



**MUDANÇAS FLORÍSTICAS, ESTRUTURAIS E FUNCIONAIS DA
VEGETAÇÃO LENHOSA AO LONGO DE 20 ANOS EM UMA
FLORESTA ESTACIONAL, MATO GROSSO**

MILTON SERPA DE MEIRA JUNIOR

**TESE DE DOUTORADO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS
DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL**

FACULDADE DE TECNOLOGIA

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
FACULDADE DE TECNOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

MUDANÇAS FLORÍSTICAS, ESTRUTURAIS E FUNCIONAIS DA
VEGETAÇÃO LENHOSA AO LONGO DE 20 ANOS EM UMA
FLORESTA ESTACIONAL, MATO GROSSO

MILTON SERPA DE MEIRA JUNIOR

ORIENTADOR: JOSÉ ROBERTO RODRIGUES PINTO
COORIENTADOR: RICARDO DE OLIVEIRA GASPAR

PUBLICAÇÃO: PPGEFL. TD-97/2019
BRASÍLIA/DF, FEVEREIRO DE 2019

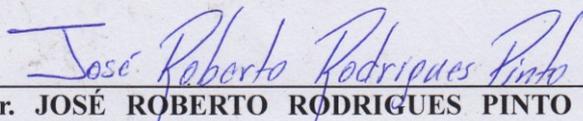
UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
FACULDADE DE TECNOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

“MUDANÇAS FLORÍSTICAS, ESTRUTURAIS E FUNCIONAIS DA VEGETAÇÃO
LENHOSA AO LONGO DE 20 ANOS EM UMA FLORESTA ESTACIONAL, MATO
GROSSO”

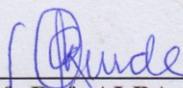
MILTON SERPA DE MEIRA JUNIOR

TESE DE DOUTORADO ACADÊMICO SUBMETIDA AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS, DO DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL, DA FACULDADE DE TECNOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA, COMO PARTE DOS REQUISITOS NECESSÁRIOS PARA A OBTENÇÃO DO GRAU DE DOUTOR.

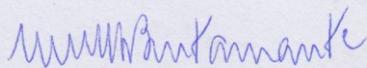
APROVADA POR:



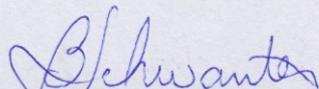
Prof. Dr. JOSÉ ROBERTO RODRIGUES PINTO (Departamento de Engenharia Florestal – EFL/UnB);
(Orientador)



Prof.^a Dr.^a ALBA VALÉRIA REZENDE (Departamento de Engenharia Florestal – EFL/UnB);
(Examinadora Interna)



Prof.^a Dr.^a MERCEDES MARIA DA CUNHA BUSTAMANTE (Departamento de Ecologia – ECL/UnB);
(Examinadora Externa)



Prof.^a Dr.^a BEATRIZ SCHWANTES MARIMON (Universidade do Estado de Mato Grosso – UNEMAT);
(Examinadora Externa)

Prof. Dr. REGINALDO SÉRGIO PEREIRA (Departamento de Engenharia Florestal – EFL/UnB).
(Examinador Suplente)

Brasília-DF, 15 de fevereiro de 2019.

Ficha catalográfica elaborada automaticamente,
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

MM662m Meira Junior, Milton Serpa de
Mudanças florísticas, estruturais e funcionais da vegetação
lenhosa ao longo de 20 anos em uma Floresta Estacional,
Mato Grosso / Milton Serpa de Meira Junior; orientador José
Roberto Rodrigues Pinto; co-orientador Ricardo de Oliveira
Gaspar. -- Brasília, 2019.
92 p.

Tese (Doutorado - Doutorado em Ciências Florestais) --
Universidade de Brasília, 2019.

1. dinâmica florestal. 2. diversidade funcional. 3.
monitoramento da vegetação. 4. secas prolongadas. 5.
biomassa florestal. I. Pinto, José Roberto Rodrigues,
orient. II. Gaspar, Ricardo de Oliveira, co-orient. III.
Título.

REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

MEIRA JUNIOR, M.S. (2019). Mudanças florísticas, estruturais e funcionais da vegetação lenhosa ao longo de 20 anos em uma Floresta Estacional, Mato Grosso. Tese de Doutorado em Ciências Florestais. Publicação PPG/EFL. TD-97/2019, Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais, Universidade de Brasília, Brasília-DF, 92 p.

CESSÃO DE DIREITOS

AUTOR: Milton Serpa de Meira Junior

TÍTULO: Mudanças florísticas, estruturais e funcionais da vegetação lenhosa ao longo de 20 anos em uma Floresta Estacional, Mato Grosso.

GRAU: Doutor; ANO: 2019; ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: Conservação da Natureza

Concedo à Universidade de Brasília-UnB permissão para reproduzir cópias desta tese de doutorado e para emprestá-las somente para propósitos acadêmicos e científicos. Reservo outros direitos de publicação, de forma que nenhuma parte desta tese de doutorado pode ser reproduzida sem minha autorização por escrito.

Milton Serpa de Meira Junior
Endereço eletrônico: milton.serpa@gmail.com

AGRADECIMENTOS

A Deus por me conceder a oportunidade de realizar este trabalho, por todas as alegrias que eu tive ao longo da minha vida.

À UnB e aos professores do programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e demais programas pelos ensinamentos e pela oportunidade de estar cursando o doutorado nesta instituição.

Ao professor José Roberto Rodrigues Pinto, pela confiança no meu trabalho, pela oportunidade e orientação em desenvolver esta pesquisa e dedicar tanto seu tempo com muita atenção, amizade e paciência. Muito obrigado pelos apoios, dicas e puxões de orelha, você é um ótimo orientador!

Ao professor Ricardo de Oliveira Gaspar pelo auxílio e orientação para a produção desde trabalho e do meu crescente conhecimento. Obrigado pela amizade desses nossos quatro anos de parceria.

Às professoras Beatriz Marimon, Mercedes Bustamante e Alba Valéria Rezende, membros da banca examinadora, obrigado pela atenção, pelas correções no texto, pelas sugestões e pelo tempo dedicado a fim de enriquecer o trabalho.

As pessoas que me ajudaram em campo José Roberto, Natália, Glendo, André, Santiago e os demais colaboradores na coleta de dados ao longo desses 20 anos de monitoramento da Floresta de Vale do Véu de Noiva.

Aos amigos de Brasília Pedro, Eder, Henrique, Danilo, Lincoln (Tardelli), Jonas, Ilvan, Marco Bruno, Maísa, Joabel, Renan, Mirella, Lamartine, Luduvico, Tassiana, e todos aqueles que estiveram comigo nos momentos difíceis, pelo incentivo, pelas festas e pela grande convivência.

À Tamiris, minha namorada, por sua ajuda, seus conselhos, suas críticas e seu apoio; seu carinho, seu amor e paciência. Obrigado por tudo!

À minha família, meus pais, Milton e Lena e meus irmãos Livia, Abrahão, Rafa e Danilo, por acreditarem e apoiarem com muita dedicação a minha trajetória até aqui. À minha avó Alaíde (*in memoriam*), que me inspira com toda sua alegria e com seus ensinamentos. E também meus tios, tias, primos que me apoiaram.

MUITO OBRIGADO A TODOS!

DEDICATÓRIA

Dedico esse tese a minha avó
Alaide Marques dos Santos (*in
memoriam*), seus exemplos me
inspiram a ser sempre melhor.

RESUMO

MUDANÇAS FLORÍSTICAS, ESTRUTURAIS E FUNCIONAIS DA VEGETAÇÃO LENHOSA AO LONGO DE 20 ANOS EM UMA FLORESTA ESTACIONAL, MATO GROSSO

Autor: Milton Serpa de Meira Junior

Orientador: José Roberto Rodrigues Pinto

Coorientador: Ricardo de Oliveira Gaspar

Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais

Brasília, 15 Fevereiro de 2019

Avaliações sucessivas da vegetação contribuem para o entendimento da dinâmica populacional, da comunidade e do ecossistema. Assim, muito do que se sabe sobre a dinâmica de florestas tropicais foi derivado de dados obtidos em parcelas permanentes e contribuíram para elucidar as mudanças graduais na composição florística e na estrutura das comunidades e das populações ao longo do tempo. Nosso objetivo foi avaliar as mudanças florísticas, estruturais e funcionais em uma Floresta Estacional tropical durante o período de 20 anos. Nós avaliamos a Floresta de Vale do Véu de Noiva, localizada no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, estado do Mato Grosso. Nós realizamos seis inventários ao longo desse período: 1996, 1999, 2003, 2006, 2010 e 2016. Verificamos mudanças em todos os aspectos avaliados: florísticos, estruturais e funcionais ao longo dos inventários. Observamos que a riqueza de espécies está relacionada significativamente e positivamente com a biomassa. Assim, os mesmos fatores que influenciam a biomassa afetam a riqueza de espécies. Entretanto, não houve modificações significativas na composição de espécies ao longo do período de monitoramento. Verificamos que as alterações da estrutura da floresta, principalmente a mortalidade de árvores de grande porte, estão promovendo distúrbios no ecossistema e o surgimento de novos nichos permite a entrada de novas espécies. Entretanto, a capacidade de manutenção das espécies ingressantes estão reduzindo, aumentando a rotatividade entre entrada e saída de espécies. Os períodos de seca prolongados não afetaram a funcionalidade da vegetação lenhosa. Por outro lado, o incêndio florestal modificou a funcionalidade da assembleia em quase todas as faces (divergência, dispersão e redundância funcional). Espécies com ritmo de crescimento mais rápido, valores de área foliar específica menores e teor de matéria seca foliar mais alto tendem a ser mais competitivas nesses novos cenários de secas prolongadas e ocorrência de incêndio florestais.

Palavras-chave: Dinâmica florestal, diversidade funcional, monitoramento da vegetação, secas prolongadas.

ABSTRACT

FLORISTIC, STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CHANGES OF THE WOODY VEGETATION OVER 20 YEARS IN A SEASONAL FOREST, MATO GROSSO

Author: Milton Serpa de Meira Junior

Supervisor: José Roberto Rodrigues Pinto

Co Supervisor: Ricardo de Oliveira Gaspar

Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais

Brasilia, February 15, 2019

Successive investigations of vegetation contribute to the understanding of population dynamics, community and ecosystem. Thus much of what is known about the dynamics of tropical forests was derived from data obtained from permanent plots and contributed to elucidate the gradual changes in the floristic composition, structure of communities and populations over time. Our objective was to evaluate the floristic, structural and functional changes in a tropical seasonal forest during a period of 20 years. We evaluated a Forest of Valley *Véu de Noiva* in the *Chapada dos Guimarães* National Park, in the state of *Mato Grosso*. We performed six inventories during this period: 1996, 1999, 2003, 2006, 2010 and 2016. We verified changes in all evaluated aspects: floristic, structure and functional during the last two decades. We observed that the richness of species is directly related to biomass. Thus, the same factors that influenced biomass affected species richness. However, there was no change in species composition over time. We verified that changes in forest structure, especially mortality of large trees, are promoting disturbances in the forest and new niches allowing the entry of new species.. These, however, appear to have not directly affected the woody feature of the studied forest. Forest fire has modified the functionality of the assembly on almost all faces (divergence, dispersion and redundancy). Species with faster growth rates, lower specific leaf area values and higher leaf matter dry content tend to be more competitive in these new promoted scenarios.

Key words: Dynamic forest, functional diversity, monitoring of vegetation, long time dry.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	13
1.1. APRESENTAÇÃO	13
1.2. CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO	15
1.3. OBJETIVO GERAL	20
2. A RIQUEZA DE ESPÉCIES ESTÁ ASSOCIADA A BIOMASSA ARBÓREA ACIMA DO SOLO EM ECOSSISTEMA FLORESTAL.....	21
2.1. INTRODUÇÃO	21
2.2. MATERIAL E MÉTODOS	23
2.2.1. Área de estudo	23
2.2.2. Amostragem da vegetação	24
2.2.3. Análise dos dados	25
2.3. RESULTADOS	27
2.4. DISCUSSÃO	31
2.5. CONCLUSÃO	34
MATERIAL SUPLEMENTAR – CAPÍTULO 2.....	35
3. MONITORAMENTO DA BIOMASSA ACIMA DO SOLO EM UMA FLORESTA ESTACIONAL AO LONGO DE 20 ANOS	46
3.1. INTRODUÇÃO	46
3.2. MATERIAL E MÉTODOS	49
3.2.1. Área de estudo	49
3.2.2. Amostragem da vegetação	49
3.2.3. Análise dos dados.....	49
3.3. RESULTADOS	50
3.4. DISCUSSÃO	57
3.5. CONCLUSÃO	61
MATERIAL SUPLEMENTAR – CAPÍTULO 3.....	62
4. ALTERAÇÕES NAS ESTRATÉGIAS DAS ÁRVORES E NA DIVERSIDADE FUNCIONAL EM UMA FLORESTA ESTACIONAL EM RELAÇÃO AO LONGO DE 20 ANOS	64
4.1. INTRODUÇÃO	64
4.2. MATERIAL E MÉTODOS	67
4.2.1. Área de estudo	67
4.2.2. Amostragem da vegetação.....	68
4.2.3. Atributos funcionais das espécies.....	68
4.2.4. Análise dos dados	70
4.3. RESULTADOS	71

4.4.	DISCUSSÃO	72
4.4.1.	Mudança das estratégias ecológicas dominantes ao longo do tempo.....	72
4.4.2.	Comportamento da diversidade funcional na assembleia lenhosa	74
4.5.	CONCLUSÃO	76
	MATERIAL SUPLEMENTAR – CAPÍTULO 4.....	77
5.	CONCLUSÃO GERAL	79
6.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	80

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.1.** A) Série histórica de precipitação e B) Série histórica de temperatura atmosférica máxima (vermelho) e mínima (azul) extraídos do Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP/INMET) para estação meteorológica mais próxima a Floresta de Vale do Véu de Noiva no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso. 17
- Figura 1.2.** Curva de rarefação de acumulação de espécies para os inventários realizados na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães - Mato Grosso, nos anos de 1996, 1999, 2002, 2006, 2010 e 2016..... 18
- Figura 2.1.** Distribuição especial das unidades amostrais da vegetação na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. 25
- Figura 2.2.** Número de espécies amostradas nos sítios sem ocorrência de incêndio florestal (linha contínua verde) e com a ocorrência de incêndio florestal (linha contínua vermelha) ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil..... 27
- Figura 2.3.** Relação entre número de espécies e a biomassa acima do solo nos sítios sem ocorrência de incêndio florestal (verde) e com a ocorrência de incêndio florestal (vermelho) ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil..... 28
- Figura 2.4.** Variação no número de espécies que entraram (linhas contínuas) e saíram da amostragem (linhas pontilhadas) ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. 29
- Figura 2.5.** Taxa de sucesso de sobrevivência de espécies ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. Em verde as parcelas que não foram atingidas pelo incêndio florestal e em vermelho aquelas que foram atingidas. 29
- Figura 2.6.** Ordenação florística (PCoA) nos sítios com ocorrência de incêndio florestal (vermelho) e sem a ocorrência de incêndio florestal (verde) ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil..... 31
- Figura 3.1.** Índice de severidade da seca calibrada (scPDSI) para a região da Floresta Véu-Noiva do Vale, Parque Nacional de Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. 51
- Figura 3.2.** Taxa de mortalidade (linha tracejada) e de recrutamento (linha contínua) do número de indivíduos, nos dois sítios sem ocorrência do incêndio florestal (linha verde) e com a ocorrência do mesmo (linha vermelha), amostrados na Floresta Véu-Noiva do Vale, Parque Nacional de Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil..... 52
- Figura 3.3.** Variação no estoque de biomassa acima do solo (linhas contínuas) e no número de fuste (linhas pontilhadas) ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação arbórea na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. 54
- Figura 3.4.** Mudança líquida da biomassa ($\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$) nos sítios sem incêndio florestal (pontos verdes) e com a ocorrência de incêndio florestal (pontos vermelhos), registradas na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. 55
- Figura 3.5.** Produtividade em biomassa ($\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$) nos sítios sem ocorrência do incêndio florestal (linha contínua, verde) e com a ocorrência do mesmo (linha contínua, vermelho), registradas na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. 55

Figura 3.6. Mortalidade em biomassa nos dois sítios sem ocorrência do incêndio florestal de 2010 (linha contínua, verde) e com a ocorrência do mesmo (linha contínua, vermelho), registradas na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. As linhas pontilhadas tendência linear da variação da mudança líquida da biomassa.	56
Figura 3.7. Mortalidade em biomassa separados em classe de tamanho: pequeno (P), médio (M) e grande porte (G), nos sítios sem incêndio florestal (NF, verde) e com incêndio florestal (FF, vermelho), registradas na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil.	57
Figura 4.1. Média ponderada pelo número de indivíduos dos atributos funcionais (CWM) por inventário, subdivido entre os sítios sem (NF) e com (FF) ocorrência de incêndio florestal, no período de 1996 a 2016 na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil.	71
Figura 4.2. Índices de diversidade funcional (equabilidade, divergência, dispersão e redundância) por ano de inventário, subdivido entre os sítios sem (NF) e com (FF) ocorrência de incêndio florestal, no período de 1996 a 2016 na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil.	72

LISTA DE TABELAS

Tabela 1.1. Estimativas e estatísticas de precisão para a variável biomassa acima do solo, em toneladas (ton), registrada na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães – Mato Grosso, levando em consideração o inventário realizado em 1996.	19
Tabela 2.1. Número de espécies amostradas nos sítios com ocorrência de incêndio florestal (FF) e sem a ocorrência de incêndio florestal (NF) por grupo ecológico ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil.	30
Tabela 3.1. Taxa de mortalidade (M) e de recrutamento(R) por intervalo de monitoramento, subdivido entre os sítios sem ocorrência de incêndio florestal (NF) e com ocorrência de incêndio florestal (FF), registradas na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil.	51
Tabela 3.2. Estoque de biomassa acima do solo (BAS) e número de fustes por ano de monitoramento para os sítios sem (NF) e com ocorrência de incêndio florestal (FF), entre 1996 e 2016 na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil.	53
Tabela 4.1. Significado ecológico dos atributos funcionais (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) avaliados nas espécies lenhosas amostradas na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Mato Grosso.	69

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1. APRESENTAÇÃO

Compreender os padrões de diversidade e distribuição das espécies é uma das indagações mais antigas da ecologia. A partir deste questionamento, diversas teorias ecológicas foram propostas a fim de tentar explicar este padrão: a da sucessão ecológica (CLEMENTS, 1916; GLEASON, 1927); da abundância e raridade de espécies (FISHER; CORBET; WILLIAMS, 1943; MACARTHUR, 1960; PRESTON, 1948); de nicho (ELTON, 1946; HUTCHINSON, 1959); de biogeografia de ilhas (MACARTHUR; WILSON, 1967), de montagem de comunidades (DIAMOND, 1975), de distúrbios intermediários (CONNELL, 1978), da distribuição latitudinal da diversidade de espécies (BROWN, 1995), a teoria neutra (HUBBELL, 2001) e diversas outras. Dessas teorias, poucas apresentam capacidade preditiva, muito devido à falta de dados reais para testá-las (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009). Assim, estudos que investigam o comportamento das espécies no espaço e no tempo podem auxiliar nas predições das comunidades frente às influências naturais e antrópicas (MARIMON et al., 2014; TILMAN, 1994).

Avaliações sucessivas da vegetação contribuem para o entendimento da dinâmica populacional, da comunidade e do ecossistema. Assim, muito do que se sabe sobre a dinâmica de florestas tropicais foi derivado de dados obtidos em parcelas permanentes (KORNING; BALSLEV, 1994; PHILLIPS et al., 2004) e contribuíram para elucidar as mudanças graduais na estrutura das comunidades e das populações ao longo do tempo (JOHNSON et al., 2016; REES et al., 2001; SWAINE; LIEBERMAN; PUTZ, 1987). Os estudos de dinâmica da vegetação baseiam-se na avaliação da mortalidade, recrutamento e crescimento, e podem ajudar no entendimento sobre os processos que governam as comunidades de plantas (KORNING; BALSLEV, 1994; PHILLIPS et al., 2009).

As mudanças nos ecossistemas florestais podem ser observadas através da interação dos fatores bióticos e abióticos com as flutuações das taxas demográficas das populações ou de grupos de espécies ao longo do tempo (APPOLINÁRIO; OLIVEIRA-FILHO; GUILHERME, 2005). Estas interações refletem as principais propriedades da comunidade, como manutenção do horizonte superficial do solo, da água no solo e do microclima dentro da floresta (TILMAN et al., 1997). Os estudos da vegetação em longo prazo permitem avaliar a magnitude de eventos internos (mortalidade, queda de

árvores, incêndios naturais, predação, competição, etc.) e externos (alterações climáticas, incêndios antrópicos, mudança na matriz do entorno) sobre a comunidade florestal, bem como a resiliência do ecossistema (JOHNSON et al., 2016; OLIVEIRA-FILHO et al., 2007; OLIVEIRA-FILHO; MELLO; SCOLFORO, 1997). Além disso, os estudos de dinâmica da vegetação possibilitam o entendimento de muitos processos ecológicos, como os padrões de manutenção da riqueza e diversidade de espécies; sucessão florestal (SHEIL; JENNINGS; SAVILL, 2000); estruturação (regra de montagem) e funcionamento do ecossistema (LAVOREL et al., 2011); e o efeito das mudanças climáticas (BRIENEN et al., 2015).

O aumento das emissões de CO₂ na atmosfera é aceito pela comunidade científica como um dos principais fatores que promovem alterações no clima mundial (IPCC, 2013; STERL et al., 2008). Mesmo em cenários conservadores, as mudanças climáticas futuras provavelmente incluirão aumentos na temperatura média (cerca de 2-4°C no mundo) com períodos de seca significativos em algumas regiões, bem como aumentos na frequência e gravidade de eventos extremos de seca e ondas de calor (WILLIAMS et al., 2012). Devido à associação entre os padrões geográficos das florestas e do clima, algumas variáveis climáticas importantes, como temperatura e precipitação, têm sido usadas para explicar a distribuição global de florestas (PAN et al., 2013; WHITTAKER, 1975). Mudanças no clima podem afetar a estrutura da floresta, provocando mortalidade (JOHNSON et al., 2016; PHILLIPS et al., 2009) e perda de biomassa (BRIENEN et al., 2015). Entretanto, os seus efeitos sobre a composição florística e sua funcionalidade ainda não são bem conhecidos.

Estudos apontam como consequências das mudanças climáticas nos ecossistemas florestais o aumento da mortalidade das árvores (ALLEN et al., 2010), redução do acúmulo de carbono (BRIENEN et al., 2015), alterações na composição das espécies arbóreas (AITKEN et al., 2008; BUSSOTTI et al., 2015) e aumento da produtividade primária (YANG et al., 2016). Prever os impactos das mudanças climáticas na composição e espécies, na estrutura da vegetação e nos serviços ecossistêmicos das florestas é atualmente um dos desafios mais importantes e intrigantes em ecologia (BELLARD et al., 2012; KUEBBING; MAYNARD; BRADFORD, 2018). Uma das consequências impostas pelos novos regimes climáticos é o aumento da frequência dos incêndios florestais (DALE et al., 2001), o que gera incerteza quanto as prováveis modificações nos ecossistemas (WESTERLING et al., 2006). A ocorrência de incêndios em ecossistemas que historicamente estão isentos ou

apresentam baixa frequência de queimadas, como as florestas tropicais úmidas (NEPSTAD et al., 1999), podem resultar em rápida modificação na composição de espécies, na estrutura da vegetação e no funcionamento do ecossistema, uma vez que as características dessas biotas não estão adaptadas a este tipo e frequência de distúrbio (ALENCAR et al., 2015; COCHRANE et al., 1999).

Considerando que as mudanças climáticas globais, principalmente o aumento da temperatura atmosférica e dos longos períodos de seca, estão influenciando os ecossistemas florestais em todo o planeta, este estudo apresenta três questões centrais: 1) Quais mudanças na composição florística e na diversidade de espécies arbóreas podem ser observadas em uma Floresta Estacional no período de 20 anos de monitoramento? 2) A estrutura da floresta muda em 20 anos, em detrimento das mudanças climáticas? 3) Quais variações funcionais a floresta pode apresentar ao longo de 20 anos, diante do cenário de longos períodos de seca e ocorrência de incêndio florestal?

1.2. CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo está localizada no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães (PNCG), o qual foi criado em 12 de abril de 1989 pelo Decreto Federal 97.656, com área total de 32.776,80 ha (IBAMA, 1989). O Parque está localizado na porção centro-norte do estado de Mato Grosso, entre os municípios de Chapada dos Guimarães e Cuiabá. A região é considerada como centro geodésico da América do Sul e está situada no planalto divisor de águas das bacias do Rio da Prata, ao sul, e do Rio Amazonas, ao norte (ICMBIO, 2009). Além disso, abriga as nascentes e cabeceiras de diversos rios e córregos importantes para a planície cuiabana, como o Aricazinho, Coxipó, Mutuca e Salgadeira (IBAMA, 1989).

A região da Chapada dos Guimarães se encontra sobre rochas paleomesozóicas (251 a 65,5 milhões de anos antes do presente) da Bacia do Rio Paraná, formadas por arenitos Devonianos (416 a 359 milhões de anos antes do presente) que se assenta sobre o filito Pré-Cambriano da Baixada Cuiabana (LUZ et al., 1980), com altitudes que variam de 600 a 800 m acima do nível do mar. Como os arenitos são mais facilmente desgastados, os cursos d'água maiores escavam depressões profundas na chapada expondo abaixo as superfícies mais resistentes do filito (BEAL, 2013). Os solos que caracterizam a região do Parque são predominantemente Areias Quartzosas distróficas,

nos vales e encostas, e Latossolo vermelho-amarelo distrófico, nas planícies e planaltos(ALMEIDA, 1948).

O clima da região é do tipo Cw, caracterizado como subtropical úmido com inverno seco, segundo a classificação de Köppen (ALVARES et al., 2013). O período frio e seco geralmente compreende os meses de maio a setembro e o período chuvoso os meses de outubro a março, este último concentrando cerca de 80% da precipitação anual (INMET, 2017). Nos últimos 20 anos a precipitação anual média foi de 1.680 mm, com temperatura média de 24,6°C, com base nos dados extraídos do Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP) do INMET (Instituto Nacional de Meteorologia), em junho de 2017, ver Figura 1.1 (INMET, 2017). O total pluviométrico anual varia de 1.800 a 2.000mm, sendo a umidade relativa de novembro a abril inferior a 80% e nos meses secos inferior a 60% (MMA, 1997; SEPLAN, 2001). Verificamos tendência do aumento da precipitação ao longo dos 20 anos de monitoramento da vegetação ($p=0,03$), Figura 1.1A. Observamos que houve aumento da temperatura máxima ao longo dos 20 anos de monitoramento ($p=0,04$) e não houve diferença para a temperatura mínima ($p=0,48$), Figura 1.1B.

