiplas. O Carbono Orgânico do Solo foi transformado em logaritmo para se ajustar às premissas da ANOVA.

Para avaliar como os diferentes tipos de índices de diversidade, variáveis estruturais, propriedade física do solo e o estoque de carbono (diferentes

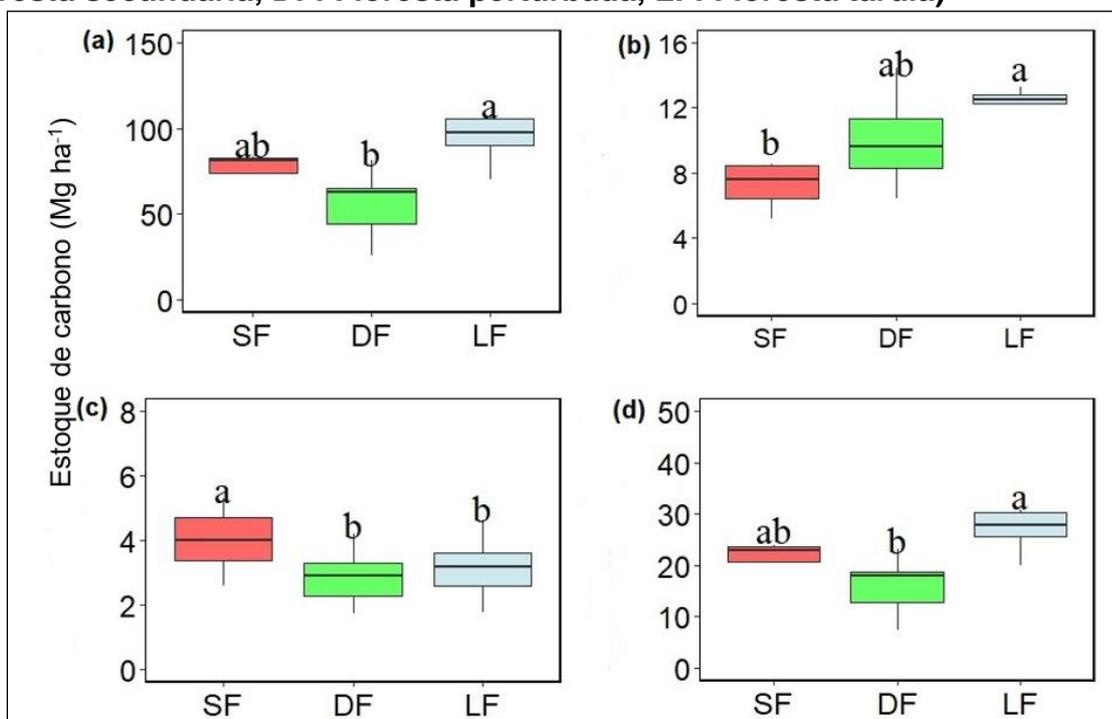
reservatórios) foram organizados de acordo com o tipo de floresta (LF, SF, DF), foi aplicada uma análise de componentes principais (PCA) utilizando o pacote R "FactoMineR" (Husson *et al.*, 2017).

## 2.3 RESULTADOS

### 2.3.1 Estoque de carbono acima do solo

Os estoques de carbono nas árvores vivas na Floresta estacional semidecidual de Mata Atlântica são, em média, de  $74,5 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 6,0$  em todos os tipos de floresta investigadas. A floresta tardia destacou-se com o maior estoque de carbono nas árvores vivas e madeira morta, com médias de  $99,0 \pm 8,6 \text{ Mg ha}^{-1}$  e  $4,6 \pm 0,5 \text{ Mg ha}^{-1}$  respectivamente, enquanto a floresta perturbada foi inferior no estoque de carbono nas árvores vivas, com  $55,1 \pm 5,6 \text{ Mg ha}^{-1}$ . Em relação ao estoque de carbono na serapilheira, a floresta secundária foi superior com uma média de  $4,0 \pm 0,2 \text{ Mg ha}^{-1}$  diferindo-se das demais áreas. O estoque de carbono nas raízes seguiu o mesmo padrão que o estoque de carbono das árvores vivas (Figura 2).

**Figura 2 – Comparação do estoque de carbono das árvores vivas (a), árvores mortas (b), serapilheira (c) raízes (d) entre os tipos de florestas investigadas (SF: floresta secundária, DF: Floresta perturbada, LF: Floresta tardia)**



\*Médias no box-plot seguidas de mesma letra não diferem entre si no nível de 5% de significância pelo teste de Tukey HSD.

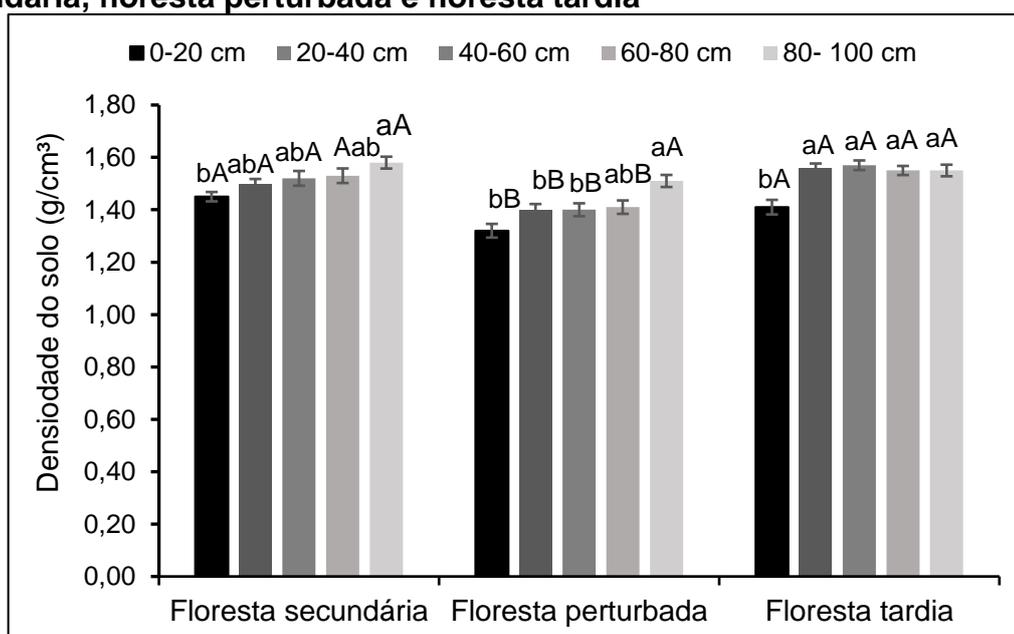
### 2.3.2 Estoque de carbono abaixo do solo

#### Densidade do solo

A densidade aparente do solo variou significativamente com a profundidade da camada e os tipos de florestas (Figura 3). Nas camadas de 0-20 cm, 20-40 cm, 40-60 cm e 60-80 cm a densidade do solo da floresta Perturbada diferiu significativamente da floresta Secundária e floresta Tardia, apresentando os menores valores, variando de  $1,32 \text{ g cm}^{-3}$  na camada de 0-20 cm a  $1,41 \text{ g cm}^{-3}$  na camada de 60-80 cm. Entretanto na camada mais profunda (80-100 cm) não foram observadas diferenças significativas na densidade do solo entre os tipos de floresta.

Na floresta secundária e na floresta perturbada a densidade do solo das camadas de 0-20 cm até 60-80 cm tiveram comportamentos diferentes. A floresta secundária apresentou maior densidade do solo na camada mais profunda (80-100 cm) ( $1,58 \text{ g cm}^{-3}$  na SF e  $1,51 \text{ g cm}^{-3}$  DF) e menores na camada de 0-20 ( $1,45 \text{ g cm}^{-3}$  e  $1,32 \text{ g cm}^{-3}$ ). Na floresta tardia a densidade do solo foi semelhante entre as camadas de 20-40 cm até 80-100 cm, mas a camada de 80-100 cm apresentou a maior média ( $1,55 \text{ g cm}^{-3}$ ), sendo diferente da camada de 0-20 cm.

**Figura 3 – Densidade aparente do solo (BD) nas camadas de 0–20, 20-40, 40-60, 60-80 e 80-100 cm do solo em diferentes formações florestais: floresta secundária, floresta perturbada e floresta tardia**

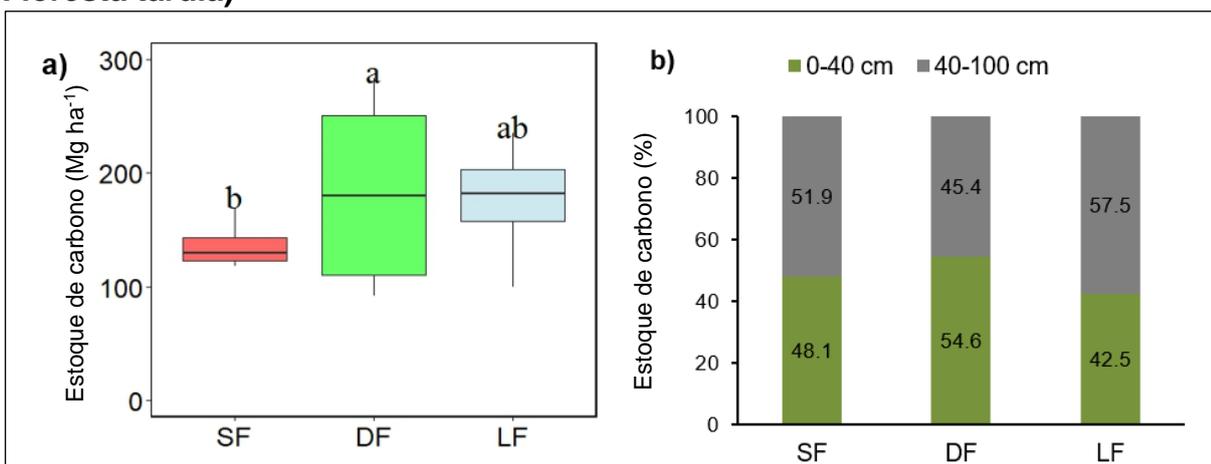


\*Diferentes letras maiúsculas representam diferenças significativas em diferentes tipos de floresta ( $P < 0,05$ ). Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas nas diferentes camadas do solo ( $P < 0,05$ ). Barras verticais representam  $\pm$  erro padrão.

## Estoque de carbono no solo

O estoque de C do solo (SOC) nos três tipos de floresta, até a profundidade de 100 cm, foi, em média, de  $170,3 \pm 13,9 \text{ Mg ha}^{-1}$ , sendo superior à média de estoque de carbono acima do solo. A floresta perturbada e floresta tardia apresentaram o maior estoque de carbono, com média de  $182,3 \pm 28,1 \text{ Mg ha}^{-1}$  e  $176,5 \pm 19,4 \text{ Mg ha}^{-1}$  respectivamente, enquanto a Mata secundária foi inferior com  $136,5 \pm 11,6 \text{ Mg ha}^{-1}$  (Figura 4a). Na floresta secundária, o carbono orgânico do solo nos primeiros 0-40 cm de profundidade representa 48,1% do total, equivalente a  $66,4 \text{ Mg ha}^{-1}$ , enquanto os restantes 51,9% ( $70,09 \text{ Mg ha}^{-1}$ ) estão localizados na camada de solo de 40-100 cm de profundidade (Figura 4b). Na floresta perturbada, 54,6% do carbono ( $106,9 \text{ Mg ha}^{-1}$ ) encontra-se nos primeiros 0-40 cm de solo, enquanto os 45,4% restantes ( $75,4 \text{ Mg ha}^{-1}$ ) estão distribuídos na camada de 40-100 cm de profundidade. Já na floresta tardia, nota-se que 42,5% do carbono ( $75,7 \text{ Mg ha}^{-1}$ ) está presente nos primeiros 0-40 cm de solo, ao passo que os 57,5% restantes ( $100,9 \text{ Mg ha}^{-1}$ ) concentram-se na camada de 40-100 cm de profundidade.

**Figura 4 – Comparação do estoque de carbono total do solo (a) e porcentagem de carbono nas profundidades de 0-40 cm e 40-100 cm (b) entre as áreas de Florestas investigadas (SF: Floresta secundária, DF: Floresta perturbada, LF: Floresta tardia)**



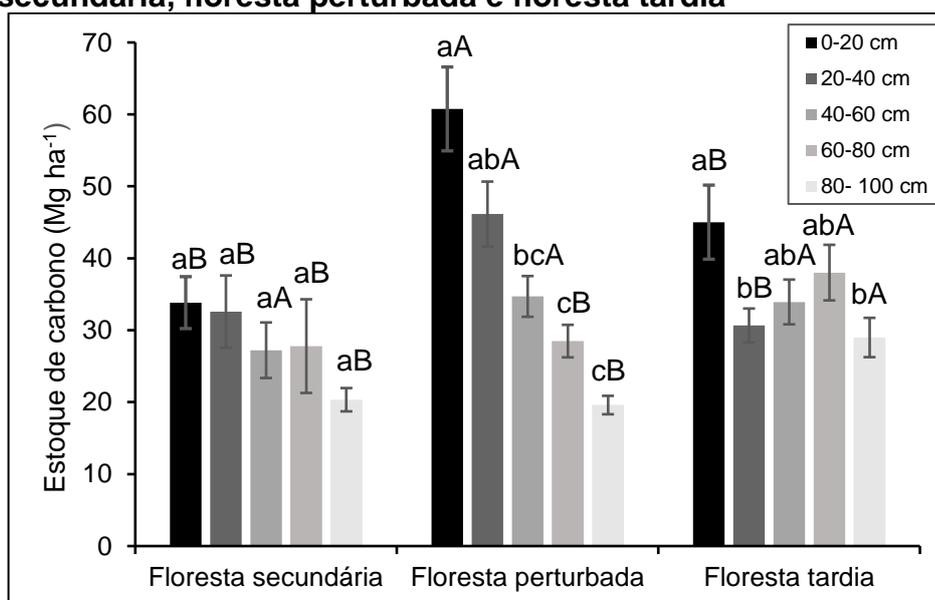
\*Médias no box-plot seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de TukeyHSD ao nível de significância de  $p < 0,05$ .

Na floresta perturbada o maior estoque de carbono foi encontrado nas camadas de 0-20 cm e 20-40 cm, com média de  $60,8 \pm 5,8 \text{ Mg ha}^{-1}$  e  $46,1 \pm 4,5 \text{ Mg ha}^{-1}$  respectivamente. A floresta tardia apresentou maior estoque de carbono nas

camadas mais profundas, com média de  $38,1 \pm 3,9 \text{ Mg ha}^{-1}$  na camada de 60-80 cm e  $28,9 \pm 2,7 \text{ Mg ha}^{-1}$  na camada de 80-100 cm (Figura 5).

Na floresta secundária, não houve diferença significativa no estoque de carbono entre diferentes profundidades do solo. Na floresta perturbada, houve diminuição do carbono em relação à profundidade entre as camadas de 0-20 cm e 20-40 cm, apresentando os maiores estoques ( $60,8 \pm 5,8 \text{ Mg ha}^{-1}$  e  $46,1 \pm 4,5 \text{ Mg ha}^{-1}$ ), enquanto a camada de 80-100 cm apresentou estoque menor, com média de  $19,6 \pm 1,3 \text{ Mg ha}^{-1}$ . Por outro lado, na floresta tardia, a camada superficial (0-20 cm) apresentou o maior estoque de carbono ( $45,2 \text{ Mg ha}^{-1}$ ), sendo diferente da última camada (80-100 cm) (Figura 5).

**Figura 5 – Estoques de carbono orgânico (COS) do solo nas camadas de 0–20, 20-40, 40-60, 60-80 e 80-100 cm do solo em diferentes formações florestais, floresta secundária, floresta perturbada e floresta tardia**

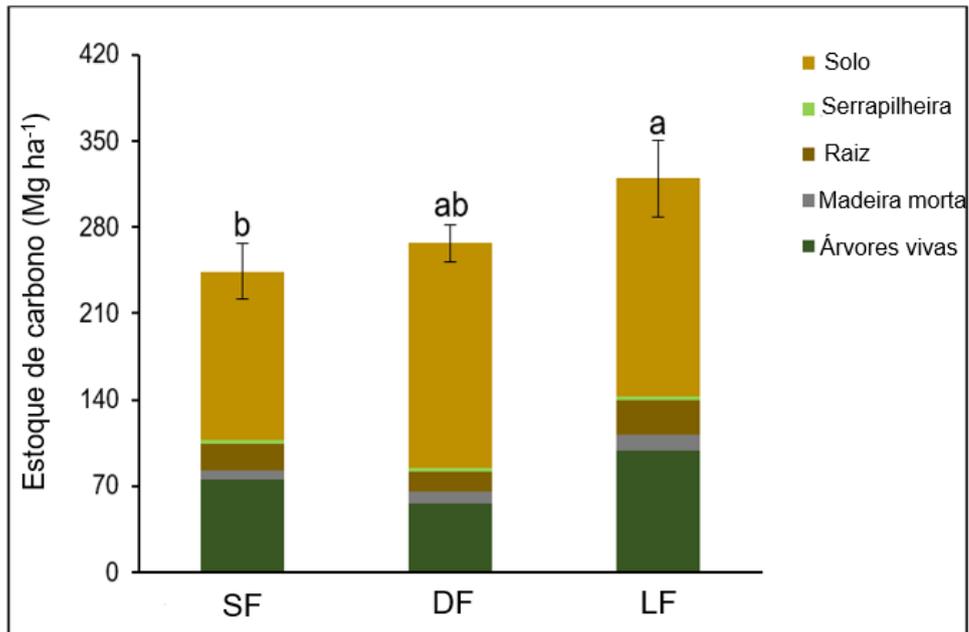


\*Diferentes letras maiúsculas representam diferenças significativas em diferentes tipos de floresta ( $P < 0,05$ ). Diferentes letras minúsculas representam diferenças significativas nas diferentes camadas do solo ( $P < 0,05$ ). Barras verticais representam  $\pm$  erro padrão

#### Estoque de carbono total

O estoque de carbono total (Figura 6) apresentou uma tendência crescente ( $p < 0,05$ ) com a diminuição do gradiente de perturbação humana. Na floresta tardia foi de  $319,4 \pm 22,3 \text{ Mg ha}^{-1}$ , enquanto que na floresta secundária foi de  $244,2 \pm 30,9 \text{ Mg ha}^{-1}$ , o que representa um valor 24% menor ( $75,2 \text{ Mg ha}^{-1}$ ).

**Figura 6 – Estoque de carbono total ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) a partir do somatório de todos os reservatórios de carbono. Acima do solo (árvores vivas, madeira morta, serrapilheira), abaixo do solo (raízes e solo), entre as áreas de Floresta Estacional Semidecidual de Mata Atlântica**



\*Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si no nível de 5% de significância pelo teste de TukeyHSD. Barras verticais representam  $\pm$  erro padrão.

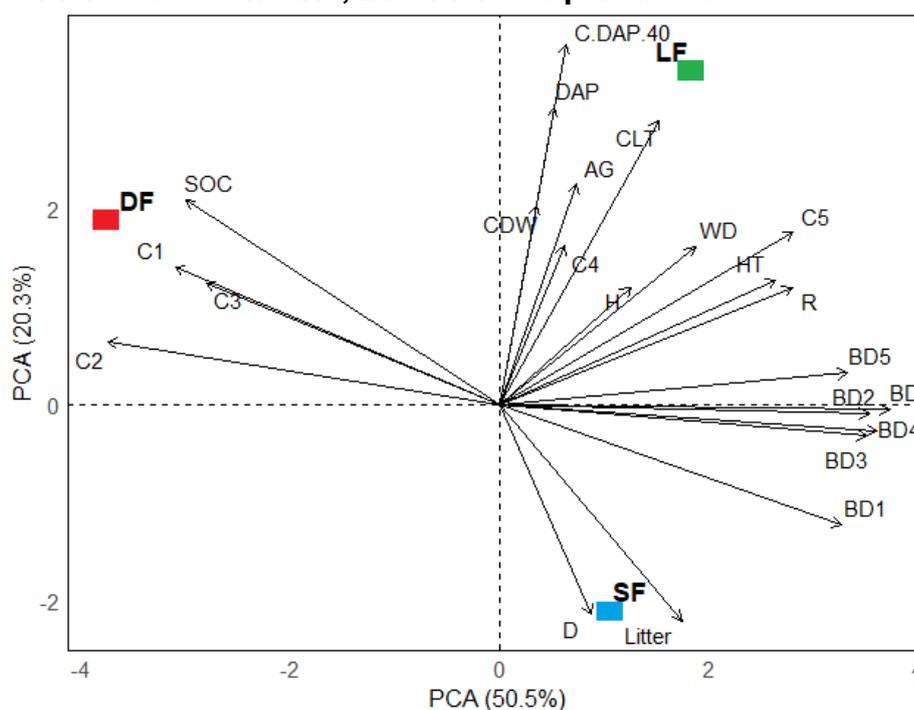
#### 2.3.4 Análise de Componentes Principais

A análise de Componentes Principais (PCA) revelou que o primeiro e o segundo eixo explicaram um total de 70,8% da variação no estoque de carbono em nosso conjunto de dados (Figura 7). O primeiro eixo, contribuindo com 50,5% da variação total, indicou que o carbono presente nas árvores vivas (CLT) e nas árvores mortas (WD) na Floresta tardia está positivamente influenciado pelo carbono nas árvores com DAP > 40 cm, a Área basal (AG) e o DAP médio. No entanto, na Floresta secundária, observamos uma influência positiva do carbono da serrapilheira e a densidade de indivíduos. Já o segundo eixo, responsável por explicar 20,3% da variação, mostrou que o estoque de carbono nas camadas do solo de 0-20 cm, 20-40 cm e 40-60 cm possui uma influência positiva sobre o estoque total de carbono do solo (SOC) na Floresta perturbada.

Além disso, observamos uma correlação negativa entre o estoque de carbono e as densidades do solo nas camadas de 0-20 cm, 20-40 cm e 40-60 cm. É importante destacar que os índices de diversidade, como a riqueza e o índice de Shannon, não se correlacionaram diretamente com o estoque de carbono nas árvores vivas. Em vez

disso, eles apresentaram correlações com a densidade média da madeira (WD), a altura total (HT) e o carbono na camada de 80-100 cm (C5).

