

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

Traços funcionais de espécies arbóreas e sua relação com o estoque de carbono e com as variáveis ambientais em florestas secundárias de Mata Atlântica

Fábia Maria dos Santos Souza
Doctor Scientiae

VIÇOSA - MINAS GERAIS
2025

FÁBIA MARIA DOS SANTOS SOUZA

Traços funcionais de espécies arbóreas e sua relação com o estoque de carbono e com as variáveis ambientais em florestas secundárias de Mata Atlântica

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

Orientador: Joao A. Alves Meira Neto

Coorientadores: Alex J. Pires Coelho
Alice C. Rodrigues

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2025**

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

T

S729t
2025 Souza, Fábيا Maria dos Santos, 1993-
Traços funcionais de espécies arbóreas e sua relação com o
estoque de carbono e com as variáveis ambientais em florestas
secundárias de Mata Atlântica / Fábيا Maria dos Santos Souza. –
Viçosa, MG, 2025.

1 tese eletrônica (107 f.): il. (algumas color.).

Texto em português e inglês.

Inclui apêndice.

Orientador: João Augusto Alves Meira Neto.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Biologia Vegetal, 2025.

Inclui bibliografia.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2025.561>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Ecologia das florestas tropicais - Mata Atlântica.
2. Sucessão ecológica - Mata Atlântica. 3. Biomassa.
4. Sequestro de carbono. 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. 577.34

FÁBIA MARIA DOS SANTOS SOUZA

Traços funcionais de espécies arbóreas e sua relação com o estoque de carbono e com as variáveis ambientais em florestas secundárias de Mata Atlântica

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 26 de junho de 2025.

Assentimento:

Fábia Maria dos Santos Souza
Autora

Joao Augusto Alves Meira Neto
Orientador

Essa tese foi assinada digitalmente pela autora em 01/09/2025 às 11:25:34 e pelo orientador em 01/09/2025 às 11:44:56. As assinaturas têm validade legal, conforme o disposto na Medida Provisória 2.200-2/2001 e na Resolução nº 37/2012 do CONARQ. Para conferir a autenticidade, acesse <https://siadoc.ufv.br/validar-documento>. No campo 'Código de registro', informe o código **8U42.NFMO.VAD4** e clique no botão 'Validar documento'.

Dedico,
à minha mãe, por ser minha base e força em todos os momentos;
ao meu pai, que partiu em 2009, mas cuja presença continua viva em mim e me
inspira a seguir;
e à minha avó, que partiu em 2011, mas cujo gesto generoso tornou possível o início
desta jornada.

AGRADECIMENTOS

A Deus, agradeço pelo dom da vida, pela fé que me sustentou nos momentos difíceis e por todas as bênçãos recebidas ao longo da minha trajetória.

À minha mãe, meu maior exemplo de força, fé e amor. Você é tudo em minha vida: quem me escuta, me aconselha, me acalenta e ora por mim todos os dias, pedindo a Deus que abençoe e proteja meus passos. Obrigada por sempre me apoiar em todas as minhas escolhas, por me incentivar, me fortalecer e me manter de pé, especialmente nos momentos mais difíceis durante o doutorado longe de casa. Mãe, você é, sem dúvidas, o meu alicerce!

Ao meu pai, Hermantino Vieira (*in memoriam*), que perdi em 2009, na reta final do Ensino Médio. Foi um período muito difícil, mas mesmo com sua ausência física, senti sua força me impulsionando a continuar. Sua lembrança me acompanhou em cada etapa e me deu coragem para não desistir.

À minha avó, Aurelina de Jesus (*in memoriam*), que partiu em 2011, mas antes disso teve um papel essencial na realização do meu sonho: foi ela quem pagou minha inscrição no vestibular, abrindo as portas para que eu chegasse até aqui. Sua generosidade, amor e confiança foram fundamentais para que eu pudesse iniciar essa caminhada. Sei que, de onde estiverem (painho e vó), vocês dois estão vibrando por mais essa conquista. Essa vitória também é de vocês.

Ao meu querido cachorrinho Alemão (*in memoriam*), que chegou à minha vida três meses após a perda do meu pai e permaneceu ao meu lado desde 2010. Foi meu companheiro fiel por muitos anos e me acompanhou silenciosamente em boa parte dessa jornada. Sua presença me trouxe conforto, alegria e amor nos dias mais difíceis e solitários. Perdê-lo em março deste ano foi uma dor imensa, mas sua memória seguirá viva comigo. Você foi, sem dúvida, um verdadeiro amigo.

Ao meu padraсто Orlando e a todos os meus irmãos, em especial Fagner, Fabiane e Eva, que sempre me ajudaram e me apoiaram durante essa jornada. O amor e o suporte de vocês fizeram toda a diferença.

Aos meus primos, primas, tios, tias, sobrinhas(os) (Lara, Mariana, Sophia, Bernardo e Marcelo), cunhada (Susi) e à minha afilhada Yasmin: obrigada por entenderem minha ausência e, ainda assim, me acolherem com tanto carinho. O amor de vocês tornou

o caminho mais leve e doce. Em especial, agradeço à minha prima Zita, por seu apoio constante e presença amorosa ao longo dessa caminhada.

Aos amigos de São Desidério, em especial Thayane Carvalho, Anna

Tathyanne e Mauro Jorge, meu muito obrigada por todo o amor incondicional e por serem força nos dias difíceis.

Às minhas queridas amigas Danusia Souto, Lydianne Bastos e Ana Nogueira: desde 2018 vocês têm um lugar especial na minha vida. Obrigada por tornarem os dias de solidão em Viçosa mais felizes e por tudo que me ensinaram. Sou eternamente grata!

À amiga Mayra Castro, que a vida colocou no meu caminho no mestrado e que levo para sempre no coração. Obrigada por todos os momentos em Viçosa e, especialmente, por me incentivar a voltar para fazer o doutorado. Você é um ser humano incrível!

Às amigas/irmãs que a UFOB me deu, Jeane Passos, Val Lacerda e Gisely Souza, que mesmo distantes nunca deixaram de estar presentes. Obrigada por me ouvirem, por toda a cumplicidade e amizade de anos. Vocês são parte fundamental da minha história.

Aos meus coorientadores e amigos Alice Rodrigues e Alex Coelho, minha eterna gratidão por toda a dedicação, paciência e confiança. Suas orientações foram fundamentais para a construção deste trabalho. Sou muito grata por ter encontrado vocês em Viçosa, pois nossa amizade foi essencial para tornar os dias mais leves e cheios de apoio durante essa etapa do doutorado. Obrigada, especialmente, pelas oportunidades profissionais e acadêmicas que me proporcionaram ao longo desses anos. Vocês me inspiram todos os dias e são exemplos de compromisso, generosidade e amizade verdadeira.

Aos amigos e colegas que fiz no LEEP, por todos os cafés, risadas, trocas de ideias, pela ajuda constante e pela parceria no dia a dia. Em especial, à Valdivis, Natália Sacchetto, Cecis, Mari, Dávis e Lulu: vocês marcaram a minha vida de forma especial, e levarei cada um de vocês no coração, com muito carinho e gratidão. Ao Celso Antônio, minha sincera gratidão por toda a ajuda no laboratório, pelas nossas conversas, pelos cafezinhos e, principalmente, por transformar minhas ideias de melhorias para o laboratório em realidade. Sua disposição e apoio fizeram toda a diferença.

Ao meu orientador João Meira-Neto, agradeço pelo empenho, paciência e orientação ao longo do doutorado. Obrigada pelos ensinamentos, pela prontidão em todos os momentos e por acreditar no meu trabalho.

À Pós-Graduação em Botânica e à Universidade Federal de Viçosa, pela estrutura, pelo acolhimento e pelas oportunidades oferecidas.

À ProBiodiversa Brasil, associação da qual tenho orgulho de fazer parte, pela oportunidade de aplicar na prática os conhecimentos adquiridos ao longo da minha trajetória acadêmica. Agradeço também pela concessão da bolsa, que foi fundamental para que eu pudesse concluir esta etapa final do doutorado com mais tranquilidade e apoio.

Por fim, agradeço a todos que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste trabalho. Cada gesto, palavra e presença foi essencial para que esta conquista se tornasse possível.

Este trabalho foi realizado com o apoio das seguintes agências de pesquisa brasileiras: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

RESUMO

SOUZA, Fábيا Maria dos Santos, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, junho de 2025. **Traços funcionais de espécies arbóreas e sua relação com o estoque de carbono e com as variáveis ambientais em florestas secundárias de Mata Atlântica.** Orientador: Joao Augusto Alves Meira Neto. Coorientadores: Alex Josélio Pires Coelho e Alice Cristina Rodrigues.

Neste estudo investigamos como os traços funcionais das espécies arbóreas e as variáveis ambientais influenciam o crescimento, a regeneração e o acúmulo de biomassa em florestas secundárias da Mata Atlântica, com o objetivo de compreender os padrões e mecanismos da sucessão ecológica, especialmente em relação a variação de biomassa, riqueza de espécies e mudanças na composição funcional das comunidades ao longo do tempo. No primeiro capítulo, demonstramos que, ao contrário do esperado, características conservadoras como maior densidade da madeira e sementes/frutos mais longos estão associadas a maiores alturas arbóreas e estoques de carbono acima do solo, sugerindo que tais traços são mais vantajosos para o sequestro de carbono em florestas tropicais em regeneração. O segundo capítulo, constatamos que fatores ambientais, como déficit hídrico, temperatura média, amplitude térmica e topografia, modulam significativamente os traços funcionais das comunidades arbóreas, influenciando tanto a trajetória da sucessão quanto a variação de riqueza de espécies. Por fim, no terceiro capítulo, mostramos que diferentes tipos de florestas secundárias (Galeria, Estacionais Semidecíduais e Ombrófilas) apresentam distintas dinâmicas sucessionais, refletidas em padrões de variações nos traços funcionais e composição de espécies, com destaque para a importância da dispersão zoocórica e das estratégias ecológicas dominantes em cada formação. Em conjunto, os resultados ressaltam a importância de incorporar traços funcionais e condições ambientais locais no planejamento de estratégias de conservação e restauração florestal, promovendo a recuperação da biodiversidade, da funcionalidade ecológica e do potencial de sequestro de carbono em ecossistemas tropicais.

Palavras-chave: dinâmica sucessional; ecologia funcional; estratégias adaptativas; gradiente ambiental; serviços ecossistêmicos

ABSTRACT

SOUZA, Fábila Maria dos Santos, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, June, 2025. **Functional traits of tree species and their relationship with carbon stocks and environmental variables in secondary forests of the Atlantic Forest.** Adviser: Joao Augusto Alves Meira Neto. Co-advisers: Alex Josélio Pires Coelho and Alice Cristina Rodrigues.

In this study, we investigated how the functional traits of tree species and environmental variables influence growth, regeneration, and biomass accumulation in the secondary forests of the Atlantic Forest, with the aim of understanding the patterns and mechanisms of ecological succession, especially in relation to biomass increase, species richness, and changes in the functional composition of communities over time. In the first chapter, we demonstrate that, contrary to expectations, conservative traits, such as higher wood density and longer seeds/fruits, are associated with greater tree heights and aboveground carbon stocks, suggesting that such traits are more advantageous for carbon sequestration in regenerating tropical forests. In the second chapter, we found that environmental factors, such as water deficit, mean temperature, thermal amplitude, and topography, significantly modulated the functional traits of tree communities, influencing both the trajectory of succession and the increase in species richness. Finally, in the third chapter, we show that different types of secondary forests (Gallery, Semideciduous Seasonal and Ombrophilous) present distinct successional dynamics, reflected in patterns of functional increase and species composition, highlighting the importance of zoochoric dispersal and the dominant ecological strategies in each formation. Taken together, these results highlight the importance of incorporating functional traits and local environmental conditions in the planning of forest conservation and restoration strategies, promoting the recovery of biodiversity, ecological functionality, and carbon sequestration potential in tropical ecosystems.

Keywords: adaptive strategies; environmental gradient; ecosystem services; functional ecology; successional dynamics

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	10
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	12
CHAPTER 1.....	15
Functional traits of tree species and their relationship with carbon stock and environmental variables in secondary Atlantic Forests	15
CHAPTER 2.....	42
Variáveis ambientais modulam traços funcionais e promovem diferentes trajetórias sucessionais em florestas secundárias da Mata Atlântica ao longo da sucessão.	42
CHAPTER 3.....	76
Diferentes estratégias funcionais modelam a sucessão secundária em três tipos de Florestas Tropicais	76
CONCLUSÕES GERAIS	106
ANEXO.....	107

INTRODUÇÃO GERAL

A Mata Atlântica, um dos biomas mais biodiversos e ameaçados do planeta, abriga uma variedade de ecossistemas com elevado grau de endemismo (Rezende et al., 2018; Ribeiro et al., 2009). Atualmente, apenas 23% de sua cobertura original permanece, sendo que a maioria dos remanescentes florestais são fragmentos pequenos (<50 ha), grande parte deles representando florestas secundárias em diferentes estágios sucessionais (Vancine et al., 2024). Essas florestas secundárias desempenham um papel crucial na mitigação da perda de biodiversidade e no combate às mudanças climáticas, contribuindo para o sequestro de carbono, a ciclagem de nutrientes e a conectividade entre fragmentos florestais (Chazdon et al., 2016; Poorter et al., 2016; Villanova et al., 2019).

A sucessão ecológica é o processo natural pelo qual as florestas secundárias se regeneram ao longo do tempo, passando de comunidades dominadas por espécies pioneiras de crescimento rápido para comunidades compostas por espécies tardias mais conservadoras. Esse processo é influenciado por uma série de fatores, incluindo o tempo desde o abandono, as condições ambientais locais e os traços funcionais das espécies presentes (Laughlin, 2014; Rozendaal et al., 2019). Os traços funcionais, como a densidade da madeira, a área foliar específica e a altura da planta, refletem estratégias ecológicas das espécies e determinam sua capacidade de colonizar, competir e sobreviver em diferentes ambientes (Poorter et al., 2021, 2019).

A análise dos traços funcionais ao longo da sucessão permite compreender as mudanças na composição e no funcionamento das comunidades florestais. A métrica da média ponderada da comunidade (CWM – Community-Weighted Mean) é amplamente utilizada para avaliar essas mudanças, pois considera a abundância relativa das espécies e seus respectivos traços funcionais, fornecendo uma visão integrada da estrutura funcional da comunidade (Garnier et al., 2004; Lavorel et al., 2007; Louault et al., 2005). Essa abordagem permite identificar padrões de convergência ou divergência funcional ao longo do gradiente sucessional, refletindo adaptações das espécies às condições ambientais e às interações ecológicas (Lavorel et al., 2007; Louault et al., 2005).

Além disso, compreender as trajetórias sucessionais em diferentes tipos de florestas secundárias é fundamental para o desenvolvimento de estratégias eficazes de conservação e restauração. As florestas de Galeria, Semidecíduas e Ombrófilas apresentam condições ambientais distintas, como variações na disponibilidade hídrica, luminosidade e fertilidade do solo, que influenciam diretamente a composição de espécies e os traços funcionais

predominantes (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Joly et al., 2014; Marimon et al., 2014; Miguel et al., 2011; Santo-Silva et al., 2013; Tabarelli and Peres, 2002; Teixeira et al., 2008; Van Den Berg and Oliveira-Filho, 2000). Estudos comparativos entre essas formações florestais podem revelar padrões específicos de regeneração e fornecer insights valiosos para a implementação de práticas de manejo adaptadas a cada contexto ecológico (Chazdon et al., 2017; Meli et al., 2017).

Neste contexto, este trabalho investigou a dinâmica da sucessão secundária em florestas da Mata Atlântica, com foco na influência dos traços funcionais das espécies e das variáveis ambientais nas trajetórias sucessionais. No primeiro capítulo, analisamos o trade-off entre crescimento e sobrevivência em espécies arbóreas, destacando como traços funcionais vegetativos e reprodutivos influenciam a altura das espécies, bem como o estoque de carbono. O segundo capítulo abordou como variáveis ambientais, como temperatura média anual, amplitude térmica anual, disponibilidade hídrica, elevação e declividade modulam a riqueza, biomassa, os traços funcionais e promovem diferentes trajetórias sucessionais em florestas secundárias ao longo da sucessão. No terceiro capítulo, comparamos a dinâmica da sucessão secundária em três tipos de florestas tropicais (Galeria, Semidecíduas e Ombrófilas), analisando a recuperação da biomassa, a variação da riqueza de espécies e a dinâmica dos traços funcionais entre essas formações. Esses estudos contribuem para uma compreensão mais aprofundada dos mecanismos que regem a sucessão ecológica e fornecem subsídios para o desenvolvimento de estratégias mais eficazes de conservação e restauração da Mata Atlântica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P.L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R.L., Meave, J.A., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research: Multiple successional pathways. *Biol Rev* 92, 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Chazdon, R.L., Brancalion, P.H.S., Lamb, D., Laestadius, L., Calmon, M., Kumar, C., 2017. A Policy-Driven Knowledge Agenda for Global Forest and Landscape Restoration. *Conservation Letters* 10, 125–132. <https://doi.org/10.1111/conl.12220>
- Chazdon, R.L., Broadbent, E.N., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Zambrano, A.M.A., Aide, T.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Craven, D., Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velazquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Poorter, L., 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances* 2, e1501639. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501639>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.-P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Joly, C.A., Metzger, J.P., Tabarelli, M., 2014. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist* 204, 459–473. <https://doi.org/10.1111/nph.12989>
- Laughlin, D.C., 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecol Lett* 17, 771–784. <https://doi.org/10.1111/ele.12288>
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2007. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Funct Ecology* 0, 071124124908001-???. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Louault, F., Pillar, V.D., Aufrère, J., Garnier, E., Soussana, J. -F., 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16, 151–160. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02350.x>
- Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Feldpausch, T.R., Oliveira-Santos, C., Mews, H.A., Lopez-Gonzalez, G., Lloyd, J., Franczak, D.D., de Oliveira, E.A., Maracahipes, L., Miguel, A., Lenza, E., Phillips, O.L., 2014. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity* 7, 281–292. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.818072>
- Meli, P., Holl, K.D., Benayas, J.M.R., Jones, H.P., Jones, P.C., Montoya, D., Mateos, D.M., 2017. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *PLOS ONE* 12, e0171368. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171368>

- Miguel, A., Marimon, B.S., Oliveira, E.A. de, Maracahipes, L., Marimon-Junior, B.H., 2011. Dinâmica da comunidade lenhosa de uma floresta de galeria na transição Cerrado-Floresta Amazônica no Leste de Mato Grosso, em um período de sete anos (1999 a 2006). *Biota Neotrop.* 11, 53–61. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000100005>
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., de Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernandez-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., de Oliveira, A.A., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Toledo, M., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Rozendaal, D.M.A., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530, 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Poorter, L., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Almeida, de J.S., Álvarez, F.S., Andrade, J.L., Arreola Villa, L.F., Becknell, J.M., Bhaskar, R., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., César, R.G., Chave, J., Chazdon, R.L., Dalla Colletta, G., Craven, D., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Díaz García, E., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito Santo, M.M., Fernandes, G.W., Finegan, B., Granda Moser, V., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Kennard, D., Lebrija-Trejos, E., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Lopez, O.R., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Mora, F., de Souza Moreno, V., Müller, S.C., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Oliveira, R.S., Paz, H., Sanchez-Azofeifa, A., Sanaphre-Villanueva, L., Toledo, M., Uriarte, M., Utrera, L.P., van Breugel, M., van der Sande, M.T., Veloso, M.D.M., Wright, S.J., Zanini, K.J., Zimmerman, J.K., Westoby, M., 2021. Functional recovery of secondary tropical forests. *Proc Natl Acad Sci U S A* 118, e2003405118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2003405118>
- Poorter, L., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., de Almeida-Cortez, J.S., Almeyda Zambrano, A.M., Álvarez, F.S., Andrade, J.L., Villa, L.F.A., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T.V., Bhaskar, R., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., César, R.G., Chave, J., Chazdon, R.L., Colletta, G.D., Craven, D., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., García, E.D., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito Santo, M.M., Fandiño, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Lebrija-Trejos, E., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Lopez, O.R., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Martins, S.V., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., de Souza Moreno, V., Müller, S.C., Muñoz, R., Muscarella, R., de Oliveira Neto, S.N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Paz, H., Peña-Claros, M., Piotta, D., Ruíz, J., Sanaphre-Villanueva, L., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., Utrera, L.P., van Breugel, M., van der Sande, M.T., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vieira, I.C.G., Villa, P.M., Williamson, G.B., Wright, S.J., Zanini, K.J., Zimmerman, J.K., Westoby, M., 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nat Ecol Evol* 3, 928–934. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6>

- Rezende, V.L., Bueno, M.L., Eisenlohr, P.V., Oliveira-Filho, A.T., 2018. Patterns of tree species variation across southern South America are shaped by environmental factors and historical processes. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 34, 10–16. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.002>
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation, Conservation Issues in the Brazilian Atlantic Forest* 142, 1141–1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- Rozendaal, D.M., Bongers, F., Assessor, T.M., Alvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T.V., Brancalion, P.H., Cabral, G.A.L., Calvo-Rodriguez, S., Chave, J., César, R.G., Chazdon, R.L., Condit, R., Dallinga, J.S., de Almeida-Cortez, J.S., de Jong, B., de Oliveira, A., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Dutrieux, L.P., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., García, H., Gonzalez, N., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Hubbell, S., Jakovac, C.C., Hernández, A.J., Junqueira, A.B., Kennard, D., Larpin, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lebrija-Trejos, E., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R.C.G., Mora, F., Müller, S.C., Muñoz, R., de Oliveira Neto, S.N., Norden, N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Ortiz-Malavassi, E., Ostertag, R., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Aguilar-Cano, J., Rodriguez-Buritica, S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Romero, M.A., Ruíz, J., Sanchez-Azofeifa, A., de Almeida, A.S., Silver, W.L., Schwartz, N.B., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., de Sá Sampaio, E.V., van Breugel, M., van der Wal, H., Martins, S.V., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Villa, P., Williamson, G.B., Zanini, K.J., Zimmerman, J., Poorter, L., 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances* 5, eaau3114. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>
- Santo-Silva, E.E., Almeida, W.R., Melo, F.P.L., Zickel, C.S., Tabarelli, M., 2013. The Nature of Seedling Assemblages in a Fragmented Tropical Landscape: Implications for Forest Regeneration. *Biotropica* 45, 386–394. <https://doi.org/10.1111/btp.12013>
- Tabarelli, M., Peres, C.A., 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation* 106, 165–176. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00243-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00243-9)
- Teixeira, A. de P., Assis, M.A., Siqueira, F.R., Casagrande, J.C., 2008. Tree species composition and environmental relationships in a Neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. *Wetlands Ecol Manage* 16, 451–461. <https://doi.org/10.1007/s11273-008-9082-x>
- Van Den Berg, E., Oliveira-Filho, A.T., 2000. Composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta ripária em Itutinga, MG, e comparação com outras áreas. *Braz. J. Bot.* 23, 231–253. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042000000300002>
- Vancine, M.H., Muylaert, R.L., Niebuhr, B.B., Oshima, J.E. de F., Tonetti, V., Bernardo, R., De Angelo, C., Rosa, M.R., Grohmann, C.H., Ribeiro, M.C., 2024. The Atlantic Forest of South America: Spatiotemporal dynamics of the vegetation and implications for conservation. *Biological Conservation* 291, 110499. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110499>
- Villanova, P.H., Torres, C.M.M.E., Jacovine, L.A.G., Soares, C.P.B., Silva, L.F. da, Schettini, B.L.S., Rocha, S.J.S.S. da, 2019. Carbon stock growth in a secondary Atlantic Forest. *Rev. Árvore* 43, e430402. <https://doi.org/10.1590/1806-90882019000400002>

CHAPTER 1

Functional traits of tree species and their relationship with carbon stock and environmental variables in secondary Atlantic Forests

FÁBIA MARIA DOS SANTOS SOUZA, ALICE CRISTINA RODRIGUES, ALEX JOSÉLIO PIRES COELHO, NATÁLIA TÔLEDO SACCHETTO, VALDIVINO DOMINGOS DE OLIVEIRA JÚNIOR, JOÃO AUGUSTO ALVES MEIRA-NETO

RESUMO

Em florestas tropicais, compreender as estratégias das espécies arbóreas relacionadas ao crescimento em altura e à formação de estoques de carbono é fundamental para a conservação e o manejo eficaz do carbono, já que as florestas em sucessão desempenham um papel significativo na captura global de carbono. Este estudo testou as hipóteses de que espécies e comunidades com características funcionais aquisitivas (folhas maiores, frutos e sementes menores, e menor densidade da madeira) estariam associadas a maiores alturas e maiores estoques de carbono em florestas em sucessão. Realizado em nove florestas em sucessão no Brasil, os resultados revelaram que a altura máxima e a biomassa/carbono acima do solo estavam mais associadas a características conservadoras, como sementes e frutos mais longos e maior densidade da madeira. As características vegetativas também foram importantes: o comprimento do pecíolo apresentou relação positiva, enquanto o comprimento da folha teve relação negativa com a altura máxima. Esses achados rejeitam a hipótese geral de que características aquisitivas impulsionam o crescimento de árvores em florestas tropicais em sucessão e sugerem que características conservadoras podem ser mais benéficas para o armazenamento de carbono. Nossos resultados mostraram que as respostas da altura máxima em nível de comunidade refletiram as respostas dos estoques de biomassa/carbono acima do solo às mesmas características funcionais, indicando que a altura máxima pode ser um bom indicativo dos estoques de biomassa/carbono. Os principais fatores que influenciaram a altura das árvores e os estoques de carbono incluíram o comprimento das sementes, o comprimento dos frutos, o comprimento das folhas, o comprimento do pecíolo e a densidade da madeira. Essas descobertas têm implicações para a seleção de espécies em práticas de manejo do carbono em ecossistemas de florestas tropicais, oferecendo subsídios para iniciativas de conservação e restauração ecológica. O estudo destaca a importância de esforços contínuos de pesquisa para esclarecer os fatores que determinam a altura das plantas e os estoques de carbono em comunidades florestais tropicais.

Palavras-chave: altura máxima; biomassa; estoque de carbono; Mata Atlântica; trade-off crescimento-sobrevivência.

ABSTRACT

In tropical forests, understanding the strategies of tree species related to height growth and carbon stock formation is crucial for effective carbon conservation and management, as successional forests play a significant role in global carbon sequestration. This study tested the hypotheses that species and communities with acquisitive functional traits (larger leaves, smaller fruits and seeds, and lower wood density) are associated with greater heights and greater carbon stocks in successional forests. Conducted in nine successional forests in Brazil, the results revealed that maximum height and aboveground biomass/carbon were more closely associated with conservative traits, such as longer seeds and fruits and higher wood density. Vegetative traits were also important, with petiole length positively related, and leaf length negatively related with maximum height. These findings rejected the general hypothesis that acquisitive traits drive tree growth in tropical successional forests and suggest that conservative traits may be more beneficial for carbon storage. Our results showed that maximum height responses at the community level mirrored responses of aboveground biomass/carbon stocks to the same functional traits, showing that maximum height can be a good proxy of aboveground biomass/carbon. Key factors influencing tree height and carbon stocks included seed length, fruit length, leaf length, petiole length, and wood density. These findings have implications for species selection in carbon management practices within tropical forest ecosystems, offering insights for conservation and ecological restoration initiatives. The study highlights the importance of continuous research efforts to elucidate the drivers of plant height and carbon stocks in tropical forest communities.

Keywords: Atlantic Forests; biomass; carbon drivers; maximum height; growth-survival trade-off.

1. INTRODUCTION

The growth strategies of tree species in forests are influenced by a combination of vegetative and reproductive functional traits (Díaz et al., 2016). Thus, each species is situated within a gradient of responses between strategies that govern tree growth, involving conflicting strategies for resource acquisition and conservation (S. Joseph Wright et al., 2010). Understanding which functional characteristics contribute to the balance between growth and survival is crucial for comprehending the functioning of tropical forests, from local to global scales (Meira-Neto et al., 2019). This is because plant growth is a key factor for essential ecosystem functions such as carbon sequestration, energy flow, and species coexistence (Chazdon et al., 2016; Gastauer and Meira Neto, 2013). In the current climate change scenario (IPCC, 2021a, 2021b), studying biomass and carbon stocks requires examining plant functional traits as key variables influencing carbon storage. While most trade-off studies focus on growth (Meira-Neto et al., 2019, Sterck et al., 2006), it is essential to understand how functional traits relate to carbon storage strategies. Thus, investigating whether these traits drive trade-offs in carbon stocks and how they compare to those between growth and survival is crucial for understanding the underlying mechanisms that shape ecosystem functioning. This knowledge can inform conservation strategies, ensuring that the co-benefits between carbon sequestration and biodiversity are effectively balanced, especially in the face of climate change.

To our knowledge, no studies have specifically addressed trade-offs in carbon stocks. In these studies, one extreme of the gradient is represented by acquisitive species characterized by high growth rates, resource acquisition, elevated photosynthetic rates, and lower survival rates (Cornelissen et al., 2003). These species are successful in habitats with higher resource availability (Muller-Landau, 2010; Muller-Landau et al., 2006). Acquisitive species often have larger leaves with higher concentrations of leaf nitrogen and phosphorus, greater specific leaf area, and smaller seeds (Sterck et al., 2006). At the opposite extreme are species with high resource conservation strategies, which have greater stress tolerance and higher survival rates due to slow growth rates (Cornelissen et al., 2003; Garnier et al., 2004; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). These species thrive in locations with limited resources (Muller-Landau, 2010; Muller-Landau et al., 2006). Conservative traits are generally represented by smaller leaves, high dry matter content, lignin, leaf carbon, and high wood density (Díaz et al., 2016; Grime, 2006; Maracahipes et al., 2018).

Studying ecological strategies using functional traits related to plant resource use has shown promise for understanding how these strategies influence plant communities, especially

in forests (Maracahipes et al., 2018; McGill et al., 2006). However, these studies are limited by the difficulty in obtaining functional trait data (Weiher et al., 1999; S Joseph Wright et al., 2010). Common functional traits used in growth-survival trade-off studies include plant height as a response variable, and leaf size, seed size, fruit size, and wood density as explanatory variables (Adler et al., 2014).

Plant height is a commonly used functional trait as a response variable in growth-survival trade-off studies and as a direct measure of plant growth in forests (Díaz and Cabido, 1997). The most used metric for plant height as a functional trait is maximum height (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Maximum height is a key quantitative trait used to assess plant size variation, and corresponds to an adult individual's capacity to acquire resources for growth (Díaz et al., 2016; Hodgson et al., 2017).

Leaf size can be divided into blade and petiole dimensions (Swenson, 2016), and leaf characteristics are fundamental for plant growth and survival (Lavorel and Garnier, 2002). Leaf traits are considered one of the main determinants of the growth-survival trade-off in forest species because the larger the specific leaf area (SLA), the more light is captured for photosynthesis, making the plant more acquisitive in its strategy (Sterck et al., 2006). Larger leaf area and wider leaf width are also traits associated with an acquisitive strategy, while their opposites are associated with a conservative strategy (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Fruit size is a trait associated with plant fertility, dispersal, reproductive success, and stress tolerance (Lönnberg and Eriksson, 2013). Wider fruits are indicative of a conservative strategy, whereas narrower fruits are indicative of an acquisitive strategy. However, information on these variables in the context of the growth-survival trade-off remains scarce (Meira-Neto et al., 2019). Species with large seeds typically have greater nutrient reserves, higher survival rates, and more effective regeneration strategies in stressful environments. In contrast, species with small seeds tend to succeed in less stressful locations and they are usually dispersed in larger quantities (Muller-Landau, 2010).

Wood densities ranging from medium to low are associated with a resource-acquisitive strategy, allowing trees to grow rapidly in height to access light. Conversely, wood densities from medium to high are associated with a resource-conservative strategy, suitable for low-light environments (Poorter et al., 2008). Wood density is expected to reflect the relationship between growth and survival, as wood mechanically and physiologically supports photosynthetic tissues across the height/light gradient of forests. Additionally, wood density refers to the amount of carbon stored per unit volume of stem (Chave et al., 2009; Martínez-Cabrera et al., 2012).

In this study, we used explanatory functional traits commonly employed in growth-survival trade-off studies to construct mixed-effects generalized linear models. In these models, the response variable was the carbon stock of species and communities in tropical forests, allowing us to elucidate the carbon stock trade-off. Concurrently, we used the same set of explanatory functional traits to build mixed-effects generalized linear models, where the response variable was either the height of individual species or the average height of communities. This approach enabled us to establish the relationships between these traits and the growth-survival trade-off, and to compare the two types of trade-offs. Given that the studied forests are secondary tropical forests, the application of this methodology aimed to test the general hypothesis that species and communities with acquisitive functional traits are associated with greater heights and higher carbon stocks. We tested the following specific hypotheses: (i) Species and communities with acquisitive vegetative functional traits (larger leaf blades and petioles, and lower wood density) have greater heights; (ii) Species and communities with acquisitive reproductive traits (smaller fruits and seeds) are associated with higher average heights and greater maximum heights; (iii) Species and communities with acquisitive reproductive and vegetative traits (larger leaves, smaller seeds and fruits, and lower wood density) are associated with higher biomass and aboveground carbon stocks. Answering these questions is essential to understanding how these forests function and designing conservation strategies.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1 Study area

The study areas were distributed across nine 0.5 ha forest fragments located in the states of Minas Gerais and Bahia, Brazil. These fragments were divided into three forests classified as Submontane Semideciduous Seasonal Forests, three Lowland Ombrophilous Forests (Tabuleiro Forests) and three Alluvial Semideciduous Forests (Gallery Forests) (IBGE, 2012; Veloso et al., 1991) (Figure 1, Table 1, see appendix). All fragments have been protected from human disturbances (e.g., charcoal and timber extraction, localized thinning, and cattle traffic) for over 60 years and are considered secondary forests.