O PNCG está inserido em importante zona de tensão ecológica na faixa de transição entre a Floresta Amazônica e o Cerrado(PINTO; OLIVEIRA-FILHO, 1999). No Parque são encontradas Florestas Estacionais Deciduais e Semideciduais (interpretadas como florestas de encosta ou de interflúvio) e Matas de Galeria; as diferentes formas fisionômicas do Cerrado sentido amplo (representadas pelo Cerradão, Cerrado sentido restrito, Campo Sujo, Campo Cerrado e Veredas); e os Campos Rupestres (ICMBIO, 2009). Resultando em alta diversidade de fitofisionomias e riqueza florística na região.

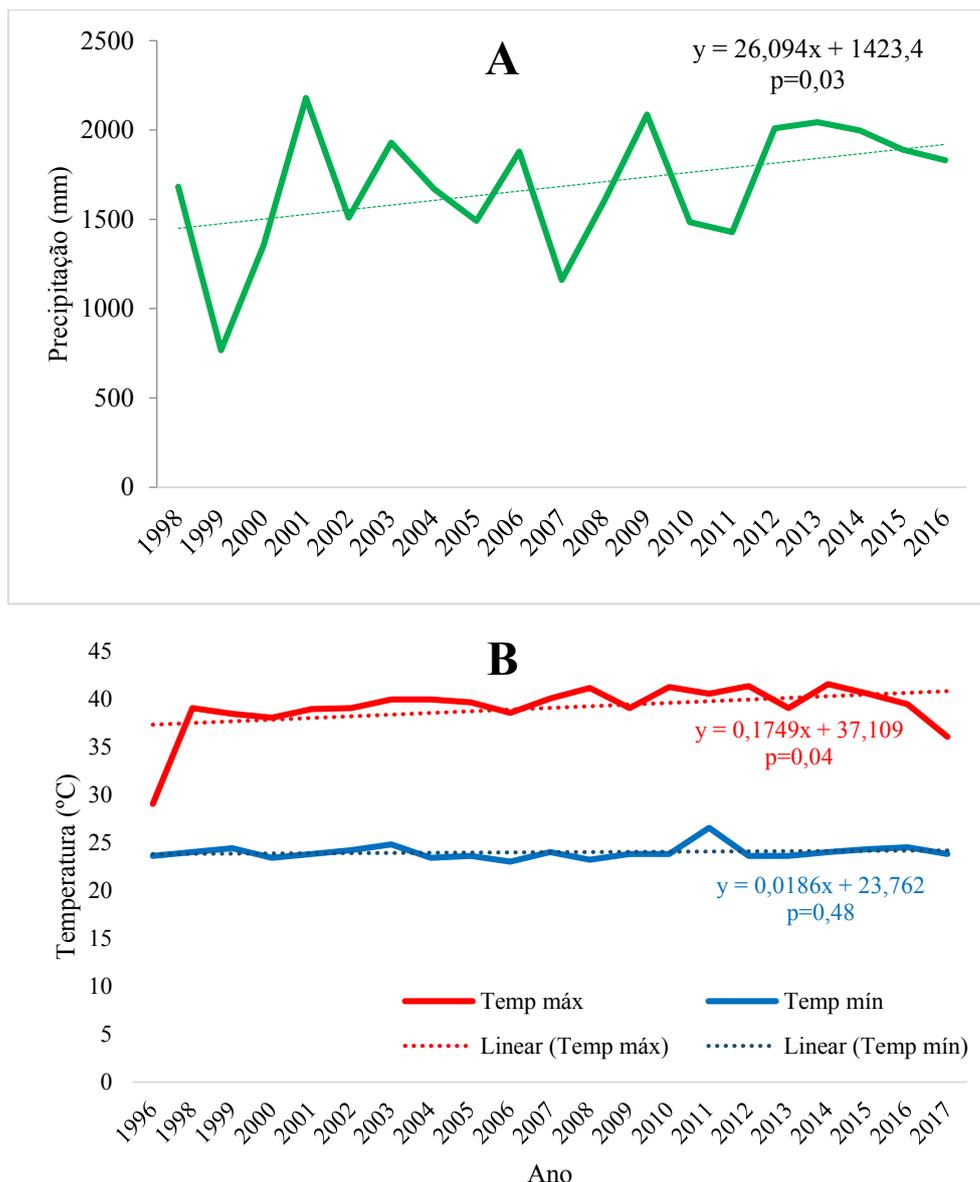


Figura 1.1. A) Série histórica de precipitação e B) Série histórica de temperatura atmosférica máxima (vermelho) e mínima (azul) extraídos do Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP/INMET) para estação meteorológica mais próxima a Floresta de Vale do Véu de Noiva no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso. Fonte: INMET (2017).

Diversos estudos fitofisionômicos, fitogeográficos e florísticos foram realizados na região do PNCG (ABREU; PINTO; MEWS, 2014; MONTEIRO, 1994; OLIVEIRA-FILHO, 1989; OLIVEIRA-FILHO et al., 1989; OLIVEIRA-FILHO; MARTINS, 1986, 1991; OLIVEIRA-FILHO; RATTER; SHEPHERD, 1990; PINTO et al., 1997; PINTO; HAY, 2005; PINTO; OLIVEIRA-FILHO, 1999; PINTO; OLIVEIRA-FILHO; HAY, 2005). Estes estudos comprovam que a vegetação lenhosa na região do PNCG apresenta alta diversidade florística, tornando o parque uma local de grande interesse ecológico.

A Floresta do Vale do Véu de Noiva (FVVN) está localizada nas coordenadas 15°24'18,80" S e 55°49'55,35" W, situada no sudeste do Parque Nacional da Chapada dos Guimarães (PNCG) ocupando área de aproximadamente 30 hectares. A FVVN é classificada como floresta de vale em função da dificuldade em separar a floresta de encosta da floresta de galeria, localizada na parte baixa do relevo (EITEN, 1994).

A Floresta de Vale do Véu de Noiva (FVVN) foi estudada em relação aos seus aspectos florísticos e estruturais (PINTO et al., 1997), durante este estudo verificou-se que o número de unidades amostrais foram suficientes para a avaliação florística da floresta (Figura 1.2). Posteriormente foi avaliada a relação da vegetação com as variáveis edáficas (macronutrientes e textura) (PINTO; OLIVEIRA-FILHO, 1999). As mudanças florísticas da vegetação lenhosa na FVVN foram avaliadas em dois momentos, um com 6 anos (PINTO; HAY, 2005) e outro com 14 anos de monitoramento (ABREU; PINTO; MEWS, 2014). Tomados em conjunto, os resultados destes estudos indicam na FVVN dinâmica acelerada em termos florísticos no período de 14 anos. No entanto, não foram registradas mudanças na diversidade de espécies e na contribuição dos grupos ecológicos para a composição florística da floresta. Porém, novas abordagens, como os efeitos das mudanças climáticas na vegetação ainda são uma incógnita que precisam ser abordadas por estudos de longo prazo. Neste sentido, a manutenção do monitoramento da FVVN pode ser uma importante área de interesse científico nacional e mundial por ser uma das mais antigas áreas de monitoramento no Brasil.

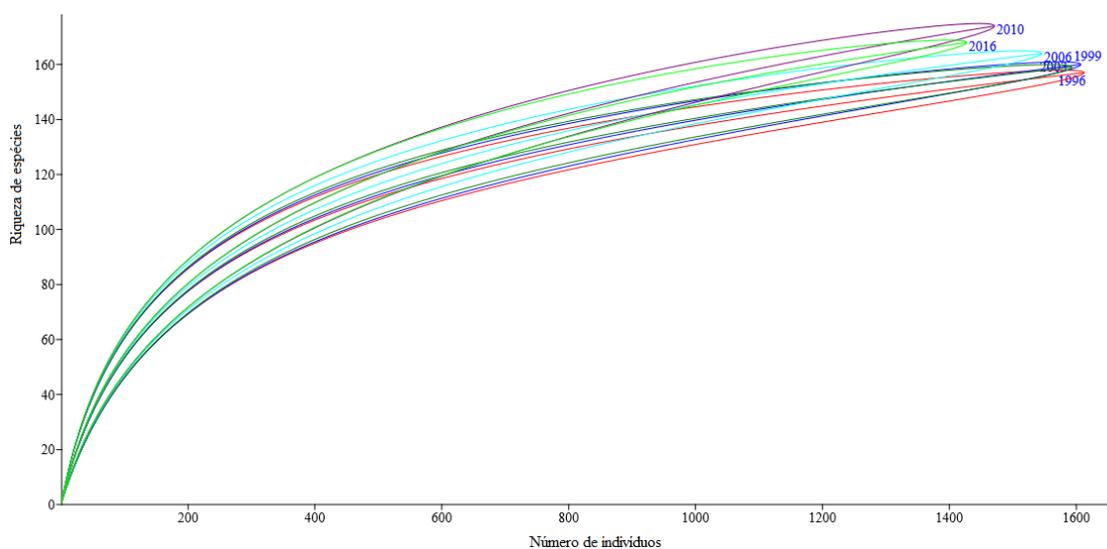


Figura 1.2. Curva de rarefação de acumulação de espécies para os inventários realizados na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães - Mato Grosso, nos anos de 1996, 1999, 2002, 2006, 2010 e 2016.

Em termos de avaliação da precisão de estimativa da biomassa presente na FVVN, utilizamos a amostragem em faixa para calcular o erro de amostragem, conforme Péllico Netto e Brena (1997). Verificamos erro de amostragem de 20% para a estimativa da biomassa florestal (Tabela 1.1)

Tabela 1.1. Estimativas e estatísticas de precisão para a variável biomassa acima do solo, em toneladas (ton), registrada na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães – Mato Grosso, levando em consideração o inventário realizado em 1996.

Informação	Estimativa
Área (total)	30,00 hectares
Área (parcela)	0,06 hectares
Parcelas amostras	18
Parcelas cabíveis	500
Biomassa acima do solo	7,11 ton/parcela
Biomassa acima do solo	118,43 ton/ha
Biomassa (área total)	3.552,75 ton
Estimador de razão	0,0118
Variância total (ton ²)	166.834,79
<i>t</i> tabelado ($\alpha=10\%$)	1,74
Erro de amostragem (ton)	710,55
Erro de amostragem (%)	20,034
Intervalo de confiança	2.842,19 – 4.263,30

As avaliações já realizadas na FVVN não identificaram evidências de perturbações antrópicas e a vegetação apresentava bom estado de conservação (ABREU, 2012; PINTO, 1997; PINTO; HAY, 2005; PINTO; OLIVEIRA-FILHO, 1999). Contudo, foi observado que a FVVN apresenta grande número de clareiras e de irregularidade no dossel da floresta, sugerindo tratar-se de uma comunidade com altos valores de recomposição ("*turnover*" ou dinâmica processual) (PINTO; OLIVEIRA-FILHO; HAY, 2005). Esses valores de recomposição são comumente influenciados por altas taxas de distúrbios naturais (formação de clareiras por quedadas árvores de grande porte ou fogo), o que certamente pode incrementar a concentração de indivíduos nas menores classes de tamanho, como destacado por Pinto e Hay (2005). É bem provável que a pouca profundidade dos solos e a topografia íngreme, associadas à ação de ventos canalizados no vale, possam ser as principais causas das frequentes quedas das árvores de maior porte (PINTO; OLIVEIRA-FILHO; HAY, 2005)

No ano de 2010 a vertente norte do vale foi atingida por fogo, porém o inventário realizado neste mesmo ano, após o fogo, não apresentou, proporcionalmente,

perda e ganho de espécies diferente em relação aos intervalos anteriores (ABREU; PINTO; MEWS, 2014). Segundo os mesmos autores, é possível que a intensidade e a duração do fogo não tenham sido suficientes para refletir efeitos negativos sobre a riqueza da vegetação arbustiva e arbórea da floresta no curto período de três meses, entre a ocorrência do fogo e a remediação da vegetação. Contudo, as mudanças provenientes do distúrbio provocado pelo fogo podem ser mais bem evidenciadas nos inventários subsequentes, já que os indivíduos lenhosos podem demorar a morrer (IVANAUSKAS; MONTEIRO; RODRIGUES, 2003).

1.3. OBJETIVO GERAL

Nosso objetivo foi avaliar as mudanças florísticas (riqueza e composição), estruturais (biomassa e número de indivíduos) e funcionais (atributos e diversidade funcional) em uma Floresta Estacional tropical durante o período de 20 anos.

2. A RIQUEZA DE ESPÉCIES ESTÁ ASSOCIADA A BIOMASSA ARBÓREA ACIMA DO SOLO EM ECOSSISTEMA FLORESTAL

RESUMO

Aumentos na temperatura e na frequência e duração dos períodos de seca estão associados às mudanças climáticas globais. Esses efeitos têm afetado as florestas em todo o mundo, modificando, a estrutura da comunidade e a distribuição das populações. As florestas tropicais funcionam como sumidouros de CO₂ atmosférico e apresentam as maiores diversidade de espécies de plantas no mundo. Avaliamos as mudanças na riqueza e composição florística das espécies arbóreas em uma Floresta de Vale no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso durante 20 anos (1996-2016). Observamos relação positiva entre a biomassa acima do solo e a riqueza de espécies arbóreas. Atribuímos a dois fatores a correlação positiva entre a riqueza de espécies e a biomassa pode ser devido à dois fatores. O primeiro se deve ao fato de que o aumento da biomassa que reflete no fechamento do dossel e com isso reduz a entrada de luz no interior da floresta. O segundo está associado ao fato da complementaridade de nicho. Verificamos que a taxa de sucesso de sobrevivência das espécies tendeu a reduzir ao longo do monitoramento. Com isso, observamos aumento no número de espécies que deixaram de ser registradas nos sucessivos inventários, bem como aumento daquelas que passaram a ser incluídas nos inventários. Entretanto, não observamos mudanças na composição florística em termos de proporção de espécies por grupo ecológico. A associação positiva entre riqueza de espécies e a biomassa, prevê que ambientes mais conservados tendem a apresentar maior diversidade. Assim, a redução da biomassa devido as mudanças climáticas podem acarretar na redução da diversidade local em ambientes florestais.

Palavras-chave: composição florística, Floresta tropical, dinâmica da vegetação, mudanças climáticas, diversidade local

2.1. INTRODUÇÃO

Os processos ecológicos temporais intrínsecos das comunidades, como mortalidade, recrutamento e crescimento das árvores avaliados nos estudos de dinâmica da vegetação são essenciais na determinação de nichos para o estabelecimento e a manutenção das espécies nas comunidades (CHAZDON et al., 2010; CONDIT, 1995;

SWAINE; LIEBERMAN; PUTZ, 1987). Mudanças na taxa de rotatividade (mortalidade e recrutamento) de uma comunidade florestal podem afetar diretamente a composição e a estrutura da vegetação. Como exemplo, a criação de clareiras (permitindo a entrada de luz na floresta) que leva à liberação de árvores suprimidas e aumento das taxas de recrutamento de espécies demandantes de luz (JARDINE et al., 2016). Estudos de longo prazo, com mensurações periódicas podem ajudar a demonstrar o comportamento e as flutuações que a comunidade apresenta ao longo do tempo (FELFILI, 1997; MARIMON et al., 2014; REES et al., 2001) e elucidam a capacidade de resposta dos ecossistemas florestais à cerca dos processos dinâmicos naturais e antrópicos.

As mudanças que ocorrem nas florestas em termos de composição e estrutura são produtos de processos internos (p.ex. competição, herbivoria e queda de árvores) e externos (p.ex. eventos climáticos e antrópicos) (OLIVEIRA et al., 2014). As mudanças ambientais já documentadas na literatura, como o aumento da concentração de CO₂ atmosférico, da temperatura média e dos períodos de seca (IPCC, 2018), vem se tornando fator preocupante para a conservação das formações naturais. Entretanto, poucas avaliações em grande escala sobre a resposta das florestas às mudanças climáticas foram realizadas (BRIENEN et al., 2015; MARENGO et al., 2008; PHILLIPS et al., 2009; ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2019). Essas avaliações referem-se às secas associadas ao El Niño, abrangendo ampla gama de tipos de clima e zonas biogeográficas (RIFAI et al., 2018).

O aumento das emissões de gases do efeito estufa é amplamente reconhecido pela comunidade científica como um dos principais fatores que promovem o aumento da temperatura média global e alteram o ciclo hidrológico mundial (IPCC, 2013; STERL et al., 2008). As emissões de gases do efeito estufa alteraram o clima global e continuarão a fazê-lo no futuro próximo (IPCC, 2013). Além disso, aumentos na frequência e duração da seca e do estresse térmico associados às mudanças climáticas podem alterar a composição, estrutura e biogeografia das florestas em muitas regiões (ALLEN et al., 2010; WILLIAMS et al., 2012). Além disso, esses eventos também podem contribuir com a redução da fecundidade e perda de recrutamento de plântulas, redução da produtividade, mortalidade e, finalmente, o potencial de mudanças em longo prazo na composição de espécies (MITCHELL et al., 2016).

Devido as mudanças climáticas, têm se registrado nos ecossistemas florestais o aumento da mortalidade das árvores (ALLEN et al., 2010), redução do acúmulo de carbono (BRIENEN et al., 2015), alterações na composição das espécies arbóreas

(AITKEN et al., 2008; BUSSOTTI et al., 2015; ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2019) e aumento da produtividade primária (PHILLIPS; GENTRY, 1994; YANG et al., 2016). Uma das consequências impostas pelos novos regimes climáticos é o aumento da frequência dos incêndios florestais (DALE et al., 2001). A ocorrência de incêndios florestais em ecossistemas que historicamente estão isentos ou apresentam baixa frequência de queimadas, como as florestas tropicais úmidas (NEPSTAD et al., 1999), podem resultar em rápida modificação na riqueza e composição de espécies, uma vez que as características dessas biotas não estão adaptadas a este tipo e frequência de distúrbio (ALENCAR et al., 2015; COCHRANE et al., 1999).

Os impactos cumulativos dos eventos extremos de seca podem gerar mudanças na estrutura e na composição de espécies de longo prazo (VAN MANTGEM et al., 2009). Assim, nosso objetivo foi avaliar as alterações na riqueza e composição florística de espécies arbóreas no período de 20 anos (1996-2016) em uma Floresta Estacional no Mato Grosso. Nossa primeira hipótese prevê que alterações na estrutura da floresta, com redução da biomassa, direcionam para o aumento na riqueza de espécies, baseado na teoria do distúrbio intermediário (CONNELL, 1978). Nossa segunda hipótese estabelece que devido a redução da biomassa e, conseqüentemente, maior entrada de luz, favoreçam a abundância de espécies pioneiras (crescimento rápido com a incidência de luz), baseado na teoria de sucessão secundária (BUDOWSKI, 1965; SWAINE; WHITMORE, 1988).

2.2. MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado na Floresta de Vale do Véu de Noiva (FVVN), no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães (PNCG), 15°24'18,80" S e 55°49'55,35" W, no estado de Mato Grosso (Figura 2.1). O clima da região é do tipo Cw, caracterizado como subtropical úmido com inverno seco, segundo a classificação de Köppen (ALVARES et al., 2013). O período frio e seco compreende os meses de maio a setembro e o período quente e chuvoso de outubro a março, este último concentrando cerca de 80% da precipitação anual (INMET, 2017). Nos últimos 20 anos a precipitação anual média foi de 1.680 mm e a temperatura média de 24,6°C, com base nos dados extraídos do Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP) do INMET, em junho de 2017 (INMET, 2017), (Figuras S2.1 e S2.2).

O solo na FVVN é caracterizado por ser pouco profundo, com abundante afloramento rochoso e topografia íngreme (PINTO; OLIVEIRA-FILHO; HAY, 2005). Isto se deve ao fato da maior parte da FVVN recobrir a encosta que se formou logo abaixo das escarpas rochosas, pela deposição dos escombros resultantes do processo erosivo no vale. Portanto, os solos são predominantemente Litólicos na fase arenosa ou manchas de Neossolo Quartzarênico, na parte alta e média da encosta e Solos Aluviais, que geralmente, ocorrem no fundo do vale (PINTO; OLIVEIRA-FILHO; HAY, 2005).

A vegetação na FVVN é bem preservada, ocorrendo na área apenas distúrbios naturais, como abertura de clareiras pela queda natural de árvores (PINTO; HAY, 2005). Apenas recentemente é que a vegetação foi acometida por um incêndio florestal, em julho de 2010 (ABREU; PINTO; MEWS, 2014). Este foi o primeiro incêndio florestal registrado na FVVN desde a criação do PNCG em 1989.

Na região onde está localizada a FVVN foram registrados longos períodos de seca provocados pela ocorrência do El Niño em 2005 (MARENGO et al., 2008), 2010 (LEWIS et al., 2011) e 2016 (ERFANIAN; WANG; FOMENKO, 2017).

2.2.2. Amostragem da vegetação

Em 2016, inventariamos a vegetação lenhosa em 18 parcelas permanentes de 600 m², distribuídas sistematicamente em seis transeções perpendiculares ao curso d'água, sendo nove parcelas em cada lado da vertente do vale (PINTO; HAY, 2005; PINTO; OLIVEIRA-FILHO; HAY, 2005). Amostramos todos os indivíduos lenhosos remanescentes vivos registrados nos levantamentos anteriores, registramos os mortos e incluímos os novos indivíduos (recrutas) que alcançaram o critério mínimo de inclusão (diâmetro a 1,3 m do solo - DAP \geq 5 cm). Para os remanescentes vivos e os recrutas mensuramos o DAP e a altura total (Ht). Para revisar e atualizar os nomes das espécies consultamos o banco de dados da Lista de Espécies Flora do Brasil (FLORA DO BRASIL 2020, 2017), o qual utiliza o sistema de classificação botânica *Angiosperm Phylogeny Group* (APG, 2016). A amostragem do presente estudo seguiu os mesmos procedimentos metodológicos adotados nos outros cinco inventários já realizados na FVVN, nos anos de 1996, 1999 (PINTO, 2002), 2003 (PINTO; OLIVEIRA-FILHO; HAY, 2005), 2006 e 2010 (ABREU; PINTO; MEWS, 2014).

Avaliamos a densidade básica da madeira (Db) das espécies que correspondem a 80% da abundância de indivíduos em relação ao monitoramento de 2016. Para os 20%

de espécies por grupo ecológico realizamos o teste de qui-quadrado por tabela de contingência, utilizando a função *chisq.test* no pacote *stats* no *software R* (R CORE TEAM, 2017).

Os intervalos de tempo compreendidos entre os inventários foram denominados de I1 (1996 – 1999), I2 (1999 – 2003), I3 (2003 – 2006), I4 (2006 – 2010) e I5 (2010 – 2016). As unidades amostrais foram subdividas em dois sítios: com ocorrência de incêndio florestal (FF) e sem ocorrência de incêndio florestal (NF).

Para calcular a biomassa lenhosa acima do solo, adotamos a equação proposta por Chave et al. (2014), e utilizamos o pacote BIOMASS do programa R (REJOU-MECHAIN et al., 2018). $B = 0,0673 \times (Db \times Ht \times DAP^2)^{0,976}$. Em que: B= Biomassa acima do solo (kg); Db= Densidade básica da madeira (g.cm^{-3}); Ht= Altura total (m); DAP= Diâmetro à 1,3m do solo (cm). Avaliamos a relação do número de espécies com o tempo e com a biomassa usando regressão linear simples.

Calculamos a taxa de sucesso de sobrevivência (TS) das espécies ingressantes. A TS é a proporção de espécies recrutadas que sobreviverem ao monitoramento subsequente sobre a quantidade total de espécies recrutadas. Assim, $TS(\%) = S_{rs}/S_r \times 100$, em que S_{rs} é o número de espécies recrutadas sobreviventes no monitoramento subsequente e S_r é o número de espécies recrutadas do intervalo. Esse índice busca avaliar a capacidade de manutenção das espécies ingressantes na assembleia lenhosa.

Para avaliar se existe diferença na composição de espécies ao longo do tempo e entre os sítios utilizamos a Análise de Coordenadas Principais – *Principal Coordinate Analysis* (PCoA) (GOWER, 1966). Na PCoA utilizamos dados quantitativos (composição) e aplicamos a medida de similaridade de Bray-Curtis (MACCUNE; GRACE, 2002). Para confirmar os padrões evidenciados pela PCoA utilizamos uma análise de variância multivariada não paramétrica, baseada em matrizes de distância – PERMANOVA (ANDERSON, 2001; ANDERSON; WALSH, 2013) pela função *adonis* no pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2016). Testamos também a homogeneidade dos grupos mediante análise de homogeneidade das variâncias Betadisper (ANDERSON, 2006), pela função *betadisper* no pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2016) no *software R* (R CORE TEAM, 2017).

2.3. RESULTADOS

Amostramos 1.612 indivíduos e 157 espécies em 1996, 1.607 indivíduos e 160 espécies em 1999, 1.593 indivíduos e 159 espécies em 2003, 1.545 indivíduos e 164 espécies em 2006, 1.471 indivíduos e 174 espécies em 2010 e 1.427 indivíduos e 168 espécies em 2016, totalizando 204 espécies ao longo dos 20 anos de monitoramento (ver Tabela S1.1). O sítio NF apresentou número crescente e significativo de espécies entre os inventários de 1996 e 2016, de 130 para 139 espécies ($p=0,022$), com aumento acentuado da riqueza a partir de 2006 (Figura 2.2). No sítio FF verificamos redução não significativa, de 114 espécies para 109 ($p=0,143$), sendo que a redução foi mais evidente a partir de 2006.

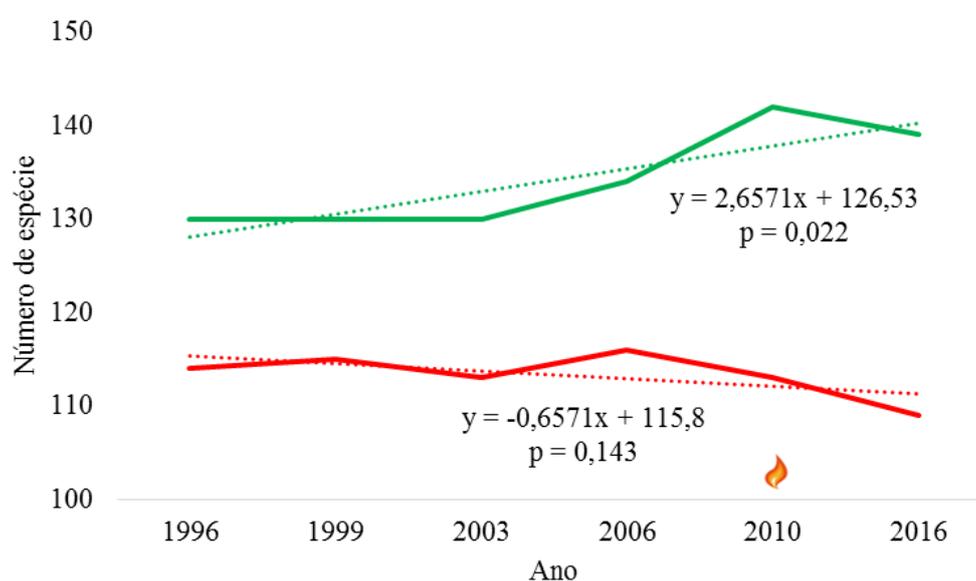


Figura 2.2. Número de espécies amostradas nos sítios sem ocorrência de incêndio florestal (linha contínua verde) e com a ocorrência de incêndio florestal (linha contínua vermelha) ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. As linhas pontilhadas representam a tendência linear da variação do número de espécies ao longo do tempo.  ano de ocorrência do incêndio florestal.

