



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

LUANE GABRIELA BOTELHO REBELO

**TRAJETÓRIA FUNCIONAL DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS NA
AMAZÔNIA ORIENTAL**

Belém
2023

LUANE GABRIELA BOTELHO REBELO

**TRAJETÓRIA FUNCIONAL DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS NA
AMAZÔNIA ORIENTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia

Linha de Pesquisa: Ecologia vegetal

Orientadora: Prof. Dra. Grazielle Sales Teodoro

Co-Orientador: Dr. Fernando Elias

Belém
2023

R289t Rebelo, Luane Gabriela Botelho.
TRAJETÓRIA FUNCIONAL DE FLORESTAS
SECUNDÁRIAS NA AMAZÔNIA ORIENTAL / Luane Gabriela
Botelho Rebelo. — 2023.
34 f. : il. color.

Orientador(a): Prof^a. Dra. Grazielle Sales Teodoro
Coorientador(a): Prof. Dr. Fernando Elias
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Pará,
Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em
Ecologia, Belém, 2023.

1. Atributos funcionais. 2. biomassa. 3. densidade da
madeira. 4. sucessão ecológica. 5. recuperação florestal. I.
Título.

CDD 574.524

LUANE GABRIELA BOTELHO REBELO

**TRAJETÓRIA FUNCIONAL DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS NA
AMAZÔNIA ORIENTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Eduardo van den Berg
Universidade Federal de Lavras

Prof. Dr. Leandro Maracahipes
Universidade Estadual de Campinas

Prof. Dra. Thaísa Sala Michelin
Universidade Federal do Pará

Aprovada em: 29/06/2023

Local de defesa: Remota, via google meet.

*Á minha mãe e a minha avó,
meu maior exemplo de força,
dedicação, coragem e amor.*

AGRADECIMENTOS

Á Deus e a Nossa Senhora de Nazaré.

Á minha família, minha mãe e a avó a quem eu dedico não só esse trabalho, mas também toda a minha vida. Minha tia Daize e meus primos Adria e Danilo. E a todo os meus outros familiares, tias, tios, bisa, primos, por torcerem sempre por mim.

Á Dra. Grazi, minha orientadora, que me acompanha a sete anos e é a responsável por me tornar a pesquisadora que eu sou hoje, e a que eu ainda pretendo ser. Obrigada pela preocupação, pelo cuidado, carinho, atenção, paciência e confiança. Espero um dia ser um pouco do muito que você é, não só como cientista, mas principalmente como ser humano. Obrigada por tanto.

Ao meu coorientador, Dr. Fernando Elias, por compartilhar seus conhecimentos, por todo apoio, por sua paciência e dedicação durante todo meu mestrado. Muito obrigada por tudo.

Á Karol e a Rayssa, obrigada por todo incentivo, apoio, parceria e amor, obrigada por me lembrarem diariamente que desistir nunca é uma opção. Eu só sou porque nós somos.

Á Bia, Marceli e Lia e suas respectivas famílias que se tornaram a minha família também. A minha vida na não seria a mesma sem vocês.

Á Dani, que é a minha casa em todos os sentidos da palavra. Obrigada pela tua amizade e pelo teu amor, e por todo o apoio durante todos esses anos que eu estive em Belém.

Á Leticia, Karen e Maria Fernanda que me lembram diariamente que a distância não impede o acolhimento, a segurança e o amor de uma grande amizade.

Á Gil, que eu tive a sorte de reencontrar, e que sem nem imaginar, me trouxe de volta para a linha. Tua amizade – e todas elas – me salvaram em 2022. Friends supporting friends.

Aos amigos do ECOPRO pela companhia, pelas muitas risadas e parceria ao longo desses sete anos. Em especial a Beatriz pelo apoio de sempre e colaboração em todos os trabalhos que fizemos juntas até aqui. E a Fran e a Ana por todo apoio e incentivo, sem esquecer dos helps no R e no inglês.

Á minha equipe de campo, Karol, Beatriz, Jucelino, Vanessa e principalmente ao Breno, que nos deixou cedo demais. Apesar do pouco tempo que passamos juntos, o Breno foi de extrema importância na nossa equipe. Sentimos sua falta.

Aos assistentes de campo, Seu Jair e Cleiton, pela parceria e pelo comprometimento durante a coleta dos dados. E a Dona Socorro que nos acolheu em Bragança durante nossa estadia na região.

Á equipe da Rede Amazônia Sustentável (RAS) pelo apoio no desenvolvimento desse estudo e disponibilidade dos dados.

Á CAPES pela concessão da bolsa. A Universidade Federal do Pará e ao Programa de Pós-graduação em ecologia, pelo apoio e estrutura.

Á todos os professores e pesquisadores que lutam diariamente pela ciência e pela Amazônia.
Fazer ciência no Brasil não é fácil, mas juntos somos mais fortes.

Agradeço também a todos que de alguma forma tornaram todo esse processo muito mais feliz,
mais leve e tranquilo.

Finalmente, agradeço os membros da banca de qualificação e defesa por aceitarem o convite
de contribuir com excelentes considerações para a finalização do nosso trabalho.

*“O impulso da expansão da vida
não pode ser contida.”*

Stefano Mancus

Trajetória funcional de florestas secundárias na Amazônia oriental

RESUMO

As estratégias ecológicas das espécies estão intimamente ligadas às suas características morfológicas e fisiológicas. Os espectros econômicos da folha e da madeira oferecem informações valiosas sobre as estratégias das plantas, variando desde características aquisitivas a conservativas. A alocação de recursos para os atributos pode refletir em trade-offs ecológicos, assim como podem ser afetados e influenciados por diversos fatores, tais como as propriedades do solo e a dinâmica estrutural das comunidades. Entretanto, ainda existem grandes questões acerca da variação funcional dos atributos ao longo do processo de sucessão florestal. As florestas secundárias, cada vez mais presentes na Amazônia devido à escalada do desmatamento, servem como alternativa para a restauração de ecossistemas, embora não sejam equivalentes às florestas primárias. Portanto, compreender o progresso da recuperação florestal e o funcionamento das comunidades de florestas secundárias é fundamental para o desenvolvimento de estratégias eficazes de restauração em macroescala na Amazônia. Nesse estudo avaliamos a trajetória funcional de florestas secundárias de diferentes idades na região Bragantina, nordeste do estado do Pará. Nós perguntamos: 1) Como os atributos funcionais variam entre as florestas secundárias de diferentes idades; 2) Existem trade-offs ou coordenação na alocação de recursos entre atributos foliares e de madeira? 3) Quais são os efeitos da dinâmica da biomassa aérea e das características edáficas sobre a variação dos atributos funcionais durante a sucessão florestal? Nós avaliamos os atributos de área foliar (LA), área foliar específica (SLA), teor de matéria seca foliar (LDMC) e densidade da madeira (WD). Nossos preditores foram representados pelas taxas de ganho, perda e turnover de biomassa aérea; teor de argila, silte, areia fina, areia grossa, matéria orgânica, fosforo, nitrogênio e pH. A variação observada nos atributos funcionais durante a trajetória sucessional das florestas secundárias não correspondeu inteiramente às nossas expectativas. Observamos maiores valores de SLA e WD em florestas mais antigas em comparação com as mais jovens. A manutenção de elevado SLA nas florestas antigas é um indicativo de retardo na sucessão, característico de florestas onde não ocorreu o desbaste natural das espécies pioneiras, geralmente associadas com paisagens degradadas e com baixa capacidade de regeneração. Além disso, nós observamos relações significativas entre perda e ganho de biomassa, teor de areia no solo e atributos funcionais, esclarecendo as estratégias ecológicas adotadas pelas espécies durante o processo de recuperação de florestas secundárias. O estudo fornece evidências do processo de recuperação em florestas secundárias da Amazônia, destacando sua natureza complexa e em constante mudança, bem como a complexidade das mudanças dos atributos. Esses resultados contribuem para uma melhor compreensão da resiliência exibida por essas florestas e oferecem informações valiosas para o desenvolvimento de estratégias eficazes de restauração na região.

Palavras-chave: Atributos funcionais, biomassa, densidade da madeira, área foliar específica, sucessão ecológica, recuperação florestal.

