

**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Ecologia funcional de florestas estacionais semidecíduais em paisagens
agrícolas da Mata Atlântica**

Vanessa de Souza Moreno

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora
em Ciências, Programa: Recursos Florestais. Opção
em: Conservação de Ecossistemas Florestais

**Piracicaba
2019**

Vanessa de Souza Moreno
Licenciada e Bacharel em Ciências Biológicas

**Ecologia funcional de florestas estacionais semidecíduais em paisagens agrícolas da
Mata Atlântica**

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientador:
Prof. Dr. **PEDRO HENRIQUE SANTIN BRANCALION**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora
em Ciências, Programa: Recursos Florestais. Opção
em: Conservação de Ecossistemas Florestais

Piracicaba
2019

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA – DIBD/ESALQ/USP**

Moreno, Vanessa de Souza

Ecologia funcional de florestas estacionais semidecíduais em paisagens agrícolas da Mata Atlântica / Vanessa de Souza Moreno. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2019.

104 p.

Tese (Doutorado) - - USP / Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”.

1. Atributos funcionais 2. Biodiversidade 3. Diversidade beta 4. Dissimilaridade 5. Florestas secundárias 6. Regeneração natural I. Título

DEDICATÓRIA

Dedico à todos os seres vivos que contribuíram para a conclusão dessa pesquisa.

AGRADECIMENTOS

- A Deus por todas as dádivas concedidas (família, amigos, saúde, proteção, etc);
- À minha família, meus pais, Sirlei e João, e meus irmãos, Jean e Julio, que sempre estiveram ao meu lado, apoiando-me em minhas decisões e ajudando na realização de meus sonhos;
- Ao meu namorado, Tiago Barsagline Buglio, que me conheceu na pior fase de um doutorado e mesmo assim quis ficar;
- Aos amigos, pela amizade carinhosa e respeitosa, que mesmo nos momentos ruins, ficaram e tornaram meus dias mais felizes;
- Ao meu orientador, Pedro Henrique Santin Brancalion, por ter acreditado em mim, pela imensurável disposição em ajudar com ensinamentos pessoais e profissionais, por me inspirar (e ajudar muito) a evoluir e por sempre fazer tudo isso com muito respeito, carinho e humanidade;
- À minha co-orientadora Robin L. Chazdon por me inspirar a estudar ecologia funcional, por ajudar no delineamento do projeto, na definição da metodologia, nas dúvidas e, principalmente, por sempre fazer isso com muita dedicação e carinho;
- Ao amigo Ricardo César Gomes, por toda a ajuda no campo, nas análises, nas escritas, no inglês etc etc, pela paciência, ensinamentos, conselhos pessoais e profissionais, risadas e, especialmente, pela parceria sem a qual essa “empreitada” teria sido mais difícil;
- Ao Gabriel D. Colleta pelas infinitas identificações de plantas (no projeto e fora dele), pela ajuda no campo e pela amizade na vida;
- À Elisa Díaz García, pela grande parceria na coleta dos atributos funcionais, por sua grande dedicação no campo, nas análises e pela amizade carinhosa;
- Ao Alex Mendes pela amizade e parceria em todas as fases desse projeto, pela ajuda essencial (alegre e disposta) nos campos e nas análises;
- À amiga Bruna Tamasauskas pela ajuda imprecendível com a mensuração dos atributos funcionais em laboratório e também pela ajuda em campo e na vida (ouvindo meus dramas e me ajudando a sorrir nos momentos difíceis);
- À Andreia A. “Nerdman” por toda amizade, ajuda, desabafos, discussões políticas e por dividir comigo sua alegria, carinho e inteligência. Um agradecimento especial para os momentos finais, por seu apoio logístico e pessoal;
- À Débora Rother por seu um anjinho em momentos críticos dessa fase, pela amizade, pela paciência e ensinamentos e pela enorme disposição em ajudar;
- À Rafaela Naves, minha heroína do R e da estatística, pela amizade e por toda a ajuda e paciência para me ensinar um pouquinho do que sabe, sempre com muita paciência e didática;
- A todos os amigos, colegas, professores e funcionários do LASTROP (prof. Edson, Andréia Moreno, Mônica, Nino, Daniella, Paula, Marina, Denise, Danilo Almeida, Daniel, Fabrício, Luciana, Frederico, Phillippe, Samara, Renata, Saulo, Caio, Garmin, Danilo Ignácio, Felipe Nery, Flávia, Germano, Leandro, Marco Antônio, Mariana, Vanessa Sontag, Vanessa Girão, Crislaine, Luis, Carol, Taísi, Henrique, etc) e LERF (prof. Ricardo, prof. Sergius, Chico, Vande, Flávio, Cris, Rafaela, Cinthia, Vivian, Osmarina, Raissa, Natália, Thaís Massafra, Thaís Diniz, Alan, Ana Paula, Ana Flávia, Cláudia, Maria Helena, Kiss, Ariadne, Ariadina, Adriana, Samantha, Fabiano, Fausto, Diana, Henrique, Láine, Karina, Sergio, Reinaldo, Anani etc) por toda a ajuda nos detalhes, nas dúvidas e nas dificuldades que tornaram minha caminhada mais fácil e feliz. Um

agradecimento especial para a Andréia Moreno por cuidar de todos os lastropianos com tanto carinho e dedicação.

- Aos amigos do herbário ESA por toda a ajuda, especialmente para o prof. Vinícius (pela ajuda e por me permitir usar a estrutura do herbário), Thiago (Ibiscú), Marcelo (Pinus), Karinne, Alexandre, Juliana, Cássio pela ajuda imprescindível nas identificações, pelos ensinamentos e, principalmente, pela amizade;

- Às meninas da “Rep. Parça”, já não lembro exatamente quem morou comigo no mestrado ou no doutorado, mas com certeza todas são heroínas por me aguentarem e com certeza contribuíram para minha evolução profissional e pessoal (Mariana Bettinardi, Vivian, Ana Flávia Boeni, Carina, Julia, Camila, Mariana Cerca, Cinthia), obrigada pela convivência harmoniosa e tranquila, pelos conselhos e ajuda na vida pessoal e profissional. Um agradecimento especial a Paula Meli, que foi a pessoa que me aguentou mais tempo durante o doutorado, só ela sabe todos os dramas pessoais e profissionais que vivi nesse período, sou muito grata pelo seu apoio e carinho, sem os quais a caminhada teria sido muito dura;

- A todos que ajudaram nas atividades de campo (GEPEM, GAPE, estagiários de férias do Lastrop e do Lerf, alunos da graduação e da pós), essa lista é enorme e gostaria muito de lembrar de todos, mas não conseguirei, portanto, citarei apenas o pessoal que me ajudou com mais frequência. Minha gratidão é enorme, pois sem vocês esse estudo jamais seria possível. Agradeço especialmente ao Adriano, Genaro, Marcelo e Felipe, que além da ajuda física, levaram boas energias aos campos, tornando-os menos pesados.

- A CAPES pela bolsa concedida e a FAPESP e o CNPq pelo financiamento do projeto;

- Aos funcionários da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, pelo acolhimento e apoio em todos os momentos do mestrado;

- À equipe do Programa de Pós-graduação, especialmente à Giovana Oliveira, por todos os esclarecimentos e por sua atenção, simpatia e carinho;

- Aos proprietários das fazendas que nos permitiram entrar em suas terras e estudar suas florestas e também pela disposição em ajudar;

- Ao prof. Ricardo R. Rodrigues por me permitir usar a estrutura do LERF para secar, armazenar e medir as folhas, ao prof. Carlos G.S. Pedreira pelo laboratório e pelo aparelho LI-COR, que foram essenciais para a mensuração das folhas e ao prof. Francides Gomes por ceder a água deionizada usada para a reidratação das folhas;

- Aos membros da banca de qualificação, professores Sergius Gandolfi, Davi R. Rossatto e Ricardo A. G. Viani, que além de contribuírem para o aperfeiçoamento do projeto, continuaram a me ajudar após a banca com dúvidas e indicações de leitura;

- Aos professores que aceitaram participar da banca de defesa, Davi R. Rossatto, Ricardo A. G. Viani, Rafael Silva Oliveira, Juliano van Melis, Renato A. F. de Lima, Edson J.V. da Silva, tenho certeza que suas contribuições serão de extrema importância para minha evolução como profissional;

- A todos os professores que dedicaram seu tempo a me ensinar e a contribuir para minha evolução como profissional.

Muito obrigada! Sem vocês esse trabalho não existiria.

EPÍGRAFE

“O ser humano vivencia a si mesmo, seus pensamentos como algo separado do resto do universo - numa espécie de ilusão de ótica de sua consciência. E essa ilusão é uma espécie de prisão que nos restringe a nossos desejos pessoais, conceitos e ao afeto por pessoas mais próximas. Nossa principal tarefa é a de nos livrarmos dessa prisão, ampliando o nosso círculo de compaixão, para que ele abranja todos os seres vivos e toda a natureza em sua beleza. Ninguém conseguirá alcançar completamente esse objetivo, mas lutar pela sua realização já é por si só parte de nossa liberação e o alicerce de nossa segurança interior. ”

Albert Einstein

SUMÁRIO

RESUMO	8
ABSTRACT	9
1. INTRODUÇÃO GERAL	11
2. INFLUÊNCIA DE FATORES TEMPORAIS, LOCAIS E DE PAISAGEM NA COMPOSIÇÃO FUNCIONAL DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS DA MATA ATLÂNTICA.....	21
RESUMO	21
ABSTRACT	22
2.1. INTRODUÇÃO	23
2.2. MATERIAL E MÉTODOS	25
2.3. ANÁLISE DE DADOS.....	31
2.4. RESULTADOS	32
2.5. DISCUSSÃO	34
2.6. CONCLUSÕES E IMPLICAÇÕES PRÁTICAS.....	39
3. DIVERSIDADE FUNCIONAL E TAXONÔMICA DE FLORESTAS INSERIDAS EM PAISAGENS AGRÍCOLAS DA MATA ATLÂNTICA	48
RESUMO	48
ABSTRACT	49
3.1. INTRODUÇÃO	50
3.2. MATERIAL E MÉTODOS	53
3.3. RESULTADOS	58
3.4. DISCUSSÃO	62
3.5. CONCLUSÕES E IMPLICAÇÕES PRÁTICAS.....	67
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	75
APÊNDICES	79

RESUMO

ECOLOGIA FUNCIONAL DE FLORESTAS ESTACIONAIS SEMIDECIDUAIS EM PAISAGENS AGRÍCOLAS DA MATA ATLÂNTICA

Uma grande parte das florestas secundárias ao redor do mundo é resultado da regeneração natural de áreas agrícolas abandonadas, localizadas em paisagens altamente modificadas pelo homem. O conhecimento sobre a composição funcional dessas florestas ainda é escasso, sendo urgentes pesquisas que contribuam para esse entendimento, pois os atributos funcionais das plantas são condutores da dinâmica florestal e, portanto, importantes para a manutenção da biodiversidade e dos serviços ecossistêmicos. Nesse contexto, escolhemos como modelo uma bacia hidrográfica no sudeste do Brasil, com matriz agrícola e florestas sob diferentes condições ambientais, para responder a duas perguntas: 1) Como fatores temporais, locais e de paisagem afetam a composição funcional de florestas secundárias (regenerando sob plantios de eucalipto e pastos abandonados) em paisagens agrícolas e 2) Como se comportam as diversidades taxonômica e funcional em tipos florestais com diferentes históricos de vida (florestas remanescentes conservadas, florestas remanescentes degradadas, florestas secundárias regenerando sob plantios de eucalipto abandonados e florestas secundárias regenerando sob pastos abandonados). Para responder as duas perguntas utilizamos o valor médio por espécie de dados primários (área foliar, área foliar específica, conteúdo de matéria seca da folha e espessura da folha) e secundários (densidade da madeira). A partir disso, usamos modelos generalizados mistos, média ponderada pela comunidade para cada atributo funcional e três índices de diversidade funcional para responder a primeira pergunta e testes de dissimilaridade para responder a segunda. Ao todo foram avaliadas 59 parcelas, 43 de florestas secundárias, 10 de florestas remanescentes degradadas e seis de florestas remanescentes conservadas, totalizando 6.089 indivíduos levantados e 284 espécies identificadas. Concluímos que 1) área foliar, área foliar específica e riqueza funcional de florestas secundárias são afetadas, ao mesmo tempo e de formas diferentes, por idade, declividade, teor de argila do solo, área basal de eucaliptos, cobertura florestal média, diferença na cobertura florestal e proximidade com cana-de-açúcar; e 2) florestas secundárias tendem a ter maior riqueza funcional e taxonômica que florestas conservadas, sendo que dentro dos tipos florestais existe uma diversidade beta taxonômica maior que a funcional, com comunidades apresentando, em geral, espécies abundantes diferentes com atributos funcionais similares. Nossos resultados demonstram que as florestas secundárias são afetadas tanto por fatores naturais quanto por fatores antrópicos, os quais devem ser levados em consideração tanto em pesquisas que visam compreender os condutores da regeneração natural quanto em projetos que visam utilizar esse processo como estratégia para conservar a biodiversidade e prover serviços ecossistêmicos. Adicionalmente, demonstramos que florestas remanescentes degradadas e secundárias são importantes fontes de biodiversidade e, portanto, potenciais provedoras de serviços ecossistêmicos.

Palavras-chave: Atributos funcionais; Biodiversidade; Dissimilaridade; Diversidade beta; Florestas secundárias; Regeneração natural

ABSTRACT

FUNCTIONAL ECOLOGY OF SEMIDECIDUOUS SEASONAL FORESTS IN AGRICULTURAL LANDSCAPES OF THE ATLANTIC FOREST

Large part of the secondary forests across the world is the result of the natural regeneration in abandoned agricultural areas located in landscapes highly human-modified. Knowledge about the functional composition of these forests is still scarce, and research contributing to this understanding results urgent since the functional traits may be important drivers of the forest ecological dynamics and therefore are important for the maintenance of biodiversity and ecosystem services the forest provides. In this context, we chose as a study case a watershed in the Atlantic Forest in Southeastern Brazil, with an agricultural matrix and patches of secondary forests regenerating under different environmental conditions, to answer the following two questions: 1) How temporal, local and landscape factors affect the functional composition of secondary forests regenerating in *Eucalyptus* plantations and abandoned pastures and (2) how taxonomic and functional diversity behave in forest types under different land-use histories (i.e. conserved remnant forest, degraded remnant forest, secondary forests regenerating in abandoned *Eucalyptus* plantations and secondary forests regenerating in abandoned pastures). In order to answer the two questions we used the mean value per species of primary data (leaf area, specific leaf area, leaf dry matter content and leaf thickness) and secondary data (wood density). We use mixed generalized models, the community weighted mean with species mean traits and three diversity indexes to answer the first question and dissimilarity tests to answer the second question. Overall, 59 plots were evaluated, including 43 secondary forests, 10 degraded remnant forests and 6 conserved remnant forest, where we registered totaling total of 6.089 individuals and 284 species. We conclude that: 1) leaf area, specific leaf area and functional richness of secondary forests is affected, at the same time and in different ways, by age, slope, soil clay content, basal area of *Eucalyptus*, average native forest cover, difference in surrounding native forest cover and proximity to sugarcane plantations; and 2) secondary forests tend to have higher functional and taxonomic richness than conserved forests, and within the forest types taxonomic beta diversity results higher than functional, with communities presenting, in general, different abundant species with similar functional traits. Our results demonstrate that secondary forests are affected by both natural and anthropogenic factors, which should be taken into account both in research aimed at understanding the drivers of natural regeneration and in projects that use this process as a strategy to conserve biodiversity and provide ecosystem services. In addition, we show that degraded remnants and secondary forests are important sources of biodiversity and therefore potential providers of ecosystem services.

Keywords: Functional traits; Biodiversity; Dissimilarity; Beta diversity; Secondary forests; Natural regeneration

1. INTRODUÇÃO GERAL

Estudos recentes demonstram altas taxas de desmatamento ao redor do mundo (Aide et al. 2013, FAO 2015), atingindo diferentes ecossistemas florestais. Em florestas tropicais, por exemplo, a taxa anual de desmatamento entre 1990 e 2010 foi de aproximadamente 0,5% (Achard et al. 2014). Essa tendência generalizada de perda de florestas tropicais continuará nos próximos anos, pois a população mundial tende a crescer (United Nations 2013, Gerland et al. 2014), aumentando a demanda por alimentos e recursos madeireiros. Essa perspectiva pode resultar em perdas relevantes na biodiversidade e nos serviços ecossistêmicos (Chiabai et al. 2011, Cardinale et al. 2012, Song et al. 2014), afetando toda a cadeia produtiva e promovendo grandes perdas financeiras (Hooper et al. 2012, Cardinale et al. 2012, Lawrence and Vandecar 2015). Diante desse quadro, houve um aumento na demanda por estratégias de restauração florestal que possam recuperar a biodiversidade e a funcionalidade dos ecossistemas florestais, principalmente, em locais onde a cobertura de florestas nativas já foi muito reduzida e a manutenção das florestas remanescentes é insuficiente para salvaguardar a biodiversidade e a provisão continuada de serviços ecossistêmicos.

A principal barreira ao sucesso de estratégias de restauração florestal está relacionada à limitação de recursos financeiros (Lamb 2014) e aos altos custos de métodos como o plantio de mudas (Rodrigues et al. 2011, Brancalion et al. 2012). Esse método é um dos poucos capazes de restaurar áreas com baixa capacidade para auto recuperação (e.g., isoladas na paisagem e sem banco de sementes), porém existem áreas na paisagem que são conectadas ou estão próximas a fragmentos que apresentam alto potencial de recuperação espontânea. É nesse contexto que a regeneração natural aparece como alternativa, pois, apesar do recorrente desmatamento (Aide et al. 2013, FAO 2015, Sloan and Sayer 2015), já existem regiões no mundo que apresentam um ganho líquido de cobertura florestal devido ao processo de transição florestal (Mather 1992, Rudel et al. 2005, Lambin and Meyfroidt 2010). De fato, esse processo - que ocorre devido a fatores sociais, ecológicos e econômicos - tem ocorrido em muitas áreas ao redor do mundo (Letcher and Chazdon 2009, Aide et al. 2013, Chazdon 2014, Ferraz et al. 2014, FAO 2015), confirmando o potencial da regeneração natural como alternativa para atingir as metas ousadas de restauração previstas para as próximas décadas (Calmon et al. 2011, Suding et al. 2015).

A regeneração natural pode ser uma alternativa mais viável economicamente (Chazdon 2014, Lamb 2014, Brancalion et al. 2016, Chazdon and Guariguata 2016), pois ocorre espontaneamente a partir da resiliência das áreas, não necessitando dos altos investimentos demandados para a implantação e estabelecimento de plantios (Brancalion et al. 2012). Além disso, a regeneração natural, através da sucessão secundária, é o processo que dá origem às

florestas secundárias que, além de constituírem a forma predominante de cobertura florestal nos trópicos em todo o mundo (Chazdon 2014), também são ecossistemas importantes para a conservação da biodiversidade e a recuperação de serviços ecossistêmicos (Fearnside and Guimarães 1996, Chazdon and Coe 1999, Barlow et al. 2007, Chazdon et al. 2009, Poorter et al. 2016, Chazdon et al. 2016).

O interesse na compreensão dos processos de sucessão secundária é antigo (Fukami 2015), porém a constatação da relevância das florestas secundárias para a provisão de serviços ecossistêmicos, e como estratégia potencial para alcançar demandas de restauração aumentou o interesse científico por esse tipo de floresta, especialmente no que tange ao entendimento dos fatores que afetam (negativamente ou positivamente) a sucessão florestal (Arroyo-Rodríguez et al. 2017a). As pesquisas até então voltadas para essa questão concluíram que a sucessão secundária em paisagens tropicais é influenciada por diversos fatores (estocásticos, abióticos, bióticos e antrópicos) que atuam em múltiplas escalas espaço-temporais e que podem acelerar, desacelerar e até interromper o processo de sucessão (Arroyo-Rodríguez et al. 2017). Tais pesquisas demonstraram, por exemplo, que fatores como histórico do uso da terra, presença de árvores remanescentes e características da paisagem e do solo direcionam as trajetórias, definindo caminhos sucessionais múltiplos (Guariguata and Ostertag 2001, Chazdon 2003, Carolina Da Silva et al. 2013, Kauano et al. 2013, Jakovac et al. 2015, Mesquita et al. 2015, Arroyo-Rodríguez et al. 2017).

Historicamente essas pesquisas abordaram, principalmente, as características estruturais (e.g., área basal e densidade de indivíduos) e taxonômicas (e.g., riqueza e diversidade de espécies) das florestas (Chazdon 2014). Porém, essas abordagens têm restrições quanto a encontrar padrões gerais em amplas escalas biogeográficas, limitando a construção de modelos que possam prever eventos futuros como, por exemplo, os impactos das mudanças climáticas. Nesse sentido, nas últimas décadas houve um grande aumento no número de pesquisas voltadas para a compreensão das funções das espécies. Vários trabalhos têm demonstrado que a sucessão secundária e a dinâmica florestal dependem, principalmente, dos atributos funcionais das espécies (Díaz et al. 2007, Lavorel et al. 2011, Cadotte et al. 2011, Lavorel 2013). Apesar de pesquisas com esse foco não constituírem algo novo na ecologia, a partir da década de 1990 houve um aumento no interesse dos pesquisadores por essa abordagem (Reich et al. 2003, Fukami 2015), devido principalmente à constatação dos efeitos negativos da extinção de espécies nos serviços ecossistêmicos (de Bello et al. 2010). Atributos funcionais incluem aspectos morfológicos, ecofisiológicos, bioquímicos e traços de regeneração que determinam a resposta dos organismos a pressões e/ou seus efeitos nos processos ou serviços do ecossistema (de Bello et al. 2010). Com

a crescente constatação da importância da ecologia funcional para melhor compreender os impactos humanos na natureza, pesquisadores têm buscado entender como os atributos funcionais das espécies podem prever as respostas da comunidade a mudanças ambientais e como as mudanças na comunidade afetam os processos ecossistêmicos (Lavorel et al. 1997, Diaz et al. 1998, de Bello et al. 2010, Funk et al. 2017). O crescimento dessa área do conhecimento resultou na descoberta de diversas informações sobre o papel dos atributos funcionais na sucessão florestal e em outros processos ecológicos importantes.

Após distúrbios, as áreas abandonadas são colonizadas por plantas que precisam ter atributos funcionais específicas para a dispersão (e.g., sementes aladas ou frutos carnosos), estabelecimento (e.g., sementes grandes ou pequenas), crescimento (e.g., germinação epígea ou hipógea) e reprodução (e.g., flores com diferentes formatos e cores), que serão selecionadas por características abióticas como disponibilidade de luz e umidade do solo e características bióticas como competição com gramíneas exóticas (Ordoñez et al. 2009, Chazdon 2014). Ao longo da sucessão, as plantas promovem modificações nas condições abióticas do sítio (luz, umidade, disponibilidade de nutrientes e temperatura), o que conduz a uma nova alteração na composição funcional da comunidade (Lebrija-Trejos et al. 2010, Lohbeck et al. 2013). Uma das explicações para essas mudanças está relacionada à existência de *trade-offs* fundamentais na comunidade, sendo um deles a relação entre rápida aquisição de recursos (e.g., área foliar específica alta e densidade da madeira baixa) e conservação de recursos (e.g., área foliar específica baixa e densidade da madeira alta), relação esta observada em diversas situações ambientais em três continentes diferentes (Diaz et al. 2004). Trabalhos focados em compreender padrões gerais de sucessão demonstraram, por exemplo, que esse *trade-off* pode ser diferente para florestas secundárias úmidas (Lohbeck et al. 2012, Boukili and Chazdon 2017, Poorter et al. 2019) e secas (Becknell and Powers 2014, Buzzard et al. 2016, Poorter et al. 2019), dependendo da disponibilidade de água climática* do sítio no início da sucessão. Esses *trade-offs* são essencialmente conduzidos pelo processo de filtragem ambiental, mas fatores antrópicos como fragmentação das paisagens (Fernando Magnago et al. 2014, Sfair et al. 2016, Rocha-Santos et al. 2017), intensidade e histórico de uso do solo (Laliberté and Legendre 2010, Yang et al. 2017) também podem afetá-los.

Embora a ecologia funcional de florestas secundárias tenha evoluído muito nas últimas décadas, ainda existem aspectos que foram pouco explorados. A maioria dos trabalhos que usaram essa abordagem, até o momento, focaram no entendimento dos padrões sucessionais e

*indica a quantidade cumulativa de água perdida para a atmosfera durante os meses em que evapotranspiração excede a precipitação (isto é, a soma da evapotranspiração menos precipitação ao longo da estação seca) (Poorter et al., 2019).

abordaram apenas os aspectos relacionados ao sítio, por exemplo, mudanças nas condições de luz e umidade (Poorter et al. 2004, Bonal et al. 2007, Swenson et al. 2012, Lohbeck et al. 2012, 2015, Alvarez-Añorve et al. 2012, Boukili 2013, Lasky et al. 2014, Menge and Chazdon 2016) ou avaliaram padrões em florestas maduras (Chazdon 2014), mas poucas pesquisas avaliaram como as modificações antrópicas afetam a composição funcional das florestas secundárias tropicais inseridas em paisagens fragmentadas (Magnago et al. 2014, Sfair et al. 2016, 2018, Rocha-Santos et al. 2017), especialmente em relação à beta diversidade funcional (Mori et al. 2018) e com uma abordagem envolvendo processos que operam em escalas temporais, locais e de paisagem.

Entender como ocorrem os processos e quais os fatores que conduzem à sucessão secundária em áreas agrícolas abandonadas é de vital importância para a proteção e recuperação dos ecossistemas florestais. Em paisagens extensivamente modificadas pelo homem, além dos fatores naturais abióticos e bióticos, esses processos também podem ser afetados pelo histórico de degradação, pelo uso prévio das áreas e pelo uso atual da vizinhança, os quais podem afetar a trajetória sucessional das florestas em regeneração (Arroyo-Rodríguez et al. 2017). Além de indicar se os processos e serviços ecossistêmicos podem ser recuperados através da regeneração natural, compreender o papel funcional das espécies é crucial para a melhoria das técnicas de restauração e manejo florestal, o que permitirá, por exemplo, que sejam escolhidas espécies mais apropriadas para a restauração de áreas com diferentes características abióticas e bióticas ou para atingir diferentes objetivos.

Existe uma alta demanda de restauração florestal prevista para os próximos dez anos, que pretende restaurar milhões de hectares de paisagens degradadas e desmatadas (Calmon et al. 2011, Suding et al. 2015, Chazdon et al. 2017), porém o sucesso dessas iniciativas depende do desenvolvimento de ferramentas para o planejamento das estratégias de restauração. Ferramentas, por exemplo, que possam prever os impactos das atividades humanas na biodiversidade e na funcionalidade dos ecossistemas e ferramentas que possam direcionar os recursos financeiros para a restauração florestal de forma eficiente e com baixo custo-benefício. Nesse sentido, escolhemos uma bacia hidrográfica no sudeste do Brasil, altamente modificada por ações antrópicas e dominada por atividades agrícolas, para investigar como os atributos funcionais e a diversidade funcional das florestas secundárias é afetada por fatores temporais, locais e de paisagem. Para isso, dividimos a tese em quatro partes: 1) **Capítulo 1**, essa Introdução Geral composta de informações gerais sobre o tema e sobre as questões que serão abordadas no trabalho; 2) **Capítulo 2**, voltado para compreensão dos fatores temporais, locais e de paisagem que influenciam a composição funcional das comunidades arbóreas e arbustivas de florestas secundárias em paisagens agrícolas; 3) **Capítulo 3**, focado na avaliação do comportamento da

riqueza e das diversidades alfa e beta, onde avaliamos, principalmente, se a diversidade beta funcional de florestas secundárias em paisagens agrícolas diverge da diversidade beta taxonômica, com intuito de compreender como os processos de degradação impactam a diversidade dessas florestas e a multifuncionalidade das paisagens; e 4) **Capítulo 4**, constituído de considerações gerais acerca dos resultados dos capítulos anteriores, apresentando as implicações práticas de nosso estudo e sugerindo possíveis pesquisas para desenvolver a linha de pesquisa da tese.

Esperamos, dessa forma, contribuir para uma melhor compreensão da ecologia funcional de florestas em paisagens agrícolas e gerar conhecimentos que possam auxiliar no desenvolvimento de ferramentas para a previsão e planejamento de estratégias de restauração florestal.

Referências

- Achard, F., R. Beuchle, P. Mayaux, H.-J. Stibig, C. Bodart, A. Brink, S. Carboni, B. Desclée, F. Donnay, H. D. Eva, A. Lupi, R. Raši, R. Seliger, and D. Simonetti. 2014. Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010. *Global Change Biology* 20:2540–2554.
- Aide, T. M., M. L. Clark, H. R. Grau, D. López-Carr, M. A. Levy, D. Redo, M. Bonilla-Moheno, G. Riner, M. J. Andrade-Núñez, and M. Muñiz. 2013. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45:262–271.
- Alvarez-Añorve, M. Y., M. Quesada, G. A. Sánchez-Azofeifa, L. D. Avila-Cabadilla, and J. A. Gamon. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* 99:816–826.
- Arroyo-Rodríguez, V., F. P. L. Melo, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, R. L. Chazdon, J. A. Meave, N. Norden, B. A. Santos, I. R. Leal, and M. Tabarelli. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* 92:326–340.
- Barlow, J., T. A. Gardner, I. S. Araujo, T. C. Avila-Pires, A. B. Bonaldo, J. E. Costa, M. C. Esposito, L. V. Ferreira, J. Hawes, M. I. M. Hernandez, M. S. Hoogmoed, R. N. Leite, N. F. Lo-Man-Hung, J. R. Malcolm, M. B. Martins, L. A. M. Mestre, R. Miranda-Santos, A. L. Nunes-Gutjahr, W. L. Overal, L. Parry, S. L. Peters, M. A. Ribeiro-Junior, M. N. F. da Silva, C. da Silva Motta, and C. A. Peres. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:18555–60.
- Becknell, J. M., and J. S. Powers. 2014. Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest. *Canadian Journal of Forest Research* 44:604–613.
- de Bello, F., S. Lavorel, S. Díaz, R. Harrington, J. H. C. Cornelissen, R. D. Bardgett, M. P. Berg, P. Cipriotti, C. K. Feld, D. Hering, P. Martins da Silva, S. G. Potts, L. Sandin, J. P. Sousa, J. Storkey, D. A. Wardle, and P. A. Harrison. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19:2873–2893.

- Bonal, D., C. Born, C. Brechet, S. Coste, E. Marcon, J.C. Roggy, and J.M. Guehl. 2007. The successional status of tropical rainforest tree species is associated with differences in leaf carbon isotope discrimination and functional traits. *Annals of Forest Science* 64:169–176.
- Boukili, V. K., and R. L. Chazdon. 2017. Environmental filtering, local site factors and landscape context drive changes in functional trait composition during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 24:37–47.
- Boukili, V. K. S. 2013. *A Functional Trait Approach to Understanding Natural Regeneration and Restoration of Neotropical Forests*. University of Connecticut.
- Brancalion, P. H. S., D. Schweizer, U. Gaudare, J. R. Mangueira, F. Lamonato, F. T. Farah, A. G. Nave, and R. R. Rodrigues. 2016. Balancing economic costs and ecological outcomes of passive and active restoration in agricultural landscapes: the case of Brazil. *Biotropica* 48:856–867.
- Brancalion, P. H. S., R. A. G. Viani, B. B. N. Strassburg, and R. R. Rodrigues. 2012. Finding the money for tropical forest restoration. *Unasylva* 63:41–50.
- Buzzard, V., C. M. Hulshof, T. Birt, C. Violle, and B. J. Enquist. 2016. Re-growing a tropical dry forest: functional plant trait composition and community assembly during succession. *Functional Ecology* 30:1006–1013.
- Cadotte, M. W., K. Carscadden, and N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079–1087.
- Calmon, M., P. H. S. Brancalion, A. Paese, J. Aronson, P. Castro, S. C. da Silva, and R. R. Rodrigues. 2011. Emerging Threats and Opportunities for Large-Scale Ecological Restoration in the Atlantic Forest of Brazil. *Restoration Ecology* 19:154–158.
- Cardinale, B. J., J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M. Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava, and S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59–67.
- Carolina Da Silva, L., M. Pereira, C. De, C. Cainelli De Oliveira, J. Marcelo, and D. Torezan. 2013. Woody Species Regeneration in Atlantic Forest Restoration Sites Depends on Surrounding Landscape. *Brazilian Journal of Nature Conservation Research Letters Natureza & Conservação* 11:138–144.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51–71.
- Chazdon, R. L. 2014. *Second Growth*. University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L., P. H. S. Brancalion, D. Lamb, L. Laestadius, M. Calmon, and C. Kumar. 2017. A Policy-Driven Knowledge Agenda for Global Forest and Landscape Restoration. *Conservation Letters* 10:125–132.
- Chazdon, R. L., E. N. Broadbent, D. M. A. Rozendaal, F. Bongers, A. M. A. Zambrano, T. M. Aide, P. Balvanera, J. M. Becknell, V. Boukili, P. H. S. Brancalion, D. Craven, J. S. Almeida-Cortez, G. A. L. Cabral, B. de Jong, J. S. Denslow, D. H. Dent, S. J. DeWalt, J. M. Dupuy, S. M. Durán, M. M. Espírito-Santo, M. C. Fandino, R. G. César, J. S. Hall, J. L. Hernández-Stefanoni, C. C. Jakovac, A. B. Junqueira, D. Kennard, S. G. Letcher, M. Lohbeck, M. Martínez-Ramos, P. Massoca, J. A. Meave, R. Mesquita, F. Mora, R. Muñoz, R. Muscarella, Y. R. F. Nunes, S. Ochoa-Gaona, E. Orihuela-Belmonte, M. Peña-Claros, E. A. Pérez-García, D. Piotto, J. S. Powers, J. Rodríguez-Velazquez, I. E. Romero-Pérez, J. Ruíz, J. G. Saldarriaga, A. Sanchez-Azofeifa, N. B. Schwartz, M. K. Steininger, N. G. Swenson, M. Uriarte, M. van Breugel, H. van der Wal, M. D. M. Veloso, H. Vester, I. C. G. Vieira, T. V. Bentos, G. B. Williamson, and L. Poorter. 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances* 2:e1501639.