Houve correlação significativa entre a biomassa aérea e a riqueza de espécies ($r=0,9506$, $p<0,001$), ver Figura 2.3.

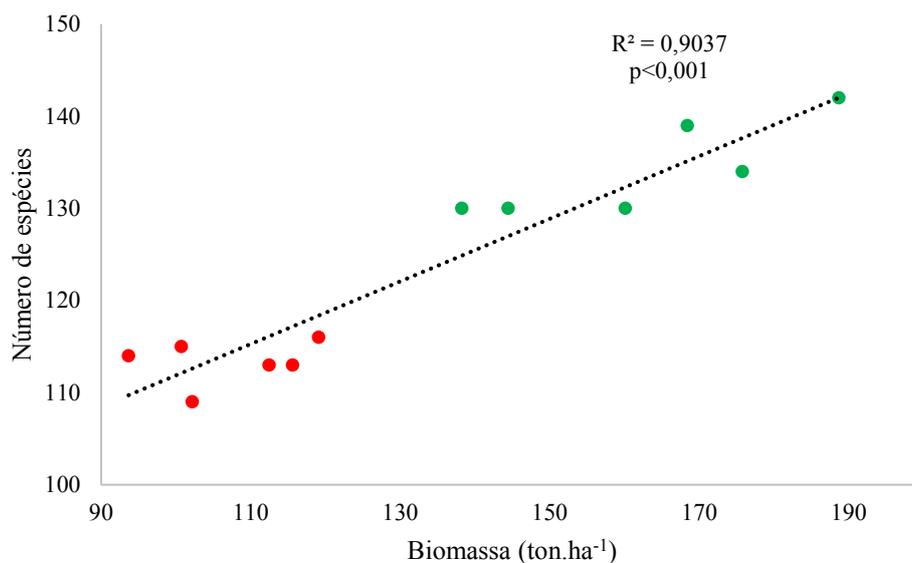


Figura 2.3. Relação entre número de espécies e a biomassa acima do solo nos sítios sem ocorrência de incêndio florestal (verde) e com a ocorrência de incêndio florestal (vermelho) ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. A linha pontilhada representa a tendência linear da variação do número de espécies em relação à biomassa aérea.

Observamos que ao longo do período de monitoramento a entrada e saída de espécies foi crescente (Figura 2.4e Figura S2.1 - $F=54,84$, $p<0,001$). O sítio NF apresentou entrada de espécies maior que saída em quase todos os intervalos, exceto no último (2010-2016). O sítio FF até o intervalo I3 (2003-2006) apresentou equilíbrio dinâmico entre a entrada e saída de espécies. Após o incêndio florestal em 2010, no intervalo I4 (2006-2010), e no intervalo subsequente a saída de espécie foi maior que a entrada, resultando na redução no número de espécies amostradas neste sítio.

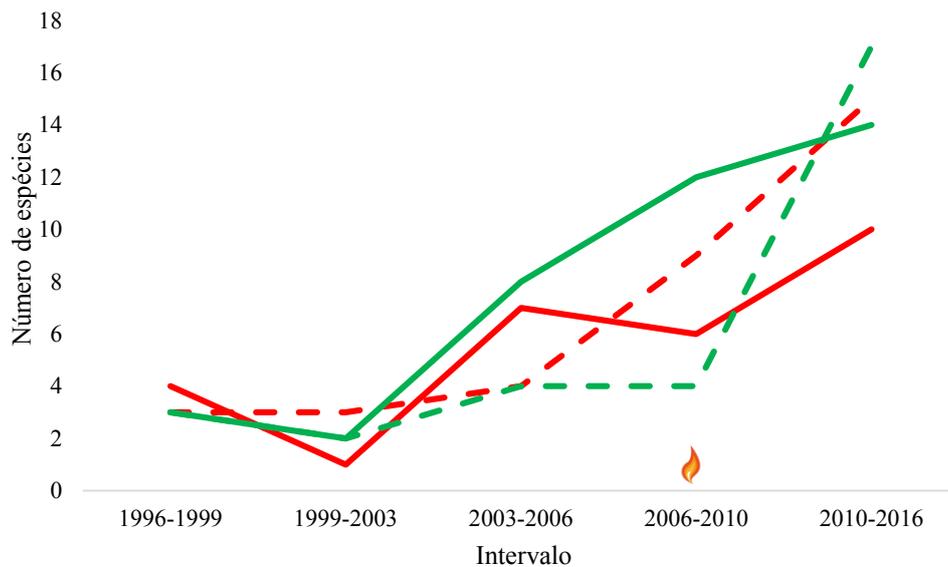


Figura 2.4. Variação no número de espécies que entraram (linhas contínuas) e saíram da amostragem (linhas pontilhadas) ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. Em verde as parcelas sem ocorrência de incêndio florestal e em vermelho aquelas com ocorrência de incêndio florestal. 🔥 ano de ocorrência do incêndio florestal (2010).

No sítio NF a TS era de 100%, ou seja, todas as espécies que entraram no monitoramento permaneciam no monitoramento subsequente (Figura 2.5). Entretanto, no último monitoramento verificamos a redução na TS. No sítio FF, verificamos uma flutuação da TS ao longo do tempo com tendência de redução a partir do intervalo I4 (2006-2010), justamente com a ocorrência do incêndio florestal em 2010.

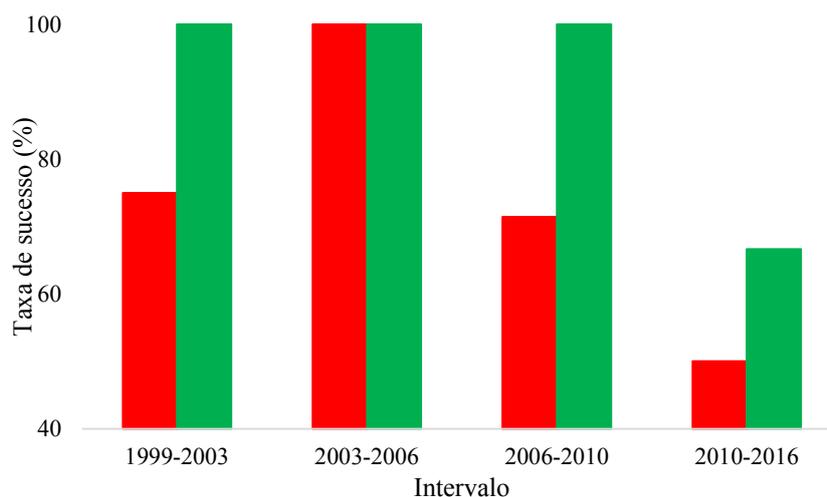


Figura 2.5. Taxa de sucesso de sobrevivência de espécies ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. Em verde as parcelas que não foram atingidas pelo incêndio florestal e em vermelho aquelas que foram atingidas. 🔥 ano de ocorrência do incêndio florestal.

Verificamos que em ambos os sítios não houve mudanças significativas na proporção de espécies por grupo ecológico ($\chi^2= 12,48$, $p= 0,987$), ver Tabela 2.1.

Tabela 2.1. Número de espécies amostradas nos sítios com ocorrência de incêndio florestal (FF) e sem a ocorrência de incêndio florestal (NF) por grupo ecológico ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil.  ano de ocorrência do incêndio florestal. P= Pioneiras, CL= Clímax de luz, CS= Clímax de sombra, SC= Sem classificação.

Ano	FF					NF				
	P	CL	CS	SC	Total	P	CL	CS	SC	Total
1996	5	76	30	3	114	9	85	33	4	130
1999	5	77	30	3	115	7	88	32	4	130
2003	5	77	28	3	113	7	89	32	4	130
2006	5	77	28	6	116	7	89	34	6	134
 2010	4	77	26	6	113	8	93	36	7	142
2016	5	75	24	6	109	6	90	33	12	139

Verificamos que existe diferença entre a composição de espécies entre os sítios FF (140) e NF (166) ($p < 0,001$) porém, não houve diferença entre os anos ($p = 0,339$) (Figura 2.6 e Tabela S2.2). Verificamos que os sítios tiveram homogeneidade de variância ($p = 0,488$ Tabela S2.3), sendo que os sítios com e sem ocorrência do incêndio florestal foram similares quanto às mudanças na composição florística ao longo do tempo.

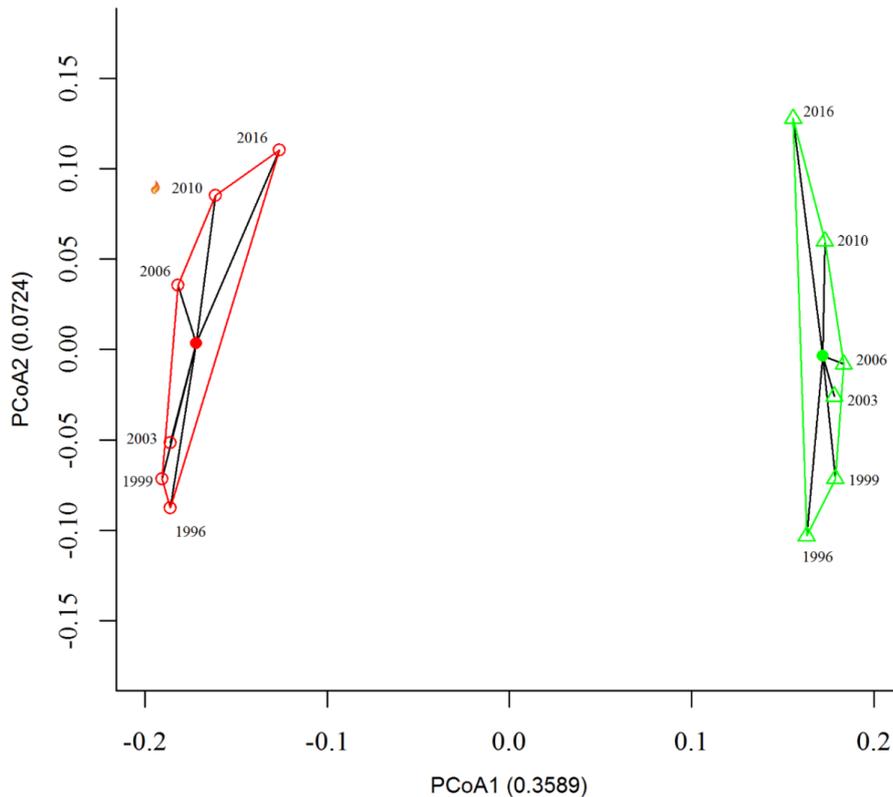


Figura 2.6. Ordenação florística (PCoA) nos sítios com ocorrência de incêndio florestal (vermelho) e sem a ocorrência de incêndio florestal (verde) ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Vêu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. 🔥 ano de ocorrência do incêndio florestal.

2.4. DISCUSSÃO

Observamos uma relação positiva entre a biomassa e a riqueza de espécies, com tendência de aumento na assembleia lenhosa ao longo do tempo na área conservada. As florestas estão aumentando seu estoque em biomassa e o aumento da concentração de CO₂ atmosférico aumenta a eficiência fotossintética das florestas tropicais (YANG et al., 2016) e esse fator pode ter contribuído para aumentar o estoque de biomassa na floresta avaliada. Em muitas florestas tropicais, aparentemente sem ocorrência de perturbação antrópica, tanto a biomassa acima do solo quanto as taxas de processos ecológicos, como crescimento e recrutamento, continuam aumentando (BRIENEN et al., 2015; ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2019; PHILLIPS; GENTRY, 1994). Entretanto, recentes eventos de seca prolongada tem desencadeado aumento da mortalidade de árvores nas florestas tropicais (ROWLAND et al., 2015), principalmente reduzindo a biomassa acima do solo (BRIENEN et al., 2015). Assim, considerando que no presente estudo a biomassa esteve correlacionada positivamente com a riqueza de

espécies, os eventos de seca prolongada podem reduzir a riqueza de espécies, promovendo à extinção local de espécies.

Atribuímos a dois fatores a correlação positiva entre a riqueza de espécies e a biomassa pode ser devido à dois fatores. O primeiro se deve ao aumento da biomassa que reflete no fechamento do dossel e menor entrada de luz no interior da floresta (PARKER, 1995) e promove condições climáticas adequadas para o crescimento das espécies abaixo do dossel (NAKAMURA et al., 2017). Em outra mão, as secas estão associadas com a degradação da floresta reduzindo a cobertura do dossel e a biomassa acima do solo (BRANDO et al., 2014), principalmente porque as árvores maiores tendem a serem mais afetadas (ROWLAND et al., 2015). Nestes casos, a redução da cobertura de dossel promove a incidência de luz no interior da floresta, a qual poderia ser um catalisador para a entrada de novas espécies (PIOVESAN; LÜTTGE, 2018), principalmente as exigentes de luz.

Nossa segunda explicação está associado ao fato de que a riqueza de espécies pode estar correlacionada com a biomassa devido à complementaridade de nicho. De acordo com a teoria proposta por Tilman et al. (2001), existe relação positiva e significativa entre a diversidade e a produtividade. Assim, quanto maior a diversidade de espécies maior o estoque de biomassa (CONTI; DÍAZ, 2013; MEIRA JUNIOR et al., 2016). Uma vez que, diferentes espécies em um mesmo ecossistema tendem a ocupar nichos diferentes e utilizando de forma mais eficientes os recursos disponíveis e com isso aumento a biomassa. Apesar de outros estudos terem apresentado que essa relação possa não ser significativa (MORANDI et al., 2018; SULLIVAN et al., 2017), quando avaliado para um mesmo ecossistema, outros fatores podem influenciar na capacidade de armazenamento da biomassa nas florestas, como umidade, fertilidade do solo, teor de argila e magnitude e frequência de distúrbios, não diferem ao longo do tempo (HIGUCHI et al., 1998; MARRA et al., 2016). Assim, quando investigamos a vegetação a partir de séries temporais em um mesmo local, podemos avaliar de forma direta os efeitos da biomassa sobre a riqueza de espécies.

Verificamos aumento nas espécies que entraram e saíram da assembleia ao longo do tempo. Além disso, vimos que a capacidade de manutenção das espécies que chegam à assembleia está reduzindo, pois a taxa de sucesso de sobrevivência das espécies está caindo ao longo dos anos. A tendência de aumento na entrada e saída de espécies pode estar relacionada à redução do potencial de estabilização das espécies recrutadas (Figura 2.5). Nesse caso, as secas prolongadas, podem direcionar o recrutamento para espécies

mais adaptadas à ambientes mais secos e com maior incidência de luz (ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2019; O'BRIEN; PERÉZ-AVILES; POWERS, 2018). A redução da biomassa acima do solo promove maior entrada de luz no interior da floresta (NAKAMURA et al., 2017) e alterar as condições microclimáticas dentro da floresta. Assim, as espécies ingressantes não estão conseguindo se estabelecer na assembleia.

A composição de espécies e a proporção de espécies pioneiras não modificaram ao longo do tempo. Observamos pequena variação no número de indivíduos para a maioria das espécies mais abundantes (Figura S2.2). A redução da biomassa aumentaria a incidência de luz, e conseqüentemente, teríamos mais espécies pioneiras (JARDINE et al., 2016; VERBURG; VAN EIJK-BOS, 2003) e menos espécies tolerantes à sombra (KARIUKI et al., 2006). Entretanto, a sensibilidade à seca tem papel direto na determinação da distribuição de espécies (ENGELBRECHT et al., 2007), e os períodos de seca prolongada podem modificar a composição florística das assembleias para espécies mais adaptadas à seca (ENQUIST; ENQUIST, 2011; FAUSET et al., 2012). Possivelmente, as mudanças na composição florística serão mais determinantes apenas após os indivíduos regenerantes atingirem o critério de inclusão ($DAP \geq 5$ cm), sendo esperado que as modificações nas assembleias de árvores sejam menores às mudanças ambientais locais, uma vez que as árvores são perenes (BLONDER et al., 2017). Entretanto, se já foi observado que a produção e dispersão de espécies pioneiras parecem ser mais eficientes durante os períodos de seca (O'BRIEN; PERÉZ-AVILES; POWERS, 2018), as mudanças na composição de espécies e suas funções no ecossistema devem ser mais claras quando os indivíduos dispersos nestes períodos chegarão à fase adulta. Por outro lado, a redução das taxas de sucesso de sobrevivência das espécies podem estar reduzindo o potencial de chegada de novas espécies, e desacelerando o processo de mudança da proporção de espécies por grupo ecológico.

O monitoramento de florestas por longos períodos que incluem secas pode ser a única maneira prática de abordar os efeitos de secas prolongadas, no entanto os resultados do monitoramento podem ser difíceis de interpretar, já que muitos fatores podem influenciar a dinâmica do sistema (FAUSET et al., 2012). Verificamos aqui que o estoque de biomassa está relacionado com a riqueza de espécies e que a redução na taxa de sucesso de sobrevivência ao longo do tempo poderá elevar a entrada e saída de espécies da assembleia lenhosa. Assim, se as previsões de redução da biomassa florestal se concretizarem, a riqueza de espécies também podem ser afetadas.

2.5. CONCLUSÃO

Nossa primeira hipótese, de que as alterações na estrutura da floresta aumentariam a riqueza de espécies arbóreas, foi negada. Verificamos associação positiva entre a riqueza de espécies e a biomassa acima do solo. Se as previsões sobre as mudanças climáticas se confirmarem, reduzindo a biomassa e a capacidade de absorção de carbono, podem levar também para diminuição da riqueza de espécies nas florestas tropicais.

Nossa segunda hipótese, de que com as mudanças na estrutura da floresta, com redução da biomassa acima do solo, promoveria maior proporção de espécies pioneiras também foi negada, mesmo apresentando número crescente na entrada de espécies não foram registradas evidências de que houve alterações na composição florística. Assim, as espécies que já habitavam a floresta parecem ser competitivas em relação às espécies ingressantes. Assim, a capacidade de novas espécies se estabilizarem na assembleia está sendo menor.

MATERIAL SUPLEMENTAR – CAPÍTULO 2

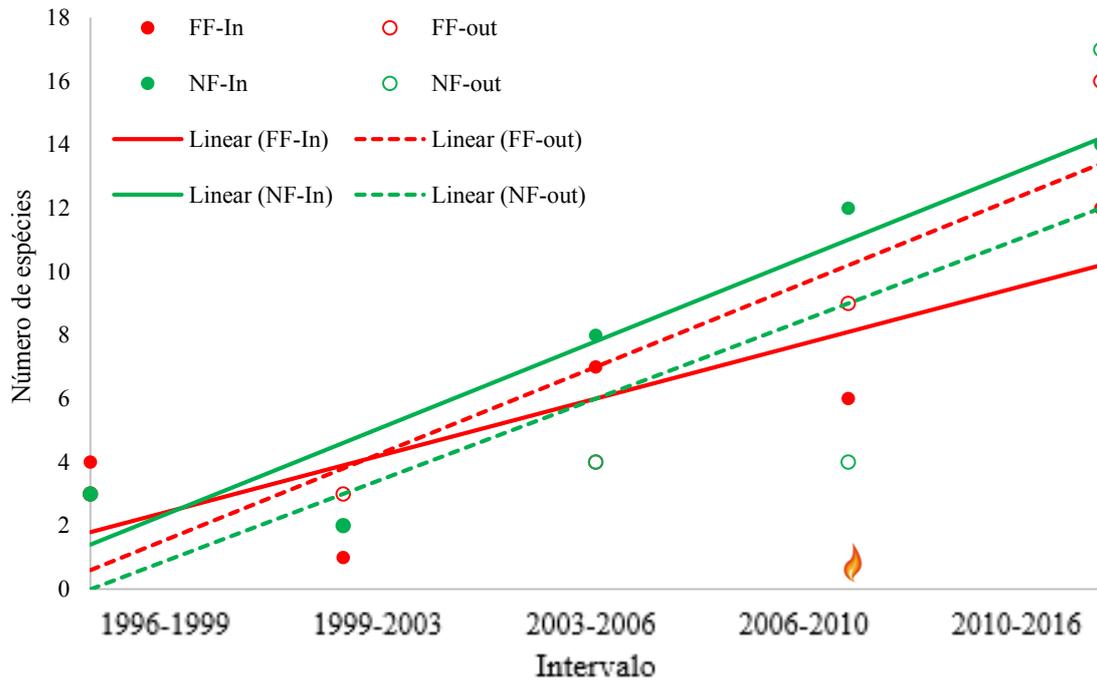


Figura S2.1: Variação no número de espécies que passaram a ser incluídas nos inventários (círculos preenchidos) com a tendência (linhas contínuas) e que deixaram de ser registradas (círculo vazio) com a tendência (linhas pontilhada) ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. Em verde as parcelas sem ocorrência de incêndio florestal e em vermelho aquelas sem ocorrência de incêndio florestal. 🔥 ano de ocorrência do incêndio florestal (2010).

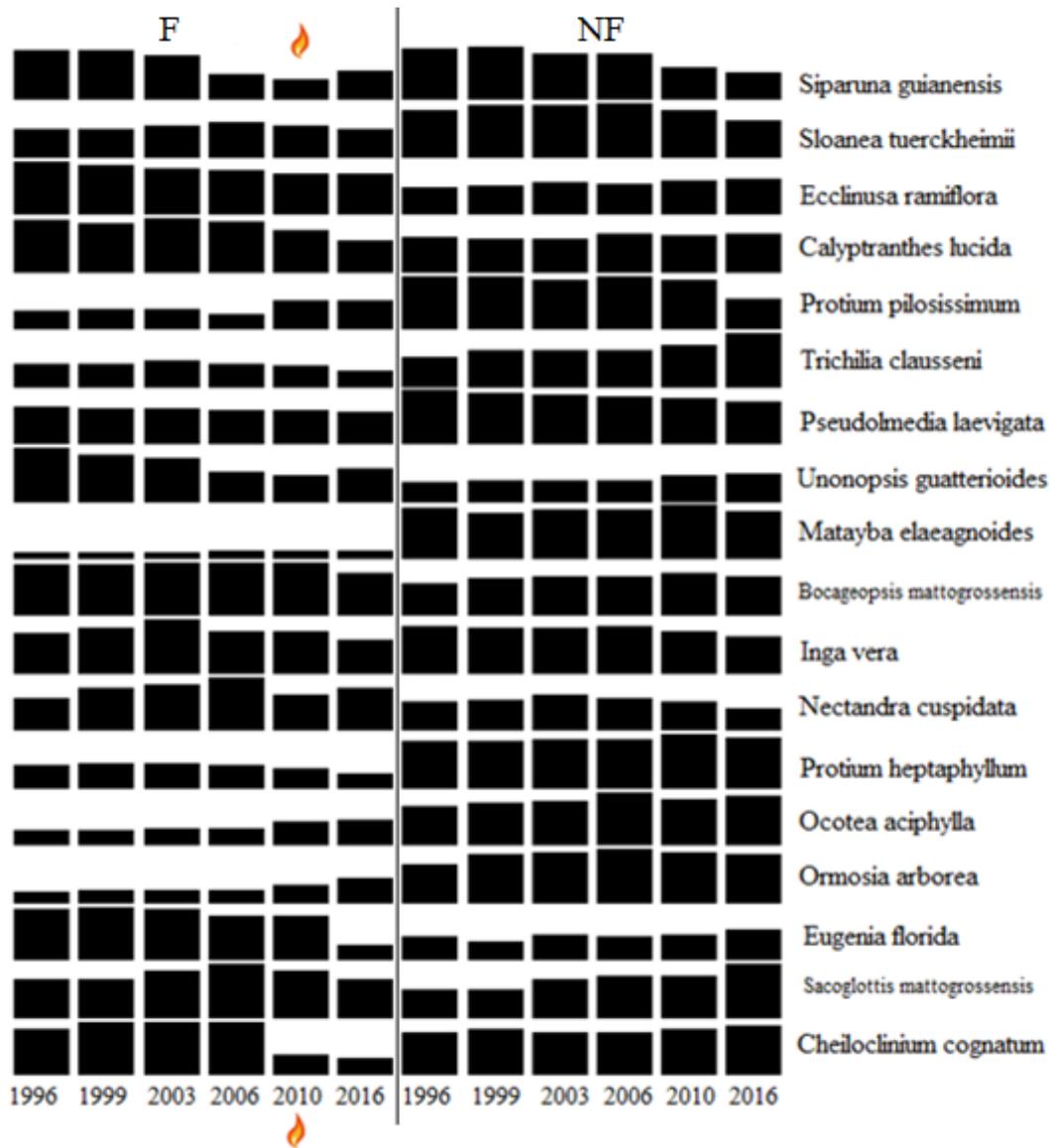


Figura S2.2:Variação na densidade de indivíduos das espécies mais abundantes amostradas nos sítios com ocorrência de incêndio florestal e sem a ocorrência de incêndio florestal ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação lenhosa na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil.  ano de ocorrência do incêndio florestal.

Tabela S4.1. Espécies amostradas na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil, separadas ano de monitoramento e por sítio (FF = com ocorrência de incêndio florestal e NF = com ocorrência de incêndio florestal).