The climate of the areas was classified using the Köppen system (Table 1), with Af representing the rainy tropical climate of Lowland Ombrophilous Dense Forests. The three areas where the Gallery Forests were distributed are classified into two climatic types, with one considered Aw, a humid tropical climate with a dry season and mild winter (located in the upper

São Francisco River); two classified as Cwa, with hot and rainy summers and moderately cold and dry winters (located in the Jequitinhonha River basin); and Cwb, a moderately humid subtropical climate, characterized by summer rains (october to march), and no rain in winter (april to september) in the Semideciduous Forests (Ramos et al., 2009). Information regarding the vegetation type in each area and the average precipitation and temperature values are presented in Table 1.

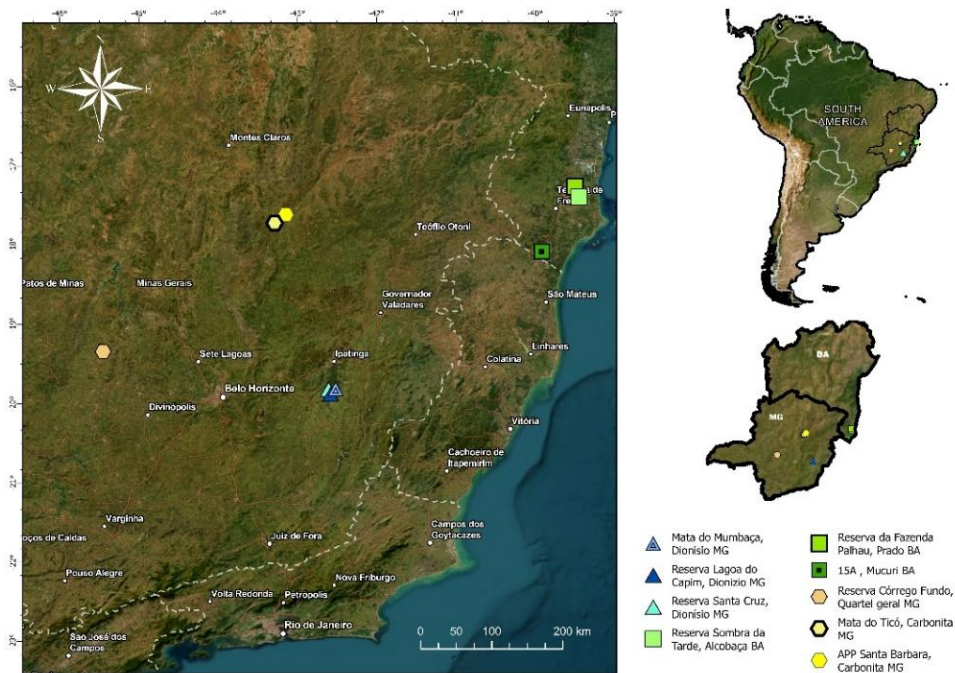


Figure 1: Distribution and location of study areas. Blue symbols indicate Submontane Semideciduous Forest (SSF); yellow symbols indicate Gallery Forest (GF) and green symbols indicate Lowland Ombrophilous Dense Forest (LODF).

The area of the Reserva Corrego Fundo contains Dystrophic Red Latosol. In the Vale do Rio Doce region (areas of Dionísio municipality, Mata do Mumbuca, Reserva Santa Cruz, and Lagoa do Capim), the predominant soils are Red-Yellow Latosols and Haplic Cambisols, both acidic and of low natural fertility. In the regions of Mata do Ticó and APP Santa Bárbara, soils vary in yellow-brown and dark-red colors, belonging to the classes Latosols, Cambisols, Plinthosols, and Neosols. Finally, the areas of 15A in Mucuri, Reserva da Fazenda Palhal, and Sombra da Tarde have soils ranging from Yellow Argisols to Dystrophic Red Argisols (Santos, 2013).

2.2 Floristic data set

This study comprises data obtained from the database of the Plant Ecology and Evolution Laboratory (LEEP) at the Federal University of Viçosa, Minas Gerais. This dataset included an initial species list obtained from two inventories conducted in each of the nine areas, distributed across 469 sampling points, in three different typologies of the Atlantic Forest, with a four-year interval between samplings (successional dynamics).

The initial list contained 12.920 individuals from 593 species belonging to 256 genera and 71 families. The correct names and synonyms were verified on the Flora do Brasil 2020 website (BFG, 2018). All plants with sampling errors, zero field height values, unidentified species, or those belonging to the Arecaceae family were removed from the database. The final list, with all properly identified species used in this study, included 10.419 individuals, 475 species belonging to 218 genera, and 65 botanical families.

We evaluated how the floristic data obtained from the two inventories relate to ecological strategies (acquisition and conservation), and ecosystem functioning (biomass and carbon stock) of secondary Atlantic Forest areas at the species and community levels. To achieve this, we organized a database based on the information collected from the two inventories. Then, we separated it into two different lists: one containing only the average information for each species for species-level analyses, and the other with information on all individuals for community-level analyses.

2.3 Functional traits

The functional traits collected at the interspecific level were: leaf blade length and width, petiole length and width, seed length and width, fruit length and width, all in millimeters, and maximum height (in meters), which was obtained from research in the Re flora virtual herbarium database reports (BFG, 2018). Meanwhile, the mean height (in meters) was obtained at the intraspecific level from the initial species list, meaning that to obtain the mean height, we combined all heights of individuals of a species found in the field and calculated the average height for that species.

We searched for wood density values in the Global Wood Density Database (Chave et al., 2009). When specific species values were not available in the global database, we used values at the genus level; when these were absent, we applied values at the family level.

Leaf blade and petiole values were collected for all species, following the protocol for minimum replication of leaf traits, using at least two herbarium specimens (measurements of five expanded leaves in each exsiccate), for a total of 10 samples. We calculated trait averages from the obtained values (Cornelissen et al., 2003).

Information regarding fruits and seeds was obtained from specialized sources, such as the Flora Brasiliensis website (<http://florabrasiliensis.cria.org.br/>), herbarium (e.g., VIC Herbarium, SpeciesLink, and Re flora) and books (Lorenzi, 1992; Lorenzi, 1998; Lorenzi, 2011).

2.4 Aboveground biomass estimation (AGB)

The concentration of carbon in different parts of a tree corresponds to 50% of the biomass, and forest carbon stocks are estimated using allometric equations for forest biomass (Brown et al., 2013). Therefore, we calculated the aboveground tree biomass (AGB) for each sampled individual throughout the successional dynamics based on a combination of variables using an allometric equation (Chave et al., 2005), which relies solely on diameter (D) and wood density (ρ). The following equation was used:

$$AGB = \exp [-1.803 - 0.976E + 0.976 \ln(\rho) + 2.673 \ln(D) - 0.0299 [\ln(D)]^2]$$

Where the total aboveground biomass per plot corresponded to the sum of the aboveground biomass of all trees, which was converted into megagrams per hectare (Mg ha⁻¹) (Ali et al., 2017). We calculated species-level biomass as the sum of the biomass values for all individuals of an individual species. We did not use height as a variable to calculate biomass since we did not have that information for the second census conducted.

2.5 Statistical analyses

2.5.1 Generalized linear models

The models were selected using the “Dredge” function from the MuMIn package in the R program (Core Team, 2022), (R Core Team, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria), using the “GLM” function and Gaussian distribution family to test the response of mean height, maximum height and aboveground biomass (AGB) as a function of functional traits at the species and community levels.

The model that best explained the variation in heights and AGB was selected using the second-order Akaike information criterion (AICc), with all models having an AICc ≤ 2 considered parsimonious (Burnham et al., 2011).

The response variables (the mean height, maximum height, and AGB) were logarithmized and the explanatory variables were scaled using the “scale” function to reduce skewness. The global models for the separate vegetative and reproductive explanatory variables are as follows:

Global Model 1 $\text{glm}(\log(\text{response variable}) \sim \text{scale}(\text{wood_density}) + \text{scale}(\text{leaf_length}) + \text{scale}(\text{leaf_width}) + \text{scale}(\text{petiole_length}) + \text{scale}(\text{petiole_width}))$

Global Model 2 $\text{glm}(\log(\text{response variable}) \sim \text{scale}(\text{fruit_length}) + \text{scale}(\text{fruit_width}) + \text{scale}(\text{seed_length}) + \text{scale}(\text{seed_width}))$

3. RESULTS

3.1 *Vegetative traits explaining tree height*

In the GLM analysis and model selection, the response variables mean height and maximum height had variances explained by four vegetative functional traits (leaf length, petiole length, petiole width and wood density) which were related to a specific positive or negative pattern with different response variables (Figure 2).

At the species level, the vegetative traits had no significant impact on mean height (Figure 2A). However, at the community level, mean height was positively correlated with leaf length (est= 0.037, p= 0.000) and negatively correlated with petiole length (est= -0.016, p= 0.000), petiole width (est= -0.043, p= 0.000) and wood density (est= -0.010, p= 0.000) (Figure 2B).

Maximum height showed a positive relationship with petiole length (est= 0.086, p= 0.000) and a negative relationship with petiole width (est= -0.084, p= 0.000) at the species level (Figure 2C). However, at the community level, a negative effect of leaf length (est= -0.032, p= 0.000) and a positive effect of petiole length (est= 0.023, p= 0.000), petiole width (est= 0.024, p= 0.000) and wood density (est= 0.024, p= 0.000) were found for maximum height (Figure 2D).

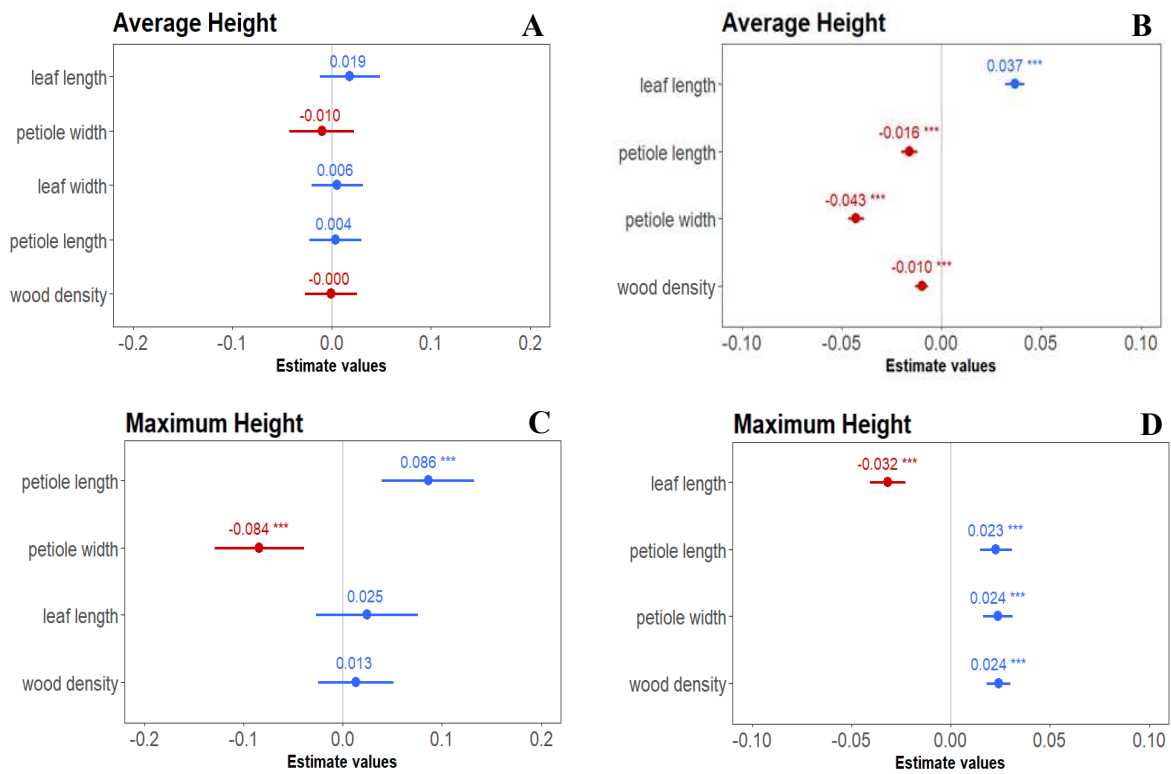


Figure 2 - Global linear models explaining the heights (in meters) (Average Height, Maximum Height) of tree species in secondary Atlantic Forests at the species level (left side - **A** and **C**) and community level (right side - **B** and **D**) for vegetative traits (scale). **A** and **B**: Graphs of “coefficient estimate values” for the response variable average height (log-transformed). **C** and **D**: Graphs of “coefficient estimate values” for the response variable maximum height (log-transformed).

3.2 Reproductive traits explaining tree height

In the GLM analyses and model selection, the average height and maximum height of the response variables were explained by three reproductive functional traits (seed length, seed width and fruit length), which were related to a specific pattern with the different response variables (Figure 3).

The functional traits at the species level did not have a significant impact on average height (Figure 3A). However, at the community level, the average height was positively correlated with fruit length (est= 0.029, p= 0.000) and negatively correlated with seed length (est= -0.041, p= 0.000) (Figure 3B).

The maximum height showed a positive relationship with fruit length (est= 0.068, p= 0.000) and seed length (est= 0.078, p= 0.000) at the species level (Figure 3C). In communities,

a positive effect of fruit length (est= 0.019, p= 0.000) and seed width (est= 0.092, p= 0.000) was found for maximum height (Figure 3D).

Regarding the analyses that combined vegetative and reproductive traits in relation to average and maximum heights, we obtained similar results, except for wood density, which was significant only in separate analyses (Figures 2 and 3). Therefore, we used these results to describe in the article and detailed the analyses for all traits together, providing a more comprehensive overview in the supplementary material (Figure S1).

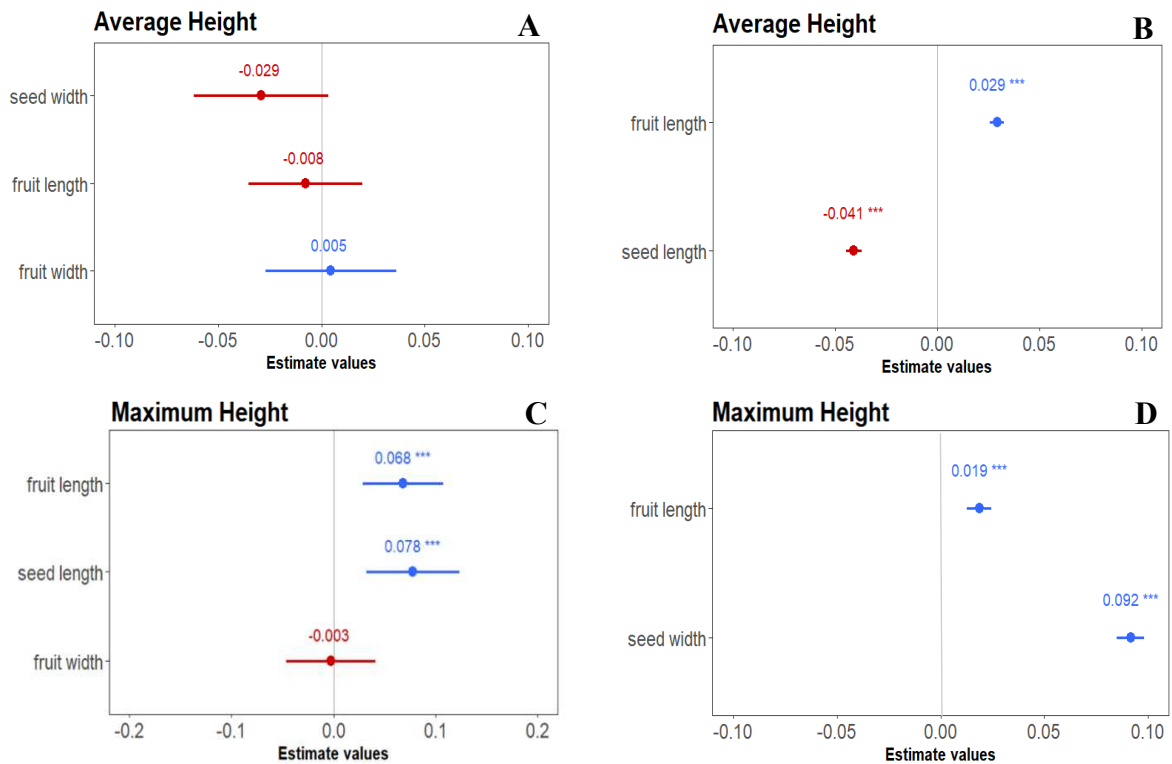


Figure 3 - Global linear models explaining the heights (in meters) (Average Height, Maximum Height) of tree species in secondary Atlantic Forests at the species level (left side - A and C) and communities (right side - B and D) for reproductive traits (scale). A and B: Graphs of “coefficient estimate values” of the response variable average height (log-transformed). C and D: Graphs of “coefficient estimate values” of the response variable maximum height (log-transformed).

3.3 Functional traits (vegetative and reproductive) explaining aboveground biomass stock

In the GLM analysis and model selection, aboveground biomass (AGB) variance was explained by five functional traits (leaf length, petiole length, wood density, seed length and fruit length), which were related to a specific pattern with the response variable (Figure 4).

Aboveground biomass was positively correlated with seed length (est= 0.018, p= 0.034) at the species level (Figure 4A). At the community level, AGB was positively correlated with fruit length (est= 0.020, p= 0.000), petiole length (est= 0.012, p= 0.003) and wood density (est= 0.018, p= 0.000) and negatively correlated with leaf length (est= -0.010, p= 0.021) (Figure 4B).

Regarding the analyses using separate vegetative and reproductive traits regarding aboveground biomass stock, the results were consistent with those found in the analyses with all traits together and are detailed in the supplementary material (Figure S2).

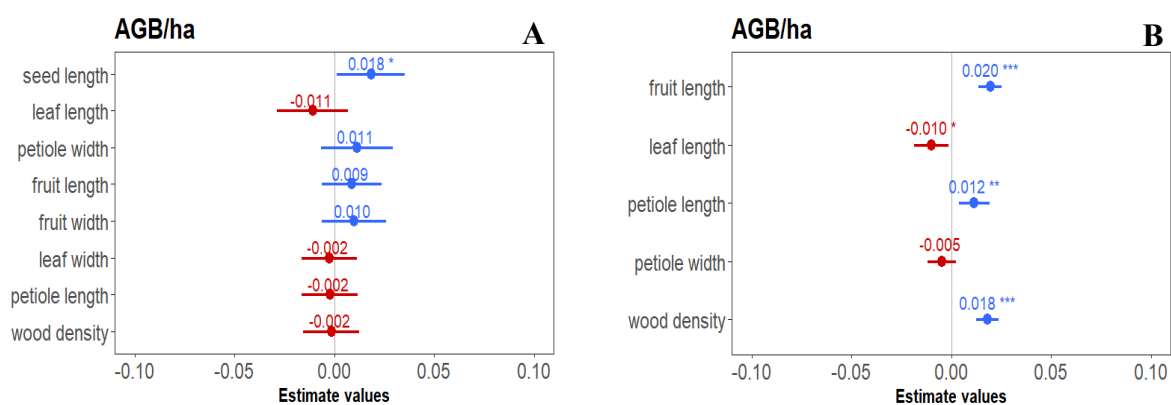


Figure 4 - Global linear models explaining aboveground biomass (in hectares) (AGB) of secondary Atlantic Forest tree species at the species and community levels, considering all traits (vegetative and reproductive - scales). **A:** Graph of “coefficient estimate values” for the AGB/ha response variable at the species level. **B:** Graph of “coefficient estimated values” for the AGB/ha response variable at the community level.

4. DISCUSSION

This study explored the relationship of vegetative and reproductive traits and their influence on tree height and aboveground carbon stock in tropical forests using mixed effects generalized linear models. It revealed distinct patterns for average and maximum heights across species and communities. For species, petiole length and width were key for maximum height, with longer and narrower petioles linked to taller species. At the community level, leaf length positively influenced average height, while petiole length, width and wood density had negative effects. Conversely, shorter leaves, greater petiole length, greater width and denser wood correlated with greater maximum heights, suggesting that average height and maximum height are explained in opposite way. Among reproductive traits, fruit length positively impacted both species and community maximum heights. Seed size dimensions were associated positively with height: seed length with average height and seed width with maximum height. Maximum height has proven to be a better proxy for carbon stock than average height. The hypothesis that acquisitive reproductive traits (smaller fruits and seeds) correlate with greater maximum heights

was largely rejected, with larger fruits and seeds associated with taller species. For carbon stock, the conservative traits represented by larger seeds, longer fruits, and denser wood were associated with higher biomass, challenging the assumption that acquisitive traits drive carbon accumulation in the studied secondary forests.

4.1 Vegetative traits explaining tree height

Species and average of traits in the community presented different set of explaining variables of average height and maximum height. For average height of species, no significant explaining variables were found in the models, but for maximum height, petiole length and petiole width explained positively and negatively, respectively. The results suggest that for this metacommunity, the potentially tallest species are those with lengthiest and narrowest petioles. Therefore, petiole length and width are suggested to be determinants of species maximum height and subjected to selective pressures as drivers in such a trade-off. Other variables were not significant. It is not surprising that dimensions of leaf area, as is the case of leaf length and leaf width, were associated to species height (see Díaz et al., 2016). Petiole length was reported as positively associated with mean height and height mode of communities (Meira-Neto et al., 2019), but as far as we know, not for species and not associated with maximum height.

Leaf length explained positively and petiole length, petiole width and wood density explained negatively the average height. This results are congruent with the results of Díaz et al., (2016) for leaf length as one dimension of leaf area. There is also congruence with the findings of (Meira-Neto et al., 2019) relatively to leaf length and average height. The same variables explained in opposite way the maximum height of communities: leaf length explained negatively and petiole length, petiole width and wood density explained positively.

The results showed differences in the communities' responses compared to the species responses to variations in explanatory functional traits, average heights, and maximum heights. The explanatory functional traits more evidently influenced height variation in communities than in species, reminding that selective pressures on the acquisitive-conservative trade-off only perform in species level. As our data used to calculate the average height was collected directly from the field, individuals sampled with higher heights exhibited mostly acquisitive vegetative traits (greater leaf length and lower wood density) in the studied successional forests, but had shorter petiole length and width, which can be interpreted as conservative traits. Wood density is a significant and consistent explanatory variable of plant height (Fajardo, 2022; Meira-Neto et al., 2019; Yang and Swenson, 2023) or at least associated with plant height (Díaz et al.,

2016). These results corroborate findings in humid forests, where medium to low wood density values are associated with rapid growth in early secondary succession (Poorter et al., 2017). Wood density in humid tropical regions generally is high (Yang et al., 2024), indicating the presence of species with slow growth rates that can replace fast-growing species during secondary succession (Aryal et al., 2024; Martínez-Cabrera et al., 2012; Poorter et al., 2008). Thus, there is congruence that species with greater maximum heights found in our study prioritize resource conservation and survival over rapid growth, resulting in long-lived plants that achieve significant maximum heights (Maracahipes et al., 2018; Meira-Neto et al., 2019; Poorter et al., 2017), such as *Cariniana legalis* (Jequitibá), *Aspidosperma cylindrocarpon* (Peroba), *Handroanthus serratifolius* (Ipê amarelo) and *Hymenaea courbaril* (Jatobá).

The hypothesis that species and communities with acquisitive vegetative functional traits (larger leaf blades and petioles and lower wood density) have greater heights only can be confirmed partially for average heights. Considering the results found for species, only maximum height responded to the effects of petiole length positively and petiole width negatively, and then the hypothesis was confirmed for petiole length and rejected for petiole width. For communities, the average height responded according to the hypothesis for leaf length and wood density that were positively and negatively related, respectively. However, petiole length and width were negatively related to communities' average height, rejecting the hypothesis for them. The average height results seem to indicate the best drivers improving height at the sampling moment, possibly because the forests are in the middle of the succession. For maximum height, the hypothesis was rejected for leaf length and wood density but confirmed for petiole length and width. The results suggest that effects of leaf length, petiole length, petiole width and wood density change towards the succession final.

Previous findings on the growth-survival trade-off in a tropical forest showed an association between taller heights and wider leaves suggesting that leaf width is an acquisitive strategy (Meira-Neto et al., 2019). Our results are partially congruent with these previous findings. Possibly, a myriad of effects influences how different traits conformations drive plant height in communities. For instance, leaves with smaller dimensions are more drought-tolerant (Fajardo et al., 2024), while longer petioles reduce self-shading and increase light interception (Niinemets et al., 2007; Pearcy et al., 2005; Takenaka, 1994). According to our findings, drought tolerance and self-shading tolerance are key capabilities independently selected in different parts of the leaf, leaf blade and petiole in this case. This may be supported by the uncoordinated variations that explain tree height in both our results and those of other studies

(see Meira-Neto et al., 2019). Confirmation of such independent selection would help understand more complex strategies than only acquisitive or conservative strategies in this growth-survival gradient of plants

4.2 Reproductive traits explaining tree height

The average species height did not present any significant explaining variable. However, species maximum height presented fruit length and seed length as positively related explaining variables. The communities' average height presented fruit length positively and seed length negatively related explaining variables meanwhile communities' maximum height presented fruit length and seed width as positively related explaining variables.

The average height in communities is explained positively by fruit length and negatively by seed length, suggesting that in these secondary forests, smaller seeds are prone to produce taller trees. Smaller seeds are beneficial for resource-acquisitive strategies, and are successful in habitats with higher resource availability (Muller-Landau, 2010; Muller-Landau et al., 2006). Plants with smaller seeds have higher fecundity owing to increased seed production, which enhances their potential to reach areas with higher light, nutrients, and water (Moles et al., 2004; Wright et al., 2007). The secondary forests fragments of this study may have high resource availability and most likely to hold species of higher fecundity, resulting in trees with longer fruits and shorter seeds be the best strategy for height improvement. Regarding maximum height, long fruits and thicker seeds seem to constitute the best strategy for the whole development of the height potential in the communities' level.

Maximum height was positively related to fruit length in both species and communities, with seed length and seed width also positively related to maximum height in species and communities, respectively. Thus, in the forests studied, larger fruits and seeds explained taller plants. Larger fruits are associated with resource-conservative strategies because their size reflects the capacity of the plant to utilize resources for reproduction (Moles et al., 2004; Wright et al., 2007). Our results showed that fruit length positively explained average and maximum heights in three out of the four presented global models, partially congruently with findings from a study in a 50-hectare plot of tropical forests (Meira-Neto et al., 2019), where fruit length positively explained average height and negatively explained maximum height in communities. Larger seeds tend to produce fewer seedlings, but with higher survival rates, allowing them to tolerate shaded environments (Muller-Landau, 2010), benefiting from the resource-conservative strategy where increased survival is expected (Chen et al., 2018).

Our hypothesis that species and communities with acquisitive reproductive traits (smaller fruits and seeds) are associated with higher average heights and greater maximum heights, was mostly rejected. The hypothesis was confirmed only for short seeds improving average heights in communities. However, the hypothesis was rejected for fruit length and seed length explaining species maximum height, for fruit length explaining communities' average height, for fruit length explaining communities' maximum height and for fruit width explaining communities' maximum height.

It has been reported that taller species have larger fruits and seeds in different habitats, including deserts, grasslands, shrublands (Moles et al., 2004), temperate, subtropical, and tropical forests (Meira-Neto et al., 2019; Moles et al., 2004; Wright et al., 2007). A common explanation for this relationship is that tall plants take longer to reach reproductive maturity, so having large fruits and seeds is adaptive because it provides more resources and increases survival during the extended juvenile period (Moles et al., 2004). However, we expected that the effect of secondary forest succession in the studied forests would overcome this relationship benefiting acquisitive strategies

4.3 Functional traits (vegetative and reproductive) explaining aboveground carbon stock

The AGB was explained positively only by the seed length at species level. At communities' level, fruit length, petiole length and wood density explained AGB positively meanwhile leaf length explained AGB negatively. Ali et al., (2017), found that leaf, wood, and plant height characteristics collectively explain the variation in aboveground biomass in secondary subtropical forests, and our results show that fruit length and petiole length can be also used as explaining variables. Our findings indicate that longer seeds and fruits are positively related to higher aboveground biomass, in line with a study on tree species selection for Atlantic Forest restoration that evaluated the relationship between carbon stock and biodiversity conservation (Brancalion et al., 2018), that found that forests with a low abundance of trees with medium and/or large seeds were prone to declining carbon stocks. Congruently with our results, these studies found that conservative vegetative and reproductive traits lead to a higher biomass stock associated with an increased long-term survival rate and therefore a greater carbon stock over time (Aryal et al., 2024; Brancalion et al., 2018; Poorter et al., 2019).

The results and tests rejected the hypothesis that acquisitive traits (larger leaves, smaller seeds and fruits, and lower wood density) at species and communities' levels are associated with higher biomass and aboveground carbon stocks in the studied successional forests. We

found that larger seeds at species level, and longer fruits, shorter leaves, longer petioles, and denser woods improved the AGB in the studied secondary forests. The explanation provided by conservative functional traits in aboveground biomass and in aboveground carbon stock, which corresponds to 50% of dry woody biomass (Brown et al., 2013), underscores the importance of conserving and utilizing trees with large seeds, small leaves, large fruits and dense woods in restoration projects as they improve carbon stocks in these tropical forests.

4.4 Implications for the Management of Tropical Forests

This study provides insights into the management of tropical forests by examining the functional traits that influence maximum tree height and carbon stocks. The finding that higher wood density, shorter leaves, longer petioles, seeds and fruits, are associated with greater carbon stocks suggests that selecting species with these traits enhance carbon sequestration in tropical forests. This approach could be crucial for designing reforestation and afforestation projects aimed at maximizing carbon sequestration. The finding that maximum tree height can serve as a proxy for aboveground biomass suggests a rapid, cost-effective indicator of carbon stocks for tropical forest managers. This is particularly valuable for monitoring management/restoration projects in resource-limited settings.

5. CONCLUSION

All hypotheses tested in this study were based on the rationale that greater heights and higher carbon stocks in species and communities would be positively related to acquisitive functional traits in the studied successional tropical forests. The hypotheses were mostly rejected regarding the variables explaining height and were completely rejected regarding the variables explaining AGB and aboveground carbon stocks. However, advancing succession appears to exchange the factors that increase tree height. Even the general models from the works that shape the current paradigm in trade-offs of tropical forests are not completely congruent with the found results. According to our results, tropical forests during succession can be influenced by some explanatory variables that exchange each other.

Concerning the trade-off that explains carbon stock, the results suggest it is similar to the trade-off that explains the maximum height at communities' level since carbon stock and maximum height have in common the negative relation with leaf length, the positive relation with petiole length, the positive relation with wood density and the positive relation with fruit

length (See also figures S1 and S2 in supplementary material). Therefore, maximum height proved to be a proxy for carbon stock in the studied forests and can be used in cases where carbon measurements are not available providing a rapid and cost-effective indicator of carbon stocks, which is valuable for monitoring management and restoration projects.

Since only the seed length positively explained the carbon stock at species level and explained as well positively the maximum height at species level, in this last case together with fruit length, the seed length can be a key trait to be considered in species selection for carbon management in tropical forest ecosystems. The use of tree species with longer seeds, which proved suitable for carbon accumulation, is an example of applying the results obtained in this study to ecological restoration, management, and conservation projects in tropical forests. However, seed length is not the only trait to consider among the functional traits that enhance both the maximum height of trees and the carbon stock in these secondary forest communities. Higher wood density, shorter leaves, longer petioles, and fruits, besides longer seeds, are associated with greater carbon stocks, suggesting that selecting species with these traits can enhance carbon sequestration in tropical forests.