Functional trajectory of secondary forests in the eastern Amazon

ABSTRACT

The ecological strategies of species are closely linked to their morphological and physiological characteristics. Leaf and wood economic spectrum provide valuable information about plant strategies, ranging from acquisitive to conservative characteristics. Resource allocation to the attributes can reflect in ecological trade-offs and be influenced by several factors such as soil properties and community dynamics. However, the functional variation of attributes throughout the forest succession processes is still understudied. Secondary forests are increasing in the Amazon due to the intense deforestation; they are not equivalent to primary forests but can be an alternative for ecosystem restoration. Therefore, understanding the progress of forest recovery and the functioning of secondary forests is essential for developing effective macro-scale restoration strategies in the Amazon. In this study, we evaluated the functional trajectory of secondary forests of different ages in the Bragantina region (northeastern Pará state) and aimed to answer the following questions: 1) How do functional attributes vary among secondary forests of different ages? 2) Are there trade-offs or coordination in resource allocation between foliar and wood attributes? 3) What are the effects of aerial biomass dynamics and edaphic characteristics on the variation of functional attributes during forest succession? We measured the attributes of leaf area (LA), specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), and wood density (WD). The rates of aerial biomass gain, loss, and turnover; the content of clay, silt, fine sand, coarse sand, organic matter, phosphorus, nitrogen, and pH were used as predictors. The variation of functional attributes during the successional trajectory of secondary forests was different than expected. We observed higher SLA and WD values in older forests compared to the young ones. The maintenance of high SLA in old forests indicates a delay in succession that is common in forests where the natural thinning of pioneer species has not occurred yet, this is usually associated with degraded landscapes with low regeneration capacity. Furthermore, functional attributes were related to biomass loss and gain and soil sand content, which shows the ecological strategies adopted by species during the recovery process of secondary forests. Our study shows the recovery process in the Amazonian secondary forests highlighting the complex and changing nature of these forests and the complexity of attribute changes. Our results help to better understand the resilience exhibited by these forests and provide valuable information for the development of effective restoration strategies in the region.

Keywords: Functional traits, biomass, wood density, specific leaf area, ecological succession, forest recovery.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	12
2. MATERIAL E MÉTODOS	14
2.1 <i>Área de estudo</i>	14
2.2 <i>Definição da idade de abandono das florestas secundárias</i>	15
2.3 <i>Censo da vegetação arbórea</i>	16
2.4 <i>Seleção das espécies e cálculo da biomassa aérea</i>	16
2.5 <i>Coleta dos atributos funcionais</i>	16
2.6 <i>Taxas de dinâmica da biomassa aérea das comunidades</i>	18
2.7 <i>Variáveis edáficas</i>	18
2.8 <i>Análise de dados</i>	18
3. RESULTADOS	19
3.1 <i>Variação nos atributos funcionais entre as florestas secundárias</i>	19
3.2 <i>Atributos funcionais e a relação com a dinâmica da biomassa aérea e solos</i>	20
4. DISCUSSÃO	22
5. CONCLUSÃO	25
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	26

1. INTRODUÇÃO GERAL

As estratégias ecológicas e os padrões de desenvolvimento das plantas estão diretamente ligados às suas características morfológicas e fisiológicas, i.e., os atributos funcionais (Violle et al., 2007, Reich et al., 2014). A ocorrência de espécies em diferentes ambientes reflete a seleção e adaptação dessas características ao longo do tempo diante da heterogeneidade ambiental (Maracahipes et al., 2018). Neste caso, a avaliação dos atributos funcionais facilita a compreensão da distribuição das espécies, do uso e aquisição de recursos, assim como vantagens e limitações diante das condições do hábitat (Maynard et al., 2022).

Existem dois modelos-chave que combinados fornecem informações importantes sobre o *continuum* de estratégias ecológicas das espécies diante das variações ambientais, que variam de retorno rápido a lento em nutrientes e biomassa (Wright et al., 2004; Reich, 2014). O primeiro refere-se ao espectro de economia foliar e relaciona-se ao conjunto de atributos envolvendo a área foliar (LA), área foliar específica (SLA) e teor de matéria seca foliar (LDMC) (Wright et al. 2004). O segundo trata-se do espectro de economia da madeira (Chaves et al., 2009), relacionado à densidade da madeira (WD) (Wright et al., 2004; Chaves et al. 2014). No espectro de estratégias, em um extremo da variação, tem-se plantas com taxas lentas de retorno, sendo caracterizadas por taxas lentas de crescimento, alto custo para produção de folhas, caracterizadas por baixo SLA e alto LDMC, baixa concentração de nutriente foliar e alto WD, caracterizando espécies com estratégias mais conservativas. Em contraste, no outro extremo, tem-se o inverso, caracterizando as estratégias aquisitivas de uso dos recursos (Wright et al., 2004).

As restrições associadas às espécies podem influenciar os padrões de alocação de recursos e levar a *trade-offs* ecológicos que afetam sua distribuição espacial e composição das espécies (Cosme et al., 2017) e a capacidade de fornecer serviços ecossistêmicos (Pan et al., 2013). Diversos fatores podem influenciar nos padrões de alocação de recurso, a exemplo das características edáficas, degradação (e.g., fogo, corte seletivo, efeito de borda), precipitação e dinâmica das comunidades (Lohbeck et al., 2015; Poorter et al., 2021). Descobertas recentes mostram que as respostas variadas de diferentes atributos refletem padrões relacionados ao clima e as condições do solo (Joswing et al., 2021; Thomas et al., 2020). Os solos, em particular, são responsáveis por até 77% da variação nos atributos foliares (ex.: SLA, relação N/P foliar, concentrações foliares de N, P e C) e tamanho (altura da planta, densidade da madeira) (Joswing et al., 2021). Assim, observa-se um aumento no SLA com a fertilidade do solo (Ordoñez et al., 2009). Portanto, é essencial considerar todos esses fatores quando se analisa a expressão de atributos funcionais de árvores.

Diversos estudos têm demonstrado as relações das condições ambientais e os atributos funcionais nas florestas na Amazônia (e.g., Mori et al., 2021; Berenguer et al. 2018; Chua e Potts 2018; Poorter

et al. 2019; Poorter et al., 2021; Esquivel-Muelbert et al., 2020). Entretanto, ainda existem grandes incertezas acerca de como ocorre a variação funcional ao longo da sucessão florestal. Considerando o cenário atual de perdas constantes de vegetação florestal remanescente devido ao aumento do desmatamento e degradação, é essencial a compreensão das variações dos atributos funcionais e estratégias ecológicas exibidas pelas espécies durante o processo de sucessão (Chazdon et al. 2010). Neste caso, a avaliação dos atributos funcionais nessas florestas pode fornecer informações relevantes sobre os fatores que podem impedir sua restauração efetiva.

Florestas sucessionais ou em recuperação, como as florestas secundárias (i.e. florestas que sofreram corte raso e estão em processo de regeneração natural pós-abandono (Elias et al., 2022; Poorter et al., 2021a), passam por mudanças importantes na estrutura e composição florística entre os estágios sucessionais (Chazdon et al. 2010; Poorter et al.). Essas mudanças, como a substituição natural de espécies dependentes de luz em espécies tolerantes à sombra, são condicionadas pelas variações do hábitat e refletidas nos atributos funcionais (Chazdon et al. 2014). Neste caso, é comum que nos estágios iniciais ocorra a dominância de espécies com estratégias mais aquisitivas em detrimento de espécies conservativas (Siminski et al. 2011, Chazdon 2017). Entretanto, os caminhos sucessionais em florestas secundárias são múltiplos e complexos (Arroyo-Rodrigues et al., 2017), onde cada floresta tem as suas próprias características únicas, o que dificulta as previsões de recuperação florestal (Elias et al., 2022). Portanto, a compreensão do progresso da recuperação florestal e do funcionamento das comunidades de florestas secundárias é crucial para auxiliar o desenvolvimento de estratégias eficientes de restauração em macroescala na Amazônia.

A regeneração natural de florestas secundárias é considerada o método mais econômico de restauração florestal (Crouzeilles et al. 2017). Na Amazônia, existem aproximadamente 234.795 km² de florestas secundárias, representando aproximadamente 4,1% da cobertura florestal total (Smith et al. 2022) e, por essa razão, é considerado a melhor estratégia de mitigação das mudanças climáticas em macroescala no bioma (Lewis et al., 2019). Embora essas florestas não sejam equivalentes às florestas primárias em termos de biodiversidade e estoque de carbono (Barlow et al., 2007; Ferreira et al. 2018), elas contribuem significativamente para mitigar o aquecimento global pelo sequestro de carbono atmosférico e preservar a biodiversidade florestal remanescente (Barlow et al., 2016; Berenguer et al., 2014; Lewis et al. 2019). Por exemplo, essas florestas têm o potencial de restaurar até 90% da riqueza observada nas florestas primárias próximas em um período relativamente curto de cerca de 31 anos (Poorter et al., 2021); e até 85% da biomassa em 20 anos (Poorter et al. 2016). Entretanto, essa capacidade de recuperação é reduzida em paisagem altamente degradadas e com elevada intensidade de uso da terra, a exemplo da região Bragantina – a região de colonização mais antiga da Amazônia, caracterizada por apresentar baixa cobertura florestal remanescente, elevada

fragmentação e vários ciclos de uso da terra (Vieira et al., 2012; Almeida et al. 2010; Elias et al. 2020).

Nesse estudo, nós buscamos compreender a trajetória funcional durante o processo de recuperação de florestas secundárias na região Bragantina. Para tanto, nós analisamos a variação de atributos funcionais foliares e da madeira em florestas secundárias de diferentes idades na Amazônia Oriental e suas relações com as características edáficas e dinâmica da biomassa aérea (taxas de ganho e perda de biomassa e turnover). Nós elaboramos as seguintes questões e premissas:

1. Como os atributos funcionais variam entre as florestas secundárias de diferentes idades? Nós esperamos que as florestas secundárias mais jovens apresentem estratégias mais aquisitivas (maior SLA, menor LDMC e menor WD) e que transitem para estratégias conservativas (menor SLA, maior LDMC e WD) com a progressão da sucessão.

