

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

ARÍCIA PENNA SILVA

**O *TRADE-OFF* CRESCIMENTO-SOBREVIVÊNCIA EM ESPÉCIES ARBÓREAS
EM FLORESTA ATLÂNTICA SECUNDÁRIA: O CRESCIMENTO EM ALTURA
EXPLICADO POR TRAÇOS FUNCIONAIS VEGETATIVOS E REPRODUTIVOS**

**VIÇOSA – MINAS GERAIS
2024**

ARÍCIA PENNA SILVA

**O *TRADE-OFF* CRESCIMENTO-SOBREVIVÊNCIA EM ESPÉCIES ARBÓREAS
EM FLORESTA ATLÂNTICA JOVEM: O CRESCIMENTO EM ALTURA
EXPLICADO POR TRAÇOS FUNCIONAIS VEGETATIVOS E REPRODUTIVOS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa – Campus Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para a obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: João Augusto Alves Meira Neto

**VIÇOSA – MINAS GERAIS
2024**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

S586c
2023
Silva, Arícia Penna, 1996-
O *trade-off* crescimento-sobrevivência em espécies arbóreas em Floresta Atlântica secundária: o crescimento em altura explicado por traços funcionais vegetativos e reprodutivos / Arícia Penna Silva. – Viçosa, MG, 2023.
1 dissertação eletrônica (35 f.): il. (algumas color.).

Orientador: João Augusto Alves Meira Neto.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal, 2023.
Referências bibliográficas: f. 29-35.
DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2024.435>
Modo de acesso: World Wide Web.

1. Árvores - Crescimento. 2. Ecologia florestal - Mata Atlântica. I. Meira Neto, João Augusto Alves, 1963-. II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-Graduação em Botânica. III. Título.

CDD 22. ed. 634.928

ARÍCIA PENNA SILVA


**O *TRADE-OFF* CRESCIMENTO-SOBREVIVÊNCIA EM ESPÉCIES ARBÓREAS
EM FLORESTA ATLÂNTICA JOVEM: O CRESCIMENTO EM ALTURA
EXPLICADO POR TRAÇOS FUNCIONAIS VEGETATIVOS E REPRODUTIVOS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa – Campus Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para a obtenção do título de *Magister Scientiae*.


Orientador: João Augusto Alves Meira Neto

APROVADA: 14 de julho de 2023

Assentimento:

Documento assinado digitalmente
 **ARÍCIA PENNA SILVA**
Data: 30/07/2024 14:01:32-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Arícia Penna Silva
Autora

Documento assinado digitalmente
 **JOAO AUGUSTO ALVES MEIRA NETO**
Data: 16/07/2024 17:05:36-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

João Augusto Alves Meira Neto
Orientador

AGRADECIMENTOS

À Deus por todo amparo durante toda a minha jornada.

Agradeço com imensa gratidão aos meus pais que sempre se mantiveram ao meu lado, me apoiando, sempre confiando e investindo nos meus sonhos. Sem vocês essa vitória não seria possível.

Ao meu namorado Victor pelo apoio e encorajamento. Ao meu filho Ravi, por me dar forças para seguir adiante e nunca desistir dos meus objetivos e sonhos.

Aos amigos que fiz durante o mestrado e a todos componentes do LEEP, pelos momentos compartilhados, apoio e amparo. Em especial ao Celso, Pedro, Fábria, Alex, Natalia Sacchetto, Maribel e Carlos. Obrigada!

Ao meu orientador João pela paciência, dedicação, confiança e motivações. Por tantos ensinamentos passados e por todo o apoio durante o mestrado.

A Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica pelo apoio acadêmico.

À FAPEMIG pela concessão da bolsa de estudos e apoio.

A todos que direta ou indiretamente contribuíram com este trabalho e com a minha formação! Gratidão!

RESUMO

PENNA, Arícia Silva., M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2023. **O *trade-off* crescimento-sobrevivência em espécies arbóreas em Floresta Atlântica secundária: o crescimento em altura explicado por traços funcionais vegetativos e reprodutivos.** Orientador: João Augusto Alves Meira Neto.

A busca por mecanismos que permitem entender como as espécies ocupam diferentes ambientes tem atraído a atenção dos pesquisadores. Nesse sentido, ambientes florestais tropicais vêm sendo estudados, buscando compreender sua dinâmica, visto que estes sustentam grande parte do equilíbrio e produtividade dos ecossistemas globais. O estudo dos traços funcionais das plantas e de sua diversidade são cada vez mais utilizados no estudo desses ambientes, devido a capacidade de avaliar as propriedades e processos ecológicos. O projeto teve como objetivo geral avaliar o crescimento em altura das espécies de árvores e sua relação com as características funcionais de caule, folhas, frutos e sementes em uma floresta relativamente jovem. Testamos as hipóteses de que (I) A altura das espécies de árvores se relaciona inversamente com os tamanhos de fruto, tamanhos de semente e densidade da madeira e diretamente com o tamanho foliar; (II) os traços funcionais reprodutivos das espécies de árvores possuem uma maior porcentagem de explicação do crescimento em altura que os traços vegetativos e (III) o *trade-off* “crescimento-sobrevivência” funciona diferente entre espécies zoocóricas e não zoocóricas. O estudo foi realizado em espécies de árvores recenseadas em 50 ha de Floresta Atlântica secundária no município de Frutal, MG, Brasil. As métricas da altura das espécies (altura máxima, altura média e moda da altura) foram diretamente obtidas de 74.335 árvores de 170 espécies. As espécies recenseadas tiveram as medidas das características reprodutivas e vegetativas foliares e suas médias aritméticas adquiridas por várias fontes como artigos, dissertações, sites ou calculadas por consulta ao sistema *Species Link*. As espécies foram classificadas também quanto a síndrome de dispersão, zoocóricas e não zoocóricas, com base à consulta em artigos e listas de espécies publicadas. Os resultados revelaram que os traços funcionais relacionados as folhas, pecíolo, frutos e sementes se mostraram eficientes para explicar o *trade-off* crescimento-sobrevivência para as medidas de altura. A variável altura máxima foi a métrica de altura que melhor respondeu às variáveis explicativas,

sendo o *proxy* de crescimento mais confiável. Grande parte das espécies do estudo, são espécies pioneiras, ou seja, que colonizam um ambiente inóspito para outras espécies, com condições pouco favoráveis para a sobrevivência. Folhas maiores e frutos e sementes de maiores comprimentos, porém menores volumes se relacionam a espécies com maiores alturas. Os traços reprodutivos se destacaram na explicação da altura e houve diferença sutil entre a relação desses traços nas diferentes síndromes de dispersão. Foi possível verificar o *trade-off* crescimento-sobrevivência em espécies arbóreas em uma floresta jovem. Esses conhecimentos nos permitirão prever a estruturação de comunidades, bem como implementar técnicas mais adequadas de manejo e conservação.

Palavras-chave: Atributos funcionais; ecologia funcional; síndromes de dispersão; altura da planta; traços reprodutivos.

ABSTRACT

PENNA, Arícia Silva., M.Sc., Federal University of Viçosa, 2024. ***Trade-off between growth and survival in tree species in secondary Atlantic Forest: height growth explained by vegetative and reproductive functional traits.*** Advisor: João Augusto Alves Meira Neto

The search for mechanisms that allow understanding how species occupy different environments has attracted researchers's attention. In this context, tropical forest environments have been studied to understand their dynamics, as they sustain a significant part of the balance and productivity of global ecosystems. The study of plant functional traits and their diversity is increasingly used in the study of these environments due to their ability to assess ecological properties and processes. The project's general objective was to evaluate the height growth of tree species and its relationship with the functional characteristics of stems, leaves, fruits, and seeds in a relatively young forest. We tested the hypotheses that (I) the height of tree species is inversely related to fruit size, seed size, and wood density, and directly related to leaf size; (II) reproductive functional traits of tree species have a greater percentage of explanation of height growth than vegetative traits; and (III) the "growth-survival" trade-off functions differently between zoochoric and non-zoochoric species. The study was conducted on tree species surveyed in 50 hectares of secondary Atlantic Forest in the municipality of Frutal, MG, Brazil. Height metrics of the species (maximum height, average height, and mode of height) were directly obtained from 74,335 trees of 170 species. The surveyed species had measurements of reproductive and vegetative foliar characteristics, and their arithmetic means were acquired from various sources such as articles, dissertations, websites, or calculated through the Species Link system. The species were also classified according to dispersal syndrome, zoochoric and non-zoochoric, based on consultations in articles and published species lists. The results revealed that functional traits related to leaves, petioles, fruits, and seeds were effective in explaining the growth-survival trade-off for height measurements. Maximum height was the height metric that best responded to explanatory variables, being the most reliable growth proxy. A large portion of the study species are pioneer species, meaning they colonize inhospitable environments for other species, with conditions unfavorable for survival. Larger leaves and fruits and seeds of greater

lengths, but smaller volumes, are associated with species of greater heights. Reproductive traits stood out in explaining height, and there was a subtle difference in the relationship of these traits across different dispersal syndromes. It was possible to observe the growth-survival trade-off in tree species in a young forest. This knowledge will allow us to predict community structuring as well as implement more appropriate management and conservation techniques.

Keywords: functional traits; functional ecology; dispersal syndromes; plant height; reproductive traits.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 MATERIAIS E MÉTODOS	11
2.1 Área de Estudo	11
2.2 Conjunto de dados florísticos	12
2.3 Traços funcionais	12
2.4 Dados das síndromes de dispersão	13
2.5 Análise de dados	13
2.5.1. Modelos lineares generalizados	13
2.5.2. Análise da partição de variância.....	14
2.5.3 Análise da síndrome de dispersão	14
3 RESULTADOS	14
4 DISCUSSÃO	24
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	28
REFERÊNCIAS	29

1 INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são detentoras de ampla biodiversidade que prestam inúmeros serviços ecossistêmicos diretos e indiretos que beneficiam os seres humanos (Brandon, 2014; Rodrigues et al., 2023) . Elas apresentam uma alta diversidade de espécies arbóreas, que servem como recurso e habitat para outras espécies vegetais e também animais (Nakamura et al., 2017). Além disso, desempenham um papel importante no sequestro de carbono (C), em que, a proporção de C retirada da atmosfera está diretamente relacionada ao crescimento das árvores e ao estoque de biomassa nessas florestas (Ciesla; Mbugua; Ward, 1995; Malhi; Grace, 2000). Esse processo minimiza o aquecimento global, promove a restauração da atmosfera e é fundamental na sustentabilidade das atividades humanas (Jackson et al., 2019).

A ecologia funcional usa os atributos funcionais como ferramentas para compreender os padrões e processos que controlam as florestas tropicais (Costanza et al., 1997; Poorter, 2008), intervindo no estabelecimento, sobrevivência e sucesso reprodutivo das espécies (Reich et al., 2003). Esses traços são definidos como características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas potencialmente preditoras do desempenho individual dos organismos (Violle et al., 2007). Eles permitem avaliar a função que cada indivíduo e/ou espécie exerce na comunidade e os processos de aquisição e alocação de energia e matéria (Pérez-Ramos et al., 2013; Duarte et al., 2014).

Nas florestas tropicais a coexistência de grande biodiversidade de espécies arbóreas, pode ser explicada por um conjunto de demandas conflitantes de plantas na alocação de recursos, conhecido como trade-off “crescimento-sobrevivência” (Sterck; Poorter; Schieving, 2006). Uma vez que um organismo destina recursos a um fim, por exemplo, sobrevivência, esse recurso fica indisponível para outros fins, crescimento (Sterck; Poorter; Schieving, 2006). Esse desempenho está relacionado aos atributos funcionais das plantas que lhes conferem a capacidade de crescer, colonizar, sobreviver e reproduzir em um ambiente, por meio de traços funcionais aquisitivos ou conservativos (Donovan et al., 2011; Reich, 2014; Violle et al., 2007). Plantas com estratégias aquisitivas de recursos tendem a apresentar folhas grandes, alta área foliar específica, alta concentração de nitrogênio e fósforo foliar, elevada taxa fotossintética e menor tempo de vida, que promove o rápido crescimento (Cornelissen

et al., 2003; Meira-Neto et al., 2019a). Em contrapartida, as características conservativas são representadas por folhas menores, elevado teor de matéria seca, lignina e carbono foliar, alta densidade de madeira, maior tempo de vida, que promove o crescimento mais lento em altura (Freschet et al., 2010).