- Chazdon, R. L., and F. G. Coe. 1999. Ethnobotany of Woody Species in Second-Growth, Old-Growth, and Selectively Logged Forests of Northeastern Costa Rica. *Conservation Biology* 13:1312–1322.
- Chazdon, R. L., and M. R. Guariguata. 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica* 48:716–730.
- Chazdon, R. L., C. A. Peres, D. Dent, D. Sheil, A. E. Lugo, D. Lamb, N. E. Stork, and S. E. Miller. 2009. The Potential for Species Conservation in Tropical Secondary Forests. *Conservation Biology* 23:1406–1417.
- Chiabai, A., C. M. Trivisi, A. Markandya, H. Ding, and P. A. L. D. Nunes. 2011. Economic Assessment of Forest Ecosystem Services Losses: Cost of Policy Inaction. *Environmental and Resource Economics* 50:405–445.
- Diaz, S., M. Cabido, and F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9:113–122.
- Diaz, S., J. G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, J. P. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. R. Band, S. Basconcelo, P. Castro-Díez, G. Funes, B. Hamzehee, M. Khoshnevi, N. Pérez-Harguindeguy, M. C. Pérez-Rontomé, F. A. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Boustani, M. Charles, M. Dehghan, L. de Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, G. Jones, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martínez, A. Romo-Díez, S. Shaw, B. Siavash, P. Villar-Salvador, and M. R. Zak. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295–304.
- Diaz, S., S. Lavorel, F. de Bello, F. Quétier, K. Grigulis, and T. M. Robson. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:20684–9.
- FAO. 2015. *Global Forest Resources Assessment 2015: How have the world's forests changed?* Rome.
- Fearnside, P. M., and W. M. Guimarães. 1996. Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 80:35–46.
- Fernando Magnago, L. S., D. P. Edwards, F. A. Edwards, A. Magrach, ao V Martins, and W. F. Laurance. 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology* 102:475–485.
- Ferraz, S. F. B., K. M. P. M. B. Ferraz, C. C. Cassiano, P. H. S. Brancalion, D. T. A. da Luz, T. N. Azevedo, L. R. Tambosi, and J. P. Metzger. 2014. How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? *Landscape Ecology* 29:187–200.
- Fukami, T. 2015. Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46:1–23.
- Funk, J. L., J. E. Larson, G. M. Ames, B. J. Butterfield, J. Cavender-Bares, J. Firn, D. C. Laughlin, A. E. Sutton-Grier, L. Williams, and J. Wright. 2017. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews* 92:1156–1173.
- Gerland, P., A. E. Raftery, H. Ševčíková, N. Li, D. Gu, T. Spoorenberg, L. Alkema, B. K. Fosdick, J. Chunn, N. Lalic, G. Bay, T. Buettner, G. K. Heilig, and J. Wilmoth. 2014. World population stabilization unlikely this century. *Science* 346:234–237.
- Guariguata, M. R., and R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology & Management* 148:185–206.

- Hooper, D. U., E. C. Adair, B. J. Cardinale, J. E. K. Byrnes, B. A. Hungate, K. L. Matulich, A. Gonzalez, J. E. Duffy, L. Gamfeldt, and M. I. O'Connor. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486:105–108.
- Jakovac, C. C., M. Peña-Claros, T. W. Kuyper, and F. Bongers. 2015. Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. *Journal of Ecology* 103:67–77.
- Kauano, É. E., F. C. G. Cardoso, J. M. D. Torezan, and M. C. M. Marques. 2013. Micro-and Meso-Scale Factors Affect the Restoration of Atlantic Forest. *Natureza & Conservação* 11:145–151.
- Laliberté, E., and P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299–305.
- Lamb, D. 2014. *Large-scale forest restoration*. Routledge.
- Lambin, E. F., and P. Meyfroidt. 2010. Land use transitions: Socio-ecological feedback versus socio-economic change. *Land Use Policy* 27:108–118.
- Lasky, J. R., M. Uriarte, V. K. Boukili, R. L. Chazdon, and S. A. Levin. 2014. Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests.
- Lavelle, S. 2013. Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology* 101:4–8.
- Lavelle, S., K. Grigulis, P. Lamarque, M.-P. Colace, D. Garden, J. Girel, G. Pellet, and R. Douzet. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99:135–147.
- Lavelle, S., S. McIntyre, J. Landsberg, and T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12:474–478.
- Lawrence, D., and K. Vandecar. 2015. Effects of tropical deforestation on climate and agriculture. *Nature Climate Change* 5:27–36.
- Lebrija-Trejos, E., E. A. Pé Rez-Garci'a, G. Garci'a, J. A. Meave, F. Bongers, and A. L. Poorter. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Page Ecology*.
- Letcher, S. G., and R. L. Chazdon. 2009. Rapid Recovery of Biomass, Species Richness, and Species Composition in a Forest Chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41:608–617.
- Lohbeck, M., E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, L. Poorter, and F. Bongers. 2015. Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar but Differ in Their Consequences for Succession. *PLOS ONE* 10:e0123741.
- Lohbeck, M., L. Poorter, E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, H. Paz, E. A. Pérez-García, I. E. Romero-Pérez, A. Tauro, and F. Bongers. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94:1211–1216.
- Lohbeck, M., L. Poorter, H. Paz, L. Pla, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, and F. Bongers. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14:89–96.
- Magnago, L. F. S., D. P. Edwards, F. A. Edwards, A. Magrach, S. V. Martins, and W. F. Laurance. 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology* 102:475–485.
- Mather, A. S. 1992. *The Forest Transition*. The Royal Geographical Society (with the Institute of British Geographers) 24:367–379.

- Menge, D. N. L., and R. L. Chazdon. 2016. Higher survival drives the success of nitrogen-fixing trees through succession in Costa Rican rainforests. *New Phytologist* 209:965–977.
- Mesquita, R. de C. G., P. E. dos S. Massoca, C. C. Jakovac, T. V. Bentos, and G. B. Williamson. 2015. Amazon Rain Forest Succession: Stochasticity or Land-Use Legacy? *BioScience* 65:849–861.
- Mori, A. S., F. Isbell, and R. Seidl. 2018. β -Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning. *Trends in Ecology & Evolution* 33:549–564.
- Ordoñez, J. C., P. M. van Bodegom, J.-P. M. Witte, I. J. Wright, P. B. Reich, and R. Aerts. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18:137–149.
- Poorter, L., F. Bongers, T. M. Aide, A. M. Almeyda Zambrano, P. Balvanera, J. M. Becknell, V. Boukili, P. H. S. Brancalion, E. N. Broadbent, R. L. Chazdon, D. Craven, J. S. de Almeida-Cortez, G. A. L. Cabral, B. H. J. de Jong, J. S. Denslow, D. H. Dent, S. J. DeWalt, J. M. Dupuy, S. M. Durán, M. M. Espírito-Santo, M. C. Fandino, R. G. César, J. S. Hall, J. L. Hernandez-Stefanoni, C. C. Jakovac, A. B. Junqueira, D. Kennard, S. G. Letcher, J.-C. Licona, M. Lohbeck, E. Marín-Spiotta, M. Martínez-Ramos, P. Massoca, J. A. Meave, R. Mesquita, F. Mora, R. Muñoz, R. Muscarella, Y. R. F. Nunes, S. Ochoa-Gaona, A. A. de Oliveira, E. Orihuela-Belmonte, M. Peña-Claros, E. A. Pérez-García, D. Piotta, J. S. Powers, J. Rodríguez-Velázquez, I. E. Romero-Pérez, J. Ruíz, J. G. Saldarriaga, A. Sanchez-Azofeifa, N. B. Schwartz, M. K. Steininger, N. G. Swenson, M. Toledo, M. Uriarte, M. van Breugel, H. van der Wal, M. D. M. Veloso, H. F. M. Vester, A. Vicentini, I. C. G. Vieira, T. V. Bentos, G. B. Williamson, and D. M. A. Rozendaal. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530:211–214.
- Poorter, L., M. Plassche, S. Willems, and R. G. A. Boot. 2004. Leaf Traits and Herbivory Rates of Tropical Tree Species Differing in Successional Status. *Plant Biology* 6:746–754.
- Poorter L., D. M. A. Rozendaal, F. Bongers, J. S. Almeida-Cortez, A. M. A. Zambrano, F. S. Álvarez, J. L. Andrade, L. F. A. Villa, P. Balvanera, J. M. Becknell, T.V. Bentos, R. Bhaskar, V. Boukili, P. H. S. Brancalion, E. N. Broadbent, R.G. César, J. Chave, R. L. Chazdon, G. D. Colletta, D. Craven, B. H. J. Jong, J. S. Denslow, D.H. Dent, S. J. DeWalt, E. D. García, J. M. Dupuy, S. M. Durán, M. M. E. Santo, M. C. Fandiño, G. W. Fernandes, B. Finegan, V. G. Moser, J. S. Hall, J.L. Hernández-Stefanoni, C. C. Jakovac, A. B. Junqueira, D. Kennard, E. Lebríja-Trejos, S.G. Letcher, M. Lohbeck, O. R. Lopez, E. Marín-Spiotta, M. Martínez-Ramos, S. V. Martins, P. E. S. Massoca, J. A. Meave, R. Mesquita, F. Mora , V. S. Moreno, S.C. Müller, R. Muñoz, R. Muscarella, S. N. O. Neto, Y. R. F. Nunes, S. Ochoa-Gaona, H. Paz, M. Peña-Claros, D. Piotta, J. Ruíz, L. Sanaphre-Villanueva, A. Sanchez-Azofeifa, N. B. Schwartz, M. K. Steininger, W. W. Thomas, M. Toledo, M. Uriarte, L. P. Utrera, M. van Breugel, M. T. van der Sande, H. van der Wal, M. D. M. Veloso, H. F. M. Vester, I.C. G. Vieira, P. M. Villa , G. B. Williamson, S. J. Wright, K. J. Zanini, J. K. Zimmerman, M Westoby. 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology & Evolution*, 3:928-934.
- Reich, P. B., I. J. Wright, J. Cavender-Bares, J. M. Craine, J. Oleksyn, M. Westoby, and M. B. Walters. 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164:S143–S164.
- Rocha-Santos, L., M. Benchimol, M. M. Mayfield, D. Faria, M. S. Pessoa, D. C. Talora, E. Mariano-Neto, and E. Cazetta. 2017. Functional decay in tree community within tropical fragmented landscapes: Effects of landscape-scale forest cover. *PLOS ONE* 12:e0175545.

- Rodrigues, R. R., S. Gandolfi, A. G. Nave, J. Aronson, T. E. Barreto, C. Y. Vidal, and P. H. S. Brancalion. 2011. Large-scale ecological restoration of high-diversity tropical forests in SE Brazil. *Forest Ecology and Management* 261:1605–1613.
- Rudel, T. K., O. T. Coomes, E. Moran, F. Achard, A. Angelsen, J. Xu, and E. Lambin. 2005. Forest transitions: towards a global understanding of land use change. *Global Environmental Change* 15:23–31.
- Sfair, J. C., V. Arroyo-Rodríguez, B. A. Santos, and M. Tabarelli. 2016. Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecological Applications* 26:1816–1826.
- Sfair, J. C., F. de Bello, T. Q. de França, C. Baldauf, and M. Tabarelli. 2018. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environmental Research Letters* 13:025005.
- Sloan, S., and J. A. Sayer. 2015. Forest Resources Assessment of 2015 shows positive global trends but forest loss and degradation persist in poor tropical countries. *Forest Ecology and Management* 352:134–145.
- Song, X. P., C. Huang, and J. R. Townshend. 2014. An integrated framework for evaluating the effects of deforestation on ecosystem services. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* 17:012061.
- Suding, K., E. Higgs, M. Palmer, J. B. Callicott, C. B. Anderson, M. Baker, J. J. Gutrich, K. L. Hondula, M. C. LaFevor, B. M. H. Larson, A. Randall, J. B. Ruhl, and K. Z. S. Schwartz. 2015. Committing to ecological restoration. *Science* 348:638–640.
- Swenson, N. G., J. C. Stegen, S. J. Davies, D. L. Erickson, J. Forero-Montaña, A. H. Hurlbert, W. J. Kress, J. Thompson, M. Uriarte, S. J. Wright, and J. K. Zimmerman. 2012. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. *Ecology* 93:490–499.
- United Nations. 2013. World Population Prospects, the 2012 Revision | Multimedia Library - United Nations Department of Economic and Social Affairs. <https://www.un.org/development/desa/publications/world-population-prospects-the-2012-revision.html>.
- Yang, J., P. Yan, R. He, and X. Song. 2017. Exploring land-use legacy effects on taxonomic and functional diversity of woody plants in a rapidly urbanizing landscape. *Landscape and Urban Planning* 162:92–103.

2. INFLUÊNCIA DE FATORES TEMPORAIS, LOCAIS E DE PAISAGEM NA COMPOSIÇÃO FUNCIONAL DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS DA MATA ATLÂNTICA

RESUMO

Os atributos funcionais de espécies arbóreas exercem grande influência na dinâmica das florestas tropicais, moldando tanto a biodiversidade quanto os processos ecológicos, com implicações diretas na provisão de serviços ecossistêmicos. Apesar da ampla área ocupada por florestas tropicais secundárias no mundo, pouco se sabe sobre como a composição funcional dessas florestas é afetada por fatores temporais, locais e de paisagem, o que limita a elaboração de estratégias de restauração mais eficientes e modelos preditivos para o planejamento da restauração em larga escala. Nesse contexto, avaliamos a influência de fatores temporais (idade da floresta), locais (três fatores) e de paisagem (cinco fatores) na composição funcional de 43 florestas secundárias de 11 a 48,5 anos de idade localizadas em uma bacia hidrográfica da região centro-leste do estado de São Paulo, no domínio da Mata Atlântica. Avaliamos área foliar, área foliar específica, espessura foliar, conteúdo de matéria seca da folha (dados primários) e densidade da madeira (dados secundários) em 117 espécies arbóreas e utilizamos esses dados para calcular a média ponderada pela comunidade para cada atributo funcional, riqueza funcional, equabilidade funcional e divergência funcional das comunidades estudadas. Usamos modelos lineares generalizados mistos para gerar um subconjunto de modelos ($\Delta AIC \leq 2$), que foram por sua vez usados para gerar um modelo médio - com coeficientes médios, erros-padrão e importância relativa - para cada variável de composição funcional. Encontramos modelos explicativos melhores que o nulo apenas para área foliar, área foliar específica e riqueza funcional. No geral, as florestas secundárias mais velhas apresentaram maior área foliar específica e os locais com maior área basal de eucaliptos apresentaram maior área foliar. Nas florestas localizadas em terrenos mais declivosos, tanto a área foliar quanto a área foliar específica foram maiores, ao passo que em locais com solos mais argilosos essas variáveis apresentaram valores menores. Os fatores de paisagem influenciaram principalmente a área foliar - que aumentou quando a diferença na cobertura florestal entre o momento da coleta e momento do estabelecimento da floresta foi mais positiva - e a riqueza funcional - que aumentou com o aumento da cobertura florestal média e com uma diferença mais positiva na cobertura florestal. A proximidade com cana-de-açúcar diminuiu a riqueza funcional, mas esse efeito foi revertido quando houve um aumento da cobertura florestal média no entorno dessas áreas. Dessa forma, fatores temporais, locais e de paisagem podem afetar atributos funcionais e métricas de diversidade importantes para o funcionamento e a manutenção de florestas tropicais secundárias, devendo ser considerados no planejamento espacial da restauração florestal de forma a maximizar seus benefícios para a conservação da biodiversidade e provisão de serviços ecossistêmicos em paisagens agrícolas.

Palavras-chave: Atributos funcionais; Divergência funcional; Equabilidade funcional; Riqueza funcional; Regeneração natural; Sucessão secundária

ABSTRACT**INFLUENCE OF TEMPORAL, LOCAL AND LANDSCAPE FACTORS ON THE FUNCTIONAL COMPOSITION OF SECONDARY FORESTS IN THE ATLANTIC FOREST**

Functional traits of tree species exert a strong influence on the tropical forests dynamics, through shaping the patterns of biodiversity and ecological processes, with direct implications in the provision of ecosystem services forest provides. Despite the large area occupied by secondary tropical forests in the world, little is known about how the functional composition of these forests is affected by temporal, local and landscape factors, which limits the elaboration of more efficient restoration strategies and predictive models for planning restoration. In this context, we evaluated the influence of temporal (forest age), three local and five landscape factors on the functional composition of 43 secondary forests from 11 to 48.5 years old located in a watershed of the Central-Eastern region of the São Paulo State, in the Atlantic Forest biome. We evaluated leaf area, specific leaf area, leaf thickness, dry matter content (primary data) and wood density (secondary data) in 117 tree species and used this data to calculate the community weighted mean traits and functional richness, functional evenness and functional divergence of the studied communities. We used generalized linear mixed models to generate a subset of models ($\Delta AIC \leq 2$) which were then used to generate an average model - with mean coefficients, standard errors and relative importance - for each functional composition variable. We found explanatory models better than the null model only for leaf area, specific leaf area and functional richness. Overall, older secondary forests had higher specific leaf area and the sites with higher basal area of *Eucalyptus* had higher leaf area. In forests located at higher slopes, both the leaf area and the specific leaf area were larger, whereas in the sites with higher soil clay content these variables presented lower values. The landscape factors mainly influenced the leaf area - which increased when the difference in forest cover between the time of data collection and the time of forest establishment was more positive - and the functional richness - that increased with the increase in the average forest cover and with a more positive difference in forest cover. The proximity to sugarcane plantations reduced functional richness, but this effect was reversed when there was an increase in the averaged native forest cover across these areas. Thus, temporal, local and landscape factors can affect functional traits and diversity metrics important for the dynamics and maintenance of tropical secondary forests, and should be considered in the spatial planning of forest restoration initiatives in order to maximize its benefits for biodiversity conservation and provision of ecosystem services in agricultural landscapes.

Keywords: Functional traits; Functional divergence; Functional evenness; Functional richness; Natural regeneration; Secondary succession

2.1. Introdução

A ecologia funcional de florestas tem se desenvolvido muito nos últimos anos como estratégia para entender como os organismos, principalmente árvores, respondem aos filtros ambientais e como controlam funções ecossistêmicas importantes para o bem-estar da humanidade (de Bello et al. 2010, Cadotte et al. 2011, Lavorel 2013, Finegan et al. 2015, Hevia et al. 2016, Fyllas et al. 2017). A filtragem ambiental determina a dinâmica dos indivíduos em uma comunidade florestal através da seleção de plantas com atributos funcionais específicos (Lebrija-Trejos et al. 2010a, Lohbeck et al. 2013). Esses atributos podem direcionar processos ecológicos importantes para manutenção da floresta como estabelecimento, crescimento, competição e sobrevivência, sendo ferramentas importantes para estudos que visam entender os impactos antrópicos em ecossistemas florestais (Chazdon, 2014; Kunstler et al. 2016, Uriarte et al. 2016, Sfair et al. 2016). A ecologia funcional pode, assim, dar uma importante contribuição aos ambiciosos planos de restauração de paisagens florestais previstos para as próximas décadas, auxiliando no planejamento espacial da restauração de forma a maximizar seus benefícios para a conservação da biodiversidade e provisão de serviços ecossistêmicos em paisagens degradadas e desmatadas.

A maior parte dos estudos sobre ecologia funcional de florestas tropicais, contudo, tem investigado como os atributos funcionais variam durante o processo de sucessão e/ou são afetados por filtros ambientais naturais, sem considerar os efeitos dos vários impactos humanos na reestruturação de comunidades florestais (e.g. Poorter et al. 2004, Bonal et al. 2007, Alvarez-Añorve et al. 2012, Swenson et al. 2012, Boukili 2013, Lohbeck et al. 2013, 2015, Lasky et al. 2014, Menge and Chazdon 2016). Também são comuns trabalhos que avaliam como os atributos funcionais se comportam em florestas maduras (e.g. Ibarra-Manríquez et al. 2001, Poorter et al. 2010, Baraloto et al. 2010, Wright et al. 2010, Chazdon 2014), o que permite compreender melhor os impactos da degradação nesses ecossistemas.

Essas pesquisas produziram conhecimentos imprescindíveis para a compreensão dos processos de montagem das comunidades florestais. Demonstraram, por exemplo, que durante a sucessão a quantidade de luz, água e nutrientes tende a diminuir (Chazdon 2014), levando a modificações na composição funcional das comunidades (Lebrija-Trejos et al. 2010a, Lohbeck et al. 2013). Nesse processo as espécies iniciais de sucessão tendem a apresentar atributos aquisitivos (que propiciam a rápida absorção de recursos e rápido crescimento) e geralmente são substituídas ao longo do tempo por espécies com atributos conservativos (que fornecem maior resistência e sobrevivência em condições com poucos recursos), seguindo os preceitos da teoria da sucessão (Bazzaz 1979, Garnier et al. 2016). De fato, esse *trade-off* entre aquisição e

conservação de recursos foi observado em diversas florestas tropicais úmidas (Lohbeck et al. 2012a, Boukili and Chazdon 2017, Poorter et al., 2019), mas recentes pesquisas têm demonstrado que essa dinâmica se inverte em florestas secas (Becknell & Powers, 2014; Buzzard et al., 2016; Poorter et al., 2019). Em florestas secas, devido ao maior estresse sazonal por água nas fases iniciais da sucessão, espécies pioneiras e secundárias iniciais tendem a apresentar atributos conservativos (por exemplo, densidade da madeira alta e área foliar específica baixa) e são substituídas ao longo do tempo por espécies com atributos aquisitivos, apresentando um caminho sucessional contrário ao proposto pela teoria da sucessão. Esse caminho poderia ser melhor explicado pela hipótese da "filtragem de produtividade", a qual prediz que as espécies tendem a ter características conservativas em locais com pouco recurso, nesse caso água, e são substituídas por espécies aquisitivas quando a quantidade de recursos aumenta (Diaz et al. 2004, Grime 2006).

Essas pesquisas foram direcionadas, principalmente, ao entendimento dos padrões gerais da sucessão, mas poucas exploraram os impactos das atividades humanas nesses processos, os quais podem afetar tanto a disponibilidade de recursos como o potencial de dispersão de espécies nativas para as áreas em regeneração. A maior parte das áreas em processo de regeneração são áreas agrícolas abandonadas e estão inseridas em paisagens altamente transformadas pelo homem (Melo et al., 2013), onde são expostas a diversos fatores que podem alterar suas trajetórias sucessionais, afetando características abióticas e bióticas do sítio (Kauano et al., 2013; Pereira et al., 2013; Mesquita et al., 2015; Arroyo-Rodríguez et al., 2015; Baraloto et al., 2012; Joly et al., 2014). Dependendo da magnitude, frequência e extensão desses impactos, processos ecológicos essenciais para a recuperação efetiva da floresta também podem ser negativamente afetados (Hooper et al., 2012; Constanza et al. 2014; Jakovac et al., 2015; Rozendaal et al. 2019).

Apesar da importância do tema, ainda são poucos os trabalhos com foco no entendimento dos efeitos antrópicos na ecologia funcional das florestas secundárias (Magnago et al., 2013; Sfair et al., 2016; Craven et al., 2016). Compreender como esse processo ocorre é importante não apenas para elucidar como comunidades vegetais são moldadas pela ação do homem, mas também para gerar uma base de conhecimento para a conservação e recuperação de ecossistemas florestais degradados, gerando, por exemplo, modelos preditivos para a identificação de locais com maiores chances de regeneração (Molin et al., 2019) e onde a regeneração pode se desenvolver de forma mais eficiente. Esse conhecimento é essencial para a implementação das metas ambiciosas de restauração previstas para as próximas décadas (CDB, 2010; Calmon et al. 2011; Climate Summit, 2014; The Bonn Challenge, 2015), que visam restaurar

a funcionalidade ecológica de 350 milhões de hectares de paisagens degradadas e desmatadas até 2030 (Chazdon et al. 2017).

Diante desse contexto, escolhemos uma bacia hidrográfica dominada por agricultura, com marcada sazonalidade de chuvas e localizada na transição entre os biomas Cerrado e Mata Atlântica no sudeste do Brasil, como modelo para entender como a composição funcional de florestas secundárias em paisagens agrícolas é afetada por fatores temporais, locais e de paisagem. Nossa hipótese é que os atributos funcionais de florestas secundárias apresentarão um *trade-off* entre estratégias aquisitivas e conservativas, onde florestas jovens apresentarão, predominantemente, espécies com atributos conservativos - devido à maior limitação de água e impactos antrópicos como o efeito de borda e degradação do solo - e florestas mais velhas apresentarão, predominantemente, espécies com atributos aquisitivos, principalmente em locais com melhores condições ambientais (solos mais férteis e planos), sendo a diversidade funcional afetada positivamente (maior cobertura florestal) e negativamente (proximidade com cana-de-açúcar) pelas configurações da paisagem (mais detalhes no Apêndice A).

2.2. Material e métodos

2.2.1. Área de estudo

O presente trabalho foi realizado na bacia hidrográfica do rio Corumbataí (1.700 km²), localizada na região centro-leste do estado de São Paulo, Brasil (Figura 1). A região possui clima do tipo Cwa segundo a classificação de Köppen, com verão chuvoso e inverno seco, temperatura média anual de 20,5°C, precipitação média anual de 1.367 mm e mensal no período mais seco (maio a setembro) abaixo de 40 mm (Alvares 2013). A bacia é formada por um mosaico de remanescentes florestais e florestas secundárias de diferentes tamanhos, idades e históricos de vida, inseridos em paisagem de matriz antrópica. Os usos do solo predominantes são pastagens (43,68%) e culturas agrícolas (29,44%) seguidos por florestas nativas (12,36%), plantações florestais (7,33%) e outros usos do solo (7,23%) (Valente and Vettorazzi 2003). A bacia apresenta 63,9 % de sua área inserida no bioma Cerrado e 36,1% no bioma Mata Atlântica (MMA, 2019) – dois hotspots globais para a conservação da biodiversidade –, sendo a Floresta Estacional Semidecidual a vegetação nativa dominante e a segunda mais ameaçada na Mata Atlântica, com apenas 7% remanescente (Ribeiro et al. 2009). De acordo com a classificação da FAO (2001), devido ao período de seca (seis meses) e a precipitação anual abaixo de 1.500 mm, nossas florestas podem ser classificadas como florestas tropicais secas, sendo essa classificação usada para nortear as hipóteses do trabalho citadas anteriormente.

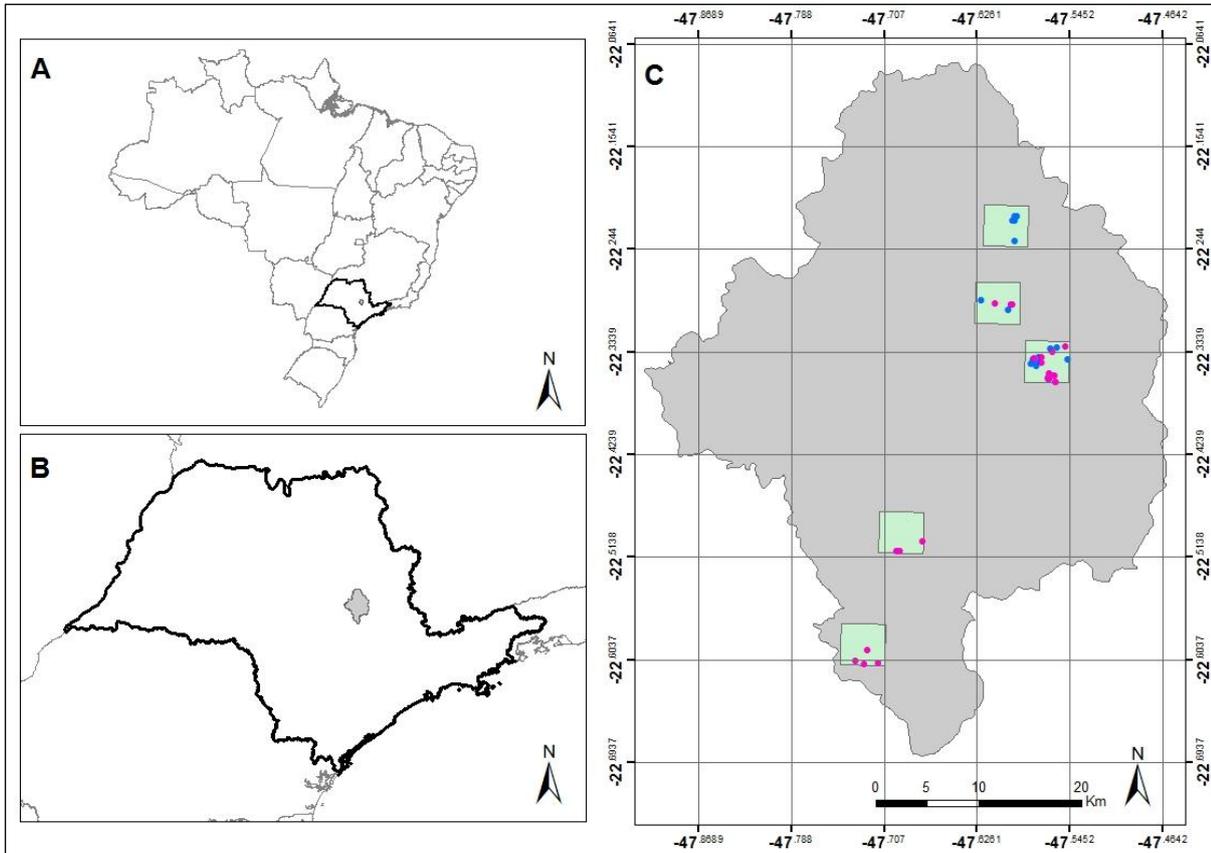


Figura 1: A) Localização do estado de São Paulo (bordas em preto) no Brasil (cinza claro), B) Localização da bacia hidrográfica do Rio Corumbataí (cinza) no estado de São Paulo (bordas em preto) e C) Localização das paisagens focais (quadrados em verde claro) com as parcelas de florestas regenerando sob plantios de eucalipto abandonados (pontos em rosa) e florestas regenerando sob pastos abandonados (pontos em azul).

2.2.2. Delineamento experimental

O delineamento amostral foi definido a partir de Ferraz et al. (2014), que avaliaram a mudança do uso da terra em paisagens focais da bacia hidrográfica do rio Corumbataí. Para escolher esse tamanho de paisagem, Ferraz et al. (2014) dividiram a região de estudo em cinco diferentes escalas de grade e fizeram uma análise de variabilidade da diversidade (Pasher et al. 2013) para escolher o menor tamanho capaz de representar a diversidade da paisagem (um tamanho que não demonstrasse variação da diversidade quando comparado à tamanhos de paisagem maiores). A partir disso, escolheram seis paisagens de 4 x 4 km para avaliar as mudanças no uso do solo. Essas paisagens deveriam apresentar pelo menos 10% de cobertura florestal

nativa e 70% da matriz composta de plantações de cana-de-açúcar ou pastagens em 2008 (última imagem disponível para o estudo). A avaliação foi feita em uma cronossequência de anos (1962, 1978, 1995, 2000 e 2008), sendo usadas fotografias aéreas pancromáticas (escala de 1:25.000) para os três primeiros anos e imagens de câmera pancromática de alta resolução do CBERS (resolução espacial de 2,7 m) para os anos restantes. Através desse mapeamento foi possível diagnosticar que a cobertura florestal dessas paisagens dobrou no período de 53 anos, passando de 8% para 16% (aumento de 128 ha). Dessa forma, também foi possível diagnosticar um intervalo de idade para o surgimento das florestas e sob qual atividade agrícola elas regeneraram (cana-de-açúcar, pastagem, plantio de eucalipto e outros).

A partir do exposto acima, cinco paisagens focais com cronossequências de florestas regenerando sob plantios de eucalipto abandonados (Feuc) e sob pastos abandonados (Fpas) foram escolhidas para o desenvolvimento da presente pesquisa (Figura 1). No caso de Feuc, trata-se de florestas nativas que regeneraram após a colheita de indivíduos plantados de eucalipto, mas que rebrotaram após o corte e regeneraram junto com as espécies nativas ao longo dos anos subsequentes à colheita da madeira, resultando em um dossel dominado por eucaliptos de grande porte, mas com grande densidade e riqueza de espécies nativas. A localização das parcelas foi escolhida após checagens de campo, sendo selecionadas florestas de mesma fitofisionomia florestal (Floresta Estacional Semidecidual) e com tamanho mínimo para a alocação do tamanho de parcela escolhido (20 x 45 m; Figura 1).

2.2.3. Amostragem da vegetação

Foram instaladas 43 parcelas permanentes de 20 x 45 m (900 m²) distribuídas nas cinco paisagens focais (Apêndice B), sendo cada parcela alocada em uma floresta diferente (i.e., separada espacialmente e/ou com diferente idade ou estabelecida em um uso anterior do solo diferente quando no mesmo fragmento florestal). Em cada parcela foi realizado um inventário das árvores com DAP \geq 5 cm. Todos os indivíduos foram identificados, medidos (diâmetro à altura de 1,30m) e marcados com placa de identificação. A identificação das espécies foi realizada em campo, no herbário ESA da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ-USP) e com a ajuda de especialistas. No total, foram mensurados 4.357 indivíduos e identificadas 200 espécies. Desse total, 4.185 indivíduos foram identificados (96,1 % do total) até o nível de espécie, 40 até gênero (0,92 % do total), 50 até família (1,1 % do total), 14 (0,32%) não foram determinados (não foi possível determinar espécie, gênero ou família) e 68 (1,56% do total) não foram amostrados (não foi possível enxergar ou coletar as folhas, pois os indivíduos estavam

infestados por lianas ou sem folha devido à deciduidade). As três famílias mais abundantes foram Fabaceae (1070 indivíduos, 24,6 %), Myrtaceae (479 indivíduos, 11 %) e Meliaceae (424 indivíduos, 9,7%). As três espécies nativas mais abundantes foram *Casearia sylvestris* Sw. (271 indivíduos, 6,2%), *Luehea candicans* Mart. & Zucc. (181 indivíduos, 4,2%) e *Eugenia florida* DC. (171 indivíduos, 3,9%). A lista completa das espécies coletadas pode ser visualizada no Apêndice C.

2.2.4. Composição funcional

Após o levantamento da vegetação, foi calculada a dominância relativa acumulada de cada espécie (D_r) na parcela, utilizando a fórmula $D_r = AB_i/AB_{total}$, onde AB_i é a área basal total de i espécie na parcela e AB_{total} a área basal total de todos os indivíduos da parcela. A partir disso, foram selecionadas para a coleta de atributos funcionais 117 espécies (incluindo algumas poucas exóticas), que representaram entre 83 e 88% da dominância relativa acumulada de cada parcela. Em algumas parcelas, antes desse cálculo, foi necessário retirar os indivíduos sem atributos (indivíduos para os quais não foi possível a identificação florística e/ou a coleta dos atributos) e a palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman. Como um dos objetivos do trabalho foi também averiguar o efeito do eucalipto na composição funcional, a dominância relativa acumulada das parcelas que continham *Eucalyptus* spp. foi calculada desconsiderando os indivíduos desse gênero. Foram avaliados cinco atributos funcionais importantes para a dinâmica florestal (Apêndice D), sendo eles área foliar, área foliar específica, conteúdo de matéria seca da folha, espessura da folha e densidade da madeira.

A mensuração dos atributos foliares foi feita através de dados primários coletados na área desse estudo (67 %) e em um plantio de restauração na Estação Experimental de Ciências Florestais da ESALQ/USP (33 %), que fica na cidade de Anhembi há 44 km da bacia do rio Corumbataí. Os atributos foliares foram mensurados seguindo os métodos descritos em Cornelissen et al. (2003) e Pérez-Harguindeguy et al. (2013). O valor médio de cada atributo por espécie foi calculado a partir da coleta de pelo menos um indivíduo (duas folhas) por espécie (mais detalhes no apêndice E) com folhas a pleno sol (maioria das coletas) ou parcialmente sombreadas, sendo coletadas na sombra apenas espécies típicas de sub-bosque que não foram encontradas no sol. As informações sobre densidade de madeira foram levantadas através de dados secundários obtidos principalmente de Chaves et al. (2009), sendo que para algumas espécies foi necessário usar a média por gênero do estudo (3,42%), gênero global (1,71%), famílias do estudo (1,71%) e por parcela (0,86%) (mais detalhes no Apêndice E)..