2. Existem *trade-offs* ou coordenação na alocação de recursos entre atributos foliares e de madeira nas florestas secundárias? Esperamos observar *trade-offs* na alocação de recursos entre os atributos foliares e de madeira, no qual esperamos uma relação negativa entre o SLA e a densidade da madeira. Por outro lado, esperamos que o LDMC seja diretamente proporcional a densidade da madeira, uma vez que essa relação pode caracterizar uma estratégia mais conservativa no uso e investimento de recursos nas plantas.

3. Quais são as relações entre a dinâmica da biomassa aérea e das características edáficas sobre a variação nos atributos funcionais das florestas secundárias? Esperamos que a fertilidade do solo e a dinâmica de biomassa influenciem na variação dos atributos funcionais, no qual esperamos que um maior conteúdo de nutrientes no solo (carbono, fósforo e nitrogênio) e maiores perda de biomassa estejam relacionados a um maior SLA, menor LDMC e WD.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi desenvolvido em cinco parcelas permanentes de florestas secundárias no município de Bragança, nordeste do Estado do Pará, Amazônia Oriental (Figura 1). Todas as parcelas estão localizadas em fragmentos pequenos de florestas de terra-firme (~30-60 ha), que foram abandonadas após sucessivos ciclos agrícolas. O município de Bragança sofreu a perda de 90,2% das suas florestas nativas e áreas de mangue. As florestas secundárias cobrem 28,8% da paisagem, representando 67,5% da cobertura florestal total (Elias et al., 2020). 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).

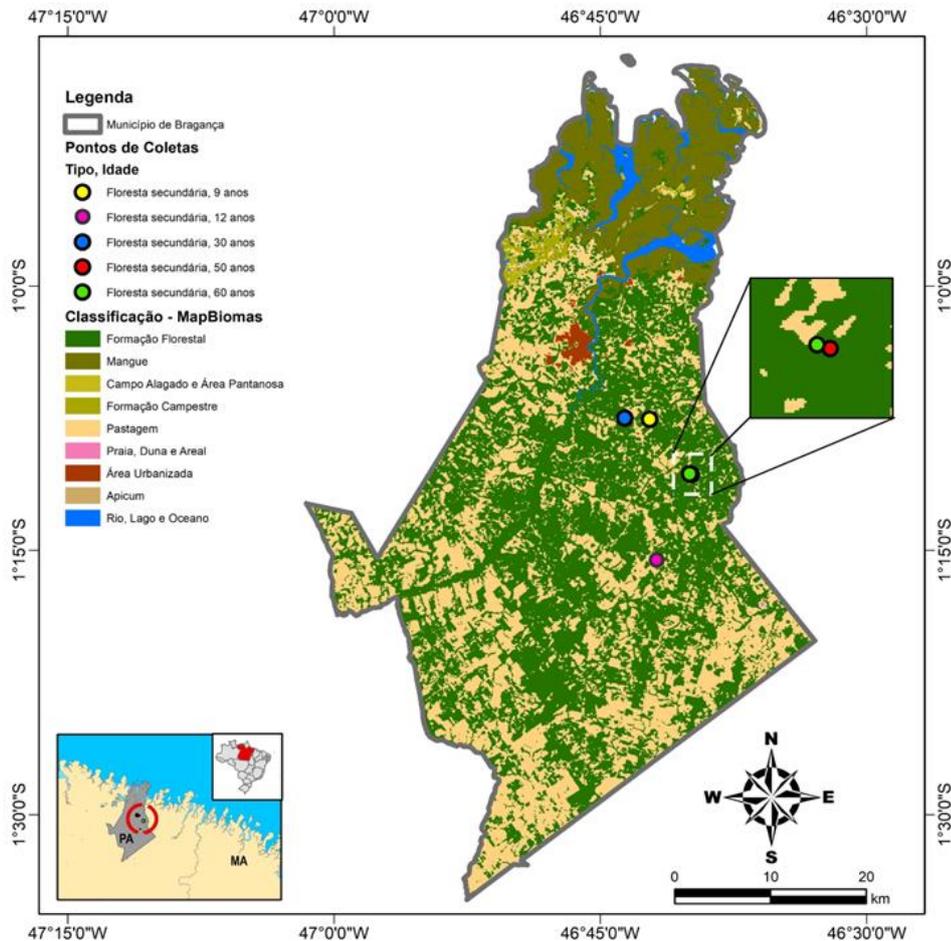


Figura 1. Mapa da cobertura florestal do município de Bragança, nordeste do estado do Pará. Fonte: MapBiomas coleção 7.0.

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 (Castro et al. 2013). O relevo é plano e a altitude média é de 35 m (30–66 m) (Elias et al., 2020).

2.2 Definição da idade de abandono das florestas secundárias

A idade das florestas secundárias foi definida pela equipe Rede Amazônia Sustentável (RAS; rasnetwork.org) por meio de entrevistas com os proprietários durante as instalações das parcelas permanentes. A idade de abandono das parcelas varia de 9 a 60 anos e foram confirmadas por imagens temporais do Landsat de alta resolução (Tabela 1; detalhes em Elias et al., 2020).

Tabela 1. Florestas secundárias com suas idades de abandono definidas pela RAS, mostrando o número total de espécies, e o número total espécies selecionadas para cada floresta.

Idade	N^a total de espécies	Total de espécies amostradas
9 anos	48	16
12 anos	43	9
30 anos	50	10
50 anos	92	12
60 anos	85	10

2.3 Censo da vegetação arbórea

A amostragem da vegetação arbórea foi feita em 2019, em parcelas de 0.25 ha, onde foram mensurados todos os indivíduos > 10 cm de diâmetro a 1.3 m do solo. A identificação botânica foi realizada em campo com auxílio de parábôtanicos e por meio de comparações de exsicatas do Herbário IAN da Embrapa Amazônia Oriental. Todas as parcelas foram separadas por uma distância média de 265 m entre elas (Elias et al., 2020). Os dados dos inventários florísticos estão disponíveis para consulta na plataforma digital do ForestPlots.net (Lopez-González et al. 2011).

2.4 Seleção das espécies e cálculo da biomassa aérea

No total, selecionamos aproximadamente 380 indivíduos pertencentes a espécies (detalhes em Tabela S1 1). Para a análise dos atributos funcionais nós selecionamos todas as espécies de árvores que correspondiam a 70% a 80% da biomassa aérea (AGB) de cada parcela. Nós calculamos a biomassa aérea de todos os indivíduos da parcela utilizando a equação: $AGB = 0,673 \times (\rho D^2 H)$ 0,976 (Chave et al., 2014), onde ρ é a densidade da madeira extraída do Global Wood Density Database; D é o diâmetro à altura do peito (cm); e H é a altura total (m) estimada por modelos de altura-diâmetro em nível de região (Sullivan et al., 2018). O cálculo da AGB foi realizado pelo pacote 'BIOMASS' (Réjou-Méchain et al., 2017) do Programa R (R Core Team, 2020).

2.5 Coleta dos atributos funcionais

A amostragem foi realizada no final da estação chuvosa, em junho de 2022, onde coletamos dez folhas e duas secções de ramos de três a cinco indivíduos de cada espécie por parcela. Nós mensuramos um conjunto de atributos relativos aos espectros de economia foliar (área foliar específica, área foliar e conteúdo de matéria seca foliar) e da madeira (densidade da madeira):

a) Área foliar (LA): estimamos a área foliar (cm²) através do escaneamento da face adaxial de 10 folhas de cada indivíduo utilizando o pacote BiocManager (Morgan, 2022).

b) Área foliar específica (SLA): calculamos a área foliar específica (SLA) ($\text{m}^{-2} \text{g}^{-1}$) a partir da razão entre a área foliar e a massa seca das 10 folhas selecionadas de cada indivíduo. As folhas foram secas em uma estufa à 65°C por 72h e pesadas em uma balança digital com precisão de 0.001g.

c) Teor de matéria seca das folhas (LDMC): Para o cálculo do LDMC, nós mensuramos o teor de matéria seca das folhas utilizadas para o cálculo do SLA e LA. O LDMC trata-se da massa seca da folha dividida por sua massa fresca saturada de água (mg g^{-1}). A massa fresca saturada de água foi medida em balança de precisão após as folhas se hidratarem em um recipiente envolto por um saco escuro para evitar a transpiração.

d) Densidade da madeira (WD): medimos a densidade de cada espécie utilizando segmentos dos mesmos ramos que foram utilizados para medir os atributos foliares. Calculamos a densidade da madeira como a razão entre massa seca e o volume deslocado de cada segmento através do princípio de Arquimedes (em que cada segmento é mergulhado em um recipiente com água posicionado sobre uma balança e o incremento de massa medido, em g, corresponde ao volume de água deslocado, e, portanto, ao volume do ramo, em cm^3). A massa seca dos fragmentos dos ramos foi determinado após submetê-los a secagem em estufa a 65°C por 72h.

Utilizamos o protocolo de Pérez- Harguindeguy et al. 2013 para a mensuração de todos os atributos. A associação e função ecológica de cada atributo avaliado encontrasse descrito abaixo (Tabela 2).