6. REFERENCES

- Adler, P.B., Salguero-Gomez, R., Compagnoni, A., Hsu, J.S., Ray-Mukherjee, J., Mbeau-Ache, C., Franco, M., 2014. Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 740–745. <https://doi.org/10.1073/pnas.1315179111>
- Ali, A., Yan, E.-R., Chang, S.X., Cheng, J.-Y., Liu, X.-Y., 2017. Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests. *Science of The Total Environment* 574, 654–662. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.022>
- Aryal, D.R., De Jong, B.H.J., Sánchez-Silva, S., Haas-Ek, A., Esparza-Olguin, L., Ochoa-Gaona, S., Ghimire, R., Morales-Ruiz, D.E., 2024. Biomass recovery along a tropical forest succession: Trends on tree diversity, wood traits and stand structure. *Forest Ecology and Management* 555, 121709. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121709>
- BFG, 2018. Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia* 69, 1513–1527. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869402>
- Brancalion, P.H.S., Bello, C., Chazdon, R.L., Galetti, M., Jordano, P., Lima, R.A.F., Medina, A., Pizo, M.A., Reid, J.L., 2018. Maximizing biodiversity conservation and carbon stocking in restored tropical forests. *Conservation Letters* 11, e12454. <https://doi.org/10.1111/conl.12454>
- Brown, C., Burslem, D.F.R.P., Illian, J.B., Bao, L., Brockelman, W., Cao, M., Chang, L.W., Dattaraja, H.S., Davies, S., Gunatilleke, C.V.S., Gunatilleke, I.A.U.N., Huang, J., Kassim, A.R., LaFrankie, J.V., Lian, J., Lin, L., Ma, K., Mi, X., Nathalang, A., Noor, S., Ong, P., Sukumar, R., Su, S.H., Sun, I.F., Suresh, H.S., Tan, S., Thompson, J., Uriarte, M., Valencia, R., Yap, S.L., Ye, W., Law, R., 2013. Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. *Proc. R. Soc. B.* 280, 20130502. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0502>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., Huyvaert, K.P., 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav Ecol Sociobiol* 65, 23–35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M.A., Chambers, J.Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., Yamakura, T., 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145, 87–99. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A.E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12, 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chazdon, R.L., Brancalion, P.H.S., Lamb, D., Laestadius, L., Calmon, M., Kumar, C., 2017. A Policy-Driven Knowledge Agenda for Global Forest and Landscape Restoration. *CONSERVATION LETTERS* 10, 125–132. <https://doi.org/10.1111/conl.12220>
- Chazdon, R.L., Broadbent, E.N., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Zambrano, A.M.A., Aide, T.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Craven, D., Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Orihuela-

- Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velazquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Poorter, L., 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances* 2, e1501639. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501639>
- Chen, K., Burgess, K.S., Yang, X.-Y., Luo, Y.-H., Gao, L.-M., Li, D.-Z., 2018. Functional trade-offs and the phylogenetic dispersion of seed traits in a biodiversity hotspot of the Mountains of Southwest China. *Ecology and Evolution* 8, 2218–2230. <https://doi.org/10.1002/ece3.3805>
- Core Team. (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022. URL <https://www.R-project.org/>
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H. ter, Morgan, H.D., Heijden, M.G.A. van der, Pausas, J.G., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Díaz, S., Cabido, M., 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8, 463–474. <https://doi.org/10.2307/3237198>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönlisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P.B., Moles, A.T., Dickie, J., Gillison, A.N., Zanne, A.E., Chave, J., Joseph Wright, S., Sheremet'ev, S.N., Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J.S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M.D., Gorné, L.D., 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529, 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Diniz, É.S., Gastauer, M., Thiele, J., Meira-Neto, J.A.A., 2021. Phylogenetic dynamics of Tropical Atlantic Forests. *Evol Ecol* 35, 65–81. <https://doi.org/10.1007/s10682-020-10094-6>
- Fajardo, A., 2022. Wood density relates negatively to maximum plant height across major angiosperm and gymnosperm orders. *American Journal of Botany* 109, 250–258. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1805>
- Fajardo, A., Siefert, A., Laughlin, D.C., 2024. Wood density and leaf size jointly predict woody plant growth rates across (but not within) species along a steep precipitation gradient. *Journal of Ecology* 112, 374–388. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14240>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.-P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Gastauer, M., Meira Neto, J.A.A., 2013. Community dynamics in a species-rich patch of old-growth forest in a global changing scenario. *Acta Bot. Bras.* 27, 270–285. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000200004>
- Grime, J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17, 255–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x>
- Hodgson, J.G., Santini, B.A., Montserrat Marti, G., Royo Pla, F., Jones, G., Bogaard, A., Charles, M., Font, X., Ater, M., Taleb, A., Poschlod, P., Hmimsa, Y., Palmer, C., Wilson, P.J., Band, S.R., Styring, A., Diffey, C., Green, L., Nitsch, E., Stroud, E., Romo-Díez, A., de Torres Espuny, L., Warham, G., 2017. 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* 120, 633–652. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx084>
- IBGE (Ed.), 2012. Manual técnico da vegetação brasileira, 2ª edição revista e ampliada. ed, Manuais técnicos em geociências. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE, Rio de Janeiro.
- IPCC, 2021a. Climate Change 2021 - The Physical Science Basis: Working Group I contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Working Group I contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change). Intergovernmental Panel on Climate Change.
- IPCC, 2021b. IPCC AR6-WGI Atlas [WWW Document]. URL <https://interactive-atlas.ipcc.ch/atlas> (accessed 8.9.21).
- Laughlin, D.C., 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecol Lett* 17, 771–784. <https://doi.org/10.1111/ele.12288>
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail: *Plant response and effect groups*. *Functional Ecology* 16, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2007. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Funct Ecology* 0, 071124124908001-???. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Lönnerberg, K., Eriksson, O., 2013. Rules of the seed size game: contests between large-seeded and small-seeded species. *Oikos* 122, 1080–1084. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.00249.x>
- Lorenzi, H. (1992) Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, v. 1. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, SP.
- Lorenzi, H. (1998) Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, v. 2. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, SP.
- Lorenzi, H. (2011) Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, v. 3. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, SP.
- Louault, F., Pillar, V.D., Aufrère, J., Garnier, E., Soussana, J. -F., 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16, 151–160. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02350.x>
- Maracahipes, L., Carlucci, M.B., Lenza, E., Marimon, B.S., Marimon, B.H., Guimarães, F.A.G., Cianciaruso, M.V., 2018. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 34, 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006>
- Martínez-Cabrera, H.I., Estrada-Ruiz, E., Castañeda-Posadas, C., Woodcock, D., 2012. Wood specific gravity estimation based on wood anatomical traits: Inference of key ecological characteristics in fossil assemblages. *Review of Palaeobotany and Palynology* 187, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.08.005>
- Mcgill, B., Enquist, B., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Meira-Neto, J.A.A., Cândido, H.M.N., Miazaki, Â., Pontara, V., Bueno, M.L., Solar, R., Gastauer, M., 2019a. Drivers of the growth–survival trade-off in a tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 30, 1184–1194. <https://doi.org/10.1111/jvs.12810>

- Meli, P., Holl, K.D., Benayas, J.M.R., Jones, H.P., Jones, P.C., Montoya, D., Mateos, D.M., 2017. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *PLOS ONE* 12, e0171368. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171368>
- Moles, A.T., Falster, D.S., Leishman, M.R., Westoby, M., 2004. Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime. *Journal of Ecology* 92, 384–396. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00880.x>
- Muller-Landau, 2010. The tolerance–fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 4242–4247. <https://doi.org/10.1073/pnas.0911637107>
- Muller-Landau, H.C., Condit, R.S., Harms, K.E., Marks, C.O., Thomas, S.C., Bunyavejchewin, S., Chuyong, G., Co, L., Davies, S., Foster, R., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hart, T., Hubbell, S.P., Itoh, A., Kassim, A.R., Kenfack, D., LaFrankie, J.V., Lagunzad, D., Lee, H.S., Losos, E., Makana, J.-R., Ohkubo, T., Samper, C., Sukumar, R., Sun, I.-F., Nur Supardi, M.N., Tan, S., Thomas, D., Thompson, J., Valencia, R., Vallejo, M.I., Muñoz, G.V., Yamakura, T., Zimmerman, J.K., Dattaraja, H.S., Esufali, S., Hall, P., He, F., Hernandez, C., Kiratiprayoon, S., Suresh, H.S., Wills, C., Ashton, P., 2006. Comparing tropical forest tree size distributions with the predictions of metabolic ecology and equilibrium models. *Ecology Letters* 9, 589–602. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00915.x>
- Niinemets, Ü., Portsmouth, A., Tena, D., Tobias, M., Matesanz, S., Valladares, F., 2007. Do we Underestimate the Importance of Leaf Size in Plant Economics? Disproportional Scaling of Support Costs Within the Spectrum of Leaf Physiognomy. *Annals of Botany* 100, 283–303. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm107>
- Pearcy, R.W., Muraoka, H., Valladares, F., 2005. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. *New Phytologist* 166, 791–800. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01328.x>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013a. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61, 167. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013b. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61, 167. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., de Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernandez-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M.,

- Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., de Oliveira, A.A., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Toledo, M., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Rozendaal, D.M.A., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530, 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Poorter, L., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Almeida, de J.S., Álvarez, F.S., Andrade, J.L., Arreola Villa, L.F., Becknell, J.M., Bhaskar, R., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., César, R.G., Chave, J., Chazdon, R.L., Dalla Colletta, G., Craven, D., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Díaz García, E., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito Santo, M.M., Fernandes, G.W., Finegan, B., Granda Moser, V., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Kennard, D., Lebrija-Trejos, E., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Lopez, O.R., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Mora, F., de Souza Moreno, V., Müller, S.C., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Oliveira, R.S., Paz, H., Sanchez-Azofeifa, A., Sanaphre-Villanueva, L., Toledo, M., Uriarte, M., Utrera, L.P., van Breugel, M., van der Sande, M.T., Veloso, M.D.M., Wright, S.J., Zanini, K.J., Zimmerman, J.K., Westoby, M., 2021. Functional recovery of secondary tropical forests. *Proc Natl Acad Sci U S A* 118, e2003405118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2003405118>
- Poorter, L., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., de Almeida-Cortez, J.S., Almeyda Zambrano, A.M., Álvarez, F.S., Andrade, J.L., Villa, L.F.A., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T.V., Bhaskar, R., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., César, R.G., Chave, J., Chazdon, R.L., Colletta, G.D., Craven, D., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., García, E.D., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito Santo, M.M., Fandiño, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Lebrija-Trejos, E., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Lopez, O.R., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Martins, S.V., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., de Souza Moreno, V., Müller, S.C., Muñoz, R., Muscarella, R., de Oliveira Neto, S.N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Paz, H., Peña-Claros, M., Piotto, D., Ruíz, J., Sanaphre-Villanueva, L., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., Utrera, L.P., van Breugel, M., van der Sande, M.T., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vieira, I.C.G., Villa, P.M., Williamson, G.B., Wright, S.J., Zanini, K.J., Zimmerman, J.K., Westoby, M., 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nat Ecol Evol* 3, 928–934. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6>
- Poorter, L., van der Sande, M.T., Arets, E.J.M.M., Ascarrunz, N., Enquist, B.J., Finegan, B., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazzei, L., Meave, J.A., Muñoz, R., Nytch, C.J., de Oliveira, A.A., Pérez-García, E.A., Prado-Junior, J., Rodríguez-Velázquez, J., Ruschel, A.R., Salgado-Negret, B., Schiavini, I., Swenson, N.G., Tenorio, E.A., Thompson, J., Toledo, M., Uriarte, M., Hout, P. van der, Zimmerman, J.K., Peña-Claros, M., 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecol Biogeogr* 26, 1423–1434. <https://doi.org/10.1111/geb.12668>
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K.E., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Peña-Claros, M., Webb, C.O., Wright, I.J., 2008. Are Functional Traits Good Predictors of

- Demographic Rates? Evidence from Five Neotropical Forests. *Ecology* 89, 1908–1920. <https://doi.org/10.1890/07-0207.1>
- Rezende, V.L., Bueno, M.L., Eisenlohr, P.V., Oliveira-Filho, A.T., 2018. Patterns of tree species variation across southern South America are shaped by environmental factors and historical processes. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 34, 10–16. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.002>
- Ramos, A.M.; Santos, L.A.R.; Fortes, L.T.G. (EDS.) (2009) Normais climatológicas do Brasil: 1961-1990. Brasília: INMET, 2009.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation, Conservation Issues in the Brazilian Atlantic Forest* 142, 1141–1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- Rozendaal, D.M., Bongers, F., Assessor, T.M., Alvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T.V., Brancalion, P.H., Cabral, G.A.L., Calvo-Rodriguez, S., Chave, J., César, R.G., Chazdon, R.L., Condit, R., Dallinga, J.S., de Almeida-Cortez, J.S., de Jong, B., de Oliveira, A., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Dutrieux, L.P., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., García, H., Gonzalez, N., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Hubbell, S., Jakovac, C.C., Hernández, A.J., Junqueira, A.B., Kennard, D., Larpin, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lebrija-Trejos, E., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R.C.G., Mora, F., Müller, S.C., Muñoz, R., de Oliveira Neto, S.N., Norden, N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Ortiz-Malavassi, E., Ostertag, R., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Aguilar-Cano, J., Rodriguez-Buritica, S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Romero, M.A., Ruíz, J., Sanchez-Azofeifa, A., de Almeida, A.S., Silver, W.L., Schwartz, N.B., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., de Sá Sampaio, E.V., van Breugel, M., van der Wal, H., Martins, S.V., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Villa, P., Williamson, G.B., Zanini, K.J., Zimmerman, J., Poorter, L., 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances* 5, eaau3114. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>
- Santos, H.G. dos, 2013. Sistema brasileiro de classificação de solos, 3a edição revista e ampliada. ed. Embrapa, Brasília, DF.
- Sterck, F., Poorter, L., Schieving, F., 2006. Leaf Traits Determine the Growth-Survival Trade-Off across Rain Forest Tree Species. *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/503056>
- Swenson, N.G., 2016. Trait-based plant ecology. *Ecology* 97, 3556–3558. <https://doi.org/10.1002/ecy.1608>
- Takenaka, A., 1994. Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research* 9, 109–114. <https://doi.org/10.1007/BF02347485>
- Vancine, M.H., Muylaert, R.L., Niebuhr, B.B., Oshima, J.E. de F., Tonetti, V., Bernardo, R., De Angelo, C., Rosa, M.R., Grohmann, C.H., Ribeiro, M.C., 2024. The Atlantic Forest of South America: Spatiotemporal dynamics of the vegetation and implications for conservation. *Biological Conservation* 291, 110499. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110499>
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R., Lima, J.C.A., 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.

- Villanova, P.H., Torres, C.M.M.E., Jacovine, L.A.G., Soares, C.P.B., Silva, L.F. da, Schettini, B.L.S., Rocha, S.J.S.S. da, 2019. Carbon stock growth in a secondary Atlantic Forest. *Rev. Árvore* 43, e430402. <https://doi.org/10.1590/1806-90882019000400002>
- Weiher, E., Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., Eriksson, O., 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10, 609–620. <https://doi.org/10.2307/3237076>
- Wright, I.J., Ackerly, D.D., Bongers, F., Harms, K.E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Paz, H., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Silman, M.R., Vriesendorp, C.F., Webb, C.O., Westoby, M., Wright, S.J., 2007. Relationships Among Ecologically Important Dimensions of Plant Trait Variation in Seven Neotropical Forests. *Annals of Botany* 99, 1003–1015. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl066>
- Wright, S. Joseph, Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E., Condit, R., Dalling, J.W., Davies, S.J., Díaz, S., Engelbrecht, B.M.J., Harms, K.E., Hubbell, S.P., Marks, C.O., Ruiz-Jaen, M.C., Salvador, C.M., Zanne, A.E., 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91, 3664–3674. <https://doi.org/10.1890/09-2335.1>
- Yang, H., Wang, S., Son, R., Lee, H., Benson, V., Zhang, W., Zhang, Yahai, Zhang, Yuzhen, Kattge, J., Boenisch, G., Schepaschenko, D., Karaszewski, Z., Stereńczak, K., Moreno-Martínez, Á., Nabais, C., Birnbaum, P., Vieilledent, G., Weber, U., Carvalhais, N., 2024. Global patterns of tree wood density. *Global Change Biology* 30, e17224. <https://doi.org/10.1111/gcb.17224>
- Yang, J., Swenson, N.G., 2023. Height and crown allometries and their relationship with functional traits: An example from a subtropical wet forest. *Ecology and Evolution* 13, e9804. <https://doi.org/10.1002/ece3.9804>
- Zanne, A.E., et al. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Dryad Digital Repository* doi:10.5061/dryad.234

SUPPLEMENTARY MATERIAL

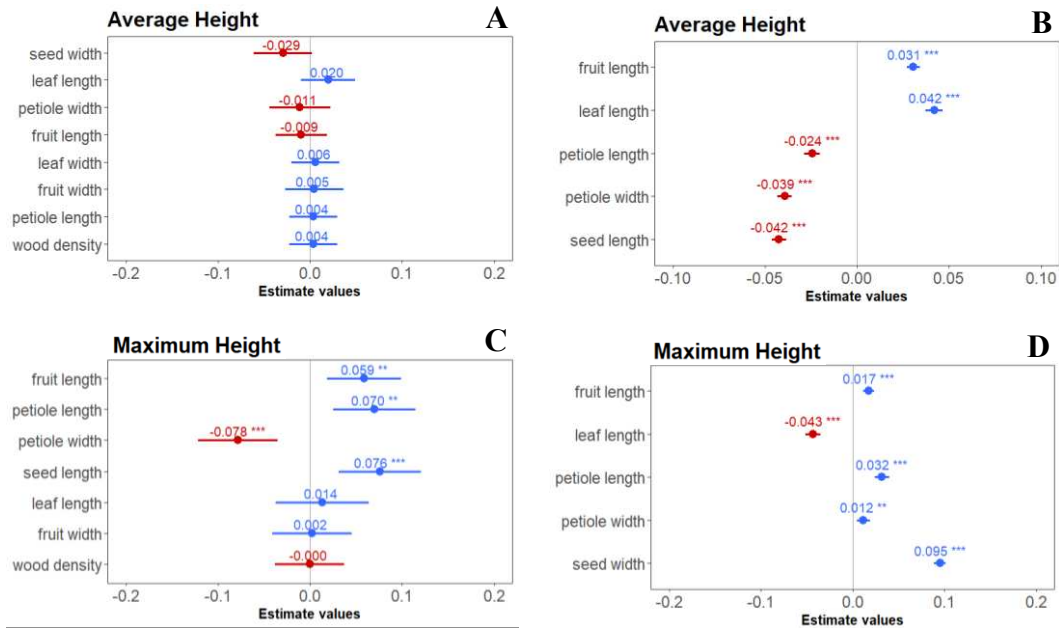


Figure S1 - Global linear models explaining the heights (in meters) (Average Height, Maximum Height) of tree species in secondary Atlantic Forests at the species level (left side - **A** and **C**) and community level (right side - **B** and **D**), vegetative traits (scale) and reproductive traits (scale). **A** and **B**: “coefficient estimate value” graphs of the response variable average height (log-transformed). **C** and **D**: “coefficient estimate values” graphs of the response variable maximum height (log-transformed).

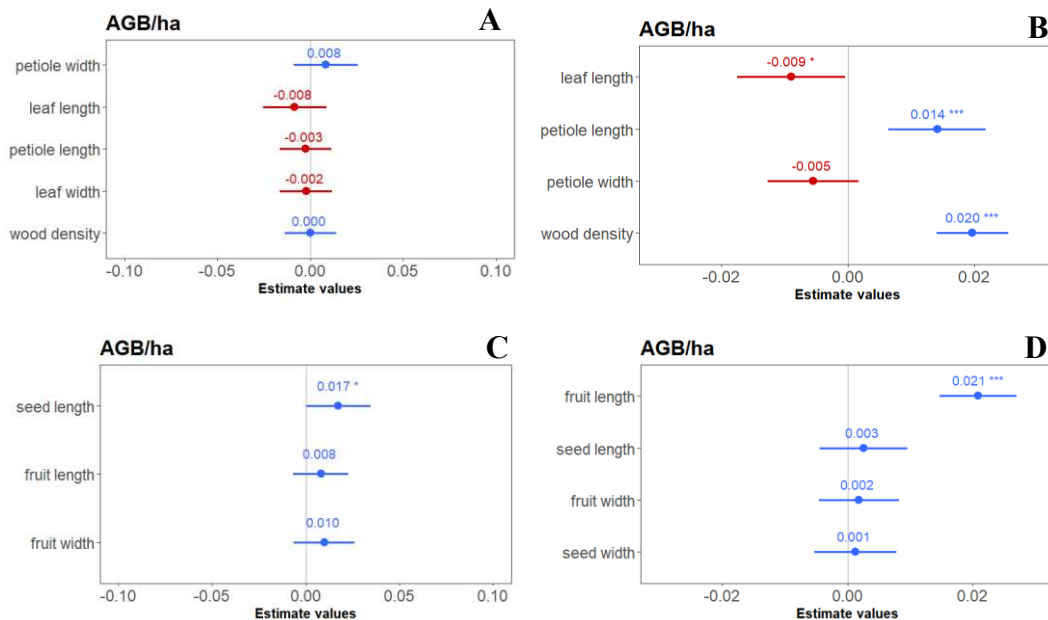


Figure S2 – Global linear models explaining the aboveground biomass stock (in hectares) of tree species in secondary Atlantic Forests at the species level (left side - **A** and **C**) and community level (right side - **B** and **D**). **A** and **B**: “coefficient estimate values” graphs of the response variable AGB/ha with vegetative traits (scale). **C** and **D**: “coefficient estimate values” graphs of the response variable AGB/ha with reproductive traits (scale).

CHAPTER 2

**Variáveis ambientais modulam traços funcionais e promovem diferentes trajetórias
sucessionais em florestas secundárias da Mata Atlântica ao longo da sucessão.**

FÁBIA MARIA DOS SANTOS SOUZA, ALICE CRISTINA RODRIGUES, ALEX JOSÉLIO
PIRES COELHO, NATÁLIA TÔLEDO SACCHETTO, VALDIVINO DOMINGOS DE
OLIVEIRA JÚNIOR, JOÃO AUGUSTO ALVES MEIRA-NETO

RESUMO

As florestas secundárias recuperam biodiversidade e carbono por meio da sucessão ecológica, sendo moldadas por fatores ambientais. Entender essa dinâmica é fundamental para orientar e potencializar ações de restauração florestal. Nosso estudo analisou como variáveis ambientais, como temperatura média anual, amplitude térmica anual, déficit hídrico climático, elevação e declividade, modulam os traços funcionais das espécies arbóreas e promovem diferentes trajetórias sucessionais em florestas secundárias da Mata Atlântica ao longo de quatro anos. Utilizando métricas como a média ponderada da comunidade (CWM – Community-Weighted Mean) e análise de equações estruturais (SEM), avaliamos as mudanças nos traços funcionais das comunidades arbóreas em resposta às condições ambientais, bem como as relações diretas e indiretas entre essas variáveis, a riqueza de espécies e a biomassa acima do solo. Os modelos de equações estruturais confirmaram que o déficit hídrico (CWD), a temperatura média anual (MAT) e a inclinação do relevo (Slope) são determinantes da variação de riqueza de espécies, enquanto a amplitude térmica (Amplitude) atua de forma negativa nesse processo. Além disso, nossos resultados indicam que mudanças nos valores médios ponderados da comunidade (CWMs) de diferentes traços funcionais mediam a relação entre variáveis ambientais e o crescimento da biodiversidade e da biomassa ao longo da sucessão. O CWD sugere que, em áreas secas, a seleção de espécies deve priorizar aquelas com maior tolerância ao estresse hídrico. O MAT, por sua vez, indica que em climas mais quentes, espécies pioneiras com sementes e frutos menores podem acelerar a sucessão. A amplitude térmica, ao restringir a dispersão zoocórica, reforça a necessidade de restaurar a conectividade para facilitar a chegada de novas espécies dispersas por grandes dispersores. Já a topografia (Slope e Elevation) influencia a estrutura da comunidade, sugerindo que áreas inclinadas e elevadas devem ser manejadas com espécies de grande porte para aumentar a complexidade estrutural. Este estudo destaca a influência significativa das variáveis ambientais na modulação dos traços funcionais das espécies arbóreas e nas trajetórias sucessionais em florestas secundárias da Mata Atlântica. Nossos achados ressaltam a importância de considerar as condições ambientais locais no planejamento de estratégias de conservação e restauração florestal, visando promover a recuperação da biodiversidade e a funcionalidade dos ecossistemas.

Palavras-chave: clima; diversidade funcional; estrutura da comunidade; filtragem ambiental; topografia.

ABSTRACT

Secondary forests, which naturally regenerate in degraded areas, play a crucial role in mitigating biodiversity losses and climate change. Through ecological succession, these forests recover species richness and carbon stocks over time. Environmental factors act as ecological filters, shaping functional composition and influencing successional trajectories. Understanding these dynamics is essential for increasing the effectiveness of forest restoration. Our study analyzed how environmental variables, such as mean annual temperature, annual thermal amplitude, climatic water deficit, elevation, and slope, modulate the functional traits of tree species and promote different successional trajectories in the secondary forests of the Atlantic Forest over four years. Using metrics such as community-weighted mean (CWM) and structural equation analysis (SEM), we assessed changes in the functional traits of tree communities in response to environmental conditions, as well as the direct and indirect relationships between these variables, species richness, and aboveground biomass. Structural equation models confirmed that water deficit (CWD), mean annual temperature (MAT), and slope are determinants of species richness growth, whereas thermal amplitude (amplitude) has a negative effect on this process. Furthermore, our results indicate that changes in community weighted mean values (CWMs) of different functional traits mediate the relationship between environmental variables and biodiversity and biomass growth throughout succession. CWD suggests that, in dry areas, species selection should prioritize those with greater tolerance to water stress. MAT, in turn, indicates that in warmer climates, pioneer species with smaller seeds and fruits can accelerate succession. The thermal amplitude, by restricting zoochoric dispersal, reinforces the need to restore connectivity to facilitate the arrival of new species dispersed by large dispersers. Topography (Slope and Elevation) influences community structure, suggesting that sloping and elevated areas should be managed with large species to increase structural complexity. This study highlights the significant influence of environmental variables on the modulation of functional traits and successional trajectories of tree species in secondary forests of the Atlantic Forest. Our findings highlight the importance of considering local environmental conditions when planning forest conservation and restoration strategies to promote biodiversity recovery and ecosystem functionality.

Keywords: climate; functional diversity; community structure; environmental filtering; topography.

1. INTRODUÇÃO

As florestas secundárias, originadas da regeneração natural em áreas degradadas, são essenciais para mitigar a perda de biodiversidade e o aquecimento global (Joly et al., 2014; Rezende et al., 2018; Vancine et al., 2024). Essas florestas, resultantes do processo de sucessão ecológica em áreas abandonadas ou restauradas, recuperam tanto a riqueza de espécies quanto o estoque de carbono (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Poorter et al., 2016; Rozendaal et al., 2019; Villanova et al., 2019). O processo de sucessão ecológica - conceito central desde Clements, (1916) e posteriormente reformulado por Connell and Slatyer, (1977), descreve uma sequência de mudanças estruturais e composicionais nas comunidades ao longo do tempo após uma perturbação. A composição funcional das comunidades florestais se modifica ao longo da sucessão, refletindo mudanças na estrutura e no funcionamento do ecossistema. Essas alterações são principalmente moldadas por fatores ambientais, que atuam como filtros ecológicos e determinam a trajetória sucessional nos diferentes ecossistemas (Fortunel et al., 2018; Moeslund et al., 2013; Muscarella et al., 2020; O'Brien and Escudero, 2022; Rodrigues et al., 2019).

As teorias ecológicas contemporâneas reconhecem que a sucessão é modulada por múltiplos fatores, especialmente pelas condições ambientais locais, que atuam como filtros ecológicos (Fortunel et al., 2018; Keddy, 1992). Esses filtros ambientais, tais como clima, tipo de solo, topografia e histórico de uso da terra, restringem o conjunto de espécies capazes de colonizar e persistir em determinado local, favorecendo aquelas cujos traços funcionais são mais adequados às condições específicas (Coelho et al., 2022; Safar et al., 2020; Rozendaal et al., 2019). Entre esses fatores que modulam a sucessão ecológica, destacam-se variáveis climáticas como a temperatura média anual, amplitude térmica anual e o déficit hídrico climático (CWD), além de variáveis topográficas como a elevação e a declividade. Essas variáveis influenciam diretamente os traços funcionais das espécies e, conseqüentemente, as trajetórias sucessionais. Por exemplo, a temperatura média anual está associada à aceleração do ciclo de vida de espécies pioneiras, favorecendo características como menor tamanho de sementes e frutos, que contribuem para o avanço da sucessão em ambientes mais quentes (Matos et al., 2020; Poorter et al., 2021). Em contrapartida, a amplitude térmica anual pode restringir a chegada de espécies dispersas por animais, principalmente em regiões com maior variação térmica, ao limitar a atividade de dispersores e aumentar o estresse térmico (Coelho et al., 2022). Já o déficit hídrico climático (CWD) atua como um filtro ambiental importante, favorecendo espécies com estratégias mais conservativas e resistentes à seca, como folhas

espessas e madeira mais densa, especialmente em regiões mais secas (Poorter et al., 2019; Silva et al., 2023). As variáveis topográficas, como elevação e declividade, influenciam a estrutura das comunidades vegetais ao criar microhabitats com diferentes condições de luz, umidade e solo (Jucker et al., 2018; Werner and Homeier, 2015), modulando características funcionais das espécies e impulsionando a diversidade funcional, estrutural e florística em florestas tropicais (Rodrigues et al., 2019). Áreas com maior inclinação, por exemplo, podem facilitar o recrutamento de espécies dispersas por animais e promover maior heterogeneidade estrutural (Fortunel et al., 2018; Muscarella et al., 2020). Portanto, considerar essas variáveis é essencial para compreender e prever padrões de sucessão em diferentes contextos ambientais.

Existe também uma relação direta entre o acúmulo de carbono e a biodiversidade, indicando que esses fatores atuam como co-benefícios na sucessão florestal, onde o aumento do estoque de carbono também impulsiona a diversificação ecológica das comunidades vegetais (Matos et al., 2020). Assim, a regeneração das florestas não apenas favorece o sequestro de carbono, mas também promove a recuperação da biodiversidade (Coelho et al., 2022; Poorter et al., 2016). Essas mudanças sucessionais refletem uma transição gradual de espécies pioneiras, caracterizadas por traços funcionais voltados para aquisição rápida de recursos, para espécies tardias, mais conservativas e adaptadas à limitação de recursos (Poorter et al., 2021; Teixeira et al., 2020). Inicialmente, as florestas secundárias apresentam folhas maiores e mais finas, favorecendo altas taxas fotossintéticas e crescimento rápido. Com o avanço da sucessão, ocorre uma redução no tamanho da folha e um aumento na espessura foliar e no conteúdo de matéria seca das folhas, favorecendo estratégias conservativas que maximizam a eficiência no uso de recursos e a longevidade foliar (Poorter et al., 2021). Outros traços funcionais também se modificam, como a densidade da madeira, que tende a aumentar, e a proporção de espécies decíduas e com folhas compostas, que tende a diminuir, refletindo um ambiente mais sombreado e estável (Bouchard et al., 2024; Poorter et al., 2021, 2019).

A taxa e a direção das mudanças na composição funcional variam conforme o contexto ambiental. Em regiões mais secas, por exemplo, as espécies iniciais tendem a ter madeira mais densa e folhas espessas, resistentes à dessecação, sendo gradualmente substituídas por espécies de madeira mais leve à medida que o ambiente se torna mais úmido e sombreado (Poorter et al., 2021, 2019). Já em florestas úmidas, o padrão observado é o inverso: espécies pioneiras com madeira leve e crescimento rápido dão lugar a espécies com madeira mais densa, mais conservativas e adaptadas à baixa luminosidade (Poorter et al., 2021, 2019). Essas variações

refletem como o clima direciona estratégias ecológicas entre aquisição e conservação de recursos.

Apesar da previsibilidade geral da sucessão ecológica, estudos recentes apontam para padrões divergentes nas trajetórias de composição funcional, revelando que o contexto ambiental pode modificar significativamente os caminhos sucessionais (Ali et al., 2017; Derroire et al., 2018; Homeier et al., 2021; Poorter et al., 2021). Compreender como fatores abióticos interagem com os traços funcionais das espécies ao longo da sucessão é fundamental para prever a recuperação da biodiversidade e do carbono, além de orientar estratégias eficazes de restauração florestal.

Diante disso, este estudo investiga a dinâmica de três florestas secundárias da Mata Atlântica ao longo de quatro anos, analisando como diferentes variáveis ambientais moldam a composição funcional das comunidades e influenciam os padrões de acúmulo de riqueza de espécies e biomassa. As análises se ancoram nas teorias da sucessão ecológica, dos filtros ambientais e dos traços funcionais, visando contribuir para o entendimento dos mecanismos que direcionam a trajetória sucessionais em diferentes contextos ambientais.

Nesse sentido, a hipótese desse estudo é que as variáveis ambientais influenciam diretamente a variação da riqueza e a biomassa acima do solo por meio da modulação dos valores médios ponderados (CWM) dos traços funcionais ao longo da sucessão, promovendo diferentes trajetórias ecológicas sucessionais. Espera-se que as variáveis ambientais, como temperatura média anual, déficit hídrico, amplitude térmica, elevação e declividade, moldam a composição funcional das comunidades florestais por meio dos valores médios ponderados (CWM) dos traços funcionais. Áreas com temperaturas mais altas e menor déficit hídrico favorecem espécies de crescimento rápido, folhas maiores e madeira menos densa, enquanto locais com maior amplitude térmica e déficit hídrico apresentam traços conservativos, adaptados a estresses ambientais. Elevações e declividades influenciam a presença de espécies adaptadas a condições específicas do solo e microclima. A variação da riqueza de espécies e do estoque de biomassa estará diretamente relacionada à modulação desses traços funcionais, resultando em trajetórias sucessionais distintas.

