

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

ESTRATÉGIAS FUNCIONAIS DAS ESPÉCIES DOMINANTES NA SUCESSÃO
FLORESTAL NA AMAZÔNIA CENTRAL

JOSÉ GUEDES FERNANDES NETO

Manaus, Amazonas
Maio 2015

JOSÉ GUEDES FERNANDES NETO

ESTRATÉGIAS FUNCIONAIS DAS ESPÉCIES DOMINANTES NA SUCESSÃO
FLORESTAL NA AMAZÔNIA CENTRAL

Dra. Rita de Cássia Guimarães Mesquita

Dra. Flávia Regina Capellotto Costa

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais na área de concentração em Ecologia Florestal.

Manaus, Amazonas
Maio, 2015



Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia
Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

DEFESA PÚBLICA DISSERTAÇÃO / PPG-CFT - INPA

Ata da Defesa Pública da Dissertação de Mestrado de **JOSÉ GUEDES FERNANDES NETO** aluno (a) do Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, realizada no dia 28 de maio de 2015.

Aos 28 dias do mês de maio de 2015, às 14h30min, na Sala de Aula do Programa de PG em Ciências de Florestas Tropicais, PPG-CFT, Campus III, INPA-V8, realizou-se a Defesa Pública da Dissertação de Mestrado intitulada: **"ESTRATÉGIAS FUNCIONAIS DAS ESPÉCIES DOMINANTES NA SUCESSÃO FLORESTAL AO NORTE DE MANAUS, AMAZONAS"** em conformidade com o Artigo 68 do Regimento Interno do PPG-CFT e Artigo 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI-INPA) como parte final de seu trabalho para a obtenção do título de **MESTRE EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS**. A Banca Examinadora foi constituída pelos seguintes professores doutores: NIWTON LEAL FILHO (INPA), FLORIAN KARL WITTMANN (INPA) e ALBERTO VICENTINI (INPA). O (a) Presidente da Banca Examinadora, Dra. Rita de Cássia Guimarães Mesquita (orientador (a)-INPA), deu início à sessão convidando os senhores membros e o (a) Mestrando (a) a tomarem seus lugares e informou sobre os procedimentos a serem observados para o prosseguimento do exame. A palavra foi, então, facultada ao (à) Mestrando (a) que apresentou uma síntese do seu estudo e respondeu às perguntas formuladas pelos membros da Banca Examinadora. Depois da apresentação e arguição, a referida Banca Examinadora se reuniu e decidiu por

APROVADO

A sessão foi encerrada às *16:50* e, para constar eu, Valdecira Azevedo, Secretária do PPG-CFT lavrei a presente Ata, que depois de lida e aprovada foi assinada pelo Presidente e membros da Banca Examinadora. Em Manaus (AM), 28 de maio de 2015.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. : NIWTON LEAL FILHO

Prof. Dr. : FLORIAN KARL WITTMANN

Prof. Dr. ALBERTO VICENTINI

Rita de Cássia G. Mesquita
Dra. Rita de Cássia G. Mesquita
(Presidente da Banca)

Flávia Regina Capelotto Costa
Dr. Flávia Regina Capelotto Costa
Co-orientador (a) do PPG-CFT

José Francisco de C. Gonçalves
Dr. José Francisco de C. Gonçalves
Coordenador (a) do PPG-CFT

PPG CFT

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS
Mestrado e Doutorado

Av. André Araújo, 2936 - Aleixo
CEP: 69.060-010 - Manaus, AM, Brasil
Fone/Fax: +55(92)3643-1838
www.cft.inpa.gov.br - email: cft@inpa.gov.br



F363 Fernandes Neto, José Guedes

Estratégias funcionais das espécies dominantes na sucessão florestal na Amazônia Central / José Guedes Fernandes Neto. --- Manaus: [s.n.], 2015.
viii, 42 f. : il.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2015.
Orientador : Rita de Cássia Guimarães Mesquita.
Coorientador : Flávia Regina Capellotto Costa.
Área de concentração : Ciências de Florestas Tropicais .

1. Espécies Pioneiras. 2. Floresta Secundária . I. Título.

CDD 581.5

SINOPSE:

Analisou-se a dinâmica de atributos funcionais das espécies dominantes em duas trajetórias sucessionais nas florestas secundárias ao norte de Manaus, Amazonas.

Palavras-chave: Atributos Funcionais, Espécies Pioneiras, Florestas Secundárias.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus, a força superior, por me dar esta oportunidade de crescer pessoal e profissionalmente ao longo do desenvolvimento deste trabalho. À minha família, a minha gratidão por criar as condições para o meu desenvolvimento e me dar suporte sempre quando preciso. À minha companheira, porto seguro e Marina, que a companhia me traz segurança e certeza de bem-estar. Todo este aporte pessoal é fundamental para manter uma mente sã.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) pela infra-estrutura criada para a formação de pessoas e conhecimento para o bioma amazônico. Também agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais do INPA por ser determinante nesta formação acadêmica. Ao Centro de Aperfeiçoamento de Pessoas do Ensino Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

Também sou grato ao Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia de Serviços Ambientais – INCT ServAmb e ao US National Science Foundation pelo financiamento desta pesquisa. Agradeço ao Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais – PDBFF pelo apoio logístico e a oportunidade de conhecer e estudar em uma área tão conhecida pelos estudantes de ecologia e áreas afins.

Agradecimentos sinceros ao Projeto Pioneiras, Rita Mesquita (minha orientadora), Bruce Williamson, Paulo Massoca, Catarina Jakovac, Tony Bentos e demais pelo apoio e contribuição neste trabalho e a todo um esforço de coleta de dados para compreensão das dinâmicas de florestas secundárias na Amazônia.

Gratidão a minha co-orientadora, Flávia Costa, e a Família Vegetal pelas muitas discussões de artigo e contribuições científicas ao longo deste período de formação no INPA. Muito bom participar de um grupo que preza pela excelência. Espero que esta parceria continue rendendo bons frutos.

Agradeço aos pesquisadores que contribuíram na avaliação do meu plano de trabalho, Pedro Cavalin, André Dias e Henrique Nascimento. Como também, aos avaliadores da minha aula de qualificação: Juliana Schiatti, Alberto Vicentini e ao Henrique Nascimento.

Aos que me auxiliaram em campo, Thaiane Sousa, João Batista, João de Deus, Marcel Antena, Cunha, Alemão, sou muito grato!

Por fim, agradeço aos amigos: os de casa, Gustavo e Yuri, pela convivência ao longo do mestrado, aos amigos natalenses, José Gabriel da Costa e aos amigos manauaras. Profunda gratidão!

RESUMO

O estudo das funções desempenhadas pelas espécies nas comunidades vegetais traz uma importante contribuição na compreensão da dinâmica das comunidades e seus efeitos no funcionamento do ecossistema. Deste modo, padrões de organização das comunidades podem ser melhor compreendidos nesta perspectiva funcional quando comparados com uma perspectiva estritamente taxonômica, e comparações entre regiões e biomas tornam-se factíveis através dos atributos funcionais. A dinâmica de atributos funcionais ao longo da sucessão secundária é uma boa oportunidade para analisar a organização de comunidades frente aos fatores ecológicos que originam estas florestas. O papel das espécies dominantes é fundamental neste processo, pois, estas refletem as respostas aos distúrbios e contribuem na dinâmica inicial do funcionamento do ecossistema. Sendo assim, este trabalho analisou a dinâmica de atributos funcionais das espécies dominantes em duas trajetórias sucessionais em florestas secundárias ao norte de Manaus. Para isso, os dados coletados ao longo de 14 anos pelo Projeto Pioneiras do Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais foram utilizados para calcular as espécies dominantes em área basal nas florestas convertidas a pastagem (FCP) e nas florestas de corte raso da vegetação (FCR). Área Foliar, Teor de Massa Seca da Folha, Área Foliar Específica e Densidade da Madeira foram os atributos funcionais coletados para 167 indivíduos de 26 espécies e tiveram suas médias ponderadas da comunidade (CWM) calculadas conforme a área basal no ano avaliado para cada transecto. A Altura e Diâmetro a Altura do Peito também foram coletados e o Peso das Sementes foi obtido através de dados da literatura. Para as FCP foi obtida apenas uma relação significativa com o tempo de sucessão: o CWM – Densidade da Madeira. Para as FCR o CWM – Área Foliar, Teor de Massa Seca da Folha, Área Foliar Específica e Peso das Sementes tiveram relações significativas variando conforme a inclinação da reta. A trajetória funcional dos transectos demonstra que as florestas de corte raso possuem uma maior extensão do que as florestas derivadas de pastagem e uma aparente direcionalidade na sucessão. A riqueza funcional (FRic) não apresentou diferença significativa entre as áreas, porém este valor é marginalmente significativo ($t = 2,0504$, $p = 0,0659$). Estes resultados corroboram com outros estudos sobre a possibilidade da sucessão encontrar-se estagnada em florestas derivadas da atividade agropecuária, o que pode resultar em perda da diversidade de espécies e funcional, da capacidade da floresta em suportar impactos futuros e que os seus serviços ecossistêmicos decaiam em qualidade.

ABSTRACT

The study of the functions performed by species in plant communities makes an important contribution to understanding the dynamics of communities and their effects on ecosystem functioning. Thus, community assembly patterns may be better understood in this functional perspective when compared to a strictly taxonomic perspective and comparisons between regions and biomes become feasible through the functional traits. The functional traits dynamics along secondary succession is a good opportunity to analyze the communities' assemblies in face the ecological factors that cause these forests. The role of dominant species is crucial in this process because they reflect the responses to disturbances and contribute to the initial dynamics of ecosystem functioning. Thus, this study analyzed the functional traits dynamics of the dominant species in two successional trajectories in secondary forests north of Manaus. For this, the data collected over 14 years by Projeto Pioneiras at Biological Dynamics of Forest Fragments Project were used to calculate the dominant species in basal area in the forests converted to pasture (FCP) and the clear-cut vegetation forest (FCR). Leaf area, Leaf Dry Mass Content, Specific Leaf Area and Wood Density were the functional traits collected for 167 individuals of 26 species and had their community weighted mean (CWM) calculated according to basal area in the year evaluated for each transect. The height and diameter at breast height were also collected and the Seed Weight was obtained through literature. In FCP was obtained only one significant relationship to the succession of time: the CWM – Wood Density. For FCR CWM - Leaf Area, Leaf Dry Mass Content, Specific Leaf Area and Seed Weight had significant relationships varying with the line slope. The functional trajectory of transects shows that clear cut forests have a greater extent than the forest derived from pasture and an apparent directionality in succession. The functional richness (FRic) showed no significant difference between the areas, but this is marginally significant ($t = 2.0504$, $p = 0.0659$). These results corroborate other studies on the possibility of succession lying arrested in forests derived from agricultural activity, which can result in loss of species and functional diversity, forest's resilience to support future impacts and its ecosystem services declining in quality.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	11
2. OBJETIVOS.....	15
2.1 - GERAL.....	15
2.2 - ESPECÍFICOS	15
3. HIPÓTESES	15
4. MÉTODOS.....	16
5. RESULTADOS	21
6. DISCUSSÃO	32
7. CONCLUSÕES	37
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	38
9. APÊNDICES	42

Lista de Tabelas

Tabela 1 – Classes de idade dos transectos avaliados neste trabalho no 1º e 14º ano de monitoramento realizado pelo Projeto Pioneiras nos dois históricos de uso do solo estudados. Os transectos avaliados em Pastagem foram os seguintes: 1, 3, 4, 5, 14, 15 e 16. Em Corte Raso foram os transectos: 6, 7, 12, 13, 22 e 23.