Tabela 2. Atributos morfológicos foliares e de madeira avaliados nas áreas de florestas primárias e secundárias.

Atributos	Acrônimo	Unidade	Significado funcional
Área foliar	LA	mm^2	Controle de temperatura, autossombreamento da copa, equilíbrio hídrico, captação de luz e trocas gasosas da planta (Wright et al. 2017; Baird et al. 2021).
Área foliar específica	SLA	$\text{m}^{-2} \text{g}^{-1}$	Produtividade primária, ciclagem de nutrientes, fertilidade do solo, competição por recursos, tolerância ambiental (Wright et al. 2004; Díaz et al. 2016).
Teor de matéria seca da folha	LDMC	mg g^{-1}	Resistencia a perigos físicos e eventos extremos (Ex: herbivoria, vento, granizo), tempo de vida da folha e investimento em carbono (Pérez-

			Harguindeguy <i>et al.</i> 2013; Hodgson <i>et al.</i> 2011).
Densidade da madeira	WD	g cm ³	Estabilidade, defesa, arquitetura hidráulica, potencial de crescimento da planta, armazenamento de carbono e resistência contra patógenos (Chaves <i>et al.</i> 2009; Zanne <i>et al.</i> 2009).

2.6 Taxas de dinâmica da biomassa aérea das comunidades

A partir dos valores de biomassa aérea dos indivíduos, nós calculamos as taxas de perda (mortalidade) (Korning, J. and Balslev, H. 1994; Oliveira Filho, A. T. *et al.*, 2007), ganho (crescimento e recrutamento em AGB) (Salami, B. *et al.* 2014) e turnover (Salami, B. *et al.* 2014) da biomassa aérea (AGB). As taxas de 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; AGB_0 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 ganho em: $G = \{1 [(AGB_r + AGB_g)/AGB_t] / t\} \times 100$, onde AGB_r é a biomassa de árvores recrutadas; AGB_g é o ganho de biomassa; AGB_t é a biomassa final depois de t . e o turnover por: $T_{AGB} = (P + G)/2$, onde p é a taxa de perda anual de biomassa e g é a taxa de ganho anual de biomassa.

2.7 Variáveis edáficas

As propriedades do solo foram avaliadas em cada parcela através da coleta de cinco amostras aleatórias nas profundidades de 0-10 cm, 10-20 cm e 20-30 cm. Para cada profundidade foi criada uma amostra composta de três amostras aleatórias ao longo da parcela. Nós estimamos os teores de fósforo (P) e potássio (K) através do método Mehlich-I; o nitrogênio total (N) determinado através do método Kjeldahl; o carbono do solo (C) analisado através do método Walkley-Black; e a granulometria (areia, argila e silte) pelo método Bouyoucos. Todas essas análises foram realizadas no Laboratório de Análise de Solos da Embrapa Amazônia Oriental, seguindo as orientações do Manual de Análise de Solos da Embrapa (Teixeira *et al.*, 2017).

2.8 Análise de 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' (Laliberté, 2014). Para avaliar as

diferenças dos atributos funcionais entre as florestas secundárias de diferentes idades (pergunta 1) nós utilizamos a análise de variância (ANOVA) seguida pelo teste *post-hoc* de Tukey (ZAR, 2010). Nós demonstramos essas variações por meio de boxplots criados pelo pacote ‘ggplot2’ (Wickham, 2016).

Nós utilizamos a associação entre as análises de correlação linear de Pearson e de Componentes Principais (PCA) para selecionar as variáveis preditoras e evitar multicolinearidade (ver Figura SI 1). As variáveis selecionadas foram: taxas de perda, ganho e turnover em biomassa aérea, teor de carbono no solo, teor de areia e argila, pH e fósforo. Nós modelamos as relações dos atributos funcionais entre si (*trade-offs* – pergunta 2) e com as taxas de dinâmica da biomassa aérea e variáveis edáficas (pergunta 3) utilizando Modelos Lineares Simples executados pelo pacote ‘stats’ (R Core Team, 2022). A execução dos modelos foi feita da seguinte forma: Nós executamos um modelo global para analisar a relação dessas variáveis com cada atributo funcional. Nós então selecionamos o melhor modelo para cada atributo funcional a partir da seleção passo-a-passo (*forward selection*) utilizando o pacote ‘MASS’ (Venables and Ripley, 2002). Para melhor visualizar as relações dos modelos finais, nós plotamos as estimativas significantes de cada modelo utilizando o pacote ‘sjPlot’ (Lüdecke, 2023). Nós aferimos os pressupostos de normalidade dos resíduos e homocedasticidade pelos testes de Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente. Também utilizamos uma PCA para visualizar as relações entre as variáveis preditoras e os atributos funcionais.

Todas as análises foram realizadas no software R, considerando o nível de significância de 5% (R Core Team 2020).

3. RESULTADOS

3.1 *Variação nos atributos funcionais entre as florestas secundárias*

A área foliar específica (SLA, $p=0,009$) e a densidade da madeira (WD, $p=0,04$) foram maiores na floresta mais antiga, de 60 anos, em comparação com a floresta de 30 anos (Figura 2). Os atributos área foliar (LA) e o teor de matéria seca (LDMC) não diferiram entre as florestas avaliadas (Figurar 2). Além disso, não encontramos relações significativas que sustentassem *trade-offs* entre atributos foliares e densidade da madeira entre as florestas secundárias avaliadas (Figura SI 2).

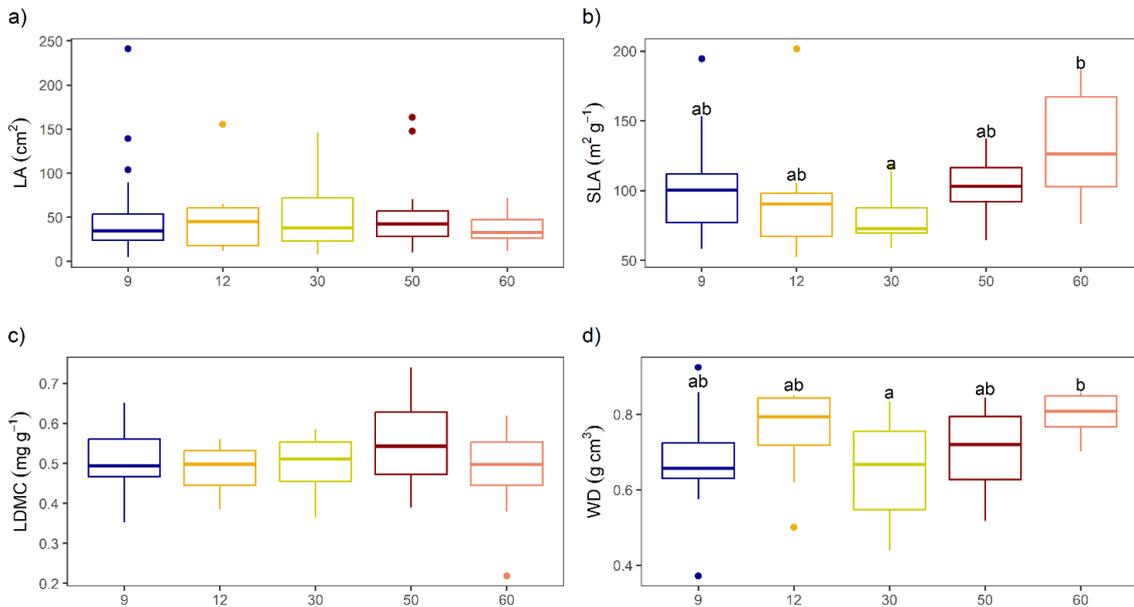


Figura 2. Análise de variância entre os atributos funcionais: área foliar – LA (a), área foliar específica – SLA (b), teor de matéria seca das folhas – LDMC (c) e densidade da madeira – WD (d) entre as florestas secundárias de diferentes idades na região Bragantina. Letras diferentes e iguais representam diferenças e igualdade entre médias de acordo com o teste de Tukey, respectivamente.

3.2 Atributos funcionais e a relação com a dinâmica da biomassa aérea e solos

A PCA captou ~53,60% da variação entre os atributos funcionais e variáveis preditoras, distribuída entre os eixos 1 (38,47%) e 2 (15,13%), respectivamente (Figura 3). O eixo 1 apresentou maior associação com pH, taxas de ganho de biomassa e LA; e o eixo 2 com as demais variáveis, SLA, LDMC, WD, matéria orgânica, fósforo, argila, areia e taxas de perda de biomassa (Figura 3). De maneira geral, a distribuição do gradiente de idade entre as florestas avaliadas foi mais bem definida pelo eixo 1. No eixo 2, observa-se a separação das florestas antigas de 50 e 60 anos, pelos quadrantes positivos e negativos, respectivamente (Figura 4; Tabela 2. MS).