2. METODOLOGIA

2.1 Área de estudo

As áreas de estudo estão distribuídas entre nove fragmentos florestais situados nos estados de Minas Gerais e Bahia, Brasil. Esses fragmentos estão distribuídos em três florestas classificadas como Florestas Estacionais Semidecíduais Submontanas, em três Florestas Ombrófilas de Terras Baixas (Florestas de Tabuleiro) e em três Florestas Semidecíduais Aluviais (Mata de Galeria) (IBGE, 2012; Veloso et al., 1991) (Figura 1, Tabela 1, ver anexo). Todos os fragmentos estão protegidos de distúrbios humanos (por exemplo, extração de carvão e madeira, desbaste localizado, tráfego de gado) há mais de 60 anos e são consideradas florestas secundárias.

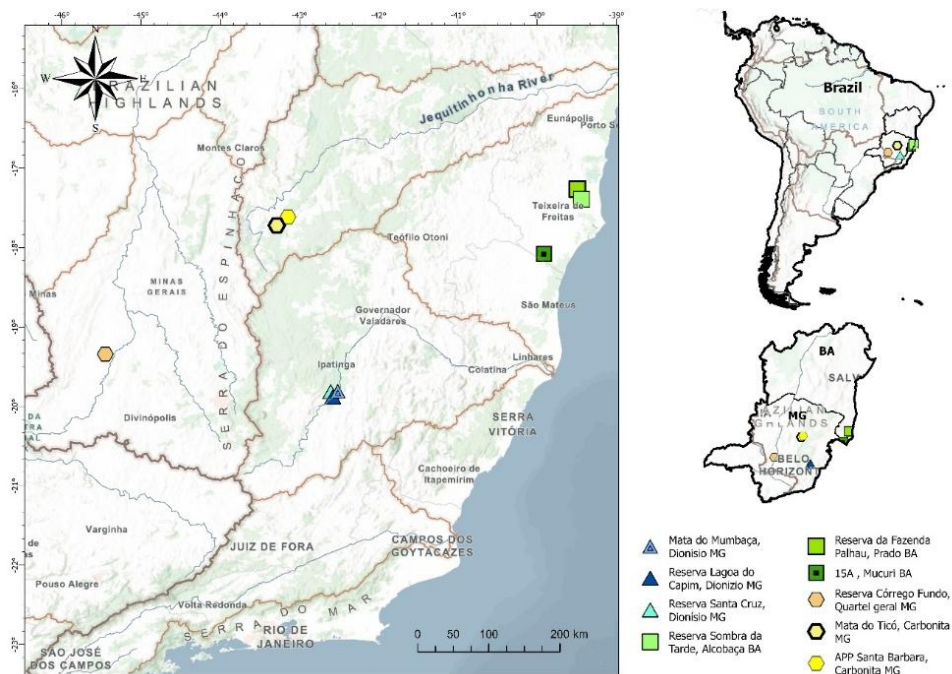


Figura 1: Distribuição e localização das áreas de estudo. Os símbolos azuis indicam Floresta Semidecídua Submontana (FSS); os símbolos amarelos indicam Floresta de Galeria (GF) e os símbolos verdes indicam Floresta Densa Ombrófila de Terras Baixas (LODF).

O clima das áreas é classificado com o sistema Köppen (Tabela 1, ver anexo), sendo Af o clima tropical chuvoso das Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas. As três áreas onde as Florestas de Galerias estavam distribuídas são classificadas com dois tipos climáticos, sendo uma considerada Aw tropical úmido, com estação seca e inverno brando (localizada no Alto do Rio São Francisco); e duas classificadas como Cwa, com verões quentes e chuvosos e invernos

moderadamente frios e secos (localizada na bacia hidrográfica do Rio Jequitinhonha); e Cwb subtropical moderado úmido, marcado pela presença de chuvas no verão (outubro a março) e ausência de chuvas no inverno (abril a setembro) nas Florestas Semidecíduas (Ramos et al., 2009). As informações referentes ao tipo vegetacional de cada área e os valores médios de precipitação e temperatura estão descritos na tabela 1, em anexo.

A área da Reserva Córrego Fundo apresenta Latossolo Vermelho Distrófico. Na região do Vale do Rio Doce (áreas do município de Dionísio, Mata do Mumbaça, Reserva Santa Cruz e Lagoa do Capim), os solos predominantes são Latossolos Vermelho-Amarelos e Cambissolos Háplicos, sendo ambos ácidos e de baixa fertilidade natural. Já nas regiões da Mata do Ticó e APP Santa Bárbara, os solos variam de coloração bruno-amarelada e vermelha-escuro, pertencendo às classes dos Latossolos, Cambissolos, Plintossolos e Neossolos. Por fim, as áreas de 15A em Mucuri, Reserva da Fazenda Palhal e Sombra da Tarde possuem solos que variam entre Argissolos Amarelos e Vermelhos Distróficos (Santos, 2013).

2.2 Amostragem da vegetação e variação de riqueza

Este estudo compreende dados obtidos a partir do banco de dados do laboratório de Ecologia e Evolução de Plantas (LEEP), da Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais. O conjunto de dados foi obtido a partir de dois inventários realizados em nove áreas de florestas de Mata Atlântica. Em cada área, foram instaladas subparcelas de 10 x 10 e todos os indivíduos arbóreos com CAP (circunferência a altura do peito) a 1,30 m do solo, maior ou igual a 10 cm (equivalente a 3,18 cm em diâmetro), foram medidos ao longo dos 469 pontos amostrais, com intervalo de quatro anos entre a primeira e segunda amostragem. No estudo anterior, todas as áreas foram amostradas em 0,5 hectares, exceto Mumbaça (0,7 hectare) e Córrego Fundo (0,49 hectare). Para o nosso estudo, optamos por padronizar e utilizamos apenas 0,49 hectare em cada área avaliada, sendo 49 subparcelas de 10x10 em cada área.

A lista inicial continha 12.920 indivíduos de 593 espécies, pertencentes a 256 gêneros e 71 famílias. Os nomes e sinônimos corretos foram verificados no site Flora do Brasil 2020 (BFG, 2018). Todas as plantas com erro na amostragem, com valores de altura de campo igual a zero, sem identificação em nível de espécie, ou pertencentes a família Arecaceae foram retiradas do banco de dados. As listas finais com todas as espécies devidamente identificadas que foram utilizadas nesse estudo, incluem 10.419 indivíduos, 475 espécies, pertencentes a 218 gêneros e 65 famílias botânicas. Com base nessas listas de espécies, avaliamos a dinâmica sucessional das áreas, a variação de biomassa e a diversidade dessas florestas. A variação da

riqueza de espécies foi calculada pela diferença da riqueza encontrada na segunda amostragem com a primeira ($t_2 - t_1$) em cada subparcela de 10x10.

2.3 Variação da biomassa acima do solo (AGB)

A variação (positiva ou negativa) de biomassa acima do solo (AGB) foi estimada a partir da diferença entre os valores de biomassa da segunda e da primeira amostragem ($t_2 - t_1$). Para isso, a biomassa de cada indivíduo foi calculada utilizando a equação alométrica de Chave et al., (2005), a qual baseia-se apenas no diâmetro (D) e densidade específica da madeira (ρ). A seguinte equação foi utilizada:

$$AGB = \exp [-1.803 - 0.976E + 0.976 \ln(p) + 2.673 \ln(D) - 0.0299 [\ln(D)]^2]$$

(Equação Chave et al., 2005)

A biomassa total acima do solo por parcela correspondeu a soma da biomassa acima do solo de todas as árvores, que foi convertida em megagramas por hectare (Mg ha⁻¹) (Ali et al., 2017). Calculamos a biomassa em nível de espécie como a soma dos valores da biomassa de todos os indivíduos de uma espécie individual. A variável altura não foi utilizada por não estar disponível para o segundo censo. Assim, obtivemos o valor de AGB para cada subparcela de 10x10. O foco da análise foi quantificar as variações de biomassa ao entre as amostragens, refletindo a dinâmica sucessional das florestas estudadas.

2.4 Valores médios ponderados da comunidade (CWMs) e variação de traços funcionais

As características funcionais coletadas em nível interespecífico foram: comprimento e largura da lâmina foliar, comprimento e largura do pecíolo, comprimento e largura da semente, comprimento e largura do fruto, todos em milímetros e altura máxima (em metros), sendo essa obtida a partir de pesquisas em banco de dados de descrição dos relatórios gerados por consulta ao herbário virtual Re flora (BFG, 2018). Já a altura média (em metros) foi obtida em nível intraespecífico a partir da lista inicial de espécies, ou seja, para a obtenção da altura média juntamos todas as alturas dos indivíduos de uma espécie encontrados em campo e calculamos a média de altura para a espécie. Também classificamos as espécies dentro dos grupos sucessionais (pioneiras e não pioneiras) e síndromes de dispersão (zoocóricas e não zoocóricas). Buscamos os valores referentes a densidade da madeira no *Global Wood Density Database* (Chave et al., 2009). Quando os valores específicos da espécie não estavam disponíveis no

banco de dados global, utilizamos em nível de gênero; e quando estes estavam ausentes, aplicamos valores em nível de família. Coletamos os valores da lâmina foliar e pecíolo para todas as espécies, seguindo o protocolo para repetição mínima de caracteres foliares, utilizando no mínimo dois exemplares de herbário (medidas de cinco folhas expandidas em cada exsicata), totalizando 10 amostras. A partir dos valores obtidos calculamos a média dos traços (Cornelissen et al., 2003). As informações referentes aos frutos e sementes foram obtidas a partir das fontes especializadas, como o site Flora Brasiliensis (<http://florabrasiliensis.cria.org.br/>), herbários (por exemplo, Herbário VIC, SpeciesLink e Reflora), livros (Lorenzi 1992; Lorenzi 1998, Lorenzi 2011).

Posteriormente, calculamos o CWM para cada traço funcional avaliado. A média ponderada da comunidade refere-se ao valor médio de uma determinada característica em uma comunidade ponderada pela abundância de todas as espécies que possuem essa característica (Lavorel et al., 2007), e são úteis para compreender as propriedades e dinâmicas da comunidade, bem como quantificar a mudança da comunidade (Garnier et al., 2004; Louault et al., 2005). Avaliamos a média ponderada da comunidade usando a seguinte equação:

$$CWM_{\chi} = \sum_{i=1}^s (p_i * t_i)$$

Eq.2

onde CWM_{χ} é o CWM para a característica χ em cada parcela, s é o número de espécies em cada parcela, p_i é a abundância relativa da i ésima espécie em cada parcela e t_i é o valor da característica para a i ésima espécie. Os valores das características foram calculados sobre todos os indivíduos de cada subparcela de 10 x 10 m. Cada subparcela terá valores médios para as características funcionais nos dois tempos amostrados. Os índices CWM foram calculados usando o pacote “*tidyr*” e “*dplyr*” no programa R (Core Team, 2022), (R Core Team, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria).

Após a obtenção dos valores de CWM para cada traço funcional, calculamos a variação dos traços como a diferença entre os valores de CWM da segunda amostragem e da primeira ($t_2 - t_1$). Esse cálculo permitiu avaliar como os traços funcionais variaram ao longo da sucessão secundária, fornecendo informações sobre as estratégias ecológicas predominantes em cada tipo florestal.

2.5 Variáveis ambientais

Todas as variáveis climáticas foram obtidas no banco de dados WorldClim (células de grade de 30', ou seja, 1 km de resolução (Fick and Hijmans, 2017)). As variáveis climáticas selecionadas para análise foram: média de temperatura anual (°C; MAT), amplitude térmica anual (°C). Calculamos as médias dessas variáveis considerando o intervalo de anos em que os levantamentos florísticos foram realizados em cada área. Também utilizamos o déficit hídrico climático (CWD – mm H₂O), o qual foi obtido a partir do cálculo entre a diferença da evapotranspiração atual anual (AET) e a evapotranspiração potencial anual (PET) (Stephenson, 1990; Zomer et al., 2022). As variáveis climáticas básicas necessárias para o cálculo de AET e PET foram derivadas dos dados do WorldClim, com resolução espacial de 1 km, considerando médias históricas. Por fim, utilizamos variáveis topográficas (elevação e declividade), as quais foram obtidas através do software ArcGis Pro, versão 3.1, utilizando o conjunto de ferramentas Spatial Analyst. Tais variáveis são importantes para compreender a influência da topografia sobre a ocorrência de espécies em determinadas áreas.

2.6 Análises estatísticas

A análise de modelos de equações estruturais (SEM) foi escolhida por sua capacidade de explorar relações complexas entre variáveis ambientais (e.g., média de temperatura anual, amplitude térmica anual, déficit hídrico, elevação e declividade), os CWMs dos traços funcionais (comprimento e largura da folha, do pecíolo, da semente e do fruto, densidade da madeira, altura máxima e média da árvore), o grupo sucessional e a síndrome de dispersão, além das variações de biomassa e riqueza de espécies. Essa abordagem permite avaliar simultaneamente múltiplas interações diretas e indiretas, proporcionando uma compreensão mais abrangente dos processos ecológicos envolvidos.

Para cada variável ambiental, testamos sua influência direta sobre a variação (positiva ou negativa) de riqueza e biomassa, bem como sua influência indireta mediada pela variação (positiva ou negativa) dos traços funcionais e dos grupos funcionais avaliados. Para cada uma das variáveis ambientais (5) avaliamos a influência direta na variação de riqueza e de biomassa, bem como a influência indireta via variação de CWM de cada traço analisado (11), e dos grupos sucessionais (2), resultando na criação de 65 equações estruturais (Figura 2). Como algumas variáveis ambientais apresentavam valores semelhantes entre parcelas dentro de um mesmo fragmento, foi necessário um processo de alinhamento dos dados. Para isso, aplicamos uma média ponderada das variáveis ambientais dentro de cada fragmento, garantindo o ajuste das similaridades internas e evitando a pseudo-replicação.

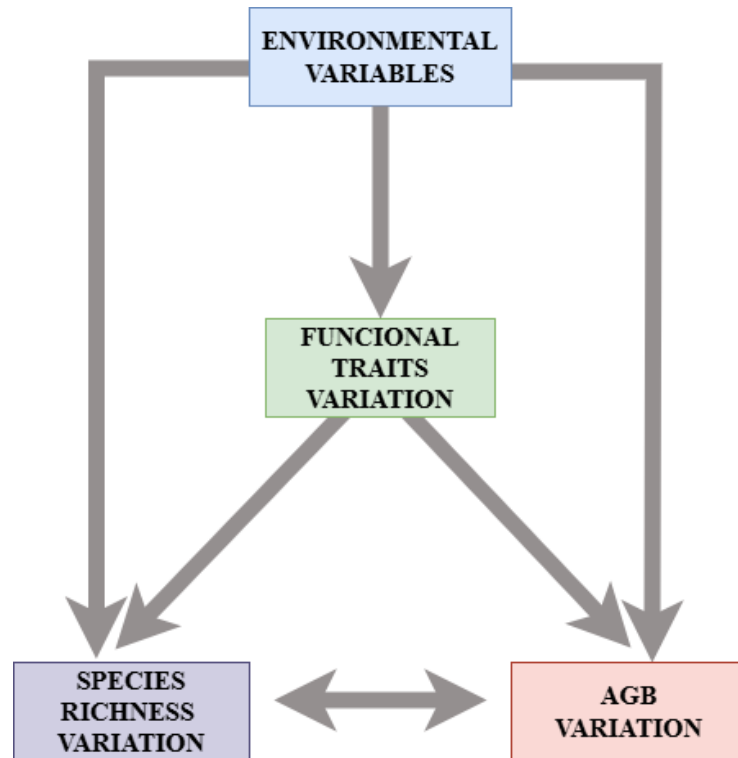


Figura 2: Modelo hipotético para prevê como as variáveis climáticas (média de temperatura anual, amplitude térmica anual, déficit hídrico) e as topográficas (elevação e declividade) influenciam na variação de traços funcionais, e como esses fatores afetam a variação de riqueza de espécies e a variação de biomassa acima do solo (AGB), ao longo da dinâmica sucessional das florestas secundárias de Mata Atlântica.

Durante a avaliação da adequabilidade do modelo, utilizamos os seguintes critérios de ajuste para validar o modelo SEM: CFI (Comparative Fit Index), que quando acima de 0,90 foi considerado indicativo de um bom ajuste do modelo, com base na comparação entre o modelo proposto e um modelo nulo; e TLI (Tucker-Lewis Index), também conhecido como índice de ajuste não normativo, com valores acima de 0,90 interpretados como ajuste adequado, especialmente útil para evitar a penalização de modelos excessivamente complexos (Bilich et al., 2006). O valor de X^2 (qui-quadrado) não foi utilizado como critério principal de ajuste, pois é conhecido por ser excessivamente sensível em grandes conjuntos de dados como o nosso, inflando a significância de pequenos desvios no modelo (Barrett, 2007).

Os modelos de equação estrutural foram realizados utilizando os pacotes “*lavaan*” no programa R (Core Team, 2022), (R Core Team, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria).

3. RESULTADOS

Todos os 65 modelos de equações estruturais avaliados apresentaram fit adequado: TLI > 1.00 (critério ≥ 0.95) e CFI > 1.00 (critério ≥ 0.95) (Anexo 1-6 de material suplementar). Dentre esses, selecionamos 27 modelos por apresentarem a maior quantidade de relações significativas entre as variáveis, melhor representando as influências diretas e indiretas na variação de riqueza e nos valores médios ponderados (CWMs) dos traços funcionais avaliados. Os resultados evidenciaram influências diretas das variáveis ambientais na variação de riqueza, entre as variáveis ambientais e a variação de CWMs, entre variações de CWMs e de riqueza, bem como influências indiretas das variáveis ambientais na variação de riqueza por meio do aumento ou redução de CWMs dos traços funcionais avaliados. É importante destacar que os modelos relacionados à densidade da madeira (WD) não apresentaram relações significativas e não foram incluídos no estudo.

3.1 Padrões funcionais e adaptações às condições ambientais

Entre as relações diretas, o déficit hídrico (CWD) (Figura 3- A-H) e a temperatura média anual (MAT) (Figura 3- J-O) e a declividade (Slope) (Figura 3- Y) influenciaram positivamente a variação de riqueza de espécies, enquanto a amplitude da térmica anual (Amplitude) influenciou negativamente a variação de riqueza (Figura 3- Q, R, S) (Anexo 1-6 de material suplementar).

Nas relações diretas entre as variáveis ambientais e as variações dos traços funcionais (CWMs), o CWD influenciou positivamente na variação do comprimento e largura do pecíolo (PL e PW) (Figura 3- A, B), largura da folha (LW) (Figura 3- C) e de zoocoria (ZS) (Figura 3- H), enquanto influencia negativamente a variação de altura média (Hmean) (Figura 3- G). A temperatura média anual, por sua vez, influenciou positivamente Hmean (Figura 3- O) e negativamente a altura máxima (Hmax) (Figura 3- N), comprimento da semente (SL), (Figura 3- J) e comprimento e largura do fruto (FL e FW) (Figura 3- L, M). A amplitude influenciou negativamente em ZS (Figura 3- T) (Anexo 1-6 de material suplementar).

Já considerando a influência direta das variações de CWM na variação de riqueza encontramos que a variação de espécies secundárias (SS) (Figura 3- I), de altura máxima (Figura 3- N) e espécies zoocóricas (Figura 3- H, P, T, Z) influenciam positivamente e que o comprimento da semente (Figura 3- J, O), largura da semente (Figura 3- E, K e R), largura do fruto (Figura 3- F, M, S) e altura média (Figura 3- G, O, W, Y) influenciam negativamente. Finalmente, a elevação influenciou positivamente a variação de altura máxima (Figura 3- V), porém negativamente a variação de altura média (Figura 3- W) e comprimento da folha (LL)

(Figura 3- U) e a declividade influenciou positivamente a altura máxima, altura média e espécies zoocóricas (Figura 3- X, Y, Z) (Anexo 1-6 de material suplementar).

3.2 Influência das variáveis ambientais na sucessão florestal

O efeito indireto das variáveis ambientais na variação de riqueza via mudança de composição funcional (CWM) foi evidenciado em 11 modelos. O déficit hídrico (CWD) influenciou negativamente a altura média (Hmean) que influenciou negativamente a variação na riqueza de espécies (Figura 3- G). Entretanto CWD influenciou positivamente a variação de espécies zoocóricas (ZS) que influenciou positivamente a variação na riqueza (Figura 3- H). A temperatura média anual (MAT) influenciou negativamente a variação do comprimento da semente e largura do fruto que influenciam negativamente a variação na riqueza de espécies (Figura 3- J, M). Entretanto, MAT influenciou positivamente a variação de espécies zoocóricas que influenciou positivamente na variação de riqueza (Figura 3- P). Além disso, MAT influenciou de diferentes formas os CWMs de altura: influenciou negativamente a altura máxima (Hmax) que influenciou positivamente a variação de riqueza (Figura 3- N), porém, influenciou positivamente Hmean que influenciou negativamente a riqueza (Figura 3- O). Amplitude influenciou negativamente ZS que influenciou positivamente a variação de riqueza (Figura 3- T), enquanto Slope influenciou positivamente ZS que influenciou positivamente a variação na riqueza (Figura 3- Z) (Anexo 1-6 de material suplementar).

Adicionalmente, a declividade (Slope) influenciou positivamente a altura média que influenciou negativamente a variação de riqueza (Figura 3- Y). Por fim, elevação influenciou negativamente Hmean que influenciou negativamente a riqueza de espécies (Figura 3- W) (Anexo 1-6 de material suplementar).

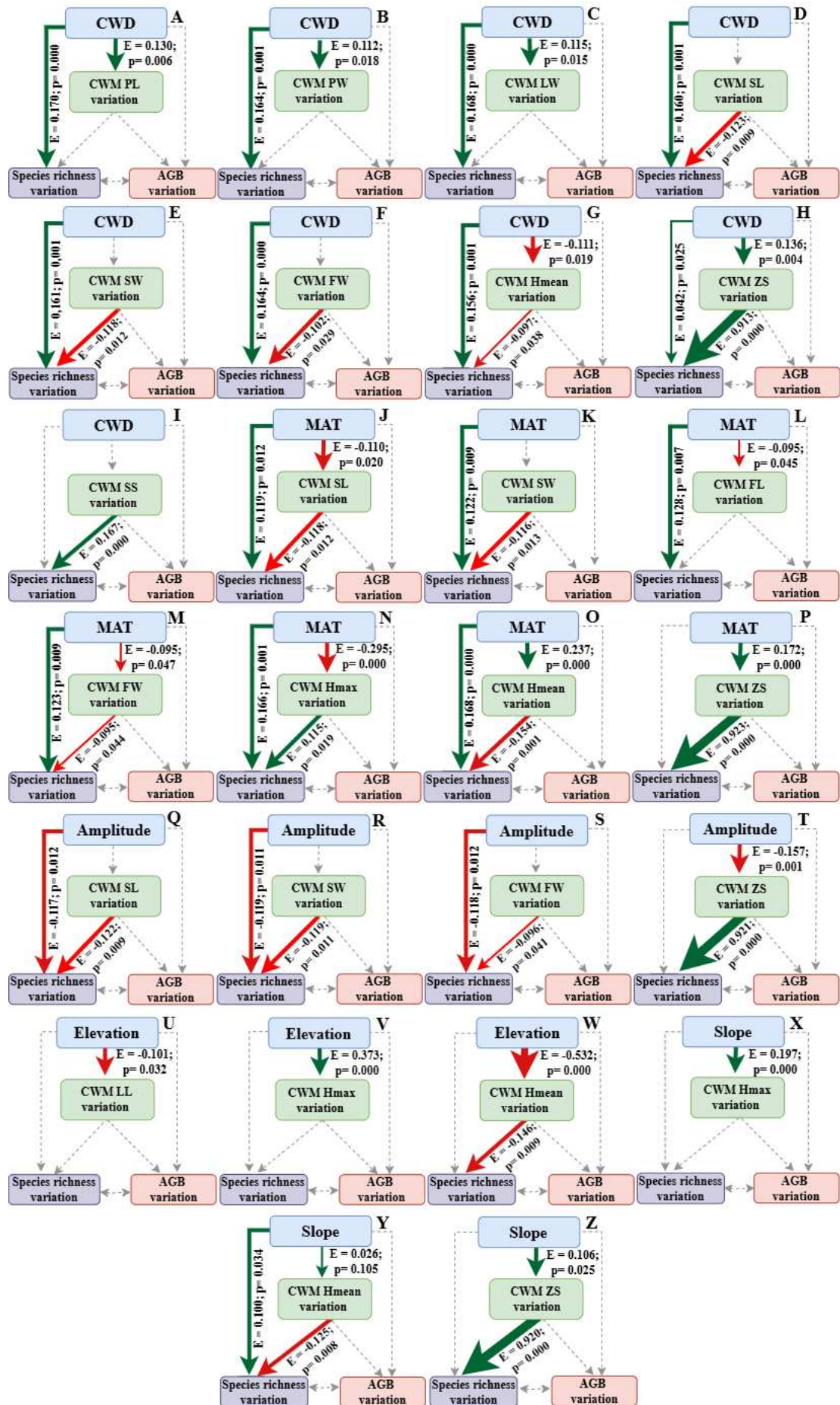


Figura 3: Modelo de equação estrutural para vincular fatores climáticos (déficit hídrico – CWD, temperatura média anual – MAT e amplitude térmica anual), topográficos (elevação e declividade) e bióticos (variação do CWM de traços funcionais) entre si e com a variação de riqueza de espécies e de biomassa acima do solo (AGB) em florestas secundárias tropicais ao longo da dinâmica sucessional de quatro anos. **Variation CWM LL:** Variação do CWM de comprimento da folha (U); **Variation CWM LW:** Variação do CWM de largura da folha (C); **Variation CWM PL:** Variação do CWM de comprimento do pecíolo (A); **Variation CWM PW:** Variação do CWM de largura do pecíolo (B). **Variation CWM FL:** Variação do CWM de comprimento do fruto (L); **Variation CWM FW:** Variação do CWM de largura do fruto (F, M, S). **Variation CWM SL:** Variação do CWM de comprimento da semente (D, J, Q); **Variation CWM SW:** Variação do CWM de largura da semente (E, K, R). **Variation CWM Hmax:** Variação do CWM de altura máxima (N, V, X). **Variation CWM Hmean:** Variação do CWM de altura média (G, O, W, Y). **Variation CWM SS:** Variação do CWM de espécies secundárias (I); **Variation CWM ZS:** Variação do CWM de espécies zoocóricas (H, P, T, Z). Para cada caminho significativo é mostrado o p valor e as relações estão indicadas com setas verdes (relação positiva) e setas vermelhas (relação negativa). Setas tracejadas indicam resultados não significativos.

4. DISCUSSÃO

Este estudo demonstrou que variáveis ambientais desempenham um papel crucial na sucessão florestal ao influenciar tanto diretamente quanto indiretamente a variação de riqueza e biomassa por meio da composição funcional das comunidades. Os modelos de equações estruturais confirmaram que o déficit hídrico (CWD), a temperatura média anual (MAT) e a declividade (Slope) são determinantes da variação de riqueza de espécies, enquanto a amplitude térmica (Amplitude) atua de forma negativa nesse processo. Além disso, nossos resultados indicam que mudanças nos valores médios ponderados da comunidade (CWMs) de diferentes traços funcionais mediam a relação entre variáveis ambientais e o crescimento da biodiversidade e da biomassa ao longo da sucessão. Alguns resultados diferem dos resultados comumente encontrados para sucessão em florestas o que fortalece a tese de que a sucessão pode tomar diferentes rumos a depender de diferentes variáveis ambientais como disponibilidade de propágulos, fragmentação, histórico de uso, e neste caso, do clima regional. Nossos achados reforçam a importância de considerar fatores ambientais na formulação de estratégias de restauração florestal, permitindo a previsão de trajetórias ecológicas e o ajuste de intervenções para acelerar a recuperação da vegetação em diferentes condições ambientais.

4.1 Padrões funcionais e adaptações às condições ambientais

O déficit hídrico (CWD) apresentou relações significativas com a variação de riqueza e variação de traços funcionais. Embora, em geral, aumentos no déficit hídrico sejam associados a restrições ao crescimento vegetal, principalmente devido à limitação da disponibilidade de água para processos fisiológicos essenciais (Choat et al., 2012), em alguns contextos ecológicos, pode favorecer espécies com adaptações morfofisiológicas a ambientes mais secos (Michaletz et al., 2018; Poorter et al., 2018). De forma não esperada, o CWD influenciou positivamente o tamanho da folha e do pecíolo. Em ambientes mais secos, espera-se folhas menores para reduzir a perda de água por transpiração. Essa resposta pode estar relacionada à presença de espécies com folhas compostas grandes (Poorter and Markesteijn, 2008), porém com menor área foliar específica, característica que também contribui para a economia de água (Yang et al., 2019). De modo geral, espécies com traços funcionais como maior densidade da madeira (Markesteijn et al., 2011), folhas espessas (Poorter et al., 2010) e baixa área foliar específica (Campelo et al., 2018) tendem a apresentar vantagem competitiva sob condições de maior estresse hídrico.

Da mesma forma, o efeito positivo do déficit hídrico na proporção de espécies com dispersão zoocórica foi inesperado, uma vez que ambientes mais úmidos tendem a sustentar maior biomassa vegetal, produção de frutos e diversidade estrutural, favorecendo a presença de dispersores animais e, conseqüentemente, a predominância de estratégias de dispersão biótica (Howe and Smallwood, 1982; Paise and Vieira, 2005; Silva and Rodal, 2009; Silva et al., 2023). No entanto, é possível que determinadas espécies zoocóricas adaptadas a condições de estresse hídrico estejam sendo favorecidas, como aquelas com frutos carnosos, que contêm grandes quantidades de água, um recurso que deve ser conservado em ambientes secos, funcionando também como atrativo para dispersores (Beck and Vander Wall, 2010). Por fim, o efeito negativo do CWD na variação de riqueza, mediado pela variação da altura média, reforça o papel das variáveis ambientais como filtros ambientais na sucessão. A menor altura média observada pode refletir a seleção de espécies de menor porte, frequentemente associadas a estratégias conservativas de uso da água, como taxas de crescimento mais lentas e maior densidade da madeira (Markesteijn et al., 2011; Poorter et al., 2010). Essas características conferem maior resistência à seca (Poorter and Markesteijn, 2008) e à limitação de luz, favorecendo a sobrevivência em ambientes sombreados (Alvarez-Clare and Kitajima, 2007). Esses resultados reforçam que, sob condições de déficit hídrico, há uma filtragem funcional que favorece espécies adaptadas a condições mais secas, cujas adaptações bióticas influenciam indiretamente o funcionamento do ecossistema (Michaletz et al., 2018; Poorter et al., 2018).

4.2 Influência das variáveis ambientais na sucessão florestal

O efeito positivo da média de temperatura anual (MAT) na variação de riqueza fortaleceu a hipótese de que as variáveis ambientais moldam a composição de espécies ao longo da sucessão e assim a variação de riqueza. Essa influência pode ser explicada, em parte, pelo impacto de MAT nos CWMs de altura e dispersão de sementes e frutos. Temperaturas mais altas favoreceram espécies de crescimento rápido e porte médio, refletido no aumento da altura média (Hmean) e na redução da altura máxima (Hmax) (Ali et al., 2019), do comprimento da semente (SL) e do tamanho dos frutos (FL e FW) (Letcher et al., 2015). O efeito negativo do MAT sobre SL e FW, que influenciaram negativamente a riqueza, sugere que temperaturas mais elevadas favorecem espécies com sementes e frutos menores, características comuns em espécies pioneiras de crescimento rápido (Meira-Neto et al., 2019), facilitando a regeneração e a diversidade inicial. No entanto, o efeito positivo do MAT na altura média (Hmean) pode indicar que temperaturas elevadas favorecem comunidades dominadas por espécies de porte médio, reduzindo a diversidade a longo prazo devido à competição no sub-bosque (Fortier et al., 2024; Poorter et al., 2006). Esses resultados são coerentes com a literatura, que indica que florestas tropicais em climas mais quentes apresentam sucessão mais rápida e uma maior diversidade temporária nos estágios iniciais antes da estabilização sucessional (Rüger et al., 2023; Schorn et al., 2024).

Variações bruscas de temperatura (amplitude térmica) podem impor estresses fisiológicos às plantas, dificultando o recrutamento de espécies sensíveis e favorecendo um conjunto funcional mais restrito e tolerante a essas oscilações. Essa limitação pode afetar especialmente espécies com sementes grandes, cuja dispersão depende de animais de maior porte, os quais são menos comuns em florestas sucessionais iniciais ou ambientes com estresse térmico acentuado (Chazdon et al., 2003; Dalling et al., 2002). Além disso, a germinação de sementes menores tende a ser favorecida sob essas condições devido à sua maior sensibilidade a variações diárias de luz e temperatura (Letcher et al., 2015; Pearson et al., 2002). Esse contexto ajuda a explicar o efeito negativo da amplitude térmica na proporção de espécies com dispersão zoocórica (ZS), e, como ZS influenciou positivamente a variação de riqueza, sugere-se que oscilações térmicas mais intensas podem estar limitando a chegada e o estabelecimento de novas espécies, resultando em menor diversidade ao longo da sucessão (Coelho et al., 2022).

