



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

BEATRIZ VITÓRIA BARBOSA DA SILVA

**Arquitetura hidráulica e coordenação de atributos funcionais de
comunidades vegetais em florestas secundárias**

Belém

2024

BEATRIZ VITÓRIA BARBOSA DA SILVA

**Arquitetura hidráulica e coordenação de atributos funcionais de
comunidades vegetais em florestas secundárias**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia do convênio Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia

Linha de Pesquisa: Ecologia de ecossistemas

Orientadora: Dr^a. Grazielle Sales Teodoro-
Universidade Federal do Pará-UFPA

Coorientadora: Dr^a Deborah Mattos
Guimarães Apgaua - School for Field Studies
– Australia

Coorientador: Dr. Fernando Elias –
EMBRAPA Amazônia Oriental

Belém

2024

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)**

S586a Silva, Beatriz Vitória Barbosa da.
Arquitetura hidráulica e coordenação de atributos funcionais de
comunidades vegetais em florestas secundárias / Beatriz Vitória
Barbosa da Silva. — 2024
XLI, 41 f. : il. color.

Orientador(a): Prof^ª. Dra. Grazielle Sales Teodoro
Coorientação: Prof^ª. Dra. Deborah Mattos Guimarães Apgaua
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Pará,
Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em
Ecologia, Belém, 2024

1. xilema. 2. filtros ambientais. 3. anatomia da madeira. 4.
sucessão ecológica. I. Título.

CDD 577.09811

BEATRIZ VITÓRIA BARBOSA DA SILVA

**Arquitetura hidráulica e coordenação de atributos funcionais de
comunidades vegetais em florestas secundárias**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia do convênio Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia pela comissão julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Dr^a. Grazielle Sales Teodoro

Universidade Federal do Pará (Presidente)

Dr. Mauro Brum

University of New Hampshire (Avaliador externo)

Dr^a. Caroline Signori-Müller

University of Exeter (Avaliador externo)

Dr^a. Thaisa Sala Michelan

Universidade Federal do Pará (Membro suplente)

Aprovada em: 05/01/2024

Local: Videoconferência, via Google Meet.

À minha mãe e minha avó que
venceram o mundo.

Dedico esta dissertação.

AGRADECIMENTOS

Todo o caminho é imprevisível, sobretudo o de quem trabalha com ciência. Logo, o meu não poderia ser diferente. Não conseguiria chegar até aqui sozinha, então aqui vão meus agradecimentos:

À Deus e a minha grande intercessora, Nossa Senhora de Nazaré. Meu grande alento nessa jornada é saber que existem planos bem maiores que os meus.

À minha mãe e à minha avó (*in memoriam*), tudo o que sou devo a elas, meus exemplos de amor, força e coragem. Amo vocês até o infinito.

À minha orientadora amada, Grazielle, obrigada pelos incríveis sete anos de parceria e aprendizados. Você é meu exemplo de mulher cientista. Espero ser como você quando eu crescer.

Aos meus coorientadores, Fernando e Deborah, obrigada pelos ensinamentos e por aceitarem fazer parte dessa empreitada comigo.

Aos meus amigos de infância Léo, Paulo e Iuri. Amo vocês

Às minhas amigas da graduação: Jéssica, Malena, Amanda, Tainá e Jamyle. Amo vocês, cobrinhas.

Aos amigos do laboratório ECOPRO, minha casa, são muitos nomes que não caberiam aqui...então deixo meus agradecimentos a cada um por todo o apoio, afeto, amizade e rolês aleatórios. Espero continuar fazendo ciência com vocês por muito tempo, se Deus quiser.

À Luane, por ser minha parceira de pesquisa desde a graduação. Let's go, girl!

Ao time de coleta em Bragança: Luane, Karol, Vanessa, Jucelino e Breno (*in memoriam*). Essa dissertação só existe por causa de todo o empenho de vocês.

À UFPA, por ser minha segunda casa nesses últimos anos e por todo o apoio.

A todos os órgãos de fomento à pesquisa que participaram do projeto: FAPESPA (bolsa de mestrado), MPEG e EMBRAPA.

À iniciativa Rede Amazônia Sustentável pelo apoio logístico e financeiro.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e seu corpo técnico e docente.

Às pessoas que auxiliaram o campo de coleta em Bragança: Seu Jair, Cleito, Admilson e Dona Maria. Obrigada por tudo. Sinto saudades de todos.

“[...]Tantos laços, tantas
amarras

Os controles, pretensões

Nada adianta se o vento não
soprar

Esse vento sob minhas asas

Eu não mando mais em nada

Sei que é alto, mas eu vou
pular[...]”

130 anos – Agridoce

Arquitetura hidráulica e coordenação de atributos funcionais de comunidades vegetais em florestas secundárias

RESUMO

As florestas secundárias surgem após múltiplos usos do solo e são reconhecidas pela sua importância na captura de carbono e mitigação das mudanças climáticas. Buscamos compreender as estratégias de uso e aquisição de recursos em florestas secundárias a partir dos atributos anatômicos de arquitetura hidráulica, os quais são bons indicadores da eficiência no transporte hídrico pelas plantas. Para isso, comparamos um conjunto de atributos de arquitetura hidráulica em florestas secundárias em um gradiente sucessional em áreas de 9, 12, 30 e 50 anos na Amazônia Oriental. Avaliamos a coordenação da densidade da madeira com atributos anatômicos dos ramos. Ademais, avaliamos se a trajetória funcional dos atributos relacionados a arquitetura hidráulica é influenciada pelas variáveis do solo e taxas de crescimento e mortalidade das espécies estudadas. As florestas apresentaram diferentes estratégias de uso da água ao longo do gradiente de idade, onde as florestas mais jovens apresentaram características relacionadas à maior eficiência hidráulica e as florestas antigas maiores investimentos em segurança hidráulica. Não encontramos coordenação entre a densidade da madeira e os atributos de arquitetura hidráulica e não observamos uma influência significativa dos fatores edáficos e as taxas de dinâmica da biomassa nas áreas de estudo. Nossos resultados indicam uma variação nas estratégias das comunidades ao longo do gradiente de idade, com implicações para a sobrevivência das espécies, visto que as espécies de crescimento mais rápido (pioneiras) que predominam nos estágios iniciais de sucessão tendem a ser mais vulneráveis à cavitação.

Palavras-chave: xilema, filtros ambientais, anatomia da madeira, sucessão ecológica

Hydraulic architecture and coordination of plant communities' functional traits in secondary forests

ABSTRACT

Secondary forests emerge after multiple land uses and are recognized for their importance in carbon capture and climate change mitigation. We aim to understand the strategies for using and acquiring resources in secondary forests based on the anatomical attributes of hydraulic architecture, which are good indicators of the efficiency of water transport by plants. To this end, we compared a set of hydraulic architecture attributes in secondary forests across a successional gradient in areas of 9, 12, 30, and 50 years old in the Eastern Amazon. We evaluated the coordination of wood density with the anatomical traits of the branches. In addition, we assessed whether the functional trajectory of traits related to hydraulic architecture is influenced by soil variables and growth and mortality rates of the species studied. The forests exhibited different water use strategies along the age gradient. Younger forests showed characteristics related to greater hydraulic efficiency while older forests showed greater investment in hydraulic safety. We found no coordination between wood density and hydraulic architecture traits and no significant influence of edaphic factors and biomass dynamics rates in the study areas. Our results indicate a variation in community strategies along the age gradient, with implications for species survival, since the faster-growing species (pioneers) that predominate in the early stages of succession tend to be more vulnerable to cavitation.

Keywords: xylem, environmental filters, wood anatomy, ecological succession

SUMÁRIO

RESUMO	11
INTRODUÇÃO	12
MATERIAL E MÉTODOS	14
Área de estudo.....	14
Seleção das espécies	15
Amostragem dos atributos funcionais	15
Características do solo	18
Taxas de crescimento e mortalidade das comunidades.....	18
Análise de dados	19
RESULTADOS	19
Variação nos atributos funcionais de arquitetura hidráulica em áreas de diferentes idades	19
Relação dos atributos funcionais com os fatores edáficos e as taxas de dinâmica da biomassa	20
DISCUSSÃO	20
CONCLUSÃO	22
AGRADECIMENTOS	23
CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES	23
REFERÊNCIAS	24
ANEXOS	30
MATERIAL SUPLEMENTAR	35

Arquitetura hidráulica e coordenação de atributos funcionais de comunidades vegetais em florestas secundárias

Esta dissertação foi elaborada e formatada conforme as normas do periódico *American Journal of Botany* disponível em: <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/journal/1537219>

ARQUITETURA HIDRÁULICA E COORDENAÇÃO DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE COMUNIDADES VEGETAIS EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS

¹Beatriz V. Barbosa, ²Luane G. Botelho, ³Fernando Elias, ⁴Karoline C. Silva, ⁵Deborah M.G. Apgaua, ⁴Vanessa Negrão-Rodrigues, ⁶Jos Barlow, ³Joice F.Nunes, ¹Grazielle S.Teodoro*

¹**Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade Federal do Pará, Rua Augusto Corrêa 1, 66075-110, Belém-PA, Brasil.**

²**Programa de Pós-Graduação de Ecologia Aplicada, Universidade Federal de Lavras, Rua K 202, 37200-000, Lavras-MG, Brasil.**

³**Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária Amazônia Oriental, Travessa Dr. Enéas Pinheiro S/N, 66095-015, Belém-PA, Brasil.**

⁴**Programa de Pós-Graduação em Botânica Tropical, Universidade Federal Rural da Amazônia, Avenida Perimetral 2501, 66095-780, Belém-PA, Brasil.**

⁵**Center for Rainforest Studies, School for Field Studies, 2710 Gillies Highway, Yungaburra, QLD 4872, Australia**