Tabela 2 – Dominância relativa das espécies em cada ano de monitoramento avaliado nas florestas convertidas à pastagem (FCP). Os números em parênteses significam o número de indivíduos coletados por espécie.

Tabela 3 – Dominância relativa das espécies nas Florestas de Corte Raso (FCR) em cada ano de monitoramento avaliado. Os números em parênteses significam o número de indivíduos coletados por espécie. *Pourouma bic. ssp. bic.* e *Pourouma tom. ssp. apic* referem-se as espécies *Pourouma bicolor ssp. bicolor* e *Pourouma tomentosa ssp. apiculata* respectivamente.

Tabela 4 – Porcentagem das espécies dominantes avaliadas para cada ano de monitoramento nos transectos para os dois históricos de uso do solo. Os transectos 1, 3, 4, 5, 14, 15 e 16 referem-se as florestas convertidas à pastagem e os transectos 6, 7, 12, 13, 22 e 23 as florestas de corte raso. Os valores com asterisco (*) remetem as dominâncias avaliadas abaixo de 60%.

Tabela 5 – Valores mínimo, média, mediana e máximo para os atributos coletados (DAP – Diâmetro à Altura do Peito, em centímetros; Altura em metros; DM – Densidade da Madeira, em gramas por centímetros cúbicos (g/cm³); AF – Área Foliar, em milímetros quadrados (mm²); TMSF – Teor de Massa Seca da Folha, em miligrama por grama (mg/g); AFE – Área Foliar Específica, em metro quadrado por quilo (m²/kg) e PS – Peso das Sementes em classe logarítmica) para os dois históricos de uso do solo: Floresta de Corte Raso (FCR) e Florestas Convertidas a Pastagem (FCP).

Tabela 6 – Valores de R² e p para os cinco atributos funcionais das duas florestas secundárias avaliadas – Florestas convertidas à pastagem (FCP) e Florestas de Corte Raso (FCR). Em asterisco os valores significativos.

Tabela 7 – Valores da Riqueza Funcional (FRic) para os transectos avaliados em Florestas Convertidas à Pastagem (FCP) e Florestas de Corte Raso da Vegetação (FCR).

1. INTRODUÇÃO

A Ecologia Funcional, campo recente de estudos da ciência ecológica, tem como foco as funções desempenhadas pelas espécies na dinâmica das comunidades e no funcionamento dos ecossistemas. Esta é uma interpretação diferente da abordagem de classificação taxonômica das espécies, no qual, as funções desempenhadas pelas espécies são mais importantes do que suas identidades individuais (Tilman *et al.*, 1997; McGill *et al.*, 2006; Pugnaire e Valladares, 2007). Deste modo, estudos têm sido desenvolvidos para a compreensão evolutiva de funções ecológicas e do modo pelo qual estas funções contribuem para que as espécies obtenham sucesso na ocupação de nichos, sejam esses naturais ou de origem antrópica.

As atividades humanas alteram notavelmente as paisagens naturais, criando novos ambientes com reflexos sobre a dinâmica de ocupação destes nichos. Deste modo, as comunidades vegetais e os fluxos de energia e matéria dos ecossistemas são modificados, impactando os serviços gerados pela natureza, como a disponibilidade de água, nutrientes no solo, controle natural de pragas, dentre outros (Chapin III *et al.*, 2000). Para compreensão do impacto das atividades humanas sobre comunidades vegetais, diversos trabalhos têm estudado como a riqueza, abundância e composição de espécies, assim como, área basal e densidade dos indivíduos, mudam em função do tipo e intensidade das alterações no ambiente (Uhl *et al.*, 1988; Brown e Lugo, 1990; Mesquita *et al.*, 2001; Chazdon *et al.*, 2007). Nas regiões tropicais, pesquisas têm associado às características funcionais das espécies à dinâmica de sucessão secundária pós-distúrbio antrópico, como em áreas de pastagens abandonadas na Costa Rica (Chazdon *et al.*, 2010), exploração de madeira na Bolívia (Carrero-Rocabado *et al.*, 2012) e em plantios abandonados de milho no México (Lebrija-Tejos *et al.*, 2010).

As alterações na paisagem oriundas das atividades humanas alteram a composição e dominância das espécies. Este processo de mudança nos habitats pode amplificar o efeito dos filtros ambientais existentes nos mesmos. Estes filtros podem ser compreendidos como abióticos e bióticos. O primeiro refere-se às condições ambientais do sítio, que pode filtrar a chegada e estabelecimento das espécies no começo da sucessão, e o segundo refere-se às interações entre as espécies vegetais, ações de patógenos e herbívoros que ocorre ao longo do desenvolvimento da sucessão florestal. Determinadas espécies evoluíram características capazes de lidar com adversidades, como fogo, herbivoria e ventos fortes, garantindo vantagem competitiva na colonização de áreas perturbadas. As espécies dominantes no momento inicial da sucessão influenciarão a composição de espécies, a dinâmica das

comunidades e os respectivos efeitos no ecossistema (Lavorel & Garnier, 2002; Hooper & Vitousek, 1997; Chapin III *et al.*, 2000; Tilman *et al.*, 1997).

Como as espécies dominantes possuem maior massa (área basal e densidade de indivíduos) sua contribuição na ciclagem de nutrientes, fluxo de energia e matéria influenciarão a dinâmica de sucessão (Grime, 1998). Portanto, espécies que conseguem acumular rapidamente recursos limitantes como nitrogênio e fósforo em suas folhas, assim como rapidamente disponibilizá-los no ambiente dado a sua baixa longevidade foliar, podem contribuir para uma maior ciclagem de nutrientes (Wright *et al.*, 2004). Essa disponibilização de nutrientes pelas espécies pioneiras dominantes pode contribuir para a acumulação dos mesmos em espécies de crescimento lento, que encaram um ambiente com menor quantidade de recursos ao longo da sucessão.

A Ecologia Funcional classifica as espécies em função da similaridade entre suas características. Essas características são classificadas tanto em função da resposta das espécies ao ambiente em que ocupam, como pelo efeito que estas espécies causam no ambiente (Díaz e Cabido, 2001). Assim, o desempenho de grupos funcionais em colonizar novas áreas é inerente à morfologia, fisiologia e fenologia destes grupos (Violle *et al.*, 2007). Desta maneira, a clássica ideia dual das estratégias 'r' e 'K' é expandida para uma abordagem que contempla o conjunto de características e estratégias das espécies nos ambientes (Wright *et al.*, 2004). Nesta perspectiva funcional, as estratégias das espécies são mais bem compreendidas com os seus conflitos de escolha (*trade-offs*) associados, como a relação entre massa foliar por área e longevidade foliar, massa de sementes e o número de sementes produzidas (Westoby *et al.*, 2002).

A dinâmica de características funcionais aparenta possuir padrões ao longo da sucessão secundária. Uma série de estudos mostrou que espécies colonizadoras apresentam maior Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE) e concentração de nitrogênio e fósforo foliar (CNF e CFF), ao passo que os teores de massa seca foliar (TMSF), densidade da madeira (DM) peso das sementes (PS) são menores do que os valores que caracterizam espécies de colonização tardia (Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2009; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Com o passar da sucessão, essas espécies tendem a ser substituídas e características opostas tornam-se predominantes na comunidade dada as mudanças ambientais que ocorrem no ecossistema. A mudança com o passar do tempo dos atributos forma uma trajetória funcional da comunidade, assim como, acontece uma trajetória da composição de espécies (Fukami *et al.*, 2005).

A AF se relaciona com fatores alométricos da planta, como sua altura, de seus galhos e seu número de folhas. A AFE possui uma relação positiva com a taxa fotossintética baseada em massa e com a concentração de nitrogênio foliar, com tendência negativa com a longevidade foliar e investimento em carbono (Niinemets, 1999; Wright *et al.*, 2004). Quanto maior a AF e AFE, maior a possibilidade de captação de luz e a taxa fotossintética. Sendo assim, quanto maior a área foliar para uma mesma massa seca, menor é o investimento estrutural para realização de fotossíntese e, portanto, maior a eficiência energética da planta (Reich *et al.*, 1997).

Uma baixa DM representa um menor investimento da planta em massa para determinado volume de madeira, resultando em maiores taxas de crescimento da planta e um suporte biomecânico menor (Chave *et al.*, 2009). O baixo PS está associado ao processo anemocórico de dispersão de sementes, podendo resultar em maior colonização de áreas expostas ao sol (Leishman *et al.*, 1995; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Essas são características esperadas dos estágios iniciais de sucessão secundária.

Com o passar da sucessão é esperado que a AFE diminua e conseqüentemente o TMSF aumente. Isso acontece, porque as plantas devem investir energia em estruturas foliares mais longevas e capazes de captar recursos por longos prazos, garantindo um melhor uso dos recursos (Niinemets, 1999). Também é esperado que a DM e PS aumentem ao longo da sucessão. No decorrer da sucessão, características opostas àquelas encontradas em seu início tornam-se mais importantes na comunidade, diversificando as estratégias locais.