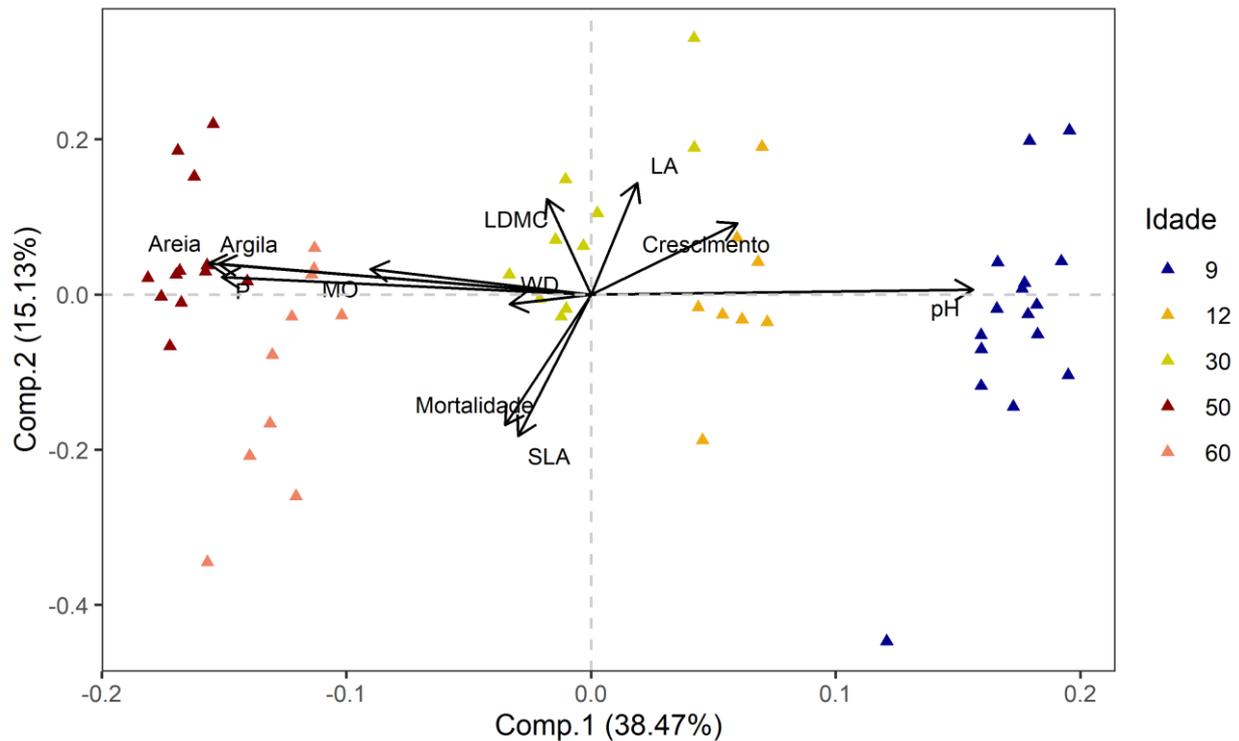


Figura 3. Análise de Componentes Principais considerando os atributos funcionais (área foliar (LA), área foliar específica (SLA); teor de matéria seca foliar (LDMC); densidade da madeira (WD)). Taxas de perda e ganho de área biomassa (crescimento e mortalidade) e variáveis edáficas (matéria orgânica (MO); Argila; P (fosforo); Areia grossa; pH) para cinco florestas secundárias.

Nossos modelos indicam que as taxas de perda de biomassa aérea estiveram relacionadas negativamente com LA e positivamente com a SLA entre as florestas secundárias. Em contraste, a WD foi negativamente relacionada com o teor de areia (Tabela 3). Para o atributo LDMC o melhor modelo foi o nulo.

Tabela 3. Ajuste linear do melhor modelo segundo o critério de AIC da relação e análise de variância entre as taxas de dinâmica, variáveis edáficas e os atributos de florestas secundárias na transição.

Respostas	Preditores	Estimate	Std.Error	F	p-value	R ²
Área foliar	<i>Mortalidade</i>	-0.03682	0.01673	4.8419	0.03207	0.06
Área foliar específica	<i>Mortalidade</i>	0.008842	0.006831	6.2187	0.01592	0.153
	<i>Idade</i>	-0.001462	0.007046	2.3946	0.12794	
	<i>pH</i>	-0.493569	0.314675	2.4602	0.12295	
	<i>Argila</i>	-0.008158	0.003535	2.8754	0.09604	
Densidade da madeira	<i>Crescimento</i>	0.0014827	0.0009058	2.6795	0.10768	0.150

<i>pH</i>	-0.2346733	0.0697577	3.8463	0.05522
<i>Areia</i>	-0.0024353	0.0009078	6.2229	0.01583

4. DISCUSSÃO

A variação nos atributos durante a trajetória sucessional nas florestas secundárias não alinhou completamente as nossas expectativas. Nossa primeira predição de que as florestas nos estágios iniciais da sucessão apresentariam atributos associados a estratégias mais aquisitivas, e que nos estágios mais avançados de sucessão, haveria um predomínio de atributos associados a estratégias conservativas no uso de recursos (Siminski et al. 2011, Chazdon 2017) não foi completamente corroborada, no qual, apenas a densidade da madeira seguiu o que esperávamos, com maior densidade da madeira na floresta mais antiga. Além disso, não encontramos evidências de coordenação ou *trade-offs* (segunda predição) entre os atributos da folha e da madeira, o que pode ser um indicativo de que esses atributos variaram de forma independente, ao invés de estarem inteiramente acoplados. Quando à nossa terceira premissa, nós a corroboramos parcialmente, tendo em vista que o atributo de área foliar específica foi positivamente relacionado com a perda em biomassa aérea.

Variação nos atributos funcionais ao longo do gradiente sucessional

A densidade da madeira (WD), que é um atributo importante quando se trata de eficiência do transporte hídrico, estoque de carbono e resistência mecânica (Chave et al., 2009), foi maior na floresta mais antiga, ainda que significativamente maior apenas em relação a floresta de 30 anos. Após o processo inicial, há uma tendência de que as espécies apresentem maior densidade da madeira (Bonnell et al., 2011). As espécies com maior densidade da madeira apresentam geralmente taxas de crescimento mais lentas, maior estabilidade biomecânica e maior resistência a agentes patogênicos (Baraloto et al., 2010). Conseqüentemente, tendem a ter maior sobrevivência e longevidade. Essa associação pode explicar os maiores valores de WD observados em florestas mais antigas, uma vez que esses ecossistemas experimentam uma menor rotatividade de espécies durante os estágios mais avançados da sucessão devido a presença de espécies pioneiras de vida longa ou espécies mais tardias, levando à predominância de espécies com maior resistência mecânica da madeira.

O SLA foi menor na floresta mais jovem em comparação a mais antiga, contrariando nossas expectativas iniciais. Um alto SLA representa espécies que apresentam uma rápida taxa de retorno, caracterizada por um crescimento rápido, folhas de vida curta com baixo investimento estrutural e altas taxas fotossintéticas (Donovan et al., 2011), i.e., um padrão observado em florestas jovens (Wright et al., 2004; Siminski et al. 2011). A recuperação limitada da SLA na região Bragantina pode

sugerir um atraso na recuperação das florestas secundárias nessa área devido à persistência de espécies pioneiras de vida longa nessas florestas (Elias, 2020). A ausência de variação nos atributos LA e LDMC ao longo do gradiente sucessional, apesar das mudanças naturais esperadas na composição das espécies, indica um atraso no processo de sucessão.

Vários fatores podem explicar os resultados que observamos em relação à variação dos atributos funcionais entre as florestas. Um fator em potencial é a prevalência de espécies pioneiras em todo o processo de sucessão, com pouca substituição de espécies, refletindo nas características funcionais da comunidade. Florestas secundárias perturbadas geralmente apresentam um aumento na mortalidade de árvores e maior abundância de espécies pioneiras de vida curta (Barlow et al., 2003; Brando et al., 2012). Embora as espécies pioneiras de vida longa (>50 anos) tendam a ser mais altas e a ocupar o dossel, persistindo por longos períodos, elas ainda compartilham características morfológicas com espécies pioneiras de vida curta encontradas nos estágios iniciais da sucessão (<50 anos) (Tabarelli et al., 2008; Santos et al., 2012; Chua et al., 2013), o que pode estar determinando a semelhança na área foliar e conteúdo de matéria seca foliar entre as comunidades com diferentes idades, além do maior SLA nas florestas mais antigas.

Outro fator que também pode ter influenciado na pouca variação encontrada entre as áreas é a influência do efeito de borda nessas áreas, que estão inseridas em uma matriz bastante antropizada e fragmentada (Figura 1). O efeito de borda é um distúrbio que pode ter um impacto negativo na recuperação de grupos funcionais importantes (Berenguer, 2018). Essa implicação pode afetar as comunidades de várias maneiras, alterando as condições microclimáticas, no qual, leva a uma redução da umidade do ar e do solo, aumenta a exposição ao vento e eleva as temperaturas abaixo e acima do solo (Ewers, 2013; Broadbent et al., 2008). Essas alterações podem favorecer a persistência das espécies pioneiras de vida longa, levando uma redução da rotatividade de espécies ao longo do tempo e uma recuperação mais lenta nessas áreas (Chazdon, 2017).