**Figura 7 – Análises dos componentes principais para ordenação, correlação e associação entre o carbono com a estrutura da vegetação, propriedade física do solo, diversidade da vegetação, em diferentes tipos de florestas: LF= Floresta tardia, SF= Floresta secundária, DF= Floresta perturbada**



AG= área basal, BD= BD média, BD1= BD 0-20 cm, BD2= BD 20-40 cm, BD3= BD 40-60 cm, BD4= BD 60-80 cm, BD5= BD 80-100 cm. C1= C 0-20 cm, C2= C 20-40 cm, C3= C 40-60 cm, C4= C 60-80 cm, C5= C 80-100 cm, C.DAP.40= C nas árvores com DAP  $\geq$  40 cm, CLT= carbono nas árvores vivas, CDW= C nas árvores mortas, D= densidade (ind/ha), DAP= DAP médio, HT= altura total, H= índice de Shannon, Litter= C na serapilheira, R= riqueza, WD= Densidade da madeira.

## 2.4 DISCUSSÃO

### 2.4.1 Estoque de carbono acima do solo

Os estoques médios de carbono nas árvores vivas dos três tipos de floresta (Figura 2) que compõem o gradiente de perturbação na Floresta Semidecidual de Mata Atlântica ( $74,5 \text{ Mg ha}^{-1}$ ) se assemelham aos valores médios de estoque de carbono lenhoso acima do solo encontrados por Verley *et al.* (2023), que relataram valor médio de  $82,2 \text{ Mg C ha}^{-1}$  em Floresta Estacional Semidecidual Montanhosa com mais de 80 anos, enquanto Ribeiro *et al.* (2009) observaram um estoque médio de  $83,34 \text{ Mg ha}^{-1}$  em um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual com cerca de

100 anos. Os resultados deste estudo superaram a obtida por Matos *et al.* (2020), que registraram uma média de 26,8 Mg C ha<sup>-1</sup> em fragmentos de floresta secundária na Mata Atlântica.

As variações na quantidade de carbono nas árvores vivas nos três tipos de fragmentos observados podem ser atribuídas em parte ao gradiente de perturbação humana (Figura 2). O menor estoque de carbono nas árvores vivas na floresta perturbada possivelmente está ligada a prática de corte seletivo de árvores. Isso ocorre porque, apesar da manutenção da cobertura florestal, a atividade de extração seletiva causa impactos consideráveis ao ecossistema florestal, através da queda e arrasto das toras durante a atividade madeireira. Esses danos podem resultar na mortalidade dessas árvores, levando à diminuição da biomassa total na área perturbada e dificultando a regeneração natural (Putz *et al.*, 2012).

Esse tipo de atividade resulta no aumento de clareiras na copa das árvores devido à retirada seletiva das árvores de maior valor comercial pela indústria madeireira (Suzuki *et al.*, 2019). Essas clareiras podem, por sua vez, estimular a regeneração de espécies pioneiras de crescimento rápido e madeira macia no sub-bosque (Pyles *et al.*, 2018; Milodowski *et al.* 2021). Como consequência desse processo, espécies de sucessão precoce começam a substituir as espécies de sucessão tardia, que são frequentemente removidas durante uma exploração seletiva (Berenguer *et al.*, 2014). Essa substituição pode, de certa forma, compensar alguns dos efeitos negativos sobre a estrutura das florestas exploradas seletivamente, como a redução na abundância de árvores e na área basal e conseqüentemente afeta o estoque de carbono (Joly *et al.*, 2014, Pyles *et al.*, 2018).

A floresta tardia apresentou a maior quantidade de carbono armazenado nas árvores vivas (Fig. 2), como já era esperado. Pesquisas anteriores destacam que florestas mais antigas tendem a abrigar árvores de maior porte (Zanini *et al.*, 2014; Bordin *et al.*, 2021; Siminski *et al.*, 2021), caracterizadas por um crescimento mais lento e uma densidade de madeira superior (Shimamoto *et al.*, 2014), o que implica em um maior armazenamento de carbono. Esses padrões são consistentes com resultados previamente documentados em estudos anteriores (Safar *et al.*, 2020).

Vale ressaltar que este estudo não abordou alguns fatores que podem influenciar o estoque de carbono, especialmente em escalas espaciais menores. Entre esses fatores, estão as características do solo (Xu *et al.*, 2018; Capellesso *et al.*, 2020), assim como elementos relacionados à copa e altitude e tamanho do fragmento

(Xu *et al.*, 2018; Pinheiro *et al.*, 2021). Em diversos estudos realizados na Mata Atlântica, abordando fragmentos de diferentes tamanhos, os pesquisadores têm destacado que o tamanho dos fragmentos é um dos fatores críticos que influenciam o estoque de carbono. Isso ocorre porque o tamanho determina a extensão em que o efeito de borda afeta o fragmento florestal (Pütz *et al.*, 2014; Matos *et al.*, 2020).

Os resultados mostraram que o estoque de carbono da madeira morta apresentou tendência crescente com a diminuição do gradiente de perturbação (Figura 2b). O maior estoque de carbono na madeira morta da Floresta tardia se deve principalmente às árvores de grande porte mortas que acumulam uma grande quantidade de carbono (De Walt *et al.*, 2003). A grande variação nos estoques de carbono na madeira morta é influenciado pelo volume de árvores vivas, idade, densidade, manejo florestal, tipo de floresta (Tavankar *et al.*, 2021), condições climáticas e processos antropogênicos, como corte de lenha, exploração madeira (Zapfack *et al.*, 2020).

#### 2.4.2 Estoque de carbono abaixo do solo

##### Densidade do solo

Os resultados deste estudo apontam que a densidade aparente do solo nas três categorias de florestas estudadas não se elevou além do valor crítico de 1,63 g cm<sup>3</sup>, no qual não é provável que ocorram obstáculos à penetração das raízes e emergência de sementes (De-Geus, 1973). Nosso estudo mostrou que a floresta perturbada (Figura 3) apresentou a menor densidade aparente do solo até 80 cm de profundidade, o que significa que o solo era mais leve e mais poroso (Duan *et al.*, 2020), onde mais carbono orgânico pode se acumular (Wang *et al.*, 2011b). Além disso, a redução da densidade do solo na floresta perturbada pode ser atribuída ao aumento do sistema radicular superficial da vegetação. Isso contribui para a diminuição da compactação do solo e melhora a estabilidade do solo, uma vez que as raízes das árvores e arbustos influenciam positivamente no aumento dos poros na camada superficial do solo, resultando em uma menor densidade do solo (Neris *et al.*, 2012).

O aumento da densidade do solo na camada de 80-100 cm em comparação com a camada de 0-20 cm nos três tipos de florestas, pode ser atribuída à diminuição

da matéria orgânica, à menor atividade da fauna do solo e à distribuição do espaço poroso à medida que a profundidade do solo aumenta e à compressão do solo preso entre as raízes das plantas em crescimento (Singh *et al.*, 2015). Além disso, o conteúdo de matéria orgânica do solo é um fator chave na determinação da densidade aparente (Mauki *et al.*, 2023). O baixo teor de matéria orgânica leva à alta densidade aparente e um alto teor de matéria orgânica leva a uma baixa densidade aparente do solo (Duan *et al.*, 2020).

#### Estoque de carbono no solo

Os estoques médios de carbono orgânico do solo (SOC) nos três tipos de floresta, representando um gradiente de perturbação, na floresta semidecídua da Mata Atlântica ( $170,3 \text{ Mg ha}^{-1}$ ), foram comparáveis aos resultados obtidos por Vicente *et al.* (2016) para florestas secundárias de Mata Atlântica, que registraram  $168,0 \text{ Mg C ha}^{-1}$ . No entanto, esses valores foram inferiores aos encontrados por Mantovani *et al.* (2024) em uma floresta semidecídua da Mata Atlântica em estágio sucessional tardio, apresentando uma média elevada de  $268,5 \text{ Mg C ha}^{-1}$  até um metro de profundidade.

O armazenamento de carbono abaixo do solo consistentemente superou a quantidade de carbono armazenada acima do solo em todos os tipos de florestas investigadas, o que está em concordância com resultados de várias pesquisas realizadas em florestas tropicais (Vieira *et al.*, 2011; Jones *et al.*, 2019). É importante destacar que a maioria dos estudos de estoque de carbono em florestas tropicais não leva em consideração o carbono abaixo do solo (Jones *et al.*, 2019), principalmente devido à exigência de recursos, tempo para coleta de dados e à subestimação incorreta de sua relevância. No entanto, estimativas precisas de sequestro de carbono, abrangendo todos os reservatórios acima e abaixo do solo, são essenciais para uma melhor compreensão do crescimento de florestas secundárias, das taxas de sequestro de carbono e do estoque total de carbono no ecossistema (Jones *et al.*, 2019; Osuri *et al.*, 2019). Essas informações são fundamentais para o desenvolvimento de estratégias confiáveis para a mitigação de mudanças climáticas, contribuindo para uma avaliação mais precisa do estoque de carbono na formação do ecossistema (Zanini *et al.*, 2021).

O resultado mostrou que a perturbação humana alterou o estoque de carbono orgânico do solo da floresta secundária (Figura 3). Conforme argumentado por Vicente

*et al.* (2016), o baixo estoque de carbono do solo em floresta secundária com aproximadamente 30 anos pode ser atribuído em grande parte à abertura do dossel florestal, resultado de práticas inadequadas de manejo, como a colheita insustentável de madeira, excesso de pastoreio e incêndios nas margens da floresta, que resultam na remoção parcial ou danos aos componentes florestais sem uma subsequente reposição ou recuperação adequada dentro de um período razoável (De fries *et al.*, 2007).

A abertura do dossel da floresta provoca diversos efeitos negativos, incluindo a redução da entrada de biomassa, mudanças na composição da vegetação, tanto lenhosa quanto herbácea, alterações na distribuição das raízes das plantas em profundidade, mudanças nos regimes de água e temperatura do solo que aceleram a decomposição, redução da produtividade primária líquida e diminuição do retorno de resíduos vegetais ao solo (Carpenter *et al.*, 2004). Isso, por sua vez, resulta na diminuição do potencial de armazenamento de carbono no solo (Montagnani; Nair, 2004). Além desses efeitos, a abertura do dossel aumenta a lixiviação de elementos solúveis devido às chuvas intensas, resultando em perda de muitos cátions básicos (Silva *et al.*, 2020), o que leva à acidificação do solo (pH baixo) e desequilíbrio na absorção de cátions e ânions na interface coloidal do solo (Eisalou *et al.*, 2013).

Essas descobertas estão em linha com as de Roder *et al.* (2023), que, ao estudarem as mesmas formações florestais, observaram que o pH do solo diminuiu com o aumento da perturbação humana, apresentando uma forte correlação positiva com a matéria orgânica do solo que é o principal fator que leva à formação de carbono orgânico no solo (Mauki *et al.*, 2023). Na floresta tardia (LF) ocorreu uma situação inversa (Roder *et al.*, 2023): Os solos se desenvolvem sob a influência de uma cobertura vegetal madura, criando condições propícias para diversos processos, incluindo a formação de um horizonte superficial orgânico maduro (O), que libera quantidades significativas de cátions básicos, consequentemente elevando o pH do solo, como destacado por Pinheiro *et al.* (2021). Além disso, a presença dessa cobertura vegetal madura contribui para uma redução dos processos de lixiviação, especialmente provenientes de chuvas intensas, devido à interceptação do dossel, o que evita a perda da maioria dos elementos solúveis, incluindo cátions básicos (Silva *et al.*, 2020). Essa situação contrastante entre Floresta Tardia e Floresta secundária evidencia a importância da integridade do dossel florestal na manutenção das características químicas e físicas do solo.

Foi observada uma elevada concentração de carbono orgânico na camada de 40-100 cm em todos os três tipos de floresta, contribuindo próximo de 50% na floresta perturbada e mais de 50% da concentração tanto na floresta secundária quanto na floresta tardia (Figura 4b). O armazenamento de carbono no solo profundo pode desempenhar um papel significativo devido à sua capacidade superior de retenção e à sua importância na estabilização de carbono a longo prazo, por meio de interações com a fração mineral do solo (Rumpel; Kögel-Knabner, 2011).

De acordo com Boddey *et al.* (2010), a avaliação do potencial de armazenamento de carbono exige a consideração de camadas mais profundas do solo, uma vez que estudos que abrangem de 0 a 100 cm de profundidade revelaram um aumento de 59% no armazenamento em comparação com estudos limitados a uma profundidade de 0 a 30 cm. Portanto, a inclusão de camadas mais profundas possibilita uma avaliação mais precisa da concentração de SOC (Hobley *et al.*, 2015). Os resultados deste estudo corroboram essa tendência, mostrando que o aumento da profundidade revelou um potencial significativo para o estoque de carbono.

Outro aspecto relevante está relacionado à diretriz do IPCC (IPCC, 2019) que recomenda a amostragem de solo até 30 centímetros de profundidade para a quantificação do SOC. Essa profundidade predefinida pode resultar em uma subestimação significativa na avaliação geral do SOC (Jandl *et al.*, 2014). Portanto, procedimentos de amostragem que se estendem até, pelo menos, 1 metro de profundidade do solo pode fornecer informações adicionais de grande importância.

Houve um maior acúmulo de carbono nas camadas de solo com até 40 cm de profundidade da floresta perturbada (Figura 5). Essa diferença pode ser atribuída à maior presença de raízes finas na superfície do solo, as quais são mais fáceis de renovar (McCormack *et al.*, 2015). As raízes finas são consideradas os principais meios de entrada de SOC de um ecossistema natural (Deng *et al.*, 2014).

É notável mencionar que, dentro desse cenário, as raízes finas demonstraram ser de significativa importância no que se refere à acumulação de carbono (Lindroos *et al.*, 2022). As raízes finas representam órgãos estruturais subterrâneos das plantas que se destacam por sua notável capacidade de regeneração e produção (McCormack *et al.*, 2015). Nas florestas tropicais, as raízes finas têm capacidade de crescimento praticamente o ano inteiro, impulsionadas pela rapidez da decomposição da serapilheira, que é resultado das altas temperaturas e da abundância da chuva. Essa

dinâmica ressalta a importância significativa das raízes finas na acumulação e na manutenção da estabilidade do SOC.

Na Floresta tardia o estoque de carbono foi maior nas camadas mais profundas (60-80 e 80-100 cm), devido a maior presença de raízes nessas profundidades que resulta no maior acúmulo de carbono (Soares *et al.*, 2019). Nas camadas mais profundas do solo o carbono pode ser estocado em forma de compostos bastantes estáveis e resistentes a decomposição e oxidação (Primavesi, 2002). Além disso, a quantidade substancial de SOC acumulado nas camadas mais profundas do solo é devido à decomposição de resíduos de raízes, maior densidade do solo e condições físico-químicas mais estáveis (Yu *et al.*, 2019).

#### 2.4.3 Estoque de carbono total

O estoque de carbono total aumentou à medida que o grau de perturbação humana diminuiu (Figura 6). Especificamente, a floresta tardia apresentou um estoque de carbono 25% maior do que a floresta secundária. Esses resultados corroboram com Souza *et al.* (2021), que investigaram as tendências de recuperação de um fragmento de floresta secundária após mais de 30 anos de ausência de perturbação humana. Nesse estudo, também foi observado um claro aumento no armazenamento de carbono no solo à medida que a floresta envelhecia, semelhante ao verificado por Poorter *et al.* (2016) que investigaram 45 florestas tropicais e revelaram que o processo de recuperação de 90% do estoque original de carbono acima do solo leva, em média, 66 anos. Outros estudos estimam que são necessários de 80 a 120 anos para que a floresta secundária atinja 100% da restauração de estoque de carbono (Jones *et al.*, 2019, Safar *et al.*, 2020, Matos *et al.*, 2020).

As florestas secundárias jovens tiveram o menor estoque de carbono, mas também desempenham um papel crucial no armazenamento de carbono, embora, muitas vezes, sejam desconsideradas nas análises de estoque de carbono (Nunes *et al.*, 2020; Becknell *et al.*, 2021). A inclusão desses sumidouros em avaliações aprimora nossa compreensão da distribuição espacial e do progresso sucessional do carbono, contribuindo para a compreensão dos padrões de expansão das florestas secundárias (Verly *et al.*, 2023). Embora o estoque de carbono nessas áreas possa ser inicialmente baixo, a perspectiva de aumentá-lo para níveis comparáveis aos dos fragmentos mais maduros destaca a importância de preservar e valorizar essas

formações. Mesmo com as diferenças de estoque de carbono entre as áreas avaliadas percebe-se a importância desses fragmentos florestais no sequestro de carbono. Apesar de os estoques de carbono dos fragmentos florestais da Mata Atlântica serem inferiores aos de florestas equatoriais como a Amazônia, é importante conservar os remanescentes desse importante bioma ( Sullivan *et al.*, 2020 , Bordin *et al.*, 2021).

#### 2.4.4 Análise de Componentes Principais

Na floresta tardia, árvores com DAP  $\geq 40$  cm tiveram um impacto positivo no total de carbono armazenado nas árvores vivas (Figura 7). O estoque de carbono na camada de 60-80 cm de solo correlacionou positivamente com o carbono das árvores vivas. Como relatado anteriormente, isso se deve principalmente à maior presença de raízes nas camadas mais profundas por ser uma floresta madura e com árvores com diâmetro elevados. As Florestas antigas representam estruturas de armazenamento de longa duração com um notável potencial para reter carbono em camadas mais profundas do solo.

Na floresta secundária, observou-se correlação positiva entre a densidade de indivíduos e o estoque de carbono na serapilheira. Essa relação pode ser atribuída a um maior número de indivíduos nos estágios sucessionais iniciais, que são dominados por espécies pioneiras de crescimento rápido e exigentes em luz, especificados por ciclos de vida curtos (Villa *et al.*, 2019). Essas espécies são importantes para um maior acúmulo de serapilheira fina que se decompõe rapidamente (Sierra *et al.*, 2007).

Em relação à floresta perturbada, observa-se uma correlação positiva entre o estoque de carbono orgânico (SOC) nas camadas até 60 cm (C1, C2 e C3) e o SOC total. Essa associação é principalmente atribuída à menor densidade aparente do solo nas camadas de até 60 cm (BD1, BD2, BD3). Isso ocorre devido à maior presença de matéria orgânica no solo (MOS), que, por sua vez, leva a uma redução na densidade aparente devido à maior presença de espaços porosos (Duan *et al.*, 2020). Além disso, é importante ressaltar que o conteúdo de matéria orgânica do solo desempenha um papel fundamental na determinação da densidade aparente (Mauki *et al.*, 2023). Níveis mais elevados de matéria orgânica resultam em uma diminuição na densidade aparente do solo.

Esperávamos encontrar uma relação positiva entre os parâmetros de diversidade (riqueza e o índice de Shannon) e os estoques de carbono presentes nas

árvores vivas, principalmente na floresta tardia. Entretanto, nossos resultados contrastaram com pesquisas realizadas localmente na Mata Atlântica (Zanini *et al.*, 2014; Capellesso *et al.*, 2020; Matos *et al.*, 2020; Siminski *et al.*, 2021), que apontaram para uma associação positiva entre os estoques de carbono e a diversidade. No entanto, a relação entre diversidade e estoques de carbono não foi observada em grandes escalas espaciais (Finegan *et al.*, 2015, Sullivan *et al.*, 2017). A ausência de correlação entre o estoque de carbono das árvores vivas e a diversidade de espécies na área de estudo pode ser atribuída à considerável fragmentação que essa região tem enfrentado. Esse processo de fragmentação está associado à perda da biodiversidade e à demora na recuperação ambiental.

## 2.5 CONCLUSÃO

Após analisar os padrões distintos de distribuição do carbono em diferentes níveis de perturbação humana nas florestas, é evidente que a dinâmica dos reservatórios de carbono está intrinsecamente ligada à intervenção humana. A elevação notável do estoque de carbono nas árvores vivas em florestas menos perturbadas, como a Floresta Tardia, destaca a capacidade de recuperação desses ecossistemas quando deixados intocados. Além disso, a distribuição diferenciada do carbono no solo, com a Floresta Perturbada apresentando maiores estoques nas camadas superficiais e a Floresta Tardia acumulando mais carbono em profundidades maiores, sugere respostas distintas ao longo do tempo.

A capacidade de armazenamento de carbono dos fragmentos de Mata Atlântica é inegável, porém, é claro que essa capacidade é sensivelmente afetada pela perturbação humana. A influência negativa dessas perturbações ressalta a necessidade urgente de conservar as florestas antigas e proteger as áreas de floresta secundária, permitindo que elas se recuperem e maximizem seus estoques de carbono. Isso não apenas beneficia o ambiente local, mas também contribui para mitigar os efeitos das mudanças climáticas globais.

Portanto, a conservação e restauração das florestas são essenciais não apenas para a manutenção da biodiversidade, mas também para a promoção de serviços ecossistêmicos cruciais, como o armazenamento de carbono. A proteção de áreas menos perturbadas e o estabelecimento de práticas de manejo sustentável são

imperativos para enfrentar os desafios climáticos e promover a resiliência dos ecossistemas florestais diante da crescente influência humana.

## REFERÊNCIAS

- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes Gonçalves, J.L., Sparovek, G., 2013. Koppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22, 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>.
- Anderson-Teixeira, K.J., Wang, M.M.H., McGarvey, J.C., LeBauer, D.S., 2016. Carbon dynamics of mature and regrowth tropical forests derived from a pantropical database (TropForC-db). *Glob. Chang. Biol.* 22, 1690–1709. <https://doi.org/10.1111/gcb.13226>
- Becknell, J. M., Vargas G, G., Pérez-Aviles, D., Medvigy, D., Powers, J. S. 2021. Above-ground net primary productivity in regenerating seasonally dry tropical forest: Contributions of rainfall, forest age and soil. *Journal of Ecology*, 109(11), 3903-3915. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13767>.
- Berenguer, E., Ferreira, J., Gardner, Toby, A., Aragão, L.E.O. C., Camargo, P. B., Cerri, C. E., Durigan, M., Oliveira, R. C., Vieira, I. C. G., Barlow, J., 2014. A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. *Global Change Biology*. 20, 3713–3726. <https://doi.org/10.1111/gcb.12627>.
- Boddey, R.M., Jantalia, C.P., Conceição, P.C., Zanatta, J.A., Bayer, C., Mielniczuk, j., Dieckow, j., dos Santos, H.P., Denardin, J.E., Aita, C., Giacomini, S.J., Alves, B.J.R.; Urquiaga, S., 2010. Carbon accumulation at depth in Ferralsols under zero-till subtropical agriculture. *Global Change Biology*, v.16, p.784-795.
- Bordin, K.M., Esquivel-Muelbert, A., Bergamin, R.S., Klipel, J., Picolotto, R.C., Frangipani, M.A., Zanini, K.J., Cianciaruso, M.V., Jarenkow, J.A., Jurinitz, C.F., Molz, M., Higuchi, P., Silva, A.C., Müller, S.C., 2021. Climate and large-sized trees, but not diversity, drive above-ground biomass in subtropical forests. *For. Ecol. Manag.* 490, 119126 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119126>.
- Brandon, R. N. 2014. *Adaptation and environment* (Vol. 1040). Princeton University Press.
- Capellesso, E.S., Cequinel, A., Marques, R., Sausen, T.L., Bayer, C., Marques, M.C.M., 2021. Co-benefits in biodiversity conservation and carbon stock during forest regeneration in a preserved tropical landscape. *For. Ecol. Manag.* 492, 119222 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119222>.
- Carpenter, F.L., Nichols, D., Sandi, E., 2004. Early growth of native and exotic trees planted on degraded tropical pasture. *For. Ecol. Manag.* 196, 367–378.
- Chave, J., et al., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob. Chang. Biol.* 20 (10), 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>.
- Chave, J., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale, T.A., Ter Steege, H., Webb, C.O., 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecol. Appl.* 16, 2356–2367

Chaudhury, G., Darji, C. B., Basumatari, M., Dutta, G., Devi, A., & Bharadwaj, N. (2022). Stand structure, biomass and carbon stock along disturbance gradients in differently managed tropical forests of Assam, northeast India. *Trees, Forests and People*, 9, 100296. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100296>

Cirne-Silva, T.M., Carvalho, W.A.C., Terra, M.C.N.S., Souza, C.R., Santos, A.B.M., Robinson, S.J.B., Santos, R.M., 2020. Environmental heterogeneity caused by anthropogenic disturbance drives forest structure and dynamics in Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Tropical Forest Science* 32 (2), 125–135. <https://doi.org/10.26525/jtfs32.2.125>.