Após a mensuração dos atributos foliares e levantamento da densidade da madeira, foram calculadas as seguintes variáveis de composição funcional: riqueza funcional, equabilidade funcional, divergência funcional e valor médio de cada atributo ponderado para a comunidade (área foliar, área foliar específica, conteúdo de matéria seca da folha, espessura da folha e densidade da madeira). Todos foram calculados a partir do valor médio dos atributos para cada espécie (Apêndice E).

Os três índices de diversidade usados foram os propostos por Villéger et al. (2008) e calculam a diversidade funcional baseados em vários atributos ao mesmo tempo. A riqueza funcional representa o volume de espaço de um convexo funcional ocupado pela comunidade, equabilidade funcional a regularidade da distribuição das abundâncias nesse volume e divergência funcional é a divergência na distribuição dos atributos da espécie dentro do volume ocupado por cada característica funcional (Villéger et al. 2008). O cálculo dos índices foi realizado com o pacote “FD” (Laliberté et al., 2010), usando os valores médios por espécies (Apêndice E) dos seguintes atributos: área foliar, conteúdo de matéria seca, espessura da folha e densidade da madeira. O atributo área foliar específica foi excluído desse cálculo devido à sua alta correlação com os outros atributos.

O valor médio do atributo ponderado para a comunidade (Díaz et al., 2007; Lavorel et al., 2007) foi calculado através da seguinte fórmula:

$$\sum_{i=1}^S W_i x_i$$

Onde S é o número de todas as espécies selecionadas para coleta, W_i é a dominância relativa de i espécie e x o valor médio do atributo de i espécie.

2.2.5. Fatores temporais, locais e de paisagem

A influência dos fatores temporais, locais e de paisagem foi testada com as variáveis explicativas quantificadas por César (2018), sendo elas:

a) Fatores temporais

Idade: Após a primeira classificação feita a partir de Ferraz et al. (2014), uma classificação visual mais refinada foi realizada utilizando-se mapas topográficos para os anos de 1969, 1977 e 1979 e imagens LANDSAT 5 E 8 para os anos de 1984 e 2015. Nos casos em que não foi possível definir a idade exata da floresta, foi usado o valor médio de idade de acordo com os intervalos classificados a partir de Ferraz et al. (2014). As idades variaram de 11 a 48,5 anos nas florestas

secundárias regeneradas sob eucalipto e de 13 a 47,5 nas florestas secundárias regeneradas sob pasto (valor médio e desvio padrão: $28,9 \pm 12,1$ anos e amplitude: 11 – 48,5 anos).

b) Fatores locais

Área basal de eucaliptos: para avaliar a influência contínua do uso anterior foi calculada a área basal total dos indivíduos de *Eucalyptus* spp. presentes em cada parcela (valor médio e desvio padrão: $7,5 \pm 10,1$ m²/ha e amplitude: 0 – 38,8 m²/ha). Nas florestas regenerando sob pastos abandonadas a área basal de eucaliptos foi zero.

Declividade: foi calculada com o software ArcGIS 10.1, utilizando um arquivo de curvas de nível da região de estudo. A partir desse arquivo a ferramenta "topo de raster" foi usada para criar um *raster* de altitude e a ferramenta "slope" para transformar cada pixel em grau de declividade. A declividade foi extraída do pixel central de cada parcela (valor médio e desvio padrão: $8,2 \pm 4,7$ graus e amplitude: 0,9 – 19,2 graus).

Soma de bases do solo: foram coletadas três amostras compostas com três subamostras cada, em pontos aleatórios da parcela. Em cada ponto, o solo foi coletado na profundidade de 0-10 cm. As amostras foram processadas e analisadas pelo laboratório do Departamento de Ciência do Solo da ESALQ/USP. Devido à quantidade de variáveis químicas quantificadas foi realizada uma Análise de Componentes Principais para identificar a correlação entre as variáveis. A variável "soma de base" foi uma variável fortemente correlacionada com as outras variáveis, sendo escolhida para as análises (valor médio e desvio padrão: $59 \pm 54,8$ mmolc.dm³ e amplitude: 8,4 – 211,8 mmolc.dm³).

Teor de argila: a coleta do solo para essa variável seguiu o mesmo procedimento da variável soma de bases. As três variáveis físicas resultantes das análises (teor de areia, silte e argila) eram altamente correlacionadas, por isso escolhemos apenas uma para testar. Em uma avaliação descritiva das relações entre as variáveis, o teor de argila demonstrou ser o mais relacionado às variáveis de composição funcional estudadas, por isso foi escolhido para as análises (valor médio e desvio padrão: $22,6 \pm 7,9$ g/kg e amplitude: 5,4 – 37 g/kg). As amostras foram processadas e analisadas pelo laboratório do Departamento de Ciência do Solo da ESALQ/USP.

c) Fatores de paisagem

Uso no entorno mais próximo: essa variável foi determinada por uma análise visual da vizinhança, na qual foi verificado o uso do solo mais próximo do centro da parcela. Para isso foram usadas imagens de 2000, 2008 e 2015. Pastagem e cana-de-açúcar foram os usos próximos dominantes nos últimos 15 anos antes da coleta de dados. Em duas parcelas, plantio de cana-de-açúcar foi o uso próximo somente após 2008 e nesses casos a cana-de-açúcar foi o uso utilizado (18,6% cana-de-açúcar e 81,4% pasto).

Distância de curso d'água: para estimar essa variável foi utilizado um mapa com a localização de todos os corpos d'água na região de estudo e a partir desse mapa foi calculada a distância do centro da parcela até o curso d'água mais próximo (valor médio e desvio padrão: $97,6 \pm 77,6$ m e amplitude: 22,3 – 363,2 m).

Distância da borda: para essa variável foi calculada a distância do ponto central da parcela até a borda mais próxima no ano da coleta de dados (valor médio e desvio padrão: $48,6 \pm 30,2$ m e amplitude: 10 – 174 m).

Para o cálculo das variáveis abaixo, relacionadas à cobertura de vegetação nativa ao longo do processo de regeneração, foi necessário estimar a cobertura florestal para cada ano entre o estabelecimento da floresta e o momento da coleta de dados. Sendo assim, primeiramente foi criado um raio de 1 km no entorno das parcelas, dentro do qual foi quantificada a cobertura florestal para os anos em que havia imagens classificadas (1962, 1978, 1995, 2000, 2008 - Ferraz et al., 2014 – e posteriormente classificado em 2015). A partir disso, e considerando que a taxa de mudança foi constante, a diferença de cobertura florestal entre os anos foi dividida pelos números de anos desse intervalo início da regeneração-coleta de dados, resultando em uma taxa anual de mudança, que foi usada para estimar a porcentagem de cobertura florestal em cada ano do período estudado. Após esse procedimento, as variáveis abaixo foram quantificadas de acordo com os seguintes procedimentos:

Cobertura florestal média: foi calculada a partir dos valores de cobertura florestal média estimados no período de regeneração (descrito acima). A média considerou todos os anos entre o momento em que a floresta de estudo se estabeleceu até o momento em que a coleta de dados foi realizada (valor médio e desvio padrão: $0,2 \pm 0,06$ % e amplitude: 0,09 – 0,31 %).

Diferença na cobertura florestal: foi calculada por meio da diferença da cobertura florestal média entre o ano da coleta (2015) e o ano em que a floresta se estabeleceu (valor médio e desvio padrão: $0,09 \pm 0,06$ % e amplitude: 0 – 0,22 %).

Todas as variáveis da paisagem foram calculadas através do software ArcGIS 10.1. Para mais detalhes ver Apêndice F.

2.3. Análise de dados

Para avaliar a influência da idade e dos fatores locais e de paisagem foram utilizados modelos lineares generalizados mistos, sendo a paisagem considerada um fator aleatório. Antes de escolher as variáveis dos modelos, foi utilizada a função “*Variance Inflation Fator*” para detectar se existiam auto correlações entre as variáveis, sendo excluídas as variáveis que apresentaram valor

>4. Além das variáveis isoladas, foram definidas duas interações para serem testadas: idade com uso no entorno e cobertura florestal média com uso no entorno. A interação “idade x uso no entorno mais próximo” representa o efeito da idade quando as parcelas estão próximas à cana-de-açúcar. A interação “cobertura florestal média x uso no entorno mais próximo” representa o comportamento da cobertura florestal média quando o uso próximo é cana-de-açúcar.

Para cada variável-resposta foram testados todos os modelos possíveis, incluindo o modelo nulo, sendo que para cada modelo foi calculado o Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AIC_{ci}), o peso de Akaike (w_i) e a soma de quadrados marginais (R^2_m) e condicionais (R^2_c), que representam a soma dos quadrados sem e com o fator aleatório, respectivamente. Os modelos foram classificados de acordo com o ΔAIC_{ci} , que é a diferença entre AIC_{ci} de um determinado modelo e o AIC_c do modelo com melhor ajuste (menor AIC). Após essa etapa foram selecionados como melhores e igualmente plausíveis, os modelos com $\Delta AIC_{ci} \leq 2$. Com esse subconjunto de modelos foi calculado o modelo médio para cada variável resposta. O modelo médio calcula os coeficientes médios estimados para cada variável, o erro padrão e o valor de importância de cada variável explicativa (proporção ponderada dos modelos $\Delta AIC_{ci} \leq 2$ que contém a variável). Quando o modelo nulo estava entre os melhores modelos, foi considerado que nenhum dos fatores testados explicavam aquela variável resposta.

Todas as variáveis apresentadas abaixo apresentaram distribuição gaussiana e todas as análises foram realizadas em R versão 3.0.2 (R Development Core Team, 2013), utilizando os pacotes "MuMIn" (Barton, 2016) e "lme4" (Bates et al., 2015).

2.4. Resultados

De todos os atributos funcionais avaliados (Apêndice F), apenas área foliar, área foliar específica e riqueza funcional obtiveram modelos explicativos melhores que o modelo nulo (Apêndice G). Para os atributos funcionais restantes (espessura da folha, conteúdo de matéria seca da folha, densidade da madeira, equalibilidade funcional e divergência funcional) o modelo nulo estava entre os melhores modelos, indicando que as variáveis explicativas testadas não foram boas preditoras para esses atributos funcionais.

A idade foi importante para explicar apenas a área foliar e esteve presente em 42% dos melhores modelos. O modelo médio indicou que a idade tem um efeito positivo, promovendo um aumento anual médio de 0.53 ± 0.30 (cm^2/g) nos valores dessa variável.

Os fatores locais foram importantes para explicar área foliar e área foliar específica, não sendo influentes na riqueza funcional. O teor de argila explicou 42% dos melhores modelos de área foliar específica e 79% dos modelos de área foliar e teve um efeito claro nas variáveis. Um aumento no teor de argila promoveu uma redução na área foliar e na área foliar específica, sendo um efeito quase duas vezes maior para área foliar. Já a declividade teve um efeito positivo para as mesmas variáveis, explicando 50% dos modelos de área foliar específica e 69% dos modelos de área foliar. Assim como para argila, o aumento na declividade também teve um efeito maior na área foliar. A área basal de *Eucalyptus* spp. foi importante para explicar apenas a área foliar e esteve presente em 64% dos modelos. Da mesma forma que a declividade, um aumento na área basal de *Eucalyptus* spp. promoveu um aumento na área foliar da parcela, sendo que para cada m^2/ha de eucalipto houve um aumento de $1.1 \pm 0.6 \text{ cm}^2$ na área foliar. A variável soma de bases não foi importante para explicar nenhuma das variáveis testadas.

Os fatores de paisagem foram as variáveis mais importantes, pois estiveram presentes em todos os melhores modelos (importância relativa igual a um). Apesar disso, para os modelos médios de área foliar e área foliar específica não foi possível concluir a direção do efeito, devido ao alto erro-padrão. Apenas para área foliar foi possível demonstrar com clareza que um aumento positivo na diferença de cobertura florestal promove um aumento de $102,6 \pm 86,9 \text{ cm}^2$. Já para a riqueza funcional, que teve apenas um melhor modelo (tabela 1), observamos uma relação positiva com as variáveis de cobertura florestal, cobertura florestal média e diferença na cobertura florestal, sendo que para cada 1% de aumento nessas variáveis a riqueza funcional aumentou 1,93 e 8,67, respectivamente. Já a proximidade com cana-de-açúcar teve um efeito contrário, promovendo uma redução de 2,23 na riqueza funcional, mas esse efeito foi neutralizado pelo aumento da cobertura florestal média, pois a interação “cobertura florestal média x uso no entorno mais próximo” mostrou um efeito positivo nessa mesma variável. As variáveis distância de curso d’água e distância da borda não estiveram presentes em nenhum dos melhores modelos.

Tabela 1. Importância relativa das variáveis e coeficiente estimado \pm erro-padrão do modelo médio de área foliar específica, área foliar e riqueza funcional de florestas secundárias regeneradas em paisagens agrícolas da Mata Atlântica.

Atributos e fatores	Importância relativa	Coeficiente \pm Erro-padrão
<u>Área foliar específica (cm²/g)</u>		
Teor de argila (g/kg)	0,42	-0,77 \pm 0,41
Cobertura florestal média (%)	1	-16,68 \pm 53,23
Diferença da cobertura florestal média (%)	1	-4,31 \pm 63,22
Uso no entorno mais próximo (qualitativo)	1	20,89 \pm 29,33
Cobertura florestal média x uso no entorno mais próximo	1	-71,58 \pm 118,29
Idade (anos)	0,42	0,53 \pm 0,30
Declividade (graus)	0,5	1,01 \pm 0,69
Idade x uso no entorno mais próximo	0,08	0,35 \pm 1,09
<u>Área foliar (cm²)</u>		
Área basal de eucaliptos (m ² /ha)	0,64	1,11 \pm 0,59
Teor de argila (g/kg)	0,79	-1,51 \pm 0,67
Cobertura florestal média (%)	1	34,74 \pm 84,49
Diferença da cobertura florestal média (%)	1	102,65 \pm 86,98
Uso no entorno mais próximo (qualitativo)	1	33,13 \pm 45,84
Declividade (graus)	0,69	2,17 \pm 1,32
Cobertura florestal média x uso no entorno mais próximo	1	-127,09 \pm 202,62
<u>Riqueza funcional</u>		
Cobertura florestal média (%)	1	1,93
Cobertura florestal média x uso no entorno mais próximo	1	16,22
Diferença da cobertura florestal média (%)	1	8,67
Uso no entorno mais próximo (qualitativo)	1	-2,23

2.5. Discussão

Pesquisas recentes têm demonstrado que a composição funcional de florestas secundárias tropicais pode variar de acordo com as condições abióticas do meio, como disponibilidade de água e características do solo (Ordoñez et al. 2009, Maire et al. 2015). No entanto, pouco se sabe como as condições abióticas dos sítios em regeneração são influenciadas por distúrbios antrópicos, sendo esta limitação de conhecimento uma importante restrição para a compreensão da trajetória funcional de florestas tropicais secundárias, as quais estão majoritariamente inseridas em paisagens altamente fragmentadas e expostas a diversos impactos antrópicos (Chazdon 2014). Assim, os distúrbios antrópicos podem amplificar os filtros ambientais (e.g. restrição de água e nutrientes) ou mesmo estabelecer novos filtros (e.g. alelopatia causada por espécies invasoras), influenciando na composição funcional de florestas secundárias. Por

exemplo, a degradação do solo pela agricultura intensiva, o efeito de borda e a competição com gramíneas invasoras podem ampliar a redução da disponibilidade de água para níveis superiores aos determinados unicamente pelas características edafoclimáticas locais. De fato, nossos resultados indicam que além das condições abióticas naturais, fatores antrópicos podem também afetar a composição funcional dessas florestas.

De todas as variáveis de composição funcional investigadas, apenas a área foliar, área foliar específica e riqueza funcional foram influenciadas por fatores temporais, locais e de paisagem. A idade explicou apenas os valores de área foliar específica e, apesar de estar em poucos modelos, foi possível inferir que a área foliar específica aumenta com o tempo de regeneração. Esse resultado confirma nossa hipótese e corrobora pesquisas recentes realizadas em outras florestas secas tropicais (Alvarez-Añorve et al. 2012, Becknell and Powers 2014, Buzzard et al. 2016, van der Sande et al. 2017), onde o estresse por seca foi um forte filtro nos anos iniciais da sucessão, selecionando espécies com área foliar específica menor, que posteriormente foram substituídas por espécies com área foliar específica maior. Tal característica permite que a planta resista melhor aos efeitos da seca sazonal (mais acentuada no início da sucessão em consequência da maior incidência de ventos e incidência de radiação solar por conta do dossel mais aberto), reduzindo a carga de calor e a perda de água por transpiração. O dossel fecha progressivamente ao longo da sucessão, atenuando o estresse causado pelo vento e pela elevada irradiação solar, o que permite que espécies com área foliar específica maior possam se estabelecer e crescer (Lebrija-Trejos et al. 2011). Esse *trade-off* pode ser explicado na perspectiva da hipótese da "filtragem de produtividade" (Grime 2006), a qual prediz que em ambientes com poucos recursos, nesse caso a água, as espécies tendem a ter características conservativas, enquanto que em ambientes com mais recursos essa tendência é invertida. Essa hipótese também pode explicar o efeito da área basal de eucaliptos, que afetou positivamente a área foliar. Possivelmente, o rápido crescimento dos eucaliptos - que acelera o sombreamento no sub-bosque (Carnus et al. 2006., Brockerhoff et al. 2008, Amazonas et al. 2018b) - propiciou um ambiente com menor estresse hídrico para que espécies com estratégias aquisitivas se estabelecessem. Por mais que os eucaliptos sejam amplamente conhecidos por consumir elevados volumes de água e potencialmente aumentar a limitação de água às espécies nativas regenerantes, estudos recentes têm demonstrado que parte relevante desse consumo é mantido por raízes muito profundas (Christina et al. 2017), que exploram o solo em camadas potencialmente mais profundas que as espécies nativas regenerantes. Talvez por esse motivo, plantios mistos de eucalipto com espécies nativas na Mata Atlântica do Brasil apresentaram redução mínima da

umidade do solo em camadas superficiais (1,3 m) em comparação com plantios exclusivos de espécies nativas (11,9 versus 12.2%, respectivamente; Amazonas et al. 2018).

A redução nos valores de área foliar e área foliar específica com o aumento do teor de argila no solo e redução da declividade indica que o *trade-off* direcionado pela idade e pelas condições climáticas (estratégias conservativas substituídas por estratégias aquisitivas) pode mudar sob condições menos restritivas. Terrenos menos declivosos e com solos mais argilosos apresentam maior disponibilidade de água e nutrientes (Daws et al. 2002, Lambers et al. 2008, Méndez-Alonzo et al. 2013), proporcionando um ambiente mais benigno para o estabelecimento e desenvolvimento da vegetação. Pesquisas recentes têm demonstrado que a sucessão de florestas secas e úmidas têm caminhos sucessionais contrastantes, que são moldados, principalmente, pela disponibilidade de água climática (Ordoñez et al. 2009, Poorter et al. 2019), porém ainda foi pouco explorado como as condições edáficas podem afetar esses caminhos. Embora existam diversos trabalhos que demonstrem a importância das características físicas e químicas do solo para explicar a distribuição das espécies (Toledo et al. 2012, Baldeck et al. 2012, Jakovac et al. 2016), a maioria dos trabalhos que exploram a composição funcional considera apenas as características químicas e a disponibilidade de água no solo em maiores escalas espaciais, considerando regiões com diferentes regimes de chuva (e.g. Ordoñez et al. 2009, Markesteijn et al. 2011, Becknell and Powers 2014b, Jager et al. 2015, Buzzard et al. 2016, Pinho et al. 2018, Raymundo et al. 2019). Entre esses trabalhos, poucos avaliaram os atributos foliares e apenas dois encontraram efeitos claros, concluindo que a área foliar específica é maior em solos mais férteis e úmidos (Ordoñez et al. 2009, Jager et al. 2015). Jager et al. (2015) conduziram a pesquisa em florestas temperadas úmidas e Ordonez et al. (2009) fizeram um estudo global que, além do resultado já citado, também concluíram que a precipitação interage com o solo na determinação dos *trade-off* funcionais. Em relação à textura dos solos, encontramos apenas quatro pesquisas (Fayolle et al. 2012, Réjou-Méchain et al. 2014, Werden et al. 2018, Derroire et al. 2018), sendo que apenas duas encontram relação entre a textura do solo e os atributos foliares (área foliar tendeu a ser maior em solos mais argilosos), porém ambas foram conduzidas na África sob condições climáticas diferentes das encontradas em nossos sítios.

Embora a sucessão das florestas secas seja conduzida por filtros impostos pela seca sazonal, nossos resultados indicam que na mesma paisagem podem existir diferentes *trade-off* sucessionais, dependendo das condições edáficas e topográficas do sítio. Em áreas com maior restrição hídrica (solos menos argilosos e locais mais declivosos) espécies iniciais de sucessão podem apresentar características mais conservativas para resistir à seca mais severa dos primeiros anos da sucessão (especialmente em períodos de seca sazonal), enquanto que em áreas com

menor restrição hídrica (solos mais argilosos e terrenos mais planos), essa adaptação não seria tão necessária. Em florestas úmidas, onde não existe restrição hídrica marcante no início da sucessão, as espécies finais da sucessão apresentam características conservativas para persistir e usar de forma mais eficiente os recursos, pois nessas áreas a disponibilidade de recursos tende a diminuir com o tempo (Chazdon 2014). Esse processo poderia explicar a existência de características conservativas (área foliar e área foliar específica menor) em áreas mais planas e com maior teor de argila no solo, onde o filtro por restrição de luz e nutrientes seria mais forte que o filtro por restrição hídrica.

Cabe ressaltar que nosso estudo foi conduzido em paisagens dinâmicas com características bióticas e abióticas variadas e que esses resultados fazem parte de um modelo explicativo que abrange diferentes variáveis (idade, solo e paisagem), as quais podem afetar a vegetação em momentos e condições abióticas diferentes. Além disso, as plantas apresentam várias características estruturais e fisiológicas para diferentes estratégias de tolerância à seca ou uso de água, as quais podem ser ajustadas para permitir a coexistência das espécies. Silvertown et al. (2015) explicam essas adaptações por meio da hipótese da "segregação de nicho hidrológico", a qual propõe que dentro de uma comunidade, as plantas podem diferir em características hidráulicas para evitar ou tolerar a seca ao longo de um gradiente de disponibilidade de água, o que evitaria a concorrência entre elas. Outros atributos funcionais também relacionados à resistência à seca poderiam ajudar na melhor compreensão desses mecanismos, mas não foram explorados nesse estudo (deciduidade e composição da folha) ou foram avaliados com dados secundários (densidade da madeira). No caso da densidade da madeira a falta de efeito pode ser explicada pelo uso de informações secundárias, que foram baseadas em dados coletados com metodologias diversas em locais com diferentes condições abióticas. Além disso, alguns valores de densidade da madeira foram baseados na média por gênero, família ou parcela (2,97% da área basal total o estudo), de forma que os valores usados nas análises podem não refletir os valores reais desse atributo nos indivíduos amostrados. Em pesquisa recente, Poorter et al. (2019) avaliaram a densidade da madeira em florestas tropicais secas e úmidas e demonstraram que esse atributo diminuiu com a idade em florestas secas. Uma alta densidade da madeira permite maior resistência à cavitação e, portanto, torna-se uma característica importante no início da sucessão dessas florestas, quando as árvores estão mais expostas ao estresse hídrico. Em outra pesquisa do mesmo grupo (submetido), deciduidade, composição foliar (folha simples ou composta) e conteúdo de nitrogênio foliar também demonstraram estratégias de tolerância à seca (florestas secas jovens apresentaram maior proporção de espécies decíduas e compostas e folhas com menor conteúdo de nitrogênio). A forma como os diferentes atributos respondem à seca podem

diferir de um sítio para outro, pois essas características são moldadas por diversos fatores (e.g. conjunto de espécies, luz, temperatura, disponibilidade de água climática, disponibilidade de água edáfica) que podem interagir de formas diferentes em distintos gradientes sucessionais abiótico e biótico.

No que tange aos fatores de paisagem, nossos resultados demonstraram que a configuração e a dinâmica das paisagens são muito importantes para a composição funcional das florestas secundárias. Esses fatores foram as variáveis mais importantes nos modelos, estando presente em todos os melhores modelos. Apesar disso, observamos um efeito conclusivo apenas para área foliar e riqueza funcional, não sendo possível concluir a direção do efeito para as outras variáveis testadas, devido ao alto erro padrão. A diferença na cobertura florestal teve um efeito positivo na área foliar, ou seja, quanto mais positiva foi a diferença de cobertura do entorno, maior foi a área foliar das comunidades. Possivelmente, dois fatores contribuíram para esse resultado: o aumento e melhoria dos processos de dispersão e a melhoria das condições ambientais no microssítio das parcelas. Com o aumento da cobertura florestal, aumenta-se a conectividade da paisagem, o que favorece os processos de dispersão e aumenta o conjunto de espécies nas áreas fontes (Jesus et al. 2012, Martensen et al. 2012, Arroyo-Rodríguez et al. 2017). O aumento da cobertura florestal estimula, dessa forma, a chegada de novas espécies nas parcelas, incluindo espécies com área foliar maior. De fato, nossos resultados mostraram que a riqueza funcional aumentou positivamente com o aumento da diferença na cobertura florestal e da cobertura florestal média, duas variáveis que, sendo positivas, indicam um ganho de cobertura florestal ao longo do tempo. Além disso, conforme já citado, em florestas secas a área foliar tende a aumentar com o tempo, concomitante à atenuação do estresse causado pelo excesso de irradiância e restrição hídrica. O aumento na cobertura florestal no entorno das florestas secundárias pode, ao longo do tempo, promover uma barreira física contra ventos quentes e secos, bem como fogo e deriva de herbicida, podendo garantir condições mais propícias para que espécies mais sensíveis aos impactos antrópicos se estabeleçam. A grande maioria das áreas estudadas nessa pesquisa (79%) é envolvida por florestas secundárias mais novas, contíguas às parcelas estudadas, as quais podem ter exercido esse papel de barreira física. Da mesma forma, a cobertura florestal média teve um efeito protetor nas áreas de regeneração, diminuindo o efeito negativo que a proximidade com cana-de-açúcar causou na riqueza funcional. Atividades agrícolas como a cana-de-açúcar usaram historicamente o fogo como estratégia de manejo, para a queimada da palhada antes da colheita manual, o que tem promovido incêndios em florestas secundárias e conseqüentemente provocado a eliminação de espécies sem adaptações ao fogo.

Diferentemente dos resultados de outros artigos, a espessura da folha, conteúdo de matéria seca da folha, equalidade funcional e a divergência funcional não foram influenciadas pelas variáveis ambientais testadas. Espessura da folha e conteúdo de matéria seca possivelmente não responderam porque não usamos especificamente as variáveis abióticas que poderiam afetar seus valores como, por exemplo, pH, relação C:N, conteúdo de P do solo (Jager et al. 2015, Hernández-Vargas et al. 2019), temperatura do dia (Lebrija-Trejos et al. 2010) e disponibilidade de luz (Lohbeck 2013). Já os índices de diversidade possivelmente não responderam porque as comunidades estudadas são extremamente dinâmicas e são expostas a fatores deletérios que alteram a riqueza dessas áreas constantemente, tornando todas as comunidades muito dinâmicas e, portanto, com equabilidade ou divergência funcional muito próximas entre si.

2.6. Conclusões e implicações práticas

Embora o conhecimento sobre a sucessão de florestas tropicais sazonalmente secas tenha avançado muito nos últimos anos, ainda existem lacunas no entendimento dos mecanismos funcionais envolvidos nas estratégias de tolerância à seca, especialmente, no que tange aos aspectos físicos e hidrológicos do solo e aos impactos antrópicos históricos e atuais que afetam o estresse hídrico, como a degradação do solo, a competição com gramíneas invasoras e o efeito de borda.

Além de contribuir para um melhor entendimento desses processos, nossos resultados também demonstraram que além do tempo e das características abióticas do sítio, ações antrópicas como o uso agrícola prévio e uso no entorno das florestas em regeneração também podem afetar a sucessão e a composição funcional das florestas secundárias.

A restauração em larga escala da funcionalidade ecológica de paisagens desmatadas e degradadas, ambicionada para as próximas décadas, passa necessariamente pela compreensão dos fatores naturais e antrópicos que impactam a trajetória sucessional de florestas secundárias. Dessa forma, nosso estudo contribui para o desenvolvimento de modelos preditivos para a priorização espacial de áreas com maiores chances de restauração de florestas com níveis mais elevados de funcionamento e contribuição potencial para a conservação da biodiversidade e provisão de múltiplos serviços ecossistêmicos, ajudando na maximização de benefícios ao longo da implementação da agenda global de restauração de paisagens florestais.

REFERÊNCIAS

- Alvares C.A., Stape J.L.; Sentelhas P.C.; Gonçalves J.L.M.; Sparovek G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711-728.
- Alvarez-Añorve, M. Y., M. Quesada, G. A. Sánchez-Azofeifa, L. D. Avila-Cabadilla, and J. A. Gamon. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* 99:816–826.
- Amazonas, N. T., D. I. Forrester, R. S. Oliveira, and P. H. S. Brancalion. 2018. Combining Eucalyptus wood production with the recovery of native tree diversity in mixed plantings: Implications for water use and availability. *Forest Ecology and Management* 418:34–40.
- Arroyo-Rodríguez, V., F. P. L. Melo, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, R. L. Chazdon, J. A. Meave, N. Norden, B. A. Santos, I. R. Leal, and M. Tabarelli. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* 92:326–340.
- Baldeck, C. A., K. E. Harms, J. B. Yavitt, R. John, B. L. Turner, R. Valencia, H. Navarrete, S. J. Davies, G. B. Chuyong, D. Kenfack, D. W. Thomas, S. Madawala, N. Gunatilleke, S. Gunatilleke, S. Bunyavejchewin, S. Kiratiprayoon, A. Yaacob, M. N. N. Supardi, and J. W. Dalling. 2012. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280:20122532–20122532.
- Baraloto, C., C. E. Timothy Paine, L. Poorter, J. Beauchene, D. Bonal, A.-M. Domenach, B. Hérault, S. Patiño, J.-C. Roggy, and J. Chave. 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* 13:1338–1347.
- Barton, K. 2016. MuMIn: multi-model inference.
- Bazzaz, F. A. 1979. The Physiological Ecology of Plant Succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351–371.
- Becknell, J. M., and J. S. Powers. 2014. Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest. *Canadian Journal of Forest Research* 44:604–613.
- de Bello, F., S. Lavorel, S. Díaz, R. Harrington, J. H. C. Cornelissen, R. D. Bardgett, M. P. Berg, P. Cipriotti, C. K. Feld, D. Hering, P. Martins da Silva, S. G. Potts, L. Sandin, J. P. Sousa, J. Storkey, D. A. Wardle, and P. A. Harrison. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19:2873–2893.
- Bonal, D., C. Born, C. Brechet, S. Coste, E. Marcon, J.-C. Roggy, and J.-M. Guehl. 2007. The successional status of tropical rainforest tree species is associated with differences in leaf carbon isotope discrimination and functional traits. *Annals of Forest Science* 64:169–176.
- Borges, P. A., P. Cardoso, S. Fattorini, F. Rigal, T. J. Matthews, L. Di Biase, I. R. Amorim, M. Florencio, L. Borda-de-Água, C. Rego, F. Pereira, R. Nunes, R. Carvalho, M. Teresa Ferreira, H. López, A. J. Pérez Delgado, R. Otto, S. Fernández Lugo, L. de Nascimento, J. Caujapé-Castells, J. Casquet, S.

- Danfloss, J. Fournel, A.-M. Sadeyen, R. B. Elias, J. María Fernández-Palacios, P. Oromí, C. Thébaud, D. Strasberg, B. C. Emerson, and A. Francisco Sánchez. (n.d.). Community structure of woody plants on islands along a bioclimatic gradient.
- Boukili, V. K., and R. L. Chazdon. 2017. Environmental filtering, local site factors and landscape context drive changes in functional trait composition during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 24:37–47.
- Boukili, V. K. S. 2013. *A Functional Trait Approach to Understanding Natural Regeneration and Restoration of Neotropical Forests*. University of Connecticut.
- Brockerhoff, E. G., H. Jactel, J. A. Parrotta, C. P. Quine, and J. Sayer. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation* 17:925–951.
- Buzzard, V., C. M. Hulshof, T. Birt, C. Violle, and B. J. Enquist. 2016. Re-growing a tropical dry forest: functional plant trait composition and community assembly during succession. *Functional Ecology* 30:1006–1013.
- Cadotte, M. W., K. Carscadden, and N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079–1087.
- Carnus, J.-M., J. Parrotta, E. Brockerhoff, M. Arbez, H. Jactel, A. Kremer, D. Lamb, K. O'hara, and B. Walters. 2006. Planted Forests and Biodiversity What Is Biodiversity? *Journal of Forestry* 104:65–77.
- Cesar, R. G. 2018. Local and landscape drivers of tropical forest regeneration in agricultural landscapes of the Atlantic Forest of Brazil. Universidade de São Paulo.
- Chazdon, R. L. 2014. *Second Growth*. University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L., P. H. S. Brancalion, D. Lamb, L. Laestadius, M. Calmon, and C. Kumar. 2017. A Policy-Driven Knowledge Agenda for Global Forest and Landscape Restoration. *Conservation Letters* 10:125–132.
- Christina, M., Y. Nouvellon, J.-P. Laclau, J. L. Stape, J.-P. Bouillet, G. R. Lambais, and G. le Maire. 2017. Importance of deep water uptake in tropical eucalypt forest. *Functional Ecology* 31:509–519.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, S. F. H. D. Morgan, M. G. A. Van Der Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335–380.
- Daws, M. I., C. E. Mullins, D. F. R. P. Burslem, S. R. Paton, and J. W. Dalling. 2002. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and Soil* 238:79–89.
- Derroire, G., J. S. Powers, C. M. Hulshof, L. E. Cárdenas Varela, and J. R. Healey. 2018. Contrasting patterns of leaf trait variation among and within species during tropical dry forest succession in Costa Rica. *Scientific Reports* 8:285.
- Diaz, S., J. G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, J. P. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. R. Band, S. Basconcelo, P. Castro-Díez, G. Funes, B. Hamzehee, M. Khoshnevi, N. Pérez-Harguindeguy, M. C. Pérez-Rontomé, F. A. Shirvany, F. Vendramini, S.

- Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Boustani, M. Charles, M. Dehghan, L. de Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, G. Jones, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martínez, A. Romo-Díez, S. Shaw, B. Siavash, P. Villar-Salvador, and M. R. Zak. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295–304.
- FAO. Food and Agriculture Organization of the UN. 2001. FRA 2000: Global ecological zoning for the global forest resources assessment 2000: Final report. Rome: FAO. http://www.fao.org/3/ad652e/ad652e07.htm#P468_31949
- Fayolle, A., B. Engelbrecht, V. Freycon, F. Mortier, M. Swaine, M. Réjou-Méchain, J.-L. Doucet, N. Fauvet, G. Cornu, and S. Gourlet-Fleury. 2012. Geological Substrates Shape Tree Species and Trait Distributions in African Moist Forests. *PLoS ONE* 7:e42381.
- Finegan, B., M. Peña-Claros, A. de Oliveira, N. Ascarrunz, M. S. Bret-Harte, G. Carreño-Rocabado, F. Casanoves, S. Díaz, P. Eguiguren Velepucha, F. Fernandez, J. C. Licona, L. Lorenzo, B. Salgado Negret, M. Vaz, and L. Poorter. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology* 103:191–201.
- Fyllas, N. M., L. P. Bentley, A. Shenkin, G. P. Asner, O. K. Atkin, S. Díaz, B. J. Enquist, W. Farfan-Rios, E. Gloor, R. Guerrieri, W. H. Huasco, Y. Ishida, R. E. Martin, P. Meir, O. Phillips, N. Salinas, M. Silman, L. K. Weerasinghe, J. Zaragoza-Castells, and Y. Malhi. 2017. Solar radiation and functional traits explain the decline of forest primary productivity along a tropical elevation gradient. *Ecology Letters* 20:730–740.
- Garnier, E., M.-L. Navas, and K. Grigulis. 2016. Plant functional diversity : organism traits, community structure, and ecosystem properties. Page (Oxford University Press, Ed.). Oxford.
- Grime, J. P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17:255–260.
- Hardwick, K., and S. Elliott. 2016. Second Growth: The Promise of Tropical Rain Forest Regeneration in the Age of Deforestation. *Restoration Ecology* 24:137–137.
- Hernández-Vargas, G., L. R. Sánchez-Velásquez, J. C. López-Acosta, J. C. Noa-Carrazana, and Y. Perroni. 2019. Relationship between soil properties and leaf functional traits in early secondary succession of tropical montane cloud forest. *Ecological Research* 34:213–224.
- Hevia, V., C. P. Carmona, F. M. Azcárate, M. Torralba, P. Alcorlo, R. Ariño, J. Lozano, S. Castro-Cobo, and J. A. González. 2016. Effects of land use on taxonomic and functional diversity: a cross-taxon analysis in a Mediterranean landscape. *Oecologia* 181:959–970.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez Ramos, and K. Oyama. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American journal of botany* 88:1801–12.
- Jager, M. M., S. J. Richardson, P. J. Bellingham, M. J. Clearwater, and D. C. Laughlin. 2015. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. *Journal of Ecology* 103:374–385.

- Jakovac, C. C., F. Bongers, T. W. Kuyper, R. C. G. Mesquita, and M. Peña-Claros. 2016. Land use as a filter for species composition in Amazonian secondary forests. *Journal of Vegetation Science* 27:1104–1116.
- Jesus, F. M., V. R. Pivello, S. T. Meirelles, G. A. D. C. Franco, and J. P. Metzger. 2012. The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments. *Journal of Vegetation Science* 23:1126–1136.
- Kunstler, G., D. Falster, D. A. Coomes, F. Hui, R. M. Kooyman, D. C. Laughlin, L. Poorter, M. Vanderwel, G. Vieilledent, S. J. Wright, M. Aiba, C. Baraloto, J. Caspersen, J. H. C. Cornelissen, S. Gourlet-Fleury, M. Hanewinkel, B. Herault, J. Kattge, H. Kurokawa, Y. Onoda, J. Peñuelas, H. Poorter, M. Uriarte, S. Richardson, P. Ruiz-Benito, I.-F. Sun, G. Ståhl, N. G. Swenson, J. Thompson, B. Westerlund, C. Wirth, M. A. Zavala, H. Zeng, J. K. Zimmerman, N. E. Zimmermann, and M. Westoby. 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529:204–207.
- Lambers, H., F. S. Chapin, and T. L. Pons. 2008. Plant Water Relations. Pages 163–223 *Plant Physiological Ecology*. Springer New York, New York, NY.
- Lasky, J. R., M. Uriarte, V. K. Boukili, R. L. Chazdon, and S. A. Levin. 2014. Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests.
- Lavorel, S. 2013. Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology* 101:4–8.
- Lebrija-Trejos, E., E. A. Pérez-García, G. García, J. A. Meave, F. Bongers, and A. L. Poorter. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Page Ecology*.
- Lebrija-Trejos, E., E. A. Pérez-García, J. A. Meave, L. Poorter, and F. Bongers. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27:477–489.
- Lohbeck, M. 2013. Functional ecology of secondary forests in Chiapas, Mexico. Wageningen.
- Lohbeck, M., E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, L. Poorter, and F. Bongers. 2015. Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar but Differ in Their Consequences for Succession. *PLOS ONE* 10:e0123741.
- Lohbeck, M., L. Poorter, E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, H. Paz, E. A. Pérez-García, I. E. Romero-Pérez, A. Tauro, and F. Bongers. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94:1211–1216.
- Lohbeck, M., L. Poorter, H. Paz, L. Pla, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, and F. Bongers. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14:89–96.
- Maire, V., I. J. Wright, I. C. Prentice, N. H. Batjes, R. Bhaskar, P. M. van Bodegom, W. K. Cornwell, D. Ellsworth, Ü. Niinemets, A. Ordonez, P. B. Reich, and L. S. Santiago. 2015. Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography* 24:706–717.

- Markesteijn, L., L. Poorter, H. Paz, L. Sack, and F. Bongers. 2011. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment* 34:137–148.
- Martensen, A. C., M. C. Ribeiro, C. Banks-Leite, P. I. Prado, and J. P. Metzger. 2012. Associations of Forest Cover, Fragment Area, and Connectivity with Neotropical Understory Bird Species Richness and Abundance. *Conservation Biology* 26:1100–1111.
- Méndez-Alonzo, R., F. Pineda-García, H. Paz, J. A. Rosell, and M. E. Olson. 2013. Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees* 27:745–754.
- Menge, D. N. L., and R. L. Chazdon. 2016. Higher survival drives the success of nitrogen-fixing trees through succession in Costa Rican rainforests. *New Phytologist* 209:965–977.
- Ordoñez, J. C., P. M. van Bodegom, J.-P. M. Witte, I. J. Wright, P. B. Reich, and R. Aerts. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18:137–149.
- Pasher, J., S. W. Mitchell, D. J. King, L. Fahrig, A. C. Smith, and K. E. Lindsay. 2013. Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landscape Ecology* 28:371–383.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino, and J. H. C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167.
- Pinho, B. X., F. P. L. de Melo, V. Arroyo-Rodríguez, S. Pierce, M. Lohbeck, and M. Tabarelli. 2018. Soil-mediated filtering organizes tree assemblages in regenerating tropical forests. *Journal of Ecology* 106:137–147.
- Poorter, L., I. McDonald, A. Alarcón, E. Fichtler, J.-C. Licona, M. Peña-Claros, F. Sterck, Z. Villegas, and U. Sass-Klaassen. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185:481–492.
- Poorter, L., M. Plassche, S. Willems, and R. G. A. Boot. 2004. Leaf Traits and Herbivory Rates of Tropical Tree Species Differing in Successional Status. *Plant Biology* 6:746–754.
- Poorter L., D. M. A. Rozendaal, F. Bongers, J. S. Almeida-Cortez, A. M. A. Zambrano, F. S. Álvarez, J. L. Andrade, L. F. A. Villa, P. Balvanera, J. M. Becknell, T.V. Bentos, R. Bhaskar, V. Boukili, P. H. S. Brancalion, E. N. Broadbent, R.G. César, J. Chave, R. L. Chazdon, G. D. Colletta, D. Craven, B. H. J. Jong, J. S. Denslow, D.H. Dent, S. J. DeWalt, E. D. García, J. M. Dupuy, S. M. Durán, M. M. E. Santo, M. C. Fandiño, G. W. Fernandes, B. Finegan, V. G. Moser, J. S. Hall, J.L. Hernández-Stefanoni, C. C. Jakovac, A. B. Junqueira, D. Kennard, E. Lebrija-Trejos, S.G. Letcher, M. Lohbeck, O. R. Lopez, E. Marín-Spiotta, M. Martínez-Ramos, S. V. Martins, P. E. S. Massoca, J. A. Meave, R.

- Mesquita, F. Mora, V. S. Moreno, S.C. Müller, R. Muñoz, R. Muscarella, S. N. O. Neto, Y. R. F. Nunes, S. Ochoa-Gaona, H. Paz, M. Peña-Claros, D. Piotto, J. Ruíz, L. Sanaphre-Villanueva, A. Sanchez-Azofeifa, N. B. Schwartz, M. K. Steininger, W. W. Thomas, M. Toledo, M. Uriarte, L. P. Utrera, M. van Breugel, M. T. van der Sande, H. van der Wal, M. D. M. Veloso, H. F. M. Vester, I.C. G. Vieira, P. M. Villa, G. B. Williamson, S. J. Wright, K. J. Zanini, J. K. Zimmerman, M. Westoby. 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology & Evolution*, 3:928-934
- Raymundo, D., J. Prado-Junior, F. Alvim Carvalho, V. Santiago do Vale, P. E. Oliveira, and M. T. Sande. 2019. Shifting species and functional diversity due to abrupt changes in water availability in tropical dry forests. *Journal of Ecology* 107:253–264.
- Réjou-Méchain, M., O. Flores, R. Pélissier, A. Fayolle, N. Fauvet, and S. Gourlet-Fleury. 2014. Tropical tree assembly depends on the interactions between successional and soil filtering processes. *Global Ecology and Biogeography* 23:1440–1449.
- Ribeiro, M. C., J. P. Metzger, A. C. Martensen, F. J. Ponzoni, and M. M. Hirota. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142:1141–1153.
- Rozendaal, D. M. A., F. Bongers, T. M. Aide, E. Alvarez-Dávila, N. Ascarrunz, P. Balvanera, J. M. Becknell, T. V. Bents, P. H. S. Brancalion, G. A. L. Cabral, S. Calvo-Rodriguez, J. Chave, R. G. César, R. L. Chazdon, R. Condit, J. S. Dallinga, J. S. de Almeida-Cortez, B. de Jong, A. de Oliveira, J. S. Denslow, D. H. Dent, S. J. DeWalt, J. M. Dupuy, S. M. Durán, L. P. Dutrieux, M. M. Espírito-Santo, M. C. Fandino, G. W. Fernandes, B. Finegan, H. García, N. Gonzalez, V. G. Moser, J. S. Hall, J. L. Hernández-Stefanoni, S. Hubbell, C. C. Jakovac, A. J. Hernández, A. B. Junqueira, D. Kennard, D. Larpin, S. G. Letcher, J.-C. Licona, E. Lebrija-Trejos, E. Marín-Spiotta, M. Martínez-Ramos, P. E. S. Massoca, J. A. Meave, R. C. G. Mesquita, F. Mora, S. C. Müller, R. Muñoz, S. N. de Oliveira Neto, N. Norden, Y. R. F. Nunes, S. Ochoa-Gaona, E. Ortiz-Malavassi, R. Ostertag, M. Peña-Claros, E. A. Pérez-García, D. Piotto, J. S. Powers, J. Aguilar-Cano, S. Rodriguez-Buritica, J. Rodríguez-Velázquez, M. A. Romero-Romero, J. Ruíz, A. Sanchez-Azofeifa, A. S. de Almeida, W. L. Silver, N. B. Schwartz, W. W. Thomas, M. Toledo, M. Uriarte, E. V. de Sá Sampaio, M. van Breugel, H. van der Wal, S. V. Martins, M. D. M. Veloso, H. F. M. Vester, A. Vicentini, I. C. G. Vieira, P. Villa, G. B. Williamson, K. J. Zanini, J. Zimmerman, and L. Poorter. 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances* 5:eaau3114.
- van der Sande, M. T., M. Peña-Claros, N. Ascarrunz, E. J. M. M. Arets, J. C. Licona, M. Toledo, and L. Poorter. 2017. Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. *Journal of Ecology* 105:1223–1234.
- Sfair, J. C., V. Arroyo-Rodríguez, B. A. Santos, and M. Tabarelli. 2016. Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecological Applications* 26:1816–1826.

- Silvertown, J., Y. Araya, and D. Gowing. 2015. Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. *Journal of Ecology* 103:93–108.
- Swenson, N. G., D. L. Erickson, X. Mi, N. A. Bourg, J. Forero-Montaña, X. Ge, R. Howe, J. K. Lake, X. Liu, K. Ma, N. Pei, J. Thompson, M. Uriarte, A. Wolf, S. J. Wright, W. Ye, J. Zhang, J. K. Zimmerman, and W. J. Kress. 2012. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology* 93:S112–S125.
- Toledo, M., M. Peña-Claros, F. Bongers, A. Alarcón, J. Balcázar, J. Chuvina, C. Leño, J. C. Licona, and L. Poorter. 2012. Distribution patterns of tropical woody species in response to climatic and edaphic gradients. *Journal of Ecology* 100:253–263.
- Uriarte, M., J. R. Lasky, V. K. Boukili, and R. L. Chazdon. 2016. A trait-mediated, neighbourhood approach to quantify climate impacts on successional dynamics of tropical rainforests. *Functional Ecology* 30:157–167.
- Valente, R. O. A., and C. A. Vettorazzi. 2003. Mapeamento de uso e cobertura do solo da Bacia do Rio Corumbataí, SP. Piracicaba.
- Villéger, S., N. W. H. Mason, and D. Mouillot. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290–2301.
- Werden, L. K., J. M. Becknell, and J. S. Powers. 2018. Edaphic factors, successional status and functional traits drive habitat associations of trees in naturally regenerating tropical dry forests. *Functional Ecology* 32:2766–2776.
- Wright, S. J., K. Kitajima, N. J. B. Kraft, P. B. Reich, I. J. Wright, D. E. Bunker, R. Condit, J. W. Dalling, S. J. Davies, S. Díaz, B. M. J. Engelbrecht, K. E. Harms, S. P. Hubbell, C. O. Marks, M. C. Ruiz-Jaen, C. M. Salvador, and A. E. Zanne. 2010. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91:3664–3674.

3. DIVERSIDADE FUNCIONAL E TAXONÔMICA DE FLORESTAS NATIVAS EM PAISAGENS AGRÍCOLAS DA MATA ATLÂNTICA

RESUMO

A rápida expansão da agricultura moderna em paisagens florestais tropicais tem resultado em profundas transformações na funcionalidade das florestas nativas, que deixam de existir como um contínuo de florestas maduras conservadas e se convertem num mosaico de diferentes tipologias florestais com variadas idades, distribuições topográficas e históricos de distúrbios. A investigação dos impactos humanos nas diversidades taxonômica e funcional das florestas nativas inseridas em paisagens agrícolas é assim um importante avanço rumo à compreensão das contribuições e restrições dessa nova cobertura florestal em promover a conservação da biodiversidade e a provisão de serviços ecossistêmicos, bem como para auxiliar ações de manejo que visam atingir esses objetivos. Nesse contexto, escolhemos uma paisagem altamente modificada pelo homem na região sudeste do Brasil para avaliar como se comportam as diversidades taxonômica e funcional de quatro tipos florestais: florestas remanescentes conservadas (seis parcelas), florestas remanescentes degradadas (dez parcelas), florestas secundárias regenerando sob plantios de eucalipto abandonados (17 parcelas) e florestas secundárias regenerando sob pastos abandonados (17 parcelas). Para isso usamos o valor médio por espécie de atributos foliares (dados primários) - área foliar, área foliar específica, conteúdo de matéria seca da folha, espessura da folha - e densidade da madeira (dados secundários) para calcular a riqueza e as diversidades beta taxonômica e funcional entre os tipos florestais e dentro dos tipos florestais. Para avaliar a riqueza consideramos todas as espécies e atributos funcionais de cada tipo florestal e quantificamos a riqueza rarefeita, para avaliar a diversidade beta calculamos a dissimilaridade entre as comunidades com os índices de Jaccard e Sorensen (com e sem a abundância das espécies). Nossos resultados demonstraram que a floresta conservada tem menor riqueza taxonômica e funcional, enquanto a floresta degradada tem maior riqueza funcional; no geral a diversidade beta taxonômica foi maior que a funcional, principalmente quando a abundância foi considerada, sendo que entre os tipos florestais a maior diversidade beta taxonômica foi encontrada entre floresta conservada e florestas secundárias e a menor entre os dois tipos de florestas secundárias, enquanto que a diversidade beta funcional (sem abundância) foi maior entre florestas conservadas e florestas secundárias regenerando sob pastos e menor (com abundância) entre as florestas secundárias. Dentro dos tipos florestais o padrão foi o mesmo, maior diversidade beta taxonômica que funcional (com abundância), sendo que as florestas conservadas apresentaram a maior diversidade beta taxonômica e as florestas degradadas a funcional. As comunidades dentro de cada tipo florestal apresentaram espécies abundantes diferentes, mas com funções similares. Esses resultados demonstram que as florestas degradadas e secundárias têm alto potencial como fontes de biodiversidade, podendo dessa forma, contribuir para provisão de serviços ecossistêmicos, além de permitirem a manutenção da multifuncionalidade em paisagens agrícolas.

Palavras-chave: Atributos funcionais; Biodiversidade; Distúrbios antrópicos; Diversidade beta; Fragmentação; Heterogeneização biótica; Homogeneização biótica

ABSTRACT

FUNCTIONAL AND TAXONOMIC DIVERSITY OF FORESTS IN ATLANTIC FOREST AGRICULTURAL LANDSCAPES

The rapid expansion of modern agriculture into tropical forest landscapes has resulted in profound transformations in the functionality of native forests. The forest landscape transforms from a continuum extension of old-growth conserved forests to a mosaic of different forest patches in various ages, topographical distributions and disturbances history. Understanding the human impacts on the taxonomic and functional diversities of native forests in agricultural landscapes is thus an important step toward understanding the contributions and constraints of this new forest cover in promoting biodiversity conservation and the provision of ecosystem services, as well as assisting management actions to achieve these objectives. In this context, we chose a highly human-modified landscape in the Southeastern region of Brazil to evaluate how the taxonomic and functional diversities in four forest types: conserved remnant forest (six plots), degraded remnant forests (ten plots), secondary forests regenerating under abandoned *Eucalyptus* plantations (17 plots) and secondary forests regenerating under abandoned pastures (17 plots). For this, we used the mean value per species of leaf traits (primary data) - leaf area, specific leaf area, leaf dry matter content, leaf thickness - and wood density (secondary data) to calculate richness, alpha and beta diversity among and within forest types. In order to evaluate the richness, we consider all the species and functional traits of each forest type and quantify the rarefied richness. To evaluate beta diversity, we calculated the dissimilarity between the communities with the Jaccard and Sorensen indexes (with and without the species abundance). Our results demonstrated that the conserved forest had the lowest taxonomic and functional richness, while the degraded forest had the higher functional richness. Overall, taxonomic beta diversity was higher than the functional one, especially when the species abundance was considered. Among forest types the highest taxonomic beta diversity was found between conserved and secondary forests, while the lowest between the two types of secondary forests, the highest functional beta diversity (without abundance) was found between conserved forests and secondary forests regenerating under abandoned pastures and lowest (with abundance) between secondary forests. Within the forest types the pattern was the same, higher taxonomic beta diversity than functional (with abundance), being that the conserved forests presented the higher taxonomic beta diversity and the degraded forests the higher functional beta diversity. Tree communities within each forest type presented different abundant species but with similar functional traits. These results demonstrate that degraded and secondary forests have high potential as sources of biodiversity and can thus contribute to the provision of ecosystem services, besides allowing the maintenance of multifunctionality in agricultural landscapes.

Keywords: Functional traits; Biodiversity; Anthropogenic disturbance; Beta diversity; Fragmentation; Biotic heterogenization; Biotic homogenization

3.1. Introdução

A rápida expansão da agricultura moderna em paisagens florestais tropicais tem resultado em profundas transformações na funcionalidade das florestas nativas, que deixam de existir como um contínuo de florestas maduras conservadas e se convertem num mosaico de diferentes tipologias florestais com variadas idades, tamanhos, distribuição topográfica e histórico de distúrbios (Hansen et al. 2013, Malhi et al. 2014, Lewis et al. 2015). A maior intensidade e recorrência de distúrbios antrópicos nas florestas de paisagens fragmentadas comprometem a persistência da biodiversidade e a geração de serviços ecossistêmicos (Melo et al. 2013a, Barlow et al. 2016), mas com o avanço da destruição das florestas primárias e maduras, as florestas secundárias assumem o protagonismo da conservação (Chazdon 2014, Farah et al. 2017, Rozendaal et al. 2019). Após a cessão ou redução dos distúrbios antrópicos, com o abandono de áreas agrícolas, a cobertura florestal pode se expandir por meio da regeneração de florestas secundárias (Aide et al. 2013, Chazdon 2014, Ferraz et al. 2014, FAO 2015), as quais têm se tornado o tipo dominante de vegetação nativa em paisagens tropicais modificadas pelo homem (Wright and Muller-Landau 2006, Chazdon 2014). Apesar do valor único de conservação de florestas tropicais primárias (Barlow et al. 2007, Gibson et al. 2011, Watson et al. 2018), essas florestas praticamente inexistem em extensas áreas já intensamente transformadas pelo homem, sendo as florestas secundárias os principais repositórios da biodiversidade nativa (Chazdon et al. 2009, Melo et al. 2013, Gilroy et al. 2014).

Estudos recentes têm explorado os potenciais e limitações das florestas secundárias em recuperar a diversidade de árvores e os estoques de biomassa (Martin et al. 2013, Poorter et al. 2016, Meli et al. 2017, Rozendaal et al. 2019), ao passo que diversas pesquisas têm avançado na compreensão dos fatores condicionantes da sucessão secundária (e.g. Lohbeck et al. 2012, 2015, Alvarez-Añorve et al. 2012, Swenson et al. 2012, Boukili 2013, Lasky et al. 2014, Menge and Chazdon 2016). No entanto, pouco se sabe ainda como a diversidade funcional se recupera em florestas secundárias e como ela é afetada em florestas remanescentes degradadas, bem como quais fatores interferem nesse processo. A investigação dos impactos humanos nas diversidades beta taxonômica e funcional das florestas nativas inseridas em paisagens agrícolas, com destaque para as florestas secundárias, é assim um importante avanço rumo à compreensão das contribuições e restrições dessa nova cobertura florestal em promover a conservação da

biodiversidade e a provisão de serviços ecossistêmicos, bem como para auxiliar ações de manejo que visem atingir esses objetivos. Medidas mais eficazes de conservação e recuperação de florestas tropicais podem assim ser desenvolvidas a partir da ecologia funcional, tendo em vista o papel chave que a diversidade funcional tem na conservação da biodiversidade e provisão de serviços ecossistêmicos (Srivastava and Vellend 2005, Díaz et al. 2007, Cadotte et al. 2011).

As diversidades taxonômica e funcional trazem informações chave e complementares sobre como as espécies são organizadas em uma comunidade (Arroyo-Rodríguez et al. 2013) e como contribuem para a provisão de serviços ecossistêmicos (Díaz et al. 2007, de Bello et al. 2010, Cadotte et al. 2011, Finegan et al. 2015), mas podem responder de forma antagônica aos efeitos antrópicos por meio de processos de homogeneização ou heterogeneização biótica (Laurance et al. 2006, Santos et al. 2008, Lôbo et al. 2011, Joly et al. 2014, Sfair et al. 2016, Farah et al. 2017). A maneira como essas diversidades evoluem na sucessão e respondem aos distúrbios depende de muitos fatores naturais (e.g. tipo de solo, banco de sementes, redundância ecológica) e antrópicos (e.g. uso prévio do solo, configurações da paisagem, frequência e intensidade dos distúrbios), que podem afetá-las de diferentes de formas. A hipótese da "divergência da paisagem", por exemplo, sugere que dentro da mesma paisagem, os fragmentos tenderão a uma convergência em relação à composição (homogeneização biótica), enquanto que entre fragmentos de diferentes paisagens haverá uma divergência na composição (heterogeneização biótica) (Laurance et al. 2007). Esses processos antagônicos têm sido comprovados por diferentes trabalhos ao redor do mundo e têm demonstrado como a diversidade se comporta sob diferentes condições ambientais (Laurance et al. 2006, Santos et al. 2008, Lôbo et al. 2011, Joly et al. 2014, Sfair et al. 2016, Brancalion et al. 2016). Distúrbios antrópicos, por exemplo, podem levar à homogeneização biótica, promovendo a substituição de espécies especialistas por espécies generalistas (Clavel et al. 2011, Solar et al. 2015) ou reduzindo a abundância de espécies com características específicas, como tolerância à sombra e sementes grandes (Laurance et al. 2006, Santos et al. 2008, Lôbo et al. 2011, Magnago et al. 2014, Joly et al. 2014, Rocha-Santos et al. 2017). A frequência e a intensidade dos distúrbios podem reduzir a diversidade dentro dos fragmentos, mas aumentar a divergência entre os fragmentos (Sfair et al. 2016, Farah et al. 2017) ou promover um aumento no próprio fragmento, pois segundo a hipótese dos "distúrbios intermediários", distúrbios recorrentes criam condições de desequilíbrio que reduzem a probabilidade de exclusão competitiva entre as espécies que coexistem, podendo assim aumentar a riqueza e a diversidade dos fragmentos degradados (Willig and Presley 2018).

Embora seja um tema relevante para o entendimento da ecologia de florestas tropicais, poucos estudos testaram essas hipóteses (Arroyo-Rodríguez et al. 2013, Solar et al. 2015),

especialmente envolvendo a diversidade funcional nas avaliações (Hevia et al. 2016, Sfair et al. 2016). A diversidade funcional é uma extensão das diferenças funcionais entre as espécies em uma comunidade (Loreau et al. 2001), sendo determinante importante de processos ecossistêmicos (Díaz et al. 2007, de Bello et al. 2010, Cadotte et al. 2011, Finegan et al. 2015). Como essas duas dimensões da diversidade trazem informações importantes sobre a dinâmica das florestas (Arroyo-Rodríguez et al. 2013) e podem responder de forma antagônica aos efeitos antrópicos, a avaliação das mudanças na diversidade taxonômica e funcional é necessária para melhorar a compreensão dos mecanismos que contribuem para manter a diversidade de espécies e funções em paisagens agrícolas e, conseqüentemente, os serviços ecossistêmicos e a multifuncionalidade dos ecossistemas (Solar et al. 2015, Morante-Filho et al. 2016, Manning et al. 2018).

O potencial das florestas secundárias como repositório da biodiversidade e provedor de serviços ecossistêmicos depende da compreensão de como as diferentes dimensões da diversidade são afetadas, o que também é imprescindível para o planejamento de estratégias de restauração e conservação em larga escala. Nesse sentido, escolhemos uma paisagem agrícola na região da Mata Atlântica no sudeste do Brasil como modelo para avaliar os padrões de diversidade taxonômica e funcional em quatro diferentes tipos florestais: florestas remanescentes conservadas, florestas remanescentes degradadas, florestas secundárias regenerando sob plantios de eucalipto abandonados e florestas secundárias regenerando sob pastos abandonadas. Nossas hipóteses iniciais são: 1) florestas remanescentes conservadas terão menor riqueza taxonômica e funcional, seguidas de florestas secundárias e florestas remanescentes degradadas, seguindo os preceitos da hipótese dos "distúrbios intermediários", de forma que as florestas remanescentes degradadas abrigarão tanto espécies mais sensíveis como espécies generalistas, ao passo que as florestas conservadas e secundárias estarão nos dois extremos do gradiente de distúrbio; 2) será observada uma alta diversidade beta taxonômica e funcional entre as florestas remanescentes conservadas e as florestas secundárias (devido ao efeito da degradação e aos diferentes estágios sucessionais), uma diversidade beta mediana entre florestas remanescentes conservadas e degradadas (pois as florestas degradadas ainda possuem características de florestas conservadas) e alta diversidade beta entre os dois tipos de florestas secundárias (devido aos diferentes usos prévios do solo e seleção de espécies devido ao sombreamento proporcionado pelos indivíduos de eucaliptos); e 3) dentro dos tipos florestais, as florestas remanescentes degradadas e as florestas secundárias apresentarão diversidade beta taxonômica alta (devido à hipótese de "divergência da paisagem") e funcional baixa (devido ao elevado estado de degradação da paisagem que possivelmente restringe a ocorrência de espécies de grupos funcionais mais

sensíveis à degradação) e as florestas conservadas apresentarão baixa diversidade beta taxonômica (devido à ausência de distúrbios) e alta diversidade beta funcional (devido ao processo de diferenciação de nicho).

3.2. Material e métodos

3.2.1. Área de estudo

O estudo foi conduzido, predominantemente, na bacia hidrográfica do rio Corumbataí, que fica na região centro-oeste do estado de São Paulo (Figura 1). O clima da região é do tipo Cwa (segundo a classificação de Köppen), caracterizado por inverno seco e verão quente (Alvares et al. 2013). A temperatura média da região é de 20,5°C e a precipitação média anual de 1.367 mm.

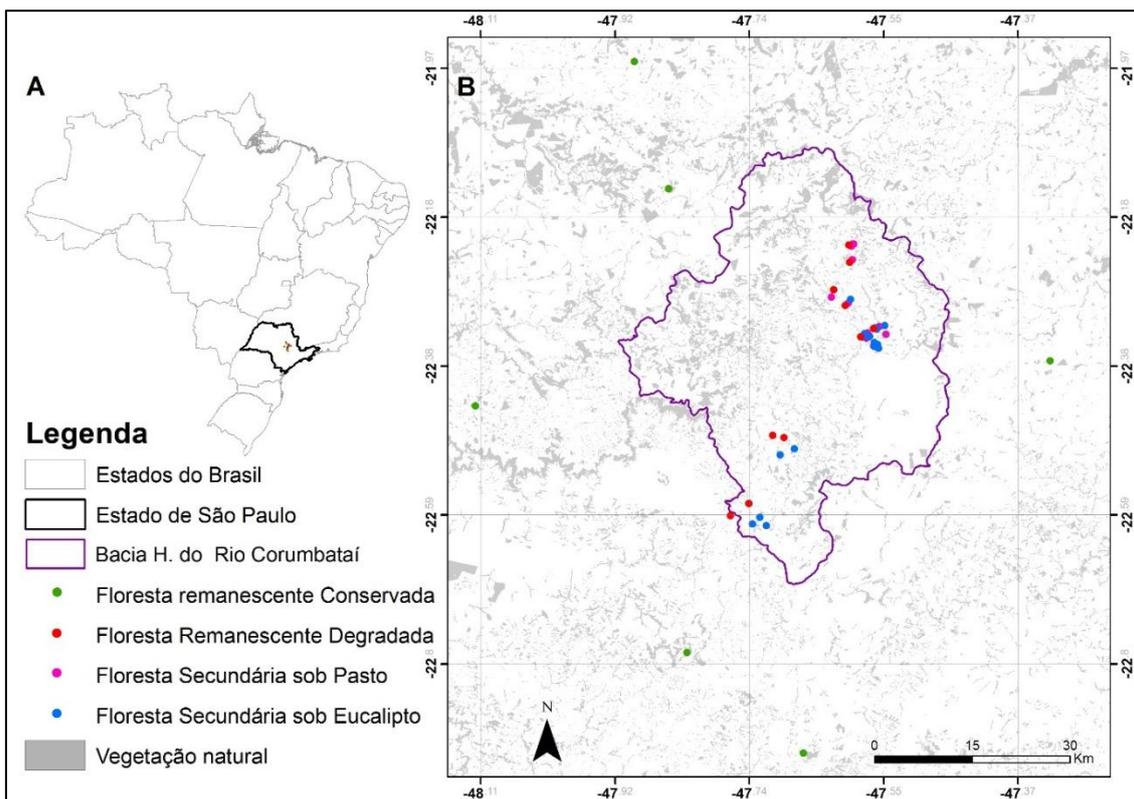


Figura 1: A) Localização do Brasil e do Estado de São Paulo e B) Localização das parcelas levantadas na bacia hidrográfica do rio Corumbataí.

3.2.2. Delineamento experimental

A escolha das áreas foi baseada no estudo de Ferraz et al. (2014), que avaliaram a mudança do uso do solo na bacia do rio Corumbataí através de paisagens focais de 16 km² e

imagens pancromáticas de uma cronossequência de anos (1962, 1978, 1995, 2000 e 2008), possibilitando a classificação das florestas de acordo com o uso agrícola anterior à regeneração. A partir desse trabalho, e através de comunicação pessoal e checagens de campo, foi possível avaliar:

- Seis parcelas em Florestas remanescentes Conservadas (FC): florestas sem sinais de distúrbio recentes (lianas superabundantes, presença de gramíneas exóticas, dossel descontínuo, etc) e com presença de árvores de grande porte não encontradas em fragmentos degradados (Figura 2A), sendo a maioria protegida por instrumentos legais ou por intervenções dos proprietários. Esse tipo de floresta foi amostrado a uma maior distância das florestas secundárias por não ter sido possível encontrar fragmentos conservados dentro da bacia hidrográfica estudada (~30 km da borda da bacia).

- Dez parcelas em Florestas remanescentes Degradadas (FD): florestas remanescentes antigas próximas às florestas secundárias, com idade superior a 53 anos e sinais de distúrbios antrópicos frequentes (presença de lianas superabundantes, dossel irregular e espécies pioneiras), mas com histórico de uso prévio desconhecido. Devido à proximidade com plantios de cana-de-açúcar é possível que essas áreas tenham sofrido incêndios frequentes nas últimas décadas, provenientes da queimada da cana-de-açúcar, um procedimento bastante usado para facilitar a colheita manual (Figura 2B).

- Dezessete parcelas em Florestas Secundárias regenerando sob eucalipto (FSeuc): florestas com idade entre 11 e 48,5 anos, que regeneraram após a colheita e o abandono de plantios de eucalipto. Após o abandono, os indivíduos de eucalipto rebrotaram e cresceram junto com a regeneração natural, formando uma floresta constituída por indivíduos de eucalipto de grande porte (que dominam o dossel) e indivíduos de espécies nativas, que se desenvolvem principalmente sob a copa dos eucaliptos (Figura 2C).

- Dezessete parcelas em Florestas Secundárias jovens regenerando sob pastos (FSpas): florestas com idade entre 13 e 47,5 anos, regeneradas sob pastos sem uso ou com baixa densidade de bovinos, onde o abandono e a falta de manejo permitiram o estabelecimento e o crescimento de indivíduos de espécies nativas (Figura 2D).