A topografia exerce forte influência na estrutura e composição das comunidades vegetais ao criar microhabitats com distintas condições edáficas, luminosas e hídricas,

favorecendo a coexistência de espécies com diferentes estratégias ecológicas e funcionais (Chadwick and Asner, 2016; Jucker et al., 2018; Werner and Homeier, 2015). Nossos resultados indicaram efeitos positivos da inclinação (Slope) tanto na proporção de espécies com dispersão zoocórica (ZS) quanto na altura máxima das espécies (Hmax). Como ZS apresentou efeito positivo sobre a variação de riqueza, esses achados sugerem que áreas com maior inclinação funcionam como facilitadoras da diversidade florística, promovendo o recrutamento de espécies dispersas por animais e aumentando a heterogeneidade estrutural (Fortunel et al., 2018; Muscarella et al., 2020). O aumento de Hmax também pode refletir a presença de espécies mais altas que se beneficiam da variação microambiental associada à topografia. Esses padrões estão em consonância com estudos prévios, que destacam a topografia como um impulsionador fundamental da diversidade funcional, estrutural e florística em florestas tropicais (Moeslund et al., 2013; O'Brien and Escudero, 2022; Rodrigues et al., 2019).

O efeito positivo da elevação na variação da altura máxima (Hmax) sugere que, mesmo em altitudes mais elevadas, espécies de maior porte conseguem se estabelecer e dominar a estrutura do dossel (Hemp et al., 2017). Em contraste, a elevação mostrou-se negativamente correlacionada com a altura média (Hmean) e com o comprimento foliar (LL). Gradientes altitudinais revelam redução significativa do comprimento e largura foliar com o aumento da altitude (Liu et al., 2020), caracterizando estratégias conservativas de uso de recursos (Homeier et al., 2021). Além disso, estudos de folhas de herbáceas registram queda na área foliar média em altitudes elevadas (Ke et al., 2022), confirmando esse padrão global. Nesse sentido, em altitudes mais elevadas observamos uma comunidade estruturada por poucas espécies altas e robustas, enquanto a maioria das espécies possui porte reduzido e características funcionais associadas à economia de recursos. Esses resultados, em conjunto, apontam que a elevação não apenas molda a composição funcional da floresta, mas também influencia indiretamente a riqueza de espécies ao modificar a estrutura da comunidade, reforçando a importância de considerar fatores altitudinais na sucessão e restauração florestal.

4.3 Implicações ecológicas, limitações e perspectivas futuras

Os efeitos das variáveis ambientais na sucessão florestal evidenciam a importância da heterogeneidade ambiental para a manutenção da diversidade funcional e estrutural das comunidades vegetais (Jucker et al., 2018). A capacidade das espécies de ajustarem seus traços funcionais a condições locais como temperatura, disponibilidade hídrica e topografia sugere múltiplas trajetórias sucessionais, que influenciam processos ecológicos chave, tais como

ciclagem de nutrientes, produtividade primária e interações bióticas (Markesteijn et al., 2011; Poorter et al., 2010). Esse mosaico funcional é fundamental para a resiliência dos ecossistemas frente a perturbações e às mudanças climáticas (Michaletz et al., 2018; Rüger et al., 2023). Além disso, a modulação da dispersão zoocórica pelas variáveis ambientais destaca a importância da conectividade e da presença de dispersores na regeneração florestal (Howe and Smallwood, 1982).

Apesar dos resultados consistentes, algumas limitações devem ser reconhecidas. A amostragem restrita em espaço e tempo pode não refletir a variabilidade completa dos fatores ambientais e das comunidades, especialmente diante de eventos extremos não capturados (Fortier et al., 2024). A seleção dos traços funcionais focou em características acima do solo, sem incluir aspectos como respostas fenológicas detalhadas que são também fundamentais para a sucessão (Homeier et al., 2021; Pearson et al., 2002). Além disso, fatores históricos, como uso anterior do solo e disponibilidade de propágulos, foram considerados de forma indireta, o que pode influenciar a interpretação dos resultados (Chazdon et al., 2003).

4.4 Implicações para a restauração florestal

Nossos resultados destacam a importância de considerar as variáveis ambientais no planejamento da restauração florestal, pois seu efeito na sucessão pode variar conforme o contexto ecológico. O CWD sugere que, em áreas secas, a seleção de espécies deve priorizar aquelas com maior tolerância ao estresse hídrico. O MAT, por sua vez, indica que em climas mais quentes, espécies pioneiras com sementes e frutos menores podem acelerar a sucessão. A amplitude térmica, ao restringir a dispersão zoocórica, reforça a necessidade de restaurar a conectividade para facilitar a chegada de novas espécies dispersas por grandes dispersores. Já a topografia (Slope e Elevation) influencia a estrutura da comunidade, sugerindo que áreas inclinadas e elevadas devem ser manejadas com espécies de grande porte para aumentar a complexidade estrutural. Além disso, estudos prévios sobre a sucessão na região onde a restauração será aplicada aumentam a assertividade das metodologias adotadas, permitindo selecionar estratégias mais adequadas às condições locais. Esses achados mostram que a sucessão florestal pode seguir trajetórias distintas conforme o ambiente, reforçando a necessidade de abordagens adaptativas na restauração.

5. CONCLUSÃO

As variáveis ambientais exercem influência significativa na trajetória sucessional e na composição funcional das florestas secundárias estudadas. Observamos que o déficit hídrico (CWD) favorece espécies com estratégias conservativas, enquanto a temperatura média anual (MAT) está associada a espécies pioneiras com sementes e frutos menores. Além disso, a amplitude térmica limita a dispersão zoocórica, e a topografia (inclinação e elevação) influencia a estrutura da comunidade, indicando que espécies de grande porte podem ser plantadas em áreas inclinadas e elevadas.

Esses achados corroboram a hipótese de que as variáveis ambientais modulam os valores médios ponderados (CWMs) dos traços funcionais ao longo da sucessão, promovendo diferentes trajetórias ecológicas conforme as condições locais. Portanto, é fundamental considerar esses fatores no planejamento de ações de restauração florestal, adotando abordagens adaptativas que levem em conta a heterogeneidade ambiental para promover a diversidade funcional e estrutural das comunidades restauradas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ali, A., Lin, S.-L., He, J.-K., Kong, F.-M., Yu, J.-H., Jiang, H.-S., 2019. Elucidating space, climate, edaphic, and biodiversity effects on aboveground biomass in tropical forests. *Land Degradation & Development* 30, 918–927. <https://doi.org/10.1002/ldr.3278>
- Ali, A., Yan, E.-R., Chang, S.X., Cheng, J.-Y., Liu, X.-Y., 2017. Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests. *Science of The Total Environment* 574, 654–662. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.022>
- Alvarez-Claire, S., Kitajima, K., 2007. Physical defence traits enhance seedling survival of neotropical tree species. *Functional Ecology* 21, 1044–1054. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01320.x>
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P.L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R.L., Meave, J.A., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research: Multiple successional pathways. *Biol Rev* 92, 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Barrett, P., 2007. Structural equation modelling: Adjudging model fit. *Personality and Individual Differences, Special issue on Structural Equation Modeling* 42, 815–824. <https://doi.org/10.1016/j.paid.2006.09.018>
- Beck, M.J., Vander Wall, S.B., 2010. Seed dispersal by scatter-hoarding rodents in arid environments. *Journal of Ecology* 98, 1300–1309. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01716.x>
- BFG, 2018. Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia* 69, 1513–1527. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869402>
- Bilich, F., Silva, R.D., Ramos, P., 2006. Análise de flexibilidade em economia da informação: modelagem de equações estruturais. *JISTEM J.Inf.Syst. Technol. Manag.* 3, 93–122. <https://doi.org/10.4301/S1807-17752006000200002>
- Bouchard, E., Searle, E.B., Drapeau, P., Liang, J., Gamarra, J.G.P., Abegg, M., Alberti, G., Zambrano, A.A., Alvarez-Davila, E., Alves, L.F., Avitabile, V., Aymard, G., Bastin, J.-F., Birnbaum, P., Bongers, F., Bouriaud, O., Brancalion, P., Broadbent, E., Bussotti, F., Gatti, R.C., Češljár, G., Chisholm, C., Cienciala, E., Clark, C.J., Corral-Rivas, J.J., Crowther, T.W., Dayanandan, S., Decuyper, M., de Gasper, A.L., de-Miguel, S., Derroire, G., DeVries, B., Djordjević, I., Van Do, T., Dolezal, J., Fayle, T.M., Fridman, J., Frizzera, L., Gianelle, D., Hemp, A., Hérault, B., Herold, M., Imai, N., Jagodziński, A.M., Jaroszewicz, B., Jucker, T., Kepfer-Rojas, S., Keppel, G., Khan, M.L., Kim, H.S., Korjus, H., Kraxner, F., Laarmann, D., Lewis, S., Lu, H., Maitner, B.S., Marcon, E., Marshall, A.R., Mukul, S.A., Nabuurs, G.-J., Nava-Miranda, M.G., Parfenova, E.I., Park, M., Peri, P.L., Pfautsch, S., Phillips, O.L., Piedade, M.T.F., Piotta, D., Poulsen, J.R., Poulsen, A.D., Pretzsch, H., Reich, P.B., Rodeghiero, M., Rolim, S., Rovero, F., Saikia, P., Salas-Eljatib, C., Schall, P., Schepaschenko, D., Schöngart, J., Šebeň, V., Sist, P., Slik, F., Souza, A.F., Stereńczak, K., Svoboda, M., Tchebakova, N.M., ter Steege, H., Tikhonova, E.V., Usoltsev, V.A., Valladares, F., Viana, H., Vibrans, A.C., Wang, H.-F., Westerlund, B., Wiser, S.K., Wittmann, F., Wortel, V., Zawila-Niedzwiecki, T., Zhou, M., Zhu, Z.-X., Zo-Bi, I.C., Paquette, A., 2024. Global patterns and environmental drivers of forest functional composition. *Global Ecology and Biogeography* 33, 303–324. <https://doi.org/10.1111/geb.13790>
- Campelo, D. de H., Lacerda, C.F. de, Sousa, J.A. de, Bezerra, A.M.E., Araújo, J.D.M., Neves, A.L.R., Sousa, C.H.C., 2018. Características morfofisiológicas foliares e estado

- nutricional de seis espécies lenhosas em função da disponibilidade de água no solo. *Ciência Florestal* 28, 924–936. <https://doi.org/10.5902/1980509832581>
- Chadwick, K.D., Asner, G.P., 2016. Tropical soil nutrient distributions determined by biotic and hillslope processes. *Biogeochemistry* 127, 273–289. <https://doi.org/10.1007/s10533-015-0179-z>
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M.A., Chambers, J.Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., Yamakura, T., 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145, 87–99. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A.E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12, 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chazdon, R.L., Careaga, S., Webb, C., Vargas, O., 2003. Community and Phylogenetic Structure of Reproductive Traits of Woody Species in Wet Tropical Forests. *Ecological Monographs* 73, 331–348. <https://doi.org/10.1890/02-4037>
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Feild, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J., Zanne, A.E., 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491, 752–755. <https://doi.org/10.1038/nature11688>
- Clements, F.E. (Frederic E., 1916. *Plant succession; an analysis of the development of vegetation*. Washington, Carnegie Institution of Washington.
- Connell, J.H., Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist* 111, 1119–1144.
- Coelho, A.J.P., Villa, P.M., Matos, F.A.R., Heringer, G., Bueno, M.L., de Paula Almado, R., Meira-Neto, J.A.A., 2022. Atlantic Forest recovery after long-term eucalyptus plantations: The role of zoochoric and shade-tolerant tree species on carbon stock. *Forest Ecology and Management* 503, 119789. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119789>
- Core Team. (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022. URL <https://www.R-project.org/>
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H. ter, Morgan, H.D., Heijden, M.G.A. van der, Pausas, J.G., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Dalling, J.W., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J., Hubbell, S.P., 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species.
- Derroire, G., Powers, J.S., Hulshof, C.M., Cárdenas Varela, L.E., Healey, J.R., 2018. Contrasting patterns of leaf trait variation among and within species during tropical dry forest succession in Costa Rica. *Sci Rep* 8, 285. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18525-1>
- Diniz, É.S., Gastauer, M., Thiele, J., Meira-Neto, J.A.A., 2021. Phylogenetic dynamics of Tropical Atlantic Forests. *Evol Ecol* 35, 65–81. <https://doi.org/10.1007/s10682-020-10094-6>
- Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37, 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

- Fortier, R.P., Kullberg, A.T., Soria Ahuanari, R.D., Coombs, L., Ruza, A., Feeley, K.J., 2024. Hotter Temperatures Reduce the Diversity and Alter the Composition of Woody Plants in an Amazonian Forest. *Global Change Biology* 30, e17555. <https://doi.org/10.1111/gcb.17555>
- Fortunel, C., Lasky, J.R., Uriarte, M., Valencia, R., Wright, S.J., Garwood, N.C., Kraft, N.J.B., 2018. Topography and neighborhood crowding can interact to shape species growth and distribution in a diverse Amazonian forest. *Ecology* 99, 2272–2283. <https://doi.org/10.1002/ecy.2441>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.-P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Hemp, A., Zimmermann, R., Remmele, S., Pommer, U., Berauer, B., Hemp, C., Fischer, M., 2017. Africa's highest mountain harbours Africa's tallest trees. *Biodivers Conserv* 26, 103–113. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1226-3>
- Homeier, J., Seeler, T., Pierick, K., Leuschner, C., 2021. Leaf trait variation in species-rich tropical Andean forests. *Sci Rep* 11, 9993. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89190-8>
- Howe, H.F., Smallwood, J., 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 13, 201–228. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>
- IBGE (Ed.), 2012. Manual técnico da vegetação brasileira, 2ª edição revista e ampliada. ed, Manuais técnicos em geociências. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE, Rio de Janeiro.
- Joly, C.A., Metzger, J.P., Tabarelli, M., 2014. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist* 204, 459–473. <https://doi.org/10.1111/nph.12989>
- Jucker, T., Bongalov, B., Burslem, D.F.R.P., Nilus, R., Dalponte, M., Lewis, S.L., Phillips, O.L., Qie, L., Coomes, D.A., 2018. Topography shapes the structure, composition and function of tropical forest landscapes. *Ecology Letters* 21, 989–1000. <https://doi.org/10.1111/ele.12964>
- Ke, X., Kang, H., Tang, Y., 2022. Reduction in leaf size at higher altitudes across 39 broad-leaved herbaceous species on the northeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Plant Ecology* 15, 1227–1240. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtac051>
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quéfier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2007. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Funct Ecology* 0, 071124124908001-???. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Letcher, S.G., Lasky, J.R., Chazdon, R.L., Norden, N., Wright, S.J., Meave, J.A., Pérez-García, E.A., Muñoz, R., Romero-Pérez, E., Andrade, A., Andrade, J.L., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T.V., Bhaskar, R., Bongers, F., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., César, R.G., Clark, D.A., Clark, D.B., Craven, D., DeFrancesco, A., Dupuy, J.M., Finegan, B., González-Jiménez, E., Hall, J.S., Harms, K.E., Hernández-Stefanoni, J.L., Hietz, P., Kennard, D., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Lebrija-Trejos, E.E., Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., Massoca, P.E.S., Mesquita, R.C.G., Mora, F., Muscarella, R., Paz, H., Pineda-García, F., Powers, J.S., Quesada-Monge, R., Rodrigues, R.R., Sandor, M.E., Sanaphre-Villanueva, L., Schüller, E., Swenson, N.G., Tauro, A., Uriarte, M., van Breugel, M., Vargas-Ramírez, O., Viani, R.A.G., Wendt, A.L., Williamson, G.B., 2015. Environmental gradients and the evolution of

- successional habitat specialization: a test case with 14 Neotropical forest sites. *Journal of Ecology* 103, 1276–1290. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12435>
- Liu, W., Zheng, L., Qi, D., 2020. Variation in leaf traits at different altitudes reflects the adaptive strategy of plants to environmental changes. *Ecol Evol* 10, 8166–8175. <https://doi.org/10.1002/ece3.6519>
- Louault, F., Pillar, V.D., Aufrère, J., Garnier, E., Soussana, J. -F., 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16, 151–160. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02350.x>
- Lorenzi, H. (1992) *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*, v. 1. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, SP.
- Lorenzi, H. (1998) *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*, v. 2. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, SP.
- Lorenzi, H. (2011) *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*, v. 3. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, SP.
- Markesteyn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L., Bongers, F., 2011. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment* 34, 137–148. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02231.x>
- Matos, F.A.R., Magnago, L.F.S., Aquila Chan Miranda, C., de Menezes, L.F.T., Gastauer, M., Safar, N.V.H., Schaefer, C.E.G.R., da Silva, M.P., Simonelli, M., Edwards, F.A., Martins, S.V., Meira-Neto, J.A.A., Edwards, D.P., 2020. Secondary forest fragments offer important carbon and biodiversity cobenefits. *Global Change Biology* 26, 509–522. <https://doi.org/10.1111/gcb.14824>
- Meira-Neto, J.A.A., Nunes Cândido, H.M., Miazaki, Â., Pontara, V., Bueno, M.L., Solar, R., Gastauer, M., 2019. Drivers of the growth–survival trade-off in a tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 30, 1184–1194. <https://doi.org/10.1111/jvs.12810>
- Michaletz, S.T., Kerkhoff, A.J., Enquist, B.J., 2018. Drivers of terrestrial plant production across broad geographical gradients. *Global Ecology and Biogeography* 27, 166–174. <https://doi.org/10.1111/geb.12685>
- Moeslund, J.E., Arge, L., Bøcher, P.K., Dalgaard, T., Svenning, J.-C., 2013. Topography as a driver of local terrestrial vascular plant diversity patterns. *Nordic Journal of Botany* 31, 129–144. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00082.x>
- Muscarella, R., Kolyaie, S., Morton, D.C., Zimmerman, J.K., Uriarte, M., 2020. Effects of topography on tropical forest structure depend on climate context. *Journal of Ecology* 108, 145–159. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13261>
- O’Brien, M.J., Escudero, A., 2022. Topography in tropical forests enhances growth and survival differences within and among species via water availability and biotic interactions. *Functional Ecology* 36, 686–698. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13977>
- Paise, G., Vieira, E.M., 2005. Produção de frutos e distribuição espacial de angiospermas com frutos zoocóricos em uma Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev. bras. Bot.* 28, 615–625. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042005000300017>
- Pearson, T.R.H., Burslem, D.F.R.P., Mullins, C.E., Dalling, J.W., 2002. Germination Ecology of Neotropical Pioneers: Interacting Effects of Environmental Conditions and Seed Size. *Ecology* 83, 2798–2807. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2798:GEONPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2798:GEONPI]2.0.CO;2)
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., de Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César,

- R.G., Hall, J.S., Hernandez-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., de Oliveira, A.A., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Toledo, M., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Rozendaal, D.M.A., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530, 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Poorter, L., Bongers, L., Bongers, F., 2006. Architecture of 54 Moist-Forest Tree Species: Traits, Trade-Offs, and Functional Groups. *Ecology* 87, 1289–1301. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1289:AOMTST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1289:AOMTST]2.0.CO;2)
- Poorter, L., Markesteijn, L., 2008. Seedling Traits Determine Drought Tolerance of Tropical Tree Species. *Biotropica* 40, 321–331. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00380.x>
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.-C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z., Sass-Klaassen, U., 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. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>
- Poorter, L., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Almeida, de J.S., Álvarez, F.S., Andrade, J.L., Arreola Villa, L.F., Becknell, J.M., Bhaskar, R., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., César, R.G., Chave, J., Chazdon, R.L., Dalla Colletta, G., Craven, D., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Díaz García, E., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito Santo, M.M., Fernandes, G.W., Finegan, B., Granda Moser, V., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Kennard, D., Lebrija-Trejos, E., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Lopez, O.R., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Mora, F., de Souza Moreno, V., Müller, S.C., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Oliveira, R.S., Paz, H., Sanchez-Azofeifa, A., Sanaphre-Villanueva, L., Toledo, M., Uriarte, M., Utrera, L.P., Van Breugel, M., Van der Sande, M.T., Veloso, M.D.M., Wright, S.J., Zanini, K.J., Zimmerman, J.K., Westoby, M., 2021. Functional recovery of secondary tropical forests. *Proc Natl Acad Sci U S A* 118, e2003405118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2003405118>
- Poorter, L., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., de Almeida-Cortez, J.S., Almeyda Zambrano, A.M., Álvarez, F.S., Andrade, J.L., Villa, L.F.A., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T.V., Bhaskar, R., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., César, R.G., Chave, J., Chazdon, R.L., Colletta, G.D., Craven, D., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., García, E.D., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito Santo, M.M., Fandiño, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Lebrija-Trejos, E., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Lopez, O.R., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Martins, S.V., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., de Souza Moreno, V., Müller, S.C., Muñoz, R., Muscarella, R., de Oliveira Neto, S.N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Paz, H., Peña-Claros, M., Piotto, D., Ruíz, J., Sanaphre-Villanueva, L., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., Utrera, L.P., van Breugel, M., van der Sande, M.T., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vieira, I.C.G., Villa, P.M., Williamson, G.B., Wright, S.J., Zanini, K.J., Zimmerman, J.K., Westoby, M., 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but

- converge over time. *Nat Ecol Evol* 3, 928–934. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6>
- Poorter, L., van der Sande, M.T., Arets, E.J.M.M., Ascarrunz, N., Enquist, B., Finegan, B., Carlos Licona, J., Martínez-Ramos, M., Mazzei, L., Meave, J.A., Muñoz, R., Nytch, C.J., de Oliveira, A.A., Perez-García, E.A., Prado-Junior, J., Rodríguez-Velazques, J., Roberto Ruschel, A., Salgado-Negret, B., Schiavini, I., Swenson, N.G., Tenorio, E.A., Thompson, J., Toledo, M., Uriarte, M., van der Hout, P., Zimmerman, J.K., Peña-Claros, M., 2018. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 27, 389–390. <https://doi.org/10.1111/geb.12721>
- Rezende, V.L., Bueno, M.L., Eisenlohr, P.V., Oliveira-Filho, A.T., 2018. Patterns of tree species variation across southern South America are shaped by environmental factors and historical processes. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 34, 10–16. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.002>
- Ramos, A.M.; Santos, L.A.R.; Fortes, L.T.G. (EDS.) (2009) Normais climatológicas do Brasil: 1961-1990. Brasília: INMET, 2009.
- Rodrigues, A.C., Villa, P.M., Neri, A.V., 2019. Fine-scale topography shape richness, community composition, stem and biomass hyperdominant species in Brazilian Atlantic forest. *Ecological Indicators* 102, 208–217. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.02.033>
- Rozendaal, D.M., Bongers, F., Assessor, T.M., Alvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T.V., Brancalion, P.H., Cabral, G.A.L., Calvo-Rodriguez, S., Chave, J., César, R.G., Chazdon, R.L., Condit, R., Dallinga, J.S., de Almeida-Cortez, J.S., de Jong, B., de Oliveira, A., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Dutrieux, L.P., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., García, H., Gonzalez, N., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Hubbell, S., Jakovac, C.C., Hernández, A.J., Junqueira, A.B., Kennard, D., Larpin, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lebrija-Trejos, E., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R.C.G., Mora, F., Müller, S.C., Muñoz, R., de Oliveira Neto, S.N., Norden, N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Ortiz-Malavassi, E., Ostertag, R., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Aguilar-Cano, J., Rodriguez-Buritica, S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Romero, M.A., Ruíz, J., Sanchez-Azofeifa, A., de Almeida, A.S., Silver, W.L., Schwartz, N.B., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., de Sá Sampaio, E.V., van Breugel, M., van der Wal, H., Martins, S.V., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Villa, P., Williamson, G.B., Zanini, K.J., Zimmerman, J., Poorter, L., 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances* 5, eaau3114. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>
- Rüger, N., Schorn, M.E., Kambach, S., Chazdon, R.L., Farris, C.E., Meave, J.A., Muñoz, R., van Breugel, M., Amisshah, L., Bongers, F., Craven, D., Hérault, B., Jakovac, C.C., Norden, N., Poorter, L., van der Sande, M.T., Wirth, C., Delgado, D., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Finegan, B., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Lopez, O.R., 2023. Successional shifts in tree demographic strategies in wet and dry Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 32, 1002–1014. <https://doi.org/10.1111/geb.13669>
- Safar, N.V.H., Magnago, L.F.S., Schaefer, C.E.G.R., 2020. Resilience of lowland Atlantic forests in a highly fragmented landscape: Insights on the temporal scale of landscape restoration. *Forest Ecology and Management* 470–471, 118183. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118183>

- Santos, H.G. dos, 2013. Sistema brasileiro de classificação de solos, 3a edição revista e ampliada. ed. Embrapa, Brasília, DF.
- Schorn, M.E., Kambach, S., Chazdon, R.L., Craven, D., Farrior, C.E., Meave, J.A., Muñoz, R., van Breugel, M., Amissah, L., Bongers, F., Hérault, B., Jakovac, C.C., Norden, N., Poorter, L., van der Sande, M.T., Wirth, C., Delgado, D., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Finegan, B., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Lopez, O.R., Rüger, N., 2024. Tree demographic strategies largely overlap across succession in Neotropical wet and dry forest communities. *Ecology* 105, e4321. <https://doi.org/10.1002/ecy.4321>
- Silva, M.C.N.A. da, Rodal, M.J.N., 2009. Padrões das síndromes de dispersão de plantas em áreas com diferentes graus de pluviosidade, PE, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 23, 1040–1047. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062009000400014>
- Silva, N., Coelho, A.J.P., Meira-Neto, J.A.A., 2023. Functional traits patterns along an altitudinal gradient in a large tropical forest region. *Flora* 308, 152403. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2023.152403>
- Teixeira, H.M., Cardoso, I.M., Bianchi, F.J.J.A., da Cruz Silva, A., Jamme, D., Peña-Claros, M., 2020. Linking vegetation and soil functions during secondary forest succession in the Atlantic forest. *Forest Ecology and Management* 457, 117696. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117696>
- Vancine, M.H., Muylaert, R.L., Niebuhr, B.B., Oshima, J.E. de F., Tonetti, V., Bernardo, R., De Angelo, C., Rosa, M.R., Grohmann, C.H., Ribeiro, M.C., 2024. The Atlantic Forest of South America: Spatiotemporal dynamics of the vegetation and implications for conservation. *Biological Conservation* 291, 110499. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110499>
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R., Lima, J.C.A., 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.
- Villanova, P.H., Torres, C.M.M.E., Jacovine, L.A.G., Soares, C.P.B., Silva, L.F. da, Schettini, B.L.S., Rocha, S.J.S.S. da, 2019. Carbon stock growth in a secondary Atlantic Forest. *Rev. Árvore* 43, e430402. <https://doi.org/10.1590/1806-90882019000400002>
- Werner, F.A., Homeier, J., 2015. Is tropical montane forest heterogeneity promoted by a resource-driven feedback cycle? Evidence from nutrient relations, herbivory and litter decomposition along a topographical gradient. *Functional Ecology* 29, 430–440. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12351>
- Yang, D., Zhang, Y.-J., Song, J., Niu, C.-Y., Hao, G.-Y., 2019. Compound leaves are associated with high hydraulic conductance and photosynthetic capacity: evidence from trees in Northeast China. *Tree Physiology* 39, 729–739. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy147>

MATERIAL SUPLEMENTAR

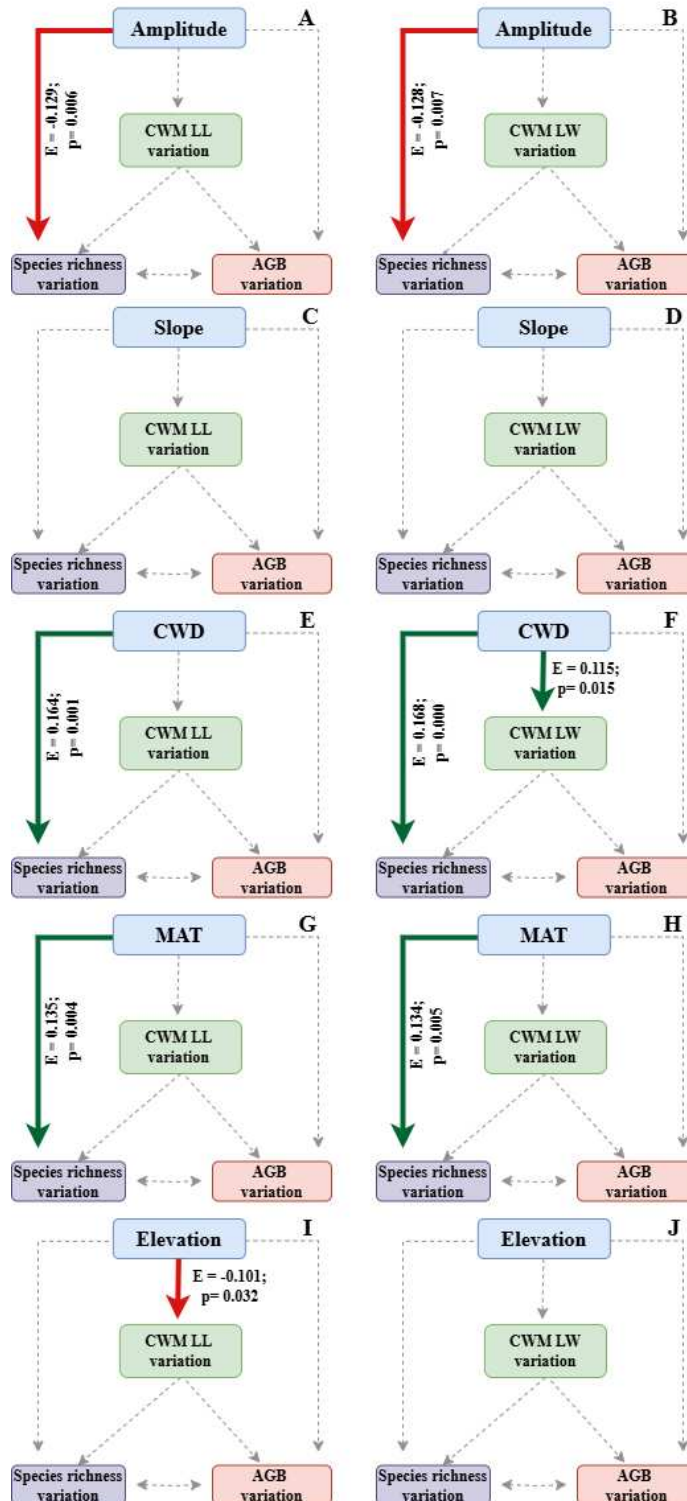


Figura S1: Modelo de equação estrutural para vincular fatores climáticos (déficit hídrico – CWD, temperatura média anual – MAT e amplitude térmica anual), topográficos (elevação e declividade) e bióticos (Variação do CWM de traços funcionais) entre si e com a variação de riqueza de espécies e de biomassa acima do solo (AGB) em florestas secundárias tropicais ao longo da dinâmica sucessional de quatro anos. **Variation CWM LL:** Variação do CWM de comprimento da folha (A, C, E, G, I); **Variation CWM LW:** Variação do CWM de largura da folha (B, D, F, H, J). Para cada caminho significativo é mostrado o p valor e as relações estão indicadas com setas verdes (relação positiva) e setas vermelhas (relação negativa). Setas tracejadas indicam resultados não significativos.