Dentre os traços das plantas podemos separá-los em vegetativos e reprodutivos. Os traços vegetativos estão mais relacionados ao desempenho fotossintético e crescimento das plantas (Reich; Walters; Ellsworth, 1997; Sterck et al., 2011). Já os traços reprodutivos se relacionam a habilidades das plantas em se reproduzir, dispersar e se estabelecer (Girão et al., 2007; Leibold et al., 2004; Mayfield et al., 2005). Os traços funcionais reprodutivos são muito utilizados nos estudos de *trade-offs*, especialmente os traços de tamanhos das sementes que permitiram desenvolvimentos de modelos totalmente embasados na fecundidade das sementes pequenas conflitava com a tolerância ao estresse das sementes grandes (Muller-Landau, 2010). A eficácia da dispersão também influencia diretamente na estrutura e dinâmica da comunidade (Sinha; Davidar, 1992) e seu modo, está associado ao tipo de ambiente e ao estrato da vegetação, o qual oferece ao indivíduo capacidade dispersiva para colonizar áreas de grande distribuição geográfica (Lorts; Briggeman; Sang, 2008).

É sabido que a área foliar das plantas exerce significativa influência na sobrevivência das mesmas (Wright et al., 2017; Chen et al., 2021; Kibler et al., 2023). Pecíolos mais largos demonstraram correlações positivas em registros literários para florestas (Meira-Neto et al., 2019). Registros indicam que altura, densidade da madeira e diâmetro estão inversamente relacionados com a área foliar (Wright et al., 2010) e positivamente correlacionados com o tamanho de frutos e sementes (Aldana et al., 2017; Bello et al., 2015; Díaz et al., 2016; Peres et al., 2016). Este padrão é especialmente observado em plantas de estratégia conservativa, que investem na sobrevivência de suas sementes, resultando em maiores frutos e sementes, crescimento mais lento e acumulação de biomassa através de maiores alturas, densidade da madeira e diâmetro, estando também relacionadas com a zoocoria (Bello et al., 2015; Chave et al., 2009; Díaz et al., 2004; Díaz et al., 2016; Falster & Westoby, 2005; Peres & Roosmalen, 2002). Por outro lado, em florestas jovens, predominam espécies mais aquisitivas, com menores frutos e sementes, menores densidades da madeira e maiores folhas, enquanto as tardias ainda estão pouco

desenvolvidas (Meira-Neto et al., 2019; Poorter et al., 2008; Ramirez, 2021; Valladares & Niinemets, 2008).

Entender o *trade-off* “crescimento-sobrevivência” em ambientes de mata Atlântica secundária, pode auxiliar na compreensão da dinâmica desses ecossistemas, que contribui conseqüentemente para a conservação e restauração dessas florestas. Desta forma, neste estudo tivemos como objetivo principal avaliar se o *trade-off* crescimento-sobrevivência apresenta os mesmos padrões em uma floresta jovem de mata atlântica, no município de Frutal, Minas Gerais e se este *trade-off* é explicado igualmente entre espécies zoocóricas e não zoocóricas. Para isso consideramos a altura das espécies de árvores como *proxy* de crescimento e como variáveis explicativas a densidade da madeira, folhas, frutos e sementes das espécies de árvores. Nossa hipótese é que: (I) A altura das espécies de árvores se relacionou inversamente com os tamanhos de fruto, tamanhos de semente e densidade da madeira e diretamente com o tamanho foliar; (II) os traços funcionais reprodutivos das espécies de árvores possuem uma maior porcentagem de explicação do crescimento em altura que os traços vegetativos e (III) o *trade-off* “crescimento-sobrevivência” funciona diferente entre espécies zoocóricas e não zoocóricas.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

A área de estudo é um fragmento de Mata Atlântica secundária com 50 hectares de floresta, umas das áreas do Projeto FLORESC, localizada no município de Frutal, estado de Minas Gerais, Brasil (Figura 1). O município de Frutal localiza-se na região oeste do estado de Minas Gerais e de acordo com dados do IBGE (2010) a área total do município é de 2.427,0 km² com uma população de 53.468 habitantes. O fragmento localiza-se na porção sul do município, em área marginal ao rio Grande, na bacia do rio Paraná. No ano de 2012, foi efetivado um censo na área de floresta Atlântica secundária, que passava pelo processo de regeneração iniciada nos anos 70 (Meira-Neto et al., 2019). O clima é tropical sazonal, de inverno seco e verão chuvoso. O relevo local é suavemente ondulado, com topografia achatada, com algumas rupturas topográficas que indicam o desenvolvimento da erosão diferencial e o solo latossolo vermelho (Pinheiro et al., 2014).

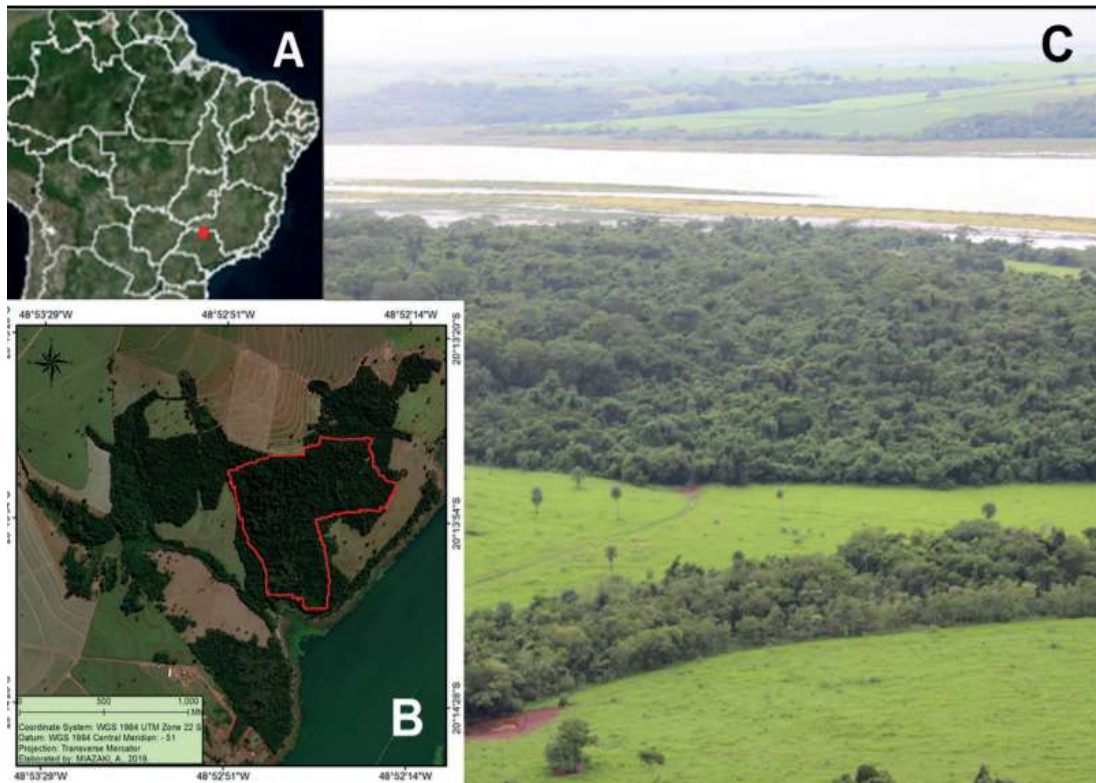


Figura 1. Parcela de 50 hectares do LEEP no município de Frutal, estado de Minas Gerais, Brasil. **A.** Localização da parcela de 50 ha na América do Sul. **B.** Parcela dentro de um fragmento de floresta secundária perto do rio Grande. **C.** Detalhe da floresta evidencia a heterogeneidade da floresta secundária. Fonte: Candido et al. (2020).

2.2 Conjunto de dados florísticos

Os dados florísticos foram obtidos a partir do banco de dados do laboratório de Ecologia e Evolução de Plantas (LEEP), da Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais. Esse conjunto passou por um processo de revisão de sinônimos, correção de nomes, para o qual se utilizou o banco de dados do Flora do Brasil 2020 (Flora do Brasil, 2021). As espécies sem identificação passaram pelo processo de identificação, através de consultas a herbários virtuais, site Re flora e identificação por especialistas, com um total de 170 espécies arbóreas.

2.3 Traços funcionais

Foram levantadas as seguintes características funcionais para as 170 espécies arbóreas: altura média (Hmean), altura máxima (Hmax) e moda da altura (Hmode), comprimento da folha (LL), largura da folha (LW), comprimento do pecíolo (PL), largura do pecíolo (PW), comprimento do fruto (FL), largura do fruto (FW), comprimento da semente (SL), largura da semente (SW), espessura da semente (ST)

e volume da semente (SV), integralmente em centímetros. Foram feitos os cálculos dos traços: largura da folha dividido pela largura do pecíolo (LW/PW), comprimento da folha multiplicada pela largura da folha (LL x LW) e comprimento da folha dividido pelo comprimento do pecíolo (LL/ PL).

Os valores para Hmax foram extraídos por meio de coletas em campo, no qual utilizaram para a amostragem, uma vara de 5 m de altura. Os valores coletados, foram arredondados para os 50 cm mais próximos, a Hmean a partir da média extraída da somatória de todas as alturas máximas por cada indivíduo e a Hmode com base no valor mais frequente entre as medidas de cada espécie (alturas em metros).

Para o cálculo dos valores das características funcionais, vegetativos e reprodutivos, foi utilizada a média aritmética, a partir de consultas a cinco exemplares de herbários, com o auxílio da ferramenta exsicatae no Sistema SpeciesLink (CRIA-Centro de Referência em Informação Ambiental (2017), ao herbário virtual Re flora (Flora do Brasil, 2021) e a trabalhos de revisão taxonômica.

A densidade da madeira (WD) foi obtida a partir do Global Wood Density (Zanne et al., 2009) e pela média da densidade de gêneros ou famílias para aquelas espécies sem dados no Global Wood Density (Flores; Coomes, 2011; Magnago et al., 2015).

2.4 Dados das síndromes de dispersão

Para o levantamento das 170 espécies arbóreas, quanto as síndromes de dispersão, foram feitas consultas a literatura especializada e as listas de espécies da Mata Atlântica e Cerrado. As espécies foram divididas em zoocóricas (ZOO) e não zoocóricas (NZOO), esta última engloba as síndromes autocórica, anemocórica e barocórica.

2.5 Análise de dados

2.5.1. Modelos lineares generalizados

Uma análise gráfica foi feita, por meio de um histograma dos valores dos dados fornecidos e o gráfico de quantil-quantil (Q-Q plot) a fim de avaliar a normalidade dos dados.

Os modelos lineares generalizados (GLM), foram aplicados para testar a resposta das alturas em função dos traços funcionais, através do programa estatístico R (R Core Team, 2020), com o pacote MuMIn (R Core Team, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria), função 'GLM' e família de distribuição

gaussiana. As variáveis resposta Hmean e Hmode foram logaritmizadas para redução de assimetria.

2.5.2. Análise da partição de variância

Para cada variável resposta, foi feita a análise de partição de variância, através do pacote hier.part do programa R (R Core Team, 2020), com o propósito de descrever graficamente as contribuições independentes de cada variável funcional para os 9 modelos.

2.5.3 Análise da síndrome de dispersão

Para essa análise foram criados seis data frames, (2) com todos os traços funcionais, (2) exclusivamente traços vegetativos e (2) somente traços reprodutivos. Para cada um desses as espécies ZOO (zoocóricas) e NZOO (não zoocóricas) foram consideradas separadamente.