Espécie	Ano	1996		1999		2003		2006		2010		2016	
	Site	FF	NF										
<i>Acacia glomerosa</i> Benth.		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Aegiphila brachiata</i> Vell.		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aegiphila lhotzkiana</i> Cham.		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aiouea trinervis</i> Meisn.		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.		2	6	2	5	2	5	2	4	2	3	1	1
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Alibertia macrophylla</i> K.Schum.		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.		2	6	2	7	2	8	1	8	0	7	3	9
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.		4	3	5	3	5	3	6	3	6	4	10	4
<i>Antonia ovata</i> Pohl		1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.		0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.		4	3	4	3	3	4	2	4	2	4	2	2
<i>Aspidosperma spruceanum</i> Benth. ex Müll.Arg.		1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Astrocaryum aculeatum</i> G.Mey.		1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Attalea phalerata</i> Mart. ex Spreng.		0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	2
<i>Banara tomentosa</i> Clos		3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bauhinia mollis</i> (Bong.) D.Dietr.		3	2	1	2	1	2	1	4	1	2	2	2
<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana		2	3	3	2	3	2	2	1	1	1	1	4
<i>Bocageopsis mattogrossensis</i> (R.E.Fr.) R.E.Fr.		19	12	19	14	20	15	20	15	20	16	16	15
<i>Buchenavia tetraphylla</i> (Aubl.) R.A.Howard		1	2	1	2	2	2	1	2	1	1	1	1
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth		0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Calyptranthes lucida</i> Mart. ex DC.		32	21	30	20	33	20	31	23	26	22	19	23

Espécie	Ano	1996		1999		2003		2006		2010		2016	
	Site	FF	NF										
<i>Calyptanthes paniculata</i> Ruiz & Pav.		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Calyptanthes strigipes</i> O.Berg		1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1
<i>Cardiopetalum calophyllum</i> Schlttdl.		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb.		8	1	8	3	8	3	6	4	5	9	6	15
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.		3	1	3	1	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul		10	8	10	2	8	1	2	1	1	1	1	2
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers) A.C.Sm.		12	11	14	12	14	11	14	11	5	12	4	13
<i>Chloroleucon tortum</i> (Mart.) Pittier		1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Chrysophyllum amazonicum</i> T.D.Penn.		10	3	10	3	9	3	8	3	7	2	5	2
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.		2	5	2	5	2	6	3	7	3	5	5	2
<i>Coccoloba mollis</i> Casar.		1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Connarus perrottetii</i> (DC.) Planch.		3	5	3	7	3	5	5	7	4	11	8	19
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.		2	4	2	4	2	3	1	3	1	3	1	3
<i>Cordia bicolor</i> A.DC.		2	5	1	5	1	5	1	6	1	6	0	6
<i>Cordia macrophylla</i> (K.Schum.) Kuntze		2	4	2	4	2	4	2	4	2	5	2	3
<i>Cordia</i> sp.		14	0	14	0	14	0	12	0	12	0	10	0
<i>Coussareahydrangeifolia</i> (Benth.) Müll.Arg.		15	15	15	7	13	8	15	7	13	7	9	5
<i>Cybianthus brasiliensis</i> (Mez) G.Agostini		0	3	0	2	0	1	0	2	0	1	0	0
<i>Cybianthus detergens</i> Mart.		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Cybianthus guyanensis</i> (A.DC.) Miq.		0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Diospyros sericea</i> A.DC.		0	0	0	1	0	1	0	1	0	2	0	1
<i>Diptychandra aurantiaca</i> Tul.		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Duguetia echinophora</i> R.E.Fr.		2	0	2	0	2	0	3	0	3	0	3	0
<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.		47	24	44	25	40	28	39	26	35	29	35	31

Espécie	Ano	1996		1999		2003		2006		2010		2016	
	Site	FF	NF										
<i>Elaeoluma glabrescens</i> (Mart. & Eichler) Aubrév.		2	5	3	5	3	5	3	5	3	5	2	5
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers		1	0	1	0	1	1	1	1	1	3	1	3
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F.Macbr.		1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Erythroxylum anguifugum</i> Mart.		1	1	1	1	0	1	0	1	0	2	0	3
<i>Erythroxylum</i> sp.		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Eugenia densiracemosa</i> Mazine & Faria		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Eugenia florida</i> DC.		20	9	21	7	20	10	17	9	17	10	6	12
<i>Eugenia uniflora</i> L.		1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eupatorium laevigatum</i> Lam.		0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Fabaceae1		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Fabaceae2		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Fabaceae3		0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Ficus guaranitica</i> Chodat		0	0	0	0	0	2	0	2	0	2	0	3
<i>Ficus insipida</i> Willd.		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Ficus krukovii</i> Standl.		2	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ficus maxima</i> Mill.		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
Ficus sp.		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Gomidesia elliptica</i> (Gardner) D.Legrand		1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer		6	4	5	3	4	3	3	3	3	3	5	4
<i>Guarea kunthiana</i> A.Juss.		5	2	5	2	5	2	4	2	4	2	3	2
<i>Guatteria australis</i> A.St.-Hil.		4	14	4	14	4	12	4	12	3	12	3	11
<i>Guatteria punctata</i> (Aubl.) R.A.Howard		0	1	0	1	0	5	0	5	0	6	0	6
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.		1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1
<i>Guettarda</i> sp.		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S.Grose		0	4	0	4	0	3	0	3	0	3	0	2

Espécie	Ano	1996		1999		2003		2006		2010		2016	
	Site	FF	NF										
<i>Heisteria densifrons</i> Engl.		0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	2
<i>Heisteria ovata</i> Benth.		5	1	5	3	5	4	5	5	5	10	3	8
<i>Heteropterys byrsonimifolia</i> A.Juss.		1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woodson		1	2	2	2	2	3	2	3	2	2	4	4
<i>Hirtella glandulosa</i> Spreng.		1	1	1	1	1	2	1	4	1	5	1	5
<i>Hymenaea courbaril</i> L.		5	7	5	8	5	7	5	7	5	7	6	6
<i>Ilex cerasifolia</i> Reissek		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ilex</i> sp.		0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Inga cylindrica</i> (Vell.) Mart.		0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0
<i>Inga dysantha</i> Benth.		4	6	5	7	7	6	5	6	3	5	1	2
<i>Inga edulis</i> Mart.		0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Inga heterophylla</i> Willd.		0	1	2	1	5	2	9	3	7	5	5	8
<i>Inga marginata</i> Willd.		2	5	3	8	2	10	7	8	7	7	2	11
<i>Inga nobilis</i> Willd.		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Inga vera</i> Willd.		14	17	16	16	19	16	15	17	15	15	12	13
<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D.Don		1	12	1	10	1	9	1	8	1	8	0	10
<i>Jacaranda cuspidifolia</i> Mart.		0	0	0	2	0	1	0	1	0	1	0	1
Lauraceae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Licania apetala</i> (E.Mey.) Fritsch		4	4	4	3	5	3	5	3	5	3	5	4
<i>Licania hoehnei</i> Pilg.		2	3	1	3	1	4	1	4	1	2	1	2
<i>Licania kunthiana</i> Hook.f.		0	3	0	3	0	4	0	5	0	4	0	7
<i>Licania sclerophylla</i> (Hook.f.) Fritsch		3	2	3	2	2	2	2	2	2	2	1	2
<i>Mabea piriri</i> Aubl.		0	4	0	4	0	3	1	3	0	2	0	2
<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel		2	8	2	7	2	6	2	8	2	6	1	6
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don ex Steud.		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0
Malvaceae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1

Espécie	Ano	1996		1999		2003		2006		2010		2016	
	Site	FF	NF										
<i>Manihot tripartita</i> (Spreng.) Müll.Arg.		0	4	0	5	0	2	0	2	0	1	0	0
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.		6	8	6	8	5	9	6	10	6	17	7	15
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.		4	34	4	31	4	33	5	33	5	36	5	32
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.		12	7	13	6	16	6	13	7	8	9	6	9
<i>Metrodorea stipularis</i> Mart.		3	0	3	0	3	0	3	0	3	0	5	0
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana		4	14	3	7	2	5	2	6	1	3	1	1
<i>Miconia chartacea</i> Triana		4	17	4	17	3	16	2	19	3	13	1	12
<i>Miconia longifolia</i> (Aubl.) DC.		4	7	4	7	3	6	2	5	4	4	5	3
<i>Miconia matthaei</i> Naudin		3	19	4	15	3	16	3	13	4	12	5	6
<i>Miconia nervosa</i> (Sm.) Triana		0	1	0	2	0	3	1	4	1	4	0	2
<i>Miconia punctata</i> (Desr.) DC.		9	5	5	7	4	9	4	9	1	8	1	6
<i>Miconia</i> sp.		0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Miconia</i> sp.2		0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Miconia splendens</i> (Sw.) Griseb.		3	6	2	6	2	5	2	5	4	3	4	4
<i>Miconia tomentosa</i> (Rich.) D.Don		0	1	0	1	0	3	0	2	0	1	0	0
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre		3	6	3	6	4	6	4	6	3	6	3	6
<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins		3	0	5	0	6	0	8	0	6	0	4	0
<i>Mouriri acutiflora</i> Naudin		0	2	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.		1	0	1	0	1	0	1	0	2	0	1	0
<i>Myrcia</i> sp.		0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.		0	1	0	1	0	2	0	3	0	6	3	8
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.		0	4	0	4	0	4	0	4	0	5	0	4
<i>Myrsine lancifolia</i> Mart.		3	0	3	0	3	0	4	0	6	0	4	0
<i>Nectandra cuspidata</i> Nees		14	12	18	13	20	15	23	14	15	12	18	9
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez		6	17	6	18	7	19	7	23	10	20	11	21
<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez		0	5	0	5	0	10	0	15	0	16	0	14

Espécie	Ano	1996		1999		2003		2006		2010		2016	
	Site	FF	NF										
<i>Ocotea elegans</i> Mez		10	6	10	8	9	8	7	7	8	10	18	9
<i>Ocotea pomaderroides</i> (Meisn.) Mez		15	9	13	8	13	5	13	8	9	8	9	7
<i>Ocotea</i> sp.		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ocotea spixiana</i> (Nees) Mez		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Oenocarpus distichus</i> Mart.		8	5	8	5	6	4	4	3	2	2	1	1
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms		4	16	5	21	5	22	5	23	7	22	10	21
<i>Palicourea nitidela</i> (Mull. Arg.) Standl.		0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pera heteranthera</i> (Schrank) I.M.Johnst.		2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0
<i>Physocalymma scaberrimum</i> Pohl		9	3	9	3	9	3	9	3	9	3	7	2
<i>Piper amalago</i> L.		8	0	6	0	3	0	3	0	0	0	0	0
<i>Piper arboreum</i> Aubl.		8	7	9	5	9	4	9	5	5	8	3	0
<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel		0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	2
<i>Pleradenophora membranifolia</i> (Müll. Arg.) Esser & A. L. Melo		1	8	1	7	1	6	1	5	0	3	0	1
<i>Poecilanthe parviflora</i> Benth.		1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni		0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	3
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.		5	5	5	4	5	4	5	4	5	4	5	3
<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.		1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	2
<i>Priogymnanthus hasslerianus</i> (Chodat) P.S.Green		3	6	3	6	3	5	3	4	3	4	3	4
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand		9	19	10	19	10	20	9	20	8	22	6	21
<i>Protium pilosissimum</i> Engl.		12	37	14	36	13	34	10	37	20	34	20	21
<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.		3	11	2	10	2	12	1	10	1	9	0	5
<i>Pseudobombax</i> sp.		0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul		19	27	18	26	18	25	17	24	17	23	16	21
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.		0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Qualea multiflora</i> Mart.		0	9	0	9	0	7	0	6	0	4	0	8
<i>Quiina rhytidopus</i> Tul.		3	5	4	5	3	4	2	4	0	4	1	3

Espécie	Ano	1996		1999		2003		2006		2010		2016	
	Site	FF	NF										
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Roupala montana</i> Aubl.		0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	1
Rubiaceae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Sacoglottis mattogrossensis</i> Malme		12	9	12	9	15	12	17	13	15	13	12	17
Sapindaceae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong		2	9	2	7	2	3	2	2	2	2	2	1
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire et al.		0	3	0	3	0	3	0	3	0	3	1	2
<i>Schefflera vinosa</i> (Cham. & Schlttdl.) Frodin & Fiaschi		0	5	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Schwartzia adamantium</i> (Cambess.) Bedell ex Gir.-Cañas		0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Simarouba amara</i> Aubl.		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.		79	83	80	86	70	75	39	73	32	51	46	43
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.		4	5	4	6	6	6	3	6	1	7	3	9
<i>Sloanea tuerckheimii</i> Donn.Sm.		26	43	26	48	29	48	31	49	29	43	25	33
<i>Sorocea guilleminiana</i> Gaudich.		1	2	1	2	1	2	1	2	1	5	0	2
SP1		0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
SP2		0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
SP3		0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
SP4		0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
SP5		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
SP6		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
SP7		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
SP8		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
SP9		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
SP10		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
SP11		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Sparattosperma leucanthum</i> (Vell.) K.Schum.		2	2	2	2	2	2	1	2	0	2	0	2

Espécie	Ano	1996		1999		2003		2006		2010		2016	
	Site	FF	NF										
<i>Spondias mombin</i> L.		1	4	0	3	0	3	0	3	0	3	3	3
<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) H.Karst.		2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0
<i>Styrax pohlii</i> A.DC.		1	0	1	0	1	0	3	0	1	0	1	0
<i>Tabebuia roseoalba</i> (Ridl.) Sandwith		1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Tachigali subvelutina</i> (Benth.) Oliveira-Filho		7	6	10	5	11	4	11	4	9	2	2	0
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.		13	0	13	0	11	0	8	0	5	1	7	1
<i>Tapirira obtusa</i> (Benth.) J.D.Mitch.		0	1	0	1	0	2	0	2	0	2	0	2
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Tetragastris altissima</i> (Aubl.) Swart		6	2	6	2	4	4	3	4	3	4	5	4
<i>Tocoyena brasiliensis</i> Mart.		14	5	15	5	11	5	6	4	7	3	6	2
<i>Trichilia claussei</i> C.DC.		17	22	17	27	19	28	17	28	15	31	12	41
<i>Trichilia pallida</i> Sw.		2	1	1	1	3	1	1	1	0	1	0	2
<i>Trichilia</i> sp.		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Unonopsis guatterioides</i> (A.DC.) R.E.Fr.		35	12	30	13	28	13	19	13	17	17	21	18
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.		2	4	2	4	6	1	3	0	2	0	4	0
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke		1	2	1	2	1	3	1	4	0	2	0	2
<i>Virola albidiflora</i> Ducke		0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Virola sebifera</i> Aubl.		8	2	8	2	8	3	6	6	6	6	7	8
<i>Virola</i> sp.		0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Pers.		2	1	2	1	1	2	0	2	0	1	3	2
<i>Vochysia haenkeana</i> Mart.		2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	1	3
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.		1	4	2	4	2	5	1	8	1	10	1	9
<i>Xylopia benthamii</i> R.E.Fr.		0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	2	0
<i>Xylopia emarginata</i> Mart.		1	2	1	3	1	3	1	3	1	3	0	2
<i>Ziziphus oblongifolia</i> S. Moore		0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
TOTAL		745	867	748	859	735	858	657	888	591	880	578	849

Tabela S4.2. PERMANOVA para os dados florísticos entre os sítios e os anos de monitoramento com e sem ocorrência de incêndio florestal amostrados na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil.

FV	GL	SQ	QM	F	R ²	P
Sítio	1	0,35576	0,35576	32,168	0,71774	0,0007
Ano	5	0,08461	0,01692	1,530	0,17070	0,3394
Resíduo	5	0,05530	0,01106		0,11156	
Total	11	0,49567			1,00000	

Tabela S4.3. Análise da homogeneidade de variância entre os sítios com e sem ocorrência de incêndio florestal amostrados na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil.

FV	GL	SQ	QM	F	N Perm	P
Sítio	1	0,0007799	0,0007799	0,4508	9999	0,4882
Resíduo	10	0,0173022	0,0017302			
Total	11					

3. MONITORAMENTO DA BIOMASSA ACIMA DO SOLO EM UMA FLORESTA ESTACIONAL AO LONGO DE 20 ANOS

RESUMO

O monitoramento das mudanças da vegetação em ecossistemas naturais permite compreender a complexidade dos processos ecológicos, bem como as interações entre espécies inseridas em condições ambientais heterogêneas que são moduladas pelo tempo e pelo espaço. Estudos sobre a comunidade e a dinâmica populacional indicam que eventos naturais são importantes catalisadores de mudanças na vegetação. Essas mudanças podem ser naturais; como a abertura e regeneração de clareiras, sazonalidade fluvial, sazonalidade das chuvas, incêndios florestais; ou por interferências antropogênicas. Nós monitoramos a vegetação arbórea em uma Floresta Estacional tropical por 20 anos em dois sítios, com e sem a ocorrência de um incêndio florestal, e relacionamos as mudanças ao longo do tempo sobre a biomassa acima do solo e o número de fustes com os eventos de seca prolongada. O estoque de biomassa aumentou devido ao crescimento das árvores presentes, sem contribuir para o aumento da densidade de indivíduos. O ganho na biomassa florestal é, portanto, resultado do aumento no tamanho das árvores, em vez do aumento na densidade de árvores. Verificamos que os períodos de seca prolongada resultaram em aumento das taxas de mortalidade de árvores de grande porte. Este aumento da mortalidade foi responsável pelo declínio do estoque de biomassa acima do solo. Neste caso, a mortalidade de árvores de grande porte não promoveu o crescimento ou o aumento de árvores em regeneração. Verificamos para uma Floresta Estacional tropical avaliada em uma escala temporal de 20 anos, o aumento do crescimento em biomassa das árvores e também a mortalidade após eventos de seca. Os períodos de seca prolongada influenciam na mortalidade das árvores de grande porte, levando ao declínio do estoque de biomassa acima do solo. A redução no número de árvores (taxa de mortalidade maior que a taxa de recrutamento) está deixando a floresta com menor abundância de árvores, afetando principalmente as de grande porte.

Palavras-chave: biomassa florestal, dinâmica da vegetação, floresta tropical, seca prolongada

3.1. INTRODUÇÃO

Monitorar as mudanças da vegetação em ecossistemas naturais permite compreender a complexidade dos processos ecológicos e as interações entre as espécies,

inseridas em condições ambientais heterogêneas e moduladas no tempo e no espaço (EARN; ROHANI, 1999). Com a crescente escalada de interferência antrópicas nas paisagens naturais, associada ao fenômeno de mudança climática global este tipo de investigação é necessária para compreendermos o funcionamento dos ecossistemas e assim propor alternativas de manejo voltadas à conservação e produção florestal. As florestas tropicais são compostas por diferentes formas de vida na qual dominam as árvores com diferentes hábitos, tamanhos, estágios sucessionais e composição de espécies (MACHADO; OLIVEIRA-FILHO, 2010; RICHARDS, 1979). O equilíbrio dinâmico, que geralmente é descrito nos estudos de monitoramento da vegetação, é resultado das flutuações cíclicas (FELFILI et al., 2000; HUSTON, 1979; WRIGHT, 2002). Estas flutuações são caracterizadas entre períodos com aumento e a diminuição da densidade e da biomassa florestal, mantendo assim a estrutura da comunidade aparentemente estáveis (MACHADO et al., 2010; MACHADO; OLIVEIRA-FILHO, 2010; WRIGHT, 2002).

Estudos de dinâmica de comunidades ou populações apontam que eventos naturais são importantes catalisadores das mudanças da vegetação. Estas mudanças podem ser naturais; como a abertura e regeneração de clareiras, sazonalidade fluvial, sazonalidade pluvial e incêndios florestais (BUSING, 1991); ou por interferências antrópicas (OLIVEIRA-FILHO; MELLO; SCOLFORO, 1997). As mudanças climáticas, em geral, também promovem aumento na mortalidade das árvores, desencadeando o processo de sucessão, evidenciado pelo estabelecimento e crescimento da abundância dos indivíduos de espécies com rápido crescimento e ciclo de vida curto, resultando em redução da longevidade das árvores (BUGMANN; BIGLER, 2011). Neste caso, as crescentes taxas de mortalidade das árvores têm sido apontadas como uma das principais ameaças enfrentadas pelas florestas tropicais (JOHNSON et al., 2016; PHILLIPS et al., 2009), frente as mudanças ambientais.

O aumento das emissões de gases do efeito estufa é amplamente reconhecido pela comunidade científica como uma das principais causas dos recentes aumentos da temperatura média global (ALLEN et al., 2010; STERL et al., 2008). Mantida esta tendência atual, as mudanças climáticas futuras, provavelmente, resultarão em aumentos na temperatura média global entre 2°e 4° C, com períodos de seca significativos em algumas regiões, bem como alterações na frequência e gravidade de secas extremas e ondas de calor (WILLIAMS et al., 2012). Nas últimas décadas foram registrados três anos com ocorrência de seca severa no Brasil, em 2005 (MARENGO et al., 2008), 2010

(LEWIS et al., 2011) e 2016 (ERFANIAN; WANG; FOMENKO, 2017). Além disso, a ocorrência do evento de El Niño - Oscilação Sul (ENSO), que é um dos principais fatores de alterações climáticas na região tropical amazônica, entre 2015 e 2016 foi tão forte quanto o ENSO de 1997 e 1998, o qual foi o maior do século XX (JIMÉNEZ-MUÑOZ et al., 2016).

Os períodos de seca prolongada vêm afetando a vegetação tropical, tendo o aumento da mortalidade de árvores o fator mais evidente em todos esses períodos (BRIENEN et al., 2015; PHILLIPS et al., 2009). Além disso, as mudanças climáticas têm o potencial de aumentar a ocorrência, tamanho e intensidade de incêndios florestais, associados principalmente a climas mais secos e mais quentes em diversas regiões do mundo (FLANNIGAN et al., 2009; NEPSTAD et al., 1999). Os incêndios florestais podem provocar alterações significativas na estrutura e composição de espécies nas florestas, principalmente em ambientes sensíveis, como as florestas tropicais (BEDIA et al., 2015).

A concentração de dióxido de carbono (CO_2) na atmosfera tem aumentado desde a revolução industrial e deve ser superior a 550 ppm em meados do século XXI, de acordo com o Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC, 2007). Este acúmulo de CO_2 na atmosfera teve aumento médio de $2,0 \pm 0,1 \text{ ppm.ano}^{-1}$ no período entre 2002 e 2011, e é a maior taxa desde de 1958 (CIAIS et al., 2013). A vegetação tem um papel importante no controle da concentração de CO_2 atmosférico através da absorção durante a fotossíntese. Isto, no entanto, é à custa da perda de água através da transpiração, e também resulta no aumento da eficiência do uso da água desses sumidouros de carbono terrestre (PIOVESAN; LÜTTGE, 2018; YANG; LONG; SHANG, 2013). A crescente disponibilidade de CO_2 na atmosfera pode ser um dos fatores para o aumento na produtividade dos ecossistemas florestais (YANG et al., 2016), principalmente quando estes não são perturbados (CASTANHO et al., 2016).

Nosso objetivo foi avaliar as alterações na estrutura da assembleia arbórea, biomassa acima do solo e número de fustes, a partir do monitoramento da vegetação em uma Floresta Estacional tropical durante 20 anos (1996-2016) nos possibilitou. Para atender a este objetivo buscamos responder as seguintes questões: 1) Qual o comportamento da biomassa acima do solo e do número de indivíduos em um fragmento florestal natural ao longo de 20 anos de monitoramento? 2) Qual a relação da biomassa acima do solo e do número de indivíduos com os eventos de seca?

3.2. MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1. Área de estudo

Ver tópico 2.2.1

3.2.2. Amostragem da vegetação

Ver tópico 2.2.2

3.2.3. Análise dos dados

Buscamos informações sobre a severidade dos períodos de seca que ocorrem na área de estudo. Para isso, medimos o índice de gravidade de seca Palmer autocalibrado (*self-calibrating Palmer Drought Severity Index* –scPDSI) (WELLS; GODDARD; HAYES, 2004). O scPDSI é calculado a partir de séries temporais de precipitação e temperatura obtidas por dados a cada 0,5° para latitude e longitude no site climexp.knmi.nl.

Para calcular a biomassa lenhosa acima do solo, adotamos a equação proposta por Chave et al. (2014), e utilizamos o pacote BIOMASS do programa R (REJOU-MECHAIN et al., 2018). $B = 0,0673 \times (Db \times Ht \times DAP^2)^{0,976}$. Em que: B= Biomassa acima do solo (kg); Db= Densidade básica da madeira (g.cm⁻³); Ht= Altura total (m); DAP= Diâmetro à 1,3m do solo (cm).

Para determinar as mudanças na densidade de indivíduos da assembleia arbórea utilizamos a equação de Sheil et al. (1995), que considera o número inicial de indivíduos para o cálculo da taxa de mortalidade, enquanto que na taxa de recrutamento leva em consideração o número final de indivíduos. Como o intervalo de tempo entre as medições não foi constante, aplicamos o fator de correção proposto por Lewis et al. (2004) para corrigir o viés causado pela influência da amplitude do intervalo analisado sobre as taxas estimadas para expressar a dinâmica da assembleia lenhosa. Com base nessa pressuposição, calculamos as taxas médias anuais de mortalidade (M) e recrutamento (R).

$$M = 100 * [1 - (N_0 - N_m/N_0)^{1/t}]$$

$$R = 100 * [1 - (1 - (N_r/N_t)^{1/t})]$$

$$\lambda_{corr} = \lambda \times t^{0,08}$$

Em que: t = tempo decorrido entre os monitoramentos; N_0 = número de indivíduos inicial; N_m = número de indivíduos mortos; N_r = número de indivíduos recrutados; N_t = número de indivíduos final e λ_{corr} = taxa corrigida.

Denominamos os intervalos sequenciais entre as mensurações como I1 (1996 – 1999), I2 (1999 – 2003), I3 (2003 – 2006), I4 (2006 – 2010) e I5 (2010 – 2016). Classificamos os fustes das árvores em três categorias: A) pequeno (até 10 cm de DAP); B) médio (de 10,1 até 35 cm de DAP); e C) grande (maiores que 35cm de DAP). Usamos essas categorias para melhor compreensão das alterações na estrutura da assembleia lenhosa. Calculamos a produtividade em biomassa aérea (PB) pela soma da biomassa aérea dos indivíduos ingressantes mais o crescimento das árvores sobreviventes em relação ao tempo (BRIENEN et al., 2015). Mensuramos a mudança da biomassa líquida (MBL) pela diferença entre o monitoramento posterior e o anterior.

Para avaliar o efeito do tempo e da ocorrência do incêndio florestal nas variáveis estoque de biomassa acima do solo (BAS) e número de fustes utilizamos o modelo de Equações de Estimação Generalizada (*Generalized Estimating Equation* – GEE) (LIANG; ZEGER, 1986; ZEGER; LIANG, 1986) com a função de ligação log e a distribuição Gama para BAS e de Poisson para Fustes. Este método de ajuste tem como vantagem a avaliação da autocorrelação temporal incorporando a estrutura de correlação entre as observações dentro das parcelas (LIANG; ZEGER, 1986). Seleccionamos a matriz de correlação com base na natureza dos dados e fundamentada pelo QIC (CUI, 2007), sendo escolhida a matriz AR-1. Para avaliar a relação entre as variáveis predictoras (BAS, Fustes e Mortalidade) e a variável dependente (Tempo e incêndio florestal) realizamos o teste de qui-quadrado de Wald modificado (ROTNITZKY; JEWELL, 1990). Quando significativo os efeitos do tempo, incêndio florestal ou interação entre estes foi aplicado o teste *post-hoc* de Bonferroni (LEGENDRE; LEGENDRE, 2001). Processamos as análises utilizando o programa SPSS versão 24 (IBM, 2018), adotando como nível de significância $\alpha \leq 0,05$.

3.3. RESULTADOS

Observamos três períodos de seca ao longo do monitoramento da vegetação: 2002, 2005 e 2010 (Figura 3.1). Já o período de seca de 2010 foi o mais severo e de longo prazo, coincidindo com o incêndio florestal.

Apresentamos as informações do número de fustes, área basal, BAS, taxas de mortalidade, recrutamento, mortalidade e produtividade e o incremento periódico anual estão apresentados no material suplementar (Tabela S2.1). Observamos que as taxas de mortalidade e recrutamento variaram significativamente com o tempo, mas apenas a mortalidade diferiu entre os sítios NF e FF (Tabelas S2.1 e S2.2). No sítio NF as taxas

de mortalidade apresentaram tendência ao aumento ao longo dos intervalos avaliados e foram significativamente diferentes (Figura 3.2 e Tabela 3.1), com os maiores valores registrados a partir de 2006. As taxas de recrutamento também apresentaram diferenças significativas, com aumento até 2006 e decréscimo a partir de então.