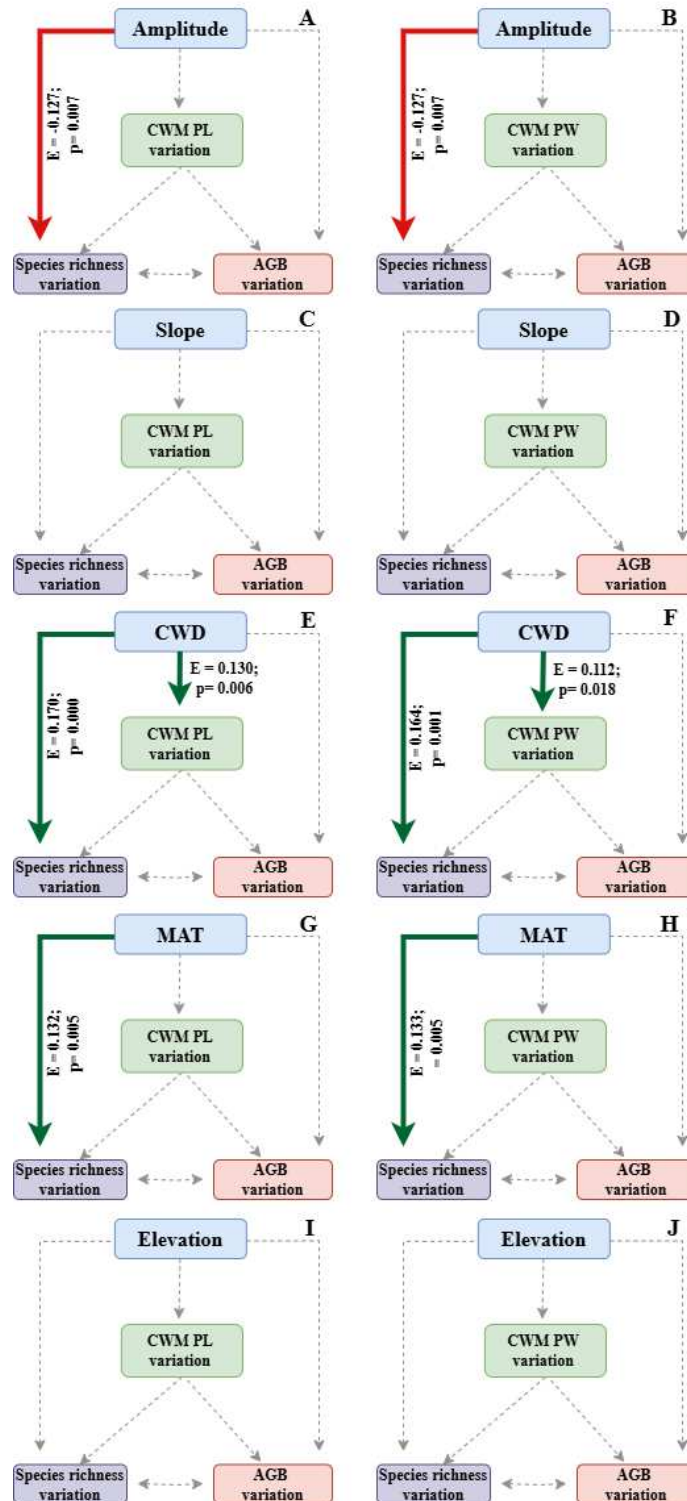


Figura S2: Modelo de equação estrutural para vincular fatores climáticos (déficit hídrico – CWD, temperatura média anual – MAT e amplitude térmica anual), topográficos (elevação e declividade) e bióticos (Variação do CWM de traços funcionais) entre si e com a variação de riqueza de espécies e de biomassa acima do solo (AGB) em florestas secundárias tropicais ao longo da dinâmica sucessional de quatro anos. **Variation CWM PL:** Variação do CWM de comprimento do pecíolo (A, C, E, G, I); **Variation CWM PW:** Variação do CWM de largura do pecíolo (B, D, F, H, J). Para cada caminho significativo é mostrado o p valor e as relações estão indicadas com setas verdes (relação). Para cada caminho significativo é mostrado o p valor e as relações estão indicadas com setas verdes (relação positiva) e setas vermelhas

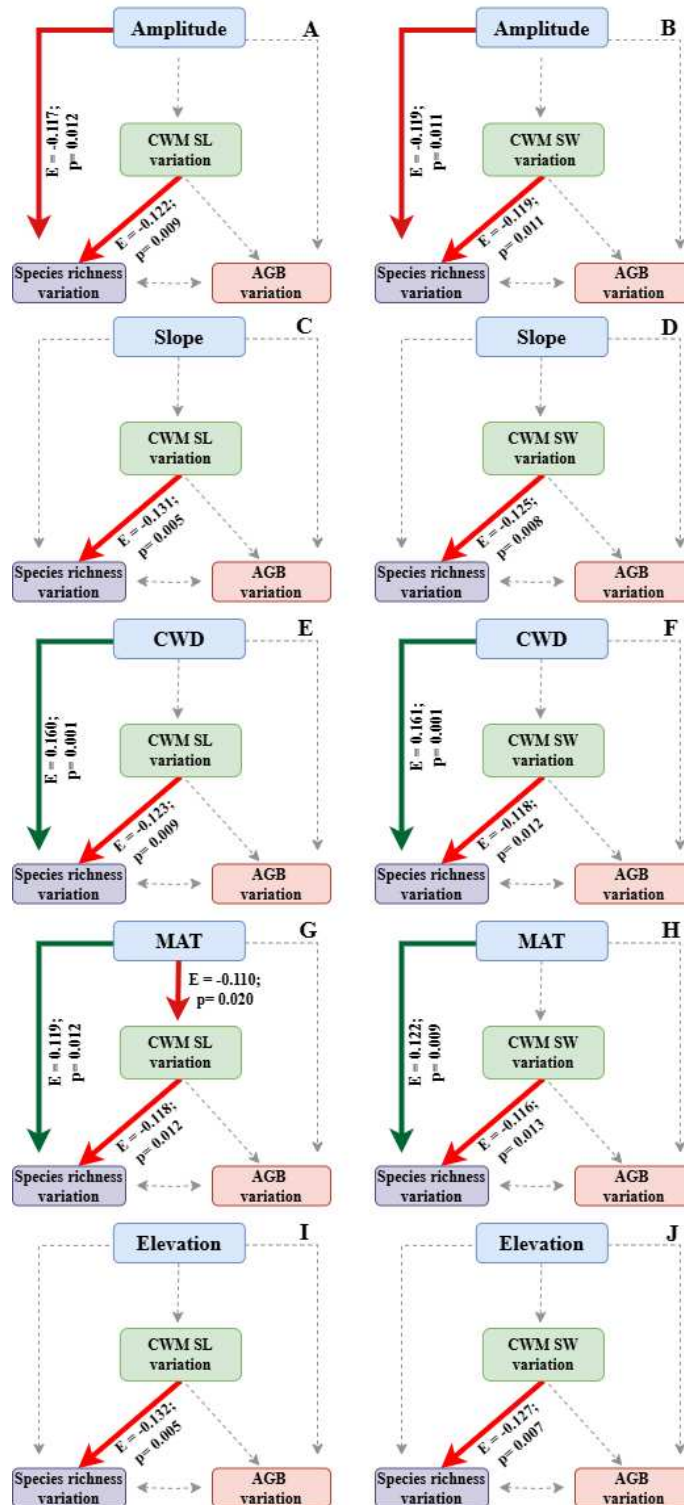


Figura S2: Modelo de equação estrutural para vincular fatores climáticos (déficit hídrico – CWD, temperatura média anual – MAT e amplitude térmica anual), topográficos (elevação e declividade) e bióticos (Variação do CWM de traços funcionais) entre si e com a variação de riqueza de espécies e de biomassa acima do solo (AGB) em florestas secundárias tropicais ao longo da dinâmica sucessional de quatro anos. **Variation CWM PL:** Variação do CWM de comprimento do pecíolo (A, C, E, G, I); **Variation CWM PW:** Variação do CWM de largura do pecíolo (B, D, F, H, J). Para cada caminho significativo é mostrado o p valor e as relações estão indicadas com setas verdes (relação). Para cada caminho significativo é mostrado o p valor e as relações estão indicadas com setas verdes (relação positiva) e setas vermelhas

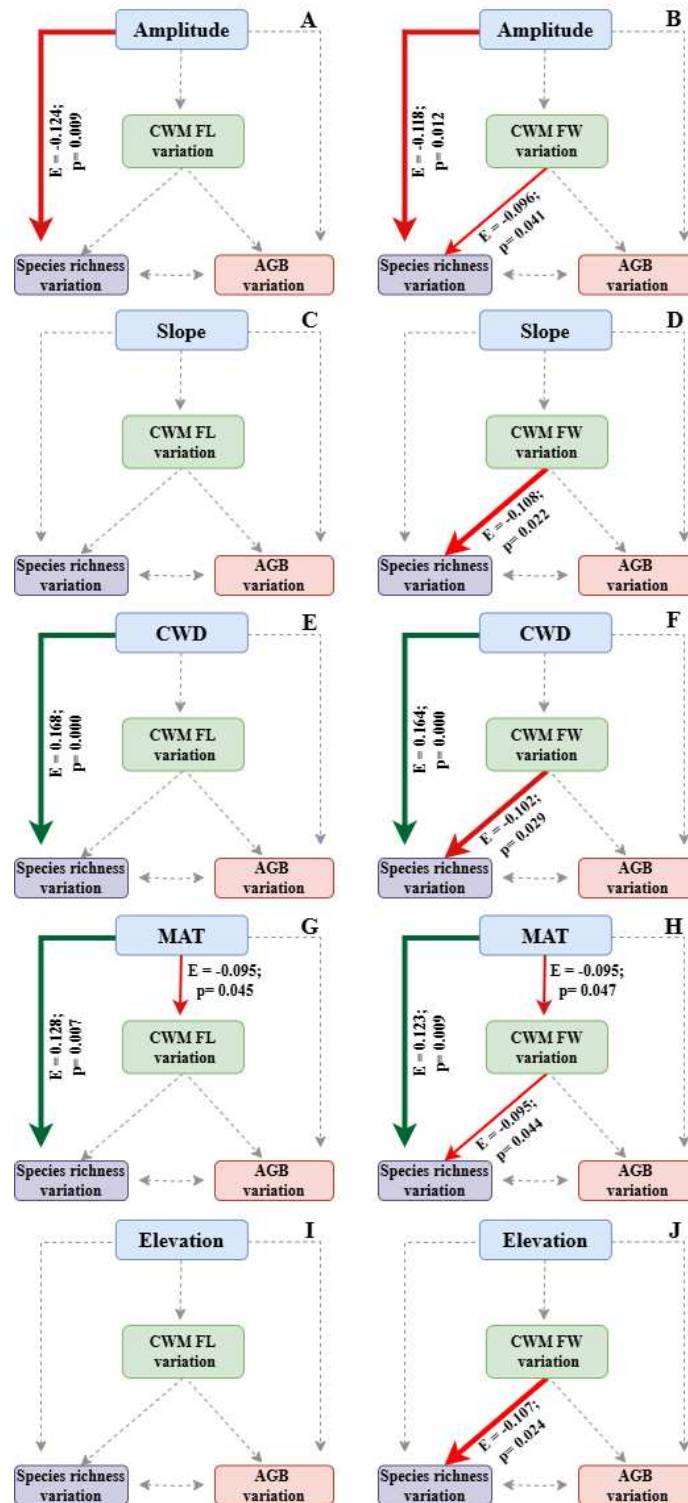


Figura S4: Modelo de equação estrutural para vincular fatores climáticos (déficit hídrico – CWD, temperatura média anual – MAT e amplitude térmica anual), topográficos (elevação e declividade) e bióticos (Variação do CWM de traços funcionais) entre si e com a variação de riqueza de espécies e de biomassa acima do solo (AGB) em florestas secundárias tropicais ao longo da dinâmica sucessional de quatro anos. **Variation CWM FL:** Variação do CWM de comprimento do fruto (A, C, E, G, I); **Variation CWM FW:** Variação do CWM de largura do fruto (B, D, F, H, J). Para cada caminho significativo é mostrado o p valor e as relações estão indicadas com setas verdes (relação positiva) e setas vermelhas (relação negativa). Setas tracejadas indicam resultados não significativos.

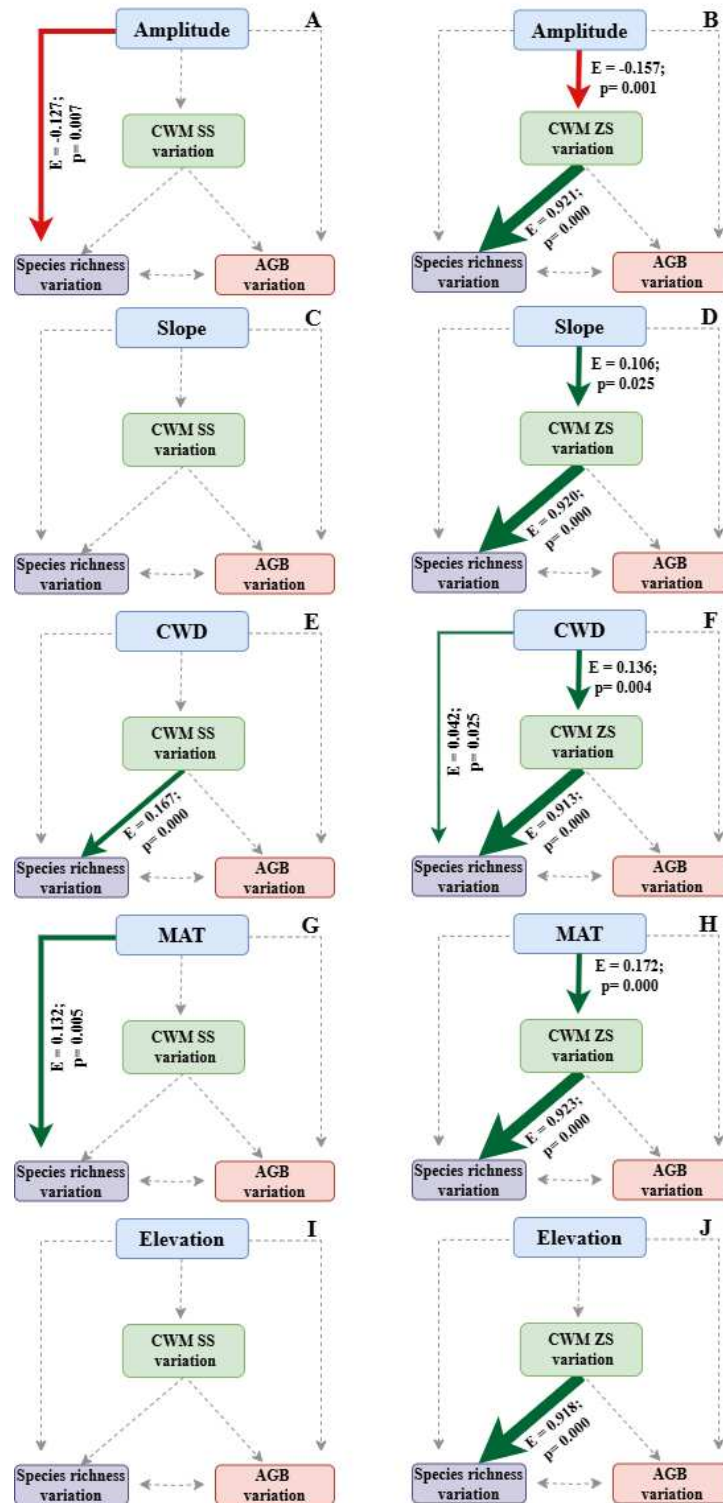


Figura S5: Modelo de equação estrutural para vincular fatores climáticos (déficit hídrico – CWD, temperatura média anual – MAT e amplitude térmica anual), topográficos (elevação e declividade) e bióticos (Variação do CWM de traços funcionais) entre si e com a variação de riqueza de espécies e de biomassa acima do solo (AGB) em florestas secundárias tropicais ao longo da dinâmica sucessional de quatro anos. **Variation CWM SS:** Variação do CWM de espécies secundárias (A, C, E, G, I); **Variation CWM ZS:** Variação do CWM de espécies zoocóricas (B, D, F, H, J). Para cada caminho significativo é mostrado o p valor e as relações estão indicadas com setas verdes (relação positiva) e setas vermelhas (relação negativa). Setas tracejadas indicam resultados não significativos.

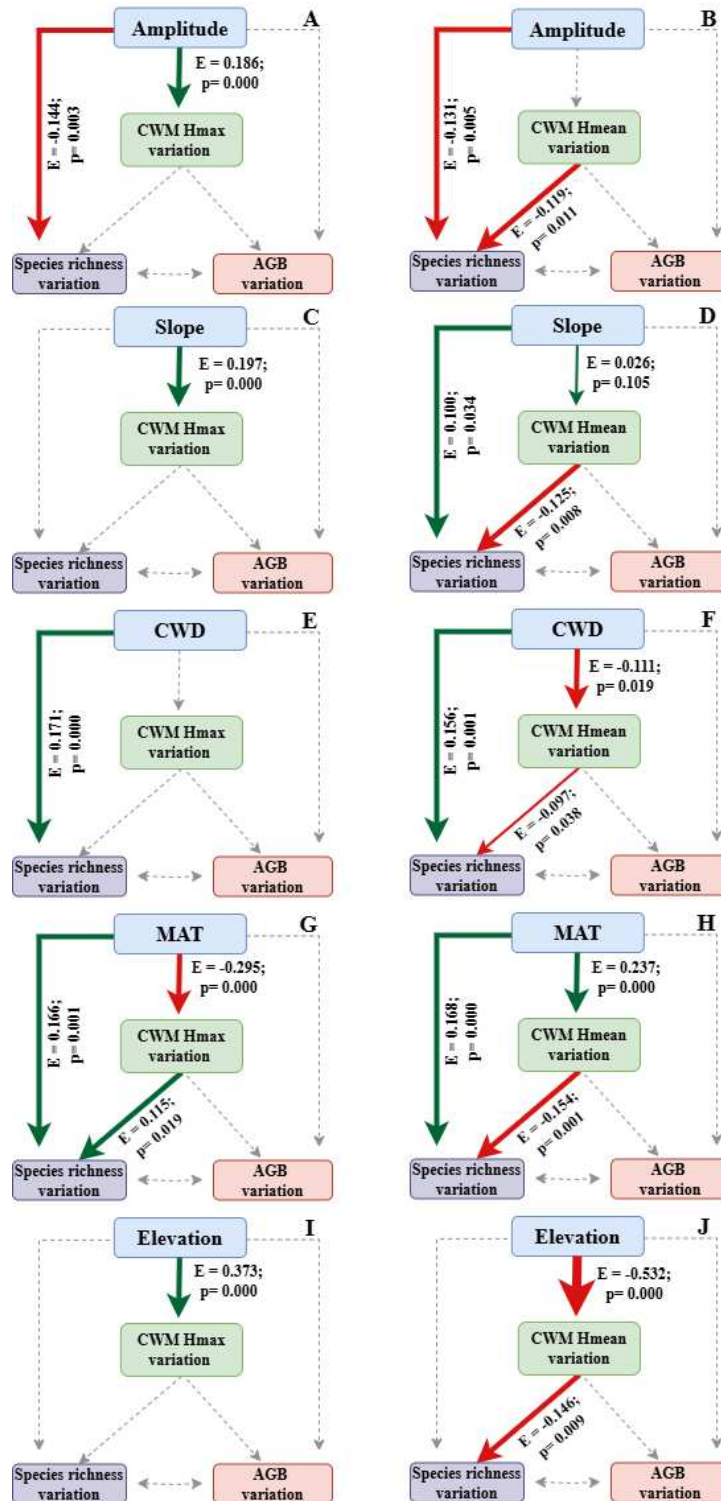


Figura S6: Modelo de equação estrutural para vincular fatores climáticos (déficit hídrico – CWD, temperatura média anual – MAT e amplitude térmica anual), topográficos (elevação e declividade) e bióticos (Variação do CWM de traços funcionais) entre si e com a variação de riqueza de espécies e de biomassa acima do solo (AGB) em florestas secundárias tropicais ao longo da dinâmica sucessional de quatro anos. **Variation CWM Hmax:** Variação do CWM de altura máxima (A, C, E, G, I). **Variation CWM Hmean:** Variação do CWM de altura média (B, D, F, H, J). Para cada caminho significativo é mostrado o p valor e as relações estão indicadas com setas verdes (relação positiva) e setas vermelhas (relação negativa). Setas tracejadas indicam resultados não significativos.

CHAPTER 3

Diferentes estratégias funcionais modelam a sucessão secundária em três tipos de Florestas Tropicais

FÁBIA MARIA DOS SANTOS SOUZA, ALICE CRISTINA RODRIGUES, ALEX JOSÉLIO PIRES COELHO, NATÁLIA TÔLEDO SACCHETTO, VALDIVINO DOMINGOS DE OLIVEIRA JÚNIOR, JOÃO AUGUSTO ALVES MEIRA-NETO

RESUMO

A Mata Atlântica, hoje reduzida a 23% de sua cobertura original, é formada em grande parte por florestas secundárias em regeneração. Neste estudo, avaliamos como essas florestas respondem à sucessão, analisando biomassa, riqueza e traços funcionais a partir de inventários florísticos em nove áreas, com quatro anos de intervalo. Os dados estão disponíveis no banco do Laboratório de Ecologia e Evolução de Plantas (LEEP), da Universidade Federal de Viçosa. Foram amostrados todos os indivíduos arbóreos com $CAP \geq 10$ cm em subparcelas de 10×10 m. Calculamos a biomassa acima do solo (AGB) e sua variação, bem como a variação de riqueza de espécies e de traços funcionais com base na média ponderada da comunidade (CWM). Utilizamos o teste de Kruskal-Wallis, a fim de identificar diferenças estatísticas entre os três tipos de florestas (Galeria, Estacionais Semidecíduais e Ombrófilas), seguido por testes post-hoc para determinar quais grupos diferiram significativamente em relação a variação de biomassa, riqueza de espécies, traços funcionais, síndrome de dispersão e grupos sucessionais. Os resultados revelam que, embora não tenham sido observadas diferenças significativas na variação total de riqueza de espécies, de espécies tolerantes à sombra e de biomassa entre os tipos florestais, surgiram padrões relevantes ao se considerar os grupos sucessionais e os traços funcionais. Encontramos variação de espécies zoocóricas e variações em características como densidade da madeira, comprimento das folhas e das sementes, refletindo dinâmicas sucessórias distintas entre os tipos de floresta. As Florestas Semidecíduais mostraram espécies de crescimento rápido, enquanto as Florestas de Galeria apresentaram estratégias conservadoras, e as Florestas Ombrófilas maior dependência da dispersão zoocórica. Esses achados ressaltam o papel crucial dos traços funcionais na recuperação florestal e sugerem que diferentes trajetórias sucessionais são moldadas por condições ambientais locais. O estudo traz uma contribuição inovadora à ecologia da sucessão ao comparar a regeneração em três formações distintas da Mata Atlântica, ampliando a compreensão sobre os mecanismos que regulam a recuperação da biodiversidade e da biomassa. Concluímos que estratégias de restauração adaptativas, baseadas em características funcionais, são essenciais para promover a recuperação efetiva de florestas tropicais.

Palavras-chave: biomassa; carbono; restauração; sucessão; traços funcionais.

ABSTRACT

The Atlantic Forest, now reduced to 23% of its original cover, is largely composed of regenerating secondary forests. In this study, we evaluate how these forests respond to succession by analyzing biomass, species richness, and functional traits based on floristic inventories conducted in nine areas, with a four-year interval between surveys. The database used was constructed from two floristic inventories carried out in nine areas of the Atlantic Forest, with a four-year interval between sampling. The data were available at the Laboratory of Plant Ecology and Evolution (LEEP) of the Federal University of Viçosa. All trees with a $CAP \geq 10$ cm were sampled in 10×10 m subplots. We calculated the above-ground biomass (AGB) and its increment, as well as the increment in species richness and functional traits based on the community weighted mean (CWM). We used the Kruskal-Wallis test to identify statistical differences among the three forest types (Gallery Forests, Semideciduous Seasonal Forests and Ombrophilous Forests), followed by post-hoc tests to determine which groups differed significantly in relation to the increase in biomass, species richness, functional traits, dispersal syndrome, and successional groups. The results revealed that although no significant differences were observed in the total increment of species richness, shade-tolerant species, and biomass among the forest types, relevant patterns emerged when considering the successional groups and functional traits. We found an increase in zoochorous species and variations in traits such as wood density, leaf and seed length, reflecting distinct successional dynamics among forest types. Semideciduous forests showed fast-growing species, gallery forests showed conservative strategies, and rainforests showed greater reliance on zoochoric dispersal. These findings highlight the crucial role of functional traits in forest recovery, and suggest that different successional trajectories are shaped by local environmental conditions. This study makes a novel contribution to successional ecology by comparing regeneration in three distinct formations of the Atlantic Forest, thereby expanding the understanding of the mechanisms that regulate the recovery of biodiversity and biomass. We conclude that adaptive restoration strategies based on functional traits are essential for effective recovery of tropical forests.

Keywords: biomass; carbon; restoration; succession; functional traits.

1. INTRODUÇÃO

A Mata Atlântica é um dos biomas mais biodiversos e ameaçados do mundo, abrangendo uma ampla variedade de ecossistemas com alto grau de endemismo (Rezende et al., 2018; Ribeiro et al., 2009). Atualmente, a Mata Atlântica apresenta uma cobertura florestal de aproximadamente 23%, tendo sofrido uma redução de 2,4% entre 1986 e 2020 (Vancine et al., 2024). Esse bioma permanece altamente fragmentado devido a exploração humana, com índices elevados de perda de biodiversidade (Joly et al., 2014; Rezende et al., 2018), sendo que 97% dos remanescentes florestais são constituídos por fragmentos pequenos (<50 ha), grande parte deles representando florestas secundárias em diferentes estágios sucessionais (Vancine et al., 2024). Essas florestas desempenham um papel fundamental para manter importantes serviços ecossistêmicos, incluindo o sequestro de carbono (Chazdon et al., 2016; Poorter et al., 2016; Villanova et al., 2019), a ciclagem de nutrientes (Powers and Marín-Spiotta, 2017), a recuperação da biodiversidade (Rozendaal et al., 2019) e conectividade entre fragmentos florestais (Arroyo-Rodríguez et al., 2017). Apesar de sua importância, ainda existem lacunas no entendimento sobre a dinâmica sucessional dessas florestas, especialmente quanto às diferenças estruturais e funcionais entre diferentes tipos de formações secundárias. Nesse contexto, este estudo investiga a dinâmica sucessional em três formações secundárias da Mata Atlântica (Florestas de Galeria, Semidecíduas e Ombrófilas) analisando como variam a biomassa, a riqueza de espécies e as características funcionais ao longo do tempo. Essa compreensão é essencial para orientar estratégias de conservação e restauração mais eficazes (Chazdon et al., 2017; Meli et al., 2017).

A sucessão ecológica é um processo que promove o aumento da complexidade estrutural e funcional das florestas ao longo do tempo, influenciado por fatores como solo, clima e histórico de perturbações (Rozendaal et al., 2019). Durante o processo sucessional, ocorre a substituição gradual de espécies pioneiras, com traços voltados à aquisição rápida de recursos, como folhas maiores, sementes e frutos menores e menor densidade da madeira (Sterck et al., 2006; Cornelissen et al., 2003), por espécies tardias, mais conservadoras e adaptadas à limitação de recursos, caracterizadas por madeira mais densa, folhas menores e sementes maiores (Díaz et al., 2016; Grime, 2006; Maracahipes et al., 2018). Essa transição funcional favorece a manutenção da biomassa a longo prazo e reflete mudanças na composição da vegetação ao longo do tempo (Chazdon, 2012; Poorter et al., 2021; Teixeira et al., 2020). Nesse sentido, os traços funcionais das espécies vegetais desempenham um papel central na sucessão, pois

refletem adaptações ecológicas que influenciam processos como recrutamento, crescimento e competição (Laughlin, 2014).

Uma abordagem amplamente utilizada para avaliar as mudanças na comunidade vegetal ao longo da sucessão é a métrica da média ponderada da comunidade (CWM – *Community-Weighted Mean*). O CWM reflete a média de um determinado traço funcional, ponderada pela abundância de todas as espécies na comunidade que possuem essa mesma característica, permitindo inferir como as características funcionais das plantas influenciam a estrutura e o funcionamento da floresta (Garnier et al., 2004; Lavorel et al., 2007; Louault et al., 2005). Assim, essa métrica tem sido amplamente empregada para descrever padrões de sucessão, indicando como a composição funcional da vegetação responde a fatores ambientais e processos ecológicos ao longo do tempo (Lavorel et al., 2007; Louault et al., 2005). Além disso, a variação nos traços funcionais entre diferentes florestas secundárias pode ser compreendida a partir de duas hipóteses ecológicas principais. A hipótese da complementariedade de nicho prevê que um alto número de espécies e variedade de características funcionais melhoram o funcionamento do ecossistema através da utilização eficiente de recursos por espécies componentes dentro de uma comunidade (Tilman, 1997). Por outro lado, a hipótese da razão de massa propõe que o funcionamento do ecossistema é determinado pelas características das espécies mais abundantes (Finegan et al., 2015; Grime, 1998; Grime et al., 1988). Integrar essas abordagens ao estudo da sucessão florestal aprofunda a compreensão dos processos de recuperação e orienta estratégias de restauração baseadas em traços funcionais das espécies.

Embora a sucessão ecológica em florestas secundárias da Mata Atlântica seja relativamente bem documentada (Jakovac et al., 2021; Lohbeck et al., 2015; Vancine et al., 2024; Villanova et al., 2019), ainda há importantes lacunas quanto às diferenças estruturais e funcionais entre formações florestais distintas. A maioria destes estudos concentra-se em padrões gerais de regeneração, sem considerar de forma detalhada as diferenças estruturais e funcionais entre florestas de Galeria, Semidecíduas e Ombrófilas, que apresentam condições ambientais contrastantes e podem seguir trajetórias sucessionais distintas.

Essas formações possuem características ecológicas particulares que influenciam a composição funcional e os processos de regeneração. As Florestas de Galeria, por exemplo, ocorrem em áreas mais úmidas e próximas a cursos d'água, com solos frequentemente mais rasos e ambientes mais iluminados (Marimon et al., 2014; Miguel et al., 2011, Van Den Berg and Oliveira-Filho, 2000). As Florestas Semidecíduas apresentam intensa sazonalidade, com períodos secos mais acentuados (Oliveira-Filho and Fontes, 2000), com perda de 30 a 60% das

folhas na estação seca e fria (Oliveira-Filho, 2009). Entretanto, as Florestas Ombrófilas, são caracterizadas por alta precipitação média anual e disponibilidade hídrica constante ao longo do ano, sem período seco pronunciado (IBGE, 2012). Compreender essas particularidades é essencial para interpretar como cada formação florestal responde ao processo sucessional, influenciando padrões de regeneração, composição funcional e acúmulo de biomassa. Nesse contexto, nosso estudo se torna relevante ao investigar e comparar essas diferentes formações florestais, fornecendo subsídios específicos para estratégias mais eficazes de conservação e restauração na Mata Atlântica.

Diante desse contexto, nosso estudo testa três hipóteses principais: i) a riqueza de espécies e a biomassa ao longo da sucessão secundária varia entre os diferentes tipos florestais, devido as variações nas estratégias ecológicas predominantes em cada formação. Espera-se que a riqueza de espécies e a biomassa aumentem ao longo do tempo nas florestas secundárias, mas que esses padrões variem entre os tipos florestais (Galeria, Semidecídua e Ombrófila); ii) a proporção de espécies com diferentes síndromes de dispersão (zoocóricas vs. não zoocóricas) varia entre os tipos florestais, sendo modulada por características estruturais e à disponibilidade de dispersores. Especificamente, espera-se maior predominância de espécies zoocóricas em Florestas Ombrófilas, devido à maior complexidade estrutural e estabilidade ambiental, e maior proporção de espécies não zoocóricas em Florestas Semidecíduas e de Galeria, associadas a ambientes mais sazonais e abertos; iii) as características funcionais das espécies variam entre os tipos florestais ao longo de um gradiente de estratégias ecológicas. É esperado que ocorra uma transição nos valores médios ponderados dos traços funcionais das comunidades (CWM), refletindo uma mudança de espécies pioneiras, com estratégias voltadas à aquisição rápida de recursos, para espécies tardias com estratégias conservadoras. Para testar essas hipóteses, utilizamos dados do Laboratório de Ecologia e Evolução de Plantas (LEEP), da Universidade Federal de Viçosa (UFV), obtido a partir de um estudo conduzido em nove fragmentos de florestas secundárias da Mata Atlântica, distribuídos igualmente entre três tipos florestais (Galeria, Semidecídua e Ombrófila). Esses fragmentos foram amostrados em dois períodos, ao longo de quatro anos, permitindo a análise da variação na riqueza de espécies, biomassa e traços funcionais (CWMs), possibilitando uma avaliação detalhada das trajetórias sucessionais nesses diferentes contextos ecológicos.

2. METODOLOGIA

2.1 Área de estudo

As áreas de estudo estão distribuídas entre nove fragmentos florestais situados nos estados de Minas Gerais e Bahia, Brasil. Esses fragmentos estão distribuídos em três florestas classificadas como Florestas Estacionais Semidecíduais Submontanas, em três Florestas Ombrófilas de Terras Baixas (Florestas de Tabuleiro) e em três Florestas Semidecíduais Aluviais (Mata de Galeria) (IBGE, 2012; Veloso et al., 1991) (Figura 1, Tabela 1, ver anexo). Todos os fragmentos estão protegidos de distúrbios humanos (por exemplo, extração de carvão e madeira, desbaste localizado, pisoteio de gado) há mais de 60 anos e são consideradas florestas secundárias.

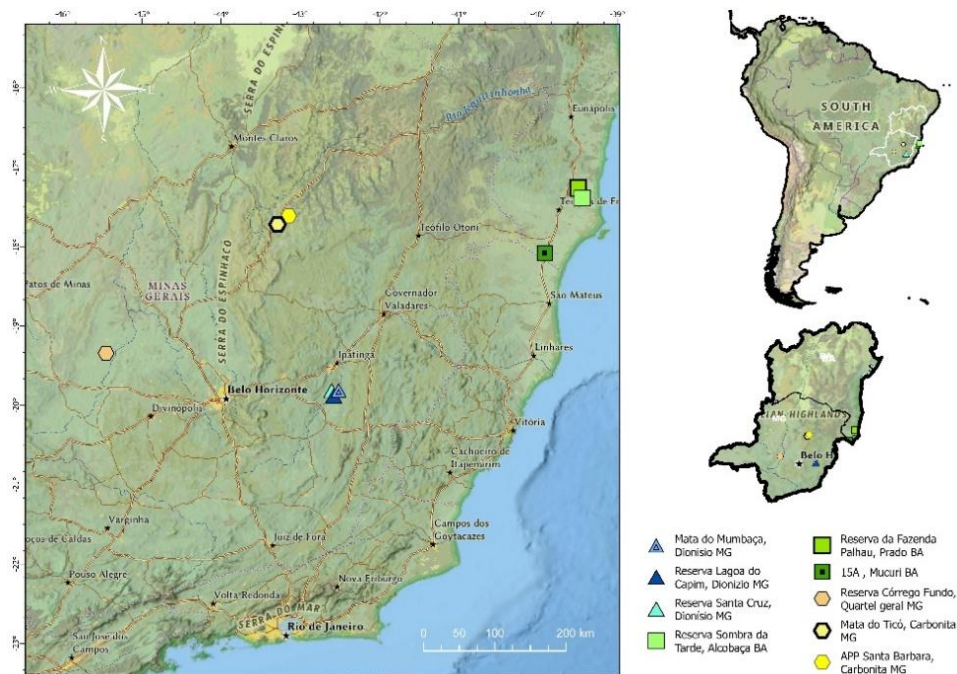


Figura 1: Distribuição e localização das áreas de estudo. Os símbolos azuis indicam Floresta Semidecídua Submontana (FSS); os símbolos amarelos indicam Floresta de Galeria (GF) e os símbolos verdes indicam Floresta Densa Ombrófila de Terras Baixas (LODF).