⁶**Lancaster Environment Centre, Lancaster University, Bowland Hall, Lancaster, LA1 4YW, United Kingdom.**

*Autor correspondente:

E-mail: gsales.bio@gmail.com

RESUMO

As florestas secundárias surgem após múltiplos usos do solo e são reconhecidas pela sua importância na captura de carbono e mitigação das mudanças climáticas. Buscamos compreender as estratégias de uso e aquisição de recursos em florestas secundárias a partir dos atributos anatômicos de arquitetura hidráulica, os quais são bons indicadores da eficiência no transporte hídrico pelas plantas. Para isso, comparamos um conjunto de atributos de arquitetura hidráulica em florestas secundárias em um gradiente sucessional em áreas de 9, 12, 30 e 50 anos na Amazônia Oriental. Avaliamos a coordenação da densidade da madeira com atributos anatômicos dos ramos. Ademais, avaliamos se a trajetória funcional dos atributos relacionados a arquitetura hidráulica é influenciada pelas variáveis do solo e taxas de crescimento e mortalidade das espécies estudadas. As florestas apresentaram diferentes estratégias de uso da água ao longo do gradiente de idade, onde as florestas mais jovens apresentaram características relacionadas à maior

eficiência hidráulica e as florestas mais antigas maiores investimentos em segurança hidráulica. Não encontramos coordenação entre a densidade da madeira e os atributos de arquitetura hidráulica e não observamos uma influência significativa dos fatores edáficos e as taxas de dinâmica da biomassa nas áreas de estudo. Nossos resultados indicam uma variação nas estratégias das comunidades ao longo do gradiente de idade, com implicações para a sobrevivência das espécies, visto que as espécies de crescimento mais rápido (pioneiras) que predominam nos estágios iniciais de sucessão tendem a ser mais vulneráveis à cavitação.

Palavras-chave: xilema, filtros ambientais, anatomia da madeira, sucessão ecológica

INTRODUÇÃO

As florestas secundárias são componentes primordiais em paisagens marcadas pelos diversos usos do solo que direcionam as trajetórias sucessionais (Mesquita et al., 2001; Jakovac et al., 2021). No início da sucessão, os ambientes são caracterizados por espécies com um crescimento rápido e uma notável capacidade de sequestro de carbono em sua biomassa (Bongers et al., 2015). Embora a maior parte dos estoques de carbono esteja concentrada em florestas maduras (Smith et al., 2021), as florestas secundárias possuem um potencial significativo para mitigar os impactos das mudanças climáticas (Elias et al., 2022).

Diante desse cenário ambiental, é importante compreender as estratégias de uso e aquisição de recursos que permitem a permanência e a sobrevivência das espécies em um ambiente. Para isso, é fundamental compreender as características funcionais das espécies e a influência de gradientes ambientais sobre elas (McGill et al., 2006). Dessa forma, os atributos funcionais podem ser definidos como características morfológicas, fisiológicas e fenológicas que influenciam o desempenho dos indivíduos, exercendo efeitos sobre o crescimento, a reprodução e a sobrevivência (Reich, 2014; Violle et al., 2007).

A variação de atributos funcionais pode indicar as diferentes estratégias das espécies durante a recuperação e tendências sucessionais, visto que a sucessão secundária apresenta múltiplos caminhos (Arroyo-Rodríguez et al., 2017). Ao longo da sucessão ecológica é possível observar a predominância de diferentes grupos funcionais de plantas

no ambiente. As espécies pioneiras, caracterizadas por um crescimento rápido e baixa densidade da madeira, predominam em estágios iniciais. Enquanto as espécies tardias, de crescimento lento e com alta densidade da madeira, predominam em estágios mais avançados de sucessão (Berenguer et al., 2018; Chazdon et al., 2010).

As trajetórias funcionais podem sofrer alterações de acordo com a pressão dos filtros ambientais no processo sucessional (Fernandes Neto et al., 2019; Hawes et al., 2020). Comunidades vegetais de crescimento rápido tendem a predominar em ambientes com maior disponibilidade de nutrientes, pois exigem tecidos nutricionalmente custosos para manter altas taxas de crescimento (Oliveira et al., 2021). No entanto, essas mesmas espécies sofrem com os custos de investir em estratégias aquisitivas de retorno rápido ('fast-traits') (Reich, 2014), pois tendem a apresentar baixa longevidade e altas taxas de mortalidade (Wright et al., 2010). Sendo assim, a disponibilidade de nutrientes no solo pode alterar os padrões de alocação de biomassa, potencialmente afetando a arquitetura hidráulica e, conseqüentemente, as relações hídricas das plantas (Bucci et al., 2006).

O transporte de água na planta é considerado um dos processos mais importantes para a sobrevivência nos ecossistemas terrestres (Anderegg et al., 2012; Choat et al., 2012) influenciado pela disponibilidade hídrica e demandas de alocação de recursos do ambiente (Barros et al., 2019; Tavares et al., 2023). Dessa forma, podemos avaliar as relações hídricas nas plantas por meio de sua rede condutora de vasos e demais estruturas associadas que são responsáveis pelo transporte e armazenamento de água, caracterizando a arquitetura hidráulica das espécies (Tng et al., 2018).

Essas relações são especialmente marcadas pelas demandas do ambiente, caracterizando *trade-offs*. Espécies com maior eficiência hidráulica do xilema tendem a apresentar vasos maiores e em maior densidade, reduzindo a resistência no transporte hídrico (Cosme et al., 2017). Por outro lado, as espécies que investem na eficiência hidráulica (e.g., maiores diâmetro e área dos vasos), tendem a limitar sua segurança hidráulica (Apgaua et al., 2015), sendo mais vulneráveis à cavitação (ruptura da coluna d'água sob tensão) e ao embolismo (formação de bolhas de ar nos condutos da planta) (Choat et al., 2018). A conectividade dos vasos também pode contribuir para aumentar a eficiência hídrica (Scholz et al., 2013), porém com custos para a segurança hidráulica ao facilitar a propagação de embolia para vasos adjacentes (Lens et al., 2011). No entanto, essas relações hídricas ainda são controversas (Walker et al., 2017), tendo em vista que

esse *trade-off* pode ser fraco em algumas condições (Gleason et al., 2016) ou não apresentar relações lineares entre as características anatômicas (Pereira et al., 2023).

Nesse contexto, os atributos anatômicos de arquitetura hidráulica do xilema podem ser bons descritores das estratégias de uso da água em gradientes ambientais. Alguns estudos propõem estudar estratégias de uso da água em florestas secundárias a partir da arquitetura hidráulica de espécies pioneiras e tardias (McCulloh et al., 2011; Pineda-García et al., 2016). Porém, não encontramos trabalhos que avaliem as trajetórias sucessionais de comunidades vegetais a partir de atributos hidráulicos do xilema. Nosso estudo avança ao avaliar as estratégias de uso da água a partir dessas características, associando-as à influência dos fatores edáficos e das taxas de dinâmica da biomassa.

Nesse estudo, nós avaliamos as estratégias de uso e transporte da água pelos vasos condutores a partir de atributos funcionais anatômicos de arquitetura hidráulica de espécies arbóreas ao longo de um gradiente de idade de recuperação de florestas secundárias na Amazônia Oriental. Nós também analisamos a coordenação no uso e alocação de recursos entre a densidade da madeira e os atributos de arquitetura hidráulica e a influência dos fatores edáficos e das taxas de dinâmica da biomassa (mortalidade e crescimento). Nós hipotetizamos que: [i] as comunidades nos estágios iniciais de sucessão apresentam espécies com predomínio de atributos que conferem maior eficiência hidráulica (e.g., vasos mais agrupados com maiores diâmetros, áreas e fração do lúmen com maior capacidade teórica de condutividade) em detrimento da segurança hidráulica quando comparadas às áreas em estágios mais avançados; [ii] A densidade da madeira relaciona-se negativamente com atributos que conferem maior eficiência hidráulica no transporte de água (área de vasos, diâmetro hidráulico, fração do lúmen de vasos e densidade de vasos); [iii] as variações nos atributos hidráulicos e densidade da madeira ao longo do gradiente de idade são influenciadas pelas condições edáficas e pelas taxas de crescimento e mortalidade.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Concentramos nosso estudo em áreas de fragmentos de florestas secundárias localizadas na região Bragantina (Bragança – PA). Seleccionamos quatro parcelas permanentes (250 x 10m = 0.25 ha) divididas em diferentes idades de recuperação, sendo

elas 9, 12, 30 e 50 anos (Fig. 1). A região Bragantina é a fronteira agrícola mais antiga da Amazônia e, por essa razão, as florestas secundárias dessa região estão sob solos exauridos de nutrientes devido ao manejo inadequado do solo, sucessivos ciclos de uso e baixa cobertura florestal da paisagem (Almeida et al., 2010; Elias et al., 2020).

O clima da região é do tipo Aw e Am de acordo com a classificação de Köppen, com precipitação anual variando de 2000-3000 mm, umidade relativa do ar oscilando entre 80 e 91% e temperatura média anual entre 25,2 °C e 26,7 °C (Alvares et al., 2013). Os solos predominantes em todas as parcelas são do tipo Latossolos (Amarelo ou Vermelho-Amarelo) com baixa fertilidade e 15-35% de argila nas camadas superficiais (Elias et al., dados não publicados). O relevo é plano e a altitude média varia em torno de 35 m.

As áreas utilizadas para este estudo fazem parte do monitoramento do Projeto Ecológico de Longa-Duração da Rede Amazônia Sustentável (PELD-RAS). A equipe de pesquisadores do PELD-RAS definiu a idade de abandono das florestas secundárias durante o estabelecimento das parcelas por meio de entrevistas com os proprietários. Além disso, não é possível estabelecer com precisão a intensidade e a frequência dos distúrbios antes do abandono, visto que as áreas foram submetidas a múltiplos usos da terra ao longo do tempo (detalhes em Tab S1).