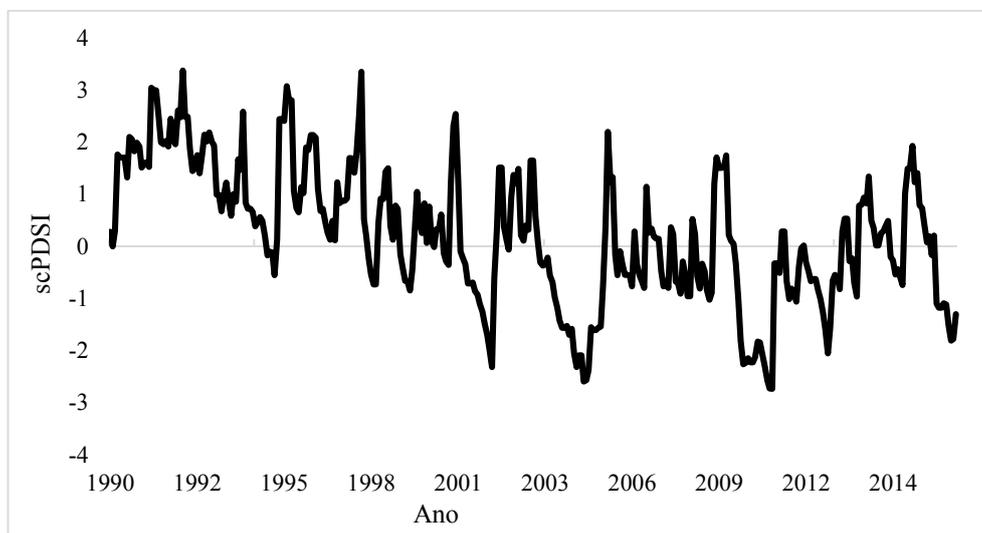


Figura 3.1. Índice de severidade da seca calibrada (scPDSI) para a região da Floresta Vêu-Noiva do Vale, Parque Nacional de Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. Com destaque para os períodos prolongados de seca nos anos de 2002, 2005 e 2010.

No sítio FF as menores taxas de mortalidade foram registradas nos dois primeiros intervalos de medição antes de 2002 e diferiram significativamente das taxas registradas nos intervalos subsequentes (Figura 3.2 e Tabela 3.1). Observamos comportamento semelhante para as taxas de recrutamento, com destaque para a redução significativa no intervalo durante o qual registramos o incêndio florestal.

Tabela 3.1. Taxa de mortalidade (M) e de recrutamento(R) por intervalo de monitoramento, subdivido entre os sítios sem ocorrência de incêndio florestal (NF) e com ocorrência de incêndio florestal (FF), registradas na Floresta de Vale do Vêu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. Letras iguais não diferem pelo teste *post-hoc* de Bonferroni ($\alpha \leq 0,05$). Letras maiúsculas diferença entre sites, letras minúsculas diferença dentro dos sites.

Sítio	Intervalo	Média	
		M (%.ano ⁻¹)	R (%.ano ⁻¹)
NF	1996-1999	4,36 ^{Bb} ± 0,7	4,15 ^{Ac} ± 0,4
	1999-2003	4,87 ^{Bb} ± 0,6	4,85 ^{Ab} ± 0,4
	2003-2006	3,22 ^{Bc} ± 0,4	4,17 ^{Ac} ± 0,6
	2006-2010	4,83 ^{Bb} ± 0,3	5,10 ^{Aa} ± 0,5
	2010-2016	5,70 ^{Ba} ± 0,8	5,04 ^{Ab} ± 0,8
FF	1996-1999	3,28 ^{Ab} ± 0,6	3,13 ^{Ac} ± 0,6
	1999-2003	3,77 ^{Ab} ± 0,4	3,15 ^{Ac} ± 1,0
	2003-2006	4,81 ^{Aa} ± 0,3	5,21 ^{Ab} ± 0,7

Sítio	Intervalo	Média	
		M	R
		(%.ano ⁻¹)	(%.ano ⁻¹)
	2006-2010	7,48 ^{Aa} ± 0,9	4,89 ^{Ab} ± 0,4
	2010-2016	6,35 ^{Aa} ± 0,9	7,04 ^{Aa} ± 0,5

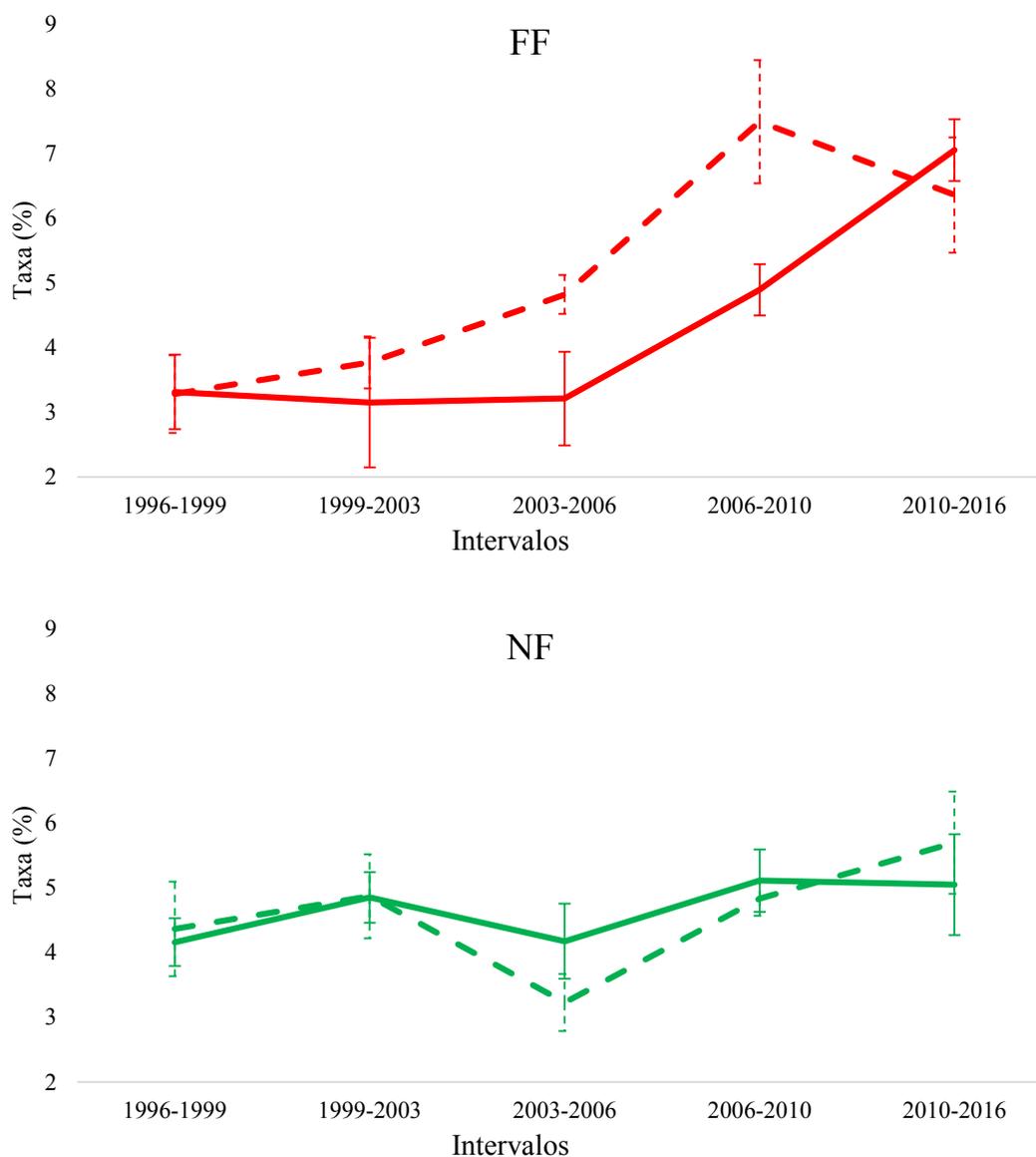


Figura 3.2. Taxa de mortalidade (linha tracejada) e de recrutamento (linha contínua) do número de indivíduos, nos dois sítios sem ocorrência do incêndio florestal (linha verde) e com a ocorrência do mesmo (linha vermelha), amostrados na Floresta Vêu-Noiva do Vale, Parque Nacional de Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil.

Observamos que o efeito do tempo e da ocorrência de incêndio florestal influenciou significativamente na BAS (Tabela S2.2 e Figura 3.3), ao passo que para o Fustes, apenas o tempo influenciou significativamente (Tabela S2.3, Figura 3.3). No

sítio NF, a BAS foi crescente até 2010, a partir de então houve redução significativa, aproximando ao valor registrado em 2003, 13 anos antes. O sítio FF apresentou crescimento da BAS até 2006 em 2010, no ano do incêndio florestal, houve redução da BAS, porém esta diferença não foi significativa em relação ao ano anterior. Em 2016 a BAS reduziu significativamente em relação aos anos anteriores, apresentando valores semelhantes aos registrados em 1999 e 1996 (Tabela S2.1, Tabela 3.2). Ambos os sítios apresentaram tendência à redução de Fustes ao longo tempo, com diferença significativa entre o último inventário (2016) e todos os anteriores para o sítio NF e entre os dois últimos (2010 e 2016) e os demais no sítio FF.

Tabela 3.2. Estoque de biomassa acima do solo (BAS) e número de fustes por ano de monitoramento para os sítios sem (NF) e com ocorrência de incêndio florestal (FF), entre 1996 e 2016 na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. Letras iguais não diferem pelo teste *post-hoc* de Bonferroni ($\alpha \leq 0,05$). Letras maiúsculas diferença entre sites, letras minúsculas diferença dentro dos sites.

Sítio	Anos	Média	
		BAS (Mg.ha ⁻¹)	Fustes (Fustes.ha ⁻¹)
NF	1996	138,24 ^{Ac} ±23,30	1.448 ^{Aa} ± 40
	1999	144,47 ^{Ac} ±24,00	1.295 ^{Aa} ± 38
	2003	160,11 ^{Ab} ±28,48	1.281 ^{Aa} ± 43
	2006	175,81 ^{Aa} ±27,30	1.241 ^{Aa} ± 40
	2010	188,70 ^{Aa} ±31,96	1.210 ^{Aa} ± 37
	2016	168,43 ^{Ab} ±31,61	1.066 ^{Ab} ± 47
FF	1996	93,66 ^{Bb} ±11,57	1.552 ^{Aa} ± 44
	1999	100,71 ^{Bb} ±12,38	1.558 ^{Aa} ± 58
	2003	112,48 ^{Ba} ±14,46	1.531 ^{Aa} ± 42
	2006	119,08 ^{Ba} ±18,01	1.368 ^{Ab} ± 31
	2010	115,62 ^{Ba} ±22,40	1.231 ^{Ac} ± 33
	2016	102,16 ^{Bb} ±17,64	1.204 ^{Ac} ± 33

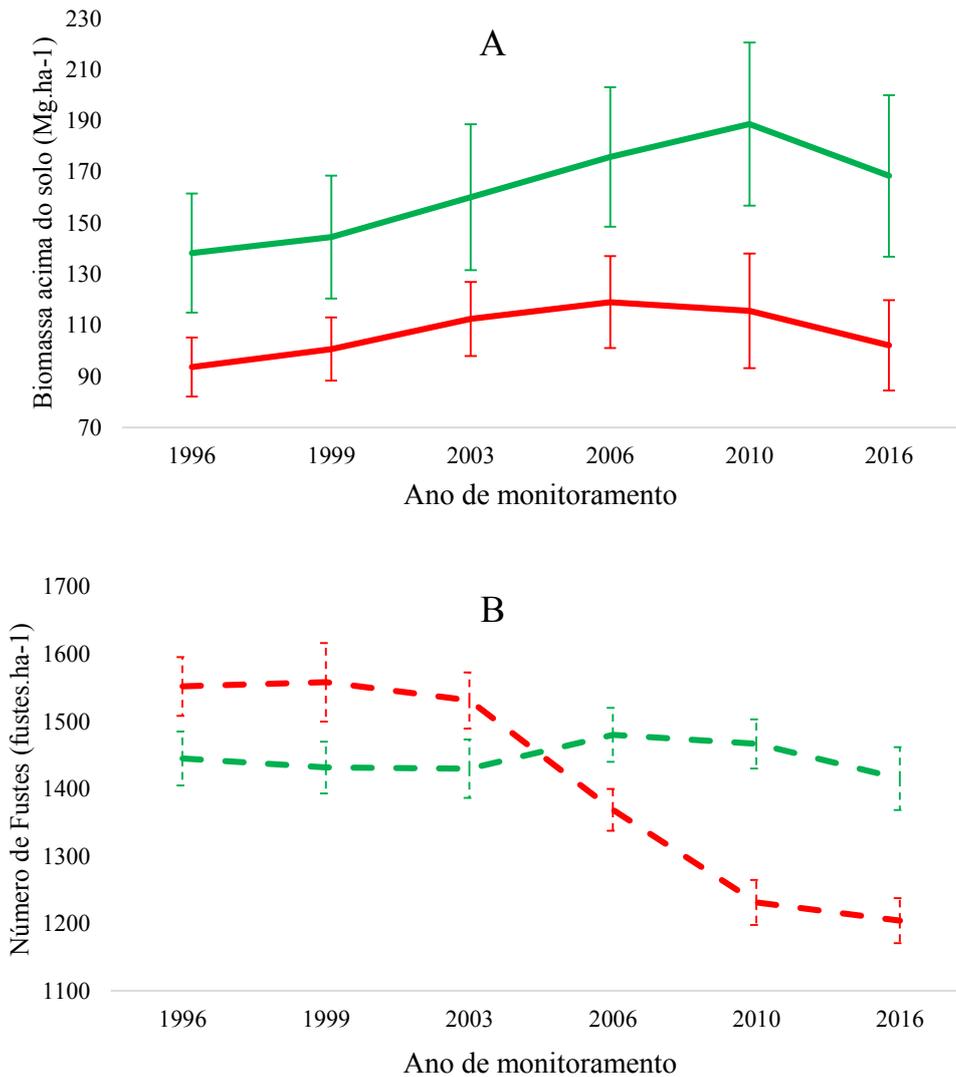


Figura 3.3. Variação no estoque de biomassa acima do solo (A) e no número de fuste (B) ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação arbórea na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. Em verde as parcelas que não foram atingidas pelo incêndio florestal e em vermelho aquelas que foram atingidas.

Observamos que os valores da mudança líquida de biomassa (MLB) apresentaram tendência geral de redução significativa ao longo do tempo, nos dois sítios avaliados (Figura 3.4). Até os inventários de 2006 os valores de MLB eram crescentes, porém a partir deste período a MLB apresentou redução significativa chegando a apresentar valores negativos.

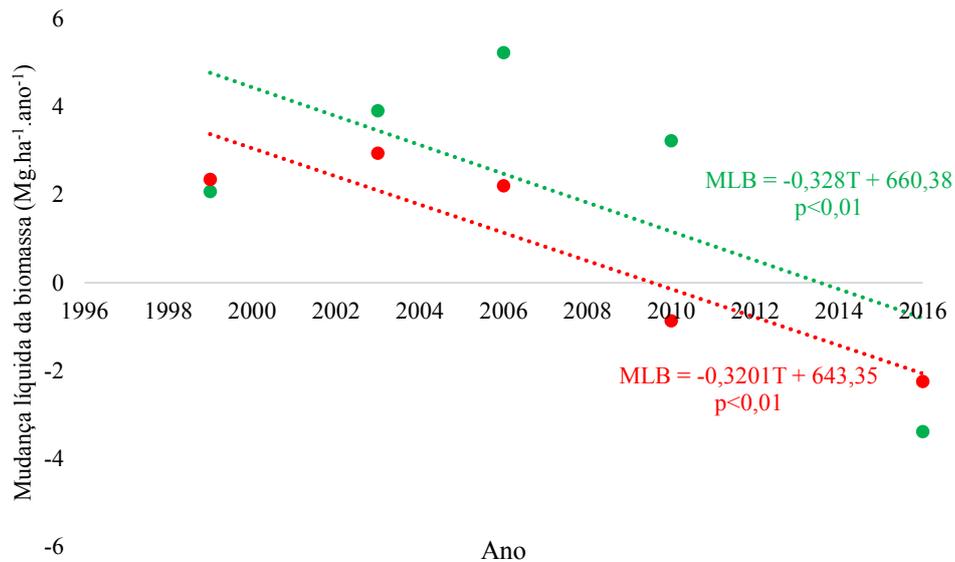


Figura 3.4. Mudança líquida da biomassa ($\text{Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$) nos sítios sem incêndio florestal (pontos verdes) e com a ocorrência de incêndio florestal (pontos vermelhos), registradas na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. As linhas pontilhadas representam a tendência linear da variação na mudança líquida da biomassa.

Constatamos que a produtividade em biomassa aérea (PB) apresentou tendência, significativa, de redução ao longo do tempo para o sítio NF, o sítio FF teve redução porém não significativa (Figura 3.5).

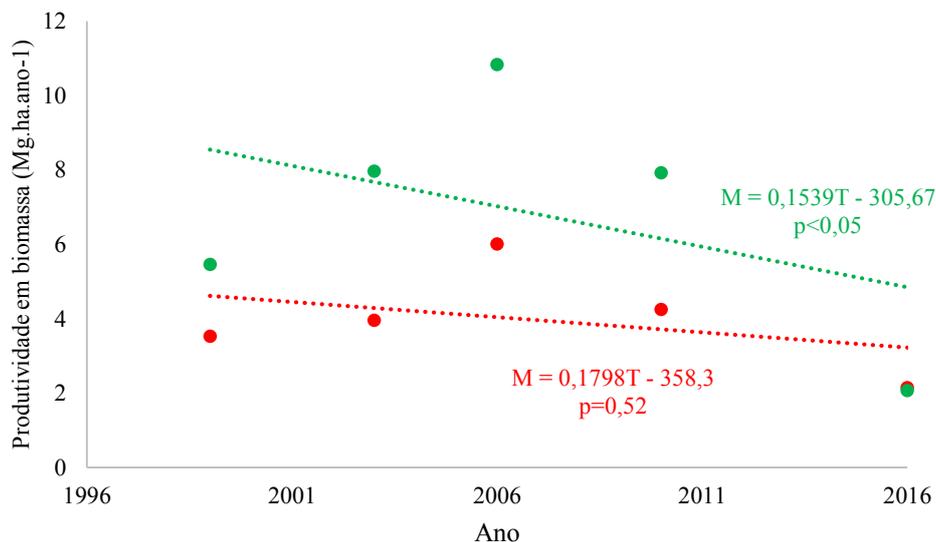


Figura 3.5. Produtividade em biomassa ($\text{Mg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$) nos sítios sem ocorrência do incêndio florestal (linha contínua, verde) e com a ocorrência do mesmo (linha contínua, vermelho), registradas na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. As linhas pontilhadas representam a tendência linear da variação na produtividade em biomassa.

Verificamos que a mortalidade em BAS apresentou tendência de aumento ao longo do tempo, observada tanto no sítio NF como no FF (Figura 3.6), devido ao aumento na mortalidade das árvores de médio e grande porte (Figura 3.7), as quais mesmo sendo pouco representativas em número de indivíduos, em termos de biomassa apresentam impacto na estrutura da floresta.

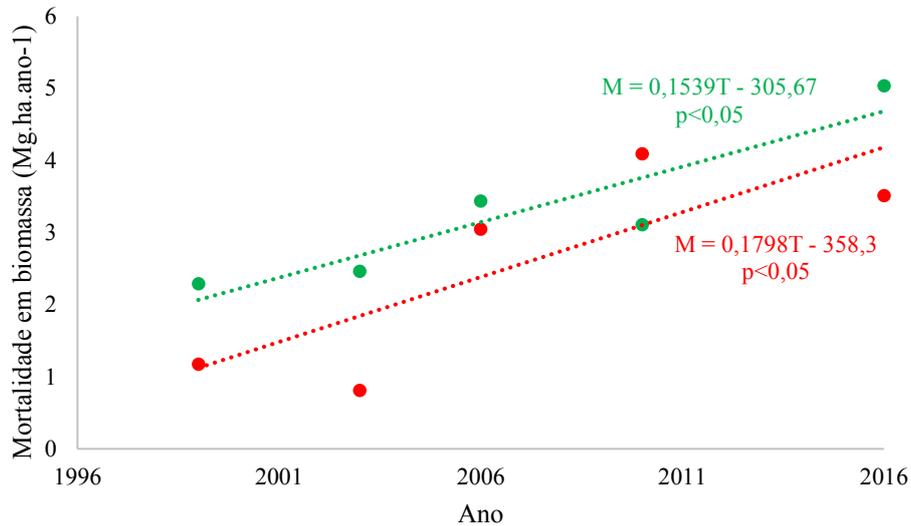


Figura 3.6. Mortalidade em biomassa nos dois sítios sem ocorrência do incêndio florestal de 2010 (linha contínua, verde) e com a ocorrência do mesmo (linha contínua, vermelho), registradas na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. As linhas pontilhadas tendência linear da variação da mudança líquida da biomassa.

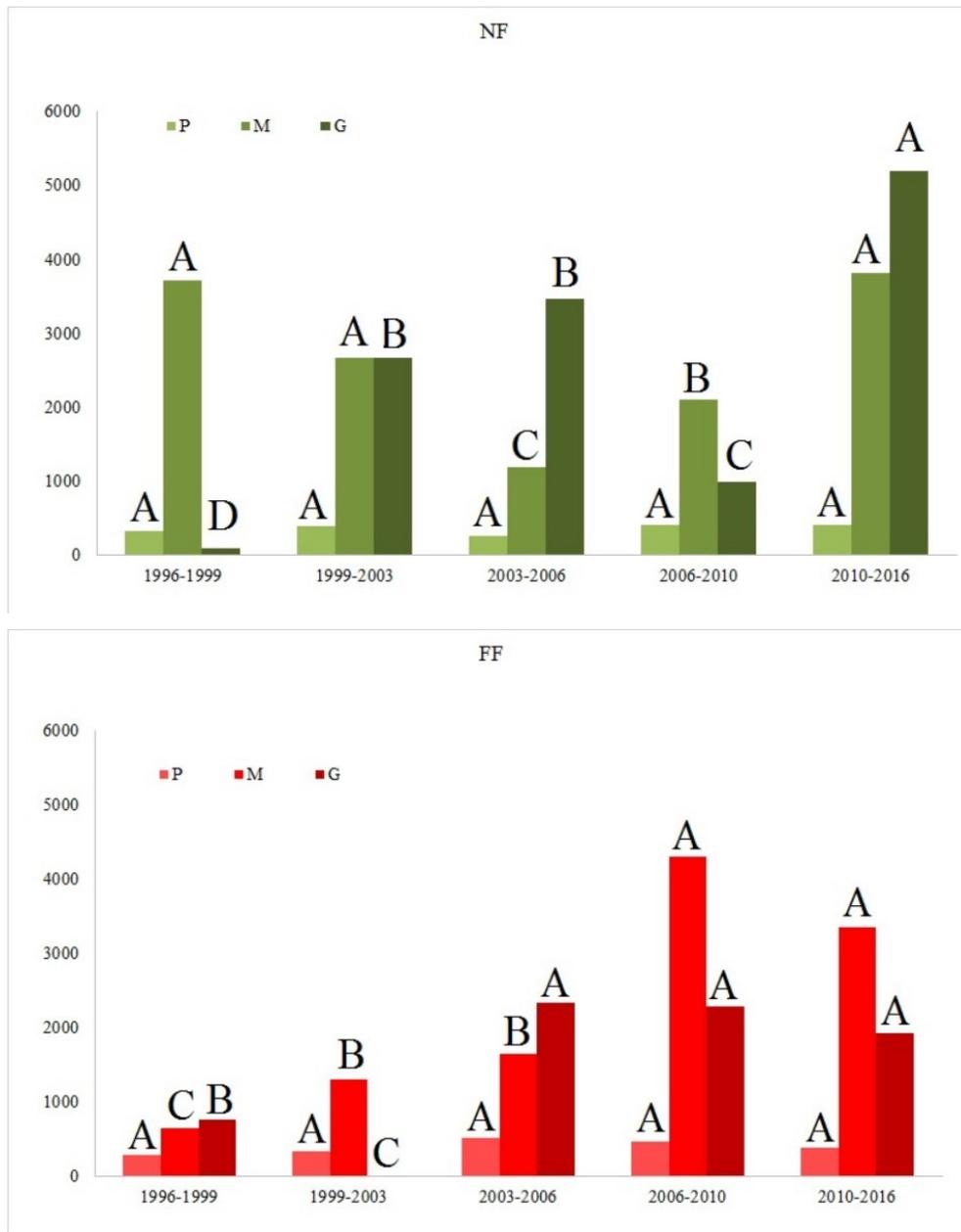


Figura 3.7. Mortalidade em biomassa separados em classe de tamanho: pequeno (P), médio (M) e grande porte (G), nos sítios sem incêndio florestal (NF, verde) e com incêndio florestal (FF, vermelho), registradas na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil.

3.4. DISCUSSÃO

Nós monitoramos uma floresta tropical por 20 anos para avaliar a influência da seca no ecossistema. Observamos quatro períodos de seca durante os 20 anos de acompanhamento que estão de acordo com as informações relatadas por outros autores. Na última década, o Brasil passou por três anos de seca severa, 2005 (MARENGO et al., 2008), 2010 (LEWIS et al., 2011) e 2016 (RIFAI et al., 2018). A tendência de aumento das taxas de mortalidade e recrutamento ao longo do tempo tem sido mais

pronunciada em períodos de secas mais prolongadas na região tropical. As taxas de mortalidade nas florestas tropicais vêm aumentando (BRIENEN et al., 2015; PHILLIPS et al., 2009), e essa mortalidade, em teoria, promove a abertura de um nicho, o que aumenta as taxas de recrutamento (CLEMETS, 1916; OLIVEIRA-FILHO; MELLO; SCOLFORO, 1997; WESTOBY et al., 2002). No entanto, no local com incêndios florestais, a disponibilidade de novos nichos não resultou em maiores taxas de recrutamento que a mortalidade, o que resultou em uma redução no número de hastes. Assim, a mortalidade que já apresentava uma tendência crescente, foi reflexo dos períodos de seca intensificados pelo incêndio florestal.

Observamos que a mortalidade de indivíduos tem sido crescente na assembleia lenhosa. O aumento nas taxas de mortalidade nas florestas tropicais é uma tendência registrada para o mundo todo, inclusive no Brasil (MCDOWELL et al., 2018). Entretanto, os precursores e mecanismos responsáveis por esta crescente mortalidade de árvores são ainda desconhecidos (FELDPAUSCH et al., 2016). A mortalidade de árvores também promove distúrbios de baixa magnitude, desencadeando o processo de sucessão florestal (CLEMETS, 1916; WESTOBY et al., 2002). Como as florestas tropicais apresentam baixa resiliência, especialmente às secas prolongadas (ANJOS; TOLEDO, 2018), ocorre um efeito cascata, devido a entrada de luz no interior da floresta, aumentando a severidade dos efeitos da seca. Este fato tem chamado a atenção dos pesquisadores em relação às secas extremas e impactos do aquecimento global (JIMÉNEZ-MUÑOZ et al., 2016). Além disso, as taxas de mortalidade nas florestas tropicais têm aumentado, principalmente de árvores de grande porte (ROWLAND et al., 2015) e a composição florística dessas florestas tem mudado lentamente em direção à maior resistência à seca (ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2019). Novos eventos de seca severa podem continuar a aumentar as taxas de mortalidade nas florestas tropicais.

O estoque de biomassa é crescente até os períodos que antecedem os eventos de seca severa. Este padrão é esperado para a maioria das florestas tropicais, as quais estão aumentando a biomassa acima do solo, provavelmente, em resposta ao aumento na concentração de CO₂ na atmosfera (PHILLIPS; GENTRY, 1994; YANG et al., 2016). O efeito da fertilização com CO₂ parece favorecer o aumento de biomassa em florestas tropicais não perturbadas, em longa escala de tempo (CASTANHO et al., 2016). O aumento da biomassa na área é uma resposta do crescimento dos indivíduos já presentes na área, já que o número de fustes não diferiu ao longo do tempo. Mesmo as florestas maduras estão funcionando como sumidouros de carbono (PHILLIPS et al., 2017).