Foram aplicados GLM'S, a fim de testar a resposta das alturas em função dos traços funcionais, para cada grupo de espécies (ZOO e NZOO), para isso usamos o programa estatístico R (R Core Team, 2020).

3 RESULTADOS

3.1 Traços funcionais vegetativos e reprodutivos

No primeiro modelo, no qual se considerou todas as características funcionais, vegetativas e reprodutivas com a variável resposta Hmean (Fig. 2. A), cinco variáveis explicativas tiveram efeitos significativos, sendo eles positivos para FL (est= 0.07; z= 2.499 p = 0.012), LW (est= 0.075, z= 3.083, p=0.002), SL (est= 0.012, z= 3.017, p= 0.003), PL (est= 0.067, z= 2.771, p= 0.006) e negativo para SV (est= - 0.093 z= 2.353, p= 0.019). As variáveis reprodutivas sozinhas explicaram cerca de 75% da variância, enquanto os traços vegetativos (LW e PL) apresentaram uma menor porcentagem de variância, cerca de 25% (Fig. 2. D). A Hmean das espécies arbóreas foi impulsionada por variáveis reprodutivas e vegetativas. Estes resultados mostram que a Hmean das espécies arbóreas aumenta conforme se alonga o pecíolo, o fruto e a semente, e à medida que a largura da folha aumenta. Já SV diminui com o aumento da altura.

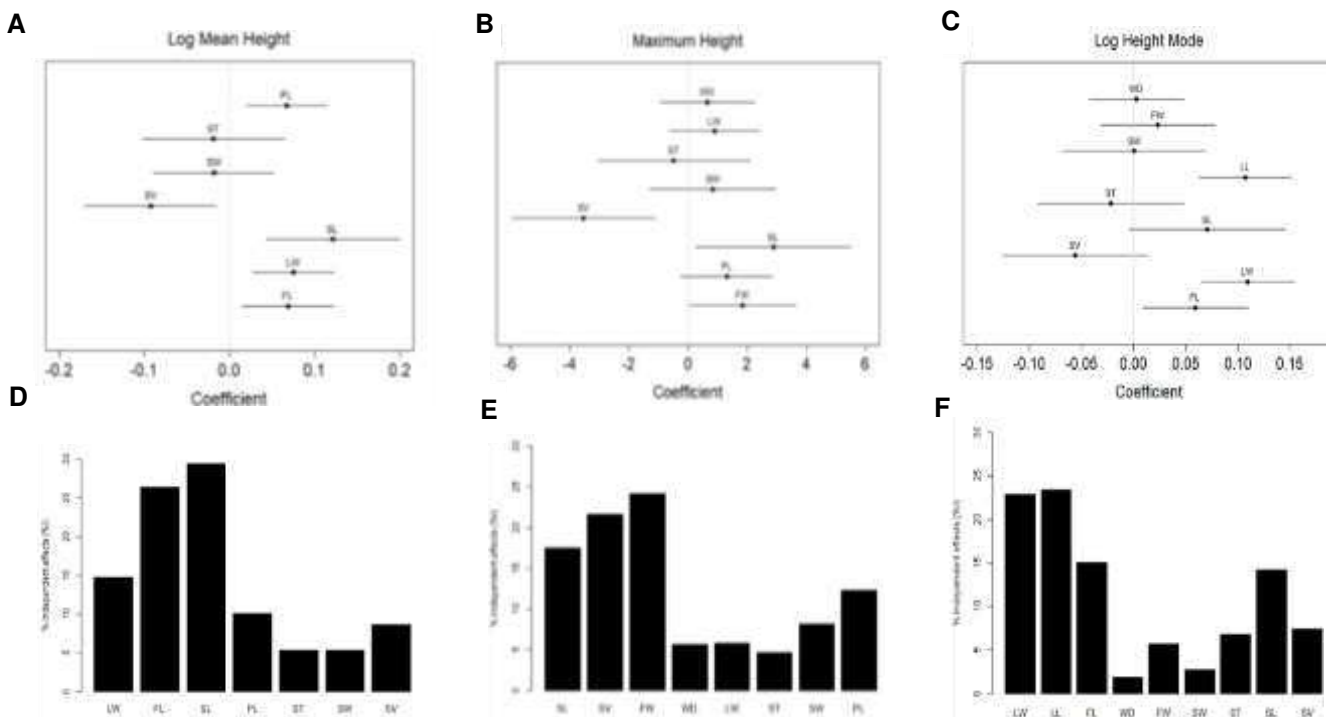


Figura 2. Modelos globais com variáveis vegetativas e reprodutivas e suas relações com a altura média - Log Mean Height (A) a altura máxima – Maximum Height (B) e a moda da altura - Log Height Mode (C) das árvores da Mata Atlântica secundária dos 50 hectares de Frutal, Brasil. Partição de variância de cada variável funcional do modelo Log Mean Height (D), Maximum Height (E) e Log Height Mode (F). LW = largura da folha; LL= Comprimento da folha; PL = comprimento do pecíolo; FL = comprimento do fruto; SL = comprimento da semente; SW = largura da semente; ST = espessura da semente; SV = volume da semente; WD = densidade da madeira.

No segundo modelo (Fig. 2. B), foi considerada a Hmax, onde foi explicada significativamente de forma positiva pelas variáveis FW (est= 1.837, z= 1.988 p= 0.047), SL (est= 2.883, z= 2.157, p= 0.031) e negativamente pela variável SV (est= -3.542, z= 2.870, p= 0.004). As variáveis reprodutivas explicaram 75 % da variância (Fig. 2. E). Quanto maior é o comprimento da semente e a largura do fruto, e menor o volume das sementes, maior a altura máxima. O SV e SL foram significantes como nos resultados encontrados para altura média.

No terceiro modelo gerado, a moda da altura das espécies arbóreas (Fig. 2. C) respondeu significativamente de forma positiva aos traços funcionais de LL (est= 0.107, z= 4.741, p < 0.001), LW (est= 0.109, z= 4.788, p < 0.001) e FL (est= 0.059, z= 2.296, p= 0.022). Somente as variáveis reprodutivas explicaram cerca de 60% da variância do modelo global (Fig. 2. F). A LW e FL foram significantes como nos resultados encontrados para altura média como variável resposta do primeiro modelo.

3.2 Traços Funcionais Vegetativos

Na quarta análise, em que se considerou apenas os traços funcionais vegetativos para a variável resposta Hmean (Fig. 3. A), apenas uma variável explicativa foi significativa, de forma positiva: LW (est= 0.093, z= 3.611, p < 0.001). A variável explica cerca de 78% da variação em Hmean das espécies arbóreas (Fig. 3. D). O resultado mostra que conforme a planta aumenta em altura, maior é a largura das folhas, tornando-se o LW o melhor traço funcional para explicar a altura média das espécies de árvores dos 50 hectares de floresta atlântica secundária.

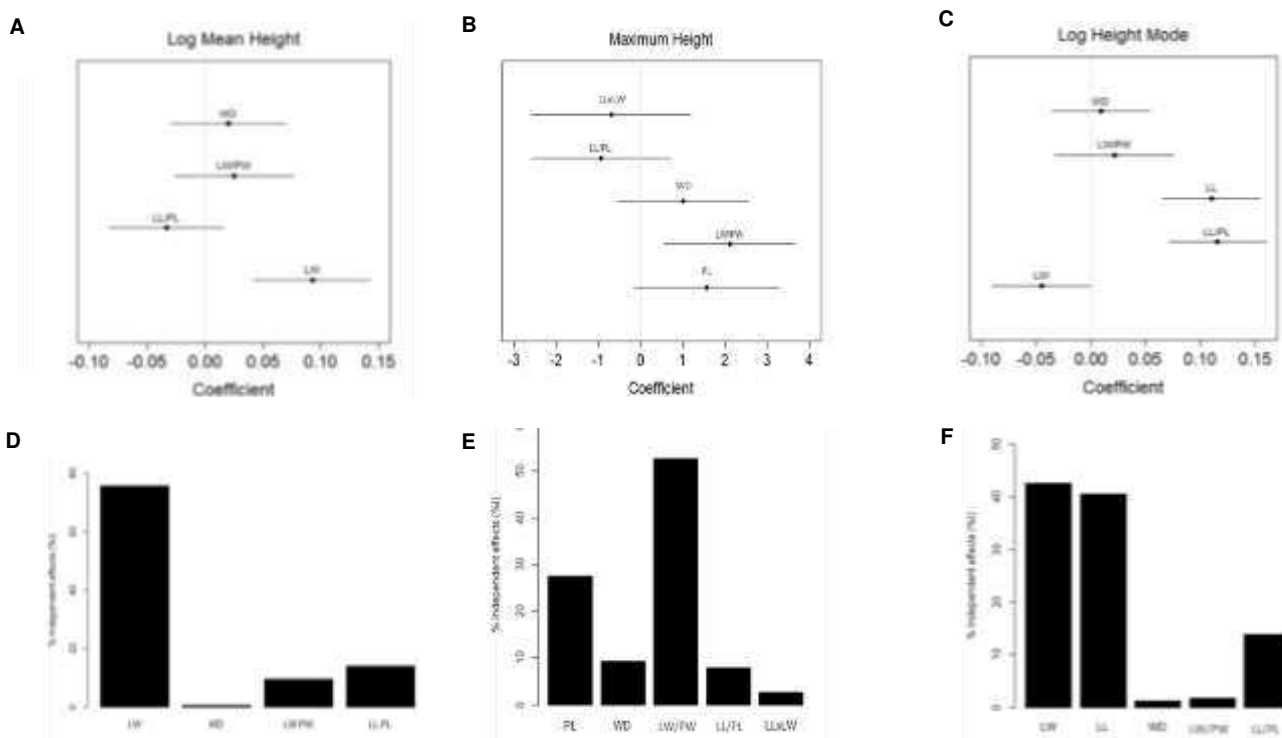


Figura 3. Modelos globais somente com variáveis vegetativas e suas relações com a altura média - Log Mean Height (A) a altura máxima - Maximum Height (B) e a moda da altura - Log Height Mode (C). Partição de variância de cada variável funcional do modelo. Partição de variância de cada variável funcional do modelo Log Mean Height (D), Maximum Height (E) e Log Height Mode (F). LW = largura da folha; LL= comprimento da folha; LW/PW = largura da folha/largura do pecíolo; LL/PL = comprimento da folha/ comprimento do pecíolo; LL x LW = comprimento da folha x largura da folha; WD= densidade da madeira.

No modelo global que expressa a relação entre a variável resposta Hmax e as preditores vegetativas (Fig. 3. B), somente LW/PW (est= 2.108, z= 2.654, p= 0.008) a explicou significativamente. Esses traços juntos explicaram cerca de 54% da variação do modelo global (Fig. 3. E). Assim, quanto maior é a altura da planta maior é a largura da folha em relação à largura do pecíolo (folhas mais largas e pecíolos mais estreitos).

Para a variável resposta Hmode (Fig. 3. C), LL (est= 0.110, z= 4.853, p < 0.001) e LW (est= 0.116, z= 5.057, p < 0.001) apresentaram relações positivas e LL/PL negativa (est= -

0.045, $z = 1.942$, $p = 0.05$), o que explica aproximadamente 97% da variação em Hmode das espécies (Fig. 3. F). Dessa forma, folhas com maior dimensão explicam o crescimento mais frequente em altura das espécies.

3.3 Traços Funcionais Reprodutivos

Nos próximos modelos globais, onde só foram inseridos apenas os traços reprodutivos, Hmean foi significativamente e positivamente explicadas por FL (est= 0.078, $z = 2.729$, $p = 0.006$) e SL (est= 0.127, $z = 3.074$, $p = 0.002$) e negativamente por SV (est= - 0.101, $z = 2.548$, $p = 0.011$) (Fig. 4. A). Elas explicaram em torno de 77% da variação em Hmean das espécies (Fig. 4. D). A análise revela que os efeitos principais do comprimento do fruto, da semente, e o volume da semente sobre a altura média explicam a altura média das árvores.