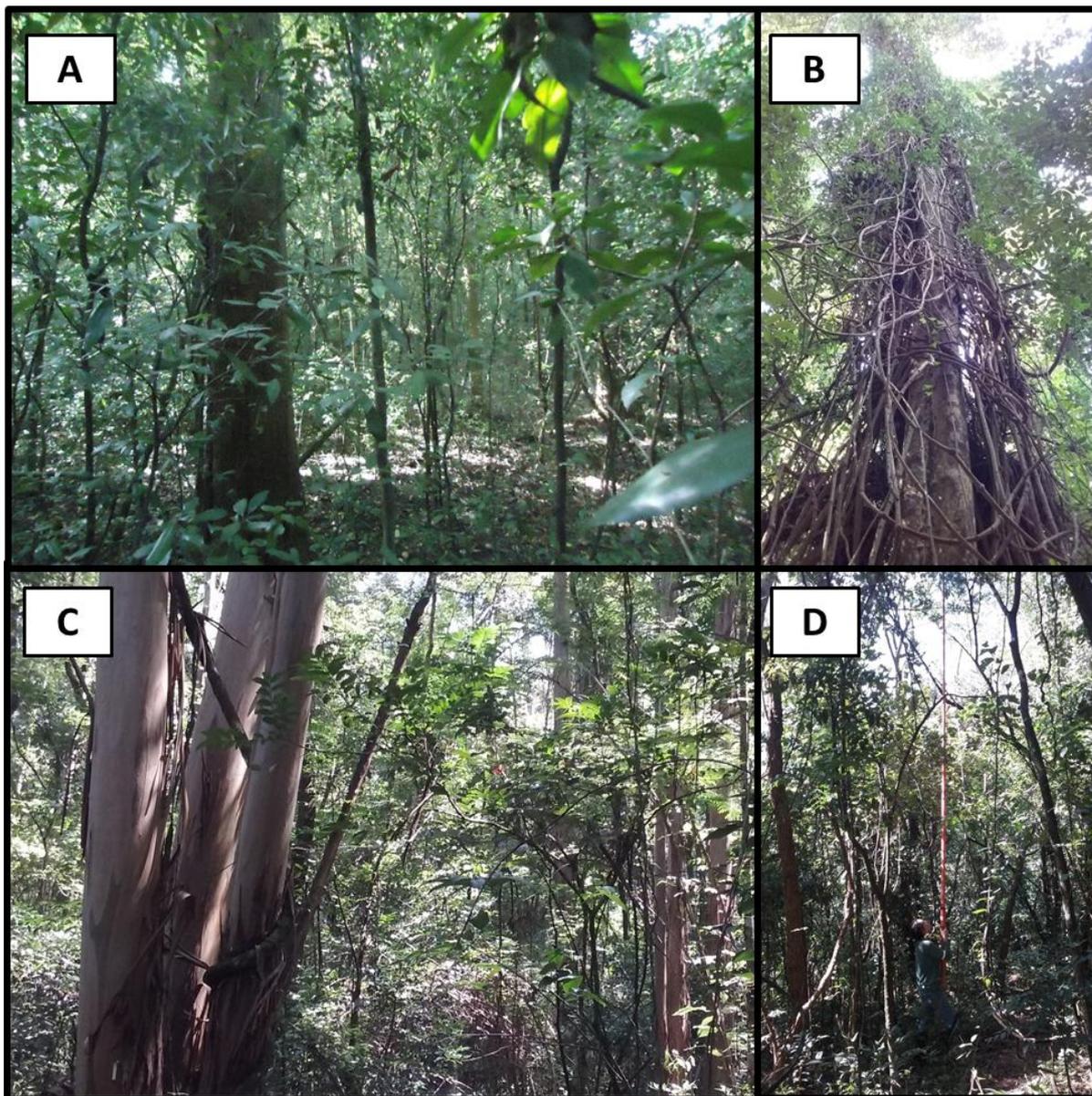


Figura 2. A) Floresta remanescente Conservada, B) Floresta remanescente degradada, C) Floresta secundária regenerando sob plantios de eucalipto abandonados e D) Floresta secundária regenerando sob pastagens abandonadas.

A idade das florestas foi estimada a partir de Ferraz et al. (2014) e refinada por César (2018). A distância mínima entre as parcelas foi de ~200 metros e não foram alocadas no mesmo fragmento parcelas com idades próximas de mesmo tipo florestal. Para mais detalhes sobre as parcelas ver Apêndice B.

3.2.3. Amostragem da vegetação e dos atributos funcionais

Amostragem da vegetação: no total foram instaladas 50 parcelas permanentes de 20 x 45 m (900 m²). Em cada parcela foi realizado um inventário florestal das espécies com DAP \geq 5 cm (diâmetro à altura de 1,30m), sendo os diâmetros medidos e os indivíduos marcados com placas de identificação. A identificação das espécies foi realizada em campo, com consulta no herbário ESA da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ-USP) e com ajuda de especialistas. Foram mensurados 5.184 indivíduos e identificadas 275 espécies (Apêndice C). Desse total, 4.677 (90,2 %) indivíduos foram identificados até espécie, 337 até o gênero (6,5 %), 69 até família (1,3 %), 21 (0,4%) foram morfotipados e 80 (1,5%) não foram classificados. No total foram identificadas 61 famílias, sendo as três mais abundantes: Fabaceae (1085 indivíduos, 20,9%), Myrtaceae (486 indivíduos, 9,4%) e Rutaceae (451 indivíduos, 8,7%). Em relação as espécies classificadas, foram identificadas 275 espécies, sendo a espécies mais abundantes: *Casearia sylvestris* Sw. (286 indivíduos, 5,5%), *Luehea candicans* Mart. & Zucc. (163 indivíduos, 3,1%) e *Eugenia florida* DC. (151 indivíduos, 2,9%).

Atributos funcionais: após o inventário da vegetação, foi calculada a dominância relativa acumulada de cada espécie (D_r) na parcela, utilizando a fórmula $D_r = AB_i / AB_{total}$, onde AB_i é a área basal total de i espécie na parcela e AB_{total} a área basal total de todos os indivíduos da parcela. Para esse cálculo foram desconsiderados os indivíduos sem identificação (34 indivíduos, 0,7%), as espécies que não puderam ter seus atributos coletados (217 indivíduos, 4,2%) e os indivíduos da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (13 indivíduos, 0,3%). A partir disso, foram escolhidas para a coleta de atributos 140 espécies (Apêndice E), que representaram entre 83 e 88% da dominância relativa de cada parcela. Para cada espécie foram levantados quatro atributos foliares através de dados primários (área foliar, área foliar específica, conteúdo de matéria seca e espessura da folha) e um de madeira através de dados secundários (densidade da madeira). Os atributos foliares foram mensurados seguindo os métodos descritos em Cornelissen et al. (2003) e Pérez-Harguindeguy et al. (2013) e foram coletados em dois locais, na área desse estudo (77,4 %) e na Estação Experimental de Anhembi (22,6 %), que está localizada há 44 km da área de estudo (mais detalhes no Apêndice D). O valor médio de cada atributo por espécie foi calculado a partir da coleta de cinco indivíduos de cada espécie sempre que possível (2 folhas/indivíduo, na maioria das vezes a pleno sol ou parcialmente sombreadas, sendo coletadas na sombra apenas espécies típicas de sub-bosque que não foram encontradas no sol), embora um número inferior de indivíduos foi amostrado para algumas espécies - um indivíduo (17,1%), dois indivíduos (10%), três indivíduos (22,1%), quatro indivíduos (7,9%) e cinco ou mais indivíduos (42,9%) - devido à falta de árvores. As informações sobre densidade de madeira foram levantadas

através de referências bibliográficas, principalmente Chaves et al. (2009), sendo que para algumas espécies foi necessário usar a média por gênero do estudo (2,9%), gênero global (2,9%), famílias do estudo (3,6%) e por parcela (0,7%) (mais detalhes no Apêndice E).

3.2.4. Análise de dados

Para avaliar a riqueza e as diversidades beta das comunidades foram utilizadas duas matrizes, uma contendo a abundância das espécies em cada comunidade e uma contendo os valores médios por espécie de cada atributo funcional levantado (área foliar, área foliar específica, espessura foliar, conteúdo de matéria seca e densidade da madeira). Antes da realização das análises, os valores dos atributos foram padronizados na mesma escala (função “decostand”, método “normalize”) e uma árvore de agrupamento foi produzida utilizando uma matriz de distância de Bray-Curtis (função “hclust”, método de aglomeração “average”). A diversidade beta foi avaliada através de índices de dissimilaridade, sendo que alta dissimilaridade indica alta diversidade beta e baixa dissimilaridade baixa diversidade beta.

A partir do exposto acima conduzimos as seguintes análises:

Riqueza e diversidade beta entre os tipos florestais: para a realização dessa análise juntamos as diferentes parcelas de cada tipo florestal e construímos uma comunidade artificial para cada floresta (floresta remanescente conservada, floresta remanescente degradada, floresta secundária regenerando sob plantios de eucalipto e floresta secundária regenerando sob pastagens). A partir disso, avaliamos a riqueza taxonômica e funcional utilizando a função “alpha” do pacote BAT (Cardoso et al. 2014, 2015) com rarefação ($rms = 100$), tendo como base a comunidade que apresentou o menor número de indivíduos, no caso, a floresta conservada (425 indivíduos). Adicionalmente, calculamos a diversidade beta taxonômica e funcional entre os tipos florestais, usando a função “beta” do pacote BAT. Nessa análise usamos a mesma abordagem de rarefação usada para a riqueza.

Diversidade beta dentro dos tipos florestais: para essa avaliação cada parcela foi considerada uma comunidade, sendo a dissimilaridade calculada entre as comunidades de cada tipo florestal separadamente. Para essa análise também foi usada a função “beta” do pacote BAT (Cardoso et al. 2014, 2015) e o método de rarefação já citado. Para essas análises, novamente foram utilizadas duas matrizes, mas dessa vez cada parcela foi considerada uma comunidade.

Para todas as análises de dissimilaridade fizemos os cálculos com e sem a abundância de espécies e utilizamos os índices de Jaccard e Sorensen. O índice de Sorensen difere de Jaccard

porque dá peso maior para as espécies compartilhadas entre as comunidades. Para os dois índices, 0 indica comunidades totalmente iguais e 1 comunidades totalmente diferentes.

Todas as análises apresentadas acima foram realizadas em R versão 3.0.2 (R CORE TEAM 2013).

3.3. Resultados

Riqueza rarefeita e diversidade beta entre os tipos florestais

Para um mesmo número de indivíduos (gerados por rarefação para corrigir o efeito do número diferente de parcelas/indivíduos entre os tipos florestais), a floresta conservada foi o tipo florestal com menor riqueza taxonômica, já os outros tipos florestais não apresentaram diferenças claras entre si (Figura 3A). Para a riqueza rarefeita funcional a floresta remanescente degradada apresentou a maior riqueza funcional, seguida pelos dois tipos de florestas secundárias e pelas florestas conservadas (Figura 3B).

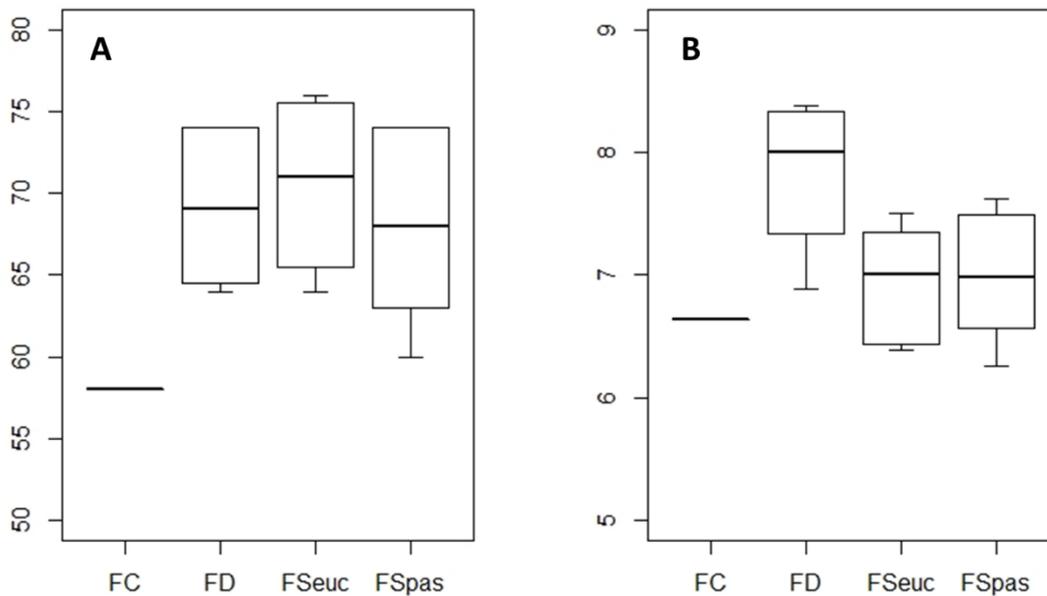


Figura 3. A) Riqueza rarefeita taxonômica (A) e Riqueza rarefeita funcional (B) de diferentes tipologias florestais inseridas em paisagens agrícolas da Mata Atlântica. FC: Floresta remanescente conservada, FD: Floresta remanescente degradada, FSeuc: Floresta secundária regenerando sob plantios de eucaliptos e FSpas: Floresta secundária regenerando sob pastagens. A floresta remanescente conservada não apresenta variação na riqueza porque foi usada como valor de referência, já que era a comunidade com o menor número de indivíduos.

Quando a abundância foi considerada, a maioria dos tipos florestais demonstrou uma alta diversidade beta taxonômica (Jaccard: 0,71 a 0,96; Sorensen: 0,55 a 0,93), mas uma baixa diversidade beta funcional (Jaccard: 0,23 a 0,36; Sorensen: 0,13 a 0,22). Quando a abundância foi desconsiderada, ou seja, quando apenas a presença/ausência das espécies e funções foi incluída nas análises, a diversidade beta taxonômica entre as florestas diminuiu (Jaccard: 0,56 a 0,82; Sorensen: 0,38 a 0,69) e a funcional aumentou (Jaccard: 0,43 a 0,64; Sorensen: 0,28 a 0,48) (Tabela 1).

Com o índice de Jaccard, apesar da alta diversidade beta taxonômica, a floresta remanescente conservada foi mais similar à floresta remanescente degradada (dissimilaridade de 0,84 e 0,60 com abundância e sem abundância, respectivamente) em comparação aos outros tipos florestais, enquanto que os dois tipos de florestas secundárias foram mais parecidos entre si (dissimilaridade de 0,71 e 0,56 com abundância e sem abundância, respectivamente), chegando a compartilhar 44% das espécies. Já para a diversidade beta funcional, quando a abundância foi usada, os valores de diversidade beta foram baixos e parecidos para a maioria dos pares de florestas, sendo mais discrepante entre FSeuc e FSpas, que demonstraram diversidade beta bastante baixa, indicando alta semelhança funcional (0,13). Porém, quando apenas presença/ausência foi considerada, houve um aumento da diversidade beta funcional para todos os pares, com destaque para a floresta conservada, que apresentou diversidade beta menor quando comparada à floresta remanescente degradada (0,44) e maior quando compara às florestas secundárias (0,58 para FSeuc e 0,64 a FSpas). As florestas secundárias foram mais parecidas funcionalmente, chegando a compartilhar 77% dos atributos funcionais quando a abundância foi considerada e 57% quando somente presença/ausência foi considerada (Tabela 1). A floresta degradada apresentou uma diversidade beta funcional moderada em relação às florestas secundárias (de 0,31 com abundância a 0,55 sem abundância).

Os padrões observados com o uso do índice de Sorensen foram parecidos com os padrões encontrados com o índice de Jaccard, os tipos florestais tiveram maior diversidade beta taxonômica que funcional, com mudanças significativas nos valores quando as abundâncias são desconsideradas (Tabela 1).

Tabela 1: Diversidade beta entre os tipos florestais. FC: Floresta remanescente conservada, FD: Floresta remanescente degradada, FSeuc: Floresta secundária regenerando sob plantio de eucaliptos e FSpas: Floresta secundária regenerando sob pastagens. Os valores de dissimilaridade são as medianas da rarefação.

Índice de Jaccard							
Tipos florestais	Abundância	FC		FD		FSeuc	
		<i>Taxonômica</i>	<i>Funcional</i>	<i>Taxonômica</i>	<i>Funcional</i>	<i>Taxonômica</i>	<i>Funcional</i>
FD	com	0,84	0,36	0	0		
	sem	0,6	0,44	0	0		
Fseuc	com	0,96	0,35	0,85	0,31	0	0
	sem	0,75	0,58	0,69	0,55	0	0
FSpas	com	0,96	0,34	0,85	0,33	0,71	0,23
	sem	0,82	0,64	0,67	0,55	0,56	0,43
Índice de Sorensen (peso maior para espécies compartilhadas)							
FD	com	0,72	0,22	0	0		
	sem	0,42	0,29	0	0		
Fseuc	com	0,92	0,21	0,75	0,19	0	0
	sem	0,6	0,41	0,53	0,37	0	0
Fspas	com	0,93	0,2	0,73	0,2	0,55	0,13
	sem	0,69	0,48	0,51	0,39	0,38	0,29

Diversidade beta dentro dos tipos florestais

Os padrões de diversidade beta dentro dos tipos florestais foram similares aos encontrados entre os tipos. No geral, as comunidades apresentaram maior diversidade beta taxonômica que funcional. Porém, nessa análise a diversidade beta taxonômica foi pouco afetada pela abundância e apresentou valores altos para o índice de Jaccard (0,93 a 0,96 com abundância e 0,89 a 0,93 sem abundância) e de Sorensen (0,88 a 0,93 com abundância e 0,81 a 0,88 sem abundância), sendo um pouco menor com o segundo índice. Já para a diversidade beta funcional os valores foram baixos (Jaccard: 0,38 a 0,49 e Sorensen: 0,24 a 0,33), indicando que as comunidades são mais parecidas funcionalmente que taxonomicamente, porém esses valores aumentaram bastante quando apenas presença/ausência foi considerada (Jaccard: 0,66 a 0,70 e Sorensen: 0,50 a 0,54), mostrando que as comunidades se tornam mais parecidas funcionalmente devido às espécies abundantes. Os diferentes tipos florestais apresentaram padrões bastante parecidos, com destaque para a floresta remanescente degradada, que apresentou a maior diversidade beta funcional entre os tipos florestais. Florestas remanescentes conservadas e florestas secundárias regenerando sob pastagens apresentaram os menores valores de diversidade

beta funcional, demonstrando que nesses grupos a redundância funcional é maior (Figura 4 e Tabela 2).

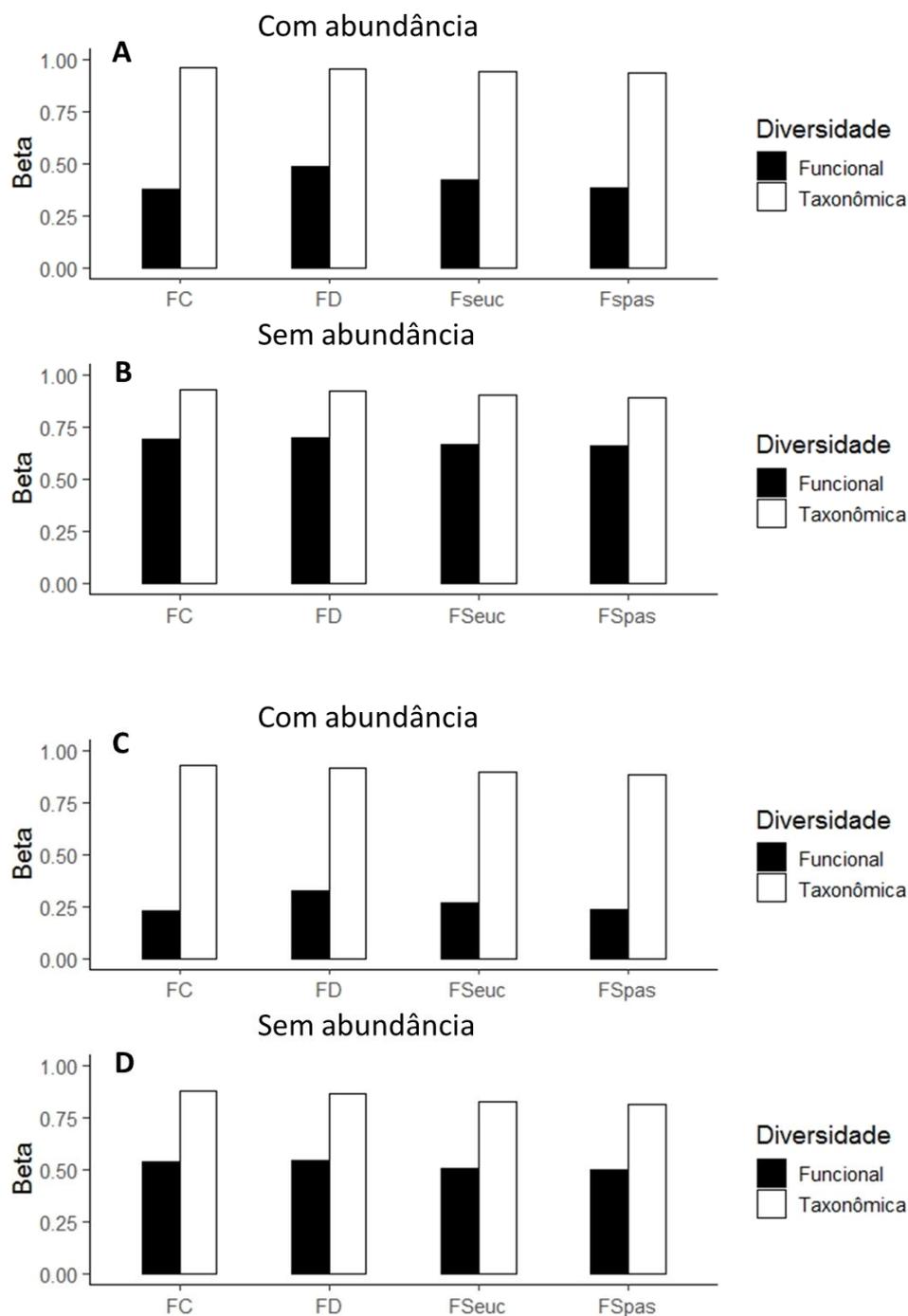


Figura 4. A e B: Diversidade beta dentro dos tipos florestais calculada com Índice de Jaccard. B e C: Diversidade beta dentro dos tipos florestais calculada com Índice de Sorensen. FC: Floresta remanescente conservada, FD: Floresta remanescente degradada, FSeuc: Floresta secundária regenerando sob plantios de eucalipto e FSpas: Floresta secundária regenerando sob pastagens.

Apesar de todos os tipos florestais demonstrarem que suas comunidades são mais semelhantes funcionalmente que taxonomicamente, a diversidade beta funcional entre as comunidades aumentou bastante quando a abundância foi desconsiderada, chegando a 70% (Jaccard) nas florestas remanescentes degradadas (Tabela 2).

Tabela 2: Diversidade beta dentro dos tipos florestais calculada com o Índice de Jaccard e Sorensen. FC: Floresta remanescente conservada, FD: Floresta remanescente degradada, FSeuc: Floresta secundária regenerando sob plantios de eucalipto e FSpas: Floresta secundária regenerando sob pastos.

Índice de dissimilaridade	Abundância	Beta diversidade	FC	FD	FSeuc	FSpas
			Média			
Jaccard	Com	<i>Taxonômica</i>	0,96	0,95	0,94	0,93
		<i>Funcional</i>	0,37	0,49	0,42	0,38
	Sem	<i>Taxonômica</i>	0,93	0,92	0,90	0,89
		<i>Funcional</i>	0,70	0,70	0,67	0,67
Sorensen	Com	<i>Taxonômica</i>	0,93	0,91	0,90	0,88
		<i>Funcional</i>	0,23	0,33	0,27	0,24
	Sem	<i>Taxonômica</i>	0,88	0,87	0,83	0,81
		<i>Funcional</i>	0,54	0,54	0,51	0,50

3.4. Discussão

A diversidade de comunidades florestais é moldada por diversos fatores que agem simultaneamente, incluindo distúrbios naturais e antrópicos, heterogeneidade abiótica, fatores de nicho determinísticos e estocasticidade. Porém, a forma como esses fatores afetam as diversidades taxonômica e funcional pode ser diferente, especialmente em paisagens altamente modificadas pelo homem, onde florestas secundárias se regeneram após diferentes usos antrópicos e, tanto florestas remanescentes como secundárias, são circundadas por matrizes heterogêneas e dinâmicas, que exercem diferentes níveis de distúrbio. Nossos resultados demonstram que esses processos, naturais e antrópicos, devem estar ocorrendo de forma generalizada nas paisagens estudadas, afetando diferentes tipos florestais de formas similares.

As florestas conservadas em nosso estudo formaram o tipo florestal com menor riqueza taxonômica e funcional em comparação às florestas secundárias, confirmando uma de nossas hipóteses. Arroyo-Rodríguez et al. (2013) e Farah et al. (2017), entre outros, também encontraram maior riqueza taxonômica em áreas mais perturbadas, o que pode ser explicado pela

hipótese da "divergência de paisagem", a qual postula que diferentes regimes de distúrbio entre fragmentos florestais podem promover a diferenciação composicional de comunidades arbóreas nesses ambientes (Laurance et al. 2007, Tschardt et al. 2012, Arroyo-Rodríguez et al. 2013a, Farah et al. 2017). Essa diferenciação composicional determina comunidades com espécies e funções diferentes, que são resultantes de fatores como estágio sucessional, memória ecológica do sítio, conectividade da paisagem, qualidade dos fragmentos no entorno e resistência a distúrbios. Diferentemente dos outros tipos florestais avaliados nesse estudo, as parcelas de floresta conservada são ambientes mais estáveis, inseridas em fragmentos grandes que também estão sob maior proteção. Já as florestas remanescentes degradadas e secundárias são ambientes dinâmicos com históricos diferentes, inseridos em paisagens dominadas por atividades agrícolas, principalmente pastagens e plantios de cana-de-açúcar, que podem causar diferentes distúrbios (por exemplo, fogo, pastoreio e deriva de herbicida). Além disso, são florestas com diferentes idades e com processos de sucessão iniciados sob diferentes legados antrópicos (pastagens de diferentes manejos e plantios com diferentes densidades de eucaliptos), que propiciaram uma maior riqueza taxonômica e funcional em comparação as florestas conservadas. Em relação à diversidade beta, os tipos florestais apresentaram alta diversidade beta taxonômica, mas baixa funcional. A floresta conservada foi mais similar à floresta degradada e mais dissimilar às florestas secundárias, confirmando nossa hipótese.

É importante ressaltar que as florestas degradadas nesse estudo são as possíveis fontes de biodiversidade e funções para as florestas secundárias mais jovens, pois diferente das florestas conservadas, estão localizadas próximas às florestas secundárias e estão submetidas a distúrbios naturais e antrópicos similares. Apesar de compartilharem com as florestas conservadas 40% de espécies e 56% de funções, as florestas degradadas podem apresentar um déficit de biodiversidade e funções que talvez impeça que as florestas secundárias alcancem as mesmas características das florestas conservadas. A menor diversidade beta funcional entre os tipos florestais indica que as florestas estudadas apresentam uma alta redundância funcional entre as espécies abundantes (para os atributos funcionais estudados). Esse mesmo padrão também é observado quando avaliamos a diversidade beta dentro das comunidades de cada tipo florestal.

Quando avaliamos a diversidade beta dentro dos tipos florestais, também encontramos uma diversidade beta taxonômica maior que a funcional, para os dois índices usados, sendo que apenas a floresta conservada não confirmou nossa hipótese, pois esperávamos que esse tipo florestal apresentasse uma baixa diversidade beta taxonômica e uma alta diversidade beta funcional. As espécies abundantes apresentaram papel de destaque nos resultados, sendo as principais responsáveis pelos padrões de diversidade beta nas comunidades. Quando a

abundância foi considerada, a diversidade beta taxonômica entre as comunidades aumentou e a funcional diminuiu, indicando que cada comunidade apresenta uma combinação de espécies abundantes diferentes, sendo essas mesmas espécies similares funcionalmente (Figura 6).

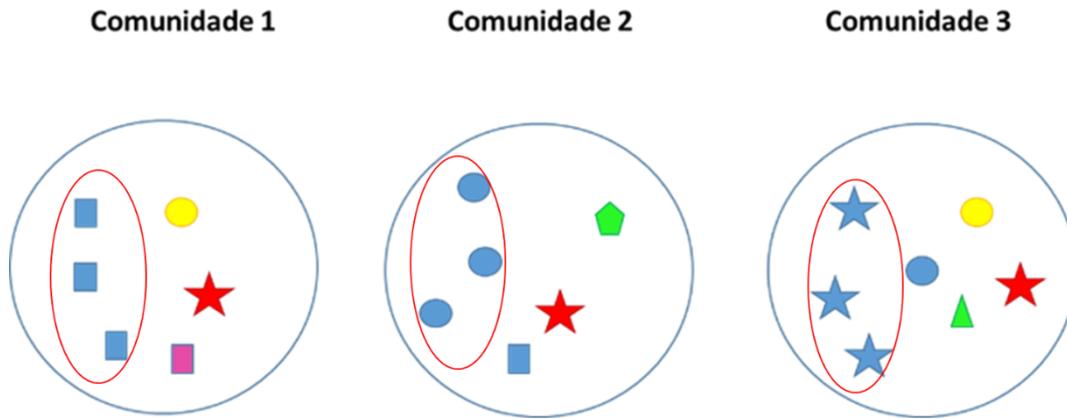


Figura 6. Nessa figura exemplificamos uma das características evidenciadas em nossas análises de dissimilaridade, um exemplo com três comunidades que apresentam espécies abundantes diferentes (formas geométricas circulado em vermelho) com atributos funcionais similares (cor azul).

A maioria das pesquisas já realizadas sobre diversidade taxonômica e funcional não estudou a diversidade beta ou não avaliou conjuntamente essas duas dimensões da diversidade (Condit et al. 2000, Clavel et al. 2011, Karp et al. 2012, López-Martínez et al. 2013, Solar et al. 2015, Morandeira and Kandus 2017). Esses estudos, em geral, buscaram compreender como as diversidades mudam ao longo da sucessão florestal ou são afetadas por fatores como tipo e características do solo, distúrbios e escala espacial. Os poucos estudos que avaliaram as duas dimensões juntas também buscaram compreender os fatores que as afetam, sendo a maioria conduzido em florestas diferentes das nossas, como por exemplo, florestas temperadas, urbanas e úmidas (Flynn et al. 2009, Sonnier et al. 2014, Réjou-Méchain et al. 2014, Yang et al. 2017). De fato, Mori et al. (2018) alertam para a escassez de pesquisas voltadas para a diversidade beta e enfatizam a necessidade de mais estudos nesse sentido, pois essa dimensão da diversidade pode trazer informações importantes a respeito da multifuncionalidade dos ecossistemas, sendo a sustentação de múltiplas funções na paisagem dependente, muitas vezes, de conjuntos diferentes de espécies distribuídas nos diferentes habitats de uma paisagem (Manning et al. 2018).

Encontramos na literatura um único estudo que usou uma abordagem parecida com a nossa em florestas tropicais (Sfair et al. 2016), no qual foi avaliada a diversidade beta taxonômica e funcional em fragmentos pequenos e em parcelas de borda e interior de fragmentos grandes na Mata Atlântica do nordeste do Brasil, obtendo-se como resultado uma diversidade beta

taxonômica significativamente mais alta nos fragmentos pequenos e nas bordas dos fragmentos maiores. Em nossas análises todos os tipos florestais apresentaram alta diversidade beta taxonômica entre parcelas, sendo a diversidade beta das florestas conservadas sutilmente maior. Já em relação ao aspecto funcional, Sfair et al. (2016) encontraram que as parcelas de fragmentos e bordas apresentaram maior diversidade beta e, embora nosso estudo não tenha feito uma análise de significância, a maioria das nossas parcelas de florestas secundárias também apresentaram maior diversidade beta funcional em comparação com as florestas conservadas. Em relação ao efeito da abundância, Sfair et al. (2016) encontraram um efeito diferente do nosso quando a abundância foi considerada, a abundância diminuiu a diversidade beta taxonômica e aumentou a funcional. Esses padrões podem ser diferentes porque Sfair et al. (2016) realizaram o estudo em um clima mais úmido (precipitação anual ~2000mm e período seco de três meses) e com parcelas circundadas por uma matriz mais homogênea, composta apenas por cana-de-açúcar, os quais, como veremos a seguir, são fatores que podem interferir nas diversidades.

Réjou-Méchain et al. (2014), por exemplo, avaliaram florestas e atributos funcionais parecidos com os nossos na África, em uma região com menor período de seca (três meses) e descobriram que a diversidade beta diminui continuamente durante a sucessão florestal (com padrões diferentes para diversidade taxonômica e funcional) e que essas trajetórias são afetadas pelo tipo de solo (argiloso ou arenoso), especialmente nos primeiros estágios da sucessão. Yang et al. (2017) avaliaram o efeito do uso da terra na diversidade de uma área urbana da China e encontraram que o legado do uso do solo (tipo e frequência) levam a divergências significativas nas diversidades beta taxonômica e funcional, além disso, também encontraram uma maior diversidade taxonômica que funcional. Laliberté and Legendre (2010) realizando uma meta-análise em diferentes biomas ao redor do mundo, demonstraram que a intensificação do uso do solo pode diminuir a redundância funcional das florestas. Arroyo-Rodríguez et al. (2013) e Rocha-Santos et al. (2017) demonstraram que as paisagens com maior nível de desmatamento apresentaram maior diferenciação florística entre os fragmentos. Adicionalmente, Rocha-Santos et al. (2017) também constataram que o aumento no desmatamento afeta negativamente alguns atributos funcionais (tolerância à sombra, dispersão por animais e tamanho de semente).

Essas pesquisas anteriores indicam potenciais processos influentes das características das nossas comunidades. A alta diversidade beta taxonômica sugere que nas paisagens estudadas ocorre o processo de heterogeneização biótica, o que pode ser explicado pela diversidade de estágios sucessionais, tipos de solo, frequência, tipo e magnitude de distúrbios e diferentes níveis de isolamento das florestas em relação às fontes de sementes. As florestas conservadas são áreas mais velhas e, apesar de protegidas contra distúrbios, estão mais distantes na paisagem, o que

pode ter promovido uma maior diversidade beta taxonômica. As florestas remanescentes degradadas são próximas das florestas secundárias, porém menos protegidas e, portanto, expostas a maiores níveis de distúrbios, os quais possivelmente determinaram comunidades com espécies e funções de florestas conservadas (adquiridas com o tempo) e florestas secundárias. Já as florestas secundárias estão em processo de sucessão e, apesar de apresentarem a menor diversidade beta entre os tipos florestais, apresentaram valores altos que podem ser explicados pelo legado antrópico (usos prévios diferentes), heterogeneidade de condições biofísicas do sítio de regeneração e, novamente, pela frequência e intensidade de distúrbios. Em relação à diversidade beta funcional, apesar de todas as florestas apresentarem um baixo valor para as espécies abundantes, não podemos afirmar que está ocorrendo um processo de homogeneização, pois as florestas conservadas - que consideramos como ecossistema de referência - também exibiram uma baixa diversidade beta funcional, indicando que a fitofisionomia estudada nessa paisagem pode apresentar alta redundância funcional de espécies abundantes. Apesar disso, quando desconsideramos as abundâncias, todos os tipos florestais apresentaram alta diversidade beta, indicando que, apesar dos distúrbios antrópicos, as florestas dessa paisagem ainda retêm alta riqueza de espécies e funções.