Logo, o aumento da biomassa está relacionado com o crescimento das árvores presentes na floresta.

A mudança líquida de biomassa (MLB) foi positiva entre 1996 e 2010, sendo negativa apenas no inventário de 2016. Valores positivos da MLB indicam que as florestas tropicais estão desempenhando seu papel no controle do CO₂ atmosférico em função da fotossíntese (BEER et al., 2010; PIOVESAN; LÜTTGE, 2018), funcionando como sumidouros de carbono. A vegetação da superfície terrestre atuou como um forte sumidouro de carbono nas últimas décadas, com uma fração substancial desse sumidouro provavelmente localizada nos trópicos, particularmente na Amazônia (PAN et al., 2011). A tendência de redução mais forte da MLB foi a partir de 2006, um ano após a primeira grande seca do século XXI (MARENGO et al., 2008). Quando as florestas estão sujeitas a algum grau de estresse climático, como nos períodos de seca prolongada, sua capacidade de reter CO₂ na biomassa é comprometida (FELDPAUSCH et al., 2016). Contudo, apesar de as florestas tropicais serem sumidouros de carbono, sua capacidade de absorver CO₂ atmosférico parece estar diminuindo (BRIENEN et al., 2015). Os possíveis causadores dessa redução podem estar nos eventos climáticos extremos, os quais exercem forte efeito sobre a biomassa, quando avaliada em escala temporal curta (BONAN, 2008; CASTANHO et al., 2016). A sensibilidade das florestas tropicais em relação às mudanças ambientais, principalmente à seca, já foi documentada por dados observacionais de redes de parcelas permanentes, torres de fluxo, sensoriamento remoto e medições de gases de efeito estufa (GATTI et al., 2014; PHILLIPS et al., 2009).

Os longos períodos de seca parecem reduzir a produtividade primária, o número de indivíduos, a produção de biomassa e aumentar a mortalidade de árvores, principalmente quando ocorrem incêndios florestais. Observamos que estes efeitos na floresta começaram a ocorrer a partir de 2006 e se mantiveram em 2010 (ocorrência do incêndio florestal) e 2016, sendo nestes períodos também registrados eventos de seca prolongada na área de estudo e na floresta amazônica (LEWIS et al., 2011; MARENGO et al., 2008; RIFAI et al., 2018). Mesmo nas parcelas onde não ocorreu o fogo registramos a redução na produção de biomassa e aumento da mortalidade. A ocorrência do fogo nas florestas tropicais é uma das consequências dos períodos de seca (ALENCAR; NEPSTAD; DIAZ, 2006) e funciona como catalisador da redução de biomassa acumulada e de produtividade e do aumento da mortalidade. Durante anos de seca severa os incêndios florestais na Amazônia são atipicamente intensos, podendo

causar a morte de até 64% das árvores (SLIK et al., 2010). Os períodos de seca parecem afetar significativamente a estrutura da assembleia lenhosa, principalmente quando há ocorrência de incêndios florestais, reduzindo o estoque a produtividade em biomassa e o número de indivíduos.

As árvores de grande porte tem apresentado mortalidade crescente e parecem estar associadas aos eventos de seca prolongada. As principais hipóteses para explicar a mortalidade de árvores relacionadas aos eventos de seca prolongadas, as principais foram as falhas hidráulicas e a deficiência de carbono (BENNETT et al., 2015; MCDOWELL et al., 2018). Além do déficit hídrico provido pelos eventos de seca, para evitar a perda de água a planta fecha os estômatos, mas neste processo a árvore poderá sofrer com a deficiência por carbono e “morrer de fome” (MITCHELL et al., 2013). A mortalidade de árvores de grande porte nas florestas é conhecida como agente catalisador das mudanças florestais, iniciando o processo de sucessão florestal, com a abertura do dossel e entrada de luz (FELFILI et al., 2000; MACHADO; OLIVEIRA-FILHO, 2010; RICHARDS, 1979). Assim, as consequências no ecossistema podem ser a entrada de maior quantidade de luz no interior da floresta e o aumento da temperatura no microclima local (SWAINE; LIEBERMAN; PUTZ, 1987), resultando em ambiente ainda mais sensível à seca e mais propenso à incêndio florestais, como o registrado na área em 2010. O aumento da mortalidade de grande porte parecem estar relacionado aos eventos de seca prolongada.

As florestas estão acumulando mais biomassa pelo crescimento das árvores presentes, observamos que as árvores maiores estão tendo aumento na mortalidade. A flutuação cíclica que oscila entre os períodos de perturbação e a reconstrução da floresta, pode desencadear um efeito recorrente, já que as árvores grandes tendem a sofrer mais com a seca do que as árvores menores (ROWLAND et al., 2015). Nós mostramos que as árvores estão crescendo mais, resultando no crescimento de árvores maiores, que apresentam maiores taxas de mortalidade durante os períodos de seca, e uma redução no estoque de biomassa. Florestas tropicais podem ser agravadas por períodos prolongados secos, o que pode levar a mudanças mais profundas na estrutura desses ecossistemas.

Pesquisas de longa duração são cruciais para entender e mensurar os efeitos de alterações naturais e antrópicas na floresta. Entretanto, estes estudos exigem grande esforço de padronização e coleta de dados em campo, bem como de apoio financeiro. Iniciativas como a do presente estudo devem ser incentivadas para que seja possível

avaliar com maior acurácia os efeitos das mudanças climáticas nas formações florestais tropicais.

3.5. CONCLUSÃO

Verificamos para uma Floresta Estacional tropical avaliada em uma escala temporal de 20 anos, o aumento do crescimento em biomassa das árvores e também a mortalidade após eventos de seca. Os períodos de seca prolongada, influenciam na mortalidade das árvores de grande porte, levando ao declínio do estoque de biomassa acima do solo. A redução no número de árvores (taxa de mortalidade maior que a taxa de recrutamento) está deixando a floresta com menor abundância de árvores, afetando principalmente as de grande porte.

MATERIAL SUPLEMENTAR – CAPÍTULO 3

Tabela S3.1. Parâmetros descritores da estrutura da vegetação arbórea (DAP > 5 cm) amostradas na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. Os dados são apresentados em ordem crescente dos anos monitorados. NF= número de fustes; AB = área basal, BAS = biomassa aérea; TxM = taxa de mortalidade em número de indivíduos; TxR = taxa de recrutamento em número de indivíduos; P = taxa de perda em área basal; G = taxa de ganho em área basal e IPA = incremento periódico anual.

Ano	Incêndio 2010	NF	AB	BAS	TxM	TxR	Mortalidade	Produtividade	IPA
		Fuste.ha ⁻¹	m ² .ha ⁻¹	ton.ha ⁻¹	%.ano ⁻¹	%.ano ⁻¹	%.ano ⁻¹	%.ano ⁻¹	cm.ano ⁻¹
1996	Sim	1.547	19,014	93,66		-			
	Não	1.448	27,480	138,24					
	Total	1.492	23,717	118,42					
1999	Sim	1.604	19,637	100,71	3,28	3,31	1,78	2,65	0,165
	Não	1.395	27,403	144,47	4,36	4,25	2,17	2,13	0,162
	Total	1.487	23,951	125,02	3,86	3,80	2,15	2,41	0,164
2002	Sim	1.585	20,751	112,48	3,77	3,19	1,50	2,44	0,142
	Não	1.386	27,674	160,11	4,87	5,01	2,38	2,81	0,167
	Total	1.475	24,597	138,94	4,34	4,12	2,18	2,80	0,155
2006	Sim	1.418	21,169	119,08	4,82	3,23	4,48	4,43	0,274
	Não	1.440	28,433	175,81	3,23	4,06	2,40	3,71	0,268
	Total	1.430	25,205	150,60	4,57	3,75	3,37	4,15	0,271
2010	Sim	1.258	20,177	115,62	7,49	5,10	5,37	3,27	0,209
	Não	1.445	28,213	188,70	4,83	5,14	2,14	2,4	0,171
	Total	1.362	24,641	156,22	6,15	4,97	3,48	2,81	0,186
2016	Sim	1.237	18,655	102,16	6,35	7,00	4,98	3,73	0,234
	Não	1.388	27,194	168,43	5,69	4,97	3,21	2,46	0,180
	Total	1.321	23,399	138,97	6,19	5,58	4,15	3,06	0,201

Tabela S3.2. Significância dos parâmetros da Equação de Estimação Generalizada (GEE) para as variáveis dependentes taxa de mortalidade (TxM) e recrutamento (TxR) em relação às variáveis preditoras fogo e período de monitoramento. GL: Graus de liberdade; IF: Incêndio Florestal

	TxM			TxR		
	χ^2 Wald	GL	p-valor	χ^2 Wald	GL	p-valor
(Intercepto)	172,498	1	0,000	88,435	1	0,000
Incêndio Florestal	11,584	1	0,001	0,182	1	0,670
Intervalo	116,085	4	0,000	40,209	4	0,000
IF*Intervalo	38,809	4	0,000	11,132	4	0,025

Tabela S3.3. Resultados estatísticos da Equação de Estimação Generalizada (GEE) para as variáveis dependentes biomassa aérea (BAS) e número de fustes (NF) em relação às variáveis preditoras incêndio florestal (IF) e período de monitoramento (Ano). GL: Graus de liberdade; IF: Incêndio Florestal

	BAS			NF		
	χ^2 Wald	GL	p-valor	χ^2 Wald	GL	p-valor
(Intercepto)	103,960	1	0,000	8768,950	1	0,000
IF	6,220	1	0,013	3,034	1	0,082
Ano	65,453	5	0,000	17,445	5	0,004
IF*Ano	8,215	5	0,145	20,627	5	0,001

4. ALTERAÇÕES NAS ESTRATÉGIAS DAS ÁRVORES E NA DIVERSIDADE FUNCIONAL EM UMA FLORESTA ESTACIONAL EM RELAÇÃO AO LONGO DE 20 ANOS

RESUMO

Estudos apontam como consequências das mudanças climáticas nos ecossistemas florestais o aumento da mortalidade das árvores, alterações na composição das espécies arbóreas, redução do acúmulo de carbono e aumento da produtividade primária. Neste estudo avaliamos as mudanças na diversidade funcional e na estratégia das espécies dominantes ao longo de 20 anos de monitoramento da vegetação arbórea em uma Floresta Estacional como preditores de resposta das espécies às mudanças climáticas. Relacionamos o incêndio florestal que correu na área, como indicador do período de seca prolongada, com as mudanças na diversidade funcional. O incêndio florestal modificou a funcionalidade da assembleia em quase todos os aspectos da diversidade funcional (divergência, dispersão e redundância) e de alguns atributos funcionais das espécies. As espécies que apresentam crescimento mais rápido estão se tornando mais competitivas na floresta. Com a ocorrência do incêndio florestal foram selecionados atributos funcionais conservativos, que garantem às espécies características adaptativas às novas condições de distúrbios, porém como menor vigor competitivo. Assim, os ecossistemas tropicais que normalmente são dominados por espécies com alto vigor competitivo, devido à oferta de recursos, agora estão selecionando espécies com atributos mais conservativos, adaptadas aos distúrbios diretos e indiretos oriundos das mudanças climáticas. Caso isso ocorra em longo prazo, os serviços ecossistêmicos oferecidos pelas formações florestais serão modificados.

Palavras-chave: Atributos funcionais, atributos conservativos, floresta tropical, incêndio florestal.

4.1. INTRODUÇÃO

O clima do nosso planeta está mudando e o aumento das emissões de dióxido de carbono na atmosfera já é amplamente documentado como um dos principais causadores destas alterações (IPCC, 2013; STERL et al., 2008). Entre as mudanças mais expressivas estão o aumento da frequência de períodos de seca, os longos períodos de estiagem e o aumento da temperatura média global (WILLIAMS et al., 2012). Entretanto, a avaliação dos efeitos desses fenômenos sobre a vegetação é difícil e de

elevado custo. Poucas avaliações observacionais em grande escala de uma seca tropical foram realizadas (BRIENEN et al., 2015; MARENGO et al., 2008; PHILLIPS et al., 2009) e essas avaliações normalmente referem-se a secas associadas ao evento de El Niño, abrangendo uma ampla gama de tipos de clima e zonas biogeográficas (PHILLIPS et al., 2009).

Estudos apontam como consequências das mudanças climáticas nos ecossistemas florestais o aumento da mortalidade das árvores (ALLEN et al., 2010), redução do acúmulo de carbono (BRIENEN et al., 2015), alterações na composição das espécies arbóreas (AITKEN et al., 2008; BUSSOTTI et al., 2015) e aumento da produtividade primária (YANG et al., 2016). Prever os impactos das mudanças climáticas na composição e espécies, na estrutura da vegetação e nos serviços ecossistêmicos das florestas é atualmente um dos desafios mais importantes e intrigantes em ecologia (BELLARD et al., 2012; KUEBBING; MAYNARD; BRADFORD, 2018). Uma das consequências impostas pelos novos regimes climáticos é o aumento da frequência dos incêndios florestais (DALE et al., 2001), o que gera incerteza quanto as prováveis modificações nos ecossistemas (WESTERLING et al., 2006). A ocorrência de incêndios em ecossistemas que historicamente estão isentos ou apresentam baixa frequência de queimadas, como as florestas tropicais úmidas (NEPSTAD et al., 1999), podem resultar em rápida modificação na composição de espécies, na estrutura da vegetação e no funcionamento do ecossistema, uma vez que as características dessas biotas não estão adaptadas a este tipo e frequência de distúrbio (ALENCAR et al., 2015; COCHRANE et al., 1999).

Diante dessas incertezas é importante que a comunidade científica identifique as principais prioridades de pesquisa para responder os questionamentos sobre as possíveis mudanças impostas às florestas tropicais diante das mudanças climáticas e seus efeitos diretos e indiretos, bem como melhorar a capacidade preditiva dos modelos matemáticos (CAVALERI et al., 2015). Afinal, mudanças climáticas antropogênicas tiveram e continuarão tendo forte efeito sobre os ciclos de vida das plantas e as interações entre as espécies (IPCC, 2013). O impacto causado pelos longos períodos de seca pode em pouco tempo representar consequências severas para o funcionamento dos ecossistemas (MITCHELL et al., 2016). Assim, a partir das prováveis modificações no funcionamento dos ecossistemas florestais, se faz necessário compreender como a vegetação e as espécies lenhosas vão se adaptar diante dessas novas condições ambientais. A associação das alterações do funcionamento dos ecossistemas nas

abundâncias de algumas populações de plantas com as variações nos atributos funcionais dominantes na assembleia permite que estas informações sejam aplicadas nas estimativas de mudanças no estoque de carbono no ecossistema(VAN BODEGOM et al., 2012).

Analisar as espécies como um conjunto de atributos funcionais ao invés de grupos taxonômicos aumenta as possibilidades de análise dos mecanismos que regem o funcionamento dos ecossistemas (LAVOREL; GARNIER, 2002), e permite generalizações em diversas escalas temporais e espaciais (PELLEGRINI; FRANCO; HOFFMANN, 2016). Os atributos funcionais são características morfológicas, fisiológicas, fenológicas, bioquímicas, estruturais ou comportamentais que influenciam a aptidão do indivíduo, através de efeitos na sobrevivência, crescimento e reprodução das espécies (GRIME, 2001; DÍAZ et al., 2013). Tais atributos possuem o potencial de vincular a ecologia da comunidade e a ecofisiologia das plantas, delineando os *trade-offs* que definem as estratégias de vida das espécies e podem influenciar nas taxas demográficas das populações (MCGILL et al., 2006).

Os atributos funcionais são promissores na mensuração da vulnerabilidade das espécies diante das projeções dos impactos das mudanças climáticas, principalmente sobre as respostas aos períodos de seca prolongada (SOUDZILOVSKAIA et al., 2013). Assumindo que a diversidade funcional é a variação dos valores dos atributos funcionais das espécies (TILMAN, 2001), então a diversidade funcional pode ser utilizada para mensurar os serviços ecossistêmicos de uma comunidade (MEIRA JUNIOR et al., 2016; OLIVER et al., 2015).

Mudanças nos processos ecossistêmicos estão fortemente ligadas as alterações no arranjo funcional das espécies nas comunidades (KUEBBING; MAYNARD; BRADFORD, 2018). Estudos anteriores verificaram que existem relações entre atributos funcionais e correlações atributo-ambiente indicativas de um associação chave entre a aquisição rápida e a conservação de recursos(ACKERLY; REICH, 1999; DÍAZ et al., 2004; WRIGHT et al., 2004). Nesse caso, ecossistemas florestais geralmente são compostos de espécies com estratégias aquisitivas, devido maior abundância de recursos em relações aos demais ecossistemas (DÍAZ et al., 2004). Entretanto, os distúrbios provocados pelas mudanças climáticas podem afetar a performance dessas espécies (REICH, 2014)e permitir, que aquelas com atributos conservativos (adaptadas à ambientes em distúrbios) sejam mais competitivas nos ecossistemas florestais.

As mudanças climáticas podem afetar os serviços ecossistêmicos mesmo em comunidades com alta diversidade funcional, como por exemplo, com o aumento da temperatura (PAQUETTE et al., 2018) e aumento da frequência das secas prolongadas (WILLIAMS et al., 2012). Neste caso, as diferentes métricas usadas para calcular a diversidade funcional são ferramentas importantes para entender como as modificações na composição de espécies e, portanto, mudanças nos atributos funcionais, refletem em mudanças nos processos ecossistêmicos (MOUILLOT et al., 2013).

Neste estudo, utilizamos os atributos funcionais das espécies lenhosas, que representam aspectos importantes na estratégia adaptativa das plantas (DÍAZ et al., 2004; GRIME, 2001), como preditores de resposta das espécies às mudanças climáticas. Para nortear esta pesquisa formulamos as seguintes questões: 1) Quais modificações ocorrem nas estratégias das espécies arbóreas em uma Floresta Estacional ao longo do tempo? 2) Os períodos de seca prolongada e o incêndio florestal afetaram a diversidade funcional?

4.2. MATERIAL E MÉTODOS

4.2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado na Floresta de Vale do Véu de Noiva (FVVN), no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães (PNCG), 15°24'18,80" S e 55°49'55,35" W, em Mato Grosso. O clima da região é do tipo Cw, caracterizado como subtropical úmido com inverno seco, segundo a classificação de Köppen (ALVARES et al., 2013). O período frio e seco compreende os meses de maio a setembro e o período quente e chuvoso de outubro a março, este último período concentrando cerca de 80% da precipitação anual (INMET, 2017). Nos últimos 20 anos a precipitação anual média foi de 1.680 mm, com temperatura média de 24,6° C, com base nos dados extraídos do Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP) do INMET (Instituto Nacional de Meteorologia), em junho de 2017 (INMET, 2017) (Figura S3.1).

O solo na FVVN é caracterizado por ser pouco profundo, com abundante afloramento rochoso e topografia íngreme (PINTO; OLIVEIRA-FILHO; HAY, 2005). Isto se deve ao fato da maior parte da FVVN recobrir a encosta que se formou logo abaixo das escarpas rochosas, pela deposição dos escombros resultantes do processo erosivo no vale. Portanto, os solos são predominantemente Litólicos na fase arenosa ou manchas de Neossolo Quartzarênico e Solos Aluviais, que geralmente, ocorrem no fundo do vale (PINTO; OLIVEIRA-FILHO; HAY, 2005).

A vegetação na FVVN é bem preservada, ocorrendo na área apenas distúrbios naturais, como abertura de clareiras pela queda natural de árvores (PINTO; HAY, 2005). Apenas recentemente é que a vegetação foi acometida por um incêndio florestal, em julho de 2010 (ABREU; PINTO; MEWS, 2014), que foi o primeiro incêndio florestal (IF) registrado na FVVN desde a criação do PNCV em 1989.

Na região tropical brasileira foram registrados eventos extremos de seca provocados pela ocorrência do El Niño, em 2005 (MARENGO et al., 2008), 2010 (LEWIS et al., 2011) e 2016 (ERFANIAN; WANG; FOMENKO, 2017).

4.2.2. Amostragem da vegetação

Em 1996 foram instaladas 18 parcelas permanentes de 600m², distribuídas sistematicamente em seis transeções perpendiculares ao curso d'água (PINTO; OLIVEIRA-FILHO, 1999) e essas parcelas foram remeidas em 1999 e 2003 (PINTO; OLIVEIRA-FILHO; HAY, 2005), em 2006 e 2010 (ABREU; PINTO; MEWS, 2014) e em 2016 realizamos a última remedição da vegetação lenhosa na FVVN. Em cada uma das medições todos os indivíduos lenhosos com diâmetro a 1,3m do solo (DAP) ≥ 5 cm, foram identificados e mensuramos (DAP e altura total).

As espécies que não tiveram a sua identificação botânica realizada em campo foram coletadas para posterior identificação. A revisão e atualização dos nomes das espécies foi realizada em consulta ao banco de dados da Lista de Espécies Flora do Brasil (FLORA DO BRASIL 2020, 2017), o qual utiliza o sistema de classificação botânica “*Angiosperm Phylogeny Group IV –APG IV*” (APG, 2016).

4.2.3. Atributos funcionais das espécies

Mensuramos quatro atributos funcionais relacionados com a sobrevivência e crescimento das espécies lenhosas (Tabela 4.1). Para isso, selecionamos as espécies que juntas representavam 80% da densidade de indivíduos da comunidade (PAKEMAN; QUESTED, 2007), tendo o inventário de 2016 como referência. Mensuramos os atributos funcionais assumindo que não houveram mudanças interespecíficas ao longo do tempo.

Para medição dos atributos funcionais foliares, SLA e LDMC coletamos 10 folhas maduras por árvore, as quais não apresentavam sintomas evidentes de patógenos ou herbívoros (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Seguindo as recomendações dos referidos autores, mensuramos a matéria seca foliar média do peso seco de cinco folhas após 24 horas em estufa a 105°C, e o peso seco foi dividido pela massa foliar

saturada em água durante 5 horas. Para avaliação da SLA digitalizamos cinco folhas frescas, e a partir destas imagens digitais calculamos a área foliar utilizando o pacote EImage (PAU et al., 2010) no software *Rproject* 3.14 (R CORE TEAM, 2017) e em seguida dividimos pela massa seca da folha (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

Tabela 4.1. Significado ecológico dos atributos funcionais (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) avaliados nas espécies lenhosas amostradas na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Mato Grosso.

Atributo	Sigla	Unidade	Significância Ecológica
Ritmo de crescimento	RGR	cm.ano ⁻¹	Indicador da estratégia da planta referente à produtividade em relação ao estresse ambiental e aos regimes de perturbação. Ambientes com mais luz favorecem espécies com crescimento rápido.
Densidade da madeira	WD	g.cm ⁻³	Está relacionada com o custo de construção, estabilidade, condutividade hidráulica e taxa de crescimento da planta. A alta densidade da madeira favorece a maior sobrevivência devido à resistência aos danos físicos, patógenos e herbívoros.
Área foliar específica	SLA	cm ² .g ⁻¹	Tende a se relacionar positivamente com a taxa fotossintética saturada de luz e com a concentração de nitrogênio no solo. Ambientes com disponibilidade de recursos (fertilidade e umidade) tendem a apresentar maiores valores de SLA.
Teor de matéria seca foliar	LDMC	mg.g ⁻¹	Relacionada a resistência física das folhas, por exemplo, contra herbívora, vento, granizo e seca. Folhas com alto LDMC tendem a se decompor mais lentamente do que a das folhas com baixo LDMC.

Calculamos o ritmo de crescimento (RGR) a partir da taxa de crescimento em diâmetro das populações, mensurada ao longo dos 20 anos de avaliação (seis medições). Mensuramos a densidade da madeira (WD) de forma não destrutiva com amostras do caule obtidas com uso da sonda de Pressley (CHAVE et al., 2006). As amostras foram acondicionadas em tubetes com água para manter a saturação hídrica. Em laboratório, as amostras foram retiradas dos tubetes, passadas levemente em papel toalha para reduzir o excesso de água, e imediatamente pesadas em balança digital. Para determinar a massa seca, as amostras de madeira foram colocadas em estufa a 105°C por 36 horas ou até

atingirem massa constante, quando foram pesadas (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Para determinar a WD utilizamos a equação de Smith (1954).

4.2.4. Análise dos dados

Separamos as parcelas em duas condições ambientais, de acordo com o registro de ocorrência de incêndio florestal registrado em julho de 2010: 1) sítio com registro de incêndio florestal (FF), com oito unidades amostrais; e 2) sítio sem registro de incêndio florestal (NF), com 10 unidades amostrais.

Primeiramente avaliamos as estratégias dominantes das espécies lenhosas através do índice CWM (*community-weighted-mean*), com o objetivo de avaliar os efeitos das mudanças climáticas nos padrões funcionais da assembleia lenhosa. O índice CWM representa a seleção dos atributos mais adaptados em cada assembleia (MUSCARELLA; URIARTE, 2016; RICOTTA; MORETTI, 2011). Mensuramos os valores de CWM para a assembleia em cada inventário (1996, 1999, 2003, 2006, 2010 e 2016).

Mensuramos também a diversidade funcional (DF), com base em quatro parâmetros (divergência, uniformidade, dispersão e redundância) para cada inventário. Para tanto, calculamos os índices de divergência funcional - FDiv, equabilidade funcional - FEve (VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008), dispersão funcional - Fdis (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010) e redundância funcional - Fred (DE BELLO et al., 2007). A partir dos índices de DF avaliamos os efeitos das mudanças climáticas nas estratégias ecológicas dominantes na assembleia lenhosa. Para o cálculo de cada um dos aspectos da diversidade funcional utilizamos o *R project* (R CORE TEAM, 2017), por meio do pacote FD (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010).

Para avaliar o efeito do tempo (e das mudanças climáticas) e da ocorrência do incêndio florestal sobre o CWM e a DF utilizamos o modelo de Equações de Estimação Generalizada (*Generalized Estimating Equation* – GEE) (LIANG; ZEGER, 1986; ZEGER; LIANG, 1986) com a função de ligação log e a distribuição Gama para a biomassa acima do solo. Este método de ajuste tem como vantagem a avaliação da autocorrelação temporal incorporando a estrutura de correlação entre as observações dentro das parcelas (LIANG; ZEGER, 1986). Seleccionamos a matriz de correlação com base na natureza dos dados e fundamentada pelo QIC (CUI, 2007), sendo escolhida a matriz AR-1. Para avaliar a relação entre as variáveis preditoras (CWM e DF) e as variáveis dependentes (Tempo e incêndio florestal) realizamos o teste de qui-quadrado

de Wald modificado (ROTNITZKY; JEWELL, 1990). Quando significativo os efeitos do tempo, incêndio florestal ou interação entre estes foi aplicado o teste *post-hoc* de Bonferroni (LEGENDRE; LEGENDRE, 2001). As análises foram processadas utilizando o programa SPSS versão 24 (IBM, 2018), adotando como nível de significância $\alpha \leq 0,05$.