Seleção das espécies

A partir dos inventários realizados pela RAS (detalhes em Elias et al., 2020), selecionamos as espécies que em conjunto contribuem de 70% a 80% para a biomassa de cada parcela. Para o cálculo de biomassa acima do solo, utilizamos a equação $AGB = 0.637 \times (\rho D^2 H)^{0.976}$ (Chave et al., 2014) onde ρ representa a densidade da madeira (g cm^{-3}) obtida partir do banco de dados global ('Global Wood Density Database') (Chave et al., 2009), H a altura estimada e D o diâmetro à altura do peito (DAP), retirados dos inventários realizados por Elias et al., (2020). O cálculo da AGB foi realizado pelo pacote 'BIOMASS' (Réjou-Méchain et al., 2017) do Programa R (R Core Team, 2020).

Amostragem dos atributos funcionais

Selecionamos de 3-5 indivíduos de cada espécie nas áreas de 9 anos (14 espécies), 12 anos (8 espécies), 30 anos (10 espécies) e 50 anos (10 espécies), contabilizando 42 espécies e 170 indivíduos amostrados. Selecionamos árvores com DAP a partir de 5cm

(Tab. S2), exceto para a floresta de 9 anos, onde os indivíduos selecionados ainda não atingiram esse tamanho. Coletamos um (1) ramo de cada indivíduo, completamente exposto à luz solar, e cortamos dois segmentos de 5 cm da porção terminal para mensurar os atributos funcionais. Para calcular a densidade da madeira (WD), retiramos a casca do segmento de ramo e utilizamos o método de deslocamento da água baseado no Princípio de Arquimedes, no qual cada segmento é mergulhado em um recipiente com água posicionado sobre uma balança e o incremento de massa medido, em gramas (g). As amostras foram secas em estufa a 70°C por 48h. Com isso, a WD foi calculada como a razão entre a massa seca e o volume (cm³) deslocado em g (Fortunel et al., 2014).

Para os cortes histológicos, separamos um segmento do mesmo ramo utilizado para a densidade da madeira. Com isso, fixamos as amostras em solução contendo etanol 45%, água 40%, 10% de formalina e 5% de ácido acético (FAA) e, posteriormente, transferimos as amostras para solução de álcool 70% a fim de preservar a integridade sua integridade. Com o auxílio de um micrótomo de deslize realizamos cortes histológicos com espessura de 40 a 100 µm da secção transversal do ramo.

Os cortes histológicos transversais foram submetidos a um processo de clarificação em solução de hipoclorito de sódio (NaClO). Posteriormente, aplicamos azul de Toluidina 1% e Safranina 1%, para contrastar suas estruturas celulares por um período de 2 minutos. Retiramos o excesso com água destilada e, dando prosseguimento a desidratação, colocamos os cortes em série alcoólica etílica crescente de 50%, 70%, 92% e 100%. Após esse procedimento, montamos lâminas semipermanentes utilizando glicerina 50% (C₃H₈O₃). Fotografamos os cortes (magnificação de 100x) em microscópio com câmera acoplada (*Leica DM6 B*, Alemanha) e concentramos nosso campo de visualização dentro da região de xilema ativo mais distante da medula e mais próxima da casca para padronizar o tamanho dos vasos e considerar o que está ativamente em crescimento. Processamos as imagens com o auxílio do software gratuito *ImageJ* utilizando a contagem automática das células pelas ferramentas *Threshold* e *Analyze particles* (Schneider et al., 2012).

A partir das imagens obtidas, selecionamos três campos de visualização de cada amostra e caracterizamos a arquitetura hidráulica das espécies a partir de um conjunto de atributos funcionais anatômicos (Tab. 1): Calculamos a área de todos os vasos presentes na amostra (campo de visualização do corte transversal) individualmente (VA) e o

diâmetro aritmético $D = \sqrt{\frac{4A}{\pi}}$, assumindo que os vasos possuem um formato circular para o cálculo do diâmetro hidráulico $Dh = \left(\frac{D^4}{N}\right)^{1/4}$, onde N é o número de vasos (Scholz et al., 2013). A densidade dos vasos (VD) foi obtida pela contagem ou frequência dos vasos em uma escala de 100 μm (Scholz et al., 2013; Apgaua et al., 2016). A fração do lúmen do vaso (F) foi obtida pelo produto da densidade e a área média dos vasos ($F = VD \times VA$) (Cosme et al., 2017). A condutividade teórica específica (Ks) foi calculada segundo a Lei de Hagen-Poiseuille $Ks = \pi \Sigma d^4 / 128 \eta A$ (Apgaua et al., 2022a; Zimmermann, 1983), onde η é a viscosidade da água ($1.002 \times 10^{-9} \text{ MPa s}^{-1}$) e o índice de agrupamento dos vasos (VGI) como a razão entre o número total de vasos e de agrupamentos ($VGI = N \text{ vasos} / N \text{ grupos}$), onde uma razão de 1 significa a ausência de agrupamentos e quanto maior o índice maior a quantidade de agrupamentos presentes, onde consideramos para o cálculo um número mínimo de 100 vasos (Scholz et al., 2013).

Tab. 1: Atributos funcionais do ramo relacionados às estratégias de uso da água analisados no presente estudo.

Atributos	Unidade	Significado funcional
Área média do vaso (VA)	(μm^2)	Investimento no tamanho dos vasos e no transporte de água e nutrientes (Sperry et al., 2008).
Diâmetro hidráulico (D_h)	(μm)	Investimento no tamanho dos vasos e na eficiência do transporte hídrico (Apgaua et al., 2017; Scholz et al., 2013).
Fração do lúmen do vaso (F)	(%)	Bom indicador da relação entre suporte mecânico e condutividade no uso do espaço da madeira (Scholz et al., 2013; Apgaua et al., 2015).
Densidade do vaso (VD)	(mm^{-2})	Representa o número de vasos por unidade de área em mm^2 (Scholz et al., 2013).

Índice de agrupamento dos vasos (VGI)	-	Descritor da conectividade dos vasos. Pode estar relacionado à eficiência no transporte hídrico. (Lens et al., 2011; Scholz et al., 2013; Apgaua et al., 2015).
Condutividade teórica específica do xilema (Ks)	(Kg ⁻¹ MPa ⁻¹ s ⁻¹)	Relacionado a capacidade de condução do xilema e baseado na Lei de Hagen-Poiseuille (Apgaua et al., 2022; Sperry et al., 2008).
Densidade da madeira (WD)	(g cm ³)	Relacionado ao suporte mecânico e a proteção contra injúrias, bem como o transporte de nutrientes (Chave et al., 2009).

Características do solo

Utilizamos as análises do solo referentes à granulometria e parâmetros químicos coletadas pela RAS em cada área no ano de 2017. Foram coletadas cinco amostras aleatórias e compostas ao longo do transecto nas profundidades 0-10, 10-20 e 20-30 cm. Os parâmetros químicos avaliados foram: fósforo (P), teor de potássio (K) (método Mehlich-I); nitrogênio total (N) (Kjeldahl); conteúdo de matéria orgânica (OM; Walkey-Black) e conteúdo textural (areia, argila e silte; Bouyoucos). As análises de solo foram realizadas no Laboratório de Análises de Solos da Embrapa Amazônia Oriental seguindo o Manual de Análise de Solo da Embrapa (Teixeira et al., 2017).

Taxas de crescimento e mortalidade das comunidades

A partir dos valores de biomassa aérea dos indivíduos, nós calculamos as taxas de mortalidade (BLR) (Sheil e May, 1996) e crescimento (BGR)(Salami et al., 2017) da biomassa aérea (AGB). As taxas de mortalidade (perda) em biomassa aérea foram definidas como sendo: $P = \{1 [(AGB_0 - AGB_m + AGB_d)/AGB_0] / t\} \times 100$, onde p é a taxa de perda em biomassa anual; AGB₀ é a biomassa inicial; AGB_m é a biomassa das árvores mortas; AGB_d é a perda de biomassa; t é o intervalo de tempo entre os inventários. As taxas de crescimento em: $G = \{1 [(AGB_r + AGB_g)/AGB_t] / t\} \times 100$, onde AGB_r

é a biomassa de árvores recrutadas; AGBg é o ganho de biomassa; AGBt é a biomassa final depois de t.

Análise dos dados

Nós calculamos a média ponderada de cada atributo funcional ao nível da comunidade (CWM) com base na biomassa aérea das espécies por meio do pacote 'FD' (Laliberte & Legendre, 2010). Para avaliar a variação nas estratégias de uso da água ao longo do gradiente de idade de recuperação das florestas secundárias, realizamos uma análise de variância (ANOVA) com teste post-hoc de Tukey (hipótese i). Os dados foram transformados utilizando log para atender aos pressupostos da análise. Ademais, realizamos um modelo de regressão linear utilizando a densidade da madeira como preditora dos atributos funcionais de arquitetura hidráulica para avaliar possíveis *trade-offs* como estratégias de alocação de recursos (hipótese ii).

Organizamos os dados em uma matriz de atributos funcionais e outra com as variáveis do solo e as taxas de crescimento e mortalidade. Com isso, realizamos uma RDA (análise de redundância) para avaliar se as comunidades de diferentes idades podem ser estruturadas e diferenciadas de acordo com os fatores edáficos e as taxas de dinâmica da biomassa (mortalidade e crescimento) (hipótese iii). Utilizamos o critério VIF (Fator de Inflação de Variância) para a seleção das variáveis e evitar multicolinearidade entre elas.