Coelho, A.J.P., Magnago, L.F.S., Matos, F.A.R., Mota, N.M., Diniz, E.S., Meira-Neto, J.A. A., 2020. Effects of anthropogenic disturbances on biodiversity and biomass stock of Cerrado, the Brazilian savanna. *Biodivers. Conserv.* 29 (11), 3151–3168.

Dalmaso, C.A., Marques, M.C.M., Higuchi, P., Zwiener, V.P., Marques, R., 2020. Spatial and temporal structure of diversity and demographic dynamics along a successional gradient of tropical forests in southern Brazil. *Ecol. Evol.* 10 (7), 3164–3177. <https://doi.org/10.1002/ece3.5816>.

DeFries, R., Achard, F., Brown, S., Herold, M., Murdiyarso, D., Schamadinger, B., Souza Jr., C., 2007. Earth observations for estimating greenhouse gas emissions from deforestation in developing countries. *Environ. Sci. Pol.* 385–394.

De-Geus, 1973. Fertilizer guide for the tropics and sub-tropic center d' E tude de L'azote Zurich, pp. 1–12.

Deng, L., Wang, K. B., Shangguan, Z. P. 2014. Long-term natural succession improves nitrogen storage capacity of soil on the Loess Plateau, China. *Soil Research*, 52(3), 262-270. <https://doi.org/10.1071/SR12377>.

De walt, S. J., S. K. Mallakal, J. S. Denslow 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: Implications for wildlife. *For. Ecol. Manage.* 182: 139–151. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00029-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00029-X).

Duan, B., Man, X., Cai, T., Xiao, R., Ge, Z. 2020. Increasing soil organic carbon and nitrogen stocks along with secondary forest succession in permafrost region of the Daxing'an mountains, northeast China. *Global Ecology and Conservation*, 24, e01258. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01258>.

Eisalou, H. K., Şengönül, K., Gökbülak, F., Serengil, Y., Uygur, B. 2013. Effects of forest canopy cover and floor on chemical quality of water in broad leaved and coniferous forests of Istanbul, Turkey. *For. Ecol. Manage.* 289, 371-377. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.031>.

FAO, UNEP, 2020. The State of the World's Forests 2020. Forests, Biodiversity and People. <https://doi.org/10.4060/ca8642en>. Rome.

Finegan, B., Peña-Claros, M., de Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M. S., Carreño-Rocabado, G., ... & Poorter, L. 2015. Does functional trait diversity predict

above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103(1), 191-201.

Griscom, B. W., Busch, J., Cook-Patton, S. C., Ellis, P. W., Funk, J., Leavitt, S. M., Worthington, T. 2020. National mitigation potential from natural climate solutions in the tropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375(1794), 20190126. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0126>.

Gudiel, A.A., Nieves, S.C., Reuter, K.E., Sewall, B.J., 2016. The effect of anthropogenic disturbance on non-native plant species in Madagascar. *J. Trop. Ecol.* 32 (6), 543–554.

Houghton RA, Baccini A, Walker WS. 2018. Where is the residual terrestrial carbon sink? *Glob Change Biol*, <https://doi.org/10.1111/gcb.14313>.

Hobley, E., Wilson, B., Wilkie, A., Gray, J., Koen, T., 2015. Drivers of soil organic carbon storage and vertical distribution in Eastern Australia. *Plant Soil* 390 (2015), 111–127.

Husson, F., Josse, J., Le, S., Mazet, J., Husson, M. F. (2016). Package ‘factominer’. An R package, 96, 698.

IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change, 2019. WMO Statement on the State of the Global Climate in 2019. WMO-No. 1248. World Meteorological Organization.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE. Manual técnico da vegetação brasileira. 2. ed. Rio de Janeiro; 2012.

Jandl, R., Rodeghiero, M., Martinez, C., Cotrufo, M. F., Bampa, F., Van Wesemael, B., Miglietta, F. (2014). Current status, uncertainty and future needs in soil organic carbon monitoring. *Science of the total environment*, 468, 376-383. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.08.026>

Joly, C.A., Metzger, J.P., Tabarelli, M., 2014. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytol.* 204, 459–473. <https://doi.org/10.1111/nph.12989>.

Jorge, L.A.B., Sartori, M.S., 2002. Uso do solo e análise temporal da ocorrência de vegetação natural na Fazenda Experimental Edgardia, em Botucatu-SP. *Rev. Arvore.* 26 (5), 585–592. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622002000500009>.

Jones, I.L., DeWalt, S.J., Lopez, O.R., Bunnefeld, L., Pattison, Z., Dent, D.H., 2019. Above-and belowground carbon stocks are decoupled in secondary tropical forests and are positively related to forest age and soil nutrients respectively. *Sci. Total Environ.* 697, 133987 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133987>.

Liu, C.L.C., Kuchma, O., Krutovsky, K.V., 2018. Mixed-species versus monocultures in plantation forestry—Development, benefits, ecosystem services and perspectives for the future. *Glob. Ecol. Conserv.* 15, e00419.

Lindroos, A. J., Mäkipää, R., Merilä, P. 2022. Soil carbon stock changes over 21 years in intensively monitored boreal forest stands in Finland. *Ecological Indicators*, 144, 109551. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109551>.

Mantovani, V. A., Terra, M. D. C. N. S., Rodrigues, A. F., Silva, C. A., Guo, L., de Mello, J. M., de Mello, C. R., 2024. Unprecedentedly high soil carbon stocks and their spatial variability in a seasonally dry Atlantic Forest in Brazil. *Catena*, 235, 107696.

Matos, F.A.R., Magnago, L.F.S., Miranda, C.A.C., Menezes, L.F.T., Gastauer, M., Safar, N. V.H., Schaefer, C.E.G.R., Silva, M.P., Simonelli, M., Edwards, F.A., Martins, S.V., Meira-Neto, J.A.A., Edwards, D.P., 2020. Secondary forest fragments offer important carbon and biodiversity cobenefits. *Glob. Chang. Biol.* 26, 509–522. <https://doi.org/10.1111/gcb.14824w3>.

Mauki, D., Richard, U., & Kilonzo, M. 2023. Influence of elevation gradient and plant species composition on soil organic carbon in Mount Rungwe Forest Reserve, Tanzania. *Environmental and Sustainability Indicators*, 19, 100291. <https://doi.org/10.1016/j.indic.2023.100291>.

McCormack, M.L., Dickie, I.A., Eissenstat, D.M., Fahey, T.J., Fernandez, C.W., Guo, D., Helmisaari, H.-S., Hobbie, E.A., Iversen, C.M., Jackson, R.B., Leppälammikujansuu, J., Norby, R.J., Phillips, R.P., Pregitzer, K.S., Pritchard, S.G., Rewald, B., Zadworny, M., 2015. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytol.* 207 (3), 505–518.

Milodowski, D.T., Coomes, D.A., Swinfield, T., Jucker, T., Riutta, T., Malhi, Y., Svatek, M., Kvasnica, J., Burslem, D.F.R.P., Ewers, R.M., 2021. The impact of logging on vertical canopy structure across a gradient of tropical forest degradation intensity in Borneo. *Journal of Applied Ecology*. 58, 1764–1775. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13895>.

Morellato, L. P. C., Haddad, C. F. (2000). Introduction: The Brazilian Atlantic Forest 1. *Biotropica*, 32(4b), 786-792. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00618.x>.

Montagnini, F., Nair, P.K.R., 2004. Carbon sequestration: an underexploited environmental benefit of agroforestry systems. *Agrofor. Syst.* 61, 281–295.

Naidu, M. T., Suthari, S., Yadav, P. B. S. 2023. Measuring ecological status and tree species diversity in Eastern Ghats, India. *Acta Ecologica Sinica*, 43(2), 234-244. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2021.06.001>.

Neris, J., Jiménez, C., Fuentes, J., Morillas, G., & Tejedor, M. 2012. Vegetation and land-use effects on soil properties and water infiltration of Andisols in Tenerife (Canary Islands, Spain). *Catena*, 98, 55-62. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2012.06.006>.

Nogueira, T.A.R., Abreu-Junior, C.H., Alleoni, L.R.F., He, Z., Soares, M.R., Vieira, C.S., Lessa, L.G.F., Capra, G.F., 2018. Background concentrations and quality

reference values for some potentially toxic elements in soils of São Paulo State, Brazil. *J. Environ. Manag.* 221, 10–19. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.05.048>.

Nunes, S., Oliveira-Junior, L., Siqueira, J., Morton, D.C., Souza, C.M., 2020. Unmasking secondary vegetation dynamics in the Brazilian Amazon. *Environmental Research Letters* 15, 034057. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab76db>.

Osuri, A.M., Kasinathan, S., Siddhartha, M.K., Mudappa, D., Raman, T.S., 2019. Effects of restoration on tree communities and carbon storage in rainforest fragments of the Western Ghats, India. *Ecosphere* 10 (9), e02860. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2860>.

Pinheiro, C.R., Pereira, M.G., Azevedo, A.C., Van Huyssteen, C., Anjos, L.H.C., Fontana, A., Silva Neto, E.C., Vieira, J.N., Santos, T.G., 2021. Genesis and classification of carbonate soils in the State of Rio de Janeiro, Brazil. *J. S. Am. Earth Sci.* 108, 103183 <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103582>.

Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., ... & D.M.A., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530, 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>.

Powers, J.S., Marín-Spiotta, E., 2017. Ecosystem processes and biogeochemical cycles during secondary tropical Forest succession. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48 (1), 497–519. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022944>.

Primavesi, A. 2002. Manejo ecológico do solo: a agricultura em regiões tropicais. NBL Editora.

Pugh, T. A., Lindeskog, M., Smith, B., Poulter, B., Arneeth, A., Haverd, V., Calle, L. 2019. Role of forest regrowth in global carbon sink dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(10), 4382-4387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1810512116>.

Pütz, S., Groeneveld, J., Henle, K., Knogge, C., Martensen, A.C., Metz, M., et al., 2014. Long-term carbon loss in fragmented Neotropical forests. *Nat. Commun.* 5, 5037.

Putz, F.E, Zuidema, P.A., Synnott, T., Peña –Claros, M., Pinard, M.A., Sheil, D., Vanclay, J.K., Sist, P., Gourlet –Fleury, S., Griscom B., 2012. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: the attained and the attainable. *Conservation Letters*, 5: 296 -303.

Pyles, M.V., Prado-Junior, J.A., Magnago, L.F.S., Paula, A., Meira-Neto, J.A.A., 2018. Loss of biodiversity and shifts in aboveground biomass drivers in tropical rainforests with different disturbance histories. *Biodiversity and Conservation.* 27, 3215–3231. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1598-7>.

Quartucci, F., Gocke, M., Denich, M., de Moraes Gonçalves, J. L., & Amelung, W. 2023. Deep soil carbon loss offsets rapid aboveground carbon accumulation after reforestation. *For. Ecol. and Manage.* 548, 121403. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121403>.

R CORE TEAM, 2023. R: A Language And Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria URL <https://www.R-project.org/>.

Raij, B., van Andrade, J.C., Cantareia, H., Quaggio, J.A., 2001. Análise Química Para Avaliação da Fertilidade de Solos Tropicais. Instituto Agronomico, Campinas.

Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hitora, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142, 1141–1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>.

Ribeiro, M. C., Martensen, A. C., Metzger, J. P., Tabarelli, M., Scarano, F., & Fortin, M. J. 2011. The Brazilian Atlantic Forest: a shrinking biodiversity hotspot. *Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas*, 405-434.

Ribeiro, E.M., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B.A., Tabarelli, M., Leal, I.R., 2014. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *J. Appl. Ecol.* 52 (3), 611–620.

Ricklefs, R. E., He, F. 2016. Region effects influence local tree species diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(3), 674-679. <https://doi.org/10.1073/pnas.1523683113>.

Roder, L. R., Guerrini, I. A., Sivilsaca, D. C. L., Puglla, C. A. Y., De Moraes, F. G., Da Silva, J. P., Fonseca, R. C. B., Umbelino, M. T., James, J. N., Capra, G. F., Ganga, A. 2023. Atlantic rainforest natural regeneration in fragmented formations affected by increasing human disturbance. *J. Env Manage*, 325, 116521. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.116521>.

Rumpel, C., Kogel-Knabner, I., 2011. Deep soil organic matter—a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant Soil* 338, 143–158. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0391-5>.

Safar, N.V.H., Magnago, L.F.S., Schaefer, C.E.G.R., 2020. Resilience of lowland Atlantic forests in a highly fragmented landscape: Insights on the temporal scale of landscape restoration. *For. Ecol. Manage.* 470–471, 118183. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118183>.

Sierra, C. A., del Valle, J. I., Orrego, S. A., Moreno, F. H., Harmon, M. E., Zapata, M., Benjumea, J. F. (2007). Total carbon stocks in a tropical forest landscape of the Porce region, Colombia. *For. Ecol. Manage.* 243(2-3), 299-309. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.026>.

Silva, V.E., Nogueira, T.A.R., Abreu, C.H., He, Z., Buzetti, S., Laclau, J.P., Teixeira Filho, M.C.M., Grilli, E., Murgia, I., Capra, G.F., 2020. Influences of edaphoclimatic conditions on deep rooting and soil water availability in Brazilian Eucalyptus plantations. *For. Ecol. Manage.* 455, 117673. <https://10.1016/j.foreco.2019.117673>.

Siminski, A., Zambiasi, D.C., Santos, K.L., Fantini, A.C., 2021. Dynamics of natural regeneration: implications for landscape restoration in the Atlantic Forest, Brazil. *Front. For. Glob. Chang.* 4, 576908 <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.576908>.

Singh, J., Salaria, A., Kaul, A. 2015. Impact of soil compaction on soil physical properties and root growth: A review. *International Journal of Food, Agriculture and Veterinary Sciences*, 5(1), 23-32.

Soares, E., Ferreira, G.W., Oliveira, F.C., Teixeira, R.S., Silva, I., 2019. The Influence of the Rotation Length of Eucalypt Plantations on Soil Organic Matter Dynamics in Southern Brazil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 83, 1799–1808.

Soil Survey Staff, 2014. *Keys to Soil Taxonomy*, twelfth ed. USDA-Natural Resources Conservation Service, Washington.

Souza, C.R., Maia, V.A., de Aguiar-Campos, N., Santos, A.B.M., Rodrigues, A.F., Farrapo, C.L., Gianasi, F.M., de Paula, G.G.P., Fagundes, N.C.A., Silva, W.B., Santos, R.M., 2021. Long-term ecological trends of small secondary forests of the atlantic forest hotspot: A 30-year study case. *Forest Ecology and Management* 489, 119043.

Spracklen, D. V., Righelato, R. 2014. Tropical montane forests are a larger than expected global carbon store. *Biogeosciences*, 11(10), 2741-2754. <https://doi.org/10.5194/bg-11-2741-2014>, 2014.

Shimamoto, C.Y., Botosso, P.C., Marques, M.C.M., 2014. How much carbon is sequestered during the restoration of tropical forests? Estimates from tree species in the brazilian Atlantic forest. *For. Ecol. Manag.* 329, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.002>.

Sullivan, M. J., Talbot, J., Lewis, S. L., Phillips, O. L., Qie, L., Begne, S. K., ... & Zemagho, L. 2017. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. *Scientific reports*, 7(1), 39102.

Suzuki, S. N., Tsunoda, T., Nishimura, N., Morimoto, J., & Suzuki, J. I. (2019). Dead wood offsets the reduced live wood carbon stock in forests over 50 years after a stand-replacing wind disturbance. *For. Ecol. Manage*, 432, 94-101. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.054>

Tavankar, F., Latterini, F., Nikooy, M., Venanzi, R., Naghdi, R., Picchio, R., 2021. Influence of forest management and silvicultural treatments on abundance of snags and tree cavities in mountain mixed beech forests. *Environments* 8, 55.

Vicente, L. C., Gama-Rodrigues, E. F., Gama-Rodrigues, A. C. 2016. Soil carbon stocks of Ultisols under different land use in the Atlantic rainforest zone of Brazil. *Geoderma Regional*, 7(3), 330-337. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2016.06.003>.

Verly, O. M., Leite, R. V., da Silva Tavares-Junior, I., da Rocha, S. J. S. S., Leite, H. G., Gleriani, J. M., Jacovine, L. A. G. 2023. Atlantic Forest woody carbon stock estimation for different successional stages using Sentinel-2 data. *Ecological Indicators*, 146, 109870. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.109870>.

Villa, P. M., Martins, S. V., Rodrigues, A. C., Safar, N. V. H., Bonilla, M. A. C., Ali, A. 2019. Testing species abundance distribution models in tropical forest successions: implications for fine-scale passive restoration. *Ecological Engineering*, 135, 28-35. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.05.015>.

Vieira, S.A., Alves, L.F., Duarte-Neto, P.J., Martins, S.C., Veiga, L.G., Scaranello, M.A., Picollo, M.C., Camargo, P.B., do Carmo, J.B., Neto, E.S., Santos, F.A.M., Joly, C.A., Martinelli, L.A., 2011. Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above-and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. *Ecol. Evol.* 1 (3), 421–434.

Xu, L., Shi, Y., Fang, H., Zhou, G., Xu, X., Zhou, Y., Tao, J., Ji, B., Xu, J., Li, C., Chen, L., 2018. Vegetation carbon stocks driven by canopy density and forest age in subtropical forest ecosystems. *Sci. Total Environ.* 631–632, 619–626. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.080>.

Wang, W., Ling, Q., Zu, Y., Su, D., An, J., Wang, H., Zheng, G., Sun, W., Chen, X., 2011b. Changes in soil organic carbon, nitrogen, pH and bulk density with the development of larch (*Larix gmelinii*) plantations in China. *Global Change Biol.* 17, 2657e2676.

Wijesekara, H., Bolan, N. S., Thangavel, R., Seshadri, B., Surapaneni, A., Saint, C., Vithanage, M. 2017. The impact of biosolids application on organic carbon and carbon dioxide fluxes in soil. *Chemosphere*, 189, 565-573. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.09.090>.

Yguel, B., Pioniot, C., Mirabel, A., Dourdain, A., Hérault, B., Gourlet-Fleury, S., Fontaine, C. (2019). Beyond species richness and biomass: Impact of selective logging and silvicultural treatments on the functional composition of a neotropical forest. *For. Ecol. Manage.* 433, 528-534. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.022>.

Yu, M., Wang, Y., Jiang, J., Wang, C., Zhou, G., Yan, J. 2019. Soil organic carbon stabilization in the three subtropical forests: importance of clay and metal oxides. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 124(10), 2976-2990. <https://doi.org/10.1029/2018JG004995>.

Zanini, A.M., Mayrinck, R.C., Vieira, S.A., Camargo, P.B., Rodrigues, R.R., 2021. The effect of ecological restoration methods on carbon stocks in the Brazilian Atlantic Forest. *For. Ecol. Manage.* 481 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118734>.

Zanini, K.J., Bergamin, R.S., Machado, R.E., Pillar, V.D., Muller, S.C., 2014. Atlantic rain forest recovery: successional drivers of floristic and structural patterns of secondary forest in southern Brazil. *J. Veg. Sci.* 25, 056–1068. <https://doi.org/10.1111/jvs.12162>.

Zapfack, L., Weladji, R. B., Djomo, C. C., Nyako, M. C., Nasang, J. M., Tagnang, N. M., Mbobda, R. B. T. (2020). Biodiversity and carbon sequestration potential in two types of tropical rainforest, Cameroon. *Acta oecologica*, 105, 103562. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103562>.

### CAPÍTULO 3

## DINÂMICA DE ESTOQUE DE CARBONO EM FRAGMENTOS DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DE MATA ATLÂNTICA COM DIFERENTES HISTÓRICOS DE PERTURBAÇÃO

**Resumo:** As florestas desempenham um papel fundamental na oferta de serviços ecossistêmicos globais. A Mata Atlântica brasileira (BAF) enfrentou uma devastação considerável, com processos de fragmentação que ameaçam sua sustentabilidade a longo prazo. Nosso estudo teve como objetivo analisar a dinâmica do estoque de carbono em diferentes reservatórios em fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual de Mata Atlântica, ao longo de uma antroposequência caracterizada por históricos decrescentes de perturbação humana: secundária (SF) > perturbada (DF) > floresta tardia (LF). Utilizamos dados de 18 parcelas (3,6 ha), distribuídas ao longo do gradiente de perturbação (quatro na SF, oito na DF, seis parcelas na LF), monitoradas em dois inventários (2017 e 2022), para avaliar as mudanças no estoque de carbono em árvores vivas, serapilheira, madeira morta, carbono total, e carbono orgânico do solo até um metro de profundidade, além de recrutamento e perda de carbono. Observamos mudanças significativas no estoque de carbono das árvores vivas ( $63,3 \text{ Mg ha}^{-1}$  em 2017 para  $75,2 \text{ Mg ha}^{-1}$  em 2022) e no solo ( $121,4 \text{ Mg ha}^{-1}$  em 2017 para  $136,5 \text{ Mg ha}^{-1}$  em 2022) na Floresta Secundária. A dinâmica anual do carbono nas árvores foi mais acentuada na Floresta Secundária, devido ao crescimento e recrutamento de carbono ( $1,0 \text{ Mg ha}^{-1}$ ). As maiores perdas de carbono foram registradas na Floresta Tardia ( $0,85 \text{ Mg ha ano}^{-1}$ ) e na Floresta Perturbada ( $0,65 \pm \text{ Mg ha ano}^{-1}$ ). A Floresta Secundária destacou-se no estoque de carbono total, com aumento significativo ( $p < 0.05$ ) de  $27.3 \text{ Mg ha}^{-1}$ . Ao comparar as mudanças no carbono total entre 2017 e 2022, observamos um aumento de  $11,6 \text{ Mg ha}^{-1}$ . Em outras palavras, a BAF atuou como um sumidouro de carbono, retirando-o da atmosfera e armazenando-o nos tecidos lenhosos. Esses resultados podem indicar uma tendência semelhante em outras florestas similares que sofreram perturbações recentes. Os fragmentos de BAF, amplamente distribuídos no hotspot da Mata Atlântica, emergem como importantes sumidouros de carbono, ressaltando seu papel vital na conservação dos serviços ecossistêmicos regionais e na mitigação das mudanças climáticas.