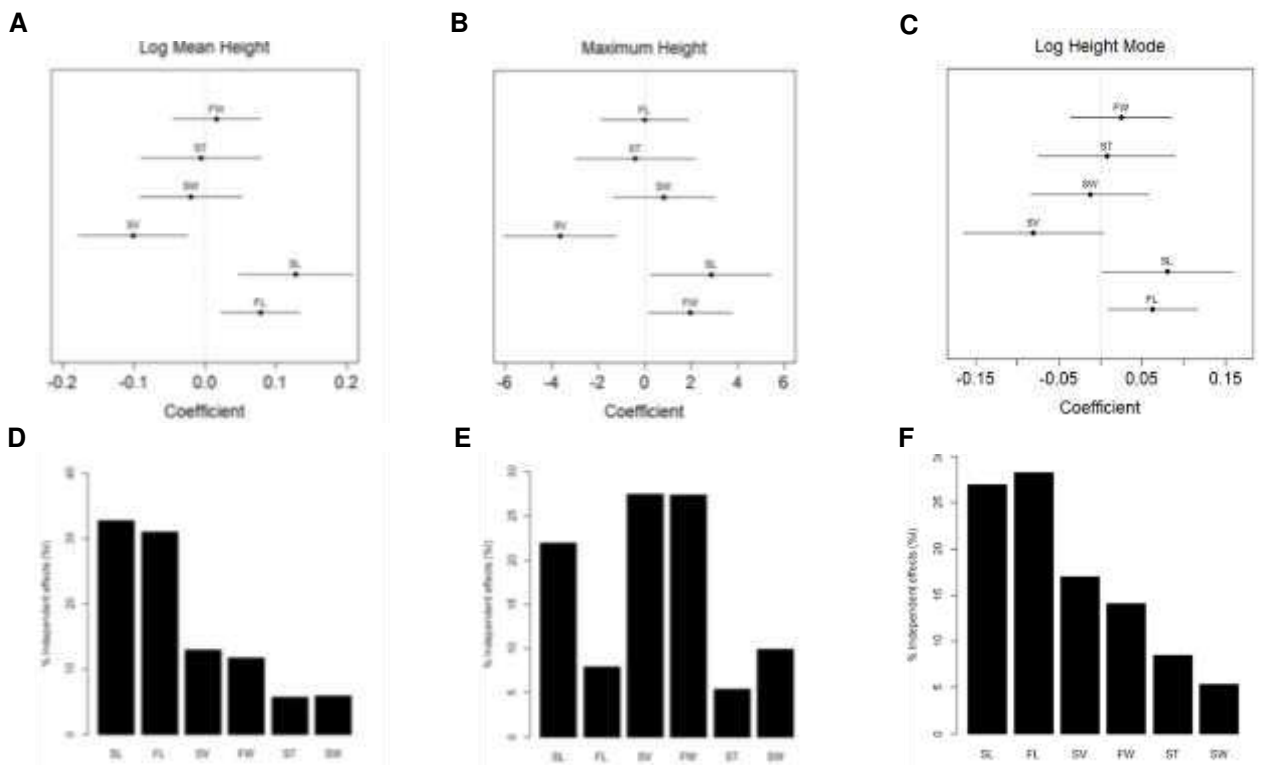


Figura 4. Modelos globais somente com variáveis reprodutivas e suas relações com a altura média - Log Mean Height (A) a altura máxima – Maximum Height (B) e a moda da altura - Log Height Mode (C). Partição de variância de cada variável funcional do modelo Log Mean Height (D), Maximum Height (E) e Log Height Mode (F). FL = comprimento do fruto; FW = largura do fruto; SL = comprimento da semente; SW = largura da semente; ST= espessura da semente; SV = volume da semente.

Para a variável resposta Hmax, as variáveis explicativas significativas foram SL (est= 2.851, $z = 2.137$, $p = 0.033$), FW (est= 1.955, $z = 2.130$, $p = 0.033$) explicando positivamente e SV explicando negativamente (est= -3.633, $z = 2.940$, $p = 0.003$) (Fig. 4. B), explicando cerca de 78% da variação em Hmax das espécies arbóreas (Fig. 4.

E). Esses traços explicam o potencial máximo de crescimento em altura das espécies de árvores nos 50 ha de Mata Atlântica. As variáveis explicativas SL e SV foram congruentes entre a Hmean e Hmax.

Hmode foi explicada de forma positiva por SL (est= 0.081, z= 2.001, p= 0.045) e FL (est= 0.063, z= 2.285, p= 0.022) (Fig. 4. C), com cerca de 54% da variação do modelo global (Fig. 4. F). Assim, FL e SL explicaram o crescimento em altura mais frequente entre as espécies arbóreas dos 50 hectares. A significância de FL neste modelo coincidiu com o resultado apresentado para a Hmean no modelo 8. O comprimento da semente foi o único traço congruente comum entre os modelos de Hmean, Hmax e Hmode.

3.4 Síndrome de Dispersão

3.4.1 Traços funcionais e síndrome de dispersão zoocórica

O comprimento foliar (est= 0.085, z= 3.306, p< 0.001) e a largura (est= 0.095, z= 3.623, p< 0.001) e o comprimento do fruto (est= 0.052, z= 1.969, p= 0.049) influenciam positivamente a altura média das árvores (Fig. 5. A). O crescimento médio em altura, das árvores zoocóricas é resposta do comprimento e da largura das folhas (área das folhas ou área fotossintética) e do comprimento dos frutos (número ou tamanho das sementes ou quantidade de recursos para dispersores). A altura média aqui é *proxy* do crescimento realizado das árvores zoocóricas da comunidade no estágio atual de sucessão da floresta.

WD (est= 2.017, z= 2.139, p= 0.032), LW/PW (est= 2.288, z= 2.313, p= 0.021), e FW (est= 2.468, z= 2.560, p= 0.010) influenciaram positivamente a altura máxima das espécies zoocóricas, enquanto SV (est= -2.798, z= 2.830, p= 0.005) e LL/PL (est= -2.128, z= 2.322, p= 0.020) influenciaram negativamente (Fig. 5. B). O crescimento máximo das espécies é resposta de uma maior densidade da madeira, maiores larguras de fruto e da largura da folha dividido pela largura do pecíolo (folhas mais largas quando comparadas à largura do pecíolo, isso para espécies mais altas, para espécies menos altas esse resultado se apresenta inversamente). Um menor volume da semente e menor comprimento da folha pelo comprimento do pecíolo é resposta para o crescimento máximo das espécies com dispersão zoocórica.

Já a altura mais frequente (Mode Height) entre as espécies zoocóricas foi explicada positivamente por LL (est= 0.125, z= 5.360, p< 0.001), PW (est= 0.124, z=

5.309, $p < 0.001$), LW (est= 0.124, $z = 5.305$, $p < 0.001$), FL (est= 0.048, $z = 2.012$, $p = 0.044$) e FW (est= 0.051, $z = 2.070$, $p = 0.038$) e negativamente por SL (est= -0.054, $z = 2.176$, $p = 0.030$), SV (est= -0.058, $z = 2.383$, $p = 0.017$) e LL/PL (est= -0.047, $z = 2.020$, $p = 0.043$) (Fig. 5. C).

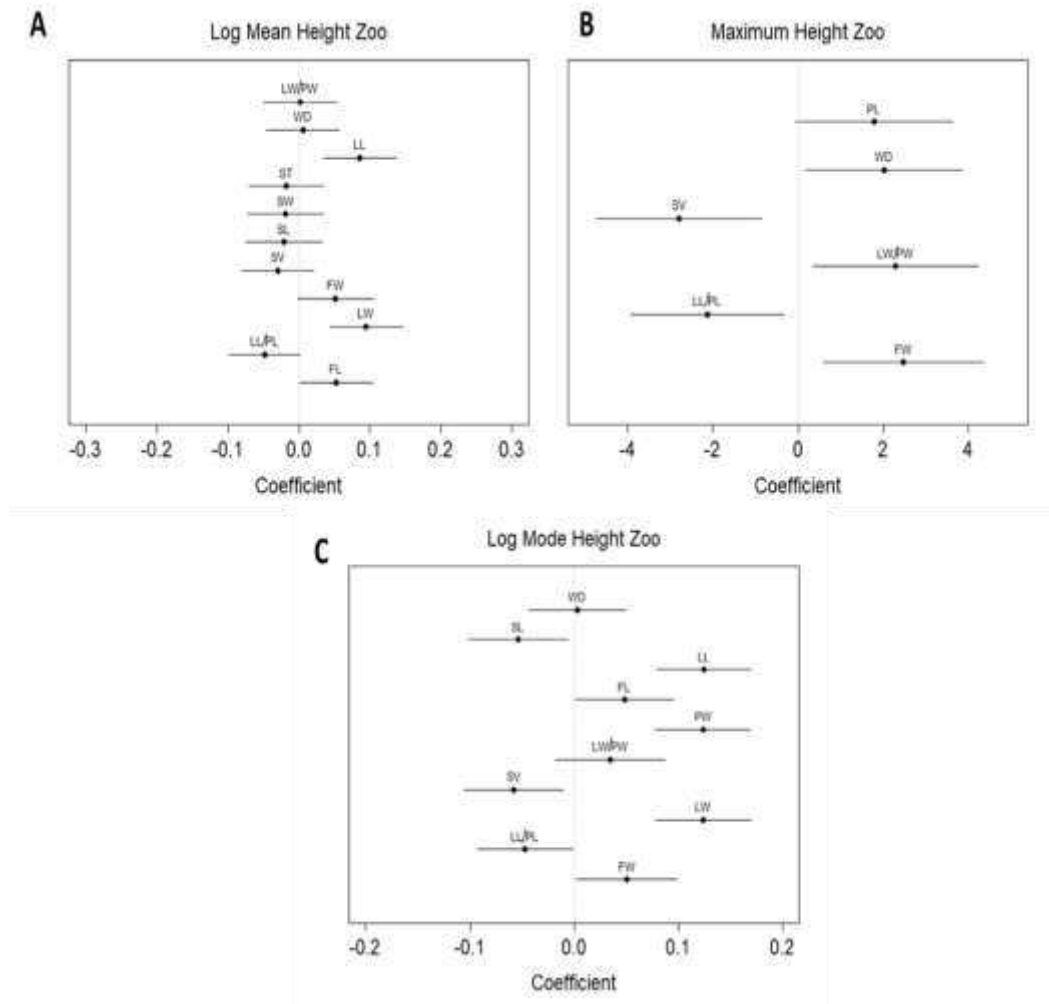


Figura 5. Influência de traços funcionais vegetativos e reprodutivos na altura das espécies de plantas com dispersão zoocórica da Mata Atlântica secundária de 50 hectares em Frutal, Brasil. **A:** Gráfico de coeficiente da variável resposta altura média (logaritmizada). **B:** Gráfico de coeficiente da variável resposta altura máxima. **C:** Gráfico de coeficiente da variável resposta moda da altura (logaritmizada).

3.4.2 Traços funcionais e síndrome de dispersão não zoocórica

O comprimento da semente está significativamente relacionado à altura média (est= 0.245, $z = 2.960$, $p = 0.003$) e máxima (est= 3.966, $z = 2.684$, $p = 0.007$) de árvores não-zoocóricas nessa comunidade (Fig. 6. A e B). Já a moda da altura é explicada positivamente pelo comprimento da folha (est= 0.115, $z = 2.437$, $p = 0.015$) (Fig. 6. C).