A dominância de espécies e funções pode ser primeiramente determinada pelo clima, tipo de solo, declividade e uso prévio da área, que serão filtros importantes no estabelecimento inicial, determinando quais espécies e funções vão se estabelecer e persistir. A importância desses filtros para nossas áreas foi comprovada no capítulo 2, onde constatamos que esses fatores afetam a média ponderada da comunidade para área foliar e área foliar específica. Além disso, no capítulo 2 também constatamos que as configurações da paisagem afetam a riqueza funcional das áreas. Portanto, é possível que as configurações da paisagem também tenham contribuído para a dominância de algumas espécies e funções. Paisagens muito perturbadas e fragmentadas apresentam condições mais propícias para aglomeração de espécies e funções parecidas, pois nessas paisagens o processo de dispersão de sementes é limitado ou até interrompido, fazendo com que a chuva de sementes seja dominada por poucas espécies vizinhas (Melo et al. 2007, González-Zamora et al. 2014). Tanto a dominância quanto as espécies menos abundantes são características importantes para a diversidade, pois a primeira é essencial nas funções do ecossistema e a segunda pode ser crítica para a manutenção e resiliência dessas funções (Lohbeck et al. 2016), sendo, portanto, informações relevantes para os estudos focados na conservação dos ecossistemas florestais.

3.5. Conclusões e implicações práticas

A diversidade beta taxonômica e funcional é um importante aspecto da biodiversidade, especialmente para a manutenção da multifuncionalidade nas paisagens. Apesar disso, ainda existem poucos estudos que abordam essas duas dimensões conjuntamente. Nossos resultados contribuem para uma melhor compreensão do perfil dessas diversidades em paisagens altamente modificadas pelo homem e, adicionalmente, demonstram que florestas remanescentes degradadas e secundárias têm grande potencial como repositório da biodiversidade e possível provedor de serviços ecossistêmicos. Além disso, mostramos que essas dimensões da diversidade apresentam padrões distintos e respondem de formas diferentes quando a abundância das espécies é considerada, podendo ser dependentes de fatores como características abióticas do sítio, configurações da paisagem, uso agrícola prévio da área em regeneração e de seu entorno.

A perda de espécies e funções em florestas tropicais é uma realidade preocupante que pode se agravar nos próximos anos com a continuidade da expansão da fronteira agrícola e intensificação do uso do solo. Além disso, os efeitos das mudanças climáticas já afetam negativamente diversos ecossistemas naturais e também podem causar perdas imensuráveis às florestas tropicais. Somente com uma melhor compreensão de como a biodiversidade e as funções ecossistêmicas se reorganizam durante o processo de transformação antrópica de paisagens florestais tropicais é que conseguiremos mitigar esse processo, sendo o sucesso das estratégias de restauração e conservação dependentes do entendimento de como as diferentes dimensões da biodiversidade se comportam em paisagens altamente modificadas pelo homem.

REFERÊNCIAS

- Aide, T. M., M. L. Clark, H. R. Grau, D. López-Carr, M. A. Levy, D. Redo, M. Bonilla-Moheno, G. Riner, M. J. Andrade-Núñez, and M. Muñiz. 2013. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45:262–271.
- Alvares, C. A., J. L. Stape, P. C. Sentelhas, J. L. de Moraes Gonçalves, and G. Sparovek. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22:711–728.
- Alvarez-Añorve, M. Y., M. Quesada, G. A. Sánchez-Azofeifa, L. D. Avila-Cabadilla, and J. A. Gamon. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* 99:816–826.
- Arroyo-Rodríguez, V., M. Rös, F. Escobar, F. P. L. Melo, B. A. Santos, M. Tabarelli, and R. Chazdon. 2013. Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology* 101:1449–1458.

- Barlow, J., T. A. Gardner, I. S. Araujo, T. C. Avila-Pires, A. B. Bonaldo, J. E. Costa, M. C. Esposito, L. V. Ferreira, J. Hawes, M. I. M. Hernandez, M. S. Hoogmoed, R. N. Leite, N. F. Lo-Man-Hung, J. R. Malcolm, M. B. Martins, L. A. M. Mestre, R. Miranda-Santos, A. L. Nunes-Gutjahr, W. L. Overal, L. Parry, S. L. Peters, M. A. Ribeiro-Junior, M. N. F. da Silva, C. da Silva Motta, and C. A. Peres. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:18555–60.
- Barlow, J., G. D. Lennox, J. Ferreira, E. Berenguer, A. C. Lees, R. Mac Nally, J. R. Thomson, S. F. de B. Ferraz, J. Louzada, V. H. F. Oliveira, L. Parry, R. Ribeiro de Castro Solar, I. C. G. Vieira, L. E. O. C. Aragão, R. A. Begotti, R. F. Braga, T. M. Cardoso, R. C. de O. Jr, C. M. Souza Jr, N. G. Moura, S. S. Nunes, J. V. Siqueira, R. Pardini, J. M. Silveira, F. Z. Vaz-de-Mello, R. C. S. Veiga, A. Venturieri, and T. A. Gardner. 2016. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature* 535:144–147.
- de Bello, F., S. Lavorel, S. Díaz, R. Harrington, J. H. C. Cornelissen, R. D. Bardgett, M. P. Berg, P. Cipriotti, C. K. Feld, D. Hering, P. Martins da Silva, S. G. Potts, L. Sandin, J. P. Sousa, J. Storkey, D. A. Wardle, and P. A. Harrison. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19:2873–2893.
- Boukili, V. K. S. 2013. *A Functional Trait Approach to Understanding Natural Regeneration and Restoration of Neotropical Forests*. University of Connecticut.
- Brançalion, P. H. S., D. Schweizer, U. Gaudare, J. R. Mangueira, F. Lamonato, F. T. Farah, A. G. Nave, and R. R. Rodrigues. 2016. Balancing economic costs and ecological outcomes of passive and active restoration in agricultural landscapes: the case of Brazil. *Biotropica* 48:856–867.
- Cadotte, M. W., K. Carscadden, and N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079–1087.
- Cardoso, P., F. Rigal, and J. C. Carvalho. 2015. BAT - Biodiversity Assessment Tools, an R package for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 6:232–236.
- Cardoso, P., F. Rigal, J. C. Carvalho, M. Fortelius, P. A. V. Borges, J. Podani, and D. Schmera. 2014. Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. *Journal of Biogeography* 41:749–761.
- Chazdon, R. L. 2014. *Second Growth*. University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L., C. A. Harvey, O. Komar, D. M. Griffith, B. G. Ferguson, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. van Breugel, and S. M. Philpott. 2009. Beyond Reserves: A Research Agenda for Conserving Biodiversity in Human-modified Tropical Landscapes. *Biotropica* 41:142–153.
- Clavel, J., R. Julliard, and V. Devictor. 2011. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment* 9:222–228.

- Condit, R., P. S. Ashton, P. Baker, S. Bunyavejchewin, S. Gunatilleke, N. Gunatilleke, S. P. Hubbell, R. B. Foster, A. Itoh, J. V LaFrankie, H. S. Lee, E. Losos, N. Manokaran, R. Sukumar, and T. Yamakura. 2000. Spatial Patterns in the Distribution of Tropical Tree Species. *Science* 288:1414–1418.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel B, E. Garnier B, S. Díaz C, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, S. F, H. D. Morgan, M. G. A. Van Der Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335–380.
- Díaz, S., S. Lavorel, F. de Bello, F. Quétier, K. Grigulis, and T. M. Robson. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:20684–9.
- FAO. 2015. *Global Forest Resources Assessment 2015: How have the world's forests changed?* Rome.
- Farah, F. T., R. de L. Muylaert, M. C. Ribeiro, J. W. Ribeiro, J. R. de S. A. Manguiera, V. C. Souza, and R. R. Rodrigues. 2017. Integrating plant richness in forest patches can rescue overall biodiversity in human-modified landscapes. *Forest Ecology and Management* 397:78–88.
- Ferraz, S. F. B., K. M. P. M. B. Ferraz, C. C. Cassiano, P. H. S. Brancalion, D. T. A. da Luz, T. N. Azevedo, L. R. Tambosi, and J. P. Metzger. 2014. How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? *Landscape Ecology* 29:187–200.
- Finegan, B., M. Peña-Claros, A. de Oliveira, N. Ascarrunz, M. S. Bret-Harte, G. Carreño-Rocabado, F. Casanoves, S. Díaz, P. Eguiguren Velepucha, F. Fernandez, J. C. Licona, L. Lorenzo, B. Salgado Negret, M. Vaz, and L. Poorter. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology* 103:191–201.
- Flynn, D. F. B., M. Gogol-Prokurat, T. Nogeire, N. Molinari, B. T. Richers, B. B. Lin, N. Simpson, M. M. Mayfield, and F. DeClerck. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12:22–33.
- Gibson, L., T. M. Lee, L. P. Koh, B. W. Brook, T. A. Gardner, J. Barlow, C. A. Peres, C. J. A. Bradshaw, W. F. Laurance, T. E. Lovejoy, and N. S. Sodhi. 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478:378–381.
- Gilroy, J. J., P. Woodcock, F. A. Edwards, C. Wheeler, B. L. G. Baptiste, C. A. Medina Uribe, T. Haugaasen, and D. P. Edwards. 2014. Cheap carbon and biodiversity co-benefits from forest regeneration in a hotspot of endemism. *Nature Climate Change* 4:503–507.
- González-Zamora, A., V. Arroyo-Rodríguez, F. Escobar, M. Rös, K. Oyama, G. Ibarra-Manríquez, K. E. Stoner, and C. A. Chapman. 2014. Contagious Deposition of Seeds in Spider Monkeys' Sleeping Trees Limits Effective Seed Dispersal in Fragmented Landscapes. *PLoS ONE* 9:e89346.
- Hansen, M. C., P. V. Potapov, R. Moore, M. Hancher, S. A. Turubanova, A. Tyukavina, D. Thau, S. V. Stehman, S. J. Goetz, T. R. Loveland, A. Kommareddy, A. Egorov, L. Chini, C. O. Justice, and J. R. G. Townshend. 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342:850–853.

- Hevia, V., C. P. Carmona, F. M. Azcárate, M. Torralba, P. Alcorlo, R. Ariño, J. Lozano, S. Castro-Cobo, and J. A. González. 2016. Effects of land use on taxonomic and functional diversity: a cross-taxon analysis in a Mediterranean landscape. *Oecologia* 181:959–970.
- Joly, C. A., J. P. Metzger, and M. Tabarelli. 2014. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist* 204:459–473.
- Karp, D. S., A. J. Rominger, J. Zook, J. Ranganathan, P. R. Ehrlich, and G. C. Daily. 2012. Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales. *Ecology Letters* 15:963–970.
- Laliberté, E., and P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299–305.
- Lasky, J. R., M. Uriarte, V. K. Boukili, R. L. Chazdon, and S. A. Levin. 2014. Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests.
- Laurance, W. F., H. E. M. Nascimento, S. G. Laurance, A. C. Andrade, P. M. Fearnside, J. E. L. Ribeiro, and R. L. Capretz. 2006. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87:469–82.
- Laurance, W. F., H. E. M. Nascimento, S. G. Laurance, A. Andrade, R. M. Ewers, K. E. Harms, R. C. C. Luizão, and J. E. Ribeiro. 2007. Habitat Fragmentation, Variable Edge Effects, and the Landscape-Divergence Hypothesis. *PLoS ONE* 2:e1017.
- Lewis, S. L., D. P. Edwards, and D. Galbraith. 2015. Increasing human dominance of tropical forests. *Science* 349:827–832.
- Lôbo, D., T. Leão, F. P. L. Melo, A. M. M. Santos, and M. Tabarelli. 2011. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions* 17:287–296.
- Lohbeck, M., F. Bongers, M. Martínez-Ramos, and L. Poorter. 2016. The importance of biodiversity and dominance for multiple ecosystem functions in a human-modified tropical landscape. *Ecology* 97:2772–2779.
- Lohbeck, M., E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, L. Poorter, and F. Bongers. 2015. Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar but Differ in Their Consequences for Succession. *PLOS ONE* 10:e0123741.
- Lohbeck, M., L. Poorter, H. Paz, L. Pla, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, and F. Bongers. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14:89–96.
- López-Martínez, J. O., L. Sanaphre-Villanueva, J. M. Dupuy, J. L. Hernández-Stefanoni, J. A. Meave, and J. A. Gallardo-Cruz. 2013. β -Diversity of functional groups of woody plants in a tropical dry forest in Yucatan. *PloS one* 8:e73660.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman, and D. A. Wardle. (n.d.). *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges*.

- Magnago, L. F. S., D. P. Edwards, F. A. Edwards, A. Magrath, S. V. Martins, and W. F. Laurance. 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology* 102:475–485.
- Malhi, Y., T. A. Gardner, G. R. Goldsmith, M. R. Silman, and P. Zelazowski. 2014. Tropical Forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* 39:125–159.
- Manning, P., F. van der Plas, S. Soliveres, E. Allan, F. T. Maestre, G. Mace, M. J. Whittingham, and M. Fischer. 2018. Redefining ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution* 2:427–436.
- Martin, P. A., A. C. Newton, and J. M. Bullock. 2013. Carbon pools recover more quickly than plant biodiversity in tropical secondary forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280:20132236–20132236.
- Meli, P., K. D. Holl, J. M. Rey Benayas, H. P. Jones, P. C. Jones, D. Montoya, and D. Moreno Mateos. 2017. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *PLOS ONE* 12:e0171368.
- Melo, F., D. Lemire, and M. Tabarelli. 2007. Extirpation of large-seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic forest fragment. *Ecoscience* 14:124–129.
- Melo, F. P. L., V. Arroyo-Rodríguez, L. Fahrig, M. Martínez-Ramos, and M. Tabarelli. 2013a. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* 28:462–468.
- Melo, F. P. L., V. Arroyo-Rodríguez, L. Fahrig, M. Martínez-Ramos, and M. Tabarelli. 2013b. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* 28:462–468.
- Menge, D. N. L., and R. L. Chazdon. 2016. Higher survival drives the success of nitrogen-fixing trees through succession in Costa Rican rainforests. *New Phytologist* 209:965–977.
- Morandiera, N. S., and P. Kandus. 2017. Do taxonomic, phylogenetic and functional plant α - and β -diversity reflect environmental patterns in the Lower Paraná River floodplain? *Plant Ecology & Diversity* 10:153–165.
- Morante-Filho, J. C., V. Arroyo-Rodríguez, and D. Faria. 2016. Patterns and predictors of β -diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: a multiscale analysis of forest specialist and generalist birds. *Journal of Animal Ecology* 85:240–250.
- Mori, A. S., F. Isbell, and R. Seidl. 2018. β -Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning. *Trends in Ecology & Evolution* 33:549–564.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino, and J. H. C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167.
- Poorter, L., F. Bongers, T. M. Aide, A. M. Almeyda Zambrano, P. Balvanera, J. M. Becknell, V. Boukili, P. H. S. Brancalion, E. N. Broadbent, R. L. Chazdon, D. Craven, J. S. de Almeida-Cortez, G. A. L.

- Cabral, B. H. J. de Jong, J. S. Denslow, D. H. Dent, S. J. DeWalt, J. M. Dupuy, S. M. Durán, M. M. Espírito-Santo, M. C. Fandino, R. G. César, J. S. Hall, J. L. Hernandez-Stefanoni, C. C. Jakovac, A. B. Junqueira, D. Kennard, S. G. Letcher, J.-C. Licona, M. Lohbeck, E. Marín-Spiotta, M. Martínez-Ramos, P. Massoca, J. A. Meave, R. Mesquita, F. Mora, R. Muñoz, R. Muscarella, Y. R. F. Nunes, S. Ochoa-Gaona, A. A. de Oliveira, E. Orihuela-Belmonte, M. Peña-Claros, E. A. Pérez-García, D. Piotto, J. S. Powers, J. Rodríguez-Velázquez, I. E. Romero-Pérez, J. Ruíz, J. G. Saldarriaga, A. Sanchez-Azofeifa, N. B. Schwartz, M. K. Steininger, N. G. Swenson, M. Toledo, M. Uriarte, M. van Breugel, H. van der Wal, M. D. M. Veloso, H. F. M. Vester, A. Vicentini, I. C. G. Vieira, T. V. Bentos, G. B. Williamson, and D. M. A. Rozendaal. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530:211–214.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Réjou-Méchain, M., O. Flores, R. Pélissier, A. Fayolle, N. Fauvet, and S. Gourlet-Fleury. 2014. Tropical tree assembly depends on the interactions between successional and soil filtering processes. *Global Ecology and Biogeography* 23:1440–1449.
- Rocha-Santos, L., M. Benschmol, M. M. Mayfield, D. Faria, M. S. Pessoa, D. C. Talora, E. Mariano-Neto, and E. Cazetta. 2017. Functional decay in tree community within tropical fragmented landscapes: Effects of landscape-scale forest cover. *PLOS ONE* 12:e0175545.

- Rozendaal, D. M. A., F. Bongers, T. M. Aide, E. Alvarez-Dávila, N. Ascarrunz, P. Balvanera, J. M. Becknell, T. V. Bentos, P. H. S. Brancalion, G. A. L. Cabral, S. Calvo-Rodríguez, J. Chave, R. G. César, R. L. Chazdon, R. Condit, J. S. Dallinga, J. S. de Almeida-Cortez, B. de Jong, A. de Oliveira, J. S. Denslow, D. H. Dent, S. J. DeWalt, J. M. Dupuy, S. M. Durán, L. P. Dutrieux, M. M. Espírito-Santo, M. C. Fandino, G. W. Fernandes, B. Finegan, H. García, N. Gonzalez, V. G. Moser, J. S. Hall, J. L. Hernández-Stefanoni, S. Hubbell, C. C. Jakovac, A. J. Hernández, A. B. Junqueira, D. Kennard, D. Larpin, S. G. Letcher, J.-C. Licona, E. Lebrija-Trejos, E. Marín-Spiotta, M. Martínez-Ramos, P. E. S. Massoca, J. A. Meave, R. C. G. Mesquita, F. Mora, S. C. Müller, R. Muñoz, S. N. de Oliveira Neto, N. Norden, Y. R. F. Nunes, S. Ochoa-Gaona, E. Ortiz-Malavassi, R. Ostertag, M. Peña-Claros, E. A. Pérez-García, D. Piotta, J. S. Powers, J. Aguilar-Cano, S. Rodríguez-Buritica, J. Rodríguez-Velázquez, M. A. Romero-Romero, J. Ruíz, A. Sanchez-Azofeifa, A. S. de Almeida, W. L. Silver, N. B. Schwartz, W. W. Thomas, M. Toledo, M. Uriarte, E. V. de Sá Sampaio, M. van Breugel, H. van der Wal, S. V. Martins, M. D. M. Veloso, H. F. M. Vester, A. Vicentini, I. C. G. Vieira, P. Villa, G. B. Williamson, K. J. Zanini, J. Zimmerman, and L. Poorter. 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances* 5:eaau3114.
- Santos, B. A., C. A. Peres, M. A. Oliveira, A. Grillo, C. P. Alves-Costa, and M. Tabarelli. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141:249–260.
- Sfair, J. C., V. Arroyo-Rodríguez, B. A. Santos, and M. Tabarelli. 2016. Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecological Applications* 26:1816–1826.
- Solar, R. R. de C., J. Barlow, J. Ferreira, E. Berenguer, A. C. Lees, J. R. Thomson, J. Louzada, M. Maués, N. G. Moura, V. H. F. Oliveira, J. C. M. Chaul, J. H. Schoereder, I. C. G. Vieira, R. Mac Nally, and T. A. Gardner. 2015. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecology Letters* 18:1108–1118.
- Sonnier, G., S. E. Johnson, K. L. Amatangelo, D. A. Rogers, and D. M. Waller. 2014. Is taxonomic homogenization linked to functional homogenization in temperate forests? *Global Ecology and Biogeography* 23:894–902.
- Srivastava, D. S., and M. Vellend. 2005. Biodiversity-ecosystem function research: Is It Relevant to Conservation? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* 36:267–94.
- Swenson, N. G., D. L. Erickson, X. Mi, N. A. Bourg, J. Forero-Montaña, X. Ge, R. Howe, J. K. Lake, X. Liu, K. Ma, N. Pei, J. Thompson, M. Uriarte, A. Wolf, S. J. Wright, W. Ye, J. Zhang, J. K. Zimmerman, and W. J. Kress. 2012. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology* 93:S112–S125.
- Tscharntke, T., J. M. Tylianakis, T. A. Rand, R. K. Didham, L. Fahrig, P. Batáry, J. Bengtsson, Y. Clough, T. O. Crist, C. F. Dormann, R. M. Ewers, J. Fründ, R. D. Holt, A. Holzschuh, A. M. Klein, D. Kleijn, C. Kremen, D. A. Landis, W. Laurance, D. Lindenmayer, C. Scherber, N. Sodhi, I. Steffan-Dewenter, C. Thies, W. H. van der Putten, and C. Westphal. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* 87:661–685.

- Watson, J. E. M., T. Evans, O. Venter, B. Williams, A. Tulloch, C. Stewart, I. Thompson, J. C. Ray, K. Murray, A. Salazar, C. McAlpine, P. Potapov, J. Walston, J. G. Robinson, M. Painter, D. Wilkie, C. Filardi, W. F. Laurance, R. A. Houghton, S. Maxwell, H. Grantham, C. Samper, S. Wang, L. Laestadius, R. K. Runting, G. A. Silva-Chávez, J. Ervin, and D. Lindenmayer. 2018. The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology & Evolution* 2:599–610.
- Willig, M. R., and S. J. Presley. 2018. Biodiversity and Disturbance. *The Encyclopedia of the Anthropocene* 3:45–51.
- Wright, S. J., and H. C. Muller-Landau. 2006. The Future of Tropical Forest Species. *Biotropica* 38:287–301.
- Yang, J., P. Yan, R. He, and X. Song. 2017. Exploring land-use legacy effects on taxonomic and functional diversity of woody plants in a rapidly urbanizing landscape. *Landscape and Urban Planning* 162:92–103.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Restauradores de florestas têm usado historicamente a observação dos processos naturais para definir estratégias de restauração, objetivando, dessa forma, alcançar níveis similares de estrutura e funcionalidade de ecossistemas de referência (e.g., florestas maduras). Portanto, o planejamento e o sucesso das iniciativas de restauração e conservação florestal dependem de uma compreensão mais abrangente dos condutores da sucessão secundária e dos fatores que podem afetar (positivamente ou negativamente) suas trajetórias. Nesse contexto, a ecologia funcional aparece como abordagem fundamental, pois são os *trade-offs* entre os atributos funcionais das plantas, que conduzem os processos de sucessão secundária e determinam se, e como, uma floresta irá se estabelecer e se desenvolver. Além disso, são essas características que respondem aos fatores abióticos e bióticos que afetam a dinâmica florestal e, portanto, devem ser consideradas em metodologias que visam prever os impactos de eventos extremos como as mudanças climáticas.

Em nosso primeiro capítulo demonstramos que, além do tempo e das condições abióticas naturais do sítio (teor de argila do solo e declividade), fatores antrópicos podem afetar a composição funcional de florestas secundárias. Esses resultados podem auxiliar tanto na previsão de possíveis impactos quanto nos projetos de restauração ecológica, atuando em diferentes frentes:

1) Auxiliar na escolha das espécies para uso em plantios de mudas: a constatação de que a declividade e o teor de argila são importantes na sucessão de florestas secas permitirá que os restauradores façam escolhas melhores (e.g., escolher espécies com área foliar específica menor para ocupar áreas com solos mais argilosos), o que possivelmente pode garantir um maior sucesso no estabelecimento e no crescimento das mudas no início do plantio;

2) Auxiliar no planejamento de estratégias de enriquecimento: a área basal de eucaliptos demonstrou ter um efeito seletivo nos atributos funcionais, portanto, em situações em que florestas secundárias regeneraram sob o dossel de eucaliptos são escolhidas como áreas destinadas a restauração e preservação, é possível enriquecer o sub-bosque dessas florestas com espécies mais adaptadas (e.g., espécies com área foliar maior) e assim aumentar a diversidade da área, algo que nem sempre ocorre naturalmente;

3) Auxiliar na escolha de áreas para restaurar ou na escolha de métodos de proteção para as áreas em restauração: nossos resultados demonstraram que a riqueza funcional é afetada negativamente pela proximidade de plantações de cana-de-açúcar, o que pode auxiliar os restauradores na escolha das áreas que serão destinadas à restauração (e.g., longe de canaviais) ou

na escolha de estratégias para proteger essas áreas dos possíveis impactos da cana-de-açúcar (e.g., fogo);

4) Auxiliar no planejamento da restauração da paisagem: conforme constatamos um aumento da cobertura florestal no entorno das áreas em regeneração afetou a composição funcional dessas áreas, levando-as a apresentar área foliar e riqueza funcional maiores, duas características esperadas para áreas mais velhas de florestas secas. Com esse conhecimento, os restauradores poderiam, por exemplo, escolher áreas na paisagem que possam contribuir para esse adiantamento no processo de sucessão secundária.

No segundo capítulo constatamos que as florestas secundárias, mesmo tendo diferentes históricos de degradação, apresentaram uma alta diversidade beta, taxonômica e funcional (sem abundância). As florestas remanescentes degradadas apresentaram, inclusive, maior riqueza taxonômica e funcional que florestas conservadas, indicando que essas áreas, mesmo em processo de regeneração e sob distúrbios antrópicos recorrentes, são reservatórios de alta biodiversidade. Conforme argumentamos anteriormente, o entendimento da ecologia funcional de florestas secundárias permite que os restauradores desenvolvam métodos de restauração mais eficientes, o mesmo deve acontecer para o manejo de áreas em sucessão e/ou degradadas. Essas áreas devem ser protegidas, não somente pelo potencial como repositório de biodiversidade, mas também por garantirem a multifuncionalidade e, portanto, a provisão de serviços ecossistêmicos na paisagem (Chazdon et al. 2016).

Nosso estudo teve um grande esforço amostral e gerou informações importantes para uma melhor compreensão de ecologia funcional de florestas secundárias. Porém, muitas abordagens não puderam ser exploradas, por limitações metodológicas, de tempo e recursos financeiros. Questões essas, que merecem ser mencionadas devido a sua importância para futuras pesquisas. Em nosso estudo, a composição funcional foi estudada a partir do valor médio por espécies, sendo uma abordagem escolhida devido ao elevado número de espécies e às limitações citada anteriormente. Apesar de ser uma metodologia bastante utilizada (Funk et al., 2017), estudos recentes demonstram que as variações intraespecíficas também são importantes para as questões abordadas na tese. Siefert et al. (2015), por exemplo, mostrou em uma meta-análise, que a extensão relativa da variação intraespecífica diminuiu com o aumento da riqueza de espécies e da extensão espacial, sendo responsável por 25% da variação total das características dentro das comunidades e 32% da variação entre as comunidades, em média. Essa variabilidade em populações naturais pode, por exemplo, impactar as interações competitivas e, conseqüentemente, a composição da comunidade, além de influenciar diversos processos ecológicos (Funk et al. 2017). Já a plasticidade dos atributos foliares – estudados por nós - tem

sido associada à produtividade e ao crescimento em resposta à disponibilidade de nitrogênio, temperatura e disponibilidade de água (da Silveira Pontes et al. 2010, Gross et al. 2015). Também não conseguimos explorar uma maior quantidade de atributos funcionais (embora fosse nossa intenção), algo que tornaria mais robusto o cálculo dos índices de diversidade, além de permitir uma compreensão melhor das estratégias de sobrevivência das plantas sob diferentes condições ambientais. Dentro de uma comunidade, as plantas podem diferir em características hidráulicas para evitar ou tolerar a seca ao longo de um gradiente de disponibilidade de água, o que evitaria, por exemplo, a concorrência entre elas (Silvertown et al. 2015).

Outra abordagem que não foi possível explorar é em relação aos efeitos da escala da paisagem nas análises do segundo capítulo. Em nosso estudo desconsideramos esse efeito, mas segundo a hipótese da "divergência da paisagem", a homogeneização biótica pode ocorrer na escala da paisagem, enquanto a heterogeneização biótica entre as paisagens. Nosso estudo foi delineado a partir do estudo realizado por Ferraz et al. (2014) que escolheram seis paisagens focais para avaliar o incremento de cobertura florestal. Esse incremento ocorreu sob diferentes usos prévios para cada paisagem, sendo que nas paisagens do Norte houve maior regeneração sob plantios de eucaliptos, enquanto que nas paisagens do Sul, predominaram áreas que regeneraram sob pastagens. Tal configuração, e a necessidade de encontrar áreas com extensão adequada ao nosso tamanho amostral, impediu que tivéssemos uma melhor distribuição dos tipos florestais estudados no capítulo 2, impedindo análises em escalas menores, que poderiam demonstrar padrões diferentes dos encontrados. Devido a esse delineamento também não conseguimos controlar a alta dependência espacial de algumas parcelas, pois muitas das áreas regeneraram no mesmo fragmento.

Essas abordagens não puderam ser exploradas por nós, mas certamente podem contribuir para refinar a compreensão dos resultados evidenciados aqui, sendo questões importantes para serem incluídas em pesquisas futuras.

Para finalizar, esperamos que nossos resultados possam contribuir para que o planejamento de futuras restaurações considere em suas estratégias os aspectos naturais e antrópicos que afetam a composição funcional, tanto no sítio a ser restaurado quanto na paisagem em que ele está inserido.

Referências

- Chazdon, R. L., E. N. Broadbent, D. M. A. Rozendaal, F. Bongers, A. M. A. Zambrano, T. M. Aide, P. Balvanera, J. M. Becknell, V. Boukili, P. H. S. Brancalion, D. Craven, J. S. Almeida-Cortez, G. A. L. Cabral, B. de Jong, J. S. Denslow, D. H. Dent, S. J. DeWalt, J. M. Dupuy, S. M. Durán, M. M. Espírito-Santo, M. C. Fandino, R. G. César, J. S. Hall, J. L. Hernández-Stefanoni, C. C. Jakovac, A. B. Junqueira, D. Kennard, S. G. Letcher, M. Lohbeck, M. Martínez-Ramos, P. Massoca, J. A. Meave, R. Mesquita, F. Mora, R. Muñoz, R. Muscarella, Y. R. F. Nunes, S. Ochoa-Gaona, E. Orihuela-Belmonte, M. Peña-Claros, E. A. Pérez-García, D. Piotta, J. S. Powers, J. Rodríguez-Velazquez, I. E. Romero-Pérez, J. Ruiz, J. G. Saldarriaga, A. Sanchez-Azofeifa, N. B. Schwartz, M. K. Steininger, N. G. Swenson, M. Uriarte, M. van Breugel, H. van der Wal, M. D. M. Veloso, H. Vester, I. C. G. Vieira, T. V. Bentos, G. B. Williamson, and L. Poorter. 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances* 2:e1501639.
- Ferraz, S. F. B., K. M. P. M. B. Ferraz, C. C. Cassiano, P. H. S. Brancalion, D. T. A. da Luz, T. N. Azevedo, L. R. Tambosi, and J. P. Metzger. 2014. How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? *Landscape Ecology* 29:187–200.
- Funk, J. L., J. E. Larson, G. M. Ames, B. J. Butterfield, J. Cavender-Bares, J. Firm, D. C. Laughlin, A. E. Sutton-Grier, L. Williams, and J. Wright. 2017. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews* 92:1156–1173.
- Gross, N., P. Liancourt, R. Butters, R. P. Duncan, and P. E. Hulme. 2015. Functional equivalence, competitive hierarchy and facilitation determine species coexistence in highly invaded grasslands. *New Phytologist* 206:175–186.
- Siefert, A., C. Violle, L. Chalmandrier, C. H. Albert, A. Taudiere, A. Fajardo, L. W. Aarssen, C. Baraloto, M. B. Carlucci, M. V. Cianciaruso, V. de L. Dantas, F. de Bello, L. D. S. Duarte, C. R. Fonseca, G. T. Freschet, S. Gaucherand, N. Gross, K. Hikosaka, B. Jackson, V. Jung, C. Kamiyama, M. Katabuchi, S. W. Kembel, E. Kichenin, N. J. B. Kraft, A. Lagerström, Y. Le Bagousse-Pinguet, Y. Li, N. Mason, J. Messier, T. Nakashizuka, J. M. Overton, D. A. Peltzer, I. M. Pérez-Ramos, V. D. Pillar, H. C. Prentice, S. Richardson, T. Sasaki, B. S. Schamp, C. Schöb, B. Shipley, M. Sundqvist, M. T. Sykes, M. Vandewalle, and D. A. Wardle. 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18:1406–1419.
- Silveira Pontes, L., F. Louault, P. Carrère, V. Maire, D. Andueza, and J.-F. Soussana. 2010. The role of plant traits and their plasticity in the response of pasture grasses to nutrients and cutting frequency. *Annals of Botany* 105:957–965.
- Silvertown, J., Y. Araya, and D. Gowing. 2015. Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. *Journal of Ecology* 103:93–108.

APÊNDICES

APÊNDICE A. Hipóteses para todas as variáveis avaliadas no capítulo 2.

Variáveis temporais, locais e de paisagem	Área foliar	Área foliar específica	Espessura foliar	Conteúdo de matéria seca da folha	Densidade da madeira	Riqueza funcional	Equabilidade funcional	Divergência funcional
Idade	+	+	-	-	-	+	+	+
Área basal de eucaliptos	+	+	-	-	-	-	+	-
Soma de bases	+	+	-	-	-	+	+	+
Argila	+	+	-	-	-	+	+	+
Declividade	-	-	+	+	+	-	-	-
Distância da borda	+	+	-	-	-	+	+	+
Uso no entorno mais próximo (cana)	-	-	+	+	+	-	-	-
Distância de curso d' água	-	-	+	+	+	-	-	-
Cobertura florestal média	+	+	-	-	-	+	+	+
Diferença da cobertura florestal	+	+	-	-	-	+	+	+
Cobertura florestal média x uso no entorno mais próximo (cana)	+	+	-	-	-	+	+	+
Idade x uso no entorno mais próximo (cana)	-	-	+	+	+	-	-	-

APÊNDICE B. Características das parcelas levantadas.