**Palavra-chave:** floresta secundária, reservatórios de carbono, recrutamento.

### 3.1 INTRODUÇÃO

Os ecossistemas florestais desempenham um papel vital no ciclo global do carbono terrestre, com funções essenciais na regulação do  $\text{CO}_2$  atmosférico (Chaudhury *et al.*, 2022). O carbono derivado das florestas representa a principal reserva terrestre, sendo responsável por mais de 75% do carbono terrestre acima do solo (Houghton, 2007). Além disso, os solos em ambientes florestais são reconhecidos como extensos reservatórios de carbono, apresentando uma capacidade quase três

vezes maior do que a biomassa acima do solo e aproximadamente o dobro do que está presente na atmosfera (IPCC, 2019; Zanini *et al.*, 2021).

Num contexto mais amplo, as florestas tropicais apresentam um significativo potencial na mitigação das mudanças climáticas (Bargali *et al.*, 2015). Esses ecossistemas conseguem capturar carbono de maneira mais rápida e armazenar uma quantidade superior quando comparados a florestas temperadas e boreais (Sullivan *et al.*, 2017). Notavelmente, as florestas tropicais armazenam cerca de 68% dos estoques globais de carbono florestal, dos quais 45-55% estão na forma de biomassa vegetal, e os 10-30% restantes residem no solo (Swamy *et al.*, 2023).

As Florestas tropicais de Mata Atlântica brasileira (MAF) são amplamente reconhecidas como um dos principais hotspots de biodiversidade do mundo (Pompeu *et al.*, 2023), destacando-se como uma prioridade global para a conservação. A MAF enfrenta diversos desafios, incluindo desmatamento, degradação, mudanças recentes no uso da terra (Ribeiro *et al.*, 2009) e abandono de terras em toda a região. Esses elementos contribuem para a formação de um mosaico complexo de estágios sucessionais (Rosa *et al.*, 2021). A extensão da Mata Atlântica no Brasil, coberta por vegetação nativa, abrange 27,3%, englobando tanto florestas primárias quanto secundárias (Mapbiomas, 2020).

Esse remanescente é predominantemente constituído por pequenos fragmentos florestais, com dimensões de até 50 hectares (Scarano; Ceotto, 2015), circundados por áreas antropizadas, como pastagens e terras agrícolas (Joly *et al.*, 2014). A fragmentação exerce impactos tanto qualitativos quanto quantitativos na estrutura florestal, devido ao isolamento, à perda de habitat e aos efeitos de borda (Pfeifer *et al.*, 2017), resultando em uma paisagem altamente heterogênea nesse bioma (Cirne-Silva *et al.*, 2020). A intensa influência humana na BAF resultou na perda significativa de biodiversidade e na redução das reservas de carbono (Lima *et al.*, 2020), o que pode impactar a capacidade dessas florestas como sumidouros de carbono.

Devido ao aumento da extensão da MAF que passaram por algum tipo de perturbação (Souza *et al.*, 2021), os estudos sobre estoques de carbono florestal têm se destacado como um componente crucial na recente literatura e em diversas iniciativas públicas e privadas (Souza *et al.*, 2023). Isso inclui acordos internacionais e o mercado voluntário de carbono, reconhecendo a significativa contribuição da

Floresta Atlântica como sumidouro de carbono, desempenhando um papel essencial na mitigação das mudanças climáticas (Bomfim *et al.*, 2022).

Nesse contexto, é necessário não apenas dispor de dados sobre os estoques de carbono, mas também obter estimativas sobre como esses estoques evoluem ao longo do tempo, compreendendo a dinâmica do armazenamento de carbono (Souza *et al.*, 2021; Mantovani *et al.*, 2024). No caso da Mata Atlântica, diversas indagações ecológicas surgem em relação a essas florestas, especialmente no que se refere ao seu papel nos estoques de carbono (considerando aqui o carbono armazenado nos tecidos lenhosos em um momento específico) e na absorção de carbono (compreendida como a variação nos estoques de carbono ao longo do tempo) (Van Der Sande *et al.*, 2017).

As mudanças nos estoques de carbono na biomassa de árvores vivas ao longo de um determinado período, após o abandono de cultura agrícola e pecuária, resultam da combinação do crescimento das árvores existentes, juntamente com o recrutamento de novos indivíduos, menos a taxa de mortalidade (Van Breugel *et al.*, 2006). As características do estabelecimento, crescimento, mortalidade e longevidade das árvores variam conforme a espécie e o estágio da sucessão florestal, exercendo influência na dinâmica do carbono (Mascaro *et al.*, 2011). Além disso, o potencial das florestas tropicais para remover carbono da atmosfera e armazená-lo eficientemente está condicionado à produtividade primária líquida, à alocação de carbono nos reservatórios de plantas vivas (folha, galho, caule, raiz) e ao tempo de residência do carbono em organismos vivos e reservatórios mortos (como serrapilheira, detritos lenhosos mortos, carbono orgânico do solo, entre outros).

No solo as mudanças do estoque de carbono ao longo do tempo permanecem pouco compreendidas (Mantovani *et al.*, 2024). Contudo, a capacidade do solo em armazenar carbono orgânico (SOC) é estimada pela diferença entre a taxa de entrada de carbono (origem na vegetação e raízes) e a taxa de saída (emissão de CO<sub>2</sub> para a atmosfera). As taxas de acumulação de carbono no solo ao longo do tempo demonstram variações associadas à idade (tempo após o abandono), topografia (Cardinael *et al.*, 2017), clima (Muñoz-Rojas *et al.*, 2017), tipo de solo (Zhao *et al.*, 2006), profundidade das amostras do solo (Li *et al.*, 2017), composição mineralógica (Dwivedi *et al.*, 2017), biota do solo (Komarov *et al.*, 2017), histórico de uso da terra (Li *et al.*, 2017) e suas interações, todos influenciando a quantidade total de SOC no perfil do solo.

Uma limitação relevante para compreendermos como as florestas se recuperam após o abandono de atividades humanas é a restrição temporal nos estudos, em comparação com o período mais extenso em que esse processo geralmente ocorre, muitas vezes abrangendo décadas. As incertezas nas taxas de crescimento de florestas secundárias representam lacunas críticas de dados que limitam nossa compreensão do papel das florestas tropicais como fontes e sumidouros de dióxido de carbono atmosférico (Asner, 2011).

Além disso, para uma compreensão mais completa da dinâmica do carbono, é essencial incluir os reservatórios de carbono da madeira morta e da serrapilheira (Yang *et al.*, 2019). A madeira morta desempenha um papel significativo como fonte de detritos após perturbações, contribuindo para a estrutura e função dos ecossistemas florestais (Eaton *et al.*, 2006). Com uma taxa de decomposição lenta, ela pode perdurar por décadas ou mesmo séculos, estabelecendo-se como um reservatório de carbono de longo prazo (Yang *et al.*, 2019). De acordo com a pesquisa de PAN *et al.* (2011) a madeira morta compõe cerca de 8% dos estoques globais de carbono florestal, variando conforme as espécies de árvores e o tipo de floresta (Campbell *et al.*, 2019). Entretanto, essas variações frequentemente não são consideradas nas estimativas de estoques de carbono do ecossistema, resultando em um conhecimento limitado sobre o impacto da dinâmica do carbono da madeira morta no equilíbrio do carbono do ecossistema (Amiro *et al.*, 2010).

Estudos que foquem a dinâmica de carbono nos diferentes reservatórios na Mata Atlântica são limitados. A maioria estuda a dinâmica do estoque de carbono da biomassa viva (Shimamoto *et al.*, 2014; Rocha *et al.*, 2020; Bordin *et al.*, 2023), enquanto que outros relatam apenas a dinâmica do carbono das árvores vivas e do solo (Souza *et al.*, 2023). Portanto, compreender a dinâmica do armazenamento de carbono nos diferentes tipos de reservatórios durante o processo de sucessão florestal é crucial para avaliar a dinâmica completa do carbono no ecossistema (Aryal *et al.*, 2014). Além disso, reforça a relação ecológica entre atributos relacionados ao carbono florestal e outros atributos relevantes para a conservação, como a diversidade taxonômica, funcional e filogenética, aspectos que também podem ser considerados em políticas de conservação ganha-ganha (Walker *et al.*, 2021).

Essa abordagem contribuirá para aprimorar a conservação dos serviços ecossistêmicos na região, especialmente diante das alterações climáticas (Joly *et al.*, 2014; Scarano; Ceotto, 2015; Silva *et al.*, 2020). Além disso, O entendimento das

florestas no hotspot Mata Atlântica pode servir como base para a compreensão de padrões futuros em outras florestas tropicais, mesmo aquelas mais conservadas, mas que apresentam tendências de redução em sua cobertura (Spracklen; Righelato, 2013).

Neste estudo, analisamos a dinâmica de estoque de carbono nos diferentes tipos de reservatórios em fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual de Mata Atlântica com diferentes históricos de perturbação (ação antrópica). Foram investigadas as seguintes questões de pesquisa: (i) a variação nos estoques de carbono ocorre de maneira uniforme ao longo dos reservatórios de C com a redução do gradiente de perturbação?; (ii) de que forma o recrutamento e a mortalidade de árvores influenciam a dinâmica do carbono durante a sucessão florestal?; (iii) a intensidade prévia do uso da terra impacta a acumulação de carbono no solo na floresta após práticas agrícolas de corte e queima? Com base nas perguntas de pesquisa, foram testadas as seguintes hipóteses: (i) os estoques de carbono apresentam variações distintas entre os reservatórios durante a sucessão florestal; (ii) as mudanças nos estoques de carbono devido ao crescimento, recrutamento e mortalidade das árvores são proporcionalmente maiores nos estágios iniciais da sucessão florestal em comparação aos estágios mais avançados; e (iii) os estoques de carbono na biomassa viva se recuperam de forma mais acelerada do que os estoques de carbono no solo durante a sucessão florestal.

## 3.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 3.2.1 Área de estudo

As áreas de estudo compreendem as Fazendas experimentais Edgardia e Lageado (22°47'30" 22°50'S e 48°26'15" 48°22'30"W, 600 m de altitude) em Botucatu, estado de São Paulo, Sudeste do Brasil (Figura 1). O clima da região é Cfa, segundo a classificação de Köppen, tropical com invernos secos e verões quentes e chuvosos, com 1.495 mm de precipitação e 23 °C de temperatura média anual (Alvares *et al.*, 2013).

Originalmente, todas as áreas estudadas eram cobertas pela Mata Atlântica Semidecídua (Roder *et al.*, 2023). O solo foi classificado nas Ordens de Latossolos e Argissolos (Soil Survey Pessôal 2014). Esses solos apresentam horizonte mineral

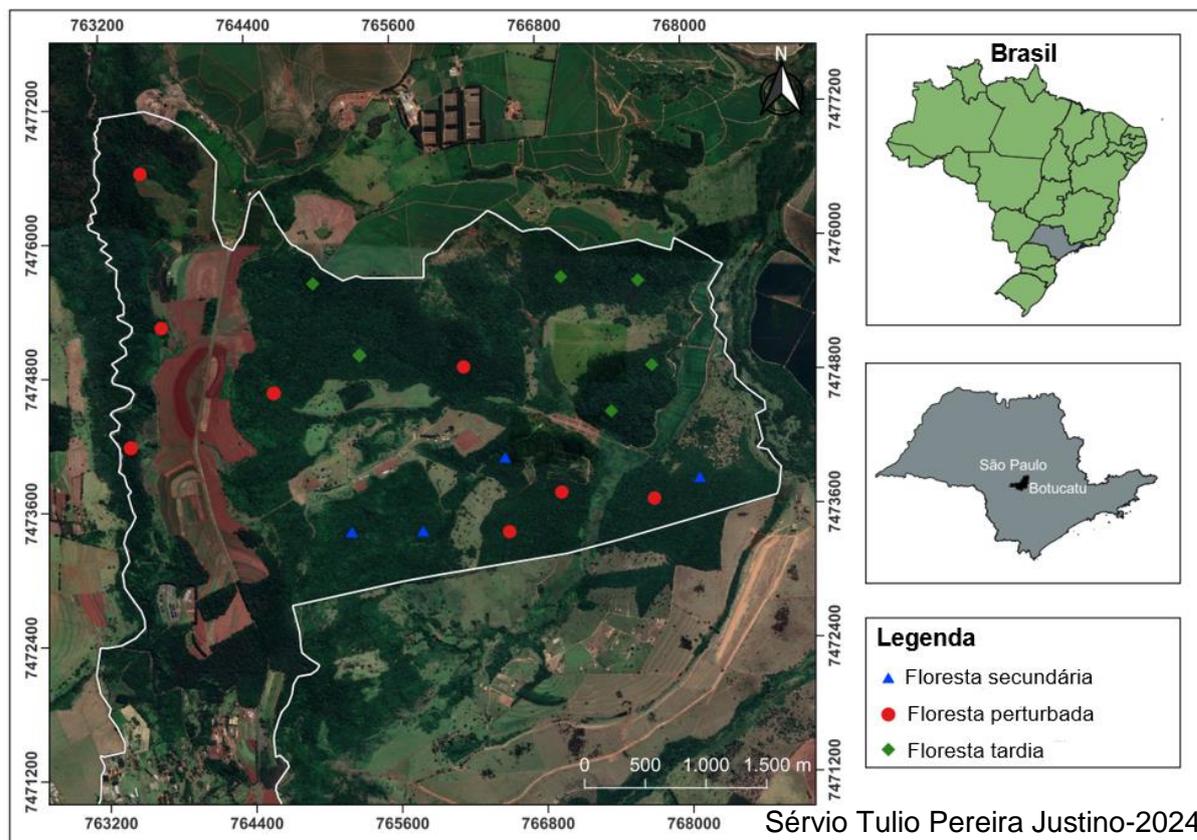
profundo óxico ou argílico, respectivamente, com variações na profundidade do perfil de acordo com a sua morfologia. De forma geral, esses solos são altamente lixiviados, o que os torna ácidos e com baixa fertilidade em termos de nutrientes, conforme evidenciado por Nogueira *et al.* (2018).

### 3.2.2 Delineamento experimental

Ao longo dos últimos séculos, a região das fazendas (EL) tem sido impactada por diversos tipos de manejo, tanto em períodos passados quanto no presente, sendo também influenciada por eventos históricos desde os tempos da colonização portuguesa. Esses acontecimentos resultaram na fragmentação da vegetação em áreas distintas, cada uma caracterizada por variações na fisiologia, composição da flora, espécies e associações florísticas. O estudo conduzido por Jorge e Sartori (2002) e Roder *et al.* (2023) categorizou os fragmentos em sete formações distintas. Para este estudo, foram examinados três desses fragmentos, cobrindo uma extensão total de 938 hectares (Fig. 1). A escolha destes fragmentos foi fundamentada nas notáveis discrepâncias observadas no grau de interferência humana (detalhes podem ser vistos abaixo).

Os três fragmentos de Mata Atlântica Brasileira (BAF) examinados, apresentados em uma escala decrescente de interferência humana (ou ascendente de naturalidade), são os seguintes, conforme descrito por Jorge e Sartori (2002) e Roder *et al.* (2023): **Floresta Secundária (SF)** foi intensamente perturbada por atividades antrópicas até cerca de 30 anos atrás, quando foi finalmente abandonada após ser usada primariamente como pastagem e agricultura. **Floresta Perturbada (DF)**: sofreu fortes impactos pela atividade humana até 30-40 anos atrás, especialmente por meio de intensa intervenção antrópica com exploração seletiva de espécies arbóreas (*Aspidosperma polyneuron*). **Floresta Tardia (LF)**: caracterizada por apresentar cobertura vegetal quase nativa com mais de 80 anos, e a perturbação humana é considerada praticamente ausente, uma vez que o fragmento está localizado em áreas de difícil acesso.

**Figura 1 – Local de estudo e distribuição das parcelas ao longo do gradiente de perturbação humana**



Estabelecemos dezoito parcelas permanentes de 2000 m<sup>2</sup> cada, com dimensões de 20 x 100 m, totalizando 3,6 hectares de área amostral, em 2017. Essas parcelas foram distribuídas em um delineamento inteiramente casualizado (DIC), ao longo do gradiente de perturbação em três níveis principais: quatro na Floresta Secundária (SF), oito na Floresta perturbada (DF) e seis na Floresta tardia (LF).

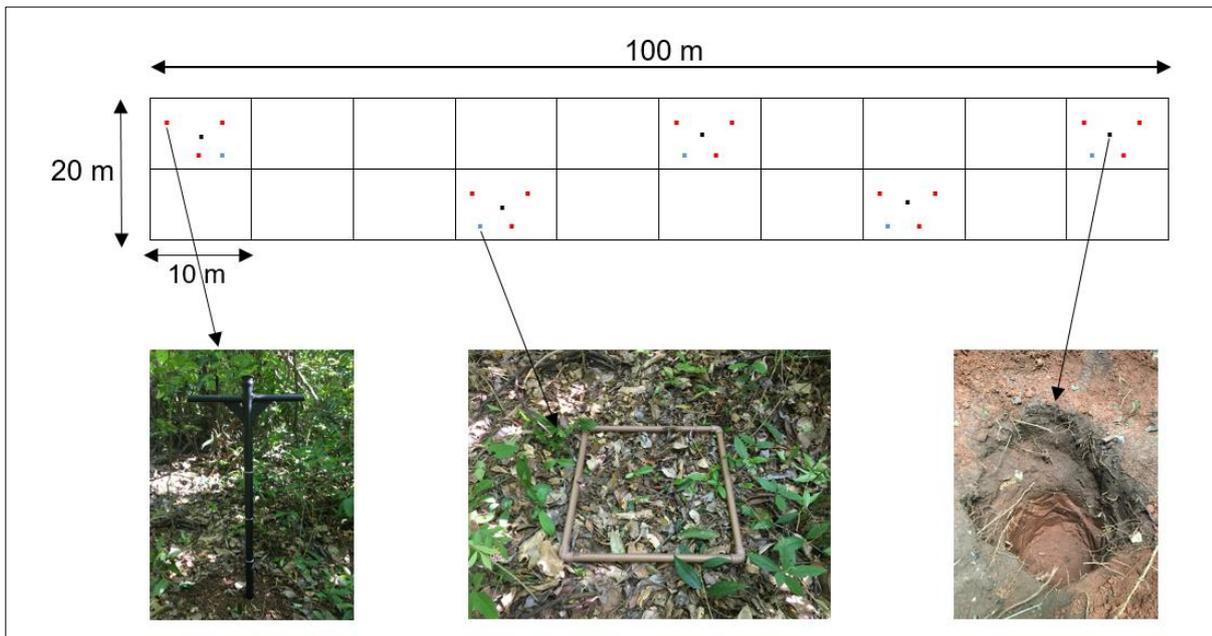
### 3.2.3 Coleta de dados

No primeiro inventário em 2017 (Sivisaca, 2020; Silva, 2018) foram incluídos na amostragem todos os indivíduos arbóreos de cada parcela com diâmetro à altura do peito (1,30 m do solo) igual ou > 5 cm. Em seguida, medimos o DAP e altura de cada indivíduo amostrado e o identificamos em nível de espécie seguindo o APG IV (APG - Angiosperm Phylogeny Group, 2016) para famílias e o REFLORA (Flora do Brasil, 2020) para padronização de nomenclatura. A identificação botânica foi realizada em campo ou em laboratório, comparando material vegetal com material já

coletado em herbários da região. Adotamos o método de inclusão por árvore (Souza *et al.*, 2021a, 2021b) para tratar de indivíduos com mais de um fuste, em que o indivíduo é incluído quando o DAP equivalente (raiz da soma dos quadrados dos diâmetros) atende ao critério de inclusão. Em seguida, retornamos às parcelas permanentes em 2022 para mensurar novamente os indivíduos vivos, amostrar os indivíduos que atendiam aos critérios de inclusão na faixa (recrutas) e contar os indivíduos mortos ou ausentes foram contabilizados como caules mortos.

Além disso, em cada parcela, realizou-se a contagem e medição dos indivíduos mortos em pé e caídos com DAP  $\geq 5$  cm durante o primeiro e o segundo inventário. Dentro de cada parcela, os reservatórios de serapilheira foram amostrados utilizando uma moldura quadrada de dimensões 50 x 50 cm em cinco pontos aleatórios, tanto no primeiro quanto no segundo inventário (Figura 2).

**Figura 2 – Delineamento Experimental da Parcela. Os pontos em vermelho indicam a coleta de solos em diferentes profundidades com o auxílio do trado manual, os pontos em azul representam a coleta de amostras da serapilheira, enquanto os pontos em preto marcam a abertura da trincheira para a coleta dos anéis de densidade do solo**



Sérvio Tulio Pereira Justino- 2024

Também coletamos informações de densidade aparente do solo e amostras do solo em cada parcela. Durante o primeiro inventário coletamos 25 amostras compostas de solo por parcela. Cada amostra composta, proveniente de três amostras simples, foi retirada com auxílio de um trado manual em cinco profundidades

(0-20 cm; 20-40 cm; 40-60 cm; 60-80 cm; 80-100 cm), com cinco repetições semelhantes dentro da parcela. Ao final da coleta foram obtidas 90 amostras compostas de cada uma das profundidades entre as 18 parcelas, totalizando 450 amostras de solo. Esse mesmo procedimento foi realizado no segundo inventário (2022), onde foram coletadas 450 amostras compostas nas 18 parcelas permanentes. Também coletamos amostras de solos indeformadas (anel de aço inoxidável de 25 cm<sup>3</sup>) em cada camada, nos dois inventários.