A presença de florestas primárias na paisagem aumenta a probabilidade de colonização e estabelecimento de novas espécies, fornecendo propágulos e dispersores (Chazdon 2017). No entanto, a região Bragantina enfrenta desafios como a fragmentação do habitat, a caça constante e o declínio de animais dispersores, o que pode limitar a colonização de novas espécies nas florestas secundárias mais antigas. A região Bragantina é a primeira área colonizada na Amazônia e, infelizmente, sofreu uma grande devastação ao longo do tempo (Almeida et al., 2010). Considerando que 40% das florestas amazônicas estão fragmentadas e sofrem com efeito de borda (Haddad et al., 2015, Lapola et al., 2023) e que as taxas de desmatamento estão aumentando (INPE, 2022), prevê-se que mais florestas remanescentes sejam afetadas, aumentando ainda mais a degradação dessas áreas. Essa situação prejudica gravemente a capacidade dessas florestas de recuperar seus níveis anteriores à

perturbação, compromete a persistência das florestas primárias e afeta a velocidade de recuperação funcional das florestas secundárias.

Ausência de relações entre os atributos funcionais

Os padrões de alocação de recursos de plantas podem apresentar uma coordenação, integração ou compensação entre uma variedade de atributos funcionais (Diaz et al., 2016). Entretanto, nós não observamos nenhuma conexão entre a densidade da madeira e os atributos foliares. Nossos resultados sugerem uma dissociação entre os atributos da madeira e da folha, indicando que cada atributo pode variar de forma independente nas florestas secundárias, ou associar-se com outros atributos das plantas como as raízes e concentração de nutrientes no solo (Chave et al. 2009; Greenwood et al. 2017; Larjavaara e Muller-Landau 2010; Wright et al. 2017).

Atributos funcionais relacionam-se com a perda de biomassa aérea e teor de areia nos solos

Observamos uma relação negativa entre a densidade da madeira e o teor de areia. Esse resultado revela a importância da granulometria para os padrões de disponibilidade de recursos, uma vez que o tamanho das partículas do solo determina a textura e a porosidade do solo e, portanto, desempenha um papel crucial na capacidade de retenção de água e nutrientes (Geroy et al., 2011). As plantas em solos arenosos, devido a menor capacidade de retenção de água, necessitam de estratégias para lidar com a limitação na disponibilidade de água e nutrientes em alguns períodos do ano de menor precipitação. Assim, a relação negativa observada entre a densidade da madeira e o teor de areia nos solos pode estar relacionada a essa limitação imposta pelos solos arenosos, favorecendo a persistência de espécies pioneiras e com menor densidade da madeira (Joswing et al., 2022).

Encontramos uma relação negativa entre as taxas de perda de biomassa e a área foliar (LA), enquanto uma relação positiva foi observada com a área foliar específica (SLA), revelando uma relação entre os atributos foliares e a dinâmica da biomassa durante o processo de sucessão. Espécies com um alto SLA geralmente apresentam taxas mais rápidas de crescimento e maior mortalidade, corroborando com a relação positiva que encontramos entre o SLA e a perda de biomassa aérea (Wright et al. 2004, Reich 2014). Portanto, o SLA é uma característica muito importante de ser avaliada em áreas de restauração, podendo ser considerada um indicador das taxas de perda de biomassa durante as fases sucessionais.

A associação negativa entre a LA e as taxas de perda de biomassa pode ser explicada pelo fato de que, a menor LA interfere diretamente nas trocas gasosas (Baird et al., 2021). Esta interferência, combinada com outros fatores limitantes nestas áreas, pode levar a reduções das taxas fotossintéticas

e no ganho de carbono, contribuindo para uma maior mortalidade. Essa limitação fica evidente pela relação positiva entre perda de biomassa e área foliar específica (SLA), que se alinha com nossas expectativas iniciais.

Obter insights sobre as escalas espaciais e temporais nas quais a vegetação real representa a vegetação potencial pode aumentar significativamente nossa compreensão sobre a montagem e complexidade da comunidade. Nesse estudo, observamos a natureza dinâmica e contínua do processo de sucessão baseado nos atributos foliares e da madeira em uma região com um uso da terra muito intenso e de longo prazo, em uma paisagem altamente fragmentada.

5. CONCLUSÃO

Neste estudo, fornecemos evidências de que o processo de sucessão nas florestas amazônicas é completo e está em constante mudança. Nossas observações revelam valores mais altos de área foliar específica e densidade de madeira em florestas mais antigas. Além disso, observamos uma relação negativa entre a densidade da madeira e o conteúdo de areia no solo, o que pode estar contribuindo também para o atraso na recuperação florestal e prevalência de espécies pioneiras nas áreas. Um resultado muito importante que encontramos foi a relação positiva do SLA, e negativa da LA com a taxa de perda de biomassa nessas áreas. Ressaltamos o papel desses atributos em serem preditores da variação da biomassa ao longo do tempo durante a sucessão ecológica e, portanto, terem uma grande aplicação podendo refletir mudanças a longo prazo na biomassa florestal. Além disso, essa relação nos fornece indícios para focar na estabilidade e recuperação da floresta mais antiga avaliada (60 anos) que apresentou um maior SLA. Portanto, para compreender a trajetória de mudanças nas florestas secundárias, torna-se imprescindível considerar múltiplos fatores que podem explicar a dinâmica da comunidade e o uso dos atributos funcionais, buscando entender as estratégias ecológicas das espécies.

A conversão contínua de florestas para o uso humano da terra aumentou a proporção de florestas secundárias em toda a Amazônia. Nossos resultados contribuem para uma melhor compreensão da resiliência exibida por essas florestas e oferecem informações valiosas para estratégias eficazes de restauração nessas áreas, mostrando que a recuperação funcional pode não estar acontecendo conforme seria esperado. As mudanças nas trajetórias funcionais observadas em diferentes classes de idade ressaltam a composição dinâmica das plantas ao longo do tempo e as diversas estratégias ecológicas adotadas pelas espécies ao longo do processo de sucessão.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvares, C. A., et al. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, 22.6: 711-728.
- Alves, C. L. A., Gomes, S. D. M., Chaer, G. M., Bueno R. J. F., Goedert, W. J., and de Carvalho M. I. 2013. Interpretation of microbial soil indicators as a function of crop yield and organic carbon. **Soil Science Society of America Journal**, 77(2), 461-472.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., et al. 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.
- Baird, A. S., Taylor, S. H., Pasquet-Kok, J., Vuong, C., Zhang, Y., Watcharamongkol, T., et al. 2021. Developmental and biophysical determinants of grass leaf size worldwide. **Nature**, 592(7853), 242-247.
- Baraloto, C., et al. 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. **Ecology letters**, 13.11: 1338-1347.
- Barlow, J., et al. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 104.47: 18555-18560.
- Barlow, J., et al. 2016. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, 535:144–147.
- Barlow, J., Peres, C., Lagan, B., and Haugaasen, T. 2003. Large tree mortality and the decline of forest biomass following Amazonian wildfires. **Ecology Letters**, 6, 6– 8.
- Berenguer, E., J. Ferreira, T. A. Gardner, L. E. O. C. Aragão, P. B. De Camargo, C. E. Cerri, M. Durigan, R. C. De Oliveira, I. C. G. Vieira, and J. Barlow. 2014. A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. **Global Change Biology**, 20:3713–3726.
- Berenguer, E., T. A. Gardner, J. Ferreira, L. E. O. C. Aragão, R. Mac Nally, J. R. Thomson, I. C. G. Vieira, and J. Barlow. 2018. Seeing the woods through the saplings: Using wood density to assess the recovery of human-modified Amazonian forests. **Journal of Ecology**, 106:2190–2203.
- Bonnell, T. R., Reyna-Hurtado, R., and Chapman, C. A. 2011. Post-logging recovery time is longer than expected in an East African tropical forest. **Forest Ecology and Management**, 261, 855– 864. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.12.016>

- Brando, P. M., D. C. Nepstad, J. K. Balch, B. Bolker, M. C. Christman, M. Coe, and F. E. Putz. 2012. Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: The roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. **Global Change Biology**, 18:630–641.
- Broadbent, E., Asner, G., Keller, M., Knapp, D., Oliveira, P., and Silva, J. 2008. Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. **Biological Conservation**, 141, 1745– 1757.
- Chave, J., et al. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, 12:351–366
- Chave, J., et al. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Global Change Biology**, 20:3177–3190.
- Chazdon, R. L. 2014. *Second Growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L. 2017. Landscape Restoration, Natural Regeneration, and the Forests of the Future. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 102:251–257.
- Chazdon, R. L. 2017. Tropical Forest Regeneration. Pages 1–12 **Reference Module in Life Sciences**. Elsevier.
- Chua, S. C., and Potts, M. D. 2018. The role of plant functional traits in understanding forest recovery in wet tropical secondary forests. **Science of the Total Environment**, 642, 1252-1262.
- Chua, S. C., B. S. Ramage, K. M. Ngo, M. D. Potts, and S. K. Y. Lum. 2013. Slow recovery of a secondary tropical forest in Southeast Asia. **Forest Ecology and Management**, 308:153–160.
- Cosme, L. H., Schietti, J., Costa, F. R., and 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.
- Crouzeilles, R., et al. 2017. Ecological restoration success is higher for natural regeneration than for active restoration in tropical forests. **Science advances**, 3.11: e1701345.
- de Almeida, A. S., Stone, T. A., Vieira, I. C. G., and Davidson, E. A. 2010. Nonfrontier deforestation in the Eastern Amazon. **Earth Interactions**, 14(1), 1-15.
- De Toledo, J. J., W. E. Magnusson, C. V. Castilho, and H. E. M. Nascimento. 2011. How much variation in tree mortality is predicted by soil and topography in Central Amazonia?. **Forest Ecology and Management**, 262:331–338.