Apesar desta tendência na dinâmica de atributos funcionais, áreas com diferentes níveis de perturbação podem apresentar outros padrões de sucessão. Como abordado por Swenson *et al.*, (2012), comunidades vegetais severamente impactadas (i.e. passagem de furacão) apresentam maior lentidão na substituição dos atributos funcionais. Isso acontece devido à dificuldade das espécies colonizarem áreas após distúrbios aos quais estas não estão adaptadas. Nesse sentido, o impacto de fogo antropogênico em ambientes naturais deve modificar a dinâmica de atributos funcionais, principalmente em regiões desprovidas de incêndios naturais. Nestes casos, o fogo pode inibir o rebrotamento das espécies e a germinação das sementes (Hooper *et al.*, 2004), além de reduzir a quantidade de matéria orgânica, alterar a estrutura física e porosidade do solo e liberar os nutrientes presentes no mesmo (Certini, 2005).

A maneira como certo ecossistema responderá a determinado distúrbio está associada a sua estabilidade, que depende de sua resistência e resiliência. A resistência diz respeito a

quanto o ecossistema é capaz de resistir a uma perturbação sem modificar-se; a resiliência é a velocidade de retorno do ecossistema ao seu estado de equilíbrio anterior (Díaz & Cabido, 2001). A redundância funcional – muitas espécies desempenhando a mesma função - é fundamental para a estabilidade do ecossistema (Tilman *et al.*, 1997; Walker *et al.*, 1999; Chapin III *et al.*, 2000; Díaz & Cabido, 2001). Sendo assim, quanto mais espécies presentes em um determinado grupo funcional, maior sua redundância funcional. Quanto maior o número de grupos funcionais – riqueza funcional (FRic), maior a diversidade funcional em determinado ecossistema e maior a probabilidade deste superar adversidades ambientais sem alteração de suas funções (Walker *et al.*, 1999).

As ricas florestas tropicais podem ter alta redundância funcional e conseqüentemente maior estabilidade ecossistêmica. No entanto, florestas secundárias podem perder funções dado o grau de impacto sofrido. Portanto, determinar a redundância funcional em florestas secundárias seguindo diferentes trajetórias sucessionais é importante para entender a capacidade de recuperação do funcionamento do ecossistema frente a diferentes tipos de impacto.

A transformação de floresta primária em pastagem é um dos impactos mais expressivos nas taxas de desmatamento do bioma amazônico. Em torno de 6% da Amazônia brasileira são terras abandonadas pela pecuária em distintos processos de sucessão secundária (EMBRAPA & INPE, 2014). Sendo assim, o estudo sobre a perda de funções e grupos funcionais nestas áreas traz mais subsídios para o manejo destes locais por diversos grupos sociais, além de oferecer novas ferramentas de restauração para áreas degradadas e florestas secundárias.

Na Amazônia Central, uma série de estudos vem sendo desenvolvidos nas florestas secundárias que são regionalmente conhecidas como capoeiras (Mesquita *et al.*, 2001; Norden *et al.*, 2011; Williamson *et al.*, 2014; Longworth *et al.*, 2014). Ao final da década de 1990, transectos foram instalados em florestas secundárias originadas em áreas com dois históricos de uso do solo: floresta convertida à pastagem e corte raso da vegetação. Pesquisas recentes nestas áreas demonstram que parâmetros estruturais como área basal e densidade de indivíduos têm convergido ao longo do tempo entre as diferentes trajetórias sucessionais, enquanto o número de espécies diverge (Williamson *et al.*, 2014; Longworth *et al.*, 2014).

Este trabalho pretendeu analisar como a dinâmica de atributos funcionais das espécies dominantes está mudando ao longo da sucessão secundária nestas florestas regenerando sobre áreas com diferentes históricos de uso do solo. Procurou-se responder às seguintes perguntas:

(i) como os atributos funcionais das espécies dominantes mudam no decorrer da sucessão secundária na Amazônia Central? (ii) as trajetórias locais de mudança das características funcionais ao longo da sucessão variam dentro dos transectos com o mesmo histórico de uso do solo? (iii) qual a riqueza funcional existente nos dois tipos de histórico de uso do solo?

2. OBJETIVOS

2.1 - GERAL

Investigar a dinâmica dos atributos funcionais das espécies dominantes ao longo da sucessão secundária em áreas com dois diferentes históricos de uso do solo: corte raso da vegetação e transformação da floresta em pastagem, na Amazônia Central.

2.2 - ESPECÍFICOS

- 1) Avaliar a dinâmica dos atributos funcionais associados às espécies dominantes em florestas secundárias ao longo da sucessão em dois históricos distintos de uso do solo – corte raso da vegetação e transformação da floresta em pastagem - na Amazônia Central;
- 2) Analisar a trajetória local dos atributos funcionais para os transectos correspondentes a cada um dos históricos de uso do solo – corte raso da vegetação e transformação da floresta em pastagem – na Amazônia Central;
- 3) Determinar qual a riqueza funcional para cada tipo de histórico de uso do solo – corte raso da vegetação e transformação da floresta em pastagem – na Amazônia Central;

3. HIPÓTESES

- 1) As áreas de floresta secundária com histórico de uso do solo de corte raso da vegetação apresentarão maior mudança dos atributos funcionais das espécies dominantes, do que, as florestas regenerando em áreas previamente convertidas à pastagem (Williamson *et al.*, 2014; Swenson *et al.*, 2012);
- 2) Os transectos em florestas de corte raso possuem uma alta diversidade de estratégias e, portanto, terão uma alta divergência de suas trajetórias sucessionais. Já os transectos em florestas convertidas à pastagem tem um número menor de estratégias, resultando em maior convergência em suas trajetórias sucessionais (Williamson *et al.*, 2014);
- 3) Nas florestas de corte raso da vegetação haverá, em florestas secundárias com mesmo tempo de sucessão, uma maior riqueza funcional do que nas florestas convertidas à pastagem.

4. MÉTODOS

Área de Estudo

O estudo foi desenvolvido em áreas de floresta secundária adjacentes aos fragmentos de floresta madura presentes na Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE) do Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF). A ARIE PDBFF se localiza a 80 km ao norte de Manaus, Amazonas, Brasil (2°30' S 60° O). A precipitação média anual é 2.400 mm e a média anual de temperatura é de aproximadamente 26° C. A fitofisionomia predominante na região é a floresta perene de terra firme. Espodossolos vermelho-amarelo e Latossolos amarelo caracterizam a área de estudo (Ranzani, 1980).

Estes fragmentos de floresta madura foram criados na década de 1980 no interior de fazendas agropecuaristas que os mantiveram isolados para estudos de dinâmica de fragmentação pelo PDBFF. Com o abandono das áreas de pasto no interior destas fazendas, florestas secundárias se desenvolveram basicamente a partir de dois históricos de uso do solo: 1) nas áreas em que houve corte raso da vegetação e abandono sem qualquer tipo de uso do solo (FCR), no qual, espécies do gênero *Cecropia* dominaram a sucessão ecológica até ±15 anos de sucessão; 2) nas áreas convertidas em pastos (FCP) e utilizadas como pastagem entre 2-8 anos, submetidas anualmente a queimadas e ao pisoteio do gado, espécies do gênero *Vismia* dominam a sucessão ainda hoje, mais de 20 anos após o abandono dessas áreas.

O Projeto Pioneiras possui 17 transectos de 500-600 m² cada um, alocados em florestas secundárias com estes dois históricos de uso do solo (Figura 1). Os dados utilizados neste trabalho correspondem até o 14° monitoramento (2013) realizado anualmente pelo Projeto Pioneiras. Os transectos selecionados possuíam pelo menos 12 anos de levantamento de dados abrangendo um período de sucessão ecológica entre 9-32 anos (Tabela 1). Dessa maneira, 13 transectos foram analisados, sete para FCP (transectos 1, 3, 4, 5, 14, 15 e 16) e seis para FCR (transectos 6, 7, 12, 13, 22 e 23).

Tabela 1 – Idade dos transectos avaliados neste trabalho no 1° e 14° ano de monitoramento realizado pelo Projeto Pioneiras nos dois históricos de uso do solo.

Histórico de uso do solo	Idade dos transectos (anos)	
	1° monitoramento	14° monitoramento
Pastagem (FCP)	9 - 11 anos	22 - 24 anos
Corte Raso (FCR)	16 - 19 anos	29 - 32 anos