O clima das áreas é classificado com o sistema Köppen (Tabela 1, ver anexo), sendo Af o clima tropical chuvoso das Florestas Ombrófilas densas de terras Baixas. As três áreas onde as Florestas de Galerias estavam distribuídas são classificadas com dois tipos climáticos, sendo uma considerada Aw tropical úmido, com estação seca e inverno brando (localizada no Alto do Rio São Francisco); e duas classificadas como Cwa, com verões quentes e chuvosos e invernos

moderadamente frios e secos (localizada na bacia hidrográfica do Rio Jequitinhonha); e Cwb subtropical moderado úmido, marcado pela presença de chuvas no verão (outubro a março) e ausência de chuvas no inverno (abril a setembro) nas Florestas Semidecíduas (Ramos et al., 2009). As informações referentes ao tipo vegetacional de cada área e os valores médios de precipitação e temperatura estão descritos na tabela 1, em anexo.

A área da Reserva Córrego Fundo apresenta Latossolo Vermelho Distrófico. Na região do Vale do Rio Doce (áreas do município de Dionísio, Mata do Mumbaça, Reserva Santa Cruz e Lagoa do Capim), os solos predominantes são Latossolos Vermelho-Amarelos e Cambissolos Háplicos, sendo ambos ácidos e de baixa fertilidade natural. Já nas regiões da Mata do Ticó e APP Santa Bárbara, os solos variam de coloração bruno-amarelada e vermelha-escuro, pertencendo às classes dos Latossolos, Cambissolos, Plintossolos e Neossolos. Por fim, as áreas de 15A em Mucuri, Reserva da Fazenda Palhal e Sombra da Tarde possuem solos que variam entre Argissolos Amarelos e Vermelhos Distróficos (Santos, 2013).

2.2 Amostragem da vegetação e variação de riqueza

Este estudo compreende dados obtidos a partir do banco de dados do laboratório de Ecologia e Evolução de Plantas (LEEP), da Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais. O conjunto de dados foi obtido a partir de dois inventários realizados em nove áreas de florestas de Mata Atlântica. Em cada área, foram instaladas subparcelas de 10 x 10 e todos os indivíduos arbóreos com CAP (circunferência a altura do peito) a 1,30 m do solo, maior ou igual a 10 cm (equivalente a 3,18 cm em diâmetro), foram medidos ao longo dos 469 pontos amostrais, com intervalo de quatro anos entre a primeira e segunda amostragem. No estudo anterior, todas as áreas foram amostradas em 0,5 hectares, exceto Mumbaça (0,7 hectare) e Córrego Fundo (0,49 hectare). Para o nosso estudo, optamos por padronizar e utilizamos apenas 0,49 hectare em cada área avaliada.

A lista inicial continha 12.920 indivíduos de 593 espécies, pertencentes a 256 gêneros e 71 famílias. Os nomes e sinônimos corretos foram verificados no site Flora do Brasil 2020 (BFG, 2018). Todas as plantas com erro na amostragem, com valores de altura de campo igual a zero, sem identificação em nível de espécie, ou pertencentes a família *Arecaceae* foram retiradas do banco de dados. As listas finais com todas as espécies devidamente identificadas que foram utilizadas nesse estudo, incluem 10.419 indivíduos, 475 espécies, pertencentes a 218 gêneros e 65 famílias botânicas. Com base nessas listas de espécies, avaliamos a dinâmica sucessional das áreas, a variação (positiva ou negativa) de biomassa, riqueza de espécies e

diversidade de traços funcionais dessas florestas. A variação da riqueza de espécies foi calculada pela diferença da riqueza encontrada na segunda amostragem com a primeira ($t_2 - t_1$) em cada subparcela de 10x10.

2.3 Obtenção de traços funcionais

As características funcionais coletadas em nível interespecífico foram: comprimento e largura da lâmina foliar, comprimento e largura do pecíolo, comprimento e largura da semente, comprimento e largura do fruto, todos em milímetros e altura máxima (em metros), sendo essa obtida a partir de pesquisas em banco de dados de descrição dos relatórios gerados por consulta ao herbário virtual Re flora (BFG, 2018). Já a altura média (em metros) foi obtida em nível intraespecífico a partir da lista inicial de espécies, ou seja, para a obtenção da altura média juntamos todas as alturas dos indivíduos de uma espécie encontrados em campo e calculamos a média de altura para a espécie. Também classificamos as espécies dentro dos grupos sucessionais (pioneiras e não pioneiras) e síndromes de dispersão (zoocóricas e não zoocóricas).

Buscamos os valores referentes a densidade da madeira no *Global Wood Density Database* (Chave et al., 2009). Quando os valores específicos da espécie não estavam disponíveis no banco de dados global, utilizamos em nível de gênero; e quando estes estavam ausentes, aplicamos valores em nível de família.

Coletamos os valores da lâmina foliar e pecíolo para todas as espécies, seguindo o protocolo para repetição mínima de caracteres foliares, utilizando no mínimo dois exemplares de herbário (medidas de cinco folhas expandidas em cada exsicata), totalizando 10 amostras. A partir dos valores obtidos calculamos a média dos traços (Cornelissen et al., 2003).

As informações referentes aos frutos e sementes foram obtidas a partir das fontes especializadas, como o site Flora Brasiliensis (<http://florabrasiliensis.cria.org.br/>), herbários (por exemplo, Herbário VIC, SpeciesLink e Re flora) e livros (Lorenzi 1992; Lorenzi 1998, Lorenzi 2011).

2.4 Média Ponderada da Comunidade (CWM) e variação dos traços funcionais

A média ponderada da comunidade refere-se ao valor médio de uma determinada característica em uma comunidade ponderada pela abundância de todas as espécies que possuem essa característica (Lavorel et al., 2007), e são úteis para compreender as propriedades e dinâmicas da comunidade, bem como quantificar a mudança da comunidade (Garnier et al., 2004; Louault et al., 2005). Os valores das características foram calculados sobre todos os

indivíduos de cada subparcela de 10 x 10 m. Cada subparcela terá valores médios para as características funcionais.

Calculamos as métricas de *Community Weighted Mean* (CWM) com base nos traços funcionais (altura da planta, densidade da madeira, comprimento e largura das folhas, fruto e semente e síndrome de dispersão e grupo sucessional). Usamos a abundância relativa de espécies em vez da área basal porque evita redundância circular derivada do uso de DAP para calcular características funcionais (Ali et al., 2017). Avaliamos a média ponderada da comunidade usando a seguinte equação:

$$CWM_{\chi} = \sum_{i=1}^s (p_i * t_i)$$

Eq.2

onde CWM_{χ} é o CWM para a característica χ em cada parcela, s é o número de espécies em cada parcela, p_i é a abundância relativa da i ésima espécie em cada parcela e t_i é o valor da característica para a i ésima espécie. Os índices CWM foram calculados usando o pacote “*tidyr*” e “*dplyr*” no programa R (Core Team, 2022), (R Core Team, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria).

Após a obtenção dos valores de CWM para cada traço funcional, calculamos a variação dos traços como a diferença entre os valores de CWM da segunda amostragem e da primeira ($t_2 - t_1$). Esse cálculo permitiu avaliar como os traços funcionais variaram ao longo da sucessão secundária, fornecendo informações sobre as estratégias ecológicas predominantes em cada tipo florestal.

2.5. Variação de biomassa acima do solo (AGB)

A variação (positiva ou negativa) de biomassa acima do solo (AGB) foi estimada a partir da diferença entre os valores de biomassa da segunda e da primeira amostragem ($t_2 - t_1$). Para isso, a biomassa de cada indivíduo foi calculada utilizando a equação alométrica de Chave et al., (2005), a qual baseia-se apenas no diâmetro (D) e densidade específica da madeira (ρ). A seguinte equação foi utilizada:

$$AGB = \exp [-1.803 - 0.976E + 0.976 \ln(\rho) + 2.673 \ln(D) - 0.0299 [\ln(D)]^2]$$

(Equação Chave et al., 2005)

A biomassa total acima do solo por parcela correspondeu a soma da biomassa acima do solo de todas as árvores, que foi convertida em megagramas por hectare (Mg ha⁻¹) (Ali et al., 2017). Calculamos a biomassa em nível de espécie como a soma dos valores da biomassa de todos os indivíduos de uma espécie individual. A variável altura não foi utilizada por não estar disponível para o segundo censo. Assim, obtivemos o valor de AGB para cada subparcela de 10x10. O foco da análise foi quantificar as variações de biomassa ao entre as amostragens, refletindo a dinâmica sucessional das florestas estudadas.

2.6. Análises estatísticas

Realizamos o teste de normalidade dos dados utilizando a função *shapiro.test*, para verificar se as variáveis apresentavam distribuição normal. Como os dados não atenderam aos pressupostos de normalidade, optamos por aplicar o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis, que é apropriado para comparar grupos de variáveis independentes em relação a variáveis dependentes ordinais ou contínuas, mesmo quando as distribuições não são normais.

Após identificar diferenças estatisticamente significativas com o teste de Kruskal-Wallis, realizamos o teste post-hoc “*dunn.test*” para determinar especificamente quais grupos de florestas diferiam entre si. Esse teste é amplamente utilizado após o Kruskal-Wallis para análises comparativas detalhadas. As análises foram conduzidas no programa R, utilizando os pacotes “*rcompanion*”, “*dunn.test*” e “*stats*” (Core Team, 2022), (R Core Team, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria).

Utilizamos essas ferramentas para avaliar diferenças estatísticas na variação de traços funcionais, riqueza de espécies, biomassa acima do solo, síndrome de dispersão e grupos sucessionais entre três grupos de florestas da Mata Atlântica: Florestas Estacionais Semidecíduais, Florestas de Galeria e Florestas de Tabuleiro.

3. RESULTADOS

3.1 Riqueza e Biomassa

Não observamos diferenças significativas na variação da riqueza de espécies, na variação de espécies tolerantes, e nem na variação de biomassa entre os diferentes tipos de florestas (Figura 2-A, 2-B e 2-D). No entanto, a variação na riqueza de espécies zoocóricas apresentou diferença significativa entre os tipos de florestas ($p=0.0089$) (Figura 2-C). Nesse caso, a Floresta Ombrófila Densa apresentou uma variação positiva na riqueza de espécies

zoocóricas em comparação com a Floresta de Galeria, que apresentou uma variação negativa. Por outro lado, a Floresta Semidecidual teve variação semelhante à essas duas categorias.

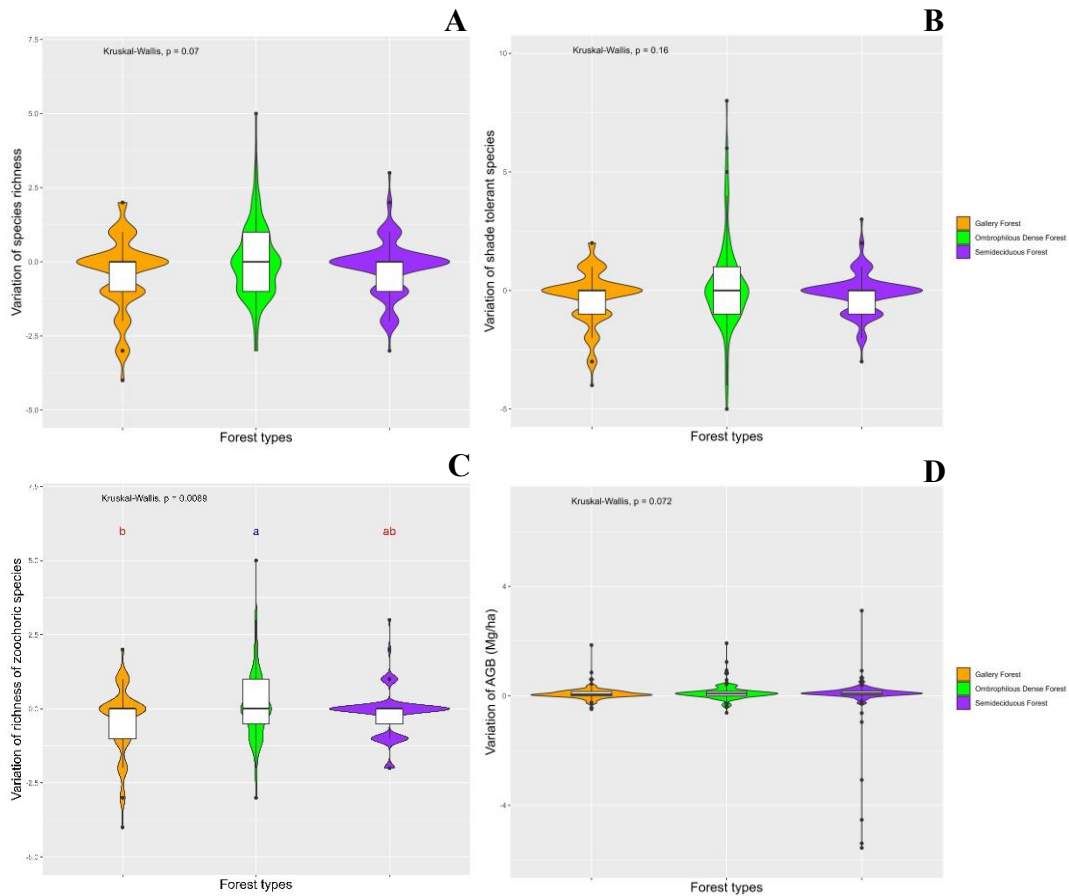


Figura 2: Variação na riqueza de espécies (A), de biomassa acima do solo (B), espécies tolerantes à sombra (C) e espécies zoocóricas (D) em diferentes tipos de florestas secundárias tropicais ao longo da dinâmica sucessional de quatro anos. Os maiores valores estão indicados pela letra “a” seguidos por “b” e “c”. Letras azuis indicam variação positiva e letras vermelhas indicam variação negativa.

3.2 Composição Funcional

Não houve diferenças significativas na variação de CWM de espécies tolerantes à sombra, na variação de CWM de zoocóricas, e na variação de CWM de altura máxima e CWM de altura média (Figura 3-A, 3-B, 3-C e 3-D). Por outro lado, houve uma diferença estatisticamente significativa na variação do CWM de densidade de madeira entre os tipos de florestas ($p=0.04$) (Figura 3-E), indicando que a Floresta de Galeria apresentou uma variação positiva em comparação à Floresta Semidecidual, que registrou um decréscimo. No entanto, a Floresta Ombrófila Densa não teve variação em relação as demais categorias.

A variação de CWM de leaf length apresentou diferença estatisticamente significativa entre as florestas ($p = 0,0044$). A Floresta Semidecidual mostrou variação positiva no

comprimento das folhas, enquanto a Floresta Ombrófila Densa e a Floresta de Galeria exibiram variações negativas semelhantes entre si (Figura 4-A). Da mesma forma, o CWM de leaf width apresentou diferença significativa ($p=0,049$), tendo a Floresta Semidecidual variação positiva na largura das folhas, enquanto a Floresta Ombrófila Densa e a Floresta de Galeria exibiram variações negativas semelhantes (Figura 4-B). O CWM de petiole length não apresentou diferença significativa entre as florestas (Figura 4-C). Por outro lado, o CWM de petiole width indicou diferença significativa entre as florestas ($p=0.0063$), com a Floresta Semidecidual apresentando variação positiva, enquanto a Floresta Ombrófila Densa e a Floresta de Galeria registraram variações negativas semelhantes (Figura 4-D).

A variação do CWM de seed length apresentou uma diferença estatisticamente significativa entre os tipos de floresta ($p=0,018$). A Floresta de Galeria exibiu variação positiva, diferindo significativamente da Floresta Ombrófila Densa, que diminuiu. Entretanto, a Floresta Semidecidual, que teve uma variação positiva, não apresentou diferenças significativas destas duas categorias (Figura 4-E). O CWM de seed width também revelou uma diferença significativa entre os tipos de florestas ($p=0,01$). Neste caso, a Floresta de Galeria mostrou uma variação positiva significativamente maior em comparação com as outras florestas (Figura 4-F). O CWM de fruit length e fruit width, por outro lado, não apresentaram diferenças significativas (Figura 4-G e 4-H).

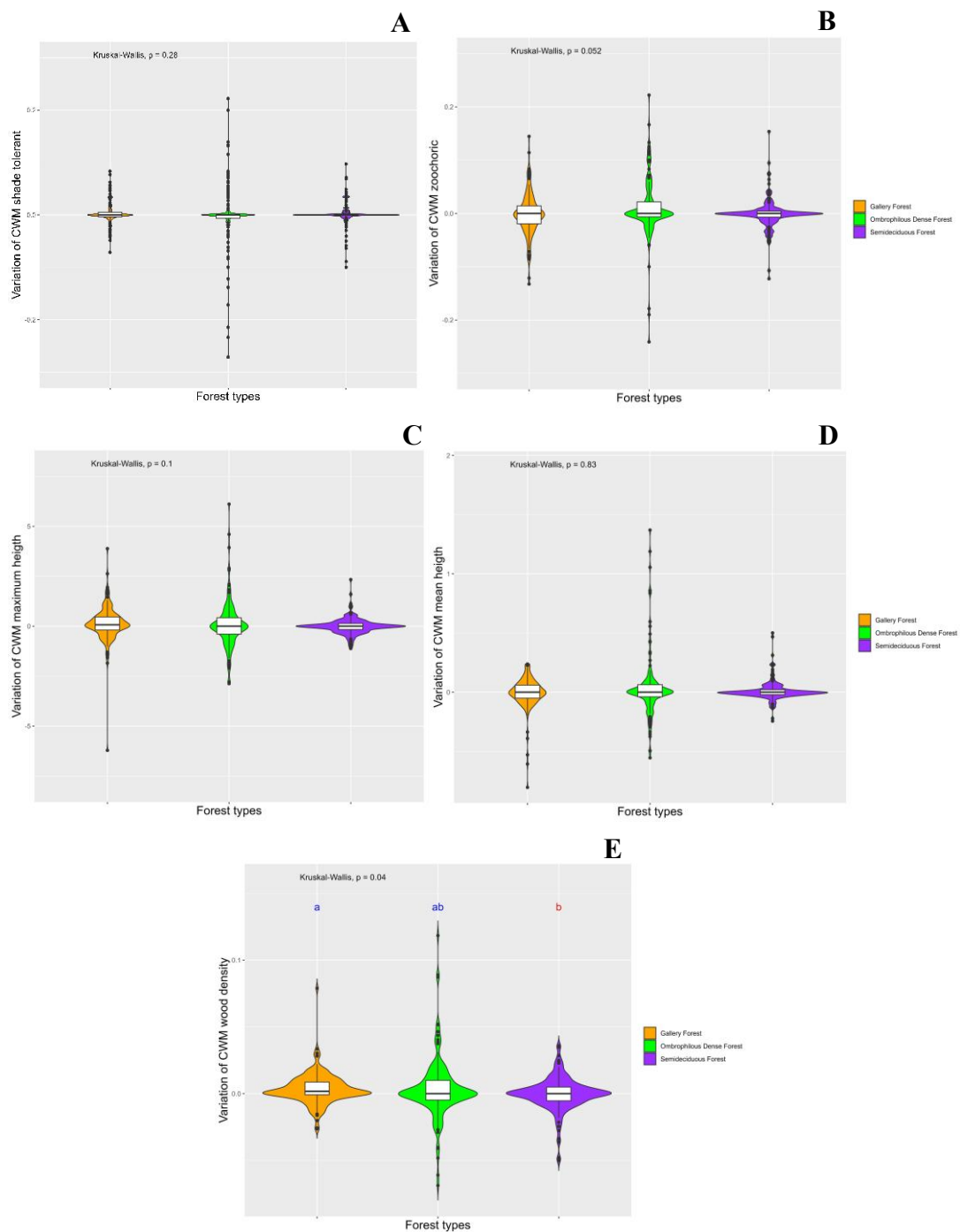


Figura 3: Variação no CWM de espécies tolerantes à sombra (A), CWM de espécies zocóricas (B), CWM de densidade da madeira (C), CWM de altura máxima (D), CWM de altura média (E) em diferentes tipos de florestas secundárias tropicais ao longo da dinâmica sucessional de quatro anos. Os maiores valores estão indicados pela letra “a” seguidos por “b” e “c”. Letras azuis indicam variação positiva e letras vermelhas indicam variação negativa.

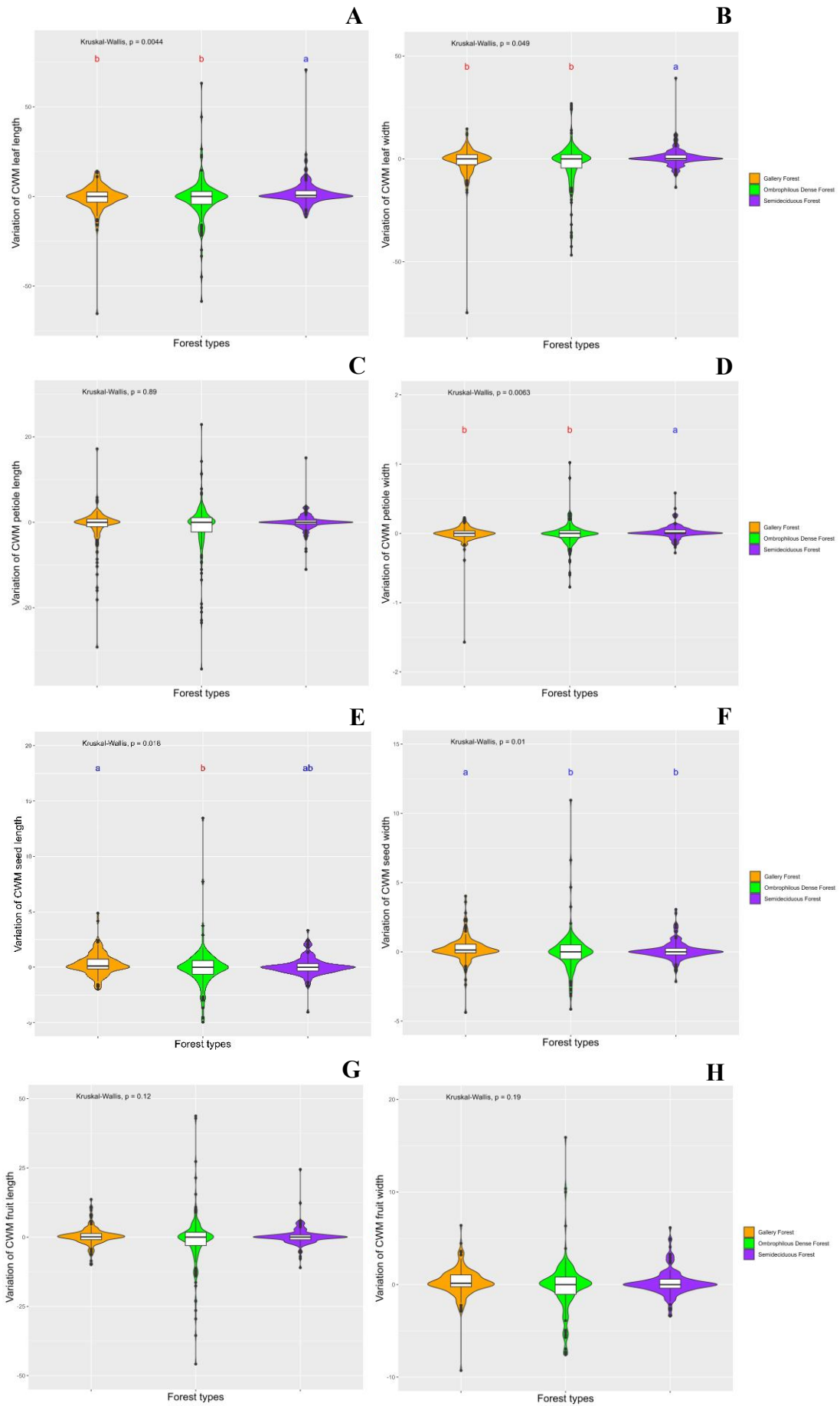


Figura 4: Variação no CWM de comprimento da folha (A), largura da folha (B), comprimento do pecíolo (C), largura do pecíolo (D), comprimento da semente (E), largura da semente (F), comprimento do fruto (G), largura do fruto (H) em diferentes tipos de florestas secundárias tropicais ao longo da dinâmica sucessional de quatro anos. Os maiores valores estão indicados pela letra “a” seguidos por “b” e “c”. Letras azuis indicam variação positiva e letras vermelhas indicam variação negativa.

4. DISCUSSÃO

O presente estudo buscou avaliar as trajetórias sucessionais em três tipos distintos de florestas secundárias da Mata Atlântica, analisando variações na riqueza de espécies, biomassa e características funcionais. Os resultados deste estudo revelam que, embora não tenhamos encontrado diferenças significativas na variação total de riqueza de espécies e biomassa entre os três tipos de florestas secundárias da Mata Atlântica, padrões importantes surgem ao analisarmos grupos sucessionais e traços funcionais. A variação de espécies zoocóricas e em traços como a densidade da madeira e o comprimento das folhas e das sementes indicam dinâmicas sucessórias distintas entre os tipos florestais. Essas descobertas sugerem que, além de fatores estruturais, características funcionais desempenham um papel crucial na recuperação florestal. Tais variações ressaltam implicações ecológicas significativas, apontando para a necessidade de considerar essas diferenças no planejamento de estratégias de restauração e manejo, com foco na resiliência e manutenção da biodiversidade. Além disso, os resultados indicam que o funcionamento do ecossistema pode estar mais fortemente determinado pelas características das espécies dominantes, conforme a hipótese da razão de massa (Grime, 1998), do que por uma mera soma da diversidade funcional, como preconiza a hipótese da complementariedade de nicho (Tilman, 1997). Isso é evidenciado pela variação significativa em traços como densidade da madeira, que é fortemente associada à resistência e longevidade das árvores, e que pode exercer papel dominante no acúmulo de biomassa e na estabilidade do ecossistema ao longo do tempo (Chave et al., 2009).

4.1 Riqueza e Biomassa

Os resultados indicaram que não houve variação estatisticamente significativa na riqueza de espécies e biomassa entre os tipos florestais analisados. Esse achado refuta nossa primeira hipótese, e pode ser explicado pelo período relativamente curto entre as amostragens, que pode não ter sido suficiente para detectar mudanças expressivas na sucessão secundária,

especialmente para métricas como biomassa e riqueza de espécies. A dinâmica sucessional pode variar amplamente dependendo da intensidade dos distúrbios, das condições ambientais locais e da disponibilidade de propágulos, tornando a recuperação florestal um processo altamente variável no tempo e no espaço (Chazdon, 2012; Jakovac et al., 2021).

A Floresta Ombrófila apresentou variação positiva na riqueza de espécies zoocóricas (Figura 2-C), que pode ser explicado por sua maior complexidade estrutural e maior diversidade de microhabitats, que oferecem suporte às comunidades de animais dispersores, como aves e mamíferos frugívoros (Tabarelli and Peres, 2002). Em florestas mais complexas e menos fragmentadas, as interações entre plantas e dispersores são mais frequentes, facilitando a dispersão e o estabelecimento de espécies zoocóricas. Esse ambiente favorece processos como a colonização de áreas abertas e o recrutamento de novas espécies (Carvalho, 2010; Souza et al., 2017). Além disso, a maior abundância de frutos zoocóricos pode atrair dispersores para essas florestas, promovendo um ciclo positivo de dispersão de sementes e recuperação florestal (Reid et al., 2015). Essa combinação de fatores reforça o papel essencial da fauna como mediadora do aumento de diversidade funcional e riqueza de espécies em Florestas Ombrófilas.

Em contraste, a variação negativa na riqueza de espécies zoocóricas encontrada nas Florestas de Galeria, sugere maior limitação de dispersão zoocórica nesses ambientes. Essas florestas possuem uma estrutura linear ao longo dos cursos d'água, o que pode limitar sua complexidade estrutural e a diversidade de microhabitats (Van Den Berg and Oliveira-Filho, 2000). Além disso, sua localização frequentemente as torna mais suscetíveis a distúrbios antrópicos, como fragmentação do habitat e alterações no uso do solo. Esses fatores reduzem a presença de dispersores, comprometendo os processos de dispersão zoocórica e o recrutamento de novas espécies (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Teixeira et al., 2008). Em ambientes mais degradados ou fragmentados, a dispersão de sementes é frequentemente limitada a curtas distâncias, levando à perda de diversidade funcional e à dificuldade de manutenção das interações planta-dispersor (Tabarelli et al., 2010, 2008). Assim, a variação negativa de espécies zoocóricas reflete a vulnerabilidade das Florestas de Galeria frente a distúrbios.

Nossos resultados confirmam a segunda hipótese, que previa variação na proporção de espécies zoocóricas e não zoocóricas entre os diferentes tipos florestais. De fato, a predominância de espécies zoocóricas foi maior na Floresta Ombrófila onde a densa cobertura florestal e a maior diversidade estrutural favorecem a dispersão por animais. Em contrapartida, a menor riqueza de espécies zoocóricas nas Florestas de Galeria sugere um ambiente menos propício para essa estratégia de dispersão, possivelmente favorecendo espécies não zoocóricas,

mais adaptadas às condições de maior abertura no dossel e sazonalidade dessas formações. Esse padrão sugere que as diferenças estruturais e ambientais entre os tipos florestais influenciam as estratégias de dispersão predominantes na sucessão.

4.2 Composição Funcional

Os resultados encontrados demonstraram que a variação do CWM de densidade de madeira apresentou diferenças estatisticamente significativas entre os tipos de florestas analisados, com variação positiva do CWM de densidade de madeira na Floresta de Galeria, variação positiva dos CWMs de comprimento e largura da folha e CWM de largura do pecíolo nas Florestas Semidecíduais. Já os CWMs do comprimento e largura da semente, tiveram variação positiva na Floresta de Galeria. Esses resultados indicam que processos ecológicos distintos, como as diferentes estratégias ecológicas das espécies arbóreas, estão conduzindo a dinâmica sucessional dessas áreas ao longo do tempo.

A variação positiva do CWM de densidade da madeira observada nas Florestas de Galeria reflete uma resposta adaptativa às condições ambientais dinâmicas e estressantes desses ecossistemas. Localizadas em áreas ripárias, essas florestas enfrentam variações no regime hídrico, como enchentes sazonais promovidas por inundações periódicas causadas pelas variações dos cursos d'água e períodos de seca, além de distúrbios como erosão e deposição de sedimentos (Marimon et al., 2014; Miguel et al., 2011). Essas condições favorecem espécies com estratégias conservadoras, que geralmente possuem maior densidade de madeira, e apresentam maior resistência mecânica a ventos fortes e alagamentos (Chave et al., 2009; Lohbeck et al., 2015), além da maior tolerância a embolia hídrica (Pineda-García et al., 2013), permitindo melhor sobrevivência em períodos de baixa disponibilidade hídrica e durante episódios de alagamento (Poorter et al., 2010). Esse recrutamento de espécies tardias sugere uma transição para uma fase mais estável e resiliente no processo sucessional, com implicações positivas para a capacidade de regeneração a longo prazo e a manutenção das funções ecossistêmicas.

A variação negativa do CWM de densidade da madeira observada na Floresta Semidecidual sugere uma dinâmica sucessional influenciada por distúrbios antrópicos, principalmente a expansão agrícola, reduzindo-as em pequenos fragmentos cujas suas estruturas e composições florísticas são por vezes fortemente alteradas (Ministério do Meio Ambiente, 2003). Em paisagens fragmentadas, o efeito de borda e as mudanças microclimáticas favorecem o recrutamento de espécies generalistas e de rápido crescimento, em detrimento de

espécies longevas e de maior especialização ecológica, caracterizando um processo de sucessão regressiva para estratégias iniciais de regeneração, conhecido como secundarização florestal (Joly et al., 2014; Santo-Silva et al., 2013). Esse processo tem sido amplamente documentado em fragmentos da Floresta Atlântica, onde perturbações antrópicas reduzem a diversidade funcional e levam à predominância de espécies adaptadas a ambientes perturbados (Cheptou et al., 2017; Joly et al., 2014).