RESULTADOS

Varição nos atributos funcionais de arquitetura hidráulica em áreas de diferentes idades

Ao compararmos as florestas secundárias de diferentes idades (Fig.2), encontramos diferenças para os atributos funcionais densidade de vasos - VD ($F = 3.042$, $P = 0.040$), diâmetro hidráulico - D_h ($F = 3.076$, $p = 0.039$), fração do lúmen do vaso - F ($F = 3.208$, $P = 0.033$) e condutividade teórica específica do xilema - K_s ($F = 7.086$, $p < 0.001$). A floresta mais jovem (9 anos) apresentou maiores médias para esses atributos (D_h , VD, F e K_s), diferindo significativamente das demais, sobretudo, das florestas mais antigas (30 anos e 50 anos) (Fig. 3). Não encontramos diferenças para os atributos VA ($F = 2.090$, $p = 0.117$) e VGI ($F = 2.222$, $P = 0.101$) entre as florestas estudadas. Não encontramos relações significativas entre a densidade da madeira e os atributos de

arquitetura hidráulica (Fig.4), exceto uma relação positiva entre a WD e a densidade dos vasos ($R^2=0.168$, $p<0.01$).

Relação dos atributos funcionais com os fatores edáficos e as taxas de crescimento e mortalidade das comunidades

O modelo da RDA explicou 21,85% da variação dos dados (Fig. 5), no qual a contribuição dos eixos não foi significativa ($F=2.119$, $P=0.074$). O primeiro eixo explicou a maior parte dos dados (18,66%) e foi mais relacionado com conteúdo de matéria orgânica (OM) e fósforo (P). Já o segundo eixo contribuiu com 3,19% da variação e foi mais relacionado com os demais fatores edáficos e os atributos de arquitetura hidráulica. No espaço multidimensional, observamos a separação da floresta mais jovem (9 anos) mais associada com taxa de crescimento (BGR) e pH. As demais florestas ficaram concentradas no quadrante direito, mais associadas com matéria orgânica (OM) e fósforo (P).

DISCUSSÃO

Nossos resultados revelam uma grande variação dos atributos de arquitetura hidráulica entre o gradiente de idade de recuperação das florestas secundárias. Destacamos a floresta mais jovem (9 anos) que se diferenciou das florestas mais antigas, apresentando vasos maiores, em maior quantidade, com maior potencial de condutividade e ocupando maior espaço na área de xilema ativo. Com essas características, podemos observar uma variação das estratégias de uso da água dentro do eixo de eficiência *versus* segurança hidráulica, respondendo ao esperado para comunidades vegetais em diferentes estágios de sucessão (pioneiras e tardias) (McCulloh et al., 2011; Apgaua et al., 2016), no qual há um predomínio de espécies pioneiras nas florestas em estágios mais iniciais de sucessão. Além disso, não houve uma relação forte entre a densidade da madeira e os atributos funcionais de arquitetura hidráulica, indicando desacoplamento ou ausência de relação direta entre elas. As características relacionadas à arquitetura hidráulica não são diretamente estruturadas pelos fatores edáficos e as taxas de dinâmica da biomassa.

Diferentes estratégias de uso da água ao longo do gradiente de idade de recuperação das florestas secundárias

Em consonância com as nossas expectativas, há variação na arquitetura hidráulica das comunidades ao longo do gradiente de idade, com características relacionadas à maior

eficiência hidráulica nas florestas mais jovens. As espécies pioneiras, predominantes nas florestas mais jovens, apresentaram um conjunto de características alinhadas com o esperado para investimento em eficiência hidráulica com vasos maiores, mais densos e com maior potencial de condutividade, porém com maior risco de cavitação (Apgaua et al., 2016). Por outro lado, as florestas mais antigas com predominância de espécies tardias, se diferenciaram por investir em vasos menores com reduzida capacidade de condutividade, porém associado a um sistema condutor mais seguro e menos suscetível a falhas hidráulicas.

Apesar da ausência de um espectro de variação global nas estratégias anatômicas e hidráulicas (Gleason et al., 2016), as espécies em ambientes tropicais tendem a modular sua arquitetura hidráulica em resposta aos filtros ambientais que regulam as estratégias de aquisição de recursos (Cosme et al., 2017; Barros et al., 2019). Além disso, o incremento da frequência de vasos e da fração do lúmen do vaso provavelmente são parâmetros diretamente ligados à eficiência no uso do espaço da madeira resultando em *trade-offs* que afetam a condutividade do xilema (Bittencourt et al., 2016). Para compreender melhor essas relações, é necessário avaliar a alocação do espaço da madeira entre as frações teciduais de vasos, parênquima e fibras (Bittencourt et al., 2016; Brodersen, 2016).

O índice de agrupamento de vasos não diferiu entre o gradiente de idade nas áreas estudadas. A distribuição e o arranjo dos vasos são aspectos da arquitetura hidráulica que vêm ganhando destaque pela sua provável relação com o incremento na eficiência hidráulica (Martínez-Vilalta et al., 2012), porém com mecanismos ainda não compreendidos. A baixa variabilidade nesse atributo entre as florestas secundárias de diferentes idades pode estar associada a uma estratégia de investimento em minimizar a ocorrência de falhas hidráulicas pois alguns estudos apontam que altos níveis de agrupamentos podem aumentar a condutividade, porém contribuem para a propagação de embolia pelos vasos (Lens et al., 2011).

Baixa coordenação da densidade da madeira com atributos de arquitetura hidráulica

A densidade da madeira é um atributo integrador de múltiplos aspectos do desenvolvimento da planta, relacionado a alocação de carbono para resistência mecânica (Chave et al., 2009), defesa contra injúrias e patógenos (Romero & Bolker, 2008) e a

influência sobre as taxas de transporte de água e nutrientes (Guzman et al., 2021; Fredriksson, 2019). Esse atributo tende a apresentar coordenação com a arquitetura hidráulica das plantas. No entanto, nossos resultados mostraram que a densidade da madeira apresentou uma fraca coordenação com os atributos de arquitetura hidráulica. Apenas a densidade de vasos apresentou relação positiva com a densidade da madeira, um padrão pouco encontrado, visto que a densidade da madeira geralmente é negativamente relacionada com a densidade de vasos (Preston et al., 2006). Isso ocorre, pois, espécies com alta densidade da madeira limitam a frequência de vasos para alocar mais recursos para aumentar a proporção de fibras no xilema, conferindo maior resistência mecânica e durabilidade nos tecidos lenhosos (Zheng & Martínez-Cabrera, 2013)

O grau de associação entre a densidade da madeira e os elementos anatômicos associados pode variar entre as espécies (Rungwattana & Hietz, 2018), podendo apresentar desacoplamento em alguns ecossistemas (Leal et al., 2011; Martínez-Cabrera et al., 2011). Assim, nossos resultados indicam a necessidade de avaliar outros eixos de variação de atributos além da eficiência e segurança hidráulica a partir dos vasos condutores. Podemos avaliar o *trade-off* entre suporte e armazenamento, o qual implica caracterizar os atributos das células pertencentes à porção não-condutora do xilema: parênquima e fibras que podem apresentar maior relação com a densidade da madeira (Zheng e Martínez-Cabrera, 2013; Tng et al., 2018).

Fatores edáficos e taxas de crescimento e mortalidade possuem pouca influência sobre as trajetórias funcionais das florestas secundárias.

As florestas secundárias podem apresentar múltiplas trajetórias sucessionais influenciadas pelos filtros ambientais. No entanto, a análise de RDA não identificou diferenças das comunidades em função dos fatores edáficos e das taxas de crescimento e mortalidade. Isso pode ser explicado pelo fato das florestas de Bragança se encontrarem em paisagens altamente degradadas com solos depauperados resultantes de múltiplos usos da terra ao longo do tempo (Elias et al., 2022), contribuindo para o atraso na recuperação das funções ecossistêmicas do solo e da biomassa e a ausência de padrões nas trajetórias funcionais dessas áreas.

CONCLUSÃO

Nós demonstramos que as florestas secundárias em diferentes idades de recuperação divergem em suas características funcionais de arquitetura hidráulica, separando-as dentro do eixo eficiência *versus* segurança hidráulica. Essas estratégias, por sua vez, estão diretamente ligadas à capacidade de eficiência no uso da água e de sobrevivência das plantas.

Observamos que as florestas mais jovens se diferenciaram das florestas antigas ao alocar recursos para investir em vasos maiores, mais densos e com maior capacidade de condutividade, alinhadas com o esperado para a eficiência hidráulica. Ao contrário, as florestas mais antigas tenderam a apresentar vasos menores e com baixa capacidade de condutância, investindo em segurança hidráulica. O conjunto de características associadas às florestas mais jovens revela maior susceptibilidade a falhas no sistema hidráulico.

Não encontramos uma relação forte da densidade da madeira com os atributos de arquitetura hidráulica, indicando pouca coordenação e desacoplamento entre as variáveis. Além disso, a variação nos atributos relacionados a arquitetura hidráulica nas florestas secundárias não respondeu aos fatores edáficos e as taxas de dinâmica da biomassa dentro do gradiente de idade, possivelmente pelos múltiplos usos do solo em diferentes intensidades que dificultam a compreensão das trajetórias sucessionais dessas áreas.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos a bolsa de mestrado FAPESPA concedida para BVB, a UFPA, ao Museu Paraense Emílio Goeldi, a EMBRAPA Amazônia Oriental e a iniciativa RAS (Rede Amazônia Sustentável) pelo suporte logístico e financeiro.

CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES

BVB, FL, DMGA e GST participaram da delimitação do projeto e seu desenho experimental. BVB, LGB, KCS e VNR participaram da coleta dos dados em campo e processamento das amostras em laboratório. JB e JFN contribuíram com apoio logístico e compartilhamento de dados. BVB redigiu o manuscrito com a contribuição de todos os autores.