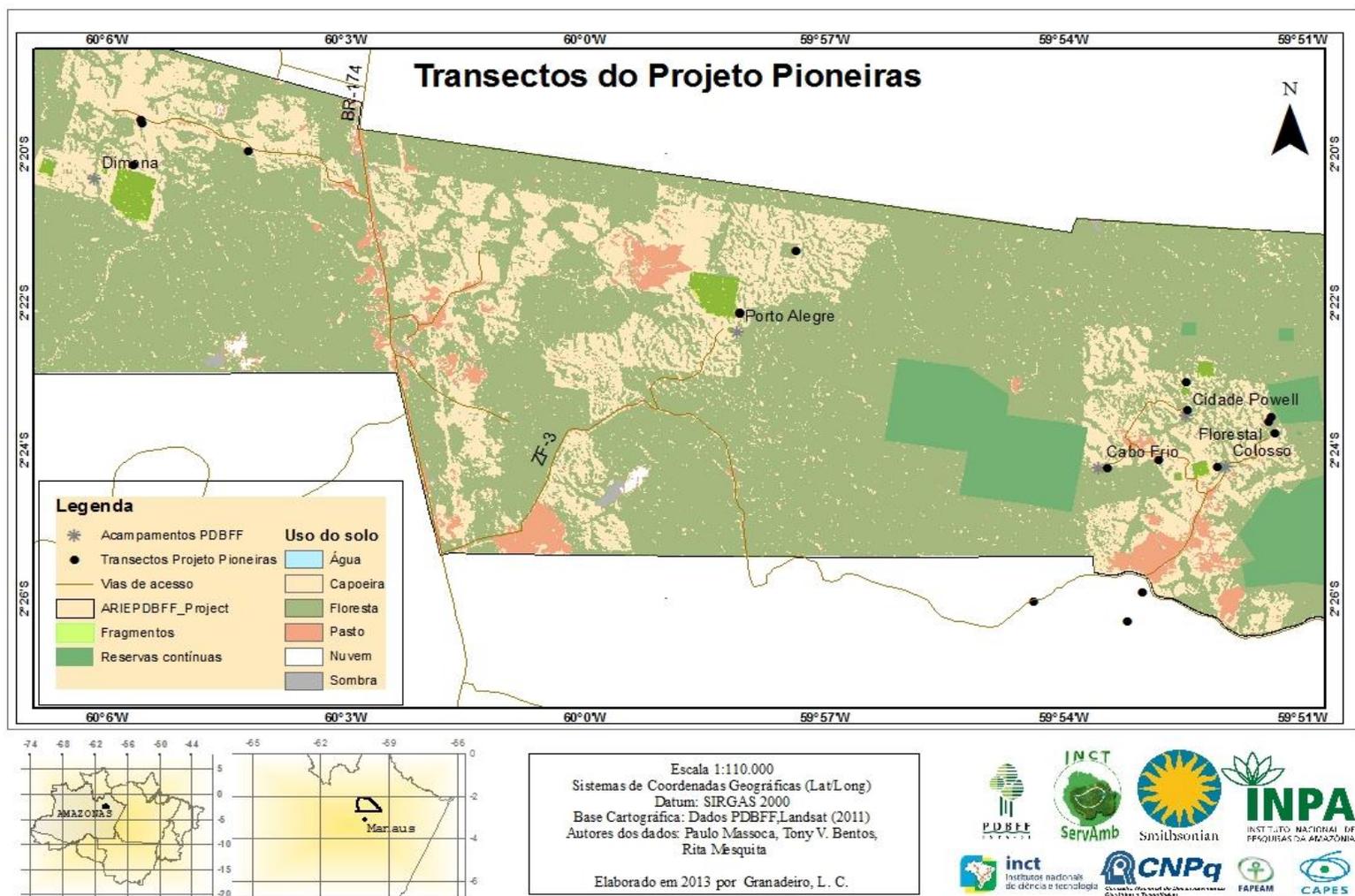


Figura 1 – Mapa da Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE) do Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) no qual se encontram os transectos monitorados pelo Projeto Pioneiras nas reservas Cabo Frio, Cidade Powell, Colosso, Dimona, Florestal e Porto Alegre.

Delineamento Experimental

O banco de dados utilizado para a análise das espécies dominantes consideradas neste trabalho possui informações referentes ao diâmetro à altura do peito (DAP) e à taxonomia das espécies. O DAP mínimo utilizado foi 3 cm, pois, este é o maior valor de DAP nos monitoramentos do Projeto Pioneiras. A seleção dessas espécies dominantes foi feita em duas etapas e se baseou apenas na área basal das espécies. Num primeiro momento, a área basal por espécie de todos os transectos foi somada e as espécies dominantes foram definidas para cada histórico de uso do solo. Posteriormente, cada transecto foi analisado individualmente para seleção de suas espécies dominantes. As espécies selecionadas na análise por histórico de uso tiveram seus atributos funcionais coletados e aproveitados para a análise de dominância nos transectos.

Foram calculadas a dominância absoluta (relação entre a área basal da espécie e a área total da amostragem) e a dominância relativa (relação entre a dominância absoluta da espécie e a dominância absoluta total) de cada espécie em cada trajetória sucessional. As dominâncias absoluta e relativa também foram calculadas para cada transecto para cada histórico de uso do solo. Apenas espécies com dominância relativa $\geq 1\%$ em cada ano avaliado foram incluídas no estudo. Vale ressaltar que para cada ano de monitoramento considerado, a idade da sucessão ecológica dentro de cada histórico de uso do solo é equivalente, pois têm uma diferença de 2 a 3 anos.

Atributos Funcionais Coletados e Processamento dos Dados

Quatro atributos funcionais foram coletados em campo para 26 espécies: Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE), Teor de Massa Seca Foliar (TMSF) e Densidade da Madeira (DM). Dados alométricos, DAP (cm) e Altura (m), também foram coletados. A coleta dos dados foi realizada entre os meses de Fevereiro e Outubro de 2014 ao redor dos transectos monitorados pelo Projeto Pioneiras. Os indivíduos foram coletados neste momento da sucessão, e apesar de, algumas espécies possuírem populações em declínio, partimos do pressuposto que a variação intraespecífica ao longo do desenvolvimento ontogenético é menor do que a variação interespecífica ao longo da mudança na composição de espécies dominantes. A coleta e processamento dos dados seguiram as recomendações do manual de atributos funcionais (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

O valor médio do Peso das Sementes (PS) foi obtido na literatura tendo como referência o banco de dados Seed Information Database (SID) do Kew Royal Botanic Gardens (Royal Botanic Gardens Kew, 2015) e os livros Árvores Brasileiras (Lorenzi, 1992, 2013, 2014). Para as espécies sem valores de PS reportados na literatura foi considerado o valor médio do gênero para as espécies com ocorrência na Amazônia. Os valores originais foram transformados em oito classes logarítmicas (classe 1: $10^{-5} - 10^{-4}$ g; classe 2: $10^{-4} - 10^{-3}$ g; classe 3: $10^{-3} - 10^{-2}$ g; classe 4: $10^{-2} - 10^{-1}$ g; classe 5: $10^{-1} - 10^0$ g; classe 6: $10^0 - 10^1$ g; classe 7: $10^1 - 10^2$ g; classe 8: >100 g) de modo a diminuir a ênfase em valores absolutos que não são baseados em medidas padronizadas. O Apêndice C apresenta as espécies, os pesos das sementes originais, suas classes logarítmicas e as referências utilizadas para obtenção dos dados.

Para AF, AFE e TMSF foram coletadas cinco folhas por indivíduo de cinco indivíduos para cada espécie. Porém, algumas espécies tiveram um menor número de indivíduos coletados, dado à dificuldade em encontra-las, seja por estas dominarem no início da sucessão ou por possuírem populações pequenas na área avaliada. Buscou-se coletar as folhas mais expostas ao sol e as mais saudáveis possíveis, evitando folhas danificadas ou com herbivoria. Indivíduos adultos foram selecionados conforme o estrato florestal ocupado pelos mesmos e o hábito de vida das espécies. Desta maneira, espécies que ocupam o estrato superior da floresta tiveram dados coletado de indivíduos cujas copas atingiam ou ultrapassavam o dossel, assim como, espécies de sub-bosque, tiveram indivíduos coletados nesse estrato da floresta. As folhas foram retiradas do ramo para o processamento apenas no laboratório, os quais foram colocados em água por pelo menos duas horas.

As folhas frescas foram escaneadas e pesadas em campo através de um scanner e uma balança de precisão de quatro dígitos e para o cálculo da área foliar foi utilizado o software Image J. A secagem das folhas foi realizada em estufa a 70°C durante 72 horas ou até a secagem completa das mesmas. Dessa maneira, o Teor de Massa Seca da Folha foi medido conforme a razão entre o peso seco pelo peso fresco. A AFE foi calculada pela razão entre a área foliar pelo peso seco da folha. Vale ressaltar que a área e os pesos fresco e seco do pecíolo (para folhas simples) e raque (para folhas compostas) foram medidos separadamente e incluídos nas análises destes atributos foliares.

Para DM uma brocadeira (Suunto, 5,0 mm) foi utilizada para retirada de uma amostra de madeira da casca até o cerne do tronco da árvore para no mínimo cinco indivíduos por espécie, apesar das exceções descritas acima. Após a retirada da seção,

foram medidos o comprimento e largura das amostras, do qual se calculou o volume das mesmas. Em seguida estas foram postas para secar em estufa a 105°C durante 72 horas. Após este processo de secagem, a massa seca da amostra foi obtida através da balança de precisão e dividida pelo volume encontrado, de modo a determinar a densidade da madeira em gramas por centímetro cúbico.

Análises Estatísticas

Para cada atributo funcional calculou-se uma média por indivíduo e por espécie. Em seguida, o valor médio do atributo foi ponderado pela dominância relativa da espécie no ano avaliado. As espécies presentes na comunidade em determinado ano tiveram estas ponderações somadas e posteriormente divididas pela soma das dominâncias relativas das espécies em questão. Este cálculo é chamado de Média Ponderada da Comunidade (CWM do inglês *community weighted mean*) e tem a seguinte fórmula:

$$CWM = \frac{\sum(\text{valor do atributo para a } sp_i \text{ no ano } j \times \text{dominância relativa da } sp_i \text{ ano } j)}{\text{dominância relativa total no ano } j}$$

Para a pergunta (i), como os atributos funcionais das espécies dominantes mudam no decorrer da sucessão secundária na Amazônia Central?, uma regressão linear foi utilizada para descrever a distribuição da média ponderada da comunidade ao longo da sucessão para os atributos avaliados. Assim testou-se se estes atributos estão mudando conforme a sucessão secundária nos dois históricos de uso do solo. Para compreender como as características funcionais medidas (AF, AFE, TMSF, PS e DM) estão relacionadas com as espécies, usou-se uma análise multivariada de componentes principais – PCA. Uma matriz, que relaciona as espécies com os valores médios de seus atributos funcionais, foi usada para a entrada na PCA. Sendo assim, foi possível compreender como as espécies estão relacionadas com os atributos e conseqüentemente como estes estão relacionados com as dominâncias nas sucessões nas florestas secundárias.

Para a pergunta (ii), as trajetórias locais de mudança das características funcionais ao longo da sucessão variam dentro dos transectos com o mesmo histórico de uso do solo?, uma análise de componentes principais (PCA) foi utilizada para compreender como o CWM dos transectos está mudando com tempo para os dois

históricos de uso do solo. A matriz de entrada utilizou as Médias Ponderadas da Comunidade (CWM) para cada transecto para cada ano de cada histórico de uso do solo. A trajetória da composição funcional foi plotada no gráfico para cada transecto ao longo da sucessão. Sendo assim, foi possível entender o caminho sucessional de cada transecto e se houve maior divergência de estratégias em dominância inicial em FCR do que nas áreas de FCP. Para isso, foi feito um teste de médias entre as distâncias euclidianas do ponto inicial para o ponto final de cada transecto em cada histórico de uso do solo, para determinar se existe uma diferença significativa na extensão da divergência funcional entre os históricos de uso do solo.

Para a pergunta (iii), qual a riqueza funcional existente nos dois tipos de histórico de uso do solo?, utilizou-se a função dbFD (Distance-Based Functional Diversity Indices) do pacote FD (Laliberté *et al.*, 2014) para o cálculo da riqueza funcional (FRic) através do programa estatístico R 3.1.3 Para isso, foi utilizado o 14º ano de monitoramento para as FCP, que corresponde a uma classe de idade entre 22 a 24 anos, e o 5º ano de monitoramento para as FCR sendo equivalente a classe de idade de 20 a 23 anos. Este método considera atributos funcionais quantitativos e semi-quantitativos, como também, um número maior de atributos do que espécies e dados ausentes, ao contrário do método anterior (Laliberté & Legendre, 2010).