Tipo florestal e códigos	Nº espécies	Latitude	Longitude
Florestas remanescentes conservadas	674	–	–
FC1	131	-22.1381	-47.84758
FC2	76	-22.9236	-47.66172
FC3	135	-21.9614	-47.89511
FC4	158	-22.4405	-48.11437
FC5	97	-22.7839	-47.8224
FC6	77	-22.3776	-47.32119
Florestas remanescentes degradadas	1057	–	–
FD1	107	-22.2164	-47.59866
FD2	108	-22.2407	-47.59765
FD3	123	-22.279	-47.6197
FD4	109	-22.3007	-47.60381
FD5	108	-22.3444	-47.58218
FD6	81	-22.3326	-47.56472
FD7	117	-22.4815	-47.70387
FD8	90	-22.4848	-47.68842
FD9	120	-22.5765	-47.73684
FD10	94	-22.5934	-47.76221
Florestas secundárias regenerando sob pastos abandonados			
FSpas12*	87	-22.2369	-47.594
FSpasC18*	67	-22.2186	-47.5952
FSpasC19*	105	-22.2153	-47.59372
FSpasC20*	123	-22.215	-47.592
FpasC22	138	-22.219	-47.59387
FSpas48*	55	-22.3405	-47.57768
FSpasC49*	90	-22.3408	-47.57625
FSpas53	90	-22.342	-47.57338
FSpas54*	125	-22.342	-47.5741
FSpas56*	105	-22.339	-47.57297
FSpasC62	85	-22.3437	-47.57464
FSpasC63	89	-22.3431	-47.57696
FSpas64*	93	-22.346	-47.5749
FSEpas71*	115	-22.3318	-47.56281
FSpas85*	111	-22.3539	-47.56223
FSpas87*	96	-22.3574	-47.56465
FSpas205*	208	-22.3408	-47.54783
FSpas206*	167	-22.3301	-47.55704
FSpas207*	130	-22.2889	-47.62301
Florestas secundárias regenerando sob plantios de eucalipto abandonados	2183	–	–
FSeuc31	113	-22.2931	-47.59562

*parcelas usadas no Capítulo 3

Tipo florestal e códigos	Nº espécies	Latitude	Longitude
FSeuc 32	80	-22.2928	-47.59627
FSeuc 33*	111	-22.2922	-47.59663
FSeuc 46*	58	-22.3398	-47.57689
FSpas52*	133	-22.3413	-47.57203
FSeuc 58*	111	-22.3447	-47.58
FSeuc 70*	142	-22.332	-47.56129
FSeuc73*	188	-22.3338	-47.56055
FSeuc 78*	82	-22.3438	-47.57039
FSeuc83*	87	-22.3525	-47.56369
FSeuc84*	100	-22.3552	-47.55906
FSeuc88	115	-22.3567	-47.56466
FSeuc 89*	115	-22.3577	-47.56364
FSeuc90*	75	-22.3573	-47.56313
FSeuc 134*	70	-22.605	-47.73213
FSeuc 150*	145	-22.329	-47.5495
FSeuc 154*	76	-22.3604	-47.55781
FSeuc 156*	70	-22.2976	-47.59957
FSeuc 163	89	-22.509	-47.6966
FSeuc 201*	86	-22.6071	-47.71289
FSeuc 202*	105	-22.5087	-47.69393
FSeuc 203	121	-22.6079	-47.72531
FSeuc 208*	103	-22.5956	-47.7217

*parcelas usadas no Capítulo 3

APÊNDICE C. Lista de espécies coletadas. Indet: espécie que não foi possível determinar a espécie, Natur: espécies naturalizadas, FC: Florestas remanescentes conservadas, FD: Florestas remanescentes degradadas, FSeuc: Floresta secundárias regenerando sob plantio de eucaliptos e FSpas: Floresta secundária regenerando sob pastos. Ex. Reg: exótica regional.

Família e espécies	Número de indivíduos				Total	Origem
	FC	FD	FSeuc	FSpas		
Anacardiaceae	9	17	25	152	203	
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	5	17	5	2	29	Nativa
<i>Litbraea molleoides</i> (Vell.) Engl.			7	59	66	Nativa
<i>Mangifera indica</i> L.			1	11	12	Exótica
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão			1	69	70	Nativa
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	1		11	11	23	Nativa
<i>Tapirira obtusa</i> (Benth.) J.D.Mitch.	3				3	Nativa
Annonaceae	4	7		9	20	
<i>Annona cacans</i> Warm.		2			2	Nativa
<i>Annona sylvatica</i> A.St.-Hil.		3		9	12	Nativa
<i>Duguetia lanceolata</i> A.St.-Hil.		2			2	Nativa
<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	4				4	Nativa
Apocynaceae	16	66	6	9	97	
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll.Arg.	2	2	2	9	15	Nativa
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg.	5	53			58	Nativa
<i>Aspidosperma ramiflorum</i> Müll.Arg.	9	11			20	Nativa
<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A.DC.			4		4	Nativa
Aquifoliaceae	4				4	
<i>Ilex paraguariensis</i> A.St.-Hil.	1				1	Nativa
<i>Ilex</i> sp. 1	3				3	Indet
Araliaceae			1	3	4	
<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne. & Planch.			1	3	4	Nativa
Arecaceae	26	7	9	11	53	
<i>Syagrus romançoiffiana</i> (Cham.) Glassman	26	7	9	11	53	Nativa
Asteraceae	1	4	63	60	128	
<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho		1	63	60	124	Nativa
<i>Vernonanthura divaricata</i> (Spreng.) H.Rob.	1	3			4	Nativa
Bignoniaceae	1	3	52	64	120	
<i>Handroanthus</i> cf. <i>impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	1				1	Nativa
<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos			4	4	8	Nativa
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos		1	4	59	64	Nativa
<i>Jacaranda macrantha</i> Cham.			1	1	2	Ex. Reg
<i>Jacaranda</i> sp. 1		1			1	Indet
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth			43		43	Exótica
<i>Zeyheria tuberculosa</i> (Vell.) Bureau ex Verl.		1			1	Nativa
Boraginaceae	3	1	11	24	39	
<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling & J.S.Mill.	1		3	10	14	Nativa
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	2			1	3	Nativa
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.			1		1	Nativa
<i>Cordia superba</i> Cham.				2	2	Nativa
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.		1	7	11	19	Nativa

Família e espécies	FC	FD	FSeuc	FSpas	Total	Origem
Cannabaceae	1		5	25	31	
<i>Celtis</i> cf. <i>iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.			5	21	26	Nativa
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm.	1				1	Nativa
<i>Celtis</i> sp. 1				1	1	Indet
<i>Celtis</i> spp.				2	2	Indet
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume				1	1	Nativa
Cardiopteridaceae	1	1			2	
<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A.Howard	1	1			2	Nativa
Caricaceae		4			4	
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC.		4			4	Nativa
Celastraceae	5	6		5	16	
<i>Maytenus gonoclada</i> Mart.	5	6		3	14	Nativa
<i>Monteverdia aquifolia</i> (Mart.) Biral				2	2	Nativa
Combretaceae		3	1	1	5	
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.			1		1	Nativa
<i>Terminalia triflora</i> (Griseb.) Lillo		3		1	4	Nativa
Cunoniaceae	1				1	
<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	1				1	Nativa
Cupressaceae			2		2	
<i>Cupressus</i> spp.			2		2	Exótica
Ebenaceae			1	21	22	
<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.			1	21	22	Nativa
Elaeocarpaceae	3				3	
<i>Sloanea lasiocoma</i> K.Schum.	3				3	Nativa
Erythroxylaceae			1	2	3	
<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.			1		1	Nativa
<i>Erythroxylum pelleterianum</i> A.St.-Hil.				2	2	Nativa
Euphorbiaceae	73	84	95	154	406	
<i>Actinostemon conceptionis</i> (Chodat & Hassl.) Hochr.	29	7	2		38	Nativa
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.	10	10			20	Nativa
<i>Actinostemon</i> sp. 1	8	1			9	Indet
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.		3	34	14	51	Nativa
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	1				1	Nativa
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	4	39	35	80	158	Nativa
<i>Croton piptocalyx</i> Müll.Arg.		10		2	12	Nativa
<i>Croton urucurana</i> Baill.				24	24	Nativa
Euphorbiaceae 1		1			1	Indet
Euphorbiaceae 2			3		3	Indet
Euphorbiaceae 4				3	3	Indet
<i>Gymnanthes klotzschiana</i> Müll.Arg.	18	12	3		33	Nativa
<i>Gymnanthes nervosa</i> Müll.Arg.	3				3	Nativa
<i>Ricinus communis</i> L.		1			1	Exótica
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong				1	1	Nativa
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.			18	30	48	Nativa

Família e espécies	FC	FD	FSeuc	FSpas	Total	Origem
Euphorbiaceae	1	15	22	6	44	
<i>Euphorbiaceae</i> 3		15	22	6	43	Indet
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	1				1	Nativa
Fabaceae	27	218	496	574	1315	
<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart			3	5	8	Nativa
<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.		1	22	8	31	Nativa
<i>Bauhinia forficata</i> Link		8	31	1	40	Nativa
<i>Bauhinia longifolia</i> (Bong.) Steud.		1		7	8	Nativa
<i>Bauhinia</i> sp. 1		1			1	Indet
<i>Calliandra tweedii</i> Benth.		3	5	4	12	Nativa
<i>Cassia ferruginea</i> (Schrad.) Schrad. ex DC.	4	1	1		6	Nativa
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillem. ex Benth.	7	52	5	16	80	Nativa
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	2	5	7	61	75	Nativa
<i>Cyclolobium brasiliense</i> Benth.			1		1	Nativa
<i>Dalstedtia muehlbergiana</i> (Hassl.) M.J.Silva & A.M.G. Azevedo		9	9	57	75	Nativa
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton		1			1	Nativa
<i>Dalbergia villosa</i> (Benth.) Benth.		6			6	Nativa
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong		2	17	18	37	Nativa
Fabaceae spp.		1			1	Indet
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	4	22			26	Nativa
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	1		4		5	Nativa
<i>Inga vera</i> Willd.	1	11		9	21	Nativa
<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit			1	7	8	Exótica
<i>Leucochloron incuriale</i> (Vell.) Barneby & J.W.Grimes			1		1	Nativa
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) A.M.G.Azevedo & H.C.Lima		6	38	44	88	Nativa
<i>Lonchocarpus</i> spp.				2	2	Indet
<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel		6	21	45	72	Nativa
<i>Machaerium hirtum</i> (Vell.) Stellfeld		4	25	23	52	Nativa
<i>Machaerium nyctitans</i> (Vell.) Benth.	1	8	30	78	117	Nativa
<i>Machaerium scleroxylon</i> Tul.		11		1	12	Nativa
<i>Machaerium</i> spp.		6			6	Indet
<i>Machaerium stipitatum</i> Vogel	1	19	36	40	96	Nativa
<i>Machaerium villosum</i> Vogel	1	5	34	54	94	Nativa
<i>Myroxylon peruiferum</i> L.f.				3	3	Nativa
<i>Ormosia</i> spp.			1	1	2	Indet
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan			8		8	Nativa
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.		3	13	6	22	Nativa
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	2	3	157		162	Nativa
<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel				3	3	Nativa
<i>Platypodium elegans</i> Vogel		13	20	78	111	Nativa
<i>Pterogyne nitens</i> Tul.			3		3	Nativa
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	2	2	3	2	9	Nativa
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & Barneby		1		1	2	Nativa

Família e espécies	FC	FD	FSeuc	FSpas	Total	Origem
Fabaceae						
<i>Sesbania virgata</i> (Cav.) Pers.	1				1	Nativa
<i>Zollernia ilicifolia</i> (Brongn.) Vogel		7			7	Nativa
Indeterminada 1				1	1	Indet
Indeterminada 1				1	1	Indet
Indeterminada 2			7	6	13	Indet
Indeterminada 2			7	6	13	Indet
Indeterminada3		1			1	Indet
Indeterminada 3		1			1	Indet
Indeterminada 4		2			2	Indet
Indeterminada 4		2			2	Indet
Lacistemataceae			1		1	
<i>Lacistema hasslerianum</i> Chodat			1		1	Nativa
Lamiaceae		3	6	1	10	
<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke		3	3	1	7	Nativa
<i>Vitex</i> cf. <i>megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke			1		1	Nativa
<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke			2		2	Nativa
Lauraceae	20	9	25	34	88	
<i>Cryptocarya</i> cf. <i>saligna</i> Mez	1				1	Nativa
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F.Macbr.		1	2		3	Nativa
Lauraceae 1	2				2	Indet
Lauraceae 2	1				1	Indet
Lauraceae 3				1	1	Indet
Lauraceae spp.			1	1	2	Indet
<i>Nectandra lanceolata</i> Nees				8	8	Nativa
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez		2	6	5	13	Nativa
<i>Ocotea</i> cf. <i>odorifera</i> (Vell.) Rohwer	3				3	Nativa
<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	1				1	Nativa
<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	8		7	12	27	Nativa
<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	1				1	Nativa
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees		5	4	6	15	Nativa
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez			5	1	6	Nativa
<i>Ocotea velutina</i> (Nees) Rohwer	4	1			5	Nativa
Lecythidaceae	9	12	2	14	37	
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	6	5	2	14	27	Nativa
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	3	7			10	Nativa
Lythraceae		2	1	11	14	
<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil.		2	1	11	14	Nativa
Malpighiaceae				2	2	
<i>Byrsonima</i> sp. 1				2	2	Indet
Malvaceae	4	22	85	268	379	
<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.		1		5	6	Nativa
<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	3	11	1	5	20	Nativa
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.		2	38	73	113	Nativa
<i>Heliocarpus popayanensis</i> Kunth		1			1	Nativa

Família e espécies	FC	FD	FSeuc	FSpas	Total	Origem
<i>Luehea candicans</i> Mart. & Zucc.			29	152	181	Nativa
<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.		5			5	Nativa
<i>Luehea grandiflora</i> Mart. & Zucc.			5	22	27	Nativa
<i>Luehea paniculata</i> Mart. & Zucc.			7	2	9	Nativa
<i>Luehea</i> spp.		1			1	Indet
Malvaceae 1				6	6	Indet
<i>Pseudobombax</i> spp.			1	1	2	Indet
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A.Robyns	1	1	3	2	7	Nativa
<i>Pseudobombax longiflorum</i> (Mart.) A.Robyns			1		1	Nativa
Melastomataceae	2		10	2	14	
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana			9	2	11	Nativa
<i>Miconia lepidota</i> DC.	2				2	Nativa
<i>Miconia</i> sp. 1			1		1	Indet
Meliaceae	46	76	179	245	546	
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	2	2	4	1	9	Nativa
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	1	2	15	5	23	Nativa
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer		13	1	2	16	Nativa
<i>Guarea kunthiana</i> A.Juss.			4		4	Nativa
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl		2	96	43	141	Nativa
<i>Guarea</i> spp.			2		2	Indet
<i>Melia azedarach</i> L.				4	4	Exótica
<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.	31	1			32	Nativa
<i>Trichilia catigua</i> A.Juss.	8	42	4	7	61	Nativa
<i>Trichilia</i> cf. <i>casaretti</i> C.DC.		1			1	Nativa
<i>Trichilia</i> cf. <i>clauseni</i> C.DC.	1				1	Nativa
<i>Trichilia clauseni</i> C.DC.	2	11	1	128	142	Nativa
<i>Trichilia elegans</i> A.Juss.			2	1	3	Nativa
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	1	1	49	54	105	Nativa
<i>Trichilia</i> sp. 1		1	1		2	Indet
Monimiaceae				2	2	
<i>Mollinedia widgrenii</i> A.DC.				2	2	Nativa
Moraceae	2	3	16	11	32	
<i>Ficus guaranitica</i> Chodat	1	1	13	4	19	Nativa
<i>Ficus</i> spp.				1	1	Indet
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don ex Steud.	1	1	3	6	11	Nativa
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger et al.		1			1	Nativa
Myrtaceae	72	89	193	286	640	
<i>Calyptranthes clusiiifolia</i> O.Berg	2				2	Nativa
<i>Calyptranthes grandifolia</i> O.Berg	3				3	Nativa
<i>Calyptranthes</i> sp. 1	1		3	9	13	Indet
<i>Calyptranthes</i> sp. 2		1			1	Indet
<i>Calyptranthes</i> spp.	1				1	Indet
<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O.Berg		7			7	Nativa
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> (Mart.) O.Berg		8	2	14	24	Nativa

Família e espécies	FC	FD	FSeuc	FSpas	Total	Origem
<i>Eugenia cf. hiemalis</i> Cambess.	1				1	Nativa
<i>Eugenia dodonaeifolia</i> Cambess.	2	3		4	9	Nativa
<i>Eugenia florida</i> DC.	1	3	106	65	175	Nativa
<i>Eugenia hiemalis</i> Cambess.		3			3	Nativa
<i>Eugenia ligustrina</i> (Sw.) Willd.	5	4			9	Nativa
<i>Eugenia paracatuana</i> O. Berg			22	36	58	Nativa
<i>Eugenia pluriflora</i> DC.	10		2		12	Nativa
<i>Eugenia pyriformis</i> Cambess.			1	38	39	Nativa
<i>Eugenia repanda</i> O.Berg			2		2	Nativa
<i>Eugenia</i> sp. 1	1	37			38	Indet
<i>Eugenia</i> sp. 2		2			2	Indet
<i>Eugenia</i> sp. 3	2				2	Indet
<i>Eugenia speciosa</i> Cambess.				4	4	Nativa
<i>Eugenia</i> spp.	4				4	Indet
<i>Myrcia bebetepala</i> DC.	2	1			3	Nativa
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.		1	15	6	22	Nativa
<i>Myrcia</i> sp. 1	1				1	Indet
<i>Myrcia</i> sp. 4	1				1	Indet
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	3	3	2	10	18	Nativa
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.		2	14	1	17	Nativa
<i>Myrcia venulosa</i> DC.	3				3	Nativa
<i>Myrcianthes pungens</i> (O.Berg) D.Legrand		6		1	7	Nativa
<i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg	12	2	2	2	18	Nativa
<i>Myrciaria tenella</i> (DC.) O.Berg		1			1	Nativa
Myrtaceae 1	1				1	Indet
Myrtaceae 2		1			1	Indet
Myrtaceae 3			1		1	Indet
Myrtaceae 4			1		1	Indet
Myrtaceae spp.		1		1	2	Indet
<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i> (Gomes) Landrum	13				13	Nativa
<i>Plinia peruviana</i> (Poir.) Govaerts	3	1	1	2	7	Nativa
<i>Psidium guajava</i> L.			19	74	93	Natur
<i>Psidium sartorianum</i> (O.Berg) Nied.				16	16	Nativa
<i>Psidium</i> sp. 1		2			2	Indet
<i>Syzygium cumini</i> (L.) Skeels				1	1	Indet
<i>Syzygium</i> sp. 1				2	2	Indet
Não classificadas	4	20	19	49	92	Indet
646		5			5	Indet
Nyctaginaceae	1	4	1	5	11	
<i>Guapira hirsuta</i> (Choisy) Lundell		1		1	2	Nativa
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	1	3	1	4	9	Nativa
Ochnaceae			1	2	3	
<i>Oouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl.			1	2	3	Nativa

Família e espécies	FC	FD	FSeuc	FSpas	Total	Origem
Oleaceae			2		2	
Oleaceae 1			2		2	Indet
Opiliaceae	2				2	
<i>Agonandra excelsa</i> Griseb.	2				2	Nativa
Peraceae	1	2	9	4	16	
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	1	2	9	4	16	Nativa
Phyllanthaceae	24		3		27	
<i>Margaritaria cf. nobilis</i> L.f.	1				1	Nativa
<i>Savia dictyocarpa</i> Müll.Arg.	23		3		26	Nativa
Phytolaccaceae	6	33	4	1	44	
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	6	33	4		43	Nativa
<i>Sequiera langsdorffii</i> Moq.				1	1	Nativa
Picramniaceae		2	40		42	
<i>Picramnia sellowii</i> Planch.		2	40		42	Nativa
Piperaceae		7			7	
<i>Piper amalago</i> L.		5			5	Nativa
<i>Piper arboreum</i> Aubl.		2			2	Nativa
Polygalaceae				1	1	
Polygalaceae 1				1	1	Indet
Polygonaceae	10	5	5	9	29	
<i>Coccoloba cordata</i> Cham.	1	2	1	2	6	Nativa
<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	1				1	Nativa
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	8	3	4	7	22	Nativa
Primulaceae	2	4	27	15	48	
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.			9	11	20	Nativa
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	2	4	18	4	28	Nativa
Proteaceae	8	2	1	7	18	
<i>Roupala montana</i> Aubl.	8	2	1	7	18	Nativa
Rhamnaceae	9	1	25	35	70	
<i>Colubrina glandulosa</i> Perkins	9				9	Nativa
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek		1	25	35	61	Nativa
Rosaceae		1		1	2	
<i>Eriobotrya japonica</i> (Thunb.) Lind				1	1	Exótica
<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.		1			1	Nativa
Rubiaceae	56	11	13	5	85	
<i>Alseis floribunda</i> Schott		3			3	Nativa
<i>Amaioua intermedia</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	35				35	Nativa
<i>Chomelia bella</i> (Standl.) Steyererm.			1		1	Nativa
<i>Chomelia pobliana</i> Müll.Arg.				1	1	Nativa
<i>Chomelia</i> sp. 1	1		3		4	Indet
<i>Coutarea bexandra</i> (Jacq.) K.Schum.		5	7	2	14	Nativa
<i>Faramea latifolia</i> (Cham. & Schltld.) DC.			2		2	Nativa
<i>Ixora brevifolia</i> Benth.	3				3	Nativa
<i>Ixora cf. brevifolia</i> Benth.	7				7	Nativa
<i>Psychotria vellosiana</i> Benth.	4				4	Nativa

Família e espécies	FC	FD	FSeuc	FSpas	Total	Origem
Rubiaceae						
<i>Rudgea jasminooides</i> (Cham.) Müll.Arg.	6	3		2	11	Nativa
Rutaceae	189	135	75	67	466	
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.		3	6		9	Nativa
<i>Citrus</i> spp.			2	2	4	Exótica
<i>Conchocarpus pentandrus</i> (A. St.-Hil.) Kallunki & Pirani	18	29			47	Nativa
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A.St.-Hil.) A. Juss. ex Mart.		10	7	19	36	Nativa
<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	1				1	Nativa
<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	28	2			30	Nativa
<i>Galipea jasmijniflora</i> (A.St.-Hil.) Engl.	69	24			93	Nativa
<i>Metrodorea nigra</i> A.St.-Hil.	62	60			122	Nativa
Rutaceae 1		1			1	Indet
<i>Zanthoxylum acuminatum</i> (Sw.) Sw.		1			1	Nativa
<i>Zanthoxylum caribaenum</i> Lam.	10		1		11	Nativa
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.			1	2	3	Nativa
<i>Zanthoxylum monogynum</i> A.St.-Hil.		1	39	10	50	Nativa
<i>Zanthoxylum petiolare</i> A.St.-Hil. & Tul.			1	3	4	Nativa
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	1	3	12	27	43	Nativa
<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.		1	6	3	10	Nativa
<i>Zanthoxylum</i> spp.				1	1	Indet
Salicaceae	10	49	147	205	411	
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	2	1	8	14	25	Nativa
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	2	3	22	29	56	Nativa
<i>Casearia lasiophylla</i> Eichler	1				1	Nativa
<i>Casearia obliqua</i> Spreng.	1				1	Nativa
<i>Casearia</i> sp. 1		1			1	Indet
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	4	42	112	159	317	Nativa
<i>Prockia</i> cf. <i>crucis</i> P.Browne ex L.		1			1	Nativa
<i>Prockia crucis</i> P.Browne ex L.				3	3	Nativa
<i>Xylosma pseudosalzmanii</i> Sleumer			5		5	Nativa
<i>Xylosma</i> sp. 1		1			1	Indet
Sapindaceae	2	9	35	52	98	
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.		1	17	41	59	Nativa
<i>Allophylus racemosus</i> Sw.			1	2	3	Nativa
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.		3	2	5	10	Nativa
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.		2		1	3	Nativa
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	2	3	15	3	23	Nativa
Sapotaceae	13	20	19	56	108	
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	10	9	2	4	25	Nativa
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.		11	17	52	80	Nativa
<i>Pouteria</i> sp. 1	3				3	Indet
Siparunaceae	1	4	7		12	
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	1	4	7		12	Nativa
Solanaceae		1	2	3	6	
<i>Acnistus arborescens</i> (L.) Schtdl.			1	2	3	Nativa
<i>Cestrum intermedium</i> Sendtn.			1		1	Nativa

Família e espécies	FC	FD	FSeuc	FSpas	Total	Origem
Solanaceae						
Solanaceae sp. 1				1	1	Indet
<i>Solanum argenteum</i> Dunal		1			1	Nativa
Styracaceae	2				2	
<i>Styrax poblii</i> A.DC.	2				2	Nativa
Symplocaceae			1		1	
<i>Symplocos</i> cf. <i>laxiflora</i> Benth.			1		1	Nativa
Urticaceae		57	4	2	63	
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul		1	1	2	4	Nativa
<i>Urena baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.		25			25	Nativa
<i>Urena caracasana</i> (Jacq.) Griseb.		2	3		5	Nativa
<i>Urena nitida</i> (Vell.) P.Brack		20			20	Nativa
Urticaceae						
<i>Urena</i> spp.		9			9	Indet
Verbenaceae		11	21	56	88	
<i>Aloysia virgata</i> (Ruiz & Pav.) Juss.		11	12	47	70	Nativa
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.			9	9	18	Nativa
Vochysiaceae	2	20		3	25	
<i>Callisthene minor</i> Mart.	2	20		1	23	Nativa
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.				2	2	Nativa
Total Geral	674	1058	1776	2581	6089	

APÊNDICE D. Detalhes dos atributos funcionais escolhidos e método de coleta e mensuração. Antes da mensuração, as folhas foram reidratadas com água deionizada por pelo menos 6h, não ultrapassando 12h.

Atributo funcional	Papel funcional (modificado e adaptado de LOHBECK, 2010)	Método de coleta e mensuração
Área foliar (AF)	Relacionada à produção de matéria seca, respiração, resfriamento da folha e trocas gasosas (Bazzaz and Pickett 1980, Popma et al. 1992)	Para calcular a AF foram utilizados dois métodos: em um deles as folhas foram escaneadas e, usando o programa ImageJ foi calculada a área das imagens digitalizadas, no segundo método a área foi calculada com o uso do aparelho LICOR Modelo LI-3100. Não foram incluídos pecíolos nas medidas.
Área foliar específica (AFE)	Reflete os mecanismos de economia de captura de luz, a taxa de assimilação líquida e de crescimento relativo, o tempo de vida da folha e a capacidade fotossintética (Reich et al. 1997, Poorter and Garnier 1999, Sterck et al. 2006, Poorter and Bongers 2006)	Para calcular a AFE cada área foliar das folhas usadas anteriormente foi dividida por sua respectiva massa seca. Para isso as folhas foram secas em estufa e pesadas em balança com precisão de 0,01g.
Conteúdo de matéria seca da folha (CMS)	Indica a densidade do tecido foliar, o nível de assimilação de compostos e transferência de condutância para CO ₂ , os custos de construção e de retenção de nutrientes, a resistência à danos mecânicos e herbivoria e a tolerância à limitações de água (Poorter and Garnier 1999, Niinemets 2001a, Garnier et al. 2004)	A CMS foi calculada a partir da divisão da massa seca das folhas, anteriormente citadas, pela massa úmida dessas mesmas folhas.
Espessura da folha (EF)	Relacionada aos custos de construção, longevidade foliar, taxas de fotossíntese por unidade de área foliar, resistência à danos mecânicos e herbivoria, trocas gasosas e resfriamento da folha (Reich et al. 1991, Popma et al. 1992, Niinemets 2001b, Diaz et al. 2004)	A EF foi medida com o uso de um micrômetro digital, evitando as nervuras primárias e secundárias das folhas.
Densidade de madeira	Está relacionada aos custos de construção, taxas de crescimento, vulnerabilidade do caule e taxas de mortalidade (Poorter et al. 2008, Chave et al. 2009)	Dados secundários.
Referências		
Bazzaz, F. A., and S. T. A. Pickett. 1980. Physiological Ecology of Tropical Succession: A Comparative Review. <i>Annual Review of Ecology and Systematics</i> 11:287–310.		
Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson, and A. E. Zanne. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. <i>Ecology Letters</i> 12:351–366.		

- Diaz, S., J. G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, J. P. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. R. Band, S. Basconcelo, P. Castro-Díez, G. Funes, B. Hamzehee, M. Khoshnevi, N. Pérez-Harguindeguy, M. C. Pérez-Rontomé, F. A. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Boustani, M. Charles, M. Dehghan, L. de Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, G. Jones, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martínez, A. Romo-Díez, S. Shaw, B. Siavash, P. Villar-Salvador, and M. R. Zak. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295–304.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M.-L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill, and J.-P. Toussaint. 2004. PLANT Functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637.
- Niinemets, Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82:453–469.
- Poorter, H., and E. Garnier. 1999. Ecological Significance of inherent variation in relative growth rate and its components. Page 920 *in* F. PUGNAIRE, F.I. VALLADARES, editor. *Handbook of functional plant ecology*. New York.
- Poorter, L., and F. Bongers. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87:1733–43.
- Poorter, L., · Danaë, and M. A. Rozendaal. 2008. Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia* 158:35–46.
- Popma, J., F. Bongers, and M. J. A. Werger. 1992. Gap-Dependence and Leaf Characteristics of Trees in a Tropical Lowland Rain Forest in Mexico. *Oikos* 63:207.
- Reich, P. B., C. Uhl, M. B. Walters, and D. S. Ellsworth. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia* 86:16–24.
- Reich, P. B., M. B. Walters, and D. S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:13730–4.
- Sterck, F. J., L. Poorter, and F. Schieving. 2006. Leaf Traits Determine the Growth-Survival Trade-Off across Rain Forest Tree Species. *The American Naturalist* 167:758–765.

APÊNDICE E. Espécies que tiveram seus atributos funcionais levantados: AF: Área foliar (cm²), AFE: Área foliar específica (cm²/g), CMS: Conteúdo de matéria seca (g/g), EF: Espessura da folha (cm), nf: número de folhas, ni: número de indivíduos, DM: Densidade da madeira (g/cm³), Ref. DM: referências da densidade da madeira, dp: desvio padrão, CAP2: capítulo 2, CAP3: capítulo 3.