A densidade da madeira está inversamente relacionada às taxas de crescimento, e os valores mais baixos relacionam-se com as espécies colonizadoras de áreas recentemente alteradas e de rápido crescimento, enquanto as espécies da madeira mais densa são mais longevas e estão associadas a maior resistência estrutural em florestas maduras (Larjavaara and Muller-Landau, 2010). Assim, a redução do CWM de densidade da madeira na Floresta Semidecidual sugere que distúrbios recentes ou contínuos estão promovendo um aumento na abundância de espécies pioneiras, dificultando a transição para um estágio sucessional mais avançado e estável (Silveira et al., 2021). Esse padrão pode indicar uma maior vulnerabilidade da regeneração dessas florestas, exigindo a manutenção de funções ecológicas essenciais, como o armazenamento de carbono, a ciclagem de nutrientes e a resiliência a eventos climáticos extremos. Nesse contexto, a implementação de estratégias de restauração que favoreçam a heterogeneidade estrutural e a conectividade entre fragmentos são fundamentais para mitigar os impactos da fragmentação e garantir a resiliência e desses ecossistemas no longo prazo.

A variação positiva no CWM de comprimento e largura das folhas encontrado em Florestas Semidecíduais, pode refletir uma estratégia adaptativa das espécies frente à alta sazonalidade hídrica dessas formações. Como descrevemos anteriormente, essas Florestas Semidecíduais são descritas por uma estação seca bem pronunciada, durante a qual muitas árvores perdem suas folhas para reduzir a perda de água por transpiração (Ávila-Lovera et al., 2019; Hasselquist et al., 2010; Iida et al., 2016). Já na estação chuvosa, a maior disponibilidade hídrica permite que as espécies invistam em folhas maiores, maximizando a assimilação de carbono e o crescimento rápido em um curto período de tempo (Evans and Poorter, 2001; Stefaniak et al., 2024). Apesar de folhas maiores estarem associadas a maior perda hídrica, o uso oportunista dessa estratégia durante a estação úmida pode ser vantajoso em ambientes com intensa sazonalidade, como as florestas semidecíduais (Bauerle and Bowden, 2011; Wright et al., 2017). Em síntese, embora a literatura relacione folhas menores à tolerância à seca, em Florestas Semidecíduais a maior disponibilidade de água durante a estação chuvosa permite que as plantas invistam temporariamente em folhas maiores. Essa estratégia oportunista maximiza

a aquisição de recursos durante o período favorável, contribuindo para o desempenho ecológico em ambientes marcados por intensa sazonalidade.

De forma complementar ao aumento do tamanho foliar, alterações na morfologia dos pecíolos também desempenham um papel importante na otimização da captação de luz, orientação e suporte das folhas. A variação positiva no CWM da largura dos pecíolos observada nas Florestas Semidecíduais pode indicar uma adaptação funcional a ambientes com forte sazonalidade climática. Pecíolos mais largos proporcionam maior rigidez e suporte estrutural para folhas maiores (Filartiga et al., 2022; Levionnois et al., 2020; Meira-Neto et al., 2019) permitindo um melhor posicionamento das folhas no dossel, reduzindo o autossombreamento e maximizando a interceptação de luz solar (Takenaka et al., 2001). Essa estratégia é particularmente vantajosa durante a estação chuvosa, quando a maior disponibilidade hídrica permite o investimento em estruturas foliares mais robustas, otimizando a fotossíntese (Evans and Poorter, 2001). Além disso, pecíolos mais largos podem favorecer o transporte de água e nutrientes até a lâmina foliar (Levionnois et al., 2020), contribuindo para uma regulação térmica mais eficiente e maior resiliência a estresses como altas temperaturas e ventos. Estudos clássicos destacam ainda que a morfologia dos pecíolos influencia diretamente o ângulo de incidência da luz e a eficiência do transporte hidráulico. Por exemplo, Niinemets et al., (2007) relacionaram pecíolos mais largos a uma orientação foliar mais eficiente, enquanto Pearcy et al., (2005) enfatizaram a importância do comprimento e da largura dos pecíolos na redução do autossombreamento, e Takenaka, (1994) destacou sua contribuição para o equilíbrio entre captação de luz e controle térmico em espécies tropicais. Assim, o aumento na largura dos pecíolos nas Florestas Semidecíduais pode refletir uma estratégia adaptativa que melhora a eficiência fotossintética e o transporte de recursos, favorecendo a persistência das espécies em ambientes altamente sazonais.

Encontramos uma variação positiva no CWM de comprimento e largura das sementes em Florestas de Galeria, enquanto em Florestas Ombrófilas a variação no comprimento das sementes foi menor. Esse padrão pode estar associado às diferenças nas condições ambientais e na composição funcional das espécies entre essas formações florestais. Florestas de Galeria, por estarem associadas a corpos d'água, apresentam solos mais úmidos (Felfili et al., 2001; Marimon et al., 2014), o que pode favorecer espécies com sementes grandes, que têm grande sucesso em locais de regeneração mais estressantes (Doughty et al., 2025; Muller-Landau, 2010). Sementes de maior tamanho geralmente possuem mais reservas nutritivas, produzindo mudas vigorosas com maior capacidade competitiva (Muller-Landau, 2010; Ressel et al., 2004;

Wendt et al., 2022). Por outro lado, as Florestas Ombrófilas, caracterizadas por menor variação sazonal, umidade constante e menor perturbação do solo (Oliveira-Filho and Fontes, 2000), espécies com sementes menores podem ser favorecidas, pois têm mais sucesso em locais de regeneração menos estressante (Muller-Landau, 2010). Portanto, a menor necessidade de reservas nutritivas nas sementes pequenas pode ser compensada pelas condições ambientais mais benéficas, que favorecem o desenvolvimento das plântulas (Ressel et al., 2004). Além disso, sementes menores permitem uma maior diversidade de estratégias de dispersão, onde pequenos frugívoros aviários podem transportá-las a distâncias maiores, aumentando as chances de recrutamento e estabelecimento (Doughty et al., 2025).

Estudos mostram que a defaunação de frugívoros de grande porte pode reduzir o tamanho das sementes em ecossistemas vegetais, pois esses dispersores são fundamentais para o transporte de sementes grandes por longas distâncias (Pothasin et al., 2022). Galetti et al., (2013) observaram que, populações de palmeiras, áreas privadas de grandes frugívoros aviários por várias décadas apresentam sementes significativamente menores em comparação com florestas não defaunadas, indicando que a ausência desses dispersores gera uma pressão seletiva contra sementes grandes. De maneira semelhante, Effiom et al., (2013) e Bello et al., (2015) constataram que a redução na abundância de grandes frugívoros, incluindo primatas e outros mamíferos de grande porte, em florestas tropicais provocou mudanças na composição funcional da comunidade vegetal, favorecendo espécies com menores sementes, adaptadas à dispersão por pequenos vertebrados ou mecanismos abióticos. Apesar disso, nossos resultados não evidenciaram essa relação de redução no tamanho das sementes em relação ao tipo de dispersão nas Florestas de Galeria. Nesse caso, mecanismos alternativos de dispersão, como hidrocoria (dispersão pela água) e barocoria (dispersão por gravidade), podem desenvolver um papel complementar na manutenção dessas espécies na comunidade (Doughty et al., 2025; Marimon et al., 2014).

Esses resultados confirmam parcialmente nossa terceira hipótese, pois, embora a variação nas características funcionais entre as florestas reflita adaptações às condições ambientais e sucessionais, nem todas as formações seguiram um gradiente linear de estratégias funcionais. Enquanto as Florestas de Galeria apresentaram traços mais conservadores, as Florestas Semidecíduais apresentaram traços aquisitivos mais evidentes, e as Florestas Ombrófilas não exibiram um padrão claro de maior eficiência no uso de recursos. Essas diferenças ressaltam a influência dos fatores ambientais na sucessão secundária e destacam a necessidade de estratégias de restauração ajustadas às particularidades de cada formação

florestal. Assim, a incorporação do conhecimento sobre traços funcionais pode otimizar ações de recuperação, promovendo maior sucesso na regeneração da biodiversidade e da biomassa.

As variações nos traços funcionais entre as formações florestais da Mata Atlântica refletem distintas estratégias ecológicas e dinâmicas específicas. Em Florestas de Galeria, a associação entre sementes maiores e maior densidade da madeira indica uma variação dos traços em direção as estratégias conservadoras, possivelmente adaptadas a solos úmidos e instáveis. As Florestas Semidecíduais apresentam espécies de crescimento rápido, evidenciadas pela variação positiva no tamanho foliar e menor densidade da madeira. Já as Florestas Ombrófilas apresentaram um aumento na riqueza de espécies zoocóricas e uma redução no comprimento das sementes, indicando uma maior dependência da dispersão por animais.

Por fim, os resultados reforçam a complexidade das dinâmicas sucessionais em florestas tropicais secundárias, demonstrando que enquanto alguns aspectos estruturais como riqueza e biomassa podem não variar significativamente em curto prazo, componentes funcionais e modos de dispersão são sensíveis aos filtros ambientais e refletem adaptações específicas às condições locais. Esse conhecimento é fundamental para orientar estratégias de restauração e conservação que considerem as especificidades de cada formação florestal, promovendo não apenas a recuperação estrutural, mas também funcional e ecológica das paisagens fragmentadas da Mata Atlântica.

5. CONCLUSÃO

Os resultados desse estudo trazem uma contribuição inovadora para a ecologia da sucessão florestal, pois, diferentemente da maioria dos trabalhos que analisam a recuperação de florestas secundárias em um único tipo de formação, esta pesquisa compara a dinâmica sucessional em três florestas distintas da Mata Atlântica, oferecendo novos insights sobre os mecanismos que regulam a regeneração de florestas secundárias. Essa abordagem permite uma compreensão mais ampla dos processos ecológicos que orientam a regeneração, sugerindo que as diferentes condições ambientais e trajetórias sucessionais influenciam a recuperação da biodiversidade e da biomassa ao longo do tempo.

Os resultados destacam as Florestas de Galeria apresentaram uma variação das características funcionais, em direção as estratégias conservadoras de uso de recursos, em relação as Florestas Semidecíduais, que apresentam espécies de crescimento rápido, e Florestas Ombrófilas, que mostram maior dependência da dispersão zoocórica. Essas diferenças evidenciam a necessidade de abordagens de restauração adaptativas, ajustadas às condições

ambientais locais. Dessa forma, esse estudo contribui para um entendimento mais abrangente dos fatores que moldam a sucessão florestal na Mata Atlântica e fornece subsídios para o aprimoramento das estratégias de restauração. A incorporação dos traços funcionais na formulação de políticas de conservação pode maximizar a recuperação da biodiversidade e da biomassa, promovendo estratégias mais eficazes e baseadas em princípios ecológicos sólidos para a restauração de florestas tropicais.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ali, A., Yan, E.-R., Chang, S.X., Cheng, J.-Y., Liu, X.-Y., 2017. Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests. *Science of The Total Environment* 574, 654–662. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.022>
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P.L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R.L., Meave, J.A., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research: Multiple successional pathways. *Biol Rev* 92, 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Ávila-Lovera, E., Urich, R., Coronel, I., Tezara, W., 2019. Seasonal gas exchange and resource-use efficiency in evergreen versus deciduous species from a tropical dry forest. *Tree Physiology* 39, 1561–1571. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz060>
- Bauerle, W.L., Bowden, J.D., 2011. Predicting Transpiration Response to Climate Change: Insights on Physiological and Morphological Interactions that Modulate Water Exchange from Leaves to Canopies. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.46.2.163>
- Bello, C., Galetti, M., Pizo, M.A., Magnago, L.F.S., Rocha, M.F., Lima, R.A.F., Peres, C.A., Ovaskainen, O., Jordano, P., 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Sci. Adv.* 1, e1501105. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501105>
- BFG, 2018. Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia* 69, 1513–1527. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869402>
- Carvalho, F.A., 2010. Síndromes de dispersão de espécies arbóreas de florestas ombrófilas submontanas do estado do Rio de Janeiro. *Rev. Árvore* 34, 1017–1023. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622010000600007>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A.E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12, 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chazdon, R., 2012. Regeneração de florestas tropicais. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi - Ciências Naturais* 7, 195–218. <https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v7i3.587>
- Chazdon, R.L., Brancalion, P.H.S., Lamb, D., Laestadius, L., Calmon, M., Kumar, C., 2017. A Policy-Driven Knowledge Agenda for Global Forest and Landscape Restoration. *Conservation Letters* 10, 125–132. <https://doi.org/10.1111/conl.12220>
- Chazdon, R.L., Broadbent, E.N., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Zambrano, A.M.A., Aide, T.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Craven, D., Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velazquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Poorter, L., 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances* 2, e1501639. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501639>
- Cheptou, P.-O., Hargreaves, A.L., Bonte, D., Jacquemyn, H., 2017. Adaptation to fragmentation: evolutionary dynamics driven by human influences. *Philosophical*

- Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 372, 20160037.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0037>
- Core Team. (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022. URL <https://www.R-project.org/>
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H. ter, Morgan, H.D., Heijden, M.G.A. van der, Pausas, J.G., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönlisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P.B., Moles, A.T., Dickie, J., Gillison, A.N., Zanne, A.E., Chave, J., Joseph Wright, S., Sheremet'ev, S.N., Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J.S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M.D., Gorné, L.D., 2016a. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529, 167–171.
- Doughty, C.E., Wiebe, B.C., Keany, J.M., Gaillard, C., Abraham, A.J., Kristensen, J.A., 2025. Ecosystem engineers alter the evolution of seed size by impacting fertility and the understory light environment. *Palaeontology* 68, e70002.
<https://doi.org/10.1111/pala.70002>
- Effiom, E.O., Nuñez-Iturri, G., Smith, H.G., Ottosson, U., Olsson, O., 2013. Bushmeat hunting changes regeneration of African rainforests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, 20130246. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0246>
- Evans, J.R., Poorter, H., 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment* 24, 755–767. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00724.x>
- Fajardo, A., Siefert, A., Laughlin, D.C., 2024. Wood density and leaf size jointly predict woody plant growth rates across (but not within) species along a steep precipitation gradient. *Journal of Ecology* 112, 374–388. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14240>
- Felfili, J., Mendonça, R., Walter, B., Silva Jr, M., Nóbrega, M., Fagg, C., Sevilha, A., Silva, M., 2001. Flora fanerogâmica das Matas de Galeria e Ciliares do Brasil Central. pp. 195–263.
- Filartiga, A.L., Klimeš, A., Altman, J., Nobis, M.P., Crivellaro, A., Schweingruber, F., Doležal, J., 2022. Comparative anatomy of leaf petioles in temperate trees and shrubs: the role of plant size, environment and phylogeny. *Annals of Botany* 129, 567–582.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcac014>
- Finegan, B., Peña-Claros, M., de Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M.S., Carreño-Rocabado, G., Casanoves, F., Díaz, S., Eguiguren Velepucha, P., Fernandez, F., Licona, J.C., Lorenzo, L., Salgado Negret, B., Vaz, M., Poorter, L., 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology* 103, 191–201.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12346>
- Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M.C., Fadini, R., Von Matter, S., Leite, A.B., Labecca, F., Ribeiro, T., Carvalho, C.S., Collevatti, R.G., Pires, M.M., Guimarães, P.R., Brancalion, P.H., Ribeiro, M.C., Jordano, P., 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* 340, 1086–1090.
<https://doi.org/10.1126/science.1233774>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.-P., 2004. Plant

- functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902–910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Grime, J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17, 255–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x>
- Grime, J.P., Hodgson, J.G., Hunt, R., 1988. *Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species*. Springer.
- Hasselquist, N.J., Allen, M.F., Santiago, L.S., 2010. Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia* 164, 881–890. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1725-y>
- IBGE (Ed.), 2012. *Manual técnico da vegetação brasileira, 2ª edição revista e ampliada*. ed, *Manuais técnicos em geociências*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE, Rio de Janeiro.
- Iida, S., Shimizu, T., Tamai, K., Kabeya, N., Shimizu, A., Ito, E., Ohnuki, Y., Chann, S., Keth, N., 2016. Interrelationships among dry season leaf fall, leaf flush and transpiration: insights from sap flux measurements in a tropical dry deciduous forest. *Ecohydrology* 9, 472–486. <https://doi.org/10.1002/eco.1650>
- Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Crouzeilles, R., Peña-Claros, M., Mesquita, R.C.G., Bongers, F., 2021. The role of land-use history in driving successional pathways and its implications for the restoration of tropical forests. *Biological Reviews* 96, 1114–1134. <https://doi.org/10.1111/brv.12694>
- Joly, C.A., Metzger, J.P., Tabarelli, M., 2014. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist* 204, 459–473. <https://doi.org/10.1111/nph.12989>
- Larjavaara, M., Muller-Landau, H.C., 2010. Rethinking the value of high wood density. *Functional Ecology* 24, 701–705. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01698.x>
- Laughlin, D.C., 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecol Lett* 17, 771–784. <https://doi.org/10.1111/ele.12288>
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2007. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Funct Ecology* 0, 071124124908001-???. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Levionnois, S., Coste, S., Nicolini, E., Stahl, C., Morel, H., Heuret, P., 2020. Scaling of petiole anatomies, mechanics and vasculatures with leaf size in the widespread Neotropical pioneer tree species *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae). *Tree Physiology* 40, 245–258. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz136>
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Poorter, L., Bongers, F., 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>
- Lorenzi, H. (1992) *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*, v. 1. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, SP.
- Lorenzi, H. (1998) *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*, v. 2. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, SP.
- Lorenzi, H. (2011) *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*, v. 3. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, SP.

- Louault, F., Pillar, V.D., Aufrère, J., Garnier, E., Soussana, J. -F., 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16, 151–160. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02350.x>
- Maracahipes, L., Carlucci, M.B., Lenza, E., Marimon, B.S., Marimon, B.H., Guimarães, F.A.G., Cianciaruso, M.V., 2018. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 34, 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006>
- Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Feldpausch, T.R., Oliveira-Santos, C., Mews, H.A., Lopez-Gonzalez, G., Lloyd, J., Frantzak, D.D., de Oliveira, E.A., Maracahipes, L., Miguel, A., Lenza, E., Phillips, O.L., 2014. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity* 7, 281–292. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.818072>
- Meira-Neto, J.A.A., Nunes Cândido, H.M., Miazaki, Â., Pontara, V., Bueno, M.L., Solar, R., Gastauer, M., 2019. Drivers of the growth–survival trade-off in a tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 30, 1184–1194. <https://doi.org/10.1111/jvs.12810>
- Meli, P., Holl, K.D., Benayas, J.M.R., Jones, H.P., Jones, P.C., Montoya, D., Mateos, D.M., 2017. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *Plos One* 12, e0171368. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171368>
- Miguel, A., Marimon, B.S., Oliveira, E.A. de, Maracahipes, L., Marimon-Junior, B.H., 2011. Dinâmica da comunidade lenhosa de uma floresta de galeria na transição Cerrado-Floresta Amazônica no Leste de Mato Grosso, em um período de sete anos (1999 a 2006). *Biota Neotrop.* 11, 53–61. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000100005>
- Muller-Landau, 2010. The tolerance–fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 4242–4247. <https://doi.org/10.1073/pnas.0911637107>
- Niinemets, Ü., Portsmuth, A., Tena, D., Tobias, M., Matesanz, S., Valladares, F., 2007. Do we Underestimate the Importance of Leaf Size in Plant Economics? Disproportional Scaling of Support Costs Within the Spectrum of Leaf Physiognomy. *Annals of Botany* 100, 283–303. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm107>
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L., 2000. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica* 32, 793–810. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00619.x>
- Oliveira-Filho, A.T., 2009. Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema - prático e flexível - ou uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia* 60, 237–258. <https://doi.org/10.1590/2175-7860200960201>
- Pearcy, R.W., Muraoka, H., Valladares, F., 2005. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. *New Phytologist* 166, 791–800. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01328.x>
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F.C., 2013. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell & Environment* 36, 405–418. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02582.x>
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., de Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H.,

- DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernandez-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., de Oliveira, A.A., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Toledo, M., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Rozendaal, D.M.A., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530, 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.-C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z., Sass-Klaassen, U., 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. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>
- Poorter, L., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Almeida, de J.S., Álvarez, F.S., Andrade, J.L., Arreola Villa, L.F., Becknell, J.M., Bhaskar, R., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., César, R.G., Chave, J., Chazdon, R.L., Dalla Colletta, G., Craven, D., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Díaz García, E., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito Santo, M.M., Fernandes, G.W., Finegan, B., Granda Moser, V., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Kennard, D., Lebrija-Trejos, E., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Lopez, O.R., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Mora, F., de Souza Moreno, V., Müller, S.C., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Oliveira, R.S., Paz, H., Sanchez-Azofeifa, A., Sanaphre-Villanueva, L., Toledo, M., Uriarte, M., Utrera, L.P., van Breugel, M., van der Sande, M.T., Veloso, M.D.M., Wright, S.J., Zanini, K.J., Zimmerman, J.K., Westoby, M., 2021. Functional recovery of secondary tropical forests. *Proc Natl Acad Sci U S A* 118, e2003405118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2003405118>
- Pothasin, P., Paradis, E., Brockelman, W.Y., Nathalang, A., Khemrugka, T., Lomwong, N., Thripob, P., Saenprasert, R., Chanthorn, W., 2022. Seed Size Variation of Trees and Lianas in a Tropical Forest of Southeast Asia: Allometry, Phylogeny, and Seed Trait - Plant Functional Trait Relationships. *Front. Plant Sci.* 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.852167>
- Powers, J.S., Marín-Spiotta, E., 2017. Ecosystem Processes and Biogeochemical Cycles in Secondary Tropical Forest Succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48, 497–519. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022944>
- Ramos, A.M.; Santos, L.A.R.; Fortes, L.T.G. (EDS.) (2009) Normais climatológicas do Brasil: 1961-1990. Brasília: INMET, 2009.
- Reid, J.L., Holl, K.D., Zahawi, R.A., 2015. Seed dispersal limitations shift over time in tropical forest restoration. *Ecological Applications* 25, 1072–1082. <https://doi.org/10.1890/14-1399.1>
- Ressel, K., Guilherme, F.A.G., Schiavini, I., Oliveira, P.E., 2004. Ecologia morfofuncional de plântulas de espécies arbóreas da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Braz. J. Bot.* 27, 311–323. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042004000200010>
- Rezende, V.L., Bueno, M.L., Eisenlohr, P.V., Oliveira-Filho, A.T., 2018. Patterns of tree species variation across southern South America are shaped by environmental factors and historical processes. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 34, 10–16. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.002>

- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation, Conservation Issues in the Brazilian Atlantic Forest* 142, 1141–1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- Rozendaal, D.M., Bongers, F., Assessor, T.M., Alvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T.V., Brancalion, P.H., Cabral, G.A.L., Calvo-Rodriguez, S., Chave, J., César, R.G., Chazdon, R.L., Condit, R., Dallinga, J.S., de Almeida-Cortez, J.S., de Jong, B., de Oliveira, A., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Dutrieux, L.P., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., García, H., Gonzalez, N., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Hubbell, S., Jakovac, C.C., Hernández, A.J., Junqueira, A.B., Kennard, D., Larpin, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lebrija-Trejos, E., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R.C.G., Mora, F., Müller, S.C., Muñoz, R., de Oliveira Neto, S.N., Norden, N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Ortiz-Malavassi, E., Ostertag, R., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Aguilar-Cano, J., Rodriguez-Buritica, S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Romero, M.A., Ruíz, J., Sanchez-Azofeifa, A., de Almeida, A.S., Silver, W.L., Schwartz, N.B., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., de Sá Sampaio, E.V., van Breugel, M., van der Wal, H., Martins, S.V., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Villa, P., Williamson, G.B., Zanini, K.J., Zimmerman, J., Poorter, L., 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances* 5, eaau3114. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>
- Santos, H.G. dos, 2013. Sistema brasileiro de classificação de solos, 3a edição revista e ampliada. ed. Embrapa, Brasília, DF.
- Santo-Silva, E.E., Almeida, W.R., Melo, F.P.L., Zickel, C.S., Tabarelli, M., 2013. The Nature of Seedling Assemblages in a Fragmented Tropical Landscape: Implications for Forest Regeneration. *Biotropica* 45, 386–394. <https://doi.org/10.1111/btp.12013>
- Silveira, M.F., da Silva, A.C., Duarte, E., Monteiro Muzeka, L., Larsen, J.G., dos Santos, V., Lovatel, Q.C., Higuchi, P., Silveira, M.F., da Silva, A.C., Duarte, E., Monteiro Muzeka, L., Larsen, J.G., dos Santos, V., Lovatel, Q.C., Higuchi, P., 2021. Functional composition of subtropical highland forests in different successional stages in southern Brazil. *Bosque (Valdivia)* 42, 333–341. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002021000300333>
- Souza, S.C.P.M. de, Rodrigues, R.R., Joly, C.A., 2017. O banco de sementes e suas implicações na diversidade da Floresta Ombrófila Densa Submontana no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, SP, Brasil. *Hoehnea* 44, 378–393. <https://doi.org/10.1590/2236-8906-61/2016>
- Sterck, F., Poorter, L., Schieving, F., 2006. Leaf Traits Determine the Growth-Survival Trade-Off across Rain Forest Tree Species. *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/503056>
- Stefaniak, E.Z., Tissue, D.T., Dewar, R.C., Medlyn, B.E., 2024. Optimal carbon storage during drought. *Tree Physiology* tpae032. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpae032>
- Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Peres, C.A., 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation, Conserving complexity: Global change and community-scale interactions* 143, 2328–2340. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.02.005>

- Tabarelli, M., Lopes, A.V., Peres, C.A., 2008. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. *Biotropica* 40, 657–661. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00454.x>
- Tabarelli, M., Peres, C.A., 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation* 106, 165–176. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00243-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00243-9)
- Takenaka, A., 1994. Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research* 9, 109–114. <https://doi.org/10.1007/BF02347485>
- Takenaka, A., Takahashi, K., Kohyama, T., 2001. Optimal leaf display and biomass partitioning for efficient light capture in an understorey palm, *Licuala arbuscula*. *Functional Ecology* 15, 660–668. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00562.x>
- Teixeira, A. de P., Assis, M.A., Siqueira, F.R., Casagrande, J.C., 2008. Tree species composition and environmental relationships in a Neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. *Wetlands Ecol Manage* 16, 451–461. <https://doi.org/10.1007/s11273-008-9082-x>
- Teixeira, H.M., Cardoso, I.M., Bianchi, F.J.J.A., da Cruz Silva, A., Jamme, D., Peña-Claros, M., 2020. Linking vegetation and soil functions during secondary forest succession in the Atlantic forest. *Forest Ecology and Management* 457, 117696. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117696>
- Tilman, D., 1997. Community Invasibility, Recruitment Limitation, and Grassland Biodiversity. *Ecology* 78, 81–92. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0081:CIRLAG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0081:CIRLAG]2.0.CO;2)
- Van Den Berg, E., Oliveira-Filho, A.T., 2000. Composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta ripária em Itutinga, MG, e comparação com outras áreas. *Braz. J. Bot.* 23, 231–253. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042000000300002>
- Vancine, M.H., Muylaert, R.L., Niebuhr, B.B., Oshima, J.E. de F., Tonetti, V., Bernardo, R., De Angelo, C., Rosa, M.R., Grohmann, C.H., Ribeiro, M.C., 2024. The Atlantic Forest of South America: Spatiotemporal dynamics of the vegetation and implications for conservation. *Biological Conservation* 291, 110499. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110499>
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R., Lima, J.C.A., 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.
- Villanova, P.H., Torres, C.M.M.E., Jacovine, L.A.G., Soares, C.P.B., Silva, L.F. da, Schettini, B.L.S., Rocha, S.J.S.S. da, 2019. Carbon stock growth in a secondary Atlantic Forest. *Rev. Árvore* 43, e430402. <https://doi.org/10.1590/1806-90882019000400002>
- Wendt, A.L., Chazdon, R.L., Vargas Ramirez, O., 2022. Successional trajectories of seed dispersal mode and seed size of canopy tree species in wet tropical forests. *Front. For. Glob. Change* 5. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.946541>
- Wright, I.J., Dong, N., Maire, V., Prentice, Eu.C., Westoby, M., Díaz, S., Gallagher, R.V., Jacobs, B.F., Kooyman, R., Law, E.A., Leishman, M.R., Niinemets, Ü., Reich, P.B., Sack, L., Villar, R., Wang, H., Wilf, P., 2017. Global climatic drivers of leaf size. *Science* 357, 917–921. <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>

CONCLUSÕES GERAIS

Este estudo oferece uma compreensão abrangente dos processos que regem a sucessão ecológica em florestas secundárias da Mata Atlântica, integrando análises de traços funcionais, riqueza, biomassa acima do solo, variáveis ambientais e grupos funcionais relacionados à dispersão e à sucessão. Os resultados desafiam paradigmas estabelecidos, evidenciando que, ao longo da sucessão, os fatores que influenciam a altura das árvores e os estoques de carbono acima do solo não seguem padrões lineares ou uniformes. A altura máxima das espécies revelou-se um proxy eficaz para estimar o estoque de carbono, especialmente em contextos em que medições diretas são inviáveis. Os principais fatores que influenciaram a altura das árvores e os estoques de carbono incluíram o comprimento das sementes, o comprimento dos frutos, o comprimento das folhas, o comprimento do pecíolo e a densidade da madeira.

As variáveis ambientais, como déficit hídrico (CWD), temperatura média anual (MAT), amplitude térmica e topografia (inclinação e elevação), demonstraram papel crucial na modulação dos traços funcionais das espécies e nas trajetórias sucessionais. O CWD favorece espécies com estratégias conservativas, enquanto a MAT está associada a espécies pioneiras com sementes e frutos menores. A amplitude térmica limita a dispersão zoocórica, e a topografia influencia a estrutura da comunidade, sugerindo que áreas inclinadas e elevadas devem ser manejadas com espécies de grande porte para aumentar a complexidade estrutural.

A comparação entre diferentes formações florestais (Semidecíduais, de Galeria e Ombrófilas) revelou estratégias sucessionais distintas, refletindo adaptações às condições ambientais locais. Florestas Semidecíduais abrigam espécies de crescimento rápido; Florestas de Galeria apresentam características conservadoras; e Florestas Ombrófilas dependem mais da dispersão zoocórica. Esses padrões ressaltam a importância de abordagens de restauração adaptativas, ajustadas às especificidades de cada ecossistema.

Em suma, a integração de traços funcionais, riqueza de espécies, biomassa acima do solo, variáveis ambientais e estratégias de dispersão proporciona insights valiosos para a formulação de políticas de conservação e restauração florestal. Considerar a heterogeneidade ambiental e as características funcionais das espécies é fundamental para promover a recuperação da biodiversidade e da funcionalidade dos ecossistemas, contribuindo para estratégias de restauração mais eficazes e sustentáveis na Mata Atlântica.

ANEXO

Anexo 1 - Tabela 1: Áreas e tipologias de estudo nos estados da Bahia e Minas Gerais (Diniz et al., 2021)

Área de estudo e localização	Tipo Veg.	Coord. Geográficas	Censos (anos)	Bacia Hidrográfica	Clima	Prec. (mm)	Temp. (C°)
Mata do Mumbaça, Dionísio-MG	FSS	19°48'S e 42°31'W	2006/2010	Rio Doce	Cwb	1.133	23.4
Reserva Santa Cruz, Dionísio-MG	FSS	23°74,7'98"S e 18°07'78"W	2008/2012	Rio Doce	Cwb	1.134	23.5
Reserva Lagoa do Capim, Dionísio-MG	FSS	19°52'10"S e 42°34'50"W	2007/2011	Rio Doce	Cwb	1.130	23.3
Reserva Córrego Fundo, Quartel Geral-MG	FG	19°20'33"S e 45° 27'04.6"W	2006/2010	Alto do Rio São Francisco	Aw	1.375	22.7
Mata do Ticó, Carbonita-MG	FG	17°43'23"S e 43°17'14"W	2007/2011	Rio Jequitinhonha	Cwa	1.151	21.1
APP Santa Bárbara, Carbonita-MG	FG	17°36'50"S e 43°08'48"W	2006/2010	Rio Jequitinhonha	Cwa	1.094	21
15A, Mucuri-BA	FOD	18°04'47"S e 39°54'57"W	2007/2011	Rio Mucuri	Af	1.142	24.4
Reserva da Fazenda Palhal, Prado, BA	FOD	17°15'41"S e 39°29'43"W	2005/2009	Rio Jucuruçu do Sul	Af	1.049	24.6
Reserva Sombra da Tarde, Alcobaça-BA	FOD	17°23'24"S e 39°26'31"W	2006/2010	Rio Itanhetinga	Af	1.047	24.4

Tipo Veg.: tipologia florestal a qual determinada área de estudo pertence; Coord. Geográficas: coordenadas geográficas de localização as áreas de estudo; Censos (anos): anos em que foram conduzidos os inventários (censos) de cada área de estudo, constituindo a base de dados para estudo da dinâmica; Parc. Nº: quantidade de subparcelas alocadas; Clima: clima típico das áreas de estudo; Prec. (mm): precipitação média anual; Temp. (C°): temperatura média anual; FOD: Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas; FG: Floresta de Galeria; FSS: Floresta Semidecidual Submontana. Critério de inclusão dos indivíduos arbóreos: iguais ou maiores que 10 cm de diâmetro ocorrentes em subparcelas de 10 x 10 m; Prec. (mm) e Temp. (C°) foram extraídas do software World Clim 1.4 e a classificação climática baseada no Sistema de Köppen.