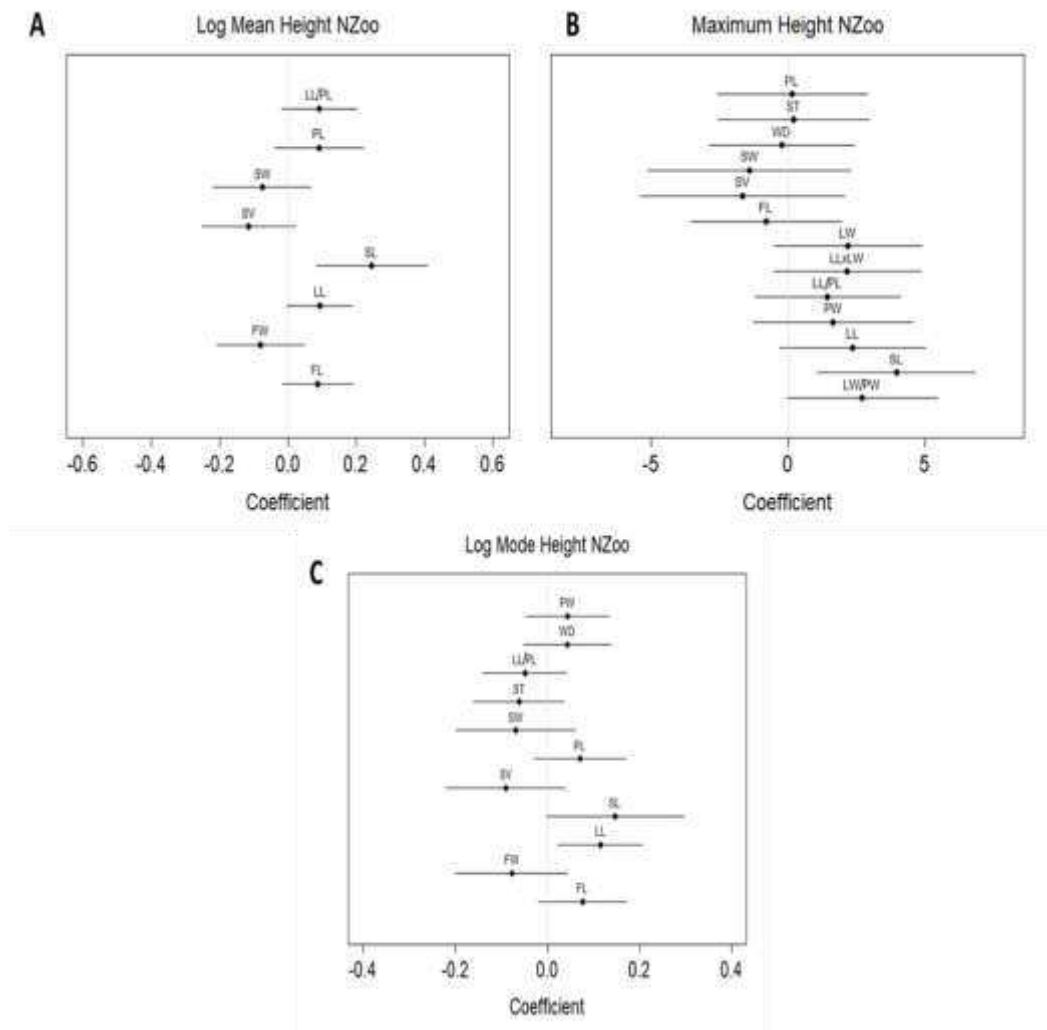


Figura 6. Influência de traços funcionais vegetativos e reprodutivos na altura das espécies de plantas com dispersão não zoocórica da Mata Atlântica secundária de 50 hectares em Frutal, Brasil. **A:** Gráfico de coeficiente da variável resposta altura média (logaritmizada). **B:** Gráfico de coeficiente da variável resposta altura máxima. **C:** Gráfico de coeficiente da variável resposta moda da altura (logaritmizada).

3.4.3 Traços funcionais vegetativos e síndrome de dispersão zoocórica

A largura da folha influenciou positivamente na altura média de espécies zoocóricas (est= 0.102, $z = 3.924$, $p < 0.001$) enquanto o comprimento da folha dividido pelo comprimento do pecíolo influenciou negativamente (est= -0.052, $z = 2.014$, $p = 0.044$) (Fig. 7. A). Nenhuma variável influenciou a altura máxima das espécies zoocóricas (Fig. 7. B). Já a moda da altura dessas espécies foi influenciada pela largura do pecíolo (est= 0.130, $z = 5.519$, $p < 0.001$) e positivamente pela largura foliar (est= 0.129, $z = 5.504$, $p < 0.001$) e comprimento (est= 0.129, $z = 5.504$, $p < 0.001$) e negativamente pelo comprimento da folha dividido pelo comprimento do pecíolo (est= -0.048, $z = 2.009$, $p = 0.044$) (Fig. 7. C).

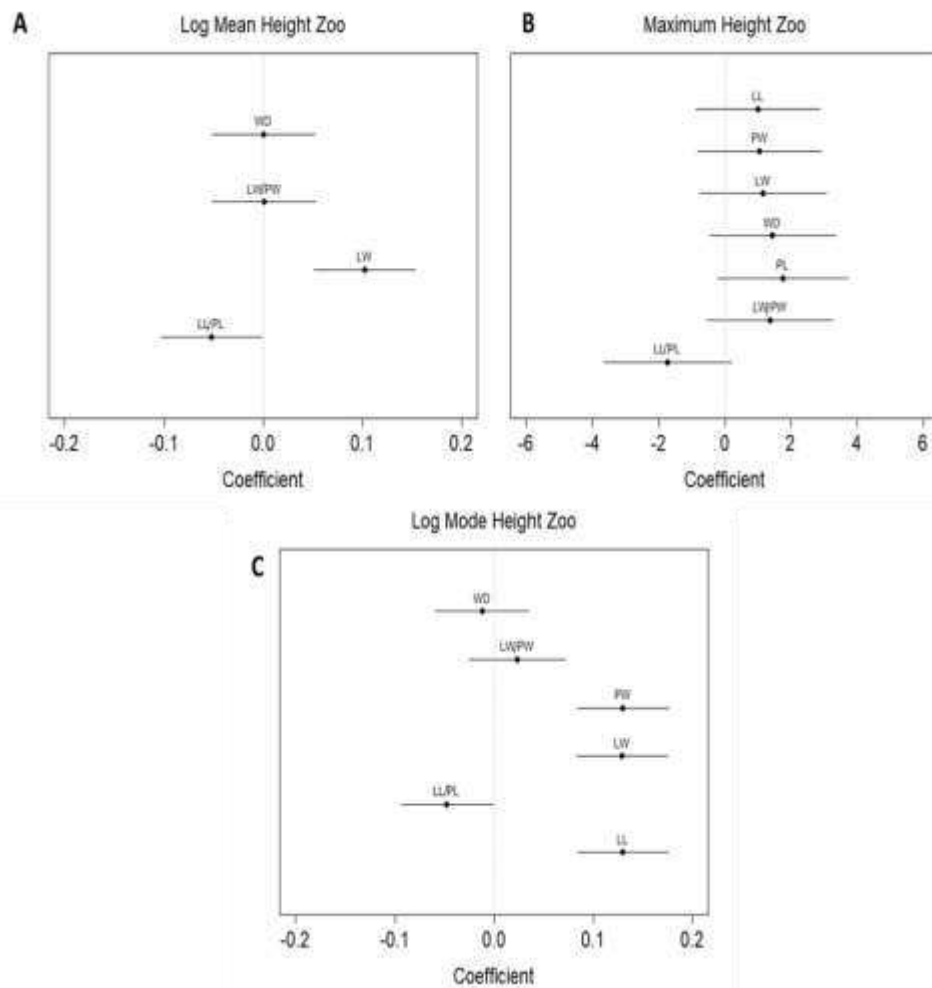


Figura 7. Influência de traços funcionais vegetativos na altura das espécies de plantas com dispersão zoocórica da Mata Atlântica secundária de 50 hectares em Frutal, Brasil. **A:** Gráfico de coeficiente da variável resposta altura média (logaritimizada). **B:** Gráfico de coeficiente da variável resposta altura máxima. **C:** Gráfico de coeficiente da variável resposta moda da altura (logaritimizada).

3.4.4 Traços funcionais vegetativos e síndrome de dispersão não zoocórica

Distintivamente do resultado apresentado para as espécies zoocóricas, o comprimento da folha é variável resposta que explica a altura média em árvores não zoocóricas (est= 0.127, $z = 2.414$, $p = 0.016$) (Fig. 8. A). A largura foliar (est= 2.997, $z = 2.116$, $p = 0.034$) e o comprimento (est= 2.964, $z = 2.033$, $p = 0.042$), LLxLW (est= 2.929, $z = 2.065$, $p = 0.039$) e a LW/PW influenciaram positivamente a altura máxima das espécies (est= 3.488, $z = 2.263$, $p = 0.024$) (Fig. 8.B), diferentemente do resultado apresentado para as espécies zoocóricas, que não revelou significância. Já a altura mais frequente (Hmode) foi influenciada positivamente por LL (est= 0.137, $z = 2.850$, $p = 0.004$) (Fig. 8. C).

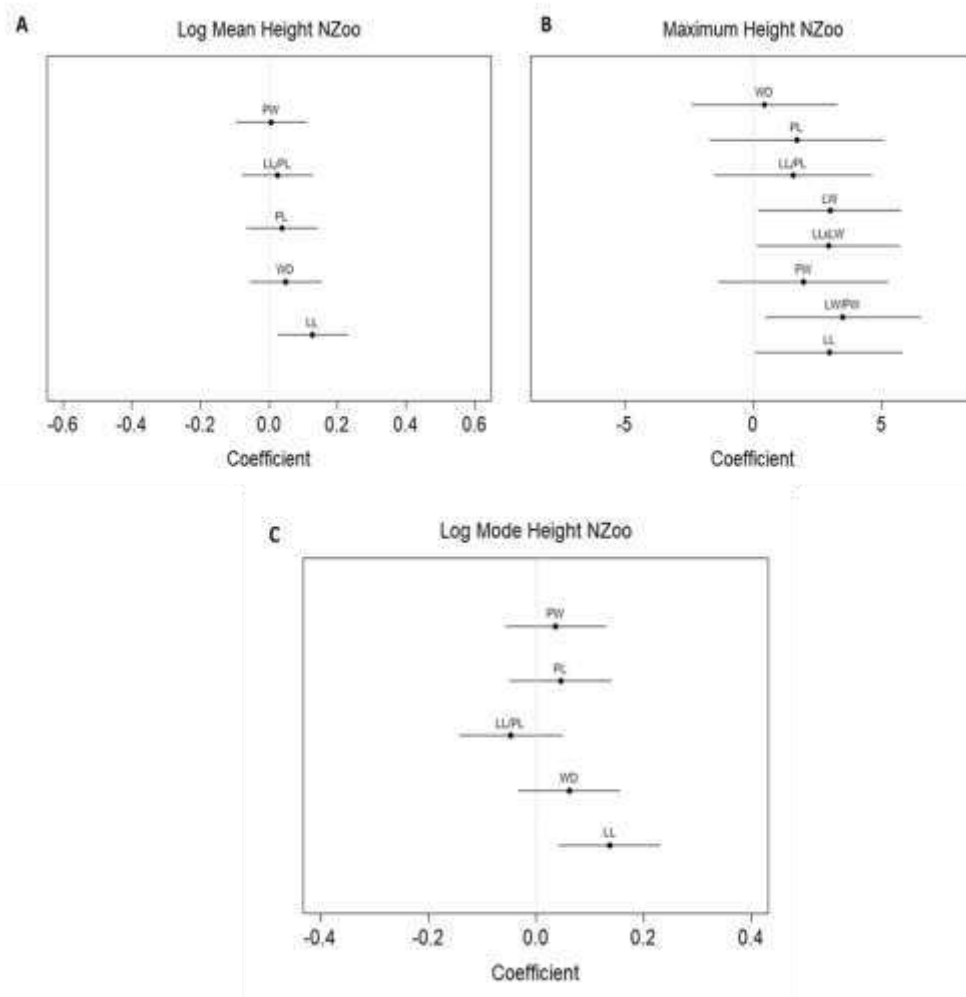


Figura 8. Influência de traços funcionais vegetativos na altura das espécies de plantas com dispersão não zoocórica da Mata Atlântica secundária de 50 hectares em Frutal, Brasil. **A:** Gráfico de coeficiente da variável resposta altura média (logaritmizada). **B:** Gráfico de coeficiente da variável resposta altura máxima. **C:** Gráfico de coeficiente da variável resposta moda da altura (logaritmizada).