4.3. RESULTADOS

Verificamos que o ritmo de crescimento (RGR) apresentou tendência de aumento do CWM ao longo do tempo para os sítios NF e FF (Figura 4.1, Tabela S4.1). Entretanto, com a ocorrência do incêndio florestal em 2010, esta tendência de aumento foi estagnada. Observamos que essa estagnação do crescimento após o incêndio florestal, também ocorreu com o teor de matéria seca foliar (LDMC), que estava em tendência de crescimento dos valores de CWM, e se manteve crescente no sítio NF.

Constatamos, também, que a área foliar específica (SLA) teve os valores de CWM afetados pelo incêndio florestal, com redução dos seus valores e que manteve a redução também em 2016. Não observamos mudanças nos valores de CWM da densidade da madeira (WD) ao longo do tempo nem entre os sítios NF e FF.

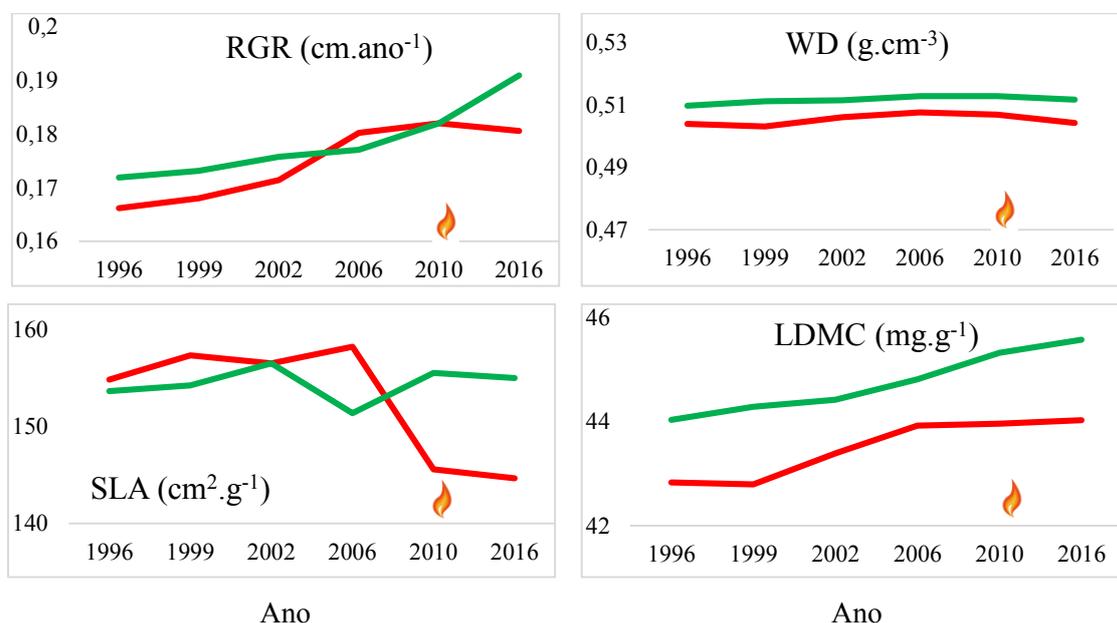


Figura 4.1. Média ponderada pelo número de indivíduos dos atributos funcionais (CWM) por inventário, subdivido entre os sítios sem (NF) e com (FF) ocorrência de incêndio florestal, no período de 1996 a 2016 na Floresta de Vale do Véu de Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. As médias do sítio NF (linha verde) foram comparadas dentro do ambiente entre os anos inventariados, assim como para o sítio FF (linha vermelha). RGR= Ritmo de crescimento; WD= densidade da madeira; SLA= área foliar específica; LDMC= teor de matéria seca foliar.

🔥 Ocorrência do incêndio florestal em 2010.

Observamos que para os índices FEve e FRed apresentaram tendência de aumento ao longo do tempo em ambos os sítios NF e FF (Figura 4.2 e Tabela S4.2 e S4.3). No sítio NF, o índice FDiv apresentou tendência de redução ao longo do tempo, já para o sítio FF este índice que estava em crescimento, apresentou redução significativa (Tabela S4.3). O índice FDis, no sítio NF apresentou tendência de crescimento ao longo de todo o monitoramento. No sítio FF este índice também estava em crescimento, mas após o incêndio florestal houve alteração no comportamento com redução significativa.

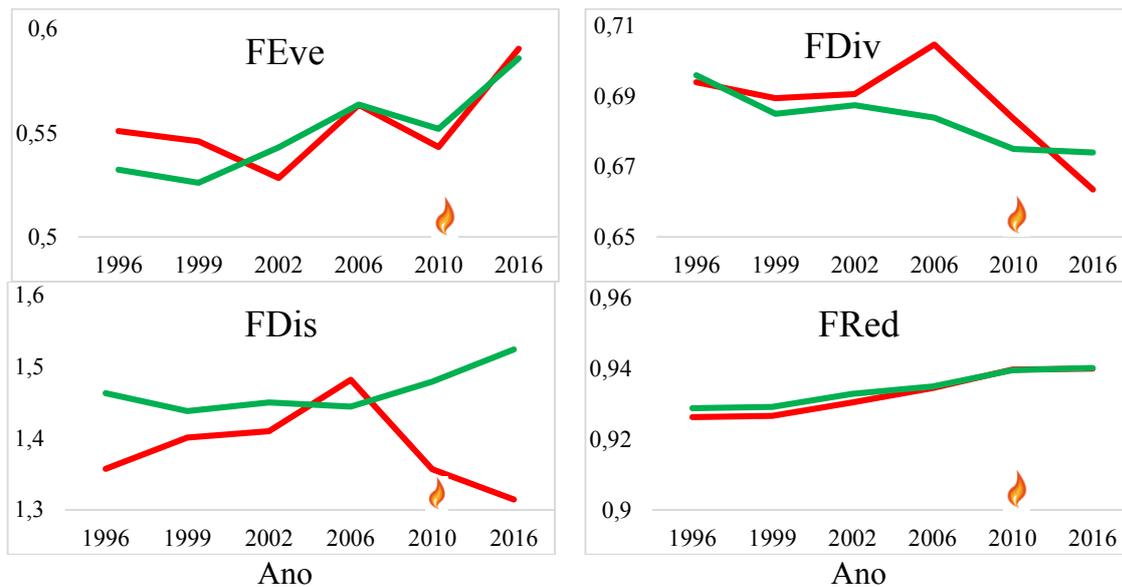


Figura 4.2. Índices de diversidade funcional (equabilidade, divergência, dispersão e redundância) por ano de inventário, subdivido entre os sítios sem (NF) e com (FF) ocorrência de incêndio florestal, no período de 1996 a 2016 na Floresta de Vale do Vêu de Noiva, Parque nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. As médias do sítio NF (linha verde) foram comparadas dentro do ambiente entre os anos inventariados, assim como para o sítio FF (linha vermelha). FEve= equabilidade funcional; FDiv= divergência funcional; FDis= dispersão funcional; FRed= redundância funcional. 🔥 Ocorrência do incêndio florestal em 2010.

4.4. DISCUSSÃO

4.4.1. Mudança das estratégias ecológicas dominantes ao longo do tempo

As espécies com maior ritmo de crescimento estão aumentando sua abundância na floresta. O aumento no ritmo de crescimento pode estar relacionado a dois fatores intrínsecos: o aumento da fertilização de CO₂ atmosférico (YANG et al., 2016) ou ao aumento na incidência de luz no interior da floresta, em razão do aumento da mortalidade de árvores (JOHNSON et al., 2016; Capítulo 3). O aumento da fertilização de CO₂ atmosférico estimula o crescimento em biomassa das florestas tropicais, principalmente as bem conservadas (CASTANHO et al., 2016), devido ao aumento do

porte dos indivíduos presentes e não pelo aumento da densidade (Capítulo 3). E árvores que crescem mais rápido parecem estar se tornando dominantes nas florestas tropicais (ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2019). As espécies de crescimento mais rápido são de ciclo de vida mais curto, aumentando a rotatividade de indivíduos na floresta (FELFILI et al., 2000; HUSTON, 1979; WRIGHT, 2002). Florestas tropicais "mais rápidas" dominadas por espécies aquisitivas de rápido crescimento associadas à alta eficiência de uso de luz e alta produtividade e ciclo de vida curto são esperadas sob um mundo mais quente (REU et al., 2011). Esse aumento de temperatura, nós observamos na área de estudo (Figura 1.1) e parece ter favorecido espécies de crescimento rápido.

As espécies com maior teor de matéria seca foliar estão mais dominantes na floresta. A maior disponibilidade de CO₂ na atmosfera tende a estimular o crescimento das espécies florestais (BAZZAZ; COLEMAN; MORSE, 1990; CHA et al., 2017). Espécies com maior teor de matéria seca foliar tendem a decompor as folhas mais lentamente (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Assim, considerando que os longos períodos de seca promovem a deciduidade em florestas tropicais (CORLETT, 2016), assumimos que os indivíduos de espécies com menor taxa de decomposição estão se tornando mais abundantes e, provavelmente, mais material combustível está sendo disponibilizado na floresta. Este fato, somado ao aumento nos períodos de seca, pode elevar a probabilidade de ocorrência de incêndios florestais (CORLETT, 2016; DANTAS; BATALHA; PAUSAS, 2013; PAUSAS, 2015). O aumento de indivíduos com maior teor de matéria seca foliar podem desencadear novos distúrbios na floresta.

Nossos resultados mostraram que os incêndios florestais, afetaram negativamente a área foliar específica (SLA), a qual está relacionada com eficiência fotossintética das espécies. Espécies com maior área foliar específica tendem a serem mais competitivas (DÍAZ et al., 2004). Assim, espécies com estratégias conservativas tendem a se tornar mais dominantes e mais bem sucedidas em áreas com situação de estresse, como incêndio florestal (HOFFMANN et al., 2012). Em geral, os ecossistemas florestais são formados por espécies com atributos aquisitivos devido a sua grande quantidade de recursos disponíveis (PELLEGRINI; FRANCO; HOFFMANN, 2016). Porém, quando o ambiente está sobre forte estresse espécies com estratégia conservativas podem se tornar mais frequentes (HOFFMANN et al., 2012). Espécies conservativas investem em mecanismos de defesa e longevidade foliar (DÍAZ et al., 2004). Adicionalmente, espécies dominantes em ambientes florestais, geralmente, expressam características associadas ao alto vigor competitivo, alta eficiência na captura

e uso de recursos, por exemplo maior SLA (MARACAHIPES et al., 2018). A ocorrência do incêndio florestal, promoveu a dominância de espécies com menor SLA e, conseqüentemente, menor vigor competitivo.

O valor médio da densidade da madeira determinada a partir do número de indivíduos e espécies não variou ao longo do tempo em nenhum dos sítios, ou seja, não foi afetado pelos eventos de seca prolongada e pela ocorrência do incêndio florestal. A densidade da madeira é um atributo funcional conservativo (PELLEGRINI; FRANCO; HOFFMANN, 2016), sendo pouco influenciado pelas mudanças ambientais (CANDEL-PÉREZ et al., 2018). Mesmo que espécies com maiores densidades apresentam menor ritmo de crescimento (CHAIN-GUADARRAMA et al., 2018; O'BRIEN et al., 2017) como também verificamos (Tabela S4.4), as espécies que apresentam valores maiores de ritmo de crescimento e densidade da madeira próximo da média foram as mais competitivas nos dois sítios.

Os longos períodos de seca que ocorreram, em 2005 (MARENGO et al., 2008), 2010 (LEWIS et al., 2011) e 2016 (ERFANIAN; WANG; FOMENKO, 2017) na onde está inserida a Floresta de Vale do Véu de Noiva, parecem não ter afetado diretamente nas características funcionais das espécies lenhosas Figura 3.1. Entretanto, outros efeitos, como incêndio florestal, entrada de luz no sub-bosque da floresta e a fertilização de CO₂ atmosférico, podem estar modificando os atributos funcionais das espécies dominantes na floresta. A redução da dominância de espécies com atributos aquisitivos pode diminuir a capacidade de recuperação da biomassa perdida pelo incêndio florestal, uma vez que espécies com estes atributos estão associadas à maior produtividade primária (LALIBERTÉ; TYLIANAKIS, 2012). Neste caso, como o incêndio florestal selecionou espécies com estratégias conservativas, as espécies que estão se tornando dominantes na floresta terão características adaptativas a novos distúrbios, porém como menor vigor competitivo.

4.4.2. Comportamento da diversidade funcional na assembleia lenhosa

A redução da divergência funcional após a ocorrência do incêndio florestal mostra que este tipo de distúrbio atua como filtro ambiental, selecionando as espécies com atributos mais similares. Filtros abióticos fortes restringem a gama de valores de atributos médios de espécies que podem existir dentro da assembleia lenhosa, o que favorece a convergência de atributos funcionais (BERNARD-VERDIER et al., 2012), devido a diminuição da abundância de espécies mais afetadas pelo distúrbio

(MOUILLOT et al., 2013), resultando na redução da divergência funcional. Em geral, a divergência funcional diminui quando as espécies mais abundantes possuem características funcionais próximas ao centro do intervalo dos atributos funcionais(VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008). Logo, na floresta estudada, o incêndio florestal funcionou como filtro ambiental selecionando espécies com atributos funcionais similares e melhor adaptadas ao estresse promovido pelo fogo.

A tendência de aumento da uniformidade funcional e da redundância funcional sugere que os atributos funcionais estão ficando mais próximos e repetidos. Este fato fornece ao ecossistema maior estabilidade em relação às mudanças, pois esses índices indicam que o conjunto de espécies está adaptado aos distúrbios (PILLAR et al., 2013), mas reduz a diversidade de serviços ecossistêmicos (DÍAZ et al., 2013). De acordo com a teoria da similaridade limitante, apenas espécies com combinações dissimilares de atributos funcionais coexistiriam(MACARTHUR; LEVINS, 1967). Nesta situação, espécies diferentes podem manter abundâncias e distribuições semelhantes em todo o espaço funcional(MOUILLOT et al., 2013). Os referidos autores observaram ainda que quando a intensidade da perturbação aumenta, a influência dos filtros ambientais aumenta em relação à similaridade limitante, fazendo com que as espécies co-ocorrentes se tornem mais agrupadas no espaço funcional, diminuindo a uniformidade funcional.

A redução da divergência, da dispersão e da redução funcional após o incêndio florestal, também pode ser considerada uma consequência das mudanças climáticas. Assim, os efeitos das mudanças climáticas observados na composição funcional da floresta são acompanhados pela redução do espaço funcional, pela homogeneização da composição funcional da floresta e pela nova combinação de valores de traço CWM dentro do novo espaço funcional (CHAIN-GUADARRAMA et al., 2018).Embora seja difícil prever os efeitos de distúrbios em relação as perdas na diversidade funcional, provavelmente essas alterações nas condições ambientais afetam o funcionamento do ecossistema ao reduzir a complementaridade de nicho com possíveis efeitos em cascata na eficiência do uso de recursos (BAATTRUP-PEDERSEN et al., 2018). Nesse caso, a homogeneização da diversidade funcional indica que os serviços ecossistêmicos dos ambientes florestais sob regime de perturbação podem se tornar cada vez menores.

Os índices funcionais podem fornecer sinais de alerta de impactos oriundos de perturbações (MOUILLOT et al., 2013). Neste caso, os impactos das perturbações ambientais nas funções dos ecossistemas dependerão das características que conferem resiliência, envolvendo mecanismos de interação em múltiplas escalas ecológicas(DE

BELLO et al., 2007; OLIVER et al., 2015). Esses processos regem a forma de resposta funcional à mudança ambiental e suas taxas relativas ao fator de mudança ambiental e governarão a resiliência e as tendências temporais finais na função do ecossistema (OLIVER et al., 2015), como por exemplo, na disponibilidade de frutos para a fauna (VALIENTE-BANUET et al., 2015). Assim, a mortalidade das espécies mais vulneráveis à seca poderia favorecer as espécies mais resistentes a este distúrbio, alterando a estrutura e composição dos ecossistemas e os serviços ambientais que oferecem (PEÑUELAS et al., 2018). Logo, se as previsões de aumento dos eventos extremos de seca se confirmarem (IPCC, 2018; MCDOWELL et al., 2008) os ecossistemas florestais poderão se tornar mais restritivos quanto às espécies tolerantes à seca.

4.5. CONCLUSÃO

O incêndio florestal modificou a funcionalidade da assembleia em quase todos os aspectos da diversidade funcional (divergência, dispersão e redundância) e de alguns atributos funcionais das espécies. Em termos de estratégia das espécies, aquelas que apresentam crescimento mais rápido estão se tornando mais competitivas na floresta. Além disso, espécies com maior teor de matéria seca foliar, também estão se tornando mais abundantes. Com a ocorrência do incêndio florestal estão sendo selecionados atributos funcionais conservativos, que garantem às espécies características adaptativas às novas condições de distúrbios, porém como menor vigor competitivo. Assim, espécies com atributos mais conservativos, adaptadas aos distúrbios diretos e indiretos, estão se tornando mais abundantes. Caso isso ocorra em longo prazo, poderá promover modificações dos serviços ecossistêmicos oferecidos pelas florestas tropicais.

MATERIAL SUPLEMENTAR – CAPÍTULO 4

Tabela S4.1. Média ponderada pelo número de indivíduos dos atributos funcionais por ano de monitoramento, subdivido entre os sítios sem (NF) e com (FF) ocorrência de incêndio florestal, no período de 1996 a 2016 na Floresta de Vale do Vêu de Noiva, no Parque nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. As médias entre os sítios NF e FF foram comparadas dentro do sítio entre os anos inventariados. Letras iguais não diferem pelo teste post-hoc de Bonferroni ($\alpha \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparação entre os sítios e letras minúsculas comparação entre os anos. Em que: RGR= Ritmo de crescimento; WD= densidade da madeira; SLA= área foliar específica; LMDC= teor de matéria seca foliar.

Sítio	Ano	RGR (cm.ano ⁻¹)	WD (g.cm-3)	SLA(cm ² .g ⁻¹)	LDMC(mg.g ⁻¹)
FF	1996	0,166 ^{Ab}	0,504 ^{Ba}	154,86 ^{Bb}	42,83 ^{Bb}
	1999	0,168 ^{Ab}	0,503 ^{Ba}	157,36 ^{Ba}	42,79 ^{Bb}
	2003	0,171 ^{Ab}	0,506 ^{Ba}	156,52 ^{Ba}	43,39 ^{Bb}
	2006	0,180 ^{Aa}	0,508 ^{Ba}	158,24 ^{Ba}	43,92 ^{Ba}
	2010	0,182 ^{Aa}	0,507 ^{Ba}	145,57 ^{Bc}	43,96 ^{Ba}
	2016	0,181 ^{Aa}	0,504 ^{Ba}	144,65 ^{Bc}	44,02 ^{Ba}
NF	1996	0,172 ^{Ab}	0,510 ^{Aa}	153,67 ^{Ab}	44,03 ^{Ac}
	1999	0,173 ^{Ab}	0,511 ^{Aa}	154,25 ^{Ab}	44,18 ^{Ac}
	2003	0,176 ^{Ab}	0,511 ^{Aa}	156,52 ^{Aa}	44,42 ^{Ab}
	2006	0,177 ^{Ab}	0,513 ^{Aa}	151,39 ^{Ab}	44,61 ^{Ab}
	2010	0,182 ^{Aa}	0,513 ^{Aa}	155,54 ^{Aa}	45,32 ^{Aa}
	2016	0,191 ^{Aa}	0,512 ^{Aa}	155,02 ^{Aa}	45,57 ^{Aa}

Tabela S4.2. Resultados estatísticos da Equação de Estimação Generalizada (GEE) para as variáveis dependentes Equabilidade Funcional (FEve), Divergência Funcional (FDiv), Dispersão Funcional (FDis) e Redundância Funcional (FRed) em relação às variáveis predictoras incêndio florestal (IF) e período de inventário(Ano).

	FEve			FDiv		
	χ^2 Wald	D.F.	p-valor	χ^2 Wald	D.F.	p-valor
(Intercepto)	7665,324	1	0,000	8198,134	1	0,000
IF	0,079	1	0,779	0,426	1	0,514
Ano	5,032	5	0,412	18,317	5	0,003
IF*Ano	8,395	5	0,036	4,191	5	0,522
	FDis			FRed		
	χ^2 Wald	D.F.	p-valor	χ^2 Wald	D.F.	p-valor
(Intercepto)	6987,373	1	0,000	22786,926	1	0,000
IF	0,278	1	0,598	0,283	1	0,595
Ano	127,548	5	0,001	429,253	5	0,530
IF*Ano	8,014	5	0,155	1,771	5	0,880

Tabela S4.3: Aspectos da diversidade funcional para a assembleia lenhosa, por ano e entre os sítios sem (NF) e com (FF) ocorrência de incêndio florestal, no período de 1996

a 2016 na Floresta de Vale do Véu de Noiva, no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. As médias entre os sítios NF foram comparadas dentro do sítio entre os anos inventariados, assim como para o sítio FF. Letras iguais não diferem pelo teste *post-hoc* de Bonferroni ($\alpha \leq 0,05$), letras maiúsculas comparação entre os sítios e letras minúsculas comparação entre os anos de monitoramento. Em que: RGR= Ritmo de crescimento; WD= densidade da madeira; SLA= área foliar específica; LMDC= teor de matéria seca foliar.

Sítio	Ano	FEve	FDiv	FDis	FRed
FF	1996	0,551 ^{Ab}	0,694 ^{Aa}	1,357 ^{Bb}	0,926 ^{Ab}
	1999	0,546 ^{Ab}	0,689 ^{Aa}	1,401 ^{Ba}	0,927 ^{Ab}
	2003	0,528 ^{Ac}	0,691 ^{Aa}	1,410 ^{Ba}	0,931 ^{Ab}
	2006	0,564 ^{Ab}	0,705 ^{Aa}	1,482 ^{Ba}	0,935 ^{Aa}
	2010	0,543 ^{Ab}	0,684 ^{Aa}	1,357 ^{Bb}	0,940 ^{Aa}
	2016	0,591 ^{Aa}	0,663 ^{Ab}	1,314 ^{Bb}	0,940 ^{Aa}
NF	1996	0,532 ^{Ac}	0,696 ^{Aa}	1,463 ^{Ab}	0,929 ^{Ab}
	1999	0,526 ^{Ac}	0,685 ^{Aa}	1,438 ^{Ab}	0,929 ^{Ab}
	2003	0,543 ^{Ab}	0,687 ^{Aa}	1,450 ^{Ab}	0,933 ^{Ab}
	2006	0,564 ^{Ab}	0,684 ^{Aa}	1,444 ^{Ab}	0,935 ^{Ab}
	2010	0,552 ^{Ab}	0,675 ^{Ab}	1,479 ^{Ab}	0,940 ^{Aa}
	2016	0,586 ^{Aa}	0,674 ^{Ab}	1,524 ^{Aa}	0,940 ^{Aa}

Tabela S4.4. Valores da Correlação dos índices de diversidade funcional e atributos funcionais das espécies lenhosas da Floresta de Vale do Véu de Noiva. Na diagonal inferior estão os valores da correlação de Pearson e na diagonal superior os p-valores da correlação mensurados usando o pacote *Hmisc* no programa R *project*. FEve= Equabilidade funcional; FDiv= Divergência funcional; FDis= Dispersão funcional; FRed= Redundância funcional; RGR= Ritmo de crescimento; WD= densidade da madeira; SLA= área foliar específica; LMDC= teor de matéria seca foliar.

	FEve	FDiv	FDis	FRed	RGR	DB	SLA	LMDC
FEve		0,063	0,974	0,025	0,014	0,913	0,327	0,226
FDiv	-0,552		0,497	0,018	0,073	0,657	0,041	0,098
FDis	-0,011	0,217		0,742	0,107	0,005	0,032	0,025
FRed	0,641	-0,667	0,107		0,000	0,276	0,081	0,009
RGR	0,686	-0,535	0,489	0,874		0,085	0,586	0,001
WD	-0,036	-0,143	0,750	0,343	0,517		0,753	0,000
SLA	-0,310	0,595	0,620	-0,524	-0,175	0,102		0,714
LMDC	0,378	-0,500	0,640	0,715	0,849	0,868	-0,118	

5. CONCLUSÃO GERAL

Verificamos mudanças na Floresta de Vale do Véu de Noiva da Chapa dos Guimarães em todos os aspectos avaliados: florística, diversidade, estrutura e funcionalidade. Também observamos que a riqueza de espécies está diretamente relacionada com a biomassa. Assim, os mesmos fatores que influenciaram a biomassa afetaram a riqueza de espécies. Entretanto, não houve modificação na composição de espécies ao longo do tempo. Verificamos que as alterações da estrutura da floresta, principalmente, a mortalidade de árvores de grande porte, estão promovendo distúrbios na floresta e novos nichos permitindo a entrada de novas espécies. As florestas tropicais que desempenham importante papel como sumidouros de carbono atmosférico vem reduzindo sua capacidade de absorver o carbono devido a períodos de seca prolongada. Estes, entretanto, parecem não ter afetado diretamente na funcionalidade da assembleia lenhosa na floresta estudada. Mas, o incêndio florestal modificou a funcionalidade da assembleia em quase todas as faces (divergência, dispersão e redundância). Espécies com ritmo de crescimento mais rápido, valores de SLA menores e LMDC mais alto tendem a ser mais competitivas nesses novos cenários promovidos.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABREU, T. A. L. **Dinâmica da vegetação arbóreo-arbustiva no período de 14 anos em uma floresta de vale, Mato Grosso, Brasil.** [s.l.] Universidade de Brasília, 2012.
- ABREU, T. A. L.; PINTO, J. R. R.; MEWS, H. A. Variações na riqueza e na diversidade de espécies arbustivas e arbóreas no período de 14 anos em uma Floresta de Vale, Mato Grosso, Brasil. **Rodriguesia**, v. 65, n. 1, p. 73–88, 2014.
- ACKERLY, D. D.; REICH, P. B. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: comparative tests using independent contrast. **American journal of Botany**, v. 86, n. 9, p. 1272–1281, 1999.
- AITKEN, S. N. et al. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. **Evolutionary Applications**, v. 1, n. 1, p. 95–111, 2008.
- ALENCAR, A. A. et al. Landscape fragmentation, severe drought, and the new Amazon forest fire regime. **Ecological Applications**, v. 25, n. 6, p. 1493–1505, 2015.
- ALENCAR, A.; NEPSTAD, D.; DIAZ, M. C. V. Forest Understory Fire in the Brazilian Amazon in ENSO and Non-ENSO Years: Area Burned and Committed Carbon Emissions. **Earth Interactions**, v. 10, n. 6, p. 1–17, fev. 2006.
- ALLEN, C. D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 4, p. 660–684, 2010.
- ALMEIDA, F. F. M. Contribuição à geologia dos estados de Goiás e Mato Grosso. **Boletim DNPM**, v. 46, p. 1–15, 1948.
- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, n. 1, p. 32–46, fev. 2001.
- ANDERSON, M. J. Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions. **Biometrics**, v. 62, n. 1, p. 245–253, mar. 2006.
- ANDERSON, M. J.; WALSH, D. C. I. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? **Ecological Monographs**, v. 83, n. 4, p. 557–574, 2013.
- ANJOS, L. J. S.; TOLEDO, P. M. Measuring resilience and assessing vulnerability of terrestrial ecosystems to climate change in South America. **Plos One**, v. 13, n. 3, p. e0194654, 2018.
- APG, T. A. P. G. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 1, p. 1–20, 2016.
- APPOLINÁRIO, V.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; GUILHERME, F. A. G. Tree population and community dynamics in a Brazilian tropical semideciduous forest.

- Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 2, p. 347–360, jun. 2005.
- BAATTRUP-PEDERSEN, A. et al. Structural and functional responses of plant communities to climate change-mediated alterations in the hydrology of riparian areas in temperate Europe. **Ecology and Evolution**, v. 8, n. 8, p. 4120–4135, 2018.
- BAZZAZ, F. A.; COLEMAN, J. S.; MORSE, S. R. Growth responses of seven major co-occurring tree species of the northeastern United States to elevated CO₂. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 20, n. 9, p. 1479–1484, set. 1990.
- BEAL, V. **Estratigrafia de Sequências do Grupo Cuiabá, Faixa Paraguai Norte, Mato Grosso**. [s.l.] Universidade Federal do Mato Grosso, 2013.
- BEDIA, J. et al. Global patterns in the sensitivity of burned area to fire-weather: Implications for climate change. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 214–215, p. 369–379, 2015.
- BEER, C. et al. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate. **Science**, v. 329, n. 5993, p. 834–838, 2010.
- BELLARD, C. et al. Impacts of climate change on the future of biodiversity. **Ecology Letters**, v. 15, n. 4, p. 365–377, 2012.
- BENNETT, A. C. et al. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. **Nature Plants**, v. 1, n. 10, p. 15139, 28 set. 2015.
- BERNARD-VERDIER, M. et al. Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 6, p. 1422–1433, 2012.
- BLONDER, B. et al. Predictability in community dynamics. **Ecology Letters**, v. 20, n. 3, p. 293–306, mar. 2017.
- BONAN, G. B. Forests and Climate Change : Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. **Science**, v. 320, n. June, p. 1444–1450, 2008.
- BRANDO, P. M. et al. Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought-fire interactions. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 17, p. 6347–6352, 2014.
- BRIENEN, R. J. W. et al. Long-term decline of the Amazon carbon sink. **Nature**, v. 519, n. 7543, p. 344–8, 2015.
- BROWN, J. H. **Macroecology**. Chicago: University of Chicago, 1995.
- BUDOWSKI, G. Distribution of tropical american rain forest species in the light of sucessional processes. **Turrialba**, v. 15, n. 1, p. 40–42, 1965.
- BUGMANN, H.; BIGLER, C. Will the CO₂ fertilization effect in forests be offset by reduced tree longevity? **Oecologia**, v. 165, n. 2, p. 533–544, 2011.
- BUSING, R. T. A Spatial Model of Forest Dynamics. **Vegetatio**, v. 92, n. 2, p. 167–179, 1991.
- BUSSOTTI, F. et al. Functional traits and adaptive capacity of European forests to

- climate change. **Environmental and Experimental Botany**, v. 111, p. 91–113, 2015.
- CANDEL-PÉREZ, D. et al. Drought-induced changes in wood density are not prevented by thinning in scots pine stands. **Forests**, v. 9, n. 1, p. 1–20, 2018.
- CASTANHO, A. D. A. et al. Changing Amazon biomass and the role of atmospheric CO₂ concentration, climate, and land use. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 30, n. 1, p. 18–39, jan. 2016.
- CAVALERI, M. A. et al. Urgent need for warming experiments in tropical forests. **Global Change Biology**, v. 21, n. 6, p. 2111–2121, 2015.
- CHA, S. et al. Effect of elevated atmospheric CO₂ concentration on growth and leaf litter decomposition of *Quercus acutissima* and *Fraxinus rhynchophylla*. **PLoS ONE**, v. 12, n. 2, p. 14–16, 2017.
- CHAIN-GUADARRAMA, A. et al. Potential trajectories of old-growth Neotropical forest functional composition under climate change. **Ecography**, v. 41, n. 1, p. 75–89, 2018.
- CHAVE, J. et al. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. **Ecological Applications**, 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, out. 2014.
- CHAZDON, R. L. et al. Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica. **Biotropica**, v. 42, n. 1, p. 31–40, jan. 2010.
- CIAIS, P. et al. Carbon and other biogeochemical cycles. In: STOCKER, T. F.; QIN, D.; PLATTNER, G. K. (Eds.). . **Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. p. 465–544.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 3, p. 93–103, 2009.
- CLEMENTS, F. E. **Plant succession: an analysis of the development of vegetation**. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916.
- COCHRANE, M. A. et al. Positive Feedbacks in the Fire Dynamic of Closed Canopy Tropical Forests. **Science**, v. 284, n. 5421, p. 1832–1835, 1999.
- CONDIT, R. Research in large, long-term tropical forest plots. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 10, n. 1, p. 18–22, 1995.
- CONNELL, J. H. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. **Science**, v. 199, n. 4335, p. 1302–1310, 24 mar. 1978.
- CONTI, G.; DÍAZ, S. Plant functional diversity and carbon storage - an empirical test in semi-arid forest ecosystems. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 1, p. 18–28, 21 jan. 2013.

- CORLETT, R. T. The Impacts of Droughts in Tropical Forests. **Trends in Plant Science**, v. 21, n. 7, p. 584–593, 2016.
- CUI, J. QIC program and model selection in GEE analyses. **Stata Journal**, v. 7, n. 2, p. 209–220, 2007.
- DALE, V. H. et al. Climate Change and Forest Disturbances. **BioScience**, v. 51, n. 9, p. 723–734, 2001.
- DANTAS, V. L.; BATALHA, M. A.; PAUSAS, J. G. Fire drives functional thresholds on the savanna – forest transition. **Ecology**, v. 94, n. 11, p. 2454–2463, 2013.
- DE BELLO, F. et al. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. **Community Ecology**, v. 8, n. 2, p. 163–170, 2007.
- DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CONDY, M. L.; DIAMOND, J. M. (Eds.). **Ecology and evolution of communities**. 1. ed. Cambridge: Harvard University Press, 1975. p. 342–444.
- DÍAZ, S. et al. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. **Journal of Vegetation Science**, v. 15, n. 3, p. 295–304, 2004.
- DÍAZ, S. et al. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 9, p. 2958–2975, 2013.
- EARN, D.; ROHANI, P. Complex dynamics in ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, n. 2, p. 43–44, 1 fev. 1999.
- ELTON, C. Competition and the Structure of Ecological Communities. **The Journal of Animal Ecology**, v. 15, n. 1, p. 54, maio 1946.
- ENGELBRECHT, B. M. J. et al. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. **Nature**, v. 447, n. 7140, p. 80–82, 2007.
- ENQUIST, B. J.; ENQUIST, C. A. F. Long-term change within a Neotropical forest: assessing differential functional and floristic responses to disturbance and drought. **Global Change Biology**, v. 17, n. 3, p. 1408–1424, mar. 2011.
- ERFANIAN, A.; WANG, G.; FOMENKO, L. Unprecedented drought over tropical South America in 2016: Significantly under-predicted by tropical SST. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 22–24, 2017.
- ESQUIVEL-MUELBERT, A. et al. Compositional response of Amazon forests to climate change. **Global Change Biology**, v. 25, n. 1, p. 39–56, 8 jan. 2019.
- FAUSET, S. et al. Drought-induced shifts in the floristic and functional composition of tropical forests in Ghana. **Ecology Letters**, v. 15, n. 10, p. 1120–1129, out. 2012.
- FELDPAUSCH, T. R. et al. Amazon forest response to repeated droughts. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 30, n. 7, p. 964–982, 2016.
- FELFILI, J. M. Dynamics of the natural regeneration in the Gama gallery forest in central Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 91, n. 2–3, p. 235–245, 1997.

- FELFILI, J. M. et al. Changes in the floristic composition of cerrado sensu stricto in Brazil over a nine-year period. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, n. 4, p. 579–590, 2000.
- FIGUEIREDO FILHO, A. et al. Crescimento e Idade de Espécies Nativas Regenerantes Sob Plantio de Araucaria angustifolia no Paraná. **Floresta e Ambiente**, v. 24, 2017.
- FISHER, R. A.; CORBET, A. S.; WILLIAMS, C. B. The Relation Between the Number of Species and the Number of Individuals in a Random Sample of an Animal Population. **The Journal of Animal Ecology**, v. 12, n. 1, p. 42, maio 1943.
- FLANNIGAN, M. D. et al. Implications of changing climate for global wildland fire. **International Journal of Wildland Fire**, v. 18, n. 5, p. 483–507, 2009.
- FLORA DO BRASIL 2020. **Flora do Brasil 2020 em construção**. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 13 mar. 2017.
- GATTI, L. V et al. Drought sensitivity of Amazonian carbon balance revealed by atmospheric measurements. **Nature**, v. 506, n. 7486, p. 76–80, 5 fev. 2014.
- GLEASON, H. A. Further views on the succession-concept. **Ecology**, v. 8, n. 3, p. 299, jul. 1927.
- GOWER, J. C. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. **Biometrika**, v. 53, n. 3–4, p. 325–338, 1966.
- GRIME, J. P. **Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties**. [s.l.] Wiley, 2001.
- HIGUCHI, N. et al. Biomassa da parte aérea da vegetação de floresta tropical úmida de terra-firme da Amazônia Brasileira. **Acta Amazônica**, v. 28, n. 1, p. 153–165, 1998.
- HOFFMANN, W. A. et al. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology Letters**, v. 15, n. 7, p. 759–768, 2012.
- HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. New Jersey: Princeton University Press, 2001.
- HUSTON, M. A. A General Hypothesis of Species Diversity. **The American Naturalist**, v. 113, n. 1, p. 81–101, 1979.
- HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? **The American Naturalist**, v. 93, n. 870, p. 145, jan. 1959.
- IBAMA. **Plano de ação emergencial: Documento de informações básicas do Parque Nacional da Chapada dos Guimarães**. Cuiabá: INSTITUTO BRASILEIRO DO MEIO AMBIENTE E DOS RECURSOS NATURAIS RENOVÁVEIS, 1989.
- IBM. **SPSS Statistics** Chicago, Illinois IBM, , 2018.
- ICMBIO. **Plano de Manejo: Parque Nacional da Chapada dos Guimarães**. [s.l.] Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, 2009.
- INMET. **Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa**.

IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. In: SOLOMON, S. et al. (Eds.). . **Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.

IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. In: ALEXANDER, L.; ALLEN, S.; BINDOFF, N. L. (Eds.). . **Summary for Policymakers**. Geneva: IPCC Secretariat, 2013.

IPCC. Global Warming of 1.5 °C. In: **IPCC SR1.5**. London, UK: IPCC Secretariat, 2018. p. 61.

IVANAUSKAS, N. M.; MONTEIRO, R.; RODRIGUES, R. R. Alterations following a fire in a forest community of Alto Rio Xingu. **Forest Ecology and Management**, v. 184, p. 239–250, 2003.

JARDINE, K. J. et al. Methanol and isoprene emissions from the fast growing tropical pioneer species *Vismia guianensis* (Aubl.) Pers. (Hypericaceae) in the central Amazon forest. **Atmospheric Chemistry and Physics**, v. 16, n. 10, p. 6441–6452, 2016.

JIMÉNEZ-MUÑOZ, J. C. et al. Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015-2016. **Scientific Reports**, v. 6, n. August, p. 1–7, 2016.

JOHNSON, M. O. et al. Variation in stem mortality rates determines patterns of above-ground biomass in Amazonian forests: implications for dynamic global vegetation models. **Global Change Biology**, v. 22, n. 12, p. 3996–4013, 2016.

KARIUKI, M. et al. Regeneration changes in tree species abundance, diversity and structure in logged and unlogged subtropical rainforest over a 36-year period. **Forest Ecology and Management**, v. 236, n. 2–3, p. 162–176, dez. 2006.

KORNING, J.; BALSLEV, H. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. **Journal of Tropical Ecology**, v. 10, n. 2, p. 151–166, 1994.

KUEBBING, S. E.; MAYNARD, D. S.; BRADFORD, M. A. Linking functional diversity and ecosystem processes: A framework for using functional diversity metrics to predict the ecosystem impact of functionally unique species. **Journal of Ecology**, v. 106, n. 2, p. 687–698, 2018.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, n. 1, p. 299–305, jan. 2010.

LALIBERTÉ, E.; TYLIANAKIS, J. M. Cascading effects of long-term land-use changes on plant traits and ecosystem functioning. **Ecology**, v. 93, n. 1, p. 145–155, jan. 2012.

LAVOREL, S. et al. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 1, p. 135–147, 2011.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**,

v. 16, n. 5, p. 545–556, out. 2002.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. Numerical Ecology. **Angewandte Chemie International Edition**, v. 40, n. 6, p. 9823, 16 mar. 2001.

LEWIS, S. L. et al. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 359, p. 421–436, 2004.

LEWIS, S. L. et al. The 2010 Amazon Drought. **Science**, v. 331, n. 6017, p. 554–554, 4 fev. 2011.

LIANG, K.-Y.; ZEGER, S. L. Longitudinal data analysis using generalized linear models. **Biometrika**, v. 73, n. 1, p. 13–22, 1986.

LUZ, J. S. et al. **Projeto CoxipóGoiâniaDNPM/CPRM**, , 1980.

MACARTHUR, R. On the relative abundance of species. **American Naturalist**, v. 94, n. 874, p. 25–36, 1960.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The Theory of Island Biogeography**. New Jersey: Princeton University Press, 1967.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. **The American Naturalist**, v. 101, n. 921, p. 377–385, 1967.

MACHADO, E. L. M. et al. Flutuações temporais nos padrões de distribuição diamétrica da comunidade arbóreo-arbustivo e de 15 populações em um fragmento florestal. **Revista Árvore**, v. 34, n. 4, p. 723–732, ago. 2010.

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

MARACAHIPES, L. et al. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, n. August, p. 17–25, 2018.

MARENGO, J. A. et al. The drought of Amazonia in 2005. **Journal of Climate**, v. 21, n. 3, p. 495–516, 2008.

MARIMON, B. S. et al. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. **Plant Ecology & Diversity**, v. 7, n. 1–2, p. 281–292, 3 abr. 2014.

MARRA, D. M. et al. Predicting biomass of hyperdiverse and structurally complex central Amazonian forests - A virtual approach using extensive field data. **Biogeosciences**, v. 13, n. 5, p. 1553–1570, 2016.

MCDOWELL, N. et al. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. **New Phytologist**, 16 fev. 2018.

MCDOWELL, N. G. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought:

why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytologist**, v. 178, n. 4, p. 719–739, jun. 2008.

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

MEIRA JUNIOR, M. S. et al. Functional Diversity Influence in Forest Wood Stock : a Study of the Brazilian Savanna. **Bioscience Journal**, v. 32, n. 6, p. 1619–1631, 2016.

MITCHELL, P. J. et al. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. **New Phytologist**, v. 197, n. 3, p. 862–872, fev. 2013.

MITCHELL, P. J. et al. An ecoclimatic framework for evaluating the resilience of vegetation to water deficit. **Global Change Biology**, v. 22, n. 5, p. 1677–1689, 2016.

MMA. Diagnóstico dos meios físicos e biótico: meio físico. In: **Plano de Conservação da Bacia do Alto Paraguai**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 1997. p. 68–135.

MONTEIRO, J. R. B. **Composição florística e estrutura de uma floresta mesófila semidecídua no município de Chapada dos Guimarães - MT**. [s.l.] Universidade Estadual de Campinas, 1994.

MORANDI, P. S. et al. Tree diversity and above-ground biomass in the South America Cerrado biome and their conservation implications. **Biodiversity and Conservation**, n. 0123456789, p. 1–18, 2018.

MOUILLOT, D. et al. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in ecology & evolution**, v. 28, n. 3, p. 167–77, mar. 2013.

MUSCARELLA, R.; URIARTE, M. Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1827, p. 20152434, 2016.

NAKAMURA, A. et al. Forests and Their Canopies: Achievements and Horizons in Canopy Science. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 32, n. 6, p. 438–451, 2017.

NEPSTAD, D. C. et al. Large-scale impoverishment of amazonian forests by logging and fire. **Nature**, v. 398, n. 6727, p. 505–508, 1999.

O'BRIEN, M. J. et al. A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 6, p. 1669–1686, 2017.

O'BRIEN, M. J.; PERÉZ-AVILES, D.; POWERS, J. S. Resilience of seed production to a severe El Niño-induced drought across functional groups and dispersal types. **Global Change Biology**, v. 24, n. 11, p. 5270–5280, 2018.

OKSANEN, J. et al. **vegan: Community Ecology Package**, 2016. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=vegan>>

OLIVEIRA-FILHO, A. T. Composição florística e estrutura comunitária da floresta de galeria do córrego da paciência, Cuiabá (MT). **Acta Botanica Brasilica**, v. 3, n. 1, p. 91–112, 1989.

- OLIVEIRA-FILHO, A. T. et al. Environmental factors affecting physiognomical and floristic variation in a Cerrado of Central Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 5, n. 4, p. 413–431, 1989.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. et al. Dinâmica da comunidade e populações arbóreas da borda e interior de um remanescente florestal na Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, em um intervalo de cinco anos (1999-2004). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 1, p. 149–161, 2007.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; MARTINS, F. R. Distribuição, caracterização e composição florística das formações vegetais da região da Salgadeira, na Chapada do Guimarães (MT). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 9, n. 2, p. 47–64, 1986.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; MARTINS, F. R. A comparative study of five cerrado areas in southern Mato Grosso, Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 48, n. 3, p. 307–332, 1991.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; MELLO, J. M.; SCOLFORO, J. R. S. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five-year period (1987–1992). **Plant Ecology formerly 'Vegetatio'**, v. 131, n. 1, p. 45–66, jul. 1997.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A.; SHEPHERD, G. J. Floristic composition and community structure of a Central Brazilian gallery forest. **Flora**, v. 184, p. 103–117, 1990.
- OLIVEIRA, A. P. et al. Mortality, recruitment and growth of the tree communities in three forest formations at the Panga Ecological Station over ten years (1997-2007). **Acta Botanica Brasilica**, v. 28, n. 2, p. 234–248, jun. 2014.
- OLIVER, T. H. et al. Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 30, n. 11, p. 673–684, 2015.
- PAKEMAN, R. J.; QUESTED, H. M. Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? **Applied Vegetation Science**, v. 10, n. 1, p. 91, 2007.
- PAN, Y. et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests. **Science**, v. 333, n. 6045, p. 988–993, 2011.
- PAN, Y. et al. 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.
- PAQUETTE, A. et al. Climate Change Could Negate Positive Tree Diversity Effects on Forest Productivity: A Study Across Five Climate Types in Spain and Canada. **Ecosystems**, v. 21, n. 5, p. 960–970, 2018.
- PARKER, G. O. Structure and microclimate of forest canopies. In: LOWMAN, M. D.; NADKARNI, N. M. (Eds.). **Forest Canopies**. San Diego: Academic Press, 1995. p. 73–106.
- PAU, G. et al. EBIImage-an R package for image processing with applications to cellular phenotypes. **Bioinformatics**, v. 26, p. 979–981, 2010.

- PAUSAS, J. G. Bark thickness and fire regime. **Functional Ecology**, v. 29, n. 3, p. 315–327, 2015.
- PELLEGRINI, A. F. A.; FRANCO, A. C.; HOFFMANN, W. A. Shifts in functional traits elevate risk of fire-driven tree dieback in tropical savanna and forest biomes. **Global Change Biology**, v. 22, n. 3, p. 1235–1243, 2016.
- PÉLLICO NETTO, S.; BRENA, D. A. **Inventário Florestal**. Curitiba: UFPR, 1997.
- PEÑUELAS, J. et al. Assessment of the impacts of climate change on Mediterranean terrestrial ecosystems based on data from field experiments and long-term monitored field gradients in Catalonia. **Environmental and Experimental Botany**, v. 152, p. 49–59, ago. 2018.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167–234, 2013.
- PHILLIPS, O. L. et al. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B**, v. 359, n. February, p. 381–407, 2004.
- PHILLIPS, O. L. et al. Drought sensitivity of the Amazon Rainforest. **Science**, v. 323, n. 5919, p. 1344–1347, 2009.
- PHILLIPS, O. L. et al. Carbon uptake by mature Amazon forests has mitigated Amazon nations' carbon emissions. **Carbon Balance and Management**, v. 12, n. 1, p. 1–9, 2017.
- PHILLIPS, O. L.; GENTRY, A. H. Increasing Turnover Through Time in Tropical Forests. **Science**, v. 263, n. 5149, p. 954–958, 18 fev. 1994.
- PILLAR, V. D. et al. Functional redundancy and stability in plant communities. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 963–974, 2013.
- PINTO, J. R. R. et al. Composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de um trecho da floresta de galeria da queda d'água Vêu-de-Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, MT. In: LEITE, L. L.; SAITO, C. H. (Eds.). **Contribuição ao conhecimento ecológico do cerrado**. Brasília: Universidade de Brasília, 1997. p. 12–21.
- PINTO, J. R. R. Levantamento florístico , estrutura da comunidade ambientais em uma floresta de vale no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães , Mato Grosso. p. 85, 1997.
- PINTO, J. R. R. **Dinâmica da comunidade arbóreo-arbustiva em uma Floresta de Vale no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso**. [s.l.] Universidade de Brasília, 2002.
- PINTO, J. R. R.; HAY, J. D. V. Mudanças florísticas e estruturais na comunidade arbórea de uma floresta de vale no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 3, p. 523–539, 2005.
- PINTO, J. R. R.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Perfil florístico e estrutura da comunidade

- arbórea de uma floresta de vale no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 22, n. 1, p. 53–67, abr. 1999.
- PINTO, J. R. R.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; HAY, J. D. V. Influence of Soil and Topography on the Composition of a Tree Community in a Central Brazilian Valley Forest. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 62, n. 1–2, p. 69, 2005.
- PIOVESAN, G.; LÜTTGE, U. Tree growth dynamics during early ontogenetic stages in closed forests. **Trees**, v. 32, n. 3, p. 671–673, 2018.
- PRESTON, F. W. The Commonness, And Rarity, of Species. **Ecology**, v. 29, n. 3, p. 254, jul. 1948.
- R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing** Vienna, Austria R Foundation for Statistical Computing, , 2017. Disponível em: <<https://www.r-project.org/>>
- REES, M. et al. Long-Term Studies of Vegetation Dynamics. **Science**, v. 293, n. 5530, p. 650–655, 27 jul. 2001.
- REICH, P. B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, 2014.
- REJOU-MECHAIN, M. et al. **BIOMASS: Estimating Aboveground Biomass and Its Uncertainty in Tropical Forests**, 2018. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=BIOMASS>>
- REU, B. et al. The role of plant functional trade-offs for biodiversity changes and biome shifts under scenarios of global climatic change. **Biogeosciences**, v. 8, n. 5, p. 1255–1266, 24 maio 2011.
- RICHARDS, P. W. **The tropical rain forest**. London: Cambridge University, 1979.
- RICOTTA, C.; MORETTI, M. CWM and Rao’s quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. **Oecologia**, v. 167, n. 1, p. 181–188, 2011.
- RIFAI, S. W. et al. ENSO Drives interannual variation of forest woody growth across the tropics. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 373, n. 1760, p. 20170410, 19 nov. 2018.
- ROTNITZKY, A.; JEWELL, N. P. Hypothesis Testing of Regression Parameters in Semiparametric Generalized Linear Models for Cluster Correlated Data. **Biometrika**, v. 77, n. 3, p. 485, set. 1990.
- ROWLAND, L. et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, v. 528, n. 7580, p. 119–122, 23 nov. 2015.
- SHEIL, D.; JENNINGS, S.; SAVILL, P. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, n. 6, p. 856–882, nov. 2000.
- SLIK, J. W. F. et al. Fire as a selective force in a Bornean tropical everwet forest. **Oecologia**, v. 164, n. 3, p. 841–849, 2010.
- SMITH, D. M. **Maximum Moisture Content Method for Determining Specific**

- Gravity of Small Wood Samples.** [s.l.] USDA Forest Products Laboratory, 1954.
- SOUDZILOVSKAIA, N. A. et al. Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 45, p. 18180–18184, 2013.
- STERL, A. et al. When can we expect extremely high surface temperatures? **Geophysical Research Letters**, v. 35, n. 14, p. 1–5, 2008.
- SULLIVAN, M. J. P. et al. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 39102, 17 dez. 2017.
- SWAINE, M. D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology**, v. 3, n. 4, p. 359–366, 1987.
- SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, n. 1–2, p. 81–86, 1988.
- TILMAN, D. Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. **Ecology**, v. 75, n. 1, p. 2, jan. 1994.
- TILMAN, D. et al. Biodiversity and Ecosystem Properties. **Science**, v. 278, n. 5345, p. 1866–1867, 12 dez. 1997.
- TILMAN, D. Functional Diversity. In: LEVIN, S. A. (Ed.). . **Encyclopedia of Biodiversity**. San Diego: [s.n.]. v. 3p. 109–120.
- TILMAN, D. et al. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. **Science**, v. 294, n. 5543, p. 843–5, 26 out. 2001.
- VALIENTE-BANUET, A. et al. Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. **Functional Ecology**, v. 29, n. 3, p. 299–307, 2015.
- VAN BODEGOM, P. M. et al. Going beyond limitations of plant functional types when predicting global ecosystem-atmosphere fluxes: Exploring the merits of traits-based approaches. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 6, p. 625–636, 2012.
- VAN MANTGEM, P. J. et al. Widespread Increase of Tree Mortality Rates in the Western United States. **Science**, v. 323, n. 5913, p. 521–524, 23 jan. 2009.
- VERBURG, R.; VAN EIJK-BOS, C. Effects of selective logging on tree diversity, composition and plant functional type patterns in a Bornean rain forest. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 1, p. 99–110, fev. 2003.
- VILLÉGER, S.; MASON, W. H. N.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2290–301, ago. 2008.
- WELLS, N.; GODDARD, S.; HAYES, M. J. A Self-Calibrating Palmer Drought Severity Index. **Journal of Climate**, v. 17, n. 12, p. 2335–2351, jun. 2004.
- WESTERLING, A. L. et al. Warming and earlier spring increase Western U.S. forest wildfire activity. **Science**, v. 313, n. 5789, p. 940–943, 2006.
- WESTOBY, M. et al. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of

Variation Between Species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 125–159, nov. 2002.

WHITTAKER, R. H. **Communities and Ecosystems**. 2. ed. New York: Macmillan corporation, 1975.

WILLIAMS, A. P. et al. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. **Nature Climate Change**, v. 3, n. 3, p. 292–297, 2012.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821–827, 2004.

WRIGHT, S. J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**, v. 130, n. 1, p. 1–14, 2002.

YANG, Y. et al. Long-term CO₂ fertilization increases vegetation productivity and has little effect on hydrological partitioning in tropical rainforests. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 121, n. 8, p. 2125–2140, ago. 2016.

YANG, Y.; LONG, D.; SHANG, S. Remote estimation of terrestrial evapotranspiration without using meteorological data. **Geophysical Research Letters**, v. 40, n. 12, p. 3026–3030, 2013.

ZEGER, S. L.; LIANG, K.-Y. Longitudinal Data Analysis for Discrete and Continuous Outcomes. **Biometrics**, v. 42, n. 1, p. 121, mar. 1986.