REFERÊNCIAS

- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., De Moraes Gonçalves, J. L., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, *22*(6), 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Anderegg, W. R. L., Berry, J. A., Smith, D. D., Sperry, J. S., Anderegg, L. D. L., & Field, C. B. (2012). The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *109*(1), 233–237. https://doi.org/10.1073/PNAS.1107891109/SUPPL_FILE/PNAS.201107891SI.PDF
- Apgaua, D. M. G., Ishida, F. Y., Tng, D. Y. P., Laidlaw, M. J., Santos, R. M., Rumman, R., Eamus, D., Holtum, J. A. M., & Laurance, S. G. W. (2015). Functional Traits and Water Transport Strategies in Lowland Tropical Rainforest Trees. *PLOS ONE*, *10*(6), e0130799. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0130799>
- Apgaua, D. M. G., Tng, D. Y. P., Cernusak, L. A., Cheesman, A. W., Santos, R. M., Edwards, W. J., & Laurance, S. G. W. (2017). Plant functional groups within a tropical forest exhibit different wood functional anatomy. *Functional Ecology*, *31*(3), 582–591. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12787/SUPPINFO>
- Apgaua, D. M. G., Tng, D. Y. P., & Laurance, S. G. W. (2022a). Tropical wet and dry forest tree species exhibit contrasting hydraulic architecture. *Flora*, *291*, 152072. <https://doi.org/10.1016/J.FLORA.2022.152072>
- Apgaua, D. M. G., Tng, D. Y. P., & Laurance, S. G. W. (2022b). Tropical wet and dry forest tree species exhibit contrasting hydraulic architecture. *Flora*, *291*, 152072. <https://doi.org/10.1016/J.FLORA.2022.152072>
- 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. *Biological Reviews*, *92*(1), 326–340. <https://doi.org/10.1111/BRV.12231>
- Barros, F. de V., Bittencourt, P. R. L., Brum, M., Restrepo-Coupe, N., Pereira, L., Teodoro, G. S., Saleska, S. R., Borma, L. S., Christoffersen, B. O., Penha, D., Alves, L. F., Lima, A. J. N., Carneiro, V. M. C., Gentine, P., Lee, J. E., Aragão, L. E. O. C., Ivanov, V., Leal, L. S. M., Araujo, A. C., & Oliveira, R. S. (2019). Hydraulic traits explain differential responses of Amazonian forests to the 2015 El Niño-induced drought. *New Phytologist*, *223*(3), 1253–1266. <https://doi.org/10.1111/NPH.15909>
- Berenguer, E., Gardner, T. A., Ferreira, J., Aragão, L. E. O. C., Mac Nally, R., Thomson, J. R., Vieira, I. C. G., & Barlow, J. (2018). Seeing the woods through the saplings: Using wood density to assess the recovery of human-modified Amazonian forests. *Journal of Ecology*, *106*(6), 2190–2203. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12991>

- Bittencourt, P. R. L., Pereira, L., & Oliveira, R. S. (2016). On xylem hydraulic efficiencies, wood space-use and the safety–efficiency tradeoff. *New Phytologist*, *211*(4), 1152–1155. <https://doi.org/10.1111/NPH.14044>
- Bongers, F., Chazdon, R., Poorter, L., & Peña-Claros, M. (2015). The potential of secondary forests. *Science*, *348*(6235), 642–643. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.348.6235.642-C/ASSET/2148840D-2252-4BEE-8F41-4AFB21D1C69A/ASSETS/SCIENCE.348.6235.642-C.FP.PNG>
- Brodersen, C. R. (2016). Finding support for theoretical tradeoffs in xylem structure and function. *New Phytologist*, *209*(1), 8–10. <https://doi.org/10.1111/NPH.13763>
- Bucci, S. J., Scholz, F. G., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Franco, A. C., Campanello, P. I., Villalobos-Vega, R., Bustamante, M., & Miralles-Wilhelm, F. (2006). Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees. *Plant, Cell & Environment*, *29*(12), 2153–2167. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.2006.01591.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*(4), 351–366. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2009.01285.X>
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. C., Henry, M., Martínez-Yrízar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H. C., Mencuccini, M., Nelson, B. W., Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortiz-Malavassi, E., ... Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, *20*(10), 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/GCB.12629>
- Chazdon, R. L., Finegan, B., Capers, R. S., Salgado-Negret, B., Casanoves, F., Boukili, V., & Norden, N. (2010). Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, *42*(1), 31–40. <https://doi.org/10.1111/J.1744-7429.2009.00566.X>
- Choat, B., Brodribb, T. J., Brodersen, C. R., Duursma, R. A., López, R., & Medlyn, B. E. (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature* *2018* *558*:7711, 558(7711), 531–539. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>
- 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., ... Zanne, A. E. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* *2012* *491*:7426, *491*(7426), 752–755. <https://doi.org/10.1038/nature11688>
- Cosme, L. H. M., Schiatti, J., Costa, F. R. C., & Oliveira, R. S. (2017). The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytologist*, *215*(1), 113–125. <https://doi.org/10.1111/NPH.14508>

- De Almeida, A. S., Stone, T. A., Vieira, I. C. G., & Davidson, E. A. (2010). Nonfrontier Deforestation in the Eastern Amazon. *Earth Interactions*, *14*(1), 1–15. <https://doi.org/10.1175/2009EI290.1>
- De Guzman, M. E., Acosta-Rangel, A., Winter, K., Meinzer, F. C., Bonal, D., & Santiago, L. S. (2021). Hydraulic traits of Neotropical canopy liana and tree species across a broad range of wood density: implications for predicting drought mortality with models. *Tree Physiology*, *41*(1), 24–34. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPAA106>
- Elias, F., Ferreira, J., Lennox, G. D., Berenguer, E., Ferreira, S., Schwartz, G., Melo, L. de O., Reis Júnior, D. N., Nascimento, R. O., Ferreira, F. N., Espirito-Santo, F., Smith, C. C., & Barlow, J. (2020). Assessing the growth and climate sensitivity of secondary forests in highly deforested Amazonian landscapes. *Ecology*, *101*(3), e02954. <https://doi.org/10.1002/ECY.2954>
- Elias, F., Ferreira, J., Resende, A. F., Berenguer, E., França, F., Smith, C. C., Schwartz, G., Nascimento, R. O., Guedes, M., Chesini Rossi, L., Maria Moraes de Seixas, M., Melo da Silva, C., & Barlow, J. (2022). Comparing contemporary and lifetime rates of carbon accumulation from secondary forests in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management*, *508*, 120053. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2022.120053>
- Fernandes Neto, J. G., Costa, F. R. C., Williamson, G. B., & Mesquita, R. C. G. (2019). Alternative functional trajectories along succession after different land uses in central Amazonia. *Journal of Applied Ecology*, *56*(11), 2472–2481. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13484>
- Fortunel, C., Ruelle, J., Beauchêne, J., Fine, P. V. A., & Baraloto, C. (2014). Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. *New Phytologist*, *202*(1), 79–94. <https://doi.org/10.1111/NPH.12632>
- Fredriksson, M. (2019). On Wood–Water Interactions in the Over-Hygroscopic Moisture Range—Mechanisms, Methods, and Influence of Wood Modification. *Forests 2019*, Vol. 10, Page 779, *10*(9), 779. <https://doi.org/10.3390/F10090779>
- Gleason, S. M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U. G., Pratt, R. B., Bhaskar, R., Brodribb, T. J., Bucci, S. J., Cao, K. F., Cochard, H., Delzon, S., Domec, J. C., Fan, Z. X., Feild, T. S., Jacobsen, A. L., Johnson, D. M., Lens, F., Maherali, H., ... Zanne, A. E. (2016). Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world’s woody plant species. *New Phytologist*, *209*(1), 123–136. <https://doi.org/10.1111/NPH.13646>
- Hawes, J. E., Vieira, I. C. G., Magnago, L. F. S., Berenguer, E., Ferreira, J., Aragão, L. E. O. C., Cardoso, A., Lees, A. C., Lennox, G. D., Tobias, J. A., Waldron, A., & Barlow, J. (2020). A large-scale assessment of plant dispersal mode and seed traits across human-modified Amazonian forests. *Journal of Ecology*, *108*(4), 1373–1385. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13358>

- Laliberte, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, *91*(1), 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Leal, S., Sousa, V. B., Knapic, S., Louzada, J. L., & Pereira, H. (2011). Vessel size and number are contributors to define wood density in cork oak. *European Journal of Forest Research*, *130*(6), 1023–1029. <https://doi.org/10.1007/S10342-011-0487-3/FIGURES/6>
- Lens, F., Sperry, J. S., Christman, M. A., Choat, B., Rabaey, D., & Jansen, S. (2011). Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*, *190*(3), 709–723. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.2010.03518.X>
- Martínez-Cabrera, H. I., Jochen Schenk, H., Cevallos-Ferriz, S. R. S., & Jones, C. S. (2011). Integration of vessel traits, wood density, and height in angiosperm shrubs and trees. *American Journal of Botany*, *98*(5), 915–922. <https://doi.org/10.3732/AJB.1000335>
- Martínez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Álvarez, X., Camacho, J., Loepfe, L., & Piñol, J. (2012). Spatial distribution and packing of xylem conduits. *American Journal of Botany*, *99*(7), 1189–1196. <https://doi.org/10.3732/AJB.1100384>
- McCulloh, K. A., Meinzer, F. C., Sperry, J. S., Lachenbruch, B., Voelker, S. L., Woodruff, D. R., & Domec, J. C. (2011). Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. *Oecologia*, *167*(1), 27–37. <https://doi.org/10.1007/S00442-011-1973-5/FIGURES/5>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, *21*(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2006.02.002>
- Oliveira, R. S., Eller, C. B., Barros, F. de V., Hirota, M., Brum, M., & Bittencourt, P. (2021). Linking plant hydraulics and the fast–slow continuum to understand resilience to drought in tropical ecosystems. *New Phytologist*, *230*(3), 904–923. <https://doi.org/10.1111/NPH.17266>
- Pereira, L., Kaack, L., Guan, X., Silva, L. de M., Miranda, M. T., Pires, G. S., Ribeiro, R. V., Schenk, H. J., & Jansen, S. (2023). Angiosperms follow a convex trade-off to optimize hydraulic safety and efficiency. *New Phytologist*, *240*(5), 1788–1801. <https://doi.org/10.1111/NPH.19253>
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F. C., & Angeles, G. (2016). Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiology*, *36*(2), 208–217. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPV124>
- Preston, K. A., Cornwell, W. K., & DeNoyer, J. L. (2006). Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range