3.4.5 Traços funcionais reprodutivos e síndrome de dispersão zoocórica

A largura do fruto (est= 0.068, $z= 2.447$, $p= 0.011$) e o comprimento (est= 0.074, $z= 2.665$, $p= 0.008$) são positivamente relacionados à altura média das árvores zoocóricas (Fig. 9. A). Para a altura máxima entre as espécies zoocóricas, nenhum traço funcional se mostrou significativo (Fig. 9. B). FL (est= 0.068, $z= 2.593$, $p= 0.009$) e FW (est= 0.074, $z= 2.735$, $p= 0.006$) influenciaram positivamente a altura mais frequente enquanto SV influenciou negativamente (est= -0.056, $z= 2.085$, $p= 0.037$) (Fig. 9. C).

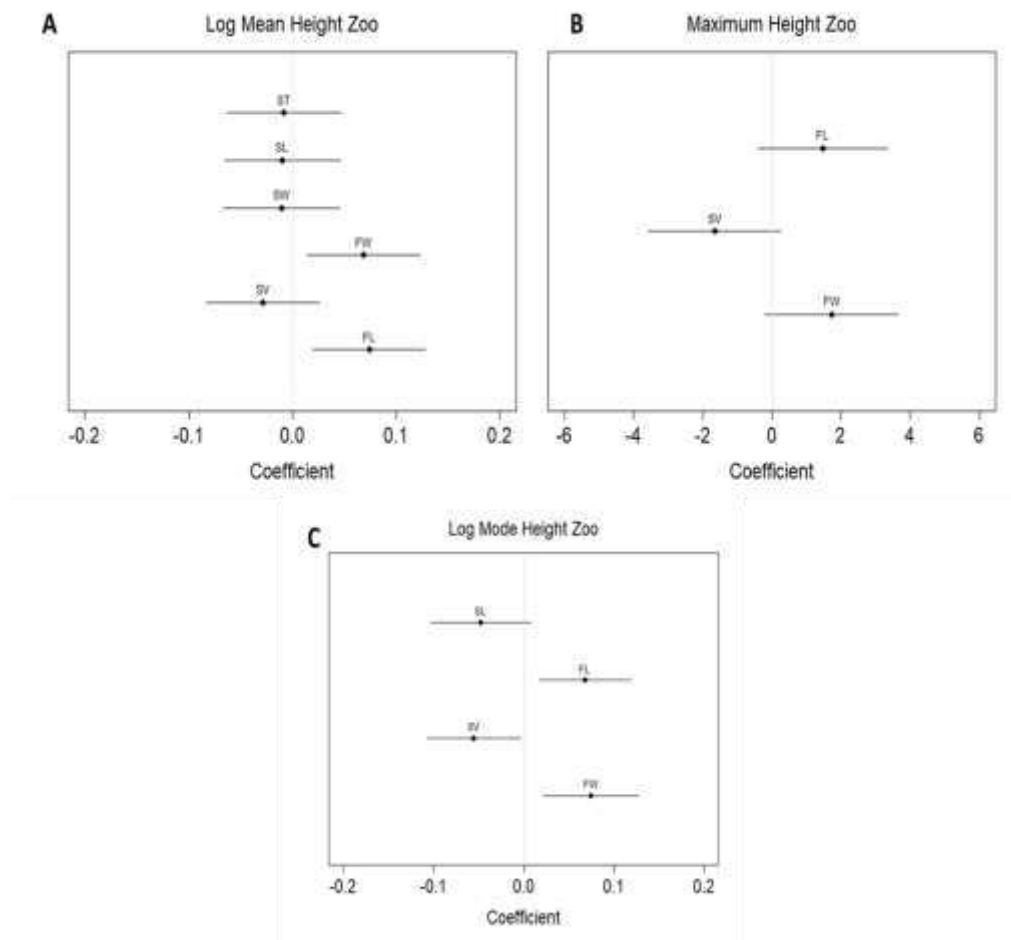


Figura 9. Influência de traços funcionais reprodutivos na altura das espécies de plantas com dispersão zoocórica da Mata Atlântica secundária de 50 hectares em Frutal, Brasil. **A:** Gráfico de coeficiente da variável resposta altura média (logaritmizada). **B:** Gráfico de coeficiente da variável resposta altura máxima. **C:** Gráfico de coeficiente da variável resposta moda da altura (logaritmizada).

3.4.6 Traços funcionais reprodutivos e síndrome de dispersão não zoocórica

O comprimento da semente foi positivamente relacionado à altura média ($est=0.245$, $z=2.960$, $p=0.003$), máxima ($est=3.966$, $z=2.684$, $p=0.007$) e moda ($est=0.147$, $z=1.922$, $p=0.054$) das árvores não-zoocóricas (Fig. 10). O comprimento da semente aqui é um excelente traço funcional reprodutivo para explicar as alturas das espécies não-zoocóricas.

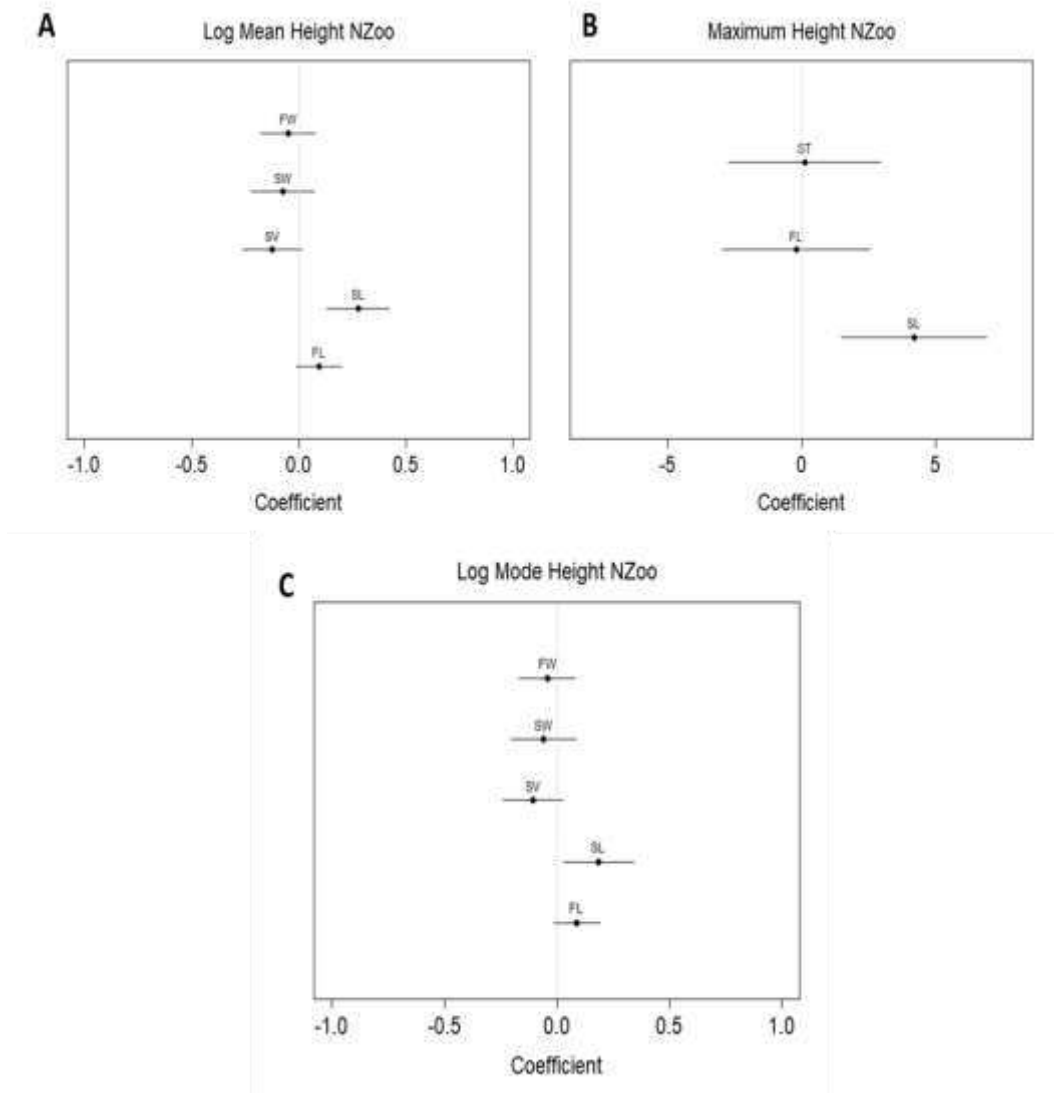


Figura 10. Influência de traços funcionais reprodutivos na altura das espécies de plantas com dispersão não zoocórica da Mata Atlântica secundária de 50 hectares em Frutal, Brasil. **A:** Gráfico de coeficiente da variável resposta altura média (logaritimizada). **B:** Gráfico de coeficiente da variável resposta altura máxima. **C:** Gráfico de coeficiente da variável resposta moda da altura (logaritimizada).

4 DISCUSSÃO

4.1 Influência dos traços funcionais reprodutivos e vegetativos nas alturas das espécies

Os primeiros três modelos (Fig. 2), onde foram inseridas variáveis vegetativas e reprodutivas, demonstraram que os traços funcionais de folhas (LW e LL), pecíolo (PL), frutos (FW e FL) e sementes (SL e SV) se mostraram eficientes para explicar a altura das espécies de árvores nos 50 hectares de floresta tropical secundária. A Hmedia foi a variável resposta que melhor respondeu às variáveis explicativas.

Nos modelos individualizados, só com os traços vegetativos, mostraram relação similar. Em ambos LW, foi relacionada à Hmedia e Hmoda. Da mesma forma, LL também influenciou positivamente a moda de altura das espécies. Folhas maiores é o traço funcional esperado em espécies de árvores com estratégias aquisitivas, aquelas que determinam a maior parte dos recursos para o crescimento (Wright et al., 2007; Dreyer et al., 2020), aqui considerado como altura atingida pela espécie. Essas características aumentam a área foliar das espécies arbóreas, o que indica uma maior captura de luz e de CO₂ (Reich, 2014; Wright et al., 2017), principalmente pela fotossíntese. Quanto maior a área foliar, maior a incidência de luz, maior fixação de carbono por meio da fotossíntese, e assim, maior taxa de crescimento (Dias, 2009).

A relação do tamanho das folhas com as estratégias ecológicas tem sido observado em diferentes trabalhos para as florestas tropicais (Candido et al., 2020; Wright et al., 2017). O tamanho médio foliar está relacionado ao clima do local, quanto maior a temperatura média anual de determinado ecossistema, maior é o tamanho médio da folha (Moles et al., 2014; Peppe et al., 2011; Wright et al., 2017). Em um estudo produzido por Wright et al. (2017), que tinha como objetivo avaliar a variação do tamanho da folha em função da variável climática de temperatura média anual, foi observado que o tamanho dos limbos foliares eram maiores nas regiões equatoriais (mais quentes), do que aquelas presentes em regiões em direção aos polos (mais frias). Os traços das folhas podem ser os principais determinantes do *trade-off* “crescimento-sobrevivência” para espécies florestais, como por exemplo a área foliar específica (SLA) que pode determinar isoladamente o tipo de estratégia da planta (Sterck; Poorter; Schieving, 2006).