### 3.2.4 Dinâmica do estoque de carbono das árvores vivas e recrutadas

Obtivemos 4 variáveis respostas das árvores vivas a partir dos dados do inventário nos dois anos de coleta (2017 e 2022) para cada unidade amostral: estoque de carbono (Mg ha<sup>-1</sup>), Incremento periódico anual (Mg ha ano<sup>-1</sup>), Incremento Líquido (Mg ha ano<sup>-1</sup>), perda de carbono (Mg ha ano<sup>-1</sup>). Os estoques de carbono foram determinados através da medição da biomassa lenhosa aérea (AGWB - Mg ha<sup>-1</sup>), sendo convertidos subsequentemente em estoque de carbono mediante a multiplicação por um fator de 0,47. A biomassa lenhosa aérea (AGWB) foi calculada utilizando a equação Eq (1) pantropical proposta por Chave et al. (2014):

$$AGWB = 0,0673(D^2 * H * WD)^{0,976} \quad (1)$$

AGWB, biomassa acima do solo da árvore (kg), D é diâmetro (cm), H é a altura da árvore (m) e WD é a densidade da madeira do tronco (g/cm<sup>3</sup>). A densidade da madeira foi obtida do banco de dados de Chave et al. (2006) que fornece dados de densidade de madeira para 2.456 espécies tropicais.

O incremento periódico anual (API), em carbono (Mg ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>) foi calculado conforme descrito na Eq. (2) (Djomo et al., 2011).

$$API = \frac{NI_i}{t} \quad (2)$$

Onde: API – incremento periódico anual, Mg ha<sup>-1</sup>;  $NI_i$  – incremento líquido, incluindo recrutamento, Mg ha<sup>-1</sup>; t – tempo, anos.

O incremento líquido (IL), em carbono ( $\text{Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ) foi calculado usando a seguinte Eq. (3), conforme proposto por De Rocha et al. (2020):

$$NI = (C_f - I) - C_i \quad (3)$$

Onde: NI – incremento líquido, em  $\text{Mg ha}^{-1}$ ;  $C_f$ – Carbono final, em  $\text{Mg ha}^{-1}$ ;  $C_i$ – Carbono inicial, em  $\text{Mg ha}^{-1}$ ;  $I$ – recrutamento de carbono, em  $\text{Mg ha}^{-1}$ .

A perda de carbono foi obtida pela quantificação do carbono dos indivíduos mortos e do decréscimo de sobreviventes. Os valores brutos de cada medida foram padronizados para hectare (ha) e para o período de 1 ano, com posterior correção, conforme Talbot et al. (2014), para compensar a possibilidade de recrutamentos não observados entre as medições (CIC 1). O recrutamento de carbono ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) foi obtido a partir da contagem dos indivíduos recrutados que atingiram  $\text{DAP} \geq 5$  cm nas medições de 2022.

### 3.2.5 Mudanças no estoque de carbono na madeira morta e serapilheira

Para as árvores mortas em pé, seguimos a mesma metodologia da biomassa das árvores vivas, onde foram medidos os indivíduos mortos no campo com  $\text{DAP} \geq 5$  cm. A biomassa morta foi calculada multiplicando o volume pela densidade da madeira, e para determinação do estoque de carbono, a biomassa morta foi multiplicada pelo teor de carbono (%), ambos considerando seu grau de decomposição, como em Vieira *et al.* (2011).

As amostras de serapilheira foram secas em estufa ( $65^\circ\text{C}$ ) até estabilização do peso. A biomassa seca (g) foi medida em balança com precisão de duas casas decimais. O valor foi ampliado para a área da parcela e calculada a média da parcela em cada tratamento. Em seguida, as amostras foram moídas em moinho e peneiradas em malha de 0,250 mm. Uma subamostra de 100 mg foi enviada ao Laboratório de solos da Universidade Estadual Paulista (UNES/FCA) e teor de carbono (%) foi determinado por combustão a seco usando um CHN analisador. Após calcular o teor de carbono (%) e biomassa, esses valores foram multiplicados para determinar o estoque de carbono ( $\text{Mg C ha}^{-1}$ ).

As mudanças do estoque de carbono tanto na madeira morta como na serapilheira foram obtidas a partir da diferença entre os dois levantamentos.

### 3.2.6 Dinâmica de carbono no solo

Após a coleta, as amostras de solo foram secas ao ar, peneiradas e moídas de acordo com procedimentos oficiais brasileiros (Raij *et al.*, 2001). Em seguida, uma subamostra de 100 mg proveniente de cada amostra foi enviada ao laboratório de solos da Universidade Estadual Paulista. O teor de carbono (%) de cada subamostra foi determinado por combustão a seco usando um CHN analisador. Também coletamos amostras de solos indeformadas (anel de aço inoxidável de 25 cm<sup>3</sup>) em cada camada. As amostras foram secas em estufa a 105 °C por 72 horas e, em seguida, o peso seco foi determinado e a densidade aparente foi então calculada. Posteriormente, o estoque de carbono do solo foi calculado pela Eq (4) da seguinte forma (Guo; Gifford, 2002):

$$SOC = HD * BD * SOC\% * 100 \quad (4)$$

Onde: SOC = estoque de carbono orgânico do solo, em Mg/ha; SOC% = teor de carbono do solo na camada investigada; BD = densidade aparente do solo, em g cm<sup>-3</sup>; HD = profundidade da camada, em cm.

A partir do levantamento de SOC de 2017 e 2022, foi calculado o ganho e perda de carbono pela diferença contabilizada entre os dois anos, além de determinar o ganho ou perda de carbono nas diferentes profundidades (0-20 cm, 20-40 cm, 40-60 cm, 60-80 cm, 80-100 cm).

### 3.2.7 Análise estatística

Para avaliar as mudanças nos estoques, incluindo árvores vivas, árvores mortas, serapilheira, carbono orgânico do solo (SOC total) e carbono total, entre os anos de amostragem de 2017 a 2022, empregou-se o teste t pareado. Em relação às diferenças dos valores médios de carbono em cada profundidade, essas foram avaliadas utilizando o teste t pareado. Quando a distribuição dos dados não permitia

a aplicação desse teste paramétrico, recorreu-se ao teste não paramétrico de Wilcoxon. Em casos nos quais a normalidade não foi atingida, optou-se pela aplicação de transformações logarítmicas ou da raiz quadrada dos dados, conforme necessário para atender aos pressupostos estatísticos.

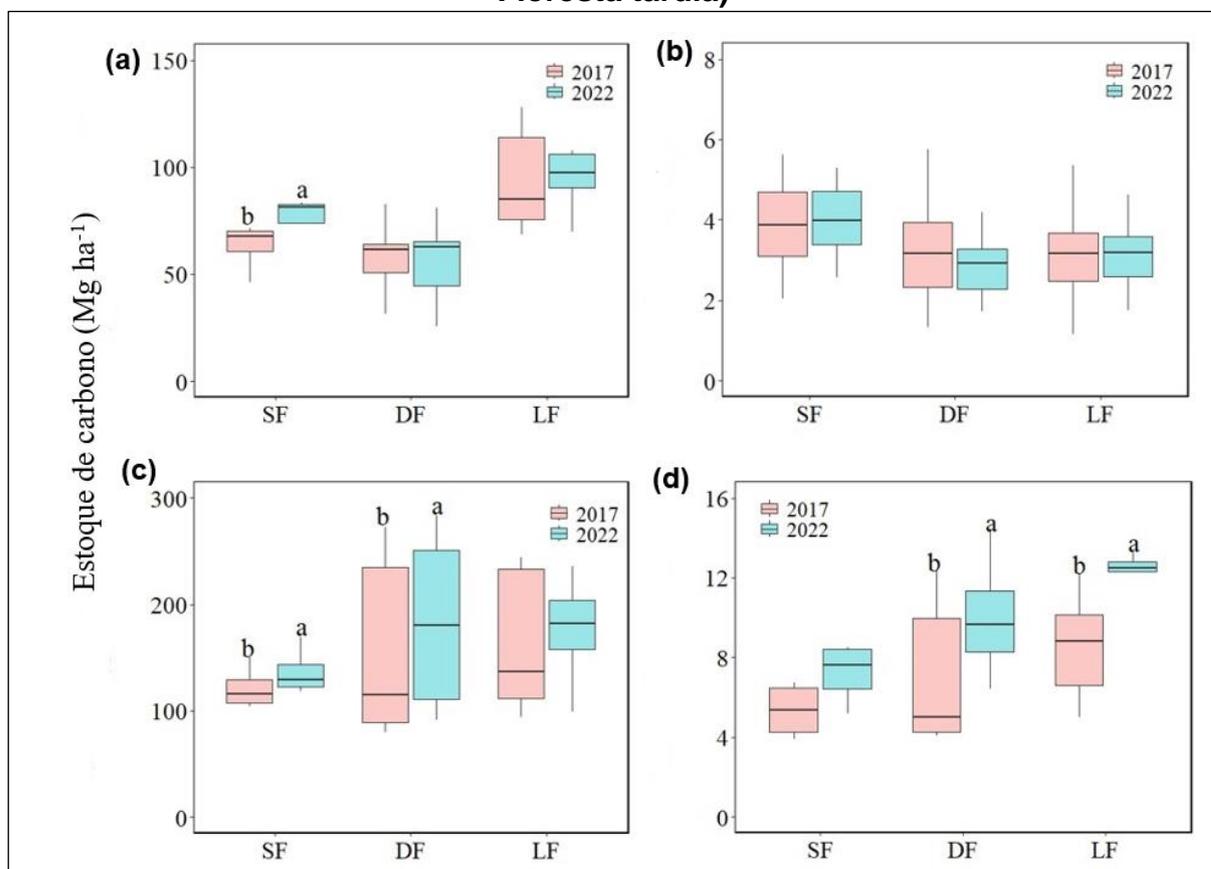
Os dados referentes ao Incremento periódico anual, Incremento líquido, recrutamento e perda de carbono, bem como o estoque de carbono por classe diamétrica, foram submetidos a testes de Levene e Shapiro-Wilk para avaliar e validar a normalidade das distribuições. Após a confirmação de que todos os pressupostos foram atendidos, a análise de variância (ANOVA) foi aplicada, considerando um nível de significância de  $p < 0,05$ . Quando foram identificadas diferenças estatisticamente significativas, o teste post-hoc de Tukey, com  $p < 0,05$ , foi empregado para realizar comparações múltiplas. Por fim, procedemos à seleção das 10 espécies que apresentaram os maiores estoques de carbono no primeiro inventário. Em seguida, avaliamos a variação desses estoques ao longo do gradiente de perturbação nos dois inventários, com o intuito de analisar os efeitos desse fator. Todas as análises foram conduzidas utilizando o software R (R Development Core Team, 2023).

### 3.3 RESULTADOS

#### 3.3.1 Mudanças no estoque de carbono

Os estoques de carbono mostraram variações ao longo dos períodos de amostragem em diferentes reservatórios (Figura 3). O carbono nas árvores vivas na floresta secundária aumentou significativamente de  $63,3 \pm 5,0 \text{ Mg ha}^{-1}$  (2017) para  $75,2 \pm 6,1 \text{ Mg ha}^{-1}$  (2022). No entanto, o carbono na serapilheira não apresentou mudanças significativas em nenhuma das formações florestais investigadas. O estoque de carbono na madeira morta aumentou significativamente na floresta perturbada e na floresta tardia. Em relação ao carbono no solo, houve uma diminuição significativa na floresta tardia, com uma queda de  $14,5 \text{ Mg C ha}$ , enquanto na floresta secundária houve um aumento significativo, aumentando de  $121,4 + 8,9 \text{ Mg C ha}^{-1}$  (2017) para  $136,5 \pm 10,1 \text{ Mg C ha}^{-1}$  (2022).

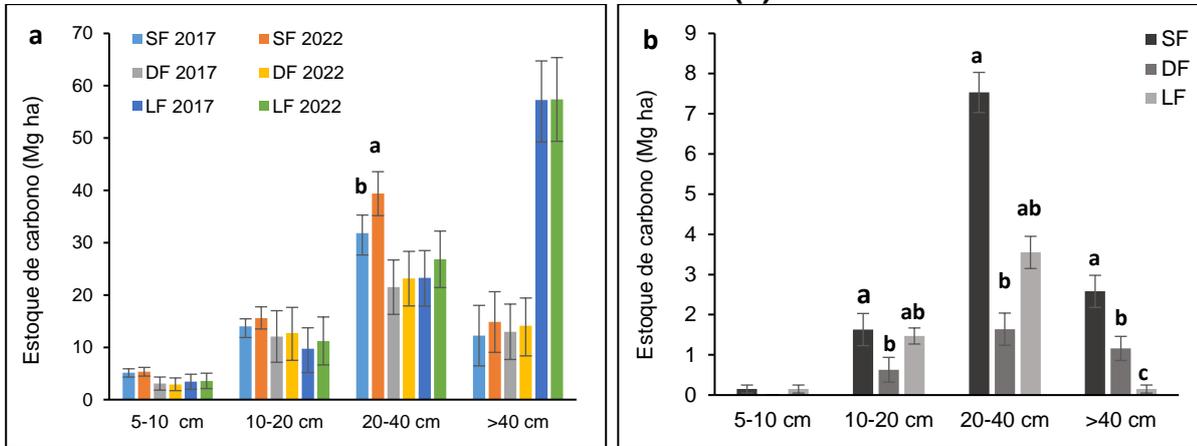
**Figura 3 – Mudanças do estoque de carbono nos diferentes reservatórios: árvores vivas (a), árvores mortas (b), serapilheira (c) e solo (d) nas formações florestais investigadas (SF= floresta secundária; DF= floresta perturbada; LF: Floresta tardia)**



Médias no box-plot com letras diferentes mostram diferenças significativas entre dois anos de medição ( $\alpha = 0.05$ ).

Em relação às mudanças no estoque de carbono por classes diamétricas (Figura 4), apenas a classe de 20-40 cm na floresta secundária apresentou uma mudança significativa ( $p < 0.05$ ), aumentando de  $31,8 \pm 5,2 \text{ Mg ha}^{-1}$  (em 2017) para  $39,4 \pm 5,1 \text{ Mg ha}^{-1}$  (em 2022). O incremento líquido de carbono na classe de 5-10 cm não demonstrou diferença significativa; entretanto, as demais classes mostraram variações estatisticamente significantes, com destaque para a floresta secundária, que registrou valores mais elevados de  $1,6 \pm 0,3 \text{ Mg ha}^{-1}$ ,  $7,5 \pm 1,2 \text{ Mg ha}^{-1}$  e  $2,6 \pm 0,4 \text{ Mg ha}^{-1}$ , respectivamente.

**Figura 4 – Mudanças no estoque de carbono durante dois anos de medição (a) e diferenças no incremento líquido entre as formações florestais investigadas (SF= Floresta secundária; DF= Floresta perturbada; LF: Floresta tardia) por classe diamétrica (b)**

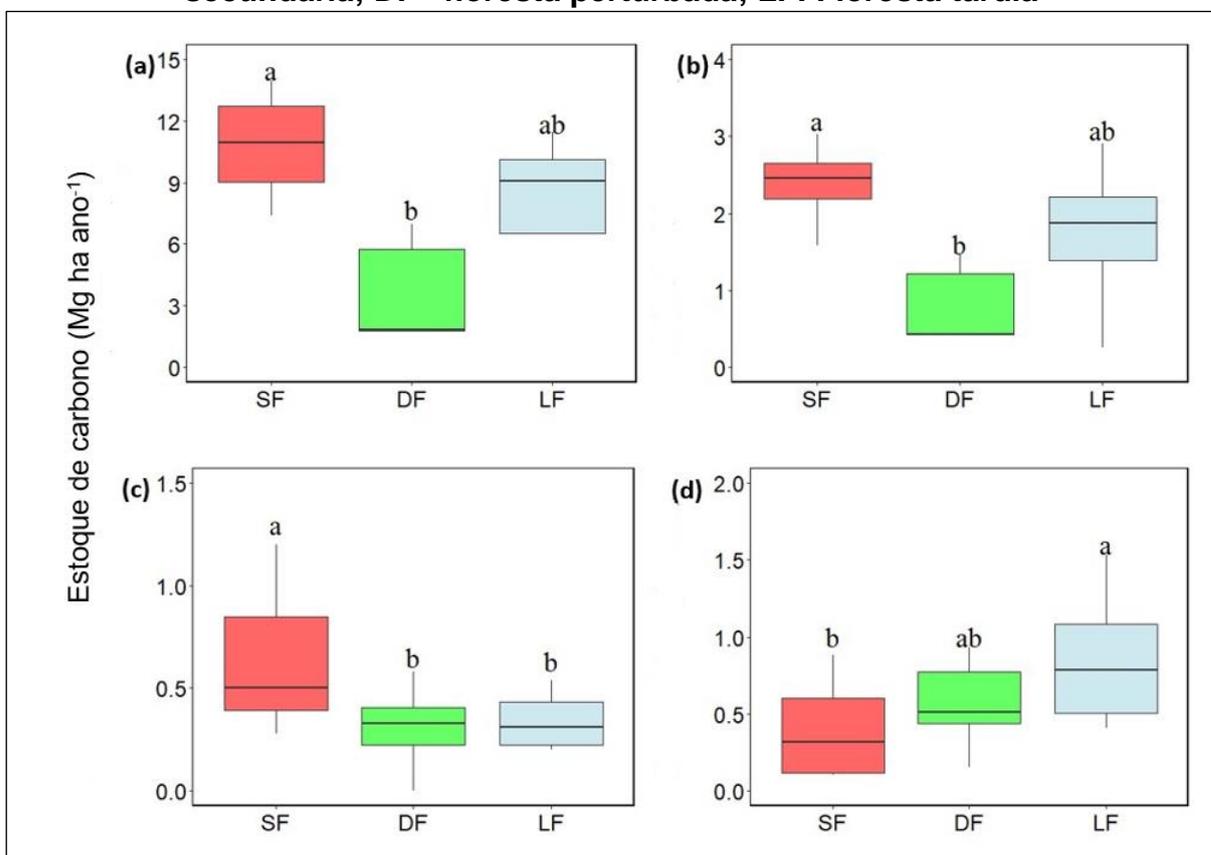


Médias na barra com letras diferentes mostram diferenças significativas entre dois anos de medição ( $\alpha = 0.05$ ). Letras distintas nas barras indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) com base em comparações pós-hoc do teste de diferença significativa de Tukey. Barras verticais representam  $\pm$  erro padrão.

### 3.3.2 Taxas de Incremento, recrutamento e Perda de carbono

O Incremento Líquido (IL) e o Incremento Periódico Anual (API) apresentaram diferenças significativas ( $p < 0,05$ ), sendo mais elevados na floresta secundária, com  $10,8 \pm 1.3 \text{ Mg C ha}^{-1}$  e  $2,4 \pm 0.3 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ , respectivamente (Figura 5). Por outro lado, a floresta perturbada registrou valores inferiores de IL e API, com  $2,2 \pm 0.6 \text{ Mg ha}^{-1}$  e  $0,5 \pm 0,2 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ . Quanto ao recrutamento de carbono, a floresta secundária também se destacou, exibindo um estoque de carbono mais significativo, com  $1.0 \pm 0.3 \text{ Mg ha}^{-1}$ , o que difere da floresta perturbada ( $0,3 \pm 0,0 \text{ Mg ha}^{-1}$ ) e da floresta tardia ( $0,3 \pm 0.0 \text{ Mg ha}^{-1}$ ). A perda de carbono foi mais acentuada na floresta tardia ( $0,85 \pm 0,2 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ) e na floresta perturbada ( $0,65 \pm 0,1 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ).

**Figura 5 – Box-plots mostrando diferenças nas taxas de Incremento liquido de carbono (a), incremento Periódico anual (b), recrutamento (c) e perda de carbono (d) entre as formações florestais investigadas (SF= floresta secundária; DF= floresta perturbada; LF: Floresta tardia**



\*Letras distintas nas médias indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) com base em comparações pós-hoc do teste de diferença significativa de Tukey.

Em relação às variações nos estoques de carbono em diferentes profundidades do solo ao longo dos cinco anos, observaram-se poucas mudanças significativas (Tabela 1). Na floresta secundária, registrou-se um aumento significativo ( $p < 0,05$ ) apenas na camada de 60-80 cm, sendo que nas demais camadas, as alterações foram estatisticamente não significativas. Na floresta perturbada, nenhuma das camadas apresentou mudanças significativas. Por outro lado, na floresta tardia, verificou-se uma diminuição significativa nas camadas de 0–20 cm, 20-40 cm e um aumento na camada de 60-80 cm.

**Tabela 1 – Mudanças no estoque de carbono do solo em diferentes profundidades nas formações florestais (LF = floresta tardia; DF = floresta perturbada; SF = floresta secundária)**

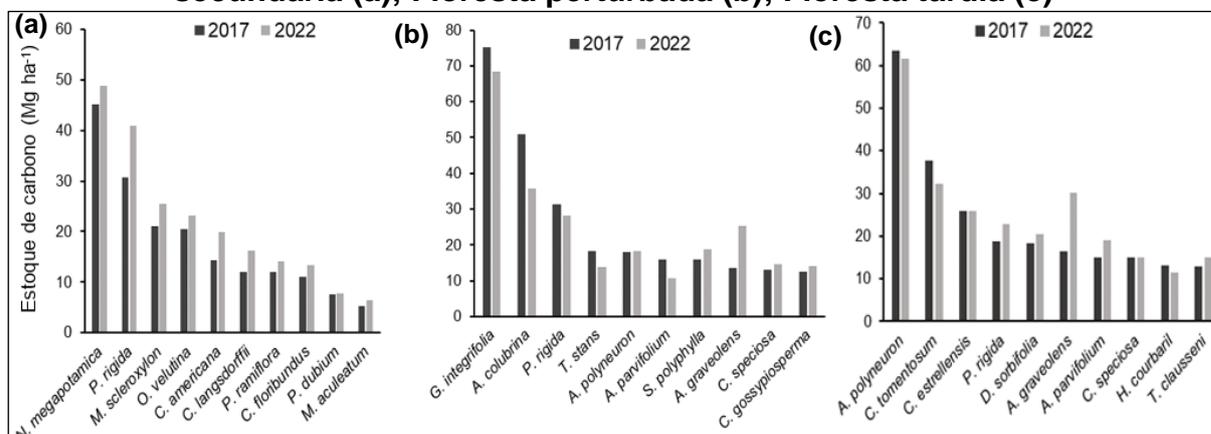
Profundidade	SF		DF		LF	
	2017	2022	2017	2022	2017	2022
0-20 cm	37,9a	33,8a	55,8a	60,8a	59,5a	45,0b
20 - 40 cm	32,1a	32,6a	45,0a	46,1a	44,7a	30,7b
40 - 60 cm	26,1a	27,2a	37,7a	34,7a	31,6a	33,9a
60 -80 cm	17,6b	27,6a	32,4a	28,5a	27,4b	38,0a
80 - 100 cm	16,2a	20,3a	23,1a	19,6a	28,0a	29,0a
<b>Total</b>	<b>121,4b</b>	<b>136,5a</b>	<b>181,1a</b>	<b>182,4a</b>	<b>191,2a</b>	<b>176,6b</b>

Médias com letras diferentes mostram diferenças significativas entre dois anos de medição ( $\alpha = 0.05$ ).