5. RESULTADOS

A análise de dominância resultou em 12 espécies dominantes para as FCP e 21 espécies para as FCR, num total de 26 espécies; sete espécies são semelhantes entre as duas florestas secundárias. Isso representa uma dominância relativa entre 59,4 a 83,4% nos quatro períodos da sucessão analisados. Um total de 167 indivíduos foram coletados: 58 indivíduos para as FCP (Tabela 2) e 109 para as FCR (Tabelas 3).

As florestas secundárias formadas após o abandono da pastagem eram dominadas no primeiro período de monitoramento (transectos com 9-11 anos de idade) pelos gêneros *Vismia* e *Bellucia* (56,8% e 19,8% de dominância relativa, respectivamente, somando 76,6%). Com o passar da sucessão a dominância desses gêneros decaiu (63,8% no 14º ano de monitoramento, em transectos com 22-24 anos). Ao longo do período analisado observa-se uma alternância entre as espécies dominantes nessas áreas. *V. guianensis* não está mais presente na sucessão, *B. imperialis*

praticamente duplica sua dominância e *V. cayennensis* mantém-se como a espécie dominante nessa trajetória sucessional. Outras espécies adentram no grupo de dominantes, conforme o critério escolhido – mais que 1% de dominância relativa em um total mínimo de 80% da mesma (Tabela 2).

Tabela 2 – Dominância relativa das espécies em cada ano de monitoramento avaliado nas florestas convertidas à pastagem (FCP). Os números em parênteses significam o número de indivíduos coletados por espécie.

Espécies	Dominância Relativa (%) em FCP			
	1° Ano	5° Ano	10° Ano	14° Ano
<i>Bellucia grossularioides</i> (5)	8,8	8,3	7	5,2
<i>Bellucia imperialis</i> (5)	11	14,9	19,1	21,3
<i>Casearia arborea</i> (5)	-	-	-	1,9
<i>Cecropia sciadophylla</i> (5)	-	6,7	6,7	4
<i>Goupia glabra</i> (5)	-	-	2,9	4,1
<i>Guatteria olivacea</i> (5)	-	-	-	2
<i>Laetia procera</i> (4)	6,9	-	2,3	1,8
<i>Miconia burchellii</i> (5)	-	-	-	2
<i>Miconia phanerostila</i> (5)	-	-	-	1,8
<i>Vismia cayennensis</i> (5)	34,8	34,3	32,8	29
<i>Vismia guianensis</i> (4)	12,2	6,2	-	-
<i>Vismia japurensis</i> (5)	9,8	10,8	9,6	8,3
Total (58)	83,4	81,2	80,4	81,3

Para as florestas secundárias oriundas do corte raso da vegetação, a dominância inicial é marcada pela espécie *Cecropia sciadophylla* (51,9%) e muitas espécies com baixos valores de dominância relativa. Com o passar da sucessão a dominância de *C. sciadophylla* decai e outras espécies aderem ao grupo de dominantes com baixos valores de dominância. *Simarouba amara*, *Guatteria olivacea*, *V. cayennensis* e *Croton lanjouwensis* aumentaram seus valores de dominância com o passar da sucessão, somando 31,2% da dominância relativa no último ano de monitoramento (Tabela 3).

Tabela 3 – Dominância relativa das espécies nas Florestas de Corte Raso (FCR) em cada ano de monitoramento avaliado. Os números em parênteses significam o número de indivíduos coletados por espécie. *Pourouma bic. ssp. bic.* e *Pourouma tom. ssp. apic* referem-se as espécies *Pourouma bicolor ssp. bicolor* e *Pourouma tomentosa ssp. apiculata* respectivamente.

Espécies	Dominância Relativa (%) em FCR			
	1° Ano	5° Ano	10° Ano	14° Ano
<i>Bellucia grossularioides</i> (5)	-	1,5	2,4	2,1
<i>Byrsonima duckeana</i> (8)	2,7	3,9	4,3	4,8
<i>Cecropia purpurascens</i> (5)	2,7	1,8	-	-
<i>Cecropia sciadophylla</i> (5)	51,9	24,6	11	2
<i>Croton lanjouwensis</i> (6)	2,1	5	6,3	6,8

<i>Guatteria olivacea</i> (5)	2,4	5,3	6,5	7,5
<i>Inga alba</i> (5)	-	-	2,9	3,6
<i>Inga rubiginosa</i> (5)	1	2,1	1,5	1,3
<i>Inga thibaudiana</i> (4)	-	2,3	1,6	1,2
<i>Laetia procera</i> (6)	-	1,7	1,3	1,3
<i>Mabea speciosa</i> (5)	-	-	-	1
<i>Miconia burchellii</i> (6)	3,2	5,8	4,4	1,6
<i>Pourouma bic. ssp. bic.</i> (5)	-	-	2	2,5
<i>Pourouma guianensis</i> (5)	-	-	1,5	2
<i>Pourouma tom. ssp. apic.</i> (3)	2,9	3,3	3,2	2,9
<i>Simarouba amara</i> (5)	2,1	2,4	7,9	9,8
<i>Tapirira guianensis</i> (6)	1,2	1,2	1,6	1,9
<i>Tapirira retusa</i> (3)	-	1,1	-	-
<i>Trattinnickia burserifolia</i> (6)	1,1	1,3	-	-
<i>Vismia cayennensis</i> (6)	3,3	7,7	6,9	7,1
<i>Vismia guianensis</i> (5)	2,7	2,3	-	-
Total (109)	79,2	73,2	65,3	59,4

As espécies encontradas na análise de dominância regional foram utilizadas na análise de dominância local e resultaram em um percentual de dominância por transecto conforme descrito na tabela 4. Para as FCP (transectos 1, 3, 4, 5, 14, 15 e 16) foi obtido um alto percentual de coleta, mínimo de 69,1% e máximo de 100%, e para as FCR (transectos 6, 7, 12, 13, 22 e 23) um percentual de coleta mínimo de 48,3% e máximo de 88,0% (Tabela 4). Os percentuais de dominância por espécie por transecto por histórico de uso do solo estão no Apêndice A e B.

Tabela 4 – Porcentagem das espécies dominantes avaliadas para cada ano de monitoramento nos transectos para os dois históricos de uso do solo. Os transectos 1, 3, 4, 5, 14, 15 e 16 referem-se as florestas convertidas à pastagem e os transectos 6, 7, 12, 13, 22 e 23 as florestas de corte raso. O asterisco (*) refere-se as dominâncias abaixo de 60%.

Transectos	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
1	91,6	91,7	89,5	86,1
3	94,0	85,4	76,8	69,1
4	96,1	93,9	83,9	77,8
5	91,9	89,4	81,3	72,8
6	88,0	84,3	78,9	76,4
7	73,6	70,7	74,5	71,8
12	79,3	74,7	68,2	54,9*
13	74,6	69,8	58,8*	48,3*
14	100,0	98,6	93,1	89,9
15	99,4	98,6	96,1	91,1
16	100,0	90,4	88,1	83,4

22	-	71,8	58,1*	50,7*
23	-	85,4	75,6	66,7

Os valores mínimo, médio, mediano e máximo para os atributos coletados são apresentados na Tabela 5. As FCR possuem valores médios para DAP, Altura e Peso das Sementes maiores do que as FCP. A densidade da madeira é em média maior nas FCP do que nas FCR. Valores médios para AF, TMSF e AFE são relativamente próximos para estas duas florestas secundárias. Os valores dos atributos funcionais para as espécies encontra-se no Apêndice D.

Tabela 5 – Valores mínimo, média, mediana e máximo para os atributos coletados (DAP – Diâmetro à Altura do Peito, em centímetros; Altura em metros; DM – Densidade da Madeira, em gramas por centímetros cúbicos (g/cm³); AF – Área Foliar, em milímetros quadrados (mm²); TMSF – Teor de Massa Seca da Folha, em miligrama por grama (mg/g); AFE – Área Foliar Específica, em metro quadrado por quilo (m²/kg) e PS – Peso das Sementes em classe logarítmica) para os dois históricos de uso do solo: Floresta de Corte Raso (FCR) e Florestas Convertidas a Pastagem (FCP).

		DAP	Altura	DM	AF	TMSF	AFE	PS
FCR	Mínimo	5,3	8,88	0,29	1.419	290,3	4,783	1,00
	Média	24,79	22,8	0,5	38.898	456,3	8,337	3,91
	Mediana	22	23,1	0,49	14.169	450,5	8,314	4,00
	Máximo	61,2	44,98	0,87	404.425	694,6	21,112	6,00
FCP	Mínimo	5,3	7,69	0,197	1.547	332,5	4,74	1,00
	Média	13,51	14,46	0,56	32.377	460	8,34	2,33
	Mediana	12,35	13,85	0,59	8.032	468,5	7,83	2,00
	Máximo	25,5	24,14	0,84	526.100	648,2	15,84	5,00

- Atributos funcionais das espécies coletadas

As espécies com maior diâmetro foram as que também tiveram maior altura, e as áreas de corte raso tiveram valores notavelmente maiores do que as florestas regeneradas após a pastagem (Tabela 5, Apêndice D). Estas espécies com incorporação mais rápida de biomassa tendem a ter menores valores de densidade da madeira, como *C. sciadophylla*, *Pourouma bicolor*, *P. guianensis*, *V. guianensis* e *V. cayennensis*. Apesar desta estratégia de rápido crescimento e incorporação de biomassa, algumas espécies dominantes (*C. arborea*, *I. rubiginosa*, *L. procera*, *M. speciosa* e *M. burchelli* e *V. japurensis*) aparentam apresentar um padrão distinto para esta estratégia.

Para os atributos foliares (AF, TMSF e AFE) esperava-se que quanto maior a Área Foliar, menor o Teor de Massa Seca da Folha e, conseqüentemente, maior Área Foliar Específica. Apesar desse pressuposto, algumas poucas espécies atendem a este

padrão. *C. purpurascens* e *C. sciadophylla* possuem valores médios de AF muito acima da média para as outras espécies em FCR e FCP (Apêndice D).

Para o Peso das Sementes encontramos nove espécies com valores acima de 10^{-1} g nas florestas de corte raso da vegetação, enquanto em FCP apenas uma espécie possui valor nesta faixa (Apêndice D). Esta distribuição em FCR está principalmente ligada aos gêneros *Inga*, *Pourouma*, *Byrsonima*, *Guatteria* (dominante também nas áreas de pastagem) e *Trattinickia*.