- angiosperms. *New Phytologist*, 170(4), 807–818. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.2006.01712.X>
- Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Réjou-Méchain, M., Tanguy, A., Piponiot, C., Chave, J., & Hérault, B. (2017). biomass: an r package for estimating above-ground biomass and its uncertainty in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(9), 1163–1167. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12753>
- Romero, C., & Bolker, B. M. (2008). Effects of stem anatomical and structural traits on responses to stem damage: an experimental study in the Bolivian Amazon. *https://Doi.Org/10.1139/X07-205*, 38(3), 611–618. <https://doi.org/10.1139/X07-205>
- Rungwattana, K., & Hietz, P. (2018). Radial variation of wood functional traits reflect size-related adaptations of tree mechanics and hydraulics. *Functional Ecology*, 32(2), 260–272. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12970/SUPPINFO>
- Salami, B., Higuchi, P., Da Silva, A. C., Ferreira, T. D. S., Marcon, A. K., Júnior, F. B., & Bento, M. A. (2017). DINÂMICA DE POPULAÇÕES DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA OMBRÓFILA MISTA MONTANA EM LAGES, SANTA CATARINA. *Ciência Florestal*, 27(1), 105–116. <https://doi.org/10.5902/1980509826451>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 2012 9:7, 9(7), 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Scholz, A., Klepsch, M., Karimi, Z., & Jansen, S. (2013). How to quantify conduits in wood? *Frontiers in Plant Science*, 4(MAR), 56. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2013.00056/BIBTEX>
- Sheil, D., & May, R. M. (1996). Mortality and Recruitment Rate Evaluations in Heterogeneous Tropical Forests. *The Journal of Ecology*, 84(1), 91. <https://doi.org/10.2307/2261703>
- Smith, C. C., Healey, J. R., Berenguer, E., Young, P. J., Taylor, B., Elias, F., Espírito-Santo, F., & Barlow, J. (2021). Old-growth forest loss and secondary forest recovery across Amazonian countries. *Environmental Research Letters*, 16(8), 085009. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/AC1701>
- Sperry, J. S., Meinzer, F. C., & McCulloh, K. A. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment*, 31(5), 632–645. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.2007.01765.X>
- Tavares, J. V., Oliveira, R. S., Mencuccini, M., Signori-Müller, C., Pereira, L., Diniz, F. C., Gilpin, M., Marca Zevallos, M. J., Salas Yupayccana, C. A., Acosta, M., Pérez Mullisaca, F. M., Barros, F. de V., Bittencourt, P., Jancoski, H., Scalon, M. C., Marimon, B. S., Oliveras Menor, I., Marimon, B. H., Fancourt, M., ... Galbraith,

- D. R. (2023). Basin-wide variation in tree hydraulic safety margins predicts the carbon balance of Amazon forests. *Nature* 2023 617:7959, 617(7959), 111–117. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-05971-3>
- Tng, D. Y. P., Apgaua, D. M. G., Ishida, Y. F., Mencuccini, M., Lloyd, J., Laurance, W. F., & Laurance, S. G. W. (2018). Rainforest trees respond to drought by modifying their hydraulic architecture. *Ecology and Evolution*, 8(24), 12479–12491. <https://doi.org/10.1002/ECE3.4601>
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/J.0030-1299.2007.15559.X>
- Walker, A. P., McCormack, M. L., Messier, J., Myers-Smith, I. H., & Wullschleger, S. D. (2017). Trait covariance: the functional warp of plant diversity? *New Phytologist*, 216(4), 976–980. <https://doi.org/10.1111/NPH.14853>
- Wright, S. J., 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(12), 3664–3674. <https://doi.org/10.1890/09-2335.1>
- Zheng, J., & Martínez-Cabrera, H. I. (2013). Wood anatomical correlates with theoretical conductivity and wood density across China: evolutionary evidence of the functional differentiation of axial and radial parenchyma. *Annals of Botany*, 112(5), 927–935. <https://doi.org/10.1093/AOB/MCT153>
- Zimmermann, M. H. (1983). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-22627-8>

ANEXOS

Figuras e legendas

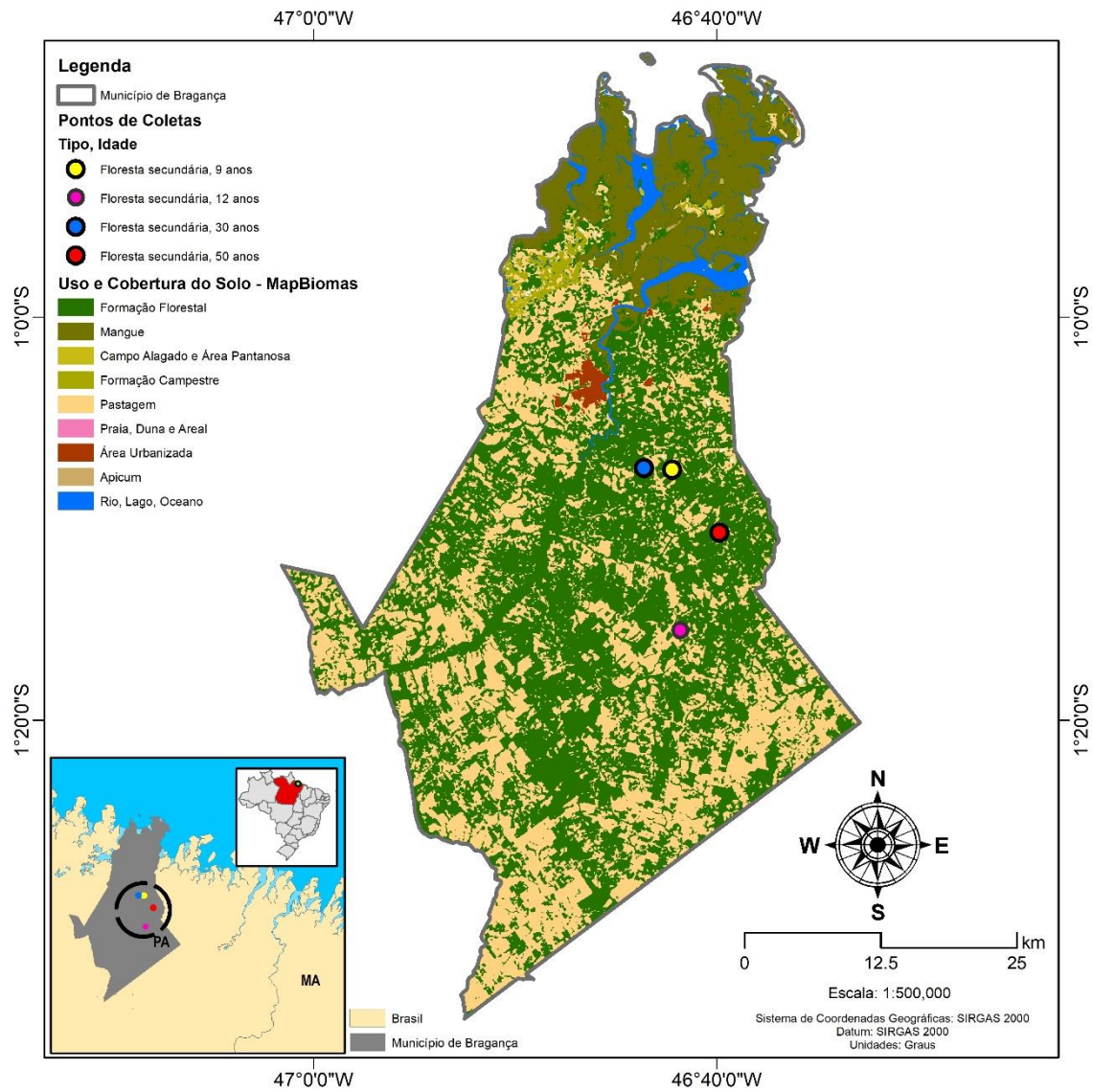


Fig.1.: Distribuição espacial das áreas de fragmentos de florestas secundárias utilizadas no estudo em Bragança-PA.