### 3.3.3 Estoque de carbono nas espécies arbóreas

A análise do estoque de carbono por espécie revelou variações ao longo do gradiente de perturbação, onde cada nível apresentou um grupo de espécies com valores mais altos, sem repetições nos demais níveis (Figura 6). Na floresta secundária, as 10 espécies com maior estoque de carbono em 2017 aumentaram seu estoque em 2022, com destaque para *Parapiptadenia rígida* (aumento de 10,3 Mg ha) e *Cordia americana* (aumento de 5,6 Mg/ha). Na floresta perturbada, das 10 espécies de maior estoque em 2017, apenas 5 aumentaram em 2022, sendo *Astronium graveolens* a mais notável com 11,0 Mg ha<sup>-1</sup> a mais, enquanto 5 espécies diminuíram, com *Anadenanthera colubrina* tendo a maior redução (15,2 Mg ha<sup>-1</sup>). Na floresta tardia, 4 espécies aumentaram seus estoques, com *A. graveolens* destacando-se (aumento de 13,7 Mg ha<sup>-1</sup>), 4 tiveram diminuições, porém não significativas, e 2 mantiveram estoque estável.

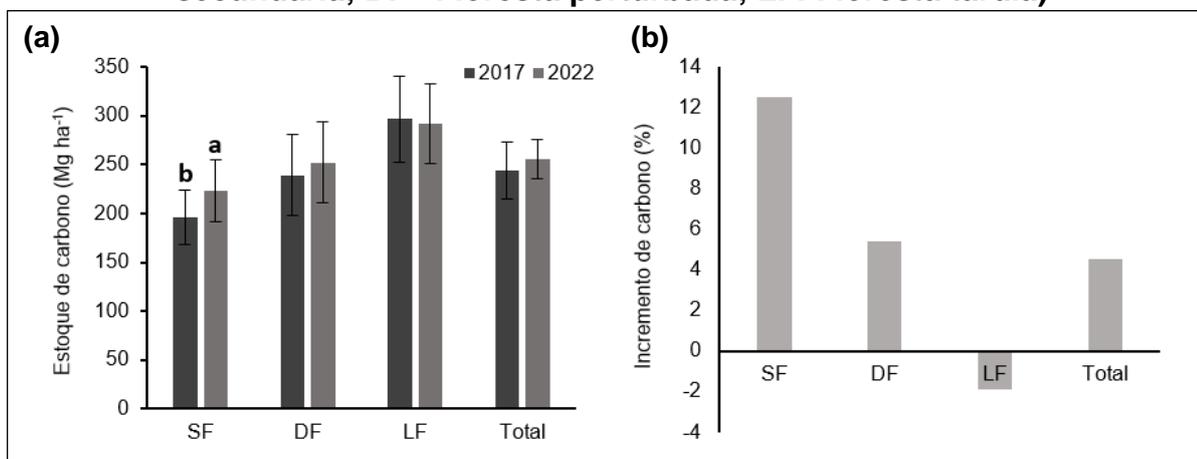
**Figura 6 – Estoque de carbono (Mg ha<sup>-1</sup>) nos dois inventários para as 10 espécies com maior estoque no primeiro inventário ao longo do gradiente de perturbação humana nas formações florestais investigadas: Floresta secundária (a); Floresta perturbada (b); Floresta tardia (c)**



### 3.3.4 Dinâmica do armazenamento do carbono total

No geral, observou-se que apenas a floresta secundária (Figura 7a) apresentou um aumento significativo ( $p < 0.05$ ) no estoque de carbono ao longo dos cinco anos, passando de  $195,6 \pm 20,3$  Mg ha<sup>-1</sup> em 2017 para  $222,9 \pm 22,2$  Mg ha<sup>-1</sup> em 2022, refletindo um notável acréscimo de 12,5% (Figura 7b). Por outro lado, a floresta perturbada não demonstrou um aumento estatisticamente significativo, porém, observou-se um acréscimo considerável de 13 Mg ha<sup>-1</sup>, sinalizando um incremento de 5,6% no conteúdo de carbono. A floresta tardia diminuiu em  $5,4 \pm 1,2$  Mg ha<sup>-1</sup> (uma redução de 1,9%), embora sem significância estatística. Ao comparar o carbono total entre os anos de 2017 e 2022, houve um aumento de  $11,6 \pm 2,7$  Mg ha<sup>-1</sup>, correspondendo a um acréscimo de 4,6% (Figura 5).

**Figura 7 – Mudanças no estoque de carbono (a) e incremento de carbono em porcentagem (b) nas formações florestais investigadas (SF= Floresta secundária; DF= Floresta perturbada; LF: Floresta tardia)**



Letras distintas nas barras indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) entre dois anos de medição ( $\alpha = 0.05$ ). Barras verticais representam  $\pm$  erro padrão.

### 3.4 DISCUSSÃO

#### 3.4.1 Mudanças no estoque de carbono

Os nossos resultados demonstram que a floresta secundária pode ser caracterizada como florestas em fase de crescimento, uma vez que o recrutamento e o crescimento das árvores vivas foram elevados, o que influenciou no aumento significativo do estoque de carbono acima do solo. O aumento do estoque de carbono em florestas secundárias (Figura 3a) é devido principalmente à rápida colonização e crescimento das espécies pioneiras (Swinfield *et al.*, 2016). À medida que as espécies pioneiras colonizam essas áreas, elas contribuem significativamente para o acúmulo de biomassa e, portanto, de carbono (Orihuela-Belmonte *et al.*, 2013). Estudos têm demonstrado que a expansão das espécies de rápido crescimento pode ser responsável por grande parte do aumento do estoque de carbono em florestas secundárias (Chazdon *et al.*, 2007; Aryal *et al.*, 2014). Com o tempo, à medida que essas espécies pioneiras cedem espaço para espécies de crescimento mais lento, o processo de acumulação de carbono continua, porém de maneira lenta.

O baixo aumento do acúmulo de carbono em Floresta tardia (Figura 3a) é atribuído à diminuição gradual do crescimento das árvores e à taxa relativamente constante de mortalidade das árvores em relação à biomassa viva. Embora Florestas

tardias acumulem estoques de carbono mais significativos, a taxa de acúmulo diminui com o tempo. Em geral, o diâmetro à altura do peito (DAP) das árvores aumenta ao longo do processo de sucessão, porém, as taxas de crescimento diminuem à medida que a comunidade envelhece. Florestas mais antigas tendem a apresentar árvores de maior porte (Zanini *et al.*, 2014; Bordin *et al.*, 2021) com crescimento mais lento e maior densidade de madeira (Shimamoto *et al.*, 2014), como documentado previamente (Rozendaal *et al.*, 2019; Safar *et al.*, 2020). É importante observar que outros fatores, não abordados neste estudo, podem influenciar os estoques de carbono, especialmente em escalas espaciais menores. Isso inclui características do solo (Capellesso *et al.*, 2020), a composição da copa das árvores e a altitude (Xu *et al.*, 2018).

A floresta tardia e a floresta perturbada demonstraram um aumento significativo ( $p < 0,05$ ) no estoque de carbono na madeira morta ao longo de um período de 5 anos (Figura 3c). Esse resultado era esperado, considerando o avanço sucessional da floresta, o qual está associado ao aumento da mortalidade das árvores devido à senescência (Gough *et al.*, 2016). No entanto, é importante ressaltar que outros fatores, como distúrbios de origem humana ou eventos climáticos extremos, como chuvas intensas (Harmon *et al.*, 2004), secas severas (Barba *et al.*, 2016) e o fenômeno El Niño (Clark *et al.*, 2004), também podem contribuir para o aumento da mortalidade das árvores (Vilanova *et al.*, 2019).

No caso da floresta perturbada, observou-se um aumento significativo ( $p < 0,05$ ) no estoque de carbono na madeira morta (Figura 3d). Fatores bióticos, como a infestação de cipós, emergem como uma característica central que influencia o desenvolvimento das florestas perturbadas (Godoy-Veiga *et al.*, 2018). A competição das lianas por recursos como luz, água, nutrientes e o estresse mecânico adicional nos galhos exercem impactos substanciais no desenvolvimento e na regeneração de certas espécies arbóreas (Laurance *et al.*, 2014). Na realidade, níveis mais elevados de infestação de cipós nas copas das árvores estão associados a um aumento na taxa de mortalidade das árvores e a taxas de crescimento mais reduzidas (Ingwell *et al.*, 2010). Ao reduzir a sobrevivência e o crescimento das árvores, as lianas impõem restrições ao balanço líquido de carbono, ou seja, à diferença entre ganhos e perdas de carbono, nas florestas tropicais (Godoy-Veiga *et al.*, 2018).

O equilíbrio do fluxo de carbono no solo revelou-se positivo tanto na floresta secundária como na floresta perturbada, sugerindo que as entradas de carbono

provenientes da decomposição da necromassa (incluindo folhas, caules e raízes) para o solo mineral superam as saídas resultantes da respiração microbiana do carbono já armazenado nesse compartimento. Em contraste, na floresta tardia, foi observada uma diminuição no estoque de carbono no solo, apontando para um desequilíbrio entre as entradas e saídas de carbono nesse ambiente.

Notavelmente, apenas a floresta secundária registrou um aumento significativo no estoque de carbono no solo, o que pode ser atribuído principalmente a um processo notável de recuperação na ciclagem de carbono durante os primeiros 30 anos de sucessão secundária (Poorter *et al.*, 2016). Posteriormente, os níveis se estabilizaram, aproximando-se daqueles observados nas florestas primárias (Teixeira *et al.*, 2020). A capacidade de recuperação das funções do solo ligadas à atividade microbiana, em comparação com a diversidade da vegetação na superfície, sugere uma resiliência diferenciada dos solos em relação à vegetação (Winbourne *et al.*, 2018). Além disso, a interação entre as funções da vegetação e do solo desempenha um papel crucial na sucessão secundária, com a rápida restauração das funções do solo nos estágios iniciais auxiliando na melhoria das condições edáficas, como a disponibilidade de água, nutrientes e matéria orgânica, criando um ambiente favorável para a germinação e crescimento de novas espécies, incluindo aquelas típicas de florestas primárias (Qiu *et al.*, 2018). A maioria dos estudos observou um aumento geral na matéria orgânica do solo (MOS) e no carbono do solo durante a formação de florestas secundárias, realçando a importância desse processo na restauração ecológica (Robinson *et al.*, 2015; Hall *et al.*, 2017).

### 3.4.2 Taxas de incremento, recrutamento e perda de carbono

Em nosso estudo, observamos que a taxa de incremento líquido e o incremento periódico anual (Figura 4a) foram mais elevados na floresta secundária e diminuiu com o gradiente de perturbação, o que está em consonância com achados em outros estudos (Chazdon *et al.*, 2007). Essa redução gradual no crescimento das árvores e uma taxa relativamente constante de mortalidade proporcional à biomassa viva resultaram em uma diminuição no acúmulo líquido de carbono à medida que a floresta envelhece (Willig; Scheiner, 2011). A mudança média líquida nos estoques de carbono permanece positiva em todas as fases da sucessão florestal, mas declina com a diminuição do gradiente de perturbação, atingindo valores próximos a zero nas

florestas maduras. Esse padrão sugere que as florestas secundárias tropicais desempenham um papel crucial como sumidouros de dióxido de carbono atmosférico por muitos anos (Pan *et al.*, 2011).

Na floresta perturbada (Figura 5), foram registrados valores mais baixos de IL (Incremento Líquido) e API (Incremento Periódico Anual), e essa redução pode ser principalmente atribuída ao impacto da exploração seletiva de madeira na estrutura da copa. Esse impacto se estende para além das árvores maiores que foram retiradas, causando danos às árvores ao redor (Milodowski *et al.*, 2021). Como resultado, formas de vida nativas não arbóreas, principalmente lianas, podem colonizar essas áreas abertas e inibir a regeneração natural de espécies arbóreas (Liebsch *et al.*, 2021), o que, por sua vez, resulta em uma redução na área basal e no estoque de carbono nas florestas sujeitas à exploração. Nas Florestas Atlânticas sazonais, é bem documentado que fragmentos que sofreram historicamente múltiplas perturbações de origem humana, incluindo exploração seletiva de madeira, enfrentam um aumento na proliferação de espécies de lianas nativas (César *et al.*, 2017). O excesso de lianas tem um impacto negativo na produtividade das copas das árvores (César *et al.*, 2017; Riutta *et al.*, 2018), influenciando assim a estrutura das florestas.

O recrutamento de carbono foi mais significativo ( $p < 0.05$ ) na floresta secundária, enquanto apresentou valores menores na floresta perturbada e na floresta tardia (Figura 5c). A abertura do dossel é notadamente elevada em Florestas secundárias, o que proporciona condições favoráveis para um recrutamento contínuo de espécies pioneiras (Velázquez; Wiegand, 2020). Em florestas mais antigas, teoricamente, a morte de árvores de grande porte pode diminuir a limitação de luz no sub-bosque da floresta (Van Der Sande *et al.*, 2017), possivelmente estimulando uma maior regeneração. No entanto, não detectamos nenhum pulso no recrutamento após a mortalidade de árvores grandes em nossas parcelas de estudo. A morte de árvores grandes também pode levar à morte de mudas e árvores pequenas no sub-bosque (Mcdowell *et al.*, 2018), limitando potencialmente o recrutamento futuro.

Em contrapartida, observamos que a perda de carbono aumentou ( $p < 0.05$ ) progressivamente à medida que o nível de perturbação diminuiu (Figura 5d). A perda de carbono resultou principalmente da mortalidade de árvores de grande diâmetro, um padrão que também é observado em outras florestas tropicais em todo o mundo (Poorter *et al.*, 2017). Nas florestas mais antigas, a probabilidade de competição entre

as árvores e o risco de mortalidade também aumentam, o que resulta em perdas mais substanciais de biomassa e estoque de carbono (Rozendaal; Chazdon, 2015).

### 3.4.3 Mudanças no estoque de carbono por profundidade

Os estoques de Carbono Orgânico do Solo (SOC) em nosso estudo mostraram variações relativamente insignificantes entre diferentes profundidades (Tabela 1), o que sugere uma maior estabilidade do SOC em comparação com o carbono presente na biomassa acima do solo. A manutenção da consistência dos conteúdos de SOC em várias camadas do solo pode ser atribuída a processos que ocorrem de forma relativamente lenta, devido à incorporação gradual de carbono no solo (Gamboa *et al.*, 2008). Por exemplo, estudo conduzido por Jones *et al.* (2016) em um local de restauração em uma floresta tropical no Panamá revelou que o estoque de carbono subterrâneo demorou cerca de 40 anos para ser plenamente recuperado. Da mesma forma, Nogueira *et al.* (2011) não observaram diferenças substanciais nos níveis de carbono subterrâneo entre os diversos métodos empregados na restauração de uma área de Mata Atlântica, tanto 13 quanto 10 anos após a implementação, respectivamente.

Observamos uma diminuição significativa no estoque de carbono nas camadas de 0-20 e 20-40 cm na floresta tardia, o que pode ser atribuído a possíveis diferenças nas épocas de coleta de dados. Em um estudo recente conduzido por Mantovani *et al.* (2024), examinou-se a variação no estoque de carbono em uma Floresta Estacional Semidecídua da Mata Atlântica em estágio sucessional tardio. Este estudo destacou uma variabilidade sazonal e uma heterogeneidade espacial no perfil do solo. Durante a estação chuvosa, foram observadas concentrações mais elevadas de carbono no solo nas camadas superficiais, enquanto na estação seca, houve uma diminuição nas concentrações nas camadas mais profundas. Além disso, existem vários fatores de controle que influenciam a quantidade total de Carbono Orgânico do Solo (SOC) no perfil do solo, incluindo topografia (Cardinael *et al.*, 2017), clima (Muñoz-Rojas *et al.*, 2017), tipo de solo (Zhao *et al.*, 2006), profundidade de amostragem do solo, composição mineralógica (Dwivedi *et al.*, 2017), biota do solo (Komarov *et al.*, 2017), uso da terra e práticas de manejo (Li *et al.*, 2017). A interação entre esses fatores também desempenha um papel crucial na determinação da quantidade total de SOC presente no perfil do solo.

#### 3.4.4 Estoque de carbono por espécie

Identificamos um padrão de concentração de estoque de carbono em algumas espécies que costumam ser dominantes em faixas específicas do gradiente de perturbação (Figura 6), apresentando baixos estoques nas demais áreas ou até mesmo estando ausentes nesses locais. Na floresta secundária, observamos um aumento nos níveis de carbono em todas as 10 espécies analisadas. Esse fenômeno pode ser explicado pelo fato de que as espécies de crescimento rápido, características de estágios iniciais de sucessão (pioneiras), têm a capacidade de capturar carbono de forma mais eficaz em comparação com as espécies encontradas na Floresta tardia. Nesta última, a maioria das espécies pertence ao grupo de vida longa (não pioneiras), que mantém o carbono retido no sistema florestal por períodos substanciais (Redondo-Brenes; Montagnini, 2006). Esse padrão de crescimento está em conformidade com as expectativas para diferentes grupos sucessionais (Baker *et al.*, 2003).

#### 3.4.5 Dinâmica do carbono total

No estoque de carbono total a floresta secundária destacou-se com aumento significativo ( $p < 0.05$ ) de 27,3 Mg ha no período avaliado com ganhos de carbono maiores que perdas, atuando como sumidouro de carbono (Figura 7a). As florestas secundárias tropicais desempenham um papel vital no ciclo global do carbono (Pan *et al.*, 2011). Com base no entendimento atual da dinâmica de sucessão, ocorre um rápido acúmulo inicial de biomassa viva nos estágios iniciais, impulsionado pelo crescimento acelerado das espécies sucessionais iniciais (Chazdon *et al.*, 2007). Isso se reflete tanto acima do solo quanto no solo, onde a matéria orgânica proveniente de plantas mortas e resíduos enriquece o carbono do solo. Esses estudos ressaltam o papel crucial desses ecossistemas na mitigação das mudanças climáticas e na restauração da biodiversidade (Poorter *et al.*, 2016).

As florestas secundárias em estágio inicial desempenham um papel significativo no sequestro de carbono, embora muitas vezes sejam subestimadas ao mapear as reservas (Nunes *et al.*, 2020). A inclusão desses sumidouros é crucial para compreender a distribuição espacial e sucessional do carbono, fornecendo insights sobre os padrões de expansão das florestas secundárias. Embora os níveis de

carbono observados nessas áreas sejam inicialmente baixos, a capacidade de aumentar essas reservas para os patamares encontrados em fragmentos mais maduros destaca a importância de preservar essas formações. A análise espacial do carbono armazenado em diferentes estágios sucessionais é fundamental para embasar decisões relacionadas à conservação florestal e ao planejamento de medidas de proteção.

A floresta tardia, em comparação com floresta secundária, geralmente apresenta uma dinâmica de estoque de carbono que resulta em um ganho mais lento, tanto acima do solo quanto no solo. Essa diferença é influenciada por vários fatores. Primeiramente, nas florestas maduras, o equilíbrio entre o crescimento e a mortalidade das árvores tende a ser mais estável, o que significa que o ganho líquido de carbono acima do solo é relativamente constante ao longo do tempo (Shimamoto *et al.*, 2014). À medida que as árvores atingem seu tamanho máximo, o crescimento acima do solo desacelera, limitando a capacidade de acumular carbono adicional na biomassa arbórea (Luyssaert *et al.*, 2008). Além disso, florestas maduras frequentemente alocam uma proporção significativa do carbono para componentes da floresta como raízes e estruturas lenhosas, em detrimento do crescimento da biomassa acima do solo. No que diz respeito ao carbono no solo, embora as florestas maduras possam abrigar estoques significativos de carbono no solo devido à decomposição da matéria orgânica acumulada ao longo do tempo, o ganho líquido de carbono no solo tende a ser limitado (Segura *et al.*, 2020)

Considerando apenas os anos de 2017 e 2022, independentemente dos tratamentos aplicados, houve um aumento considerável de 11,6 Mg ha no estoque de carbono. Essa observação sugere, de forma geral, que os fragmentos florestais funcionam como sumidouros de carbono, ou seja, eles estão absorvendo e retendo carbono atmosférico, contribuindo para a redução das concentrações de dióxido de carbono na atmosfera e desempenhando um papel positivo na mitigação das mudanças climáticas. Além disso, outros estudos realizados na Mata Atlântica também têm reforçado o papel desse ecossistema como um sumidouro de carbono. Pesquisas como as de Bordin *et al.* (2023) e Brancalion *et al.* (2016), destacaram consistentemente a capacidade da Mata Atlântica de capturar e armazenar carbono atmosférico, ressaltando a importância da conservação desse ecossistema na mitigação das mudanças climáticas. Esses estudos demonstram a relevância da Mata

Atlântica não apenas em termos de biodiversidade, mas também como uma aliada fundamental na redução das concentrações de dióxido de carbono na atmosfera.

### 3.5 CONCLUSÃO

Ao analisar a variação nos estoques de carbono ao longo dos reservatórios, observamos que a Floresta secundária não apenas apresentou mudanças significativas nos estoques de carbono nas árvores vivas, mas também exibiu alterações marcantes no solo. No contexto da sucessão florestal, a pesquisa destacou a influência crucial do recrutamento e da mortalidade de árvores na dinâmica do carbono. A Floresta secundária demonstrou taxas mais elevadas de recrutamento de carbono, incremento líquido e incremento periódico anual em comparação com a floresta tardia e perturbada. Esses resultados ressaltam a importância do estágio sucessional na capacidade do ecossistema de se adaptar e responder positivamente às mudanças ambientais, enfatizando seu papel como reservatório dinâmico de carbono.

Além disso, nossos resultados são de grande valia para políticas de restauração e gestão voltadas à conservação da região, como o “Pacto pela Mata Atlântica”, o Programa de Regularização Ambiental de propriedades rurais com déficit de vegetação de acordo com o Código Florestal. As tendências de longo prazo aqui observadas representam o caminho a ser seguido pelas comunidades vegetais restauradas e/ou fragmentos manejados para conservação na região, com garantia de proteção da biodiversidade e aumento do armazenamento de carbono por meio da dinâmica florestal. Além disso, mostra que mesmo em cenários de alterações climáticas com efeitos reconhecidos na dinâmica florestal estes pequenos fragmentos, se totalmente protegidos, podem desempenhar um papel importante para a manutenção dos serviços ecossistêmicos.

## REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A. *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- AMIRO, B. D. *et al.* Ecosystem Carbon Dioxide Fluxes after Disturbance in Forests of North America. **Journal of geophysical research**, v. 115, n. G4, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1029/2010jg001390>.
- ARYAL, D. R. *et al.* Carbon Stocks and Changes in Tropical Secondary Forests of Southern Mexico. **Agriculture, ecosystems & environment**, v. 195, p. 220–230, 2014.
- ASNER, G. P. Painting the world REDD: addressing scientific barriers to monitoring emissions from tropical forests. **Environmental research letters**, v. 6, n. 2, p. 021002, 2011.
- BAKER, T. R.; SWAINE, M. D.; BURSLEM, D. F. R. P. Variation in Tropical Forest Growth Rates: Combined Effects of Functional Group Composition and Resource Availability. **Perspectives in plant ecology, evolution and systematics**, v. 6, n. 1–2, p. 21–36, 2003.
- BARBA, J. *et al.* Strong Resilience of Soil Respiration Components to Drought-Induced Die-off Resulting in Forest Secondary Succession. **Oecologia**, v. 182, n. 1, p. 27–41, 2016.
- BARGALI, S. S. *et al.* Leaf litter decomposition and nutrient dynamics in four tree species of dry deciduous forest. **Tropical Ecology**, v. 56, n. 2, p. 191–200, 2015.
- BOMFIM, B.; PINAGÉ, E. R.; EMMERT, F.; KUEPPERS, L. M. Improving Sustainable Tropical Forest Management with Voluntary Carbon Markets. **Plant and soil**, v. 479, n. 1–2, p. 53–60, 2022.
- BORDIN, K. M. *et al.* Climate and Large-Sized Trees, but Not Diversity, Drive above-Ground Biomass in Subtropical Forests. **Forest ecology and management**, v. 490, n. 119126, p. 119126, 2021.
- BORDIN, K. M. *et al.* No Relationship between Biodiversity and Forest Carbon Sink across the Subtropical Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in ecology and conservation**, v. 21, n. 2, p. 112–120, 2023.
- BRANCALION, P. H. S. *et al.* Balancing Economic Costs and Ecological Outcomes of Passive and Active Restoration in Agricultural Landscapes: The Case of Brazil. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 856–867, 2016.
- CAMPBELL, J. L. *et al.* Estimating Uncertainty in the Volume and Carbon Storage of Downed Coarse Woody Debris. **Ecological applications: a publication of the Ecological Society of America**, v. 29, n. 2, p. e01844, 2019.

CAPELLESSO, E. S.; CEQUINEL, A.; MARQUES, R.; MARQUES, M. C. M. Temporal and Environmental Correlates of Carbon Stocks in a Regenerating Tropical Forest. **Applied vegetation science**, v. 23, n. 3, p. 353–362, 2020.

CARDINAEL, R. *et al.* Increased soil organic carbon stocks under agroforestry: A survey of six different sites in France. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 236, p. 243-255, 2017.

CÉSAR, R. G.; ROTHER, D. C.; BRANCALION, P. H. S. Early Response of Tree Seed Arrival after Liana Cutting in a Disturbed Tropical Forest. **Tropical conservation science**, v. 10, p. 194008291772358, 2017.

CHAUDHURY, G. *et al.* Stand Structure, Biomass and Carbon Stock along Disturbance Gradients in Differently Managed Tropical Forests of Assam, Northeast India. **Trees, forests and people**, v. 9, n. 100296, p. 100296, 2022.

CHAVE, J. *et al.* Regional and Phylogenetic Variation of Wood Density across 2456 Neotropical Tree Species. **Ecological applications: a publication of the Ecological Society of America**, v. 16, n. 6, p. 2356–2367, 2006.

CHAVE, J. *et al.* Improved Allometric Models to Estimate the Aboveground Biomass of Tropical Trees. **Global change biology**, v. 20, n. 10, p. 3177–3190, 2014.

CHAZDON, R. L. *et al.* Rates of Change in Tree Communities of Secondary Neotropical Forests Following Major Disturbances. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 362, n. 1478, p. 273–289, 2007.

CIRNE-SILVA, T. M. *et al.* Environmental heterogeneity caused by anthropogenic disturbance drives forest structure and dynamics in Brazilian Atlantic forest. **Journal of tropical forest science**, v. 32, n. 2, p. 125–135, 2020.

CLARK, D. B.; CASTRO, C. S.; ALVARADO, L. D. A.; READ, J. M. Quantifying Mortality of Tropical Rain Forest Trees Using High-spatial-resolution Satellite Data. **Ecology letters**, v. 7, n. 1, p. 52–59, 2004.

DE LIMA, R. A. F. *et al.* The Erosion of Biodiversity and Biomass in the Atlantic Forest Biodiversity Hotspot. **Nature communications**, v. 11, n. 1, p. 6347, 2020.

DE SOUZA, C. R. *et al.* Tropical Forests Structure and Diversity: A Comparison of Methodological Choices. **Methods in ecology and evolution**, v. 12, n. 10, p. 2017–2027, 2021.

DJOMO, A. N.; KNOHL, A.; GRAVENHORST, G. Estimations of Total Ecosystem Carbon Pools Distribution and Carbon Biomass Current Annual Increment of a Moist Tropical Forest. **Forest ecology and management**, v. 261, n. 8, p. 1448–1459, 2011.

DWIVEDI, D. *et al.* Mineral properties, microbes, transport, and plant-input profiles control vertical distribution and age of soil carbon stocks. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 107, p. 244-259, 2017.

EATON, J. M.; LAWRENCE, D. Woody Debris Stocks and Fluxes during Succession in a Dry Tropical Forest. **Forest ecology and management**, v. 232, n. 1–3, p. 46–55, 2006.

**Flora do Brasil**, 2020. em construção, 2022. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 20 dezembro 2023.

GAMBOA, A. M. *et al.* Nutrient Addition Differentially Affects Soil Carbon Sequestration in Secondary Tropical Dry Forests: Early- versus Late-Succession Stages. **Restoration ecology**, v. 18, n. 2, p. 252–260, 2010.

GODOY-VEIGA, M. *et al.* Shadows of the Edge Effects for Tropical Emergent Trees: The Impact of Lianas on the Growth of *Aspidosperma Polyneuron*. **Trees (Berlin, Germany: West)**, v. 32, n. 4, p. 1073–1082, 2018.

GOUGH, C. M.; CURTIS, P. S.; HARDIMAN, B. S.; SCHEUERMANN, C. M.; BOND-LAMBERTY, B. Disturbance, Complexity, and Succession of Net Ecosystem Production in North America's Temperate Deciduous Forests. **Ecosphere (Washington, D.C)**, v. 7, n. 6, p. e01375, 2016.

GUO, L. B.; GIFFORD, R. M. Soil Carbon Stocks and Land Use Change: A Meta Analysis: SOIL CARBON STOCKS and LAND USE CHANGE. **Global change biology**, v. 8, n. 4, p. 345–360, 2002.

HARMON, M. E.; FRANKLIN, J. F.; SWANSON, F. J.; SOLLINS, P.; GREGORY, S. V.; LATTIN, J. D.; ANDERSON, N. H.; CLINE, S. P.; AUMEN, N. G.; SEDELL, J. R.; LIENKAEMPER, G. W.; CROMACK, K., Jr; CUMMINS, K. W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Em: Advances in Ecological Research*. [s.l.] Elsevier, 2004. p. 59–234.

HOUGHTON, R. A. Balancing the Global Carbon Budget. **Annual review of earth and planetary sciences**, v. 35, n. 1, p. 313–347, 2007.

INGWELL, L. L. *et al.* The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Ecology*, v. 98, n. 4, p. 879-887, 2010.

**IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change**. 2019.

JOLY, C. A.; METZGER, J. P.; TABARELLI, M. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: Ecological Findings and Conservation Initiatives. **The new phytologist**, v. 204, n. 3, p. 459–473, 2014.

JONES, D. A.; O'HARA, K. L. The Influence of Preparation Method on Measured Carbon Fractions in Tree Tissues. **Tree physiology**, v. 36, n. 9, p. 1177–1189, 2016.

JORGE, L. A. B.; SARTORI, M. S. Uso do solo e análise temporal da ocorrência de vegetação natural na fazenda experimental Edgardia, em Botucatu-SP. **Revista Árvore**, v. 26, n. 5, p. 585–592, 2002.

KOMAROV, A. *et al.* Romul\_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing. **Ecological Modelling**, v. 345, p. 113-124, 2017.

LAURANCE, W. F. *et al.* Long-Term Changes in Liana Abundance and Forest Dynamics in Undisturbed Amazonian Forests. **Ecology**, v. 95, n. 6, p. 1604–1611, 2014.

LI, Z. *et al.* Response of soil organic carbon and nitrogen stocks to soil erosion and land use types in the Loess hilly–gully region of China. **Soil & tillage research**, v. 166, p. 1–9, 2017.

LIEBSCH, D. *et al.* How Do Trees Survive a Cyclone? The Relative Role of Individual and Site Characteristics over Mortality. **Austral ecology**, v. 46, n. 8, p. 1356–1365, 2021.

LUYSSAERT, S. *et al.* Old-Growth Forests as Global Carbon Sinks. **Nature**, v. 455, n. 7210, p. 213–215, 2008.

MAPBIOMAS. **Sistema de Validação e Refinamento de Alertas de Desmatamento com Imagens de Alta Resolução**. 2020. Disponível em: [https://plataforma.alerta.mapbiomas.org/mapa?monthRange\[0\]=2019-01&monthRange\[1\]=2024-02&sources\[0\]=All&territoryType=all&authorization=all&embargoed=all&locationType=alert\\_code&activeBaseMap=7&map=-14.288794%2C-54.297494%2C4](https://plataforma.alerta.mapbiomas.org/mapa?monthRange[0]=2019-01&monthRange[1]=2024-02&sources[0]=All&territoryType=all&authorization=all&embargoed=all&locationType=alert_code&activeBaseMap=7&map=-14.288794%2C-54.297494%2C4). Acesso em : 15 de novembro 2023.

MANTOVANI, V. A. *et al.* Unprecedentedly High Soil Carbon Stocks and Their Spatial Variability in a Seasonally Dry Atlantic Forest in Brazil. **Catena**, v. 235, n. 107696, p. 107696, 2024.

MASCARO, J.; HUGHES, R. F.; SCHNITZER, S. A. Novel Forests Maintain Ecosystem Processes after the Decline of Native Tree Species. **Ecological monographs**, v. 82, n. 2, p. 221–228, 2012.

MCDOWELL, N. *et al.* Drivers and Mechanisms of Tree Mortality in Moist Tropical Forests. **The new phytologist**, v. 219, n. 3, p. 851–869, 2018.

MILODOWSKI, D. T. *et al.* The Impact of Logging on Vertical Canopy Structure across a Gradient of Tropical Forest Degradation Intensity in Borneo. **The journal of applied ecology**, v. 58, n. 8, p. 1764–1775, 2021.

MUÑOS-ROJAS, M. *et al.* Climate change impacts on soil organic carbon stocks of Mediterranean agricultural areas: a case study in Northern Egypt. **Agriculture, ecosystems & environment**, v. 238, p. 142-152, 2017.

- NOGUEIRA, T. A. R. *et al.* Background Concentrations and Quality Reference Values for Some Potentially Toxic Elements in Soils of São Paulo State, Brazil. **Journal of environmental management**, v. 221, p. 10–19, 2018.
- NUNES, S. *et al.* Unmasking secondary vegetation dynamics in the Brazilian Amazon. **Environmental research letters**, v. 15, n. 3, p. 034057, 2020.
- ORIHUELA-BELMONTE, D. E. *et al.* Carbon Stocks and Accumulation Rates in Tropical Secondary Forests at the Scale of Community, Landscape and Forest Type. **Agriculture, ecosystems & environment**, v. 171, p. 72–84, 2013.
- PAN, Y. *et al.* A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. **Science (New York, N.Y.)**, v. 333, n. 6045, p. 988–993, 2011.
- POMPEU, J.; DE OLIVEIRA PORTELLA, R. Genetic Viability and Habitat Suitability of the Critically Endangered Southern Muriqui (*Brachyteles Arachnoides*) in the Atlantic Forest's Fragmented Landscapes under Land Use and Climate Change Scenarios. **Climate Change Ecology**, v. 5, n. 100065, p. 100065, 2023.
- POORTER, L. *et al.* Biomass Resilience of Neotropical Secondary Forests. **Nature**, v. 530, n. 7589, p. 211–214, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/nature16512>.
- POORTER, L. *et al.* Wet and Dry Tropical Forests Show Opposite Successional Pathways in Wood Density but Converge over Time. **Nature ecology & evolution**, v. 3, n. 6, p. 928–934, 2019. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6>.
- POORTER, L. *et al.* Biodiversity and Climate Determine the Functioning of Neotropical Forests. **Global ecology and biogeography: a journal of macroecology**, v. 26, n. 12, p. 1423–1434, 2017. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/geb.12668>.
- QIU, K.; XIE, Y.; XU, D.; POTT, R. Ecosystem Functions Including Soil Organic Carbon, Total Nitrogen and Available Potassium Are Crucial for Vegetation Recovery. **Scientific reports**, v. 8, n. 1, 2018. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-018-25875-x>.
- R CORE TEAM, 2023. R: **A Language And Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria URL <https://www.R-project.org/>.
- RAIJ, B. V. *et al.* Determinação do pH em cloreto de cálcio e da acidez total. **Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais**, p. 181-188, 2001.
- REDONDO-BRENES, A.; MONTAGNINI, F. Growth, Productivity, Aboveground Biomass, and Carbon Sequestration of Pure and Mixed Native Tree Plantations in the Caribbean Lowlands of Costa Rica. **Forest ecology and management**, v. 232, n. 1–3, p. 168–178, 2006.

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.

RIUTTA, T. *et al.* Logging Disturbance Shifts Net Primary Productivity and Its Allocation in Bornean Tropical Forests. **Global change biology**, v. 24, n. 7, p. 2913–2928, 2018.

ROBINSON, S. J. B.; VAN DEN BERG, E.; MEIRELLES, G. S.; OSTLE, N. Factors Influencing Early Secondary Succession and Ecosystem Carbon Stocks in Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and conservation**, v. 24, n. 9, p. 2273–2291, 2015.

ROCHA, S. J. S. S. *et al.* Drought Effects on Carbon Dynamics of Trees in a Secondary Atlantic Forest. **Forest ecology and management**, v. 465, n. 118097, p. 118097, 2020.

RODER, L. R. *et al.* Atlantic Rainforest Natural Regeneration in Fragmented Formations Affected by Increasing Human Disturbance. **Journal of environmental management**, v. 325, n. Pt B, p. 116521, 2023. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.116521>.

RODRIGUES NOGUEIRA, L. *et al.* Soil dynamics and carbon stocks 10 years after restoration of degraded land using Atlantic Forest tree species. **Forest systems**, v. 20, n. 3, p. 536, 2011.

ROSA, M. R. *et al.* Hidden Destruction of Older Forests Threatens Brazil's Atlantic Forest and Challenges Restoration Programs. **Science advances**, v. 7, n. 4, p. eabc4547, 2021.

ROZENDAAL, D. M. A. *et al.* Biodiversity Recovery of Neotropical Secondary Forests. **Science advances**, v. 5, n. 3, p. eaau3114, 2019.

ROZENDAAL, D. M. A.; CHAZDON, R. L. Demographic Drivers of Tree Biomass Change during Secondary Succession in Northeastern Costa Rica. **Ecological applications: a publication of the Ecological Society of America**, v. 25, n. 2, p. 506–516, 2015.

SAFAR, N. V. H.; MAGNAGO, L. F. S.; SCHAEFER, C. E. G. R. Resilience of Lowland Atlantic Forests in a Highly Fragmented Landscape: Insights on the Temporal Scale of Landscape Restoration. **Forest ecology and management**, v. 470–471, n. 118183, p. 118183, 2020. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118183>.

SCARANO, F. R.; CEOTTO, P. Brazilian Atlantic Forest: Impact, Vulnerability, and Adaptation to Climate Change. **Biodiversity and conservation**, v. 24, n. 9, p. 2319–2331, 2015.

SEGURA, C.; NAVARRO, F. B.; JIMÉNEZ, M. N.; FERNÁNDEZ-ONDOÑO, E. Implications of Afforestation vs. Secondary Succession for Soil Properties under a

Semiarid Climate. **The Science of the total environment**, v. 704, n. 135393, p. 135393, 2020.

SHIMAMOTO, C. Y.; BOTOSSO, P. C.; MARQUES, M. C. M. How Much Carbon Is Sequestered during the Restoration of Tropical Forests? Estimates from Tree Species in the Brazilian Atlantic Forest. **Forest ecology and management**, v. 329, p. 1–9, 2014.

SILVA, R.F.B. *et al.* Three decades of land-use and land-cover change in mountain regions of the Brazilian Atlantic Forest. **Landscape and Urban Planning**, v. 204, p. 103948, 2020.

SILVA, J. P. **Estoque de carbono e nutrientes no solo e na serapilheira sob remanescentes de vegetação nativa**. 2018. 86 f. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2014. Disponível em: <https://repositorio.unesp.br/server/api/core/bitstreams/f5e0bbf8-2c68-49cf-bb27-3ea3f3a94b5c/content>. Acesso em: 20 nov. 2023.

SIVISACA, D. C. L. **Caracterização estrutural e de biodiversidade de árvores e aves em florestas da Cuesta de Botucatu: existe relação entre estoque de carbono e biodiversidade?** 2020. 233 f. Tese (Doutorado em Ciência Florestal) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2020. Disponível em: <https://repositorio.unesp.br/server/api/core/bitstreams/5b7490bb-c562-42f7-966b-827909cf4022/content>. Acesso em: 10 dez. 2023

Soil Survey Staff, 2014. **Keys to Soil Taxonomy, twelfth ed. USDA-Natural Resources Conservation Service**, Washington.

SOUZA, C. R. *et al.* Long-Term Ecological Trends of Small Secondary Forests of the Atlantic Forest Hotspot: A 30-Year Study Case. **Forest ecology and management**, v. 489, n. 119043, p. 119043, 2021.

SOUZA, C. R. *et al.* Carbon Stock and Uptake in the High-Elevation Tropical Montane Forests of the Threatened Atlantic Forest Hotspot: Ecosystem Function and Effects of Elevation Variation. **The Science of the total environment**, v. 882, n. 163503, p. 163503, 2023.

SPRACKLEN, D. V.; RIGHELATO, R. Tropical Montane Forests Are a Larger than Expected Global Carbon Store. **Biogeosciences**, v. 11, n. 10, p. 2741–2754, 2014.

SULLIVAN, M. J. P. *et al.* Diversity and Carbon Storage across the Tropical Forest Biome. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, 2017.

SWAMY, S. L. *et al.* Carbon Stock Dynamics in a Disturbed Tropical Forest Ecosystem of Central India: Strategies for Achieving Carbon Neutrality. **Ecological indicators**, v. 154, n. 110775, p. 110775, 2023.

SWINFIELD, T.; AFRIANDI, R.; ANTONI, F.; HARRISON, R. D. Accelerating Tropical Forest Restoration through the Selective Removal of Pioneer Species. **Forest ecology and management**, v. 381, p. 209–216, 2016.

TALBOT, J. *et al.* Methods to estimate aboveground wood productivity from long-term forest inventory plots. **Forest ecology and management**, v. 320, p. 30–38, 2014.

TEIXEIRA, H. M. *et al.* Linking Vegetation and Soil Functions during Secondary Forest Succession in the Atlantic Forest. **Forest ecology and management**, v. 457, n. 117696, p. 117696, 2020.

VAN BREUGEL, M.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; BONGERS, F. Community Dynamics during Early Secondary Succession in Mexican Tropical Rain Forests. **Journal of tropical ecology**, v. 22, n. 6, p. 663–674, 2006.

VAN DER SANDE, M. T. *et al.* Abiotic and Biotic Drivers of Biomass Change in a Neotropical Forest. **The Journal of ecology**, v. 105, n. 5, p. 1223–1234, 2017.

VAN HALL, R. L.; CAMMERAAT, L. H.; KEESSTRA, S. D.; ZORN, M. Impact of secondary vegetation succession on soil quality in a humid Mediterranean landscape. **Catena**, v. 149, p. 836–843, 2017.

VELÁZQUEZ, E.; WIEGAND, T Thorsten. Competition for light and persistence of rare light-demanding species within tree-fall gaps in a moist tropical forest. **Ecology**, v. 101, n. 7, p. e03034, 2020.

VIEIRA, S. A. *et al.* Stocks of Carbon and Nitrogen and Partitioning between Above- and Belowground Pools in the Brazilian Coastal Atlantic Forest Elevation Range: Carbon and Nitrogen Stocks in Atlantic Forest. **Ecology and evolution**, v. 1, n. 3, p. 421–434, 2011.

VILLANOVA, P. H. *et al.* da. Carbon stock growth in a secondary Atlantic forest. **Revista Árvore**, v. 43, n. 4, 2019.

WALKER, A. P. *et al.* Integrating the Evidence for a Terrestrial Carbon Sink Caused by Increasing Atmospheric CO<sub>2</sub>. **The new phytologist**, v. 229, n. 5, p. 2413–2445, 2021.

WILLIG, M.R.; SCHEINER, S.M. **The theory of ecology**. University of Chicago Press, 2011.

WINBOURNE, J. B.; FENG, A.; REYNOLDS, L.; PIOTTO, D.; HASTINGS, M. G.; PORTER, S. Nitrogen Cycling during Secondary Succession in Atlantic Forest of Bahia, Brazil. **Scientific reports**, v. 8, n. 1, p. 1377, 2018.

XU, L. *et al.* Vegetation Carbon Stocks Driven by Canopy Density and Forest Age in Subtropical Forest Ecosystems. **The Science of the total environment**, v. 631–632, p. 619–626, 2018.

YANG, B.; ZHANG, W.; LU, Y.; ZHANG, W.; WANG, Y. Carbon Storage Dynamics of Secondary Forest Succession in the Central Loess Plateau of China. **Forests**, v. 10, n. 4, p. 342, 2019.

ZANINI, A. M. *et al.* The Effect of Ecological Restoration Methods on Carbon Stocks in the Brazilian Atlantic Forest. **Forest ecology and management**, v. 481, n. 118734, p. 118734, 2021.

ZANINI, K. J. *et al.* Atlantic Rain Forest Recovery: Successional Drivers of Floristic and Structural Patterns of Secondary Forest in Southern Brazil. **Journal of vegetation science: official organ of the International Association for Vegetation Science**, v. 25, n. 4, p. 1056–1068, 2014.