Nos modelos globais, PL se relacionou a Hmedia, mostrando ser uma característica explicativa para o crescimento em altura das espécies arbóreas dos 50 hectares de Mata Atlântica secundária. O pecíolo é uma parte estrutural flexível da folha, com funções como, suporte de peso da lâmina foliar, fornecendo rigidez de flexão a folha; suporte contra a força aerodinâmica do vento; posicionamento espacial e vascularização da folha (Garnier; Navas; Grigulis, 2016). As dimensões do pecíolo sofrem pressão seletiva de acordo com a função e necessidade da folha (Vogel, 1995). O comprimento do pecíolo está relacionado à sobreposição das folhas, quanto maior o comprimento do pecíolo, menor o auto sombreamento de folhas, em especial as mais largas (King; Maindonald, 1999; Takenaka, 1994), influenciando diretamente na eficiência da interceptação da luz. A presença de pecíolos mais longos permite maior

área foliar (Niinemets, 1998). Curiosamente, a relação LW/PW influenciou positivamente Hmax nos modelos só com os traços vegetativos. A largura da folha dividida pela largura do pecíolo (LW/PW) é uma variável que está diretamente relacionada ao tamanho da folha. Quanto maior a relação LW/PW, maior deveria ser a demanda do limbo foliar por suporte do pecíolo, tanto mecanicamente quanto fisiologicamente, uma vez que a área foliar depende da espessura, ou calibre, do pecíolo para suporte hídrico (Meira-Neto et al., 2019; Pérez-Ramos et al., 2013), mesmo assim, maiores larguras de folhas com pecíolos mais estreitos se relacionaram com plantas de maior crescimento. Congruentemente, LL/PL influenciou positivamente a Altura mais frequente (Hmode).

Os traços funcionais reprodutivos também são de grande importância para explicar as estratégias arbóreas nos ambientes florestais (Fontaine et al., 2006; Mayfield et al., 2005) e foram os que mais tiveram poder de explicação na nossa área de estudo em todos os modelos. Em todos os modelos SL e FL foram os traços com maior efeito significativo em relação à Hmedia e Hmoda, enquanto SL, FW e SV em relação à Hmax. Porém SV (comprimento x largura x espessura) ou seja, o tamanho da semente, teve uma relação inversa com a altura das espécies. Sabe-se que há uma significativa e positiva relação de tamanho da semente com o tamanho do fruto (Wright, 2007), indiretamente presumimos que o volume dos frutos apresente a mesma relação. Por ser um fragmento relativamente jovem, onde se teve o início da restauração na década de 70, acreditamos que as espécies aquisitivas sejam as dominantes e mais desenvolvidas na área. As espécies pioneiras possuem estratégia aquisitiva, apresentando menores frutos e sementes, estando estes relacionados à ambientes estressantes, como a intolerância à sombra (Valladares & Niinemets, 2008; Poorter et al., 2008; Poorter & Rose 2005), resultado este encontrado no nosso trabalho.

Como o efeito das dimensões de sementes nas alturas possivelmente se deve à utilização e obtenção de recursos para crescimento das plantas, o maior comprimento da semente com menor volume se traduz em árvores mais altas em florestas secundárias imaturas possivelmente porque uma semente ampliada na sua maior dimensão aumenta a probabilidade de dispersão pelo vento, sendo comprovado essa relação ao se analisar que as não-zoocóricas do nosso estudo de fato foram explicadas pelo maior SL (Fig. 6. A e B; Fig. 10 A, B e C). A anemocoria está relacionada à espécies mais aquisitivas (Bello et al, 2015; Hammond e Brown, 1995;

Ramirez, 2021). Muito provavelmente, esse efeito é mais evidente nos estágios iniciais de sucessão secundária. Congruentemente, grande parte das espécies do nosso estudo, são espécies comumente encontradas em estágios iniciais de sucessão secundária. Essas espécies de árvores possuem estratégias aquisitivas, apresentando crescimento rápido (necessitam de mais luz), menor investimento em massa seca por área, menores frutos e sementes, folhas de baixo custo, com alto teor de nitrogênio e alta taxa fotossintética e respiração. Estas espécies necessitam muitos recursos para um crescimento rápido num ambiente de competição por água e luz (Carvalho, 2017).

O volume da semente não é um traço funcional tão usado, porém em nosso estudo utilizamos o SV como *proxy* de massa da semente pela maior facilidade de coleta das medidas e ele se mostrou como um bom preditor. É possível que, conforme a sucessão avance, o volume da semente se torne positivamente relacionado às alturas das espécies de florestas mais maduras. Florestas tardias podem apresentar maior diversidade funcional (Vicente-Silva et al., 2016), com atributos relacionados à estratégia de crescimento conservativa de recursos, como maior densidade da madeira, área foliar e massa da semente (Forgiarini et al., 2015; Souza et al., 2014). No ambiente de mosaico campo-floresta em Floresta Atlântica Mista com Araucária, Duarte et al. (2007) encontraram a maior frequência de espécies pioneiras, com numerosas pequenas sementes (estratégia aquisitiva), no campo, enquanto espécies tardias que produzem grandes sementes (estratégia conservativa) foram encontradas em florestas em estágios mais avançados da sucessão, congruentemente com os achados de Vicente-Silva et al. (2016). A densidade da madeira não foi um bom preditor, ao contrário do esperado.

4.2 Influência dos traços vegetativos e reprodutivos na altura separados por tipo de dispersão

No geral, os traços reprodutivos e vegetativos influenciaram a altura de plantas com dispersão zoocórica e não zoocóricas seguindo o mesmo padrão dos outros modelos. Em ambos os grupos de dispersão folhas maiores, frutos e sementes mais compridos, porém, principalmente no caso das zoocóricas, com menores volumes, indicaram uma maior altura atingida pelas espécies. Entretanto, alguns resultados fugiram dos padrões encontrados até aqui. A relação LL/PL influenciou negativamente

a altura de espécies zoocóricas mostrando uma relação positiva do tamanho relativo do pecíolo com a altura.

A anemocoria se relacionou com sementes maiores em comprimento, reforçando a característica aquisitiva da área discutida acima. Outro fator relevante é que o volume da semente também apresentou relação negativa, tanto para a dispersão zoocóricas quanto no modelo global de dispersão, congruente com os registros literários no padrão registrado para espécies aquisitivas, sendo menores em plantas de estratégias aquisitivas de crescimento (Bello et al., 2015; Poorter & Rose 2005). Comunidades vegetais com estágios avançados de sucessão tendem a favorecer a zoocoria, uma vez que oferecem mais recursos para a fauna, contribuindo com a sua ocorrência e manutenção (Stefanello et al., 2010). A densidade da madeira apresentou relação positiva com a altura máxima (Hmax) de espécies zoocóricas, congruente com os registros literários (Wright et al., 2007; Bello et al., 2015).

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O trabalho mostrou que, conforme considerado nas hipóteses, características funcionais de caule, folhas, frutos e sementes são bons preditores para explicar o *trade-off* crescimento-sobrevivência das espécies arbóreas em áreas de floresta secundária. Esse fragmento de 50 há em Frutal, considerado relativamente jovem, se relacionou inversamente com tamanhos de semente e positivamente com tamanho de folhas, o que é característico de espécies aquisitivas. Os traços reprodutivos se mostraram melhores preditores na explicação do crescimento, geralmente explicando mais de 60% do modelo, em relação aos traços preditivos vegetativos.

Ainda congruente com nossas hipóteses, os preditores reprodutivos e vegetativos se relacionaram de forma diferente da altura quando comparadas as síndromes de dispersão zoocóricas e não zoocóricas, sendo somente evidenciada a relação positiva entre a altura e a densidade da madeira de zoocóricas e a relação inversa com o tamanho da semente, uma vez que as árvores de maiores alturas do fragmento apresentam estratégia aquisitiva, com muitas sementes, porém pequenas. A construção continuada desse conhecimento nos permitirá prever a estruturação de comunidades em um dado ambiente, bem como implementar técnicas mais adequadas de manejo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALDANA, A. M., et al. Drivers of biomass stocks in Northwestern South American forests: Contributing new information on the Neotropics. **Forest Ecology and Management**, v, 389, p. 86-95, 2017. DOI:10.1016/j.foreco.2016.12.023
- BAKER, H. G. Seed Weight in Relation to Environmental Conditions in California. **Ecology**, v. 53, n. 6, p. 997–1010, 1972.
- BELLO, C. et al. “Defaunation Affects Carbon Storage in Tropical Forests”. **Science Advances**, v. 1 (11): e1501105, 2015. DOI: 10.1126/sciadv.1501105.
- BRANDON, K. **Ecosystem Services from Tropical Forests: Review of Current Science**. Center for Global Development Working Paper No. 380, 2014. Disponível em: SSRN: <https://ssrn.com/abstract=2622749>. DOI: 10.2139/ssrn.2622749
- CANDIDO, H. M. N. et al. Colonization-related functional traits of plants in a 50-hectare plot of secondary tropical forest. **Acta Botanica Brasilica**, v. 34, n. 1, p. 1–8, mar. 2020.
- CARRIJO, N. S. **Germinação e caracterização física e morfológica de frutos e sementes de Syagrus oleracea Becc.** Dissertação. Universidade Federal de Goiás, Jataí, Goiás, 81 p. 2011. Disponível em: https://files.cercomp.ufg.br/weby/up/217/o/Disserta%C3%A7%C3%A3o_N%C3%BAbia-Sousa-Carrijo.pdf?1348170586. Acesso em: 10 jul. 2021
- CARVALHO, F. F. **Eficiência potencial do uso do nitrogênio e fósforo na fotossíntese ao longo de um gradiente de perturbação antrópica da Mata Atlântica.** Dissertação. Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo. 2017.
- CHAVE, J., et al. Towards a Worldwide Wood Economics, Spectrum. **Ecology letters**, v. 12, p. 351-66, 2009. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x.
- CHEN, K. et al. Functional trade-offs and the phylogenetic dispersion of seed traits in a biodiversity hotspot of the Mountains of Southwest China. **Ecology and Evolution**, v. 8, n. 4, p. 2218–2230, 25 jan. 2018.
- CHEN et al. Exploring the long-term vegetation dynamics of different ecological zones in the farming-pastoral ecotone in northern China. **Environ. Sci. Pollut. Res.**, v. 28 (22), p. 27914-27932, 2021.
- CIESLA, W. M.; MBUGUA, D. K.; WARD, J. D. Ensuring Forest Health and Productivity: A Perspective from Kenya. **Journal of Forestry**, v. 93, n. 10, p. 36–39, 1 out. 1995.
- CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335–380, 1 jan. 2003.
- COSTANZA, R. et al. The value of the world’s ecosystem services and natural capital. **Nature**, v. 387, n. 6630, p. 253–260, maio 1997.

CRIA-Centro de Referência em Informação Ambiental (2017). Disponível em: <<https://splink.cria.org.br/>>. Acesso em: 13 maio. 2021.

DIAS, D. P. INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA. 2009.

Díaz, S., et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295–304. doi:10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x

DIAZ, S. et al. Linking functional diversity and social-actor strategies: a framework for interdisciplinary analysis of nature’s benefits to society. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 108, n. 3, p. 895–902, 2011.

DÍAZ, S., et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529: p. 167–171, 2016. doi:10.1038/nature16489.

DONOVAN, L. A. et al. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 2, p. 88–95, 1 fev. 2011.

DREYER, J. B. B. et al. Estruturação espacial de traços funcionais de espécies arbóreas em função da distância da borda em Floresta Alto-Montana no sul do Brasil. **Ciência Florestal**, v. 30, n. 3, p. 743–754, 1 set. 2020.

DUARTE, L. D. S. et al. Phylobetadiversity among Forest Types in the Brazilian Atlantic Forest Complex. **PLoS ONE**, v. 9, n. 8, 14 ago. 2014.

FALSTER, D.S. e WESTOBY, M. Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. **J. Ecol.**, v. 93, p. 521–535, 2005.