Para as FCP, encontramos uma explicação de 68,99% nos dois primeiros eixos da análise de componentes principais, enquanto que, para FCR obtivemos 68,73% de explicação (figura 2). Para os dois tipos de capoeiras há uma ordenação dada pela Área Foliar que se encontra no lado direito do primeiro eixo desta análise. A maneira como as espécies se organizam no lado esquerdo da figura 2 varia entre os tipos de capoeiras – em pastagem estas estão organizadas pela DM e TMSF, enquanto em corte raso, além da DM e TMSF, AFE e PS também têm efeito na ordenação. Para o segundo eixo em pastagem, AFE e PS possuem a maior influência na ordenação (parte superior do gráfico), e o TMSF possui relação inversa às variáveis anteriores. Para corte raso, DM e PS são determinantes na disposição das espécies; quanto maior a densidade da madeira, menor o peso das sementes.

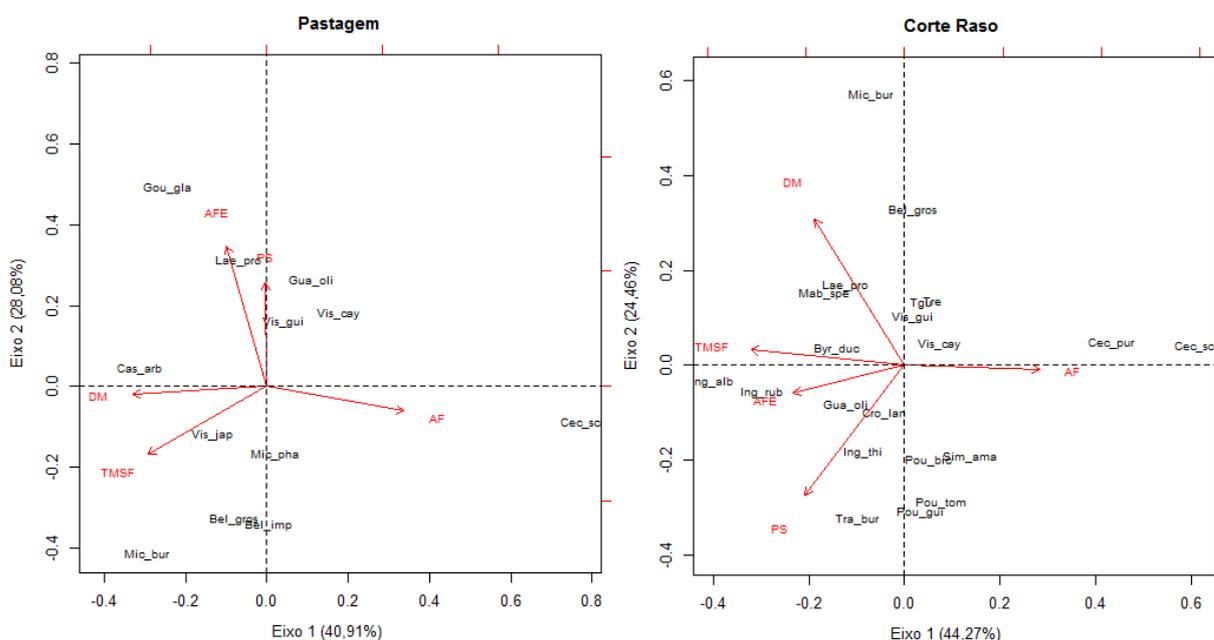


Figura 2 – Ordenação das espécies dominantes nas trajetórias sucessionais de pastagem e corte raso em função dos atributos funcionais dessas espécies. AF – Área Foliar, AFE – Área Foliar Específica, DM – Densidade da Madeira, PS – Peso das Sementes, TMSF – Teor de Massa Seca da Folha. As abreviações correspondem as seguintes espécies: Bel_gros – *Bellucia grossularioides*, Bel_imp – *Bellucia imperialis*, Byr_duc – *Byrsonima duckeana*, Cas_arb – *Casearia arborea*, Cec_pur – *Cecropia purpurascens*, Cec_sci – *Cecropia sciadophylla*, Cro_lan – *Croton lanjouwensis*, Gou_gla – *Goupia glabra*, Gua_oli – *Guatteria olivacea*, Ing_alb - *Inga alba*, Ing_rub – *Inga rubiginosa*, Ing_thi - *Inga thibaudiana*, Lae_pro

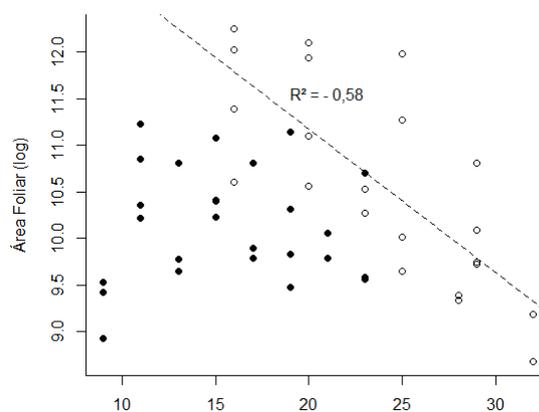
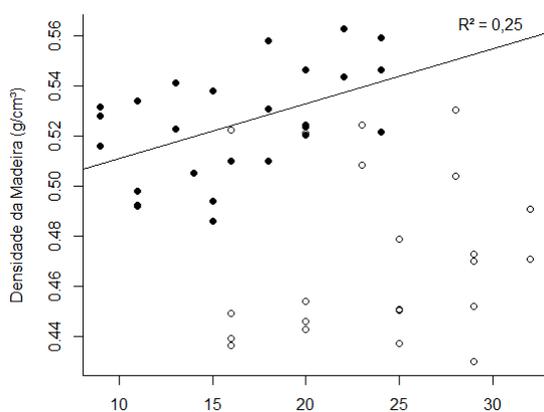
– *Laetia procera*, Mab_spe – *Mabea speciosa*, Mic_bur – *Miconia burchelli*, Mic pha – *Miconia phanerostila*, Pou_bic – *Pourouma bicolor*, Pou_gui – *Pourouma guianensis*, Pou_tom – *Pourouma tomentosa*, Sim_ama – *Simarouba amara*, Tgu – *Tapirira guianensis*, Tre – *Tapirira retusa*, Tra_bur – *Trattinickia burserifolia*, Vis_cay – *Vismia cayennensis*, Vis_guia – *Vismia guianensis*, Vis_jap – *Vismia japurensis*.

- Os atributos funcionais das espécies dominantes estão mudando conforme a sucessão secundária na Amazônia Central?

A maioria das médias ponderadas das comunidades dos atributos funcionais está mudando ao longo da sucessão nas florestas secundárias de corte raso, mas, não nas que se regeneraram em pastagem (Tabela 6). Nas áreas com histórico de pastagem apenas a densidade da madeira está aumentando positiva e significativamente com o passar da sucessão. Já nas parcelas com impacto de corte raso da vegetação está havendo aumento de TMSF, AFE e PS e diminuição de Área Foliar ao longo do tempo (Figura 3).

Tabela 6 – Valores de R^2 e p para os cinco atributos funcionais das duas florestas secundárias avaliadas – Florestas convertidas à pastagem (FCP) e Florestas de Corte Raso (FCR). Em asterisco os valores significativos.

Atributos Funcionais	Pastagem		Corte Raso	
	R^2	p	R^2	p
Densidade da Madeira	0,25	0,01*	0,02	0,59
Área Foliar	<0,01	0,95	0,58	<0,001*
Teor de Massa Seca da Folha	0,14	0,07	0,26	0,02*
Área Foliar Específica	0,09	0,14	0,31	0,01*
Peso das Sementes	0,06	0,24	0,49	<0,001*



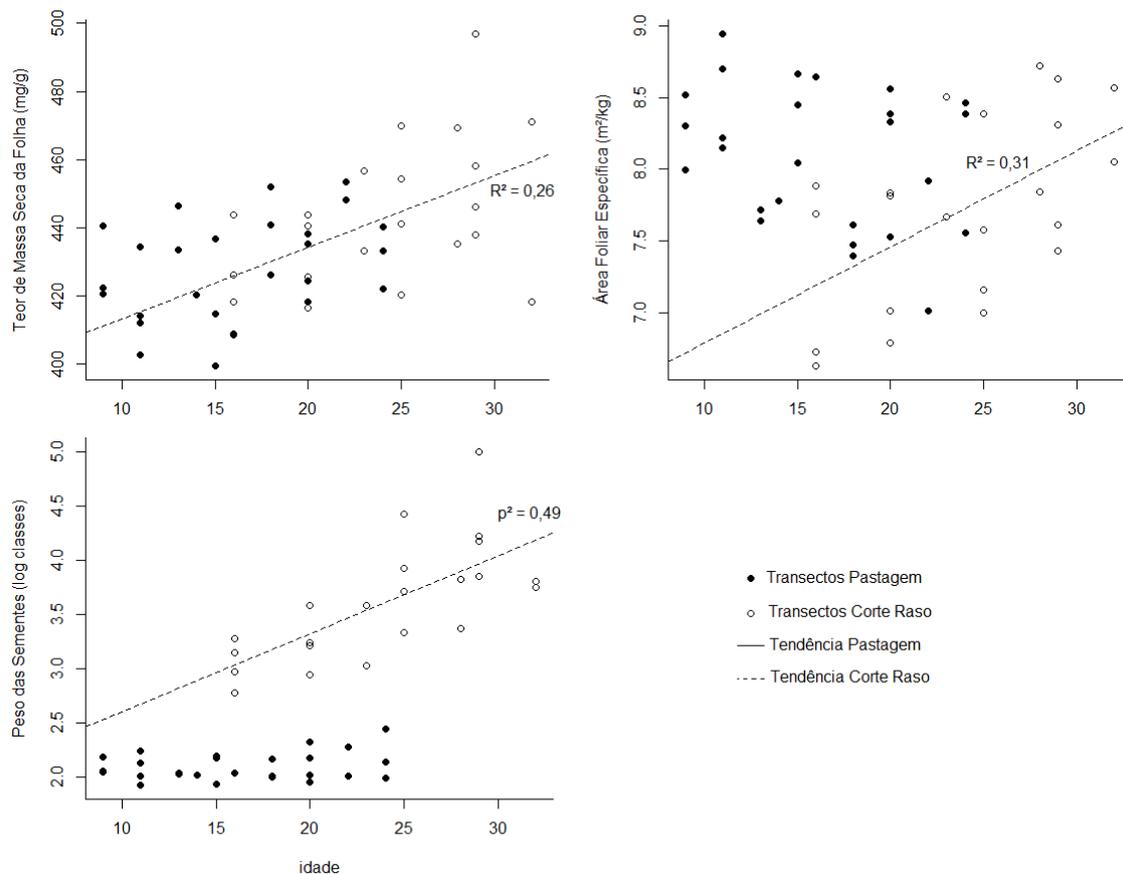


Figura 3 – Dinâmica da Média Ponderada da Comunidade (CWM) ao longo do tempo de sucessão para os atributos funcionais coletados: Densidade da Madeira (g/cm^3); Área Foliar (log); Teor de Massa Seca da Folha (mg/g); Área Foliar Específica (m^2/kg); Peso das Sementes (log classes). Os pontos pretos representam as CWM para os transectos em áreas de pastagem e os pontos brancos as áreas de corte raso.