- Díaz, S., et al. 2016. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, 529.7585: 167-171.
- Donovan, L. A., Maherali, H., Caruso, C. M., Huber, H., and de Kroon, H. 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology & Evolution**, 26(2), 88-95.
- Elias, F. Recuperação do carbono, diversidade e atributos funcionais da vegetação lenhosa em florestas secundárias na Amazônia Oriental. *Ecologia, Ecologia de Comunidades e Ecossistemas – Instituto de Ciências Biológicas*, Universidade Federal do Pará, 2020.
- Elias, F., et al. 2020. Assessing the growth and climate sensitivity of secondary forests in highly deforested Amazonian landscapes. **Ecology**, 101.3: e02954.
- Elias, F., et al. 2022. Comparing contemporary and lifetime rates of carbon accumulation from secondary forests in the eastern Amazon. **Forest Ecology and Management**, 508: 120053.
- Esquivel-Muelbert, A., et al. 2020. Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. **Nature communications**, 11(1), 5515.
- Ewers, R. M., and Banks-Leite, C. 2013. Fragmentation impairs the microclimate buffering effect of tropical forests. **PLoS ONE**, 8, e58093.
- Ferreira, J., et al. 2018. Carbon-focused conservation may fail to protect the most biodiverse tropical forests. **Nature Climate Change**, 8:744–749.
- Geroy, I. J., Gribb, M. M., Marshall, H. P., Chandler, D. G., Benner, S. G., and McNamara, J. P. 2011. Aspect influences on soil water retention and storage. **Hydrological Processes**, 25(25), 3836-3842.
- Greenwood, S., et al. 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. **Ecology Letters**, 20:539–553.
- Haddad, N. M., et al. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth’s ecosystems. **Science advances**, 1(2), e1500052.
- Heinrich, V. H., et al. 2023. The carbon sink of secondary and degraded humid tropical forests. **Nature**, 615(7952), 436-442.
- Hodgson, J. G., et al. 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area?. **Annals of botany**, 108.7: 1337-1345.
- Instituto Nacional de Pesquisas na Amazônia (INPE), 2022.

- Joswig, J. S., et al. 2022. Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation. **Nature ecology & evolution**, 6(1), 36-50.
- Korning, J. and Balslev, H. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. *Journal of Vegetation Science*. **Knivsta**, v. 4, n. 1, p. 77-86, 1994.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley., B. 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12.1.
- Lapola, D. M., et al. 2023. The drivers and impacts of Amazon Forest degradation. **Science**, 379(6630), eabp8622.
- Larjavaara, M., et al. 2010. Rethinking the value of high wood density. **Functional Ecology**, 701-705.
- Lewis, S. L., et al. 2019. Restoring natural forests is the best way to remove atmospheric carbon. **Nature**, 568:25–28.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L., and 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(4), e0123741.2015.
- Lopez-Gonzalez, G. et al. 2011. ForestPlots.net: a web application and research tool to manage and analyse tropical forest plot data. **Journal of Vegetation Science**, 22: 610– 613.
- Lüdecke, D. 2023. sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science. R package version 2.8.14, <https://CRAN.R-project.org/package=sjPlot>.
- Maire, V., et al. 2015. Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. **Global Ecology and Biogeography**, 24(6), 706-717.
- Maracahipes, L., et al. 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.
- Maynard, D. S., et al. 2022. Global relationships in tree functional traits. **Nature Communications**, 13(1), 3185.
- Morgan, M. 2022. BiocManager: Access the Bioconductor Project Package Repository_. R package version 1.30.18, <<https://CRAN.R-project.org/package=BiocManager>>.
- Mori, G. B., Poorter, L., Schiatti, J., and Piedade, M. T. F. 2021. Edaphic characteristics drive functional traits distribution in Amazonian floodplain forests. **Plant Ecology**, 222(3), 349-360.

- Oliveira Filho, et al. 2007. Tree population and community dynamics in the edge and interior sectors of a forest remnant in the Mantiqueira Range, SE Brazil, over a five-year interval (1999-2004). **Brazilian Journal of Botany**, 30, 149-161.
- Ordoñez, J. C., Van Bodegom, P. M., Witte, J. P. M., Wright, I. J., Reich, P. B., and Aerts, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. **Global Ecology and Biogeography**, 18(2), 137-149.
- Pan, Y., R. a. Birdsey, O. L. Phillips, and R. B. Jackson. 2013. The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 44:593–622.
- Perez-Harguindeguy, N., et al. 2016. Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of botany**, 64.8: 715-716.
- Poorter, L., et al. 2016. Biomass resilience of neotropical secondary forests. **Nature**, 530.7589: 211-214.
- Poorter, L., et al. 2021. Functional recovery of secondary tropical forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 118.49: e2003405118.
- Poorter, L., et al. 2021. Multidimensional tropical forest recovery. **Science**, 374.6573: 137
- Poorter, L., I. McDonald, A. Alarcón, E. Fichtler, J. Licona, M. Peña-Claros, F. Sterck, Z. Villegas, and U. Sass-Klaassen. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, 185:481–492.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- R Development Core Team, 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing, <http://www.r-project.org/>.
- Reich, P. B., et al. 2014. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of ecology**, 102.2: 275-301.
- Réjou-Méchain, M., et al. 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.
- Salami, B., Higuchi, P., da Silva, A. C., Ferreira, T. D. S., Marcon, A. K., Junior, F. B., and Bento, M. A. 2017. The dynamics of tree species population in a montane araucaria forest fragment in lages, santa catarina state. **Ciência Florestal**, 27(1), 105-116.

- Santos, G. G. A., B. A. Santos, H. E. M. Nascimento, and M. Tabarelli. 2012. Contrasting Demographic Structure of Short- and Long-lived Pioneer Tree Species on Amazonian Forest Edges. **Biotropica**, 44:771–778.
- Siminski, A., A. C. Fantini, R. P. Guries, A. R. Ruschel, and M. S. dos Reis. 2011. Secondary Forest Succession in the Mata Atlantica, Brazil: Floristic and Phytosociological Trends. **ISRN Ecology**, 2011:1–19.
- Smith, C. C., et al. 2021. Old-growth Forest loss and secondary forest recovery across Amazonian countries. **Environmental Research Letters**, 16(8), 085009.
- Sullivan, M. J. P., et al. 2018. Field methods for sampling tree height for tropical forest biomass estimation. **Methods in Ecology and Evolution**, 9: 1179– 1189.
- Tabarelli, M., A. V. Lopes, and C. A. Peres. 2008. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. **Biotropica**, 40:657–661.
- Teixeira, P. C., G. K. Donagemma, A. Fontana, and W. G. Teixeira. 2017. Manual de Métodos de Análise de Solos. Page **EMBRAPA Solos**. 3ed. EMBRAPA, Brasília.
- Thomas, D., Schütze, B., Heinze, W. M., & Steinmetz, Z. 2020. Sample preparation techniques for the analysis of microplastics in soil—a review. **Sustainability**, 12(21), 9074.
- Venables, W. N., and Ripley, B. D. 2002. Modern Applied Statistics with S, Fourth edition. **Springer**, New York.
- Vieira, I. C. G., and T. A. Gardner. 2012. Florestas secundárias tropicais: ecologia e importância em paisagens antrópicas. Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi. **Ciências Naturais**, 7:191–194.
- Violle, Cyrille, et al. 2007. Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, 116.5: 882-892.
- Wickham, H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Wright, I. J., et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, 428.6985: 821-827.
- Wright, I. J., et al. 2017. Global climatic drivers of leaf size. **Science**, 357(6354), 917-921.
- Zanne, A. E., D. A. Lopez-Gonzalez, G. Coomes, J. Ilic, S. Jansen, S. L. Lewis, R. B. Miller, N. G. Swenson, M. C. Wiemann, and J. Chave. 2009. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum.
- Zar, J. H., 2010. Biostatistical Analysis. (5th edition), Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Figuras e tabelas