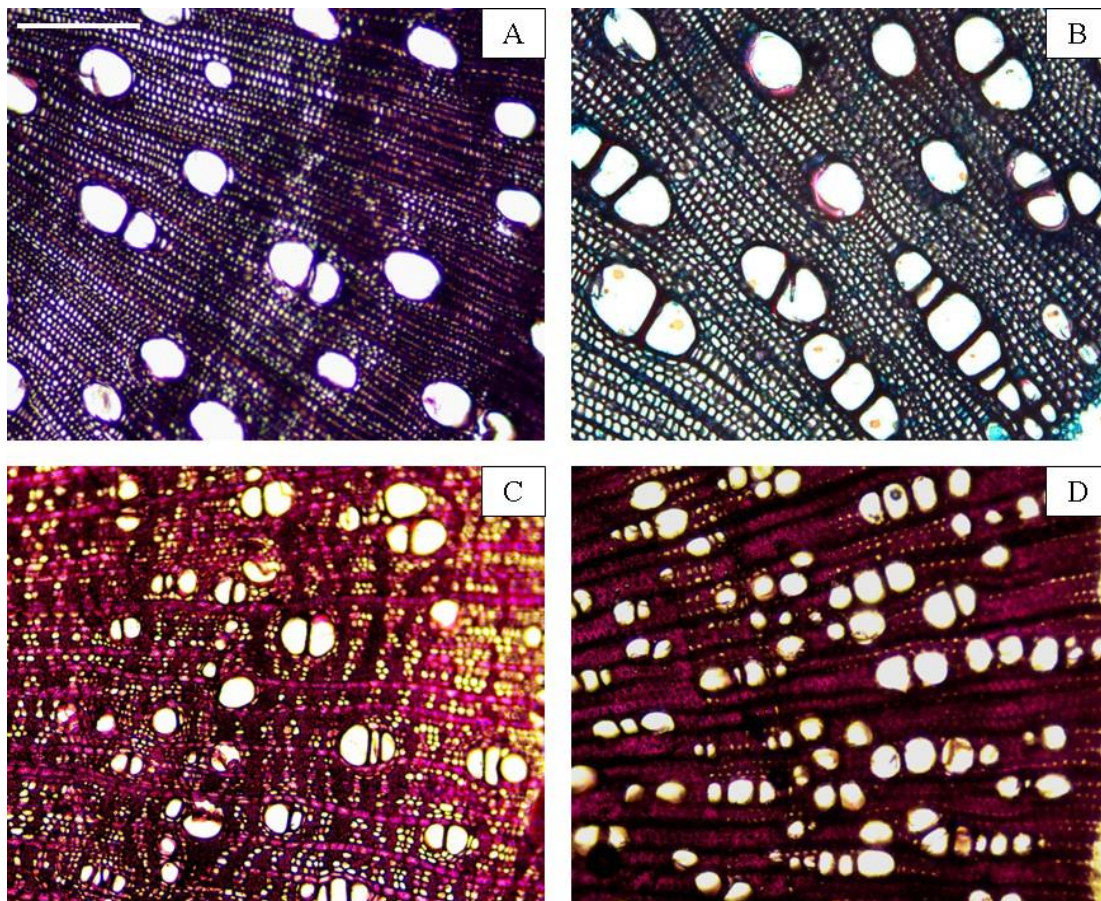


Fig. 2. Cortes transversais do ramo de A) *Mabea angustifolia* - floresta de 9 anos; B) *Croton matourensis* - floresta de 12 anos; C) *Eschweilera coriacea* - floresta de 30 anos e D) *Byrsonima sp.* - floresta de 50 anos. Barra de escala: 200 μ m

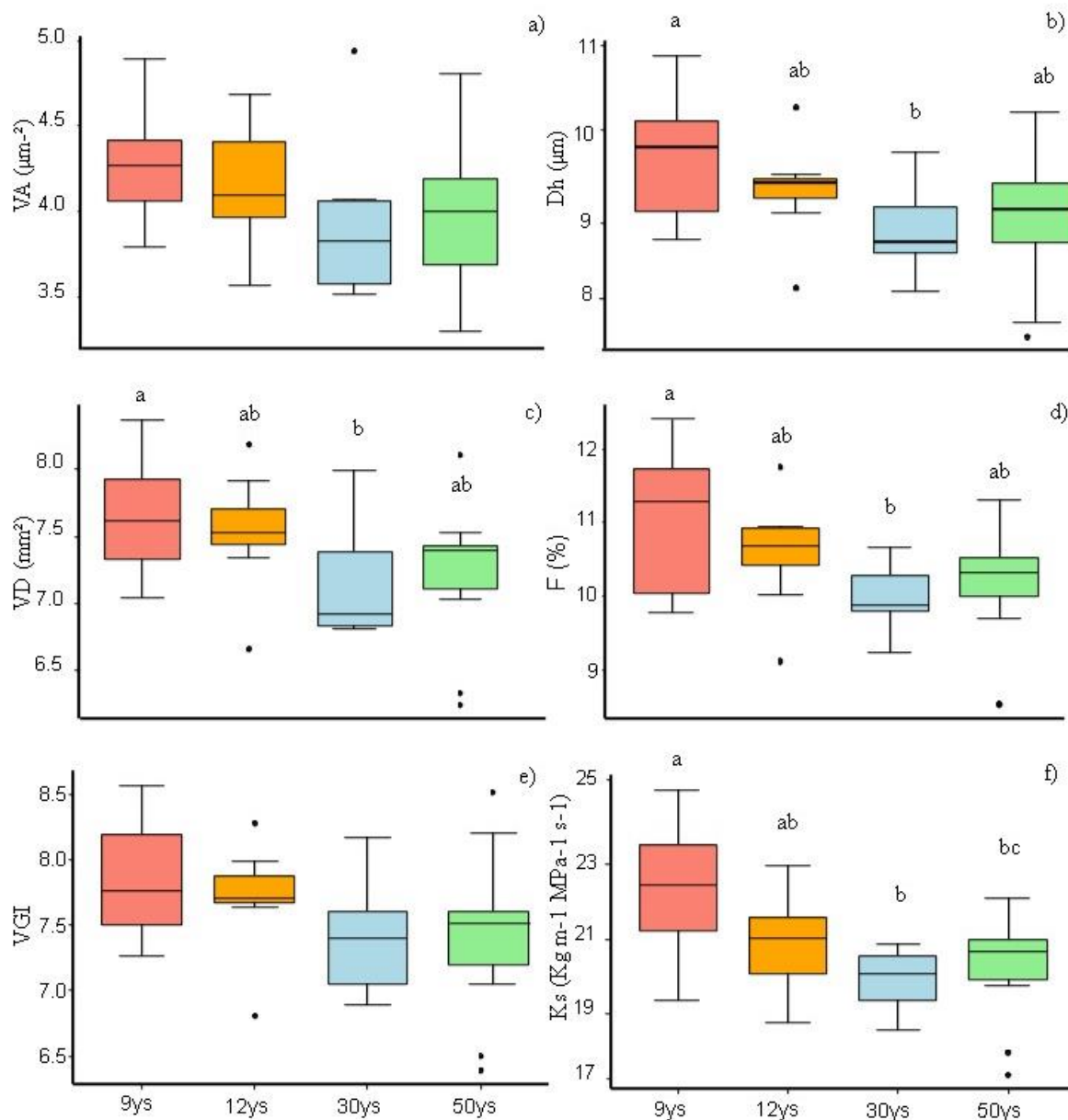


Fig.3. Análise de variância comparando as áreas de 9 (9ys), 12 (12ys), 30 (30ys) e 50 (50ys) anos em relação aos atributos funcionais de arquitetura hidráulica: a) área média dos vasos (VA) (μm^2), b) diâmetro hidráulico (D_h) (μm), c) densidade média dos vasos (mm^2), d) fração do lúmen do vaso (F) (%), e) Índice de agrupamento, f) condutividade teórica específica do xilema (K_h) ($\text{Kg}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$). Relações significativas são demonstradas por letras diferentes.

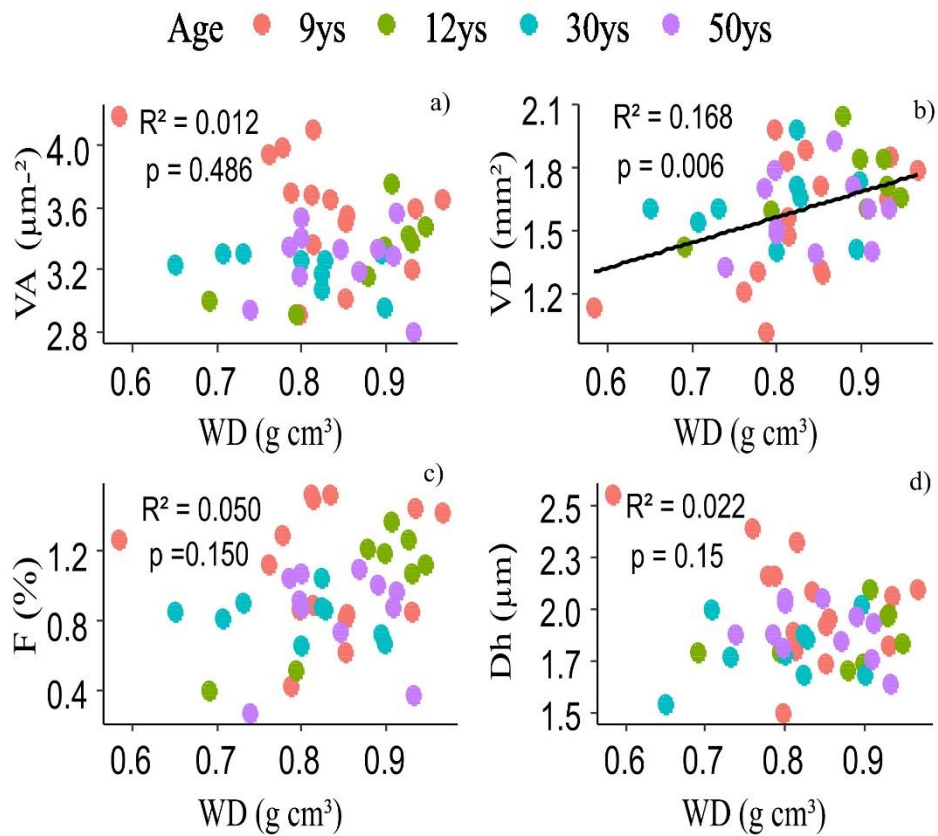


Fig.4. Relação entre a densidade da madeira (WD) e os atributos de arquitetura hidráulica: a) Área média dos vasos - VA, b) Densidade dos vasos - VD, c) Fração do lúmen dos vasos - F, d) Diâmetro hidráulico dos vasos - D_h