ZHAO, L. *et al.* Soil Organic Carbon in Clay and Silt Sized Particles in Chinese Mollisols: Relationship to the Predicted Capacity. **Geoderma**, v. 132, n. 3–4, p. 315–323, 2006.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A exploração abrangente de múltiplos aspectos nesta pesquisa revelou conclusões fundamentais que delineiam a complexidade da dinâmica demográfica e estrutural nos fragmentos da Mata Atlântica. Os resultados destacam uma notável heterogeneidade entre diferentes tipos de fragmentos, exemplificada por respostas distintas na floresta secundária, floresta perturbada e floresta tardia. A floresta secundária mostrou-se mais dinâmica, evidenciada pelo aumento nas taxas de recrutamento e crescimento do caule ao longo do tempo, sugerindo uma resiliência robusta e capacidade adaptativa diante de mudanças ambientais e antropogênicas. Por outro lado, a floresta tardia, embora estável em alguns parâmetros, enfrentou desafios significativos, manifestados por taxas mais elevadas de mortalidade do caule e perda de área basal. Essas discrepâncias destacam a influência intrínseca do histórico de perturbações e do uso da terra na configuração demográfica e estrutural desses fragmentos.

A dinâmica dos estoques de carbono revelou padrões distintos em resposta a diferentes graus de perturbação humana. O estoque de carbono nas árvores vivas apresentou um aumento notável com a diminuição do gradiente de perturbação, sendo mais proeminente na floresta tardia. O estoque de serrapilheira destacou-se na floresta secundária mais perturbada. O carbono no solo e o estoque de carbono na madeira morta aumentaram à medida que a perturbação diminuiu, com a floresta tardia apresentando o maior estoque, seguida pela floresta perturbada e, por último, pela floresta secundária. A distribuição do carbono no solo revelou padrões distintos em áreas com diferentes históricos de perturbação humana. Ao longo do gradiente de perturbação na Mata Atlântica, é observado consistentemente que o estoque de carbono no solo supera o estoque acima do solo, independentemente do tipo de floresta. Essas descobertas enfatizam a importância de considerar os estoques de carbono no solo como indicador relevante em análises e estratégias de conservação nesse ecossistema, destacando o impacto das atividades humanas na dinâmica do carbono nessa região específica.

Esta pesquisa abordou de maneira abrangente a dinâmica do carbono em ecossistemas florestais, proporcionando insights sobre as respostas desses ambientes a diferentes níveis de perturbação humana. Ao analisar a variação nos estoques de carbono ao longo dos reservatórios, observamos que a floresta

secundária não apenas apresentou mudanças significativas nos estoques de carbono nas árvores vivas, mas também exibiu alterações marcantes no solo. Esses resultados destacam a importância do estágio sucessional na capacidade do ecossistema de se adaptar e responder positivamente às mudanças ambientais, enfatizando seu papel como reservatório dinâmico de carbono.

Ao explorar o impacto da intensidade antecedente do uso da terra na acumulação de carbono no solo após práticas agrícolas de corte e queima, a pesquisa identificou que somente a floresta secundária experimentou um aumento significativo no carbono total. Essa descoberta ressalta a necessidade de considerar não apenas as práticas atuais, mas também as históricas, ao abordar questões relacionadas ao sequestro de carbono em ecossistemas florestais. Em síntese, os resultados abrem novas perspectivas sobre a complexidade das interações entre perturbação humana e dinâmica do carbono em florestas, enfatizando a importância de estratégias de conservação que levem em conta a diversidade de respostas dos ecossistemas florestais e sublinham a necessidade de gestão sustentável para preservar não apenas a biodiversidade, mas também a função crítica desses ecossistemas como reguladores do ciclo de carbono global.

Essas descobertas têm implicações práticas significativas para o desenvolvimento de políticas ambientais e práticas de manejo que visam a sustentabilidade a longo prazo. Além disso, nossos resultados são de grande valia para políticas de restauração e gestão voltadas à conservação da região, como o “Pacto pela Mata Atlântica” e o Programa de Regularização Ambiental de propriedades rurais, mostrando que mesmo em cenários de alterações climáticas, esses pequenos fragmentos, se totalmente protegidos, podem desempenhar um papel importante para a manutenção dos serviços ecossistêmicos.

## REFERÊNCIAS

- ANDERSON-TEIXEIRA, K. J.; BELAIR, E. P. Effective Forest-Based Climate Change Mitigation Requires Our Best Science. **Global change biology**, v. 28, n. 4, p. 1200–1203, 2022.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. *et al.* Multiple Successional Pathways in Human-Modified Tropical Landscapes: New Insights from Forest Succession, Forest Fragmentation and Landscape Ecology Research: Multiple Successional Pathways. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 92, n. 1, p. 326–340, 2017.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. *et al.* Landscape-Scale Forest Cover Drives the Predictability of Forest Regeneration across the Neotropics. **Proceedings. Biological sciences**, v. 290, n. 1990, 2023.
- ARYAL, D. R. *et al.* Carbon Stocks and Changes in Tropical Secondary Forests of Southern Mexico. **Agriculture, ecosystems & environment**, v. 195, p. 220–230, 2014.
- ARYAL, D. R. *et al.* Biomass Recovery along a Tropical Forest Succession: Trends on Tree Diversity, Wood Traits and Stand Structure. **Forest ecology and management**, v. 555, n. 121709, p. 121709, 2024.
- BALVANERA, P. *et al.* Social Ecological Dynamics of Tropical Secondary Forests. **Forest ecology and management**, v. 496, n. 119369, p. 119369, 2021.
- BAUTERS, M. *et al.* Long-term Recovery of the Functional Community Assembly and Carbon Pools in an African Tropical Forest Succession. **Biotropica**, v. 51, n. 3, p. 319–329, 2019.
- BORCHARD, N. *et al.* Deep Soil Carbon Storage in Tree-Dominated Land Use Systems in Tropical Lowlands of Kalimantan. **Geoderma**, v. 354, n. 113864, p. 113864, 2019.
- BRANCALION, P. H. S. *et al.* The Cost of Restoring Carbon Stocks in Brazil's Atlantic Forest. **Land Degradation and Development**, v. 32, n. 2, p. 830–841, 2021.
- CHAZDON, R. L. *et al.* American Tropics. **Science advances**, v. 2, n. 5, p. e1501639, 2016.
- DE DEYN, G. B.; CORNELISSEN, J. H. C.; BARDGETT, R. D. Plant Functional Traits and Soil Carbon Sequestration in Contrasting Biomes. **Ecology letters**, v. 11, n. 5, p. 516–531, 2008.
- DE LIMA, R. A. F. *et al.* The Erosion of Biodiversity and Biomass in the Atlantic Forest Biodiversity Hotspot. **Nature communications**, v. 11, n. 1, p. 6347, 2020.
- DUARTE-GUARDIA, S. *et al.* Biophysical and Socioeconomic Factors Influencing Soil Carbon Stocks: A Global Assessment. **Mitigation and adaptation strategies for global change**, v. 25, n. 6, p. 1129–1148, 2020.

- FAN, K.; LIU, P.; MAO, P.; YAO, J.; ZANG, R. The Turnover Dynamics of Woody Plants in a Tropical Lowland Rain Forest during Recovery Following Anthropogenic Disturbances. **Journal of environmental management**, v. 342, n. 118371, p. 118371, 2023.
- GOMES, L. C. et al. Modelling and Mapping Soil Organic Carbon Stocks in Brazil. **Geoderma**, v. 340, p. 337–350, 2019.
- GUILLAUME, T.; DAMRIS, M.; KUZYAKOV, Y. Losses of Soil Carbon by Converting Tropical Forest to Plantations: Erosion and Decomposition Estimated by  $\delta^{13}\text{C}$ . **Global change biology**, v. 21, n. 9, p. 3548–3560, 2015.
- HAGHVERDI, K.; KOOCH, Y. Effects of Diversity of Tree Species on Nutrient Cycling and Soil-Related Processes. **Catena**, v. 178, p. 335–344, 2019.
- KÖGEL-KNABNER, I.; AMELUNG, W. Soil Organic Matter in Major Pedogenic Soil Groups. **Geoderma**, v. 384, n. 114785, p. 114785, 2021.
- LANGE, M. et al. Plant Diversity Increases Soil Microbial Activity and Soil Carbon Storage. **Nature communications**, v. 6, n. 1, p. 6707, 2015.
- MALHI, Y.; BALDOCCHI, D. D.; JARVIS, P. G. The Carbon Balance of Tropical, Temperate and Boreal Forests. **Plant, cell & environment**, v. 22, n. 6, p. 715–740, 1999.
- MANTOVANI, V. A. et al. Unprecedentedly High Soil Carbon Stocks and Their Spatial Variability in a Seasonally Dry Atlantic Forest in Brazil. **Catena**, v. 235, n. 107696, p. 107696, 2024.
- MINASNY, B. et al. Rejoinder to Comments on Minasny et al., 2017 Soil Carbon 4 per Mille **Geoderma** 292, 59–86. **Geoderma**, v. 309, p. 124–129, 2018.
- MORI, A. S. et al. Biodiversity–Productivity Relationships Are Key to Nature-Based Climate Solutions. **Nature climate change**, v. 11, n. 6, p. 543–550, 2021.
- MYERS, N. et al. Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–858, 2000.
- NAIDU, M. T.; SUTHARI, S.; YADAV, P. B. S. Measuring Ecological Status and Tree Species Diversity in Eastern Ghats, India. **Sheng tai xue bao [Acta ecologica Sinica]**, v. 43, n. 2, p. 234–244, 2023.
- PAN, Y.; BIRDSEY, R. A.; PHILLIPS, O. L.; JACKSON, R. B. The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, v. 44, n. 1, p. 593–622, 2013.
- POORTER, L. et al. Successional Theories. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 98, n. 6, p. 2049–2077, 2023. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/brv.12995>>.

POORTER, L. *et al.* Biomass Resilience of Neotropical Secondary Forests. **Nature**, v. 530, n. 7589, p. 211–214, 2016.

PRACH, K.; WALKER, L. R. Four opportunities for studies of ecological succession. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 3, p. 119-123, 2011.

QUARTUCCI, F. *et al.* Deep Soil Carbon Loss Offsets Rapid Aboveground Carbon Accumulation after Reforestation. **Forest ecology and management**, v. 548, n. 121403, p. 121403, 2023.

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.

ROSA, M. R. *et al.* Hidden Destruction of Older Forests Threatens Brazil's Atlantic Forest and Challenges Restoration Programs. **Science advances**, v. 7, n. 4, 2021.

SODHI, N. S. *et al.* Conserving Southeast Asian Forest Biodiversity in Human-Modified Landscapes. **Biological conservation**, v. 143, n. 10, p. 2375–2384, 2010.

SOS Mata Atlântica, INPE, 2019. **Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica Período 2018–2019**. Disponível em: [https://www.researchgate.net/profile/Luis-Fernando-Pinto/publication/360842992\\_Atlas\\_da\\_Mata\\_Atlantica\\_2022\\_relatorio\\_tecnico/links/628e2a8a55273755ebb50c48/Atlas-da-Mata-Atlantica-2022-relatorio-tecnico.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Luis-Fernando-Pinto/publication/360842992_Atlas_da_Mata_Atlantica_2022_relatorio_tecnico/links/628e2a8a55273755ebb50c48/Atlas-da-Mata-Atlantica-2022-relatorio-tecnico.pdf). Acesso em: 20 de janeiro 2024.

SSEKUUBWA, E. *et al.* Tree Functional Composition, Functional Diversity, and Aboveground Biomass Show Dissimilar Trajectories in a Tropical Secondary Forest Restored through Assisted Natural Regeneration. **Ecology and evolution**, v. 13, n. 3, p. e9870, 2023.

TANG, X. *et al.* Different Patterns of Ecosystem Carbon Accumulation between a Young and an Old-Growth Subtropical Forest in Southern China. **Plant ecology**, v. 212, n. 8, p. 1385–1395, 2011.

TERRA, M. C. N. S. *et al.* The Inverted Forest: Aboveground and Notably Large Belowground Carbon Stocks and Their Drivers in Brazilian Savannas. **The Science of the total environment**, v. 867, n. 161320, p. 161320, 2023.

XU, L. *et al.* Changes in Global Terrestrial Live Biomass over the 21st Century. **Science advances**, v. 7, n. 27, p. eabe9829, 2021.

ZANINI, A. M. *et al.* The Effect of Ecological Restoration Methods on Carbon Stocks in the Brazilian Atlantic Forest. **Forest ecology and management**, v. 481, n. 118734, p. 118734, 2021.

ZHAO, Y.-G.; LIU, X.-F.; WANG, Z.-L.; ZHAO, S.W. Soil Organic Carbon Fractions and Sequestration across a 150-Yr Secondary Forest Chronosequence on the Loess Plateau, China. **Catena**, v. 133, p. 303–308, 2015.

ZHU, S.; CAI, B.; FANG, S.; ZHU, J.; GAO, Q. The development and influence of IPCC guidelines for national greenhouse gas inventories. *In: **Research Series on the Chinese Dream and China's Development Path***. Singapore: Springer Nature Singapore, 2023. p. 233–246.

**APÊNDICE A - Famílias e espécies arbóreas registradas em cada uma das três áreas de estudo, em ordem alfabética por famílias. SF: Floresta secundária, DF: Floresta Perturbada, LF: Floresta tardia**

<b>Família</b>	<b>Espécie</b>	<b>SF</b>	<b>DF</b>	<b>LF</b>
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i>	X	X	X
Annonaceae	<i>Annona cacans</i>		X	
	<i>Annona sylvatica</i>		X	
	<i>Guatteria australis</i>			X
Apocynaceae	<i>Aspidosperma condylocarpon</i>		X	X
	<i>Aspidosperma parvifolium</i>		X	X
	<i>Aspidosperma polyneuron</i>		X	X
	<i>Aspidosperma subincanum</i>	X	X	
	<i>Tabernaemontana hystrix</i>	X	X	X
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>		X	
	<i>Syagrus oleracea</i>		X	
	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	X	X	X
Asteraceae	<i>Gochnatia polymorpha</i>	X		
	<i>Vernonanthura discolor</i>			X
Bignoniaceae	<i>Handroanthus heptaphyllus</i>		X	
	<i>Tecoma stans</i>		X	
	<i>Zeyheria tuberculosa</i>	X	X	
Boraginaceae	<i>Cordia americana</i>	X	X	X
	<i>Cordia ecalyculata</i>		X	X
	<i>Cordia trichotoma</i>		X	
Cannabaceae	<i>Celtis fluminensis</i>	X	X	X
	<i>Celtis iguanaea</i>	X	X	X
	<i>Trema micrantha</i>		X	
Caricaceae	<i>Jacaratia spinosa</i>		X	X
	<i>Vasconcellea quercifolia</i>		X	
Celastraceae	<i>Maytenus aquifolium</i>	X		X
	<i>Maytenus robusta</i>		X	X
Combretaceae	<i>Terminalia brasiliensis</i>	X		X
Ebenaceae	<i>Diospyros inconstans</i>		X	
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea monosperma</i>	X		
Euphorbiaceae	<i>Actinostemon conceptionis</i>	X	X	X
	<i>Alchornea glandulosa</i>		X	
	<i>Alchornea sidifolia</i>	X	X	X
	<i>Croton floribundus</i>	X	X	X
	<i>Croton piptocalyx</i>		X	
	<i>Joannesia princeps</i>			X
	<i>Mabea fistulifera</i>	X		
	<i>Maprounea guianensis</i>	X	X	X
	<i>Sebastiania brasiliensis</i>	X	X	
	Fabaceae	<i>Albizia niopoides</i>	X	X
<i>Amburana cearensis</i>				X
<i>Anadenanthera colubrina</i>			X	
	<i>Anadenanthera macrocarpa</i>	X		

<b>Família</b>	<b>Espécies</b>	<b>SF</b>	<b>DF</b>	<b>LF</b>
	<i>Aspidosperma parvifolium</i>			X
	<i>Ateleia glazioveana</i>		X	
	<i>Bauhinia forficata</i>	X		X
	<i>Bauhinia longifolia</i>		X	
	<i>Calliandra foliolosa</i>		X	X
	<i>Cassia ferruginea</i>	X		
	<i>Centrolobium tomentosum</i>	X	X	X
	<i>Copaifera langsdorffii</i>	X	X	
	<i>Dalbergia nigra</i>	X		
	<i>Diteryx alata</i>			X
	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	X	X	
	<i>Erythrina falcata</i>			X
	<i>Erythrina velutina</i>			X
	<i>Holocalyx balansae</i>		X	X
	<i>Hymenaea courbaril</i>		X	X
	<i>Inga striata</i>		X	X
	<i>Inga vera</i>			X
	<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i>		X	X
	<i>Lonchocarpus sericeus</i>			X
	<i>Machaerium aculeatum</i>	X		X
	<i>Machaerium brasiliense</i>	X	X	X
	<i>Machaerium nyctitans</i>	X		
	<i>Machaerium parviflorum</i>			X
	<i>Machaerium scleroxylon</i>	X	X	X
	<i>Machaerium stipitatum</i>	X	X	X
	<i>Machaerium villosum</i>	X		
	<i>Myroxylon peruiferum</i>	X		
	<i>Parapiptadenia rigida</i>	X	X	X
	<i>Peltophorum dubium</i>	X	X	X
	<i>Piptadenia gonoacantha</i>		X	X
	<i>Pterogyne nitens</i>	X		
	<i>Schizolobium parahyba</i>			X
	<i>Senegalia polyphylla</i>	X	X	X
	<i>Senna multijuga</i>		X	X
Lacistemateceae	<i>Lacistema hasslerianum</i>			X
Lamiaceae	<i>Aegiphila integrifolia</i>			X
	<i>Aegiphila sellowiana</i>		X	
Lauraceae	<i>Aniba firmula</i>			X
	<i>Nectandra grandiflora</i>	X	X	
	<i>Nectandra megapotamica</i>	X	X	X
	<i>Ocotea corymbosa</i>		X	X
	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	X	X	
	<i>Ocotea indecora</i>		X	X
	<i>Ocotea porosa</i>		X	X
	<i>Ocotea velutina</i>	X	X	X
	<i>Persea americana</i>		X	
Lecythidaceae	<i>Cariniana estrellensis</i>	X	X	X

<b>Família</b>	<b>Espécie</b>	<b>SF</b>	<b>DF</b>	<b>LF</b>
Malvaceae	<i>Bastardiopsis densiflora</i>		X	X
	<i>Ceiba speciosa</i>	X	X	X
	<i>Guazuma ulmifolia</i>		X	X
	<i>Heliocarpus popayanensis</i>		X	X
	<i>Luehea divaricata</i>	X	X	X
	<i>Luehea grandiflora</i>	X		X
	<i>Pseudobombax grandiflorum</i>		X	
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i>			X
	<i>Trichilia casaretti</i>		X	X
	<i>Trichilia catigua</i>	X	X	X
	<i>Trichilia claussemi</i>		X	X
	<i>Trichilia elegans</i>		X	
	<i>Trichilia pallida</i>	X	X	X
Monimiaceae	<i>Mollinedia riedeliana</i>	X		
Moraceae	<i>Ficus eximia</i>			X
	<i>Ficus guaranitica</i>		X	X
	<i>Ficus insipida</i>			X
	<i>Maclura tinctoria</i>	X	X	X
	<i>Sorocea bonplandii</i>			X
Myrsinaceae	<i>Myrsine umbellata</i>		X	X
Myrtaceae	<i>Calyptranthes clusiifolia</i>		X	
	<i>Campomanesia guazumifolia</i>	X		X
	<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	X	X	X
	<i>Eugenia blastantha</i>	X	X	X
	<i>Eugenia florida</i>			X
	<i>Eugenia glaucescens</i>		X	X
	<i>Eugenia glazioviana</i>	X		X
	<i>Eugenia involucrata</i>		X	
	<i>Eugenia jambos</i>			X
	<i>Eugenia ramboi</i>	X	X	X
	<i>Eugenia uniflora</i>			X
	<i>Myrcia brasiliae</i>	X		
	<i>Myrcia fallax</i>		X	
	<i>Myrcianthes pungens</i>			X
	<i>Myrciaria floribunda</i>	X	X	X
	<i>Psidium cattleianum</i>		X	X
<i>Psidium guajava</i>	X	X		
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	X	X	
Ochnaceae	<i>Ouratea castaneifolia</i>		X	X
Peraceae	<i>Pera obovata</i>	X		
Phytolaccaceae	<i>Gallesia integrifolia</i>	X	X	X
	<i>Seguiera langsdorffii</i>			X
Piperaceae	<i>Piper amalago</i>		X	X
Polygonaceae	<i>Coccoloba mollis</i>	X		X
Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i>		X	
	<i>Roupala montana</i>			X
Rhamnaceae	<i>Colubrina glandulosa</i>		X	X

<b>Família</b>	<b>Espécie</b>	<b>SF</b>	<b>DF</b>	<b>LF</b>
Rosaceae	<i>Prunus sellowii</i>	X	X	X
Rubiaceae	<i>Coutarea hexandra</i>		X	
	<i>Psychotria suterella</i>	X		
	<i>Randia ferox</i>	X		
	<i>Rudgea jasminoides</i>	X	X	X
Rutaceae	<i>Aspidosperma parvifolium</i>			X
	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	X	X	X
	<i>Citrus x limon</i>	X		
	<i>Esenbeckia densiflora</i>	X		
	<i>Esenbeckia febrifuga</i>	X	X	
	<i>Esenbeckia grandiflora</i>			X
	<i>Esenbeckia leiocarpa</i>			X
	<i>Helietta apiculata</i>	X		X
	<i>Metrodorea nigra</i>	X	X	X
	<i>Pilocarpus parviflorus</i>		X	
	<i>Pilocarpus pauciflorus</i>		X	
	<i>Pilocarpus pennatifolius</i>			X
	<i>Zanthoxylum fagara</i>		X	
	<i>Zanthoxylum monogynum</i>		X	
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>		X	X
	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>		X	
	<i>Zanthoxylum tingoassuiba</i>			X
Salicaceae	<i>Casearia gossypiosperma</i>	X	X	X
	<i>Casearia sylvestris</i>	X	X	X
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i>	X	X	X
	<i>Cupania vernalis</i>	X	X	
	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>		X	X
	<i>Matayba elaeagnoides</i>	X		
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum brasiliense</i>		X	
	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	X	X	X
	<i>Pouteria ramiflora</i>	X	X	X
Siparunaceae	<i>Siparuna guianensis</i>	X		
Solanaceae	<i>Solanum argenteum</i>			X
	<i>Solanum pseudoquina</i>		X	X
	<i>Solanum sp.</i>			X
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i>		X	X
	<i>Urera baccifera</i>	X	X	X
Verbenaceae	<i>Aloysia virgata</i>	X	X	X
Vochysiaceae	<i>Qualea jundiahy</i>		X	
	<i>Qualea multiflora</i>		X	
	<i>Vochysia tucanorum</i>		X	