FLORES, O.; COOMES, D. A. Estimating the wood density of species for carbon stock assessments. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 2, n. 2, p. 214–220, 2011.

FONTAINE, C. et al. Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities. **PLoS biology**, v. 4, p. e1, 1 fev. 2006.

FORGIARINI, C. et al. In the lack of extreme pioneers: trait relationships and ecological strategies of 66 subtropical tree species. **Journal of Plant Ecology**, v. 8, n. 4, p. 359–367, 1 ago. 2015.

FRESCHET, G. et al. Evidence of the “Plant Economics Spectrum” in a Subarctic Flora. **Journal of Ecology**, v. 98, p. 362–373, 1 mar. 2010.

GARNIER, E.; NAVAS, M.-L.; GRIGULIS, K. **Plant Functional Diversity Organism traits, community structure, and ecosystem properties.** [s.l: s.n.].

GIRÃO, L. C. et al. Changes in Tree Reproductive Traits Reduce Functional Diversity in a Fragmented Atlantic Forest Landscape. **PLOS ONE**, v. 2, n. 9, p. e908, 19 set. 2007.

GRATANI, L. **Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors**. Review Article. Disponível em: <<https://www.hindawi.com/journals/abot/2014/208747/>>. Acesso em: 19 jun. 2020.

GREENWOOD, D. R. Taphonomic constraints on foliar physiognomie interpretations of Late Cretaceous and tertiary palaeoclimates. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 71, n. 1, p. 149–190, 22 abr. 1992.

HAMMOND, D.S. e BROWN, V.K. Seed size of woody plants in relation to disturbance, disper-sal, soil type in wet neotropical forests. **Ecology**, v. 76, p. 2544–2561, 1995.

HENERY, M. L.; WESTOBY, M. Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species. **Oikos**, v. 92, n. 3, p. 479–490, 2001.

HODGSON, J. G. et al. Trade-offs between seed and leaf size (seed-phytomer-leaf theory): functional glue linking regenerative with life history strategies ... and taxonomy with ecology? **Annals of Botany**, v. 120, n. 5, p. 633–652, 10 nov. 2017.

IBGE. **IBGE | Portal do IBGE | IBGE**. Disponível em: <<https://www.ibge.gov.br/>>. Acesso em: 14 jul. 2020.

INMAN-NARAHARI, F. et al. Trade-offs in seedling growth and survival within and across tropical forest microhabitats. **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 19, p. 3755–3767, out. 2014.

JACKSON, R. B. et al. Methane removal and atmospheric restoration. **Nature Sustainability**, v. 2, n. 6, p. 436–438, 2019.

JAGER, M. M. et al. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 2, p. 374–385, 2015.

KAMBACH, S. et al. Consistency of demographic trade-offs across 13 (sub)tropical forests. **Journal of Ecology**, v. 110, n. 7, p. 1485–1496, 2022.

KIBLER, C.L., et al. Evapotranspiration regulates leaf temperature and respiration in dryland vegetation, **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 339, 109560, 2023. ISSN 0168-1923. DOI: 10.1016/j.agrformet.2023.109560.

KING, D. A.; MAINDONALD, J. H. Tree architecture in relation to leaf dimensions and tree stature in temperate and tropical rain forests. **Journal of Ecology**, v. 87, n. 6, p. 1012–1024, 1999.

LEIBOLD, M. A. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 601–613, 2004.

LEISHMAN, M. et al. The Evolutionary Ecology of Seed Size. **Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities**, v. 2, 1 jan. 2000.

LORTS, C. M.; BRIGGEMAN, T.; SANG, T. Evolution of fruit types and seed dispersal: A phylogenetic and ecological snapshot. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 46, n. 3, p. 396, 18 maio 2008.

MAGNAGO, L. F. S. et al. Would protecting tropical forest fragments provide carbon and biodiversity cobenefits under REDD+? **Global Change Biology**, v. 21, n. 9, p. 3455–3468, 2015.

MALHI, Y.; GRACE, J. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 8, p. 332–337, 1 ago. 2000.

MAYFIELD, M. M. et al. Species and Functional Diversity of Native and Human-Dominated Plant Communities. **Ecology**, v. 86, n. 9, p. 2365–2372, 2005.

MEIRA-NETO, J.A. A., et al. Drivers of the growth-survival trade-off in a tropical forest. **Journal of Vegetation Science**, p. 1184–1194, 2019. doi:10.1111/jvs.12810.

MOLES, A. et al. **Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime - MOLES - 2004 - Journal of Ecology - Wiley Online Library.** Disponível em: <<https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.0022-0477.2004.00880.x>>. Acesso em: 5 dez. 2022a.

MOLES, A. T. et al. Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime. **Journal of Ecology**, v. 92, n. 3, p. 384–396, 2004b.

MOLES, A. T. et al. A Brief History of Seed Size. **Science**, v. 307, n. 5709, p. 576–580, 28 jan. 2005.

MOLES, A. T. et al. Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? **Journal of Vegetation Science**, v. 25, n. 5, p. 1167–1180, 2014.

MULLER-LANDAU, H. C. The tolerance–fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, n. 9, p. 4242–4247, 2 mar. 2010.

MUSCARELLA, R. et al. Functional convergence and phylogenetic divergence during secondary succession of subtropical wet forests in Puerto Rico. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 2, p. 283–294, mar. 2016.

NAKAMURA, A. et al. Forests and Their Canopies: Achievements and Horizons in Canopy Science. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 32, n. 6, p. 438–451, 1 jun. 2017.

NIINEMETS, U. **Adjustment of foliage structure and function to a canopy light gradient in two co-existing deciduous trees. Variability in leaf inclination angles in relation to petiole morphology | SpringerLink.** Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/s004680050173>>. Acesso em: 18 maio. 2022.

NUNES, Y. R. F. et al. Variações da fisionomia, diversidade e composição de guildas da comunidade arbórea em um fragmento de floresta semidecidual em Lavras, MG. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17, p. 213–229, jun. 2003.

PEPPE, D. J. et al. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. **The New Phytologist**, v. 190, n. 3, p. 724–739, maio 2011.

PERES, Carlos e ROOSMALEN, Marc. 27 Primate Frugivory in Two Species-rich Neotropical Forests: Implications for the Demography of Large-seeded Plants in Overhunted Areas. **Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation**, 2002.

PERES, C. A., EMILIO, T., SCHIETTI, J., DESMOULIÈRE, S.J.M. e LEVI, T. Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. **Proc. Natl. Acad. Sci.** v. 113, p. 892–897, 2016. DOI: 10.1073/pnas.1516525113.

PÉREZ-RAMOS, I. M. et al. Tradeoffs between functional strategies for resource-use and drought-survival in Mediterranean rangeland species. **Environmental and Experimental Botany**, v. 87, p. 126–136, 1 mar. 2013.

PINHEIRO, L. DE S. et al. Generation of topographic factor (LS) in watershed: analysis of slope length/Geracao do fator topografico (LS) em bacia hidrografica: analise da extensao de vertentes. **Revista Geografica Acadêmica**, v. 8, n. 1, p. 50–61, 1 jan. 2014.

PIRES COELHO, A. J. et al. Multiple drivers influence tree species diversity and above-ground carbon stock in second-growth Atlantic forests: Implications for passive restoration. **Journal of Environmental Management**, v. 318, p. 115588, 15 set. 2022.

POORTER, L. The Relationships of Wood-, Gas- and Water Fractions of Tree Stems to Performance and Life History Variation in Tropical Trees. **Annals of Botany**, v. 102, n. 3, p. 367–375, set. 2008.

POORTER, L., ROSE, S. A. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia*, v. 142, p. 378–387, 2005. DOI: 10.1007/s00442-004-1732-y.

PRADO, J. Traços funcionais como preditores da similaridade funcional entre sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais: subsídios para a conservação destes ecossistemas. Dissertação. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. 2012. Disponível em: <https://repositorio.ufu.br/handle/123456789/12425>. Acesso em: 13 set. 2021

RAMÍREZ, N., BARRIOS, Y. e BRICEÑO, H. Correlations between morphological fruit types, fruit and seed colors, and functional groups. **Biota Neotrop**, v. 21(4):e20211238, 2021. Available from: DOI:10.1590/1676-0611-BN-2021-1238

REICH, P. B. et al. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S3, p. S143–S164, 1 maio 2003.

REICH, P. B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, 2014.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 94, n. 25, p. 13730–13734, 9 dez. 1997.

RODRIGUES, A., et al. Carbon and Biodiversity Cobenefits of Second-Growth Tropical Forest: The Role of Leaf Phenology. **Forest Ecology and Management**, 2023. doi: 10.2139/ssrn.4514078.

ROTH. **Stratification of a tropical forest as seen in dispersal types**. SpringerLink. Disponível em: <<https://link.springer.com/book/10.1007/978-94-009-4826-6>>. Acesso em: 5 jul. 2023.

SILVA, N. **Changes in the growth-survival trade-off in a brazilian tropical basin**. Dissertação. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2021. Disponível em: <https://locus.ufv.br/server/api/core/bitstreams/71f31fb8-e00b-4c87-91ef-ad60922bbf77/content>. Acesso em: 20 nov. 2021

SILVA; TABARELLI. (PDF) **Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil**. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/289527698_Tree_species_impoverishment_and_the_future_flora_of_the_Atlantic_forest_of_northeast_Brazil>. Acesso em: 5 jul. 2023.

SINHA, A.; DAVIDAR, P. Seed Dispersal Ecology of a Wind Dispersed Rain Forest Tree in the Western Ghats, India. **Biotropica**, v. 24, n. 4, p. 519–526, 1992.

SOUZA, A. F. et al. Detecting ecological groups from traits: a classification of subtropical tree species based on ecological strategies. **Brazilian Journal of Botany**, v. 37, n. 4, p. 441–452, dez. 2014.

STEFANELLO, D. et al. Síndromes de dispersão de diásporos das espécies de trechos de vegetação ciliar do rio das Pacas, Querência - MT. **Acta Amazonica**, v. 40, p. 141–150, mar. 2010.

STERCK, F. et al. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, n. 51, p. 20627–20632, 20 dez. 2011.

STERCK, F. J.; POORTER, L.; SCHIEVING, F. Leaf Traits Determine the Growth-Survival Trade-Off across Rain Forest Tree Species. **The American Naturalist**, v. 167, n. 5, p. 758–765, 1 maio 2006.

TABARELLI, M.; PERES, C. A. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. **Biological Conservation**, v. 106, n. 2, p. 165–176, 1 ago. 2002.

TAKENAKA, A. Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. **Ecological Research**, v. 9, n. 2, p. 109–114, 1 ago. 1994.

TALORA; MORELLATO. **SciELO - Brasil - Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil**. Disponível em: <<https://www.scielo.br/j/rbb/a/VRNgVhnjFztQxjgsH7H4fDw/>>. Acesso em: 5 jul. 2023.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, n. 1, p. 237–257, 2008.

VICENTE-SILVA, J. et al. Assembly patterns and functional diversity of tree species in a successional gradient of Araucaria forest in Southern Brazil. **Natureza & Conservação**, v. 14, n. 2, p. 67–73, 1 jul. 2016.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882–892, 2007.

VOGEL, S. Twist-to-bend ratios of woody structures. **Journal of Experimental Botany**, v. 46, n. 289, p. 981–985, 1995.

WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J. The leaf size – twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. **Oecologia**, v. 135, n. 4, p. 621–628, 1 maio 2003.

WRIGHT, I. J. et al. Relationships Among Ecologically Important Dimensions of Plant Trait Variation in Seven Neotropical Forests. **Annals of Botany**, v. 99, n. 5, p. 1003–1015, maio 2007.

WRIGHT, I. J. et al. Global climatic drivers of leaf size. **Science**, 1 set. 2017.

ZANNE, A. E. et al. **Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum.** Dryad, 2009. Disponível em: <<http://datadryad.org/stash/dataset/doi:10.5061/dryad.234>>. Acesso em: 20 jul. 2020