As mudanças do CWM ao longo da sucessão refletem as mudanças relativas à dominância das espécies. Como o valor do atributo é ponderado pela dominância da espécie, quanto maior a dominância, maior ou menor é o CWM. No início da sucessão nas FCP *V. cayennensis*, *B. imperialis*, *C. sciadophylla*, *V. guianensis*, *V. japurensis* e *B. grossularioides* são as espécies que mais influenciam nos CWMs, enquanto no final da sucessão *V. cayennensis*, *V. japurensis* e *B. grossularioides* mantêm-se como dominantes, *C. sciadophylla* e *V. guianensis* decaem. *B. imperialis* e *G. glabra* aumentam suas dominâncias relativas no momento final da sucessão avaliado, configurando-se entre as espécies mais importantes na determinação da CWM (Apêndice A).

Para as FCR a dominância inicial é determinada por *C. sciadophylla*, *G. olivacea*, *M. burchelli* e *V. cayennensis* seguidas por mais nove espécies. Para o momento final da sucessão avaliado *V. cayennensis*, *G. olivacea*, *B. duckeana*, *S. amara* e *P. tomentosa* aumentam suas dominâncias relativas e *C. sciadophylla* e *M. burchelli* diminuem (Apêndice B).

Portanto, para a densidade da madeira em FCP o aumento em dominância de *B. imperialis* e *G. glabra* pode estar associado com o aumento significativo do CWM com o tempo. *B. imperialis* e *G. glabra* possuem DM de 0,56 g/cm³ e 0,77 g/cm³, respectivamente, e associado a outras espécies que aumentam em dominância, como *C. arborea* (DM = 0,67 g/cm³), também exercem efeito na CWM. Para as FCR, o momento final avaliado da sucessão é dominado principalmente por *G. olivacea*, *P. tomentosa ssp. apiculata*, *S. amara* e *V. cayennensis* (DM de 0,47 g/cm³, 0,32 g/cm³, 0,34 g/cm³ e 0,45 g/cm³, respectivamente – Apêndice D). Deste modo, espécies com baixa DM estão substituindo *C. sciadophylla* em dominância relativa, o que resulta em uma mudança não significativa ao longo do tempo para este atributo.

Já o aumento de TMSF, AFE e PS e diminuição de Área Foliar ao longo do tempo em FCR resultam principalmente da substituição de *C. sciadophylla* (com valor alto de AF e baixo TMSF e AFE) por *G. olivacea*, *P. tomentosa ssp. apiculata*, *S. amara* com valores baixos de AF e maiores valores de TMSF e AFE. Em FCP as dominantes iniciais do gênero *Vismia* e *B. grossularoides* possuem valores relativamente baixos de AF e intermediários para TMSF e AFE, os quais são mantidos na comunidade pelas espécies dominantes no momento final de sucessão avaliado: *B. grossularoides*, *B. imperialis*, *G. glabra* e *V. cayennensis* (Apêndice A). Sendo assim, estes atributos não possuem mudança significativa com a sucessão, apesar do valor marginalmente significativo em TMSF ($p = 0,07$ – Tabela 6).

Para o CWM do Peso das Sementes a relação é similar com os atributos anteriores. Em FCP as dominantes principais nos momentos iniciais e finais da sucessão possuem um baixo valor para este atributo (em torno da classe logarítmica 2), de modo que, a relação não se altera com o tempo. Para as FCR *C. sciadophylla* (PS = 2) é substituída por *G. olivacea*, *B. duckeana*, *S. amara* e *P. tomentosa* com classes logarítmicas de 5, 5, 4 e 5 respectivamente – Apêndice C.

- As trajetórias locais de mudança dos atributos funcionais ao longo da sucessão variam dentro dos transectos com o mesmo histórico de uso do solo?

A PCA das trajetórias de mudança funcional dos transectos ao longo da sucessão indica uma clara diferença na ordenação entre as áreas de pastagem e corte raso nos 1° e 2° eixos da análise (Figura 4a). Percebe-se que as mudanças nas FCR são mais extensas e direcionais, enquanto em FCP as trajetórias são curtas, indicando menor mudança,

sem direção clara. A distância de composição funcional entre o ponto inicial e final da sucessão de cada transecto foi significativamente maior ($p=0,035$) para FCR ($\bar{x} = 1,88$) do que para FCP ($\bar{x} = 0,67$).

A Área Foliar e Peso das Sementes variam positivamente e a Densidade da Madeira e Área Foliar Específica variam negativamente com o 1º eixo da PCA (Figura 4b). Para o 2º eixo as parcelas estão ordenadas pelo Teor de Massa Seca da Folha e PS (positivamente) e AF (negativamente). Os transectos de FCR são associados com maior TMSF, PS e AF, e os de FCP associam-se com maior DM e AFE.

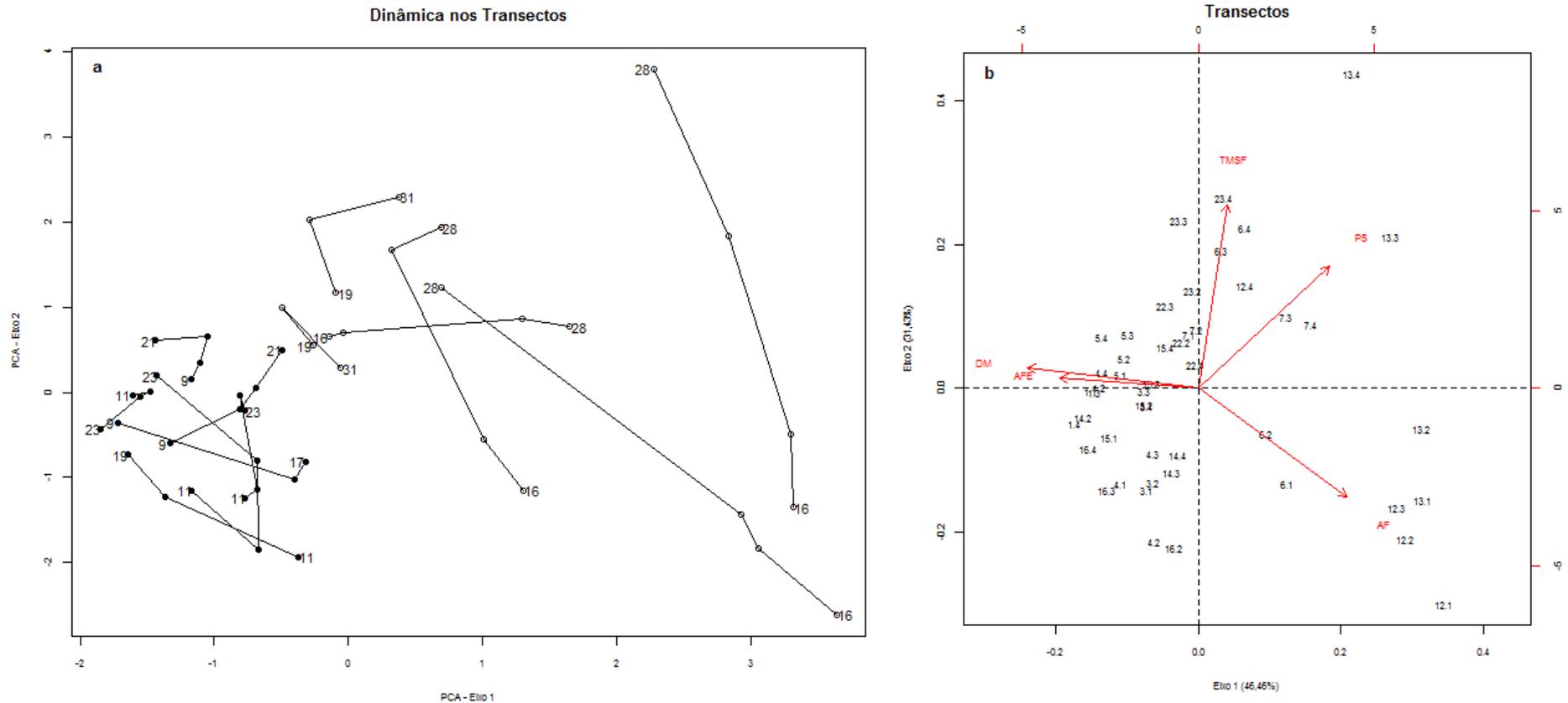


Figura 4 - Dinâmica dos atributos funcionais das espécies dominantes nos transectos para as florestas secundárias de pastagem e corte raso. (a) Dinâmica dos atributos funcionais em cada transecto. Pontos pretos representam os transectos de pastagem e pontos brancos as áreas de corte raso. Os números representam as idades no tempo inicial e final de cada transectos. (b) Ordenação dos transectos conforme os atributos funcionais avaliados (AF – Área Foliar, PS - Peso das Sementes, TMSF – Teor de Massa Seca da Folha, Densidade – Densidade da Madeira, AFE – Área Foliar Específica). Os números indicam o transecto avaliado e os anos de monitoramento (.1 – 1º ano, .2 – 5º ano, .3 – 10º ano e .4 – 14º ano de monitoramento). Os transectos em pastagem são os seguintes: 1.1, 1.2, 1.3 e 1.4 (transecto 1); 3.1, 3.2, 3.3 e 3.4 (transecto 3); 4.1, 4.2, 4.3 e 4.4 (transecto 4); 5.1, 5.2, 5.3 e 5.4 (transecto 5); 14.2, 14.3 e 14.4 (transecto 14); 15.1, 15.2, 15.3 e 15.4 (transecto 15); 16.2, 16.3 e 16.4 (transecto 16); Os transectos em corte raso: 6.1, 6.2, 6.3 e 6.4 (transecto 6); 7.1, 7.2, 7.3 e 7.4 (transecto 7); 12.1, 12.2, 12.3 e 12.4 (transecto 12); 13.1, 13.2, 13.3 e 13.4 (transecto 13); 22.2, 22.3 e 22.4 (transecto 22); 23.2, 23.3 e 23.4 (transecto 23).