Espécie	AF	dp AF	AFE	dp AFE	CMS	dp CMS	EF	dp EF	nl	ni	DM	Ref. DM	CAP2	CAP3
	646	59,80	12,37	201,35	54,14	0,33	0,04	0,02	0,003	4	2	–	–	x
<i>Actinostemon conceptionis</i> (Chodat & Hassl.) Hochr.	7,80	1,91	186,64	30,10	0,41	0,06	0,02	0,004	10	5	0,70	Dado não publicado	x	x
<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke	76,81	14,69	134,80	0,24	0,28	0,01	0,03	0,002	2	1	0,86	Chave et al. 2009	x	x
<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	133,21	35,41	118,59	24,28	0,47	0,08	0,01	0,007	6	3	0,63	Chave et al. 2009	x	x
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	83,50	23,71	166,17	42,62	0,37	0,04	0,02	0,003	4	2	0,38	Chave et al. 2009	x	x
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	40,75	3,22	97,16	1,57	0,44	0,00	0,02	0,001	2	1	0,47	Chave et al. 2009		x
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	32,75	1,76	97,14	11,78	0,39	0,03	0,03	0,004	6	3	0,65	Chave et al. 2009	x	x
<i>Allophylus racemosus</i> Sw.	54,92	8,64	93,84	6,77	0,36	0,01	0,03	0,000	2	1	0,52	Oliveira 2014	x	x
<i>Aloysia virgata</i> (Ruiz & Pav.) Juss.	41,10	5,04	152,23	34,18	0,33	0,05	0,02	0,002	10	5	0,54	Andre 2012	x	x
<i>Amaoua intermedia</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	26,98	3,83	103,59	23,47	0,43	0,04	0,02	0,002	10	5	0,63	Gênero global		x
<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.	150,42	50,65	86,56	18,25	0,45	0,05	0,03	0,008	10	5	0,92	Chave et al. 2009	x	x
<i>Annona syriatica</i> A.St.-Hil.	97,37	19,75	133,88	18,68	0,42	0,03	0,02	0,003	6	3	0,47	Oliveira 2014	x	x
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll.Arg.	44,80	2,21	67,16	3,45	0,56	0,06	0,03	0,003	4	2	0,64	Chave et al. 2009	x	x
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg.	16,19	1,85	116,89	28,61	0,38	0,06	0,02	0,001	6	3	0,75	Chave et al. 2009		x
<i>Aspidosperma ramiflorum</i> Müll.Arg.	41,59	6,43	186,63	30,84	0,32	0,04	0,02	0,001	4	2	0,71	Chave et al. 2009		x
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	230,30	81,27	119,12	20,34	0,43	0,05	0,02	0,006	13	7	0,82	Chave et al. 2009	x	x
<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	37,84	0,35	100,60	2,68	0,41	0,05	0,03	0,001	2	1	0,65	Chave et al. 2009	x	x
<i>Bauhinia forficata</i> Link	47,89	16,24	184,64	34,05	0,36	0,04	0,02	0,003	10	5	0,39	Andre 2012	x	x
<i>Bauhinia longifolia</i> (Bong.) Steud.	85,37	15,63	267,06	17,87	0,39	0,02	0,01	0,000	6	3	0,67	Chave et al. 2009	x	x
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	466,01	122,42	108,38	26,66	0,39	0,12	0,02	0,006	6	3	0,48	Chave et al. 2009		x
<i>Calliandra tweedii</i> Benth.	57,60	21,30	171,35	18,47	0,51	0,03	0,01	0,002	6	3	0,85	Encyclopedia of Life	x	x
<i>Callisthene minor</i> Mart.	1,49	0,30	125,89	39,95	0,44	0,09	0,02	0,002	12	6	0,75	Gênero global	x	x
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> (Mart.) O.Berg	10,98	0,55	366,03	18,33	0,24	0,01	0,02	0,003	2	1	0,86	Dado não publicado	x	x

Espécie	AF	dp AF	AFE	dp AFE	CMS	dp CMS	EF	dp EF	nl	ni	DM	Ref. DM	CAP2	CAP3
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	28,43	7,69	130,82	35,53	0,37	0,02	0,02	0,003	10	5	0,57	Chave et al. 2009	x	x
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	14,82	3,14	111,85	24,46	0,41	0,06	0,02	0,005	4	2	0,48	Chave et al. 2009		x
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	12,09	2,28	121,33	31,85	0,45	0,07	0,02	0,004	6	3	0,65	Chave et al. 2009	x	x
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	32,57	13,10	145,61	28,49	0,43	0,05	0,02	0,001	6	3	0,88	Dado não publicado	x	x
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	13,44	2,53	168,44	57,09	0,38	0,10	0,02	0,001	10	5	0,59	Chave et al. 2009	x	x
<i>Cassia ferruginea</i> (Schrad.) Schrad. ex DC.	104,40	0,19	153,67	4,80	0,42	0,00	0,01	0,000	2	1	0,87	Chave et al. 2009	x	x
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	1049,40	263,84	105,18	3,65	0,30	0,01	0,03	0,002	6	3	0,41	Chave et al. 2009		
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	848,69	108,18	101,77	7,27	0,49	0,07	0,02	0,003	6	3	0,44	Chave et al. 2009	x	x
<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	86,89	24,92	186,68	31,01	0,33	0,04	0,02	0,001	10	5	0,25	Andre 2012	x	x
<i>Celtis cf. iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	22,12	5,49	112,16	21,25	0,41	0,04	0,03	0,003	10	5	0,66	Chave et al. 2009	x	x
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm.	28,68	3,18	164,62	5,32	0,31	0,02	0,02	0,002	2	1	0,69	Chave et al. 2009		
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillem. ex Benth.	653,80	277,75	108,65	30,26	0,48	0,04	0,02	0,002	12	6	0,58	Chave et al. 2009	x	x
<i>Chomelia</i> sp. 1	17,45	2,11	363,55	44,05	0,27	0,05	0,02	0,004	2	1	0,56	Gênero do estudo	x	x
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	35,02	8,06	101,81	7,70	0,42	0,03	0,02	0,003	12	6	0,47	Andre 2012	x	x
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	5,90	1,18	91,31	24,65	0,44	0,09	0,03	0,003	10	5	0,70	Chave et al. 2009	x	x
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	43,64	8,49	111,11	22,53	0,34	0,05	0,03	0,002	10	5	0,39	Andre 2012	x	x
<i>Colubrina glandulosa</i> Perkins	61,17	16,50	119,26	22,95	0,34	0,04	0,02	0,004	10	5	0,65	Chave et al. 2009		x
<i>Conchocarpus pentandrus</i> (A. St.-Hil.) Kallunki & Pirani	24,19	6,51	123,00	31,66	0,38	0,07	0,02	0,002	10	5	0,68	Família do estudo		x
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	62,23	13,05	110,75	14,47	0,50	0,04	0,02	0,003	10	5	0,60	Chave et al. 2009	x	x
<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling & J.S.Mill.	5,33	1,02	94,53	7,96	0,50	0,02	0,02	0,001	8	4	0,44	Andre 2012	x	x
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	23,68	8,46	179,89	26,05	0,31	0,02	0,02	0,002	6	3	1,08	Chave et al. 2009		x
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	30,83	11,88	100,38	17,41	0,36	0,02	0,04	0,005	12	6	0,56	Chave et al. 2009	x	x
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.	21,35	6,75	168,36	9,62	0,34	0,00	0,02	0,001	2	1	0,60	Chave et al. 2009	x	x
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	85,01	19,61	149,10	14,23	0,33	0,04	0,03	0,002	10	5	0,45	Andre 2012	x	x
<i>Croton piptocalyx</i> Müll.Arg.	144,98	24,85	152,69	16,66	0,33	0,04	0,02	0,001	10	5	0,55	Assad 2016	x	x
<i>Croton urucurana</i> Baill.	31,13	4,24	222,96	36,85	0,29	0,04	0,02	0,002	10	5	0,41	Chave et al. 2009	x	x
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	196,98	27,07	114,37	1,22	0,42	0,01	0,03	0,000	2	1	0,66	Chave et al. 2009	x	x

Espécie	AF	dp AF	AFE	dp AFE	CMS	dp CMS	EF	dp EF	nl	ni	DM	Ref. DM	CAP2	CAP3
<i>Dahlstedtia muehlbergiana</i> (Hassl.) M.J.Silva & A.M.G. Azevedo	221,61	54,31	138,45	34,18	0,41	0,04	0,02	0,002	5	3	0,72	Lorenzi	x	x
<i>Dalbergia villosa</i> (Benth.) Benth.	13,01	0,34	102,07	0,94	0,55	0,02	0,01	0,000	2	1	0,68	Família do estudo		x
<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.	13,04	4,29	134,51	29,85	0,37	0,07	0,02	0,002	6	3	0,83	Chave et al. 2009	x	x
<i>Duguetia lanceolata</i> A.St.-Hil.	17,59	2,02	101,30	11,21	0,42	0,03	0,02	0,002	6	3	0,82	Chave et al. 2009		x
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	209,30	57,63	114,60	22,06	0,39	0,05	0,02	0,002	10	5	0,42	Chave et al. 2009	x	x
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A.St.-Hil.) A. Juss. ex Mart.	46,26	12,58	195,95	28,95	0,29	0,04	0,02	0,004	6	3	0,87	Chave et al. 2009	x	x
<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	41,96	10,73	123,65	24,63	0,33	0,06	0,03	0,002	14	7	0,74	Andre 2012		x
<i>Eugenia florida</i> DC.	18,06	4,08	91,95	12,66	0,45	0,04	0,02	0,003	10	5	0,59	Chave et al. 2009	x	x
<i>Eugenia paracatuana</i> O. Berg	8,69	0,85	109,05	10,31	0,46	0,04	0,02	0,002	10	5	0,73	Gênero do estudo	x	x
<i>Eugenia pyriformis</i> Cambess.	2,89	0,29	102,78	14,49	0,49	0,04	0,02	0,002	10	5	0,73	Gênero do estudo	x	
<i>Eugenia</i> sp. 3	12,81	0,94	130,51	4,33	0,46	0,02	0,02	0,000	2	1	0,73	Gênero do estudo		
Euphorbiaceae 3	12,10	2,64	108,69	15,66	0,45	0,03	0,02	0,003	22	11	0,49	Família do estudo	x	x
<i>Ficus guaranitica</i> Chodat	103,83	36,28	155,53	22,97	0,33	0,07	0,02	0,002	10	5	0,36	Dado não publicado	x	x
<i>Galipea jasminiflora</i> (A.St.-Hil.) Engl.	63,58	8,03	135,06	27,14	0,33	0,04	0,02	0,002	8	4	1,00	Gênero global		x
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	45,94	20,97	150,10	25,07	0,26	0,02	0,02	0,003	10	5	0,48	Chave et al. 2009	x	x
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	805,80	249,34	111,38	14,63	0,28	0,03	0,03	0,002	6	3	0,55	Chave et al. 2009	x	x
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	428,11	281,56	110,22	12,30	0,35	0,03	0,02	0,004	8	4	0,52	Chave et al. 2009	x	x
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	32,59	5,60	137,13	32,87	0,37	0,05	0,02	0,003	10	5	0,51	Chave et al. 2009	x	x
<i>Gymnanthes klotzschiana</i> Müll.Arg.	8,51	2,32	140,36	12,04	0,47	0,01	0,02	0,002	6	3	1,10	Gênero global	x	x
<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos	139,97	94,35	109,30	14,07	0,50	0,08	0,02	0,003	6	3	0,56	Andre 2012	x	x
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	79,36	22,12	53,68	5,60	0,46	0,02	0,06	0,003	10	5	0,82	Chave et al. 2009	x	x
<i>Heliocarpus popayanensis</i> Kunth	65,53	17,43	245,76	44,97	0,34	0,06	0,02	0,002	12	6	0,24	Chave et al. 2009		
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	17,61	4,42	117,31	10,39	0,45	0,04	0,02	0,003	6	3	0,86	Chave et al. 2009		x
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	53,40	7,90	101,66	19,00	0,53	0,12	0,02	0,002	10	5	0,79	Chave et al. 2009	x	x
<i>Inga vera</i> Willd.	170,87	50,22	90,20	14,19	0,46	0,02	0,02	0,004	8	4	0,58	Chave et al. 2009	x	x
<i>Ixora brevifolia</i> Benth.	41,07	7,92	110,25	9,88	0,38	0,06	0,02	0,002	6	3	0,88	Shimamoto 2012		x
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC.	212,10	67,28	108,85	7,94	0,32	0,03	0,02	0,003	6	3	0,17	Andre 2012		x
Espécie	AF	dp AF	AFE	dp AFE	CMS	dp CMS	EF	dp EF	nl	ni	DM	Ref. DM	CAP2	CAP3
<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil.	59,40	12,33	104,19	25,54	0,40	0,02	0,03	0,005	10	5	0,52	Andre 2012	x	x

Lauraceae 1	23,35	1,27	80,06	16,89	0,49	0,05	0,03	0,002	4	2	0,63	Família do estudo		
Lauraceae 2	5,64	0,78	139,84	3,16	0,50	0,02	0,02	0,001	2	1	0,63	Família do estudo		
Lauraceae 3	39,24	7,92	122,35	1,45	0,41	0,03	0,02	0,001	2	1	0,63	Família do estudo	x	x
<i>Litbraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	34,23	5,05	130,01	39,73	0,35	0,04	0,02	0,004	10	5	0,53	Andre 2012	x	x
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) A.M.G.Azevedo & H.C.Lima	72,79	30,05	97,45	13,33	0,46	0,04	0,03	0,005	8	4	0,74	Dado não publicado	x	x
<i>Luebea candicans</i> Mart. & Zucc.	31,30	14,96	130,17	20,07	0,43	0,06	0,03	0,004	10	5	0,58	Dado não publicado	x	x
<i>Luebea grandiflora</i> Mart. & Zucc.	138,64	42,11	112,87	19,77	0,50	0,05	0,03	0,008	10	5	0,50	Oliveira 2014	x	x
<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel	70,13	22,13	91,28	12,15	0,45	0,02	0,03	0,005	8	4	0,49	Andre 2012	x	x
<i>Machaerium birtum</i> (Vell.) Stellfeld	19,19	5,33	83,96	10,11	0,47	0,03	0,03	0,005	10	5	0,66	Chave et al. 2009	x	x
<i>Machaerium nyctitans</i> (Vell.) Benth.	33,74	6,44	82,96	10,51	0,51	0,06	0,02	0,003	10	5	0,95	Dado não publicado	x	x
<i>Machaerium stipitatum</i> Vogel	42,06	12,08	145,43	24,80	0,44	0,07	0,02	0,001	14	7	0,84	Dado não publicado	x	x
<i>Machaerium villosum</i> Vogel	216,22	54,65	125,25	17,44	0,54	0,05	0,02	0,002	8	4	0,75	Chave et al. 2009	x	x
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don ex Steud.	76,07	6,15	107,03	7,15	0,41	0,03	0,03	0,002	2	1	0,73	Chave et al. 2009	x	x
<i>Mangifera indica</i> L.	56,79	13,26	76,19	10,95	0,45	0,03	0,03	0,004	10	5	0,43	Chave et al. 2009	x	x
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	166,82	44,36	123,22	8,45	0,38	0,00	0,02	0,001	2	1	0,83	Andre 2012	x	x
<i>Maytenus gonoclada</i> Mart.	32,95	2,96	82,97	5,28	0,41	0,02	0,02	0,005	2	1	0,59	Gênero do estudo	x	x
<i>Melia azedarach</i> L.	502,65	61,37	124,40	16,04	0,34	0,03	0,02	0,002	12	6	0,44	Chave et al. 2009	x	
<i>Metrodorea nigra</i> A.St.-Hil.	34,11	6,63	111,01	17,77	0,37	0,05	0,03	0,002	10	5	0,76	Dado não publicado		x
<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho	28,23	6,02	74,39	7,08	0,43	0,03	0,03	0,002	10	5	0,69	Filho 2015	x	x
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	79,18	14,69	121,27	17,81	0,45	0,05	0,02	0,004	11	6	0,96	Chave et al. 2009	x	x
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	2,61	0,02	205,63	29,83	0,31	0,03	0,02	0,001	2	1	0,82	Dado não publicado	x	x
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	14,40	1,45	109,60	13,67	0,40	0,03	0,03	0,005	4	2	0,80	Chave et al. 2009	x	x
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	28,55	3,36	105,28	13,51	0,43	0,01	0,02	0,003	6	3	0,53	Andre 2012	x	x
<i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg	6,85	0,03	140,09	6,40	0,52	0,01	0,01	0,000	2	1	0,84	Chave et al. 2009	x	x
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	12,94	3,08	146,16	13,46	0,32	0,02	0,03	0,001	4	2	0,65	Chave et al. 2009	x	x
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	43,91	20,73	88,09	9,56	0,36	0,04	0,03	0,002	6	3	0,62	Silva 2015	x	x

Espécie	AF	dp AF	AFE	dp AFE	CMS	dp CMS	EF	dp EF	nl	ni	DM	Ref. DM	CAP2	CAP3
<i>Nectandra lanceolata</i> Nees	32,40	8,18	102,36	8,17	0,43	0,03	0,02	0,002	6	3	0,70	Dado não publicado	x	x

<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	15,78	4,19	103,30	12,33	0,47	0,02	0,02	0,003	8	4	0,70	Dado não publicado	x	x
<i>Ocotea cf. odorifera</i> (Vell.) Rohwer	57,96	4,41	117,65	2,99	0,42	0,00	0,02	0,000	2	1	0,76	Chave et al. 2009		
<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	13,32	4,91	95,87	19,96	0,46	0,05	0,02	0,006	18	9	0,47	Dado não publicado	x	x
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	28,32	9,74	136,30	8,63	0,39	0,02	0,03	0,047	12	6	0,46	Chave et al. 2009	x	x
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	8,97	0,40	134,92	7,02	0,39	0,00	0,02	0,003	2	1	0,65	Chave et al. 2009	x	x
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	73,14	17,20	119,41	17,10	0,54	0,12	0,01	0,004	6	3	0,60	Andre 2012	x	x
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	368,12	49,76	75,56	7,36	0,57	0,13	0,02	0,004	10	5	0,75	Chave et al. 2009	x	x
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	46,89	11,72	134,90	5,53	0,31	0,02	0,03	0,001	4	2	0,67	Chave et al. 2009	x	x
<i>Picramnia sellowii</i> Planch.	113,75	27,20	173,23	3,41	0,38	0,01	0,02	0,000	2	1	0,63	Poorter 2014	x	x
<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i> (Gomes) Landrum	27,48	4,59	53,83	2,58	0,49	0,02	0,04	0,002	10	5	1,00	Chave et al. 2009		x
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	88,20	26,55	153,08	21,25	0,53	0,08	0,01	0,000	4	2	0,68	Chave et al. 2009	x	x
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	82,55	18,05	85,85	15,43	0,51	0,06	0,02	0,003	16	8	0,75	Chave et al. 2009	x	x
<i>Plinia peruviana</i> (Poir.) Govaerts	7,70	1,15	110,51	11,40	0,47	0,03	0,02	0,001	4	2	0,52	Oliveira 2016	x	x
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A.Robyns	789,55	216,99	129,31	13,11	0,41	0,11	0,02	0,002	10	5	0,24	Andre 2012	x	x
<i>Psidium guajava</i> L.	74,03	26,36	117,78	33,99	0,34	0,07	0,02	0,005	10	5	0,63	Chave et al. 2009	x	x
<i>Psidium sartorianum</i> (O.Berg) Nied.	7,23	0,94	156,67	28,49	0,29	0,04	0,03	0,004	6	3	0,74	Oliveira 2014	x	x
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek	32,01	6,83	80,75	9,19	0,53	0,03	0,02	0,002	6	3	0,71	Dado não publicado	x	x
<i>Ronpala montana</i> Aubl.	72,03	4,38	57,66	6,02	0,51	0,01	0,04	0,002	2	1	0,73	Chave et al. 2009	x	x
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	8,88	4,60	128,54	32,90	0,41	0,08	0,02	0,002	8	4	0,57	Chave et al. 2009	x	x
<i>Savia dictyocarpa</i> Müll.Arg.	15,50	4,35	161,66	31,38	0,45	0,05	0,02	0,003	12	6	0,90	Dado não publicado	x	x
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	7,85	1,05	93,69	19,67	0,42	0,08	0,03	0,004	10	5	0,67	Chave et al. 2009	x	x
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	193,27	72,55	93,94	18,57	0,54	0,06	0,02	0,003	6	3	0,63	Chave et al. 2009	x	x
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & Barneby	59,59	2,23	93,24	7,39	0,40	0,01	0,03	0,004	2	1	0,58	Chave et al. 2009	x	x
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	45,63	5,77	165,46	9,07	0,28	0,01	0,02	0,001	4	2	0,57	Dado não publicado	x	x
<i>Syagrus romançoffiana</i> (Cham.) Glassman	47940,77	1890,99	49,23	6,53	0,46	0,02	0,02	0,003	4	2	0,35	Dado não publicado		
<i>Syzygium cumini</i> (L.) Skeels	35,12	7,66	59,82	5,07	0,46	0,02	0,04	0,002	10	5	0,67	Chave et al. 2009	x	x
<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A.DC.	18,37	2,89	142,31	16,87	0,32	0,02	0,02	0,003	6	3	0,34	Chave et al. 2009	x	x

Espécie	AF	dp AF	AFE	dp AFE	CMS	dp CMS	EF	dp EF	nl	ni	DM	Ref. DM	CAP2	CAP3
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	249,10	69,80	78,27	7,33	0,44	0,05	0,02	0,002	10	5	0,46	Chave et al. 2009	x	x

<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	188,84	36,80	129,71	3,66	0,35	0,00	0,02	0,002	2	1	0,47	Chave et al. 2009	x	
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	35,68	5,77	154,53	11,63	0,35	0,01	0,02	0,001	2	1	0,61	Oliveira 2014	x	x
<i>Terminalia triflora</i> (Griseb.) Lillo	5,99	0,70	105,11	18,75	0,47	0,05	0,03	0,002	4	2	0,75	Chave et al. 2009	x	x
<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.	36,60	7,65	115,07	17,74	0,41	0,05	0,02	0,003	10	5	0,69	Dado não publicado		x
<i>Trichilia catigua</i> A.Juss.	85,54	31,25	117,38	15,46	0,43	0,01	0,02	0,001	8	4	0,69	Oliveira 2014	x	x
<i>Trichilia clauseni</i> C.DC.	77,23	20,06	121,26	25,17	0,44	0,05	0,02	0,003	14	7	0,68	Dado não publicado	x	x
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	146,72	22,57	127,87	21,71	0,42	0,03	0,02	0,002	10	5	0,67	Chave et al. 2009	x	x
Indeterminada 2	6,11	1,09	99,91	9,15	0,43	0,05	0,03	0,003	8	4	-	Média da parcela	x	x
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	157,57	38,45	197,42	21,41	0,23	0,02	0,06	0,092	14	7	0,17	Chave et al. 2009		x
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb.	251,06	128,04	346,40	42,71	0,18	0,02	0,02	0,003	4	2	0,18	Chave et al. 2009		
<i>Urera nitida</i> (Vell.) P.Brack	162,41	59,25	308,75	86,20	0,19	0,03	0,02	0,003	6	3	0,17	Gênero do estudo		x
<i>Vernonanthura divaricata</i> (Spreng.) H.Rob.	246,15	10,22	182,59	11,63	0,23	0,01	0,19	0,152	2	1	0,37	Oliveira 2014		x
<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	6,24	0,27	115,65	1,49	0,52	0,05	0,02	0,000	2	1	0,70	Chave et al. 2009		x
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	251,77	105,18	139,11	16,93	0,34	0,03	0,02	0,001	4	2	0,55	Chave et al. 2009	x	x
<i>Zanthoxylum monogynum</i> A.St.-Hil.	199,69	56,52	80,52	13,04	0,47	0,10	0,02	0,003	10	5	0,90	Chave et al. 2009	x	x
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	55,69	42,78	108,61	19,06	0,39	0,07	0,03	0,005	15	8	0,49	Chave et al. 2009	x	x
<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	207,60	59,75	110,82	17,49	0,36	0,02	0,03	0,003	6	3	0,50	Oliveira 2014	x	x

Referências

- André, A. C. 2012. O estoque de carbono de reflorestamentos visando à restauração florestal é afetado pela diversidade de espécies arbóreas nativas? Relatório Final de atividades - Iniciação científica. Departamento de Ciências Florestais - ESALQ/USP.
- Assad, A. A. V.; E. L. E. Longui, S. M. B. Florsheim, I. L. Lima, M. L. M. Freitas, A. C. S. Zanatto, M. Zanata. 2016. Wood axial characterization of 32 year old *Croton piptocalyx* Mull. Arg. Euphorbiaceae. Revista do Instituto Florestal, 20: 69-75.
- Chave, J., D. A. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson, A. E. Zanne. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol Lett*, 12: 351–366.
- Encyclopedia of Life. <http://eol.org>. Acessado em 30/07/2016
- Filho, E. M C., P. A. R Sartorelli. 2015. Guia de árvores com valor econômico. Agroicone, São Paulo, 139p.
- Lorenzi, H. Árvores Brasileiras vol.1. Instituto Plantarum, Brasil. 384 p.
- Oliveira, G. M. V. Densidade da madeira em Minas Gerais: amostragem, espacialização e relação com variáveis ambientais. Tese (Doutorado). Universidade Federal de Lavras. 2014. 125 p.
- Oliveira, M. et al. 2016. Biomassa e Estoques de carbono em diferentes sistemas florestais no sul do Brasil. *Perspectiva* 40: 9-20

Poorter, L. Bark traits and life-history strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Functional Ecology* 28: 232-24, 2014.

Shimamoto, C. Y. 2012. Estimativa do crescimento e acúmulo de biomassa em espécies arbóreas, como subsídio a projetos de restauração da Mata Atlântica. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal do Paraná 51p.

Silva, H. F. et al. 2015. Estimativa do estoque de carbono por métodos indiretos em área de restauração florestal em Minas Gerais. *Scientia Forestalis* 43, 108: 943-953.

APÊNDICE F. Dados usados para gerar os modelos generalizados mistos do Capítulo 2. AFm: Área foliar média ponderada pela comunidade em (cm²), AFEm: Área foliar específica média ponderada pela comunidade (cm²/g), CMSm: Conteúdo de matéria seca média ponderada pela comunidade (g/g), EFm: Espessura da folha média ponderada pela comunidade (cm), DMm: Densidade da madeira média ponderada pela comunidade (g/cm³), RF: riqueza funcional, EqF: equabilidade funcional, DF: divergência funcional, ID: idade (anos), ABE: área basal de

eucaliptos (m²/ha) , DE: declividade (graus), SB: soma de bases (mmolc.dm³), ARG: teor de argila(g/kg), EU: uso no entorno mais próximo (qualitativo), DA: distância do curso d'água (m), CFM: cobertura florestal média (%), DCF: diferença na cobertura florestal (%), DB: distância da borda (m), P: paisagem focal da figura 1 em que a parcela está localizada (contando as paisagens focais de cima para baixo no mapa).

Parcelas	AFm	AFEm	CMSm	EFm	DMm	RF	EqF	DF	ID	ABE	DE	SB	ARG	EU	DA	CFM	DCF	DB	P
Feuc1	70,64	85,48	0,45	0,03	0,63	4,12	0,54	0,51	20,00	0,52	5,00	20,93	32,06	Pastagem	82,05	0,14	0,050	75,00	3
Feuc2	72,14	122,14	0,42	0,02	0,56	16,25	0,64	0,72	45,00	11,54	6,40	49,40	30,72	Pastagem	26,35	0,23	0,110	26,00	3
Feuc3	148,87	143,77	0,38	0,02	0,56	15,81	0,55	0,83	19,50	13,01	7,50	14,50	16,35	Pastagem	224,63	0,27	0,010	25,00	3
Feuc4	112,14	103,30	0,44	0,02	0,64	5,83	0,73	0,50	20,00	13,97	10,30	37,40	16,87	Pastagem	114,47	0,30	0,030	50,00	3
Feuc5	107,84	128,44	0,42	0,02	0,56	2,64	0,78	0,64	14,50	16,15	1,90	35,50	21,99	Cana-de-açúcar	86,61	0,14	0,180	58,00	6
Feuc6	113,63	147,87	0,42	0,02	0,55	6,92	0,64	0,82	34,00	16,37	8,50	16,10	12,53	Pastagem	126,47	0,14	0,010	10,00	2
Feuc7	82,49	117,14	0,46	0,02	0,65	8,12	0,71	0,73	46,50	16,95	6,10	48,97	28,45	Pastagem	42,94	0,20	0,090	54,50	3
Feuc8	89,33	147,25	0,53	0,01	0,69	0,89	0,27	0,98	34,00	20,38	10,90	210,05	9,83	Pastagem	55,34	0,12	0,010	50,80	2
Feuc9	135,55	131,10	0,44	0,02	0,64	10,03	0,69	0,77	14,50	21,71	2,30	52,20	20,17	Cana-de-açúcar	37,94	0,12	0,180	70,00	6
Feuc10	84,16	121,83	0,43	0,02	0,64	3,10	0,60	0,78	48,50	22,47	1,20	31,60	36,20	Pastagem	38,84	0,26	0,130	174,00	3
Feuc11	104,43	120,73	0,45	0,02	0,69	3,91	0,83	0,70	34,00	24,16	7,50	18,60	10,03	Cana-de-açúcar	270,72	0,29	0,160	54,50	3
Feuc12	68,74	81,63	0,44	0,03	0,71	2,86	0,81	0,67	11,00	1,85	7,50	8,37	30,02	Pastagem	105,64	0,19	0,020	11,60	3
Feuc13	81,56	103,33	0,47	0,02	0,73	11,40	0,73	0,62	13,50	25,96	2,40	17,53	24,23	Cana-de-açúcar	50,78	0,29	0,040	88,90	4
Feuc14	80,07	95,24	0,46	0,02	0,80	6,86	0,68	0,87	17,50	29,18	8,90	12,77	19,20	Pastagem	194,55	0,12	0,100	115,00	3
Feuc15	191,87	106,70	0,40	0,02	0,59	4,81	0,74	0,84	17,50	38,81	2,20	56,90	32,77	Pastagem	41,72	0,24	0,100	29,80	3
Feuc16	186,66	113,43	0,44	0,02	0,62	9,90	0,65	0,80	14,50	4,51	6,60	52,90	20,13	Cana-de-açúcar	151,13	0,28	0,220	30,80	6
Feuc17	58,48	94,41	0,42	0,03	0,64	5,71	0,68	0,67	15,00	4,52	9,50	28,60	22,73	Pastagem	68,79	0,25	0,020	31,00	3
Feuc18	86,29	153,12	0,52	0,01	0,66	2,09	0,34	0,96	31,00	6,42	10,90	10,00	5,43	Pastagem	56,41	0,22	0,000	40,00	2
Feuc19	92,39	124,74	0,39	0,02	0,55	3,44	0,82	0,68	34,00	6,70	2,80	161,10	33,73	Pastagem	80,02	0,18	0,180	53,30	6
Feuc20	43,08	105,10	0,46	0,02	0,64	2,97	0,49	0,59	30,00	7,00	6,30	36,43	22,69	Pastagem	98,14	0,23	0,090	47,00	3
Feuc21	300,80	123,95	0,42	0,02	0,56	4,42	0,41	0,73	12,00	8,39	18,40	53,63	22,00	Cana-de-açúcar	203,12	0,27	0,050	28,00	4

Parcelas	AFm	AFEm	CMSm	EFm	DMm	RF	EqF	DF	ID	ABE	DE	SB	ARG	EU	DA	CFM	DCF	DB	P
Feuc22	131,09	138,95	0,44	0,02	0,61	10,00	0,81	0,65	14,50	10,62	19,20	19,37	12,98	Cana-de-açúcar	28,54	0,28	0,050	27,60	4
Fpast1	108,94	114,49	0,44	0,02	0,63	7,87	0,64	0,62	35,50	0,00	15,80	193,17	28,97	Pastagem	130,09	0,14	0,190	77,40	1

Fpast2	61,76	129,80	0,39	0,02	0,59	7,20	0,61	0,80	30,00	0,00	13,30	83,93	29,03	Pastagem	27,29	0,23	0,150	23,50	3
Fpast3	61,10	115,99	0,42	0,02	0,60	3,35	0,65	0,60	45,00	0,00	8,70	92,18	23,09	Pastagem	62,21	0,25	0,180	40,00	3
Fpast4	83,14	121,08	0,42	0,02	0,54	5,17	0,65	0,50	30,00	0,00	13,80	114,40	26,15	Pastagem	45,13	0,12	0,160	35,00	3
Fpast5	139,85	109,58	0,39	0,03	0,58	8,30	0,73	0,81	30,00	0,00	12,90	17,57	15,14	Pastagem	73,29	0,14	0,140	70,00	3
Fpast6	50,95	107,45	0,46	0,02	0,79	6,15	0,80	0,75	30,00	0,00	13,30	57,70	30,67	Pastagem	163,44	0,10	0,160	40,00	3
Fpast7	54,90	123,78	0,42	0,02	0,65	5,66	0,66	0,73	46,50	0,00	0,90	38,83	15,07	Pastagem	36,26	0,25	0,110	68,70	3
Fpast8	36,46	104,52	0,44	0,02	0,68	3,84	0,65	0,69	34,00	0,00	7,90	45,90	26,13	Pastagem	25,99	0,09	0,080	26,60	3
Fpast9	94,17	95,35	0,43	0,02	0,59	9,26	0,65	0,60	34,00	0,00	5,00	32,47	37,01	Pastagem	39,55	0,19	0,080	60,00	3
Fpast10	39,04	128,93	0,42	0,02	0,63	3,97	0,60	0,71	45,00	0,00	12,10	42,03	22,77	Pastagem	42,78	0,18	0,040	25,00	2
Fpast11	79,20	72,68	0,45	0,04	0,75	5,87	0,81	0,85	29,00	0,00	5,80	17,90	17,60	Pastagem	196,82	0,19	0,050	36,50	3
Fpast12	68,45	128,47	0,43	0,02	0,74	2,97	0,82	0,85	35,50	0,00	6,90	142,10	31,57	Pastagem	52,18	0,21	0,090	40,00	1
Fpast13	50,18	114,21	0,44	0,02	0,71	2,36	0,71	0,78	16,00	0,00	10,70	25,90	21,83	Pastagem	204,51	0,31	0,010	43,00	2
Fpast14	115,57	141,03	0,38	0,02	0,55	5,79	0,81	0,78	47,50	0,00	16,00	44,60	10,09	Pastagem	66,15	0,17	0,020	72,00	3
Fpast15	81,73	105,71	0,46	0,03	0,68	6,65	0,60	0,77	46,50	0,00	4,00	149,23	22,83	Pastagem	37,52	0,20	0,120	56,90	1
Fpast16	67,55	122,13	0,39	0,02	0,56	12,41	0,59	0,80	24,00	0,00	3,10	95,10	24,57	Pastagem	39,71	0,19	0,070	22,10	1
Fpast17	76,79	119,24	0,45	0,02	0,88	1,96	0,76	0,67	35,50	0,00	8,10	211,80	29,17	Pastagem	93,14	0,10	0,100	75,30	1
Fpast18	69,24	119,68	0,44	0,02	0,74	3,21	0,79	0,79	13,50	0,00	2,60	13,37	10,83	Cana-de-açúcar	363,24	0,15	0,070	10,50	3
Fpast19	151,80	118,79	0,40	0,02	0,62	8,36	0,83	0,71	46,50	0,00	13,50	29,10	12,62	Pastagem	214,46	0,16	0,190	67,00	3
Fpast20	63,68	132,92	0,44	0,02	0,61	3,23	0,82	0,52	34,00	0,00	6,20	40,53	28,97	Pastagem	75,49	0,10	0,170	34,00	3
Fpast21	62,16	151,06	0,34	0,02	0,52	1,77	0,72	0,50	12,00	0,00	10,40	56,38	25,83	Pastagem	22,31	0,10	0,060	13,30	3

APÊNDICE G. Lista dos melhores modelos explicativos ($\Delta AIC_{ci} \leq 2$). ID: idade (anos), ABE: área basal de eucaliptos (m^2/ha), DE: declividade (graus), SB: soma de bases ($mmolc.dm^3$), ARG: teor de argila(g/kg), EU: uso no entorno mais próximo (qualitativo), DA: distância do curso d'água (m), CFM: cobertura florestal média (%), DCF: diferença na cobertura florestal (%), DB: distância da borda (m), CFM x UE: interação cobertura florestal média e proximidade com cana-de açúcar, ID x UE: interação idade e proximidade com cana-de açúcar, R^2 Marg: soma de

quadrados marginais sem o fator aleatório, R^2 Cond: soma de quadrados marginais com o fator aleatório, peso: peso de Akaike e Δ AIC: diferença entre AICci de um determinado modelo e o AICc do modelo com melhor ajuste.

Melhores modelos para área foliar

Modelo	Intercepto	ID	ABE	SB	ARG	DE	DB	UE (cana)	DA	CFM	DCF	CMF X UE (cana)	ID X EU (cana)	R^2 Marg	R^2 Cond	Δ AIC	Peso	Soma dos pesos
1	78,721	NA	1,172	NA	-1,443	2,178	NA	33,414	NA	39,571	87,431	-174,503	NA	0,296	0,471	0,000	0,147	0,147
2	34,498	NA	1,225	NA	NA	2,883	NA	63,908	NA	51,097	69,742	-234,111	NA	0,262	0,262	0,677	0,105	0,251
3	82,809	NA	NA	NA	-1,361	1,349	NA	35,962	NA	43,257	117,462	-102,164	NA	0,250	0,250	0,935	0,092	0,343
4	105,031	NA	NA	NA	-1,666	NA	NA	12,826	NA	19,430	126,778	-16,798	NA	0,229	0,229	1,056	0,086	0,430
5	101,718	NA	0,830	NA	-1,636	NA	NA	8,103	NA	7,416	134,203	-37,562	NA	0,270	0,270	1,466	0,070	0,500

Melhores modelos para área foliar específica

Modelo	Intercepto	ID	ABE	SB	ARG	DE	DB	UE (cana)	DA	CFM	DCF	CMF X UE (cana)	ID X EU (cana)	R^2 Marg	R^2 Cond	Δ AIC	Peso	Soma dos pesos
1	142,656	NA	NA	NA	-0,836	NA	NA	4,109	NA	-21,484	31,993	-32,673	NA	0,106	0,257	0,000	0,119	0,119
2	98,710	0,577	NA	NA	NA	1,145	NA	41,703	NA	-10,174	-45,193	-121,592	NA	0,150	0,276	0,606	0,088	0,207
3	112,139	NA	NA	NA	NA	1,063	NA	26,627	NA	-3,118	5,466	-99,315	NA	0,066	0,236	0,864	0,077	0,284
4	131,155	NA	NA	NA	-0,702	0,689	NA	15,294	NA	-8,027	28,125	-76,111	NA	0,125	0,258	1,133	0,067	0,351
5	125,331	NA	NA	NA	NA	NA	NA	11,624	NA	-24,531	6,597	-33,580	NA	0,018	0,235	1,412	0,059	0,410
6	114,004	0,546	NA	NA	NA	NA	NA	24,088	NA	-33,383	-45,384	-46,656	NA	0,085	0,241	1,565	0,054	0,464
7	130,698	0,412	NA	NA	-0,685	NA	NA	15,149	NA	-28,514	-9,995	-43,118	NA	0,145	0,273	1,841	0,047	0,512
8	99,655	0,555	NA	NA	NA	1,166	NA	37,825	NA	-9,911	-45,644	-133,742	0,351	0,145	0,285	1,999	0,044	0,555

Melhores modelos para riqueza funcional

Modelo	Intercepto	ID	ABE	SB	ARG	DE	DB	UE (cana)	DA	CFM	DCF	CMF X UE (cana)	ID X EU (cana)	R^2 Marg	R^2 Cond	Δ AIC	Peso	Soma dos
--------	------------	----	-----	----	-----	----	----	-----------	----	-----	-----	-----------------	----------------	------------	------------	--------------	------	----------

																			pesos
1	4,007	NA	NA	NA	NA	NA	NA	-2,228	NA	1,935	8,667	16,217	NA	-	-	0,000	0,662	0,662	