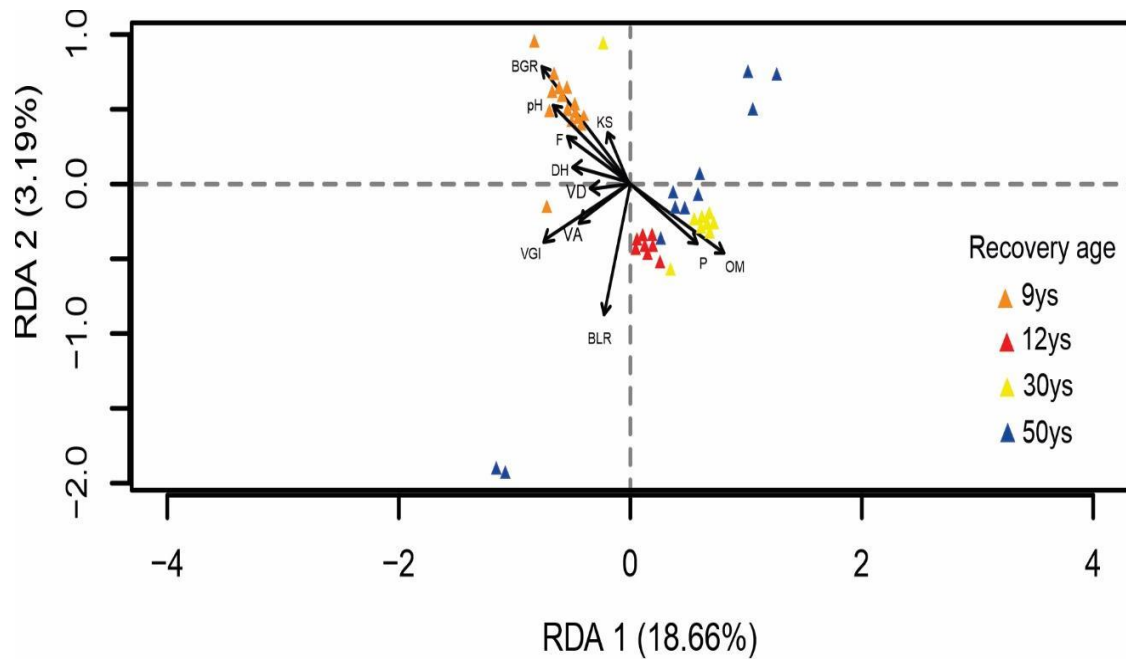


Fig.5. Análise de redundância entre os fatores edáficos P (teor de fósforo), OM (conteúdo de matéria orgânica), pH (Acidez), as taxas de crescimento (BGR) e mortalidade (BLR) e os atributos de arquitetura hidráulica: Área média dos vasos (VA), Densidade dos vasos (VD), Fração do lúmen do vaso (F), Diâmetro hidráulico dos vasos (D_h), Índice de agrupamento dos vasos (VGI).

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tab. S1: Caracterização dos fragmentos de florestas secundárias (9, 12, 30 e 50 anos) e seus múltiplos usos da terra anteriores.

Código RAINFOR	Idade	Coordenadas	Área (Ha)	Uso anterior	Uso da terra ao redor	Área do fragmento	Características
JCO-01	9 anos	S: 01°07'32.6"; W: 46°42'12.5"	0.25	Roça de mandioca	Pastagem, capoeira, roça de mandioca e feijoal e vila do Enfarrusca	~50 hectares	Fragmento com muitas clareiras, indivíduos com ~5m característico de capoeiras no início da sucessão
JSO-01	12 anos	S: 01°15'32.3"; W: 46°41'48.9"	0.25	2 ciclos de roça de mandioca	Pastagem, capoeira, roça de mandioca e vila do Quatro Bocas	~50 hectares	Fragmento com muitas clareiras, indivíduos com ~10 a 15m característico de capoeiras no início da sucessão

RUT-01	30 anos	S: 01°07'28.1"; W: 46°43'36.3"	1.5	Roça e Pastagem	Roça de mandioca e capoeiras de diferentes idades	~100 hectares	Fragmento mais estruturado com menos clareiras. Indivíduos com altura ~15m. Existem espaços vagos nas parcelas, devido as touceiras do capim ainda restantes.
MHO-01	50 anos	S: -1.178930°; W: -46.665859°	0.25	Roça de mandioca e milho	Vila de Benjamim Constant, pastagem, roça de mandioca, laranjal e capoeiras	~60 hectares	Fragmento mais estruturado com menos clareiras. Indivíduos com altura ~20m a 25m

Tab. S2: Espécies avaliadas em cada fragmento de floresta secundária (9, 12, 30 e 50 anos).

Plot	Idade	Espécie	DAP	Altura
JCO	9 anos	<i>Abarema cochleata</i> (Willd.) Barneby & J.W.Grimes var. cochleata	4.84 ± 0.32	8 ± 1.41
JCO	9 anos	<i>Annona exsucca</i> DC.	5.73 ± 1.74	12 ± 1.92
JCO	9 anos	<i>Annona paludosa</i> Aubl.	6.69 ± 2.38	6 ± 1.67
JCO	9 anos	<i>Banara guianensis</i> Aubl.	5.38 ± 1.51	10 ± 1.41
JCO	9 anos	<i>Inga heterophylla</i> Willd.	3.18 ± 0.51	6 ± 1.00
JCO	9 anos	<i>Lacistema pubescens</i> Mart.	2.87 ± 0.79	3.5 ± 0.96
JCO	9 anos	<i>Lecythis lurida</i> (Miers) S.A.Mori	6.27 ± 1.67	8 ± 1.82
JCO	9 anos	<i>Mabea angustifolia</i> Spruce ex Benth.	3.18 ± 0.78	7 ± 1.82
JCO	9 anos	<i>Margaritaria nobilis</i> L.f.	4.14 ± 0.50	5 ± 0.27
JCO	9 anos	<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	3.72 ± 0.50	4 ± 0.45
JCO	9 anos	<i>Platonia insignis</i> Mart.	7.48 ± 2.23	8 ± 2.45
JCO	9 anos	<i>Talisia longifolia</i> (Benth.) Radlk.	3.76 ± 1.19	8 ± 1.67

JCO	9 anos	<i>Vantanea guianensis</i> Aubl.	5.41 ± 1.42	10 ± 1.23
JCO	9 anos	<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	7.80 ± 2.90	10 ± 1.79
JSO	12 anos	<i>Croton matourensis</i> Aubl.	10.47 ± 2.07	10 ± 1.26
JSO	12 anos	<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl.	11.43 ± 4.34	7 ± 1.83
JSO	12 anos	<i>Ormosia paraensis</i> Ducke	10.98 ± 1.35	7 ± 0.89
JSO	12 anos	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	8.91 ± 2.11	6 ± 2.70
JSO	12 anos	<i>Rheedia acuminata</i> (Ruiz & Pav.) Planch. & Triana	9.81 ± 3.87	10 ± 2.79
JSO	12 anos	<i>Abarema jupunba</i> (Willd.) Britton & Killip	22.86 ± 10.48	12 ± 3.71
JSO	12 anos	<i>Myrcia sylvatica</i> (G.Mey.) DC.	5.51 ± 2.49	7 ± 1.14
JSO	12 anos	<i>Margaritaria nobilis</i> L.f.	7.00 ± 1.01	6 ± 1.30
RUT	30 anos	<i>Byrsonima spicata</i> (Cav.) DC.	11.73 ± 3.85	10.4 ± 1.67
RUT	30 anos	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori	7.33 ± 1.85	6 ± 0.84
RUT	30 anos	<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woodson	8.80 ± 1.90	7 ± 1.64
RUT	30 anos	<i>Annona paludosa</i> Aubl.	8.21 ± 3.12	7 ± 2.35

RUT	30 anos	<i>Platonia insignis</i> Mart.	8.36 ± 4.06	8 ± 2.55
RUT	30 anos	<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl.	8.65 ± 1.65	7 ± 1.22
RUT	30 anos	<i>Croton matourensis</i> Aubl.	5.37 ± 6.66	8 ± 2.28
RUT	30 anos	<i>Myrcia atramentifera</i> Barb.Rodr.	6.16 ± 0.88	6 ± 0.84
RUT	30 anos	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	10.38 ± 4.42	10 ± 2.19
RUT	30 anos	<i>Ormosia paraensis</i> Ducke	12.02 ± 4.03	8 ± 0.89
MHO- 01	50 anos	<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	23.56 ± 12.14	25 ± 11.38
MHO- 01	50 anos	<i>Ormosia paraensis</i> Ducke	16.87 ± 6.51	25 ± 4.28
MHO- 01	50 anos	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	22.13 ± 7.01	25 ± 0.89
MHO- 01	50 anos	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	19.42 ± 5.44	25 ± 2.24
MHO- 01	50 anos	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori	7.32 ± 2.74	10 ± 7.89
MHO- 01	50 anos	<i>Myrcia atramentifera</i> Barb.Rodr.	9.58 ± 2.41	12 ± 4.04
MHO- 01	50 anos	<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl.	8.44 ± 2.23	20 ± 8.46
MHO- 01	50 anos	<i>Lecythis lurida</i> (Miers) S.A.Mori	7.48 ± 3.76	20 ± 6.19

MHO-01	50 anos	<i>Guatteria poeppigiana</i> Mart.	14.01 ± 3.84	16 ± 5.41
MHO-01	50 anos	<i>Vantanea guianensis</i> Aubl.	13.21 ± 5.22	20 ± 4.98
MHO-01	50 anos	<i>Byrsonima indet</i>	28.65 ± 3.98	25 ± 8.96