- Qual a riqueza funcional existente nos dois tipos de histórico de uso do solo?

A riqueza funcional (FRic) para as duas florestas secundárias na classe de idade avaliado é descrito na Tabela 7. Para isso, foi necessário retirar as espécies *Inga alba* e *Mabea speciosa* para as FCR, pois, estas não possuíam dominância em área basal nesta classe de idade avaliada. Através de um teste entre médias, as FCR e FCP não possuem diferença significativa em suas riquezas funcionais ($t = 2,0504$, $p = 0,0659$), apesar deste valor ser marginalmente significativo.

Isto pode ser explicado pela maneira como a dominância e os atributos funcionais são distribuídos nas comunidades. Para as FCP os transectos 4 e 5 possuem valores altos e equivalentes as FCR, dado a distribuição de dominância equivalente entre as espécies e a diversidade de atributos encontrados. Para as FCR foram obtido valores altos para a riqueza funcional, no qual, o transecto 23 obteve o menor valor. É possível que isto tenha acontecido dado ao baixo número de espécies presentes e o acúmulo de dominância em poucas espécies (Apêndice A e B).

Tabela 7 – Valores da Riqueza Funcional (FRic) para os transectos avaliados em Florestas Convertidas à Pastagem (FCP) e Florestas de Corte Raso da Vegetação (FCR).

FCP		FCR	
Transectos	FRic	Transectos	FRic
Transecto 1	0,41	Transecto 6	8,52
Transecto 3	0,06	Transecto 7	5,15
Transecto 4	6,84	Transecto 12	5,75
Transecto 5	9,21	Transecto 13	6,04
Transecto 14	1,98	Transecto 22	10,10
Transecto 15	0,44	Transecto 23	3,28
Transecto 16	2,23		

6. DISCUSSÃO

Neste estudo foi observado que as médias ponderadas da comunidade Área Foliar, Teor de Massa Seca da Folha, Área Foliar Específica e Peso das Sementes mudam ao longo do tempo em florestas derivadas do corte raso da vegetação e apenas a CWM Densidade da Madeira possui mudança significativa para as florestas com histórico de pastagem. As trajetórias funcionais das parcelas para as FCR possuem maior extensão e direcionalidade do que as FCP. A riqueza funcional entre estes dois históricos de uso do solo após 20-24 anos de sucessão não apresentou diferença significativa

Os atributos associados à aquisição de energia - Área Foliar, Teor de Massa Seca da Folha e Área Foliar Específica – possuem um padrão no 1º eixo da PCA, no qual, *C. sciadophylla* desempenha um papel importante nesta relação. É possível que a medida do pecíolo tenha interferido no cálculo da AFE, de modo que, *C. sciadophylla* tem um baixo valor para esta medida (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Em FCP algumas espécies de rápido crescimento e baixo valor de AF - *B. grossularioides*, *L. procera* e *V. cayennensis* - o rápido incremento em biomassa pode estar relacionado ao número de unidades foliares, já que, este parâmetro aumenta o potencial fotossintético dos indivíduos (Vaz, 2011).

Para as FCR, das 21 espécies coletadas, sete possuem folhas compostas (*I. alba*, *I. rubiginosa*, *I. thibaudiana*, *S. amara*, *T. guianensis*, *T. retusa* e *T. burserifolia*) e tiveram a raque considerada no cálculo da Área Foliar, Teor de Massa Seca da Folha e Área Foliar Específica. Outras cinco (*C. sciadophylla*, *C. purpurascens*, *P. bicolor ssp. bicolor*, *P. guianensis*, *P. tomentosa ssp. apiculata*) possuem pecíolos com valores altos e que também foram considerados nos parâmetros foliares. Deste modo, mais de 57% da amostragem das folhas em FCR incluiu o pecíolo e/ou a raque. Sendo assim, é possível que a AFE tenha sido subestimada para as espécies e essa trajetória sucessional.

O eixo reprodutivo (PS) avaliado neste trabalho (2º eixo da PCA, Figura 2) evidencia que as espécies em FCP possuem um baixo investimento nesta variável (espécies localizadas na parte de baixo do 2º eixo), produzindo propágulos mais leves e dispersos pelo vento, garantindo um maior potencial de dispersão e de chegada em áreas de sucessão adjacentes. Algumas destas espécies possuem relações conhecidas de

dispersão por morcegos e pássaros, que tem um papel importante na dispersão de sementes no momento inicial da sucessão (Wieland *et al.*, 2011; Bentos *et al.*, 2013). É importante ressaltar a capacidade de rebrotamento das espécies do gênero *Vismia*, o que pode garantir um alto potencial de colonização nestas florestas oriundas de pastagem (Williamson *et al.*, 1998). Ao contrário das áreas de pastagem, o filtro ecológico que está atuando nas FCR não é tão severo de modo que espécies com esta estratégia reprodutiva (maior PS) podem se estabelecer nestas capoeiras.

- Atributos funcionais das espécies dominantes na sucessão secundária

Os filtros ambientais existentes nas áreas abandonadas da atividade pecuária podem ter sido determinantes para o estabelecimento de espécies nestas áreas. Com isso, as dominantes iniciais podem influenciar a dinâmica dos atributos funcionais no desenvolvimento das florestas secundárias, sendo isto conhecido como efeito prioritário (Fukami *et al.*, 2005; Longworth *et al.*, 2014; Williamson *et al.*, 2014). Nas FCP, os gêneros *Bellucia* e, principalmente, *Vismia*, possuem alta dominância no estágio inicial de sucessão. Dado suas características de rebrotamento e forte competição radicular estas podem estagnar a dinâmica de sucessão de espécies (Williamson *et al.*, 1998) e consequentemente de atributos funcionais.

Desta maneira, a mudança da Média Ponderada da Comunidade (CWM) para Área Foliar, Teor de Massa Seca da Folha, Área Foliar Específica e Peso das Sementes encontra-se estagnada para FCP. Apesar disso, o aumento da dominância para *B. imperialis*, *G. glabra* e *V. japorensis* pode estar influenciando o aumento significativo da Densidade da Madeira, e é possível que estas espécies possuam uma estratégia diferente para este atributo em relação às espécies dominantes iniciais. Estas podem estar associadas com maior resistência a seca e baixo potencial de água no solo (Poorter e Markesteijn, 2008; Pineda-Garcia *et al.*, 2013) dado a menor altura e estrutura destas florestas, as quais mantêm uma maior abertura do dossel e exposição do solo à radiação solar (Jakovac *et al.*, 2014).

Sendo assim, o filtro ambiental aparenta ainda estar desempenhando um papel importante no estabelecimento de novas estratégias funcionais nestas florestas. O grau possivelmente alto do impacto da pastagem tem restringido a dinâmica de dominância nas florestas secundárias que se sucedem neste histórico de uso do solo. Áreas afetadas pela passagem de furacões em Porto Rico, com forte impacto anterior da atividade

humana, tiveram um atraso na resposta da mudança funcional em relação à tendência esperada para a sucessão secundária (Swenson *et al.*, 2012). Isso pode ter acontecido devido à exaustão do banco de sementes e os filtros ambientais encarados pelas espécies potencialmente colonizadoras, o que também pode ter ocorrido na área deste estudo.

Nas FCR, para a CWM - Área Foliar foi encontrado uma relação negativa e significativa ao longo do tempo. Esta é uma tendência encontrada na literatura, no qual espécies no começo da sucessão possuem folhas grandes sendo capazes de acumular biomassa rapidamente dado as altas taxas fotossintéticas (Bazzaz e Pickett, 1980; Chazdon, 2014). Com o aumento da competição por luz, uma estratégia mais conservativa é esperada ao longo da sucessão, de modo que as espécies dominantes com maior área foliar vão sendo substituídas por espécies de menor área foliar (Poorter *et al.*, 2006).

Sendo assim, era esperado que o Teor de Massa Seca Foliar e Peso das Sementes aumentassem com o desenvolvimento destas florestas secundárias com menor impacto – Corte Raso. Para o TMSF, isso pode estar associado com as mudanças ambientais do sistema com o passar do tempo, resultando em espécies com possível maior potencial em competir por recursos (luz, água e nutrientes) e que precisam adotar estratégias de conservação dos mesmos (Lohbeck *et al.*, 2013).

Porém, um padrão inverso ao esperado na literatura foi encontrado neste trabalho, no qual a Área Foliar Específica está aumentando com o tempo de sucessão para as florestas de Corte Raso. Em uma série de trabalhos, a AFE tende a diminuir com o tempo de sucessão (Poorter *et al.*, 2009; Lohbeck *et al.*, 2013; Chazdon, 2014). Espera-se que no começo da sucessão as espécies possuam maior área foliar e menor massa seca de folha (razão m^2/kg), dado a estratégia predominante neste ambiente inicial da sucessão, que é a rápida aquisição de recursos.

Apesar do pressuposto esperado para a dinâmica da Área Foliar Específica, o papel das espécies dominantes e seus atributos correspondentes é novamente determinante para o CWM. A espécie *C. sciadophylla* possui a maior dominância inicial nas FCR e possui um valor relativamente pequeno de AFE - 5,279 m^2/kg (Figura 3). Dessa maneira, esta é um componente da comunidade que influencia a tendência baixa inicial para a Área Foliar Específica. Nos transectos 6, 7, 12 e 13 que possuem idade no tempo inicial avaliado de 16 anos, a espécie *C. sciadophylla* possui as respectivas

dominâncias: 21,1%, 6,3%, 50,8% e 33,6% - valor médio de 27,95%. Para o décimo quarto ano avaliado a *C. sciadophylla* é encontrada apenas no transecto 12 com 5,8% de dominância relativa. Sendo assim, com a saída de *C. sciadophylla* da dominância outras espécies com maior AFE se tornam dominantes nestas florestas.

A relação significativa do CWM - Peso das Sementes com o tempo, em FCR, pode estar relacionado com a emergência de espécies pioneiras de vida longa que possivelmente estavam presentes no banco de sementes. A emergência destas espécies no momento inicial da sucessão pode ter acontecido, pois