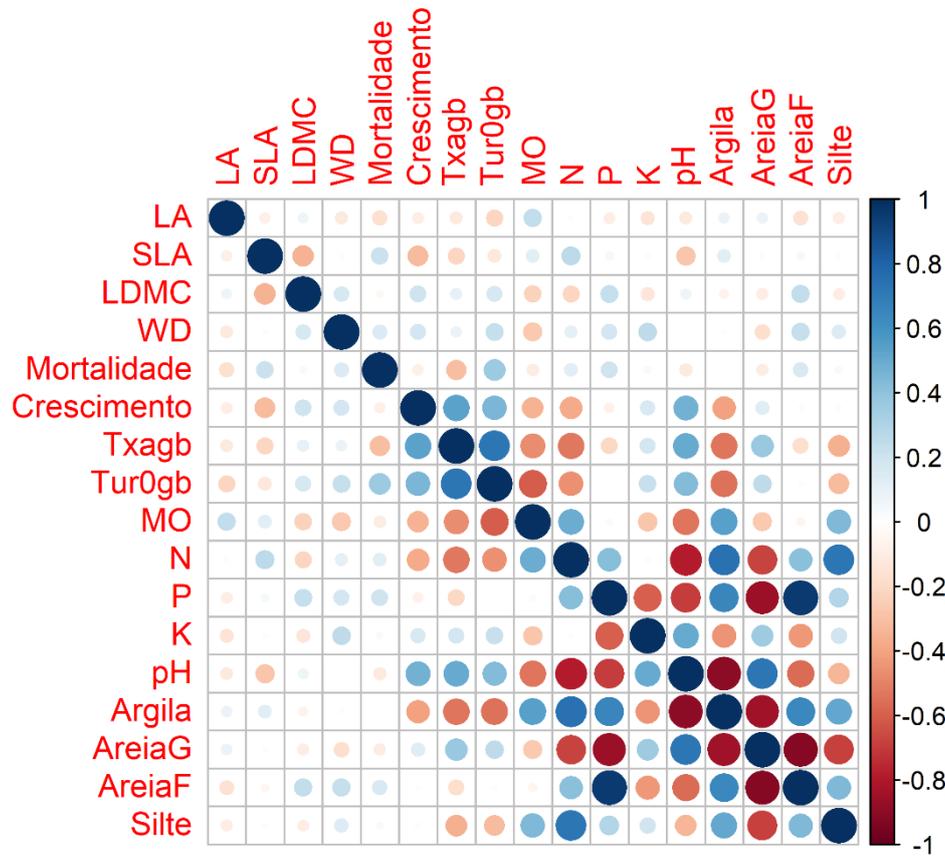


Figura SI 1. Correlações lineares de Pearson entre as variáveis utilizadas nesse estudo.

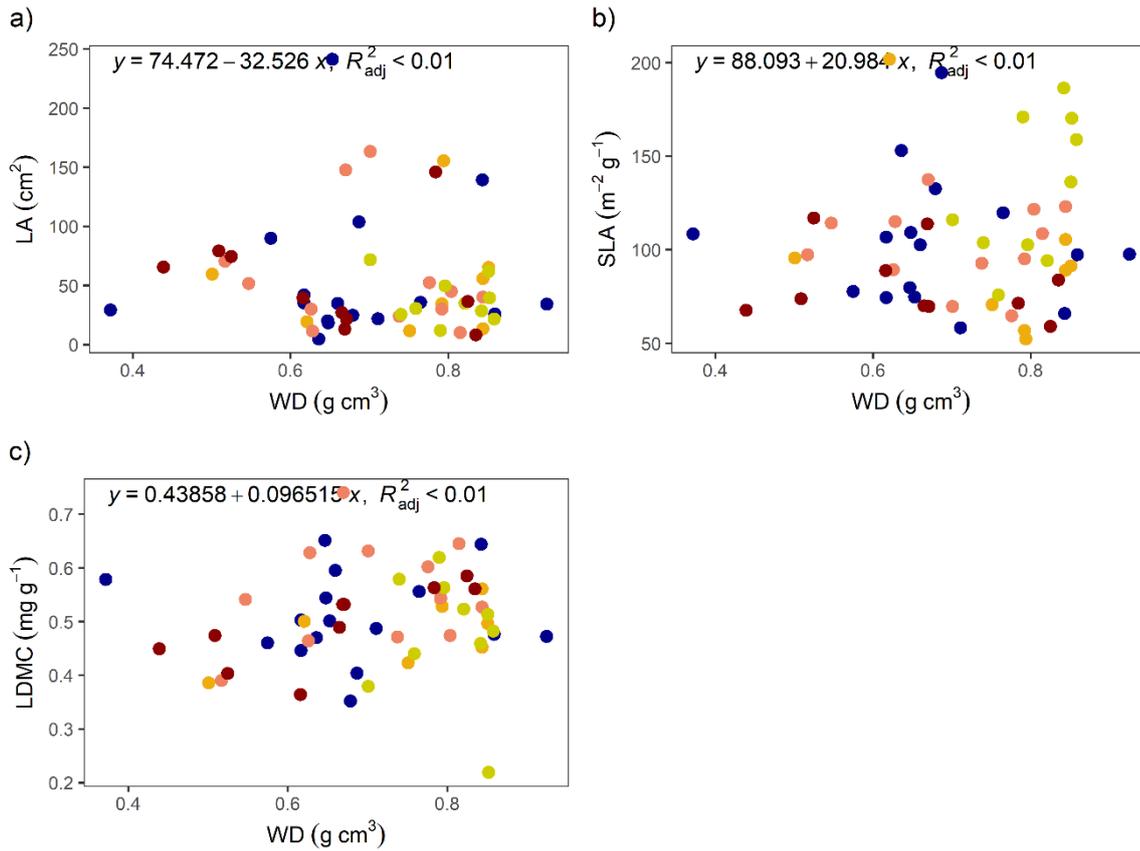


Figura SI 2. Relação entre os atributos foliares e de madeira entre as florestas secundárias: densidade da madeira – WD e área foliar – LA (a), WD e área foliar específica – SLA (b), WD e teor de matéria seca nas folhas – LDMC (c). As cores indicam as idades das florestas: 9 anos (azul), 12 anos (laranja), 30 anos (amarelo), 50 anos (vermelho) 60 anos (rosa claro).

Tabela SI 1. Florestas secundárias e suas idades de abandono definidas pela RAS, mostrando as espécies selecionadas para cada área do estudo.

Espécies	Família	Idades
<i>Abarema cochleata</i> (Willd.) Barneby & J.W.Grimes	Fabaceae	9, 12
<i>Annona exsucca</i> DC.	Annonaceae Juss.	9
<i>Annona paludosa</i> Aubl.	Annonaceae Juss.	9, 30
<i>Banara guianensis</i> Aubl.	Salicaceae Mirb.	9
<i>Byrsonima densa</i> (Poir.) DC.	Malpighiaceae Juss.	60
<i>Byrsonima indet</i>	Malpighiaceae Juss.	50
<i>Byrsonima spicata</i> (Cav.) DC.	Malpighiaceae Juss.	30
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	Salicaceae Mirb.	60
<i>Croton matourensis</i> Aubl.	Euphorbiaceae Juss.	12, 30
<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S. A. Mori	Lecythidaceae A. Rich.	30, 50
<i>Gutteria poeppigiana</i> Mart.	Annonaceae Juss.	50
<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woodson	Apocynaceae Juss.	30, 50, 60
<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	Fabaceae Lindl.	50
<i>Inga heterophylla</i> Willd.	Fabaceae Lindl.	9
<i>Lacistema pubescens</i> Mart.	Lacistemataceae Mart.	9
<i>Lecythis lurida</i> (Miers) S. A. Mori	Lecythidaceae A. Rich.	9, 50, 60
<i>Mabea angustifolia</i> Spruce ex Benth.	Euphorbiaceae Juss.	9
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	Euphorbiaceae Juss.	12, 30, 50, 60
<i>Margaritaria nobilis</i> L. f.	Phyllanthaceae Martinov	9, 12, 60
<i>Marlierea spruceana</i> O. Berg	Myrtaceae Juss.	60
<i>Myrcia atramentifera</i> Bard. Rodr.	Myrtaceae Juss.	30, 60
<i>Myrcia cuprea</i> (O. Berg) Kiaersk.	Myrtaceae Juss.	9
<i>Myrcia sylvatica</i> (G. Mey.) DC.	Myrtaceae Juss.	12
<i>Neea oppositifolia</i> Ruiz & Pav.	Nyctaginaceae Juss.	60
<i>Ormosia paraensis</i> Ducke	Fabaceae Lindl.	9, 12, 30, 50
<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl.	Ochnaceae DC.	12, 30, 50
<i>Platonia insignis</i> Mart.	Clusiaceae Lindl.	9, 30
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	Peraceae Klotzsch	9
<i>Rhedia acuminata</i> (Ruiz & Pav.) Planch. & Triana	Clusiaceae Lindl.	12
<i>Talisia longifolia</i> (Benth.) Radlk.	Sapindaceae Juss.	9
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae R. Br.	50, 60
<i>Vantanea guianensis</i> Aubl.	Humiriaceae A. Juss.	9, 50, 60
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	Hypericaceae Juss.	9

Tabela SI 2. Valores da análise de componentes principais (PCA) dos dois eixos obtidos a partir da matriz de onze variáveis das florestas secundárias e florestas primárias.

Variáveis	Comp.1	Comp.2
LA	0.056	0.432
SLA	-0.089	-0.548
LDMC	-0.054	0.370
WD	-0.099	-0.037
Mortalidade	-0.105	-0.505
Crescimento	0.179	0.276
Matéria orgânica	-0.271	0.099
P	-0.454	0.068
pH	0.469	0.019
Argila	-0.458	0.119
Areia	-0.470	0.121
Broken-Stick	3.019	2.019
Eigenvalue	4.231	1.664
% explanation	38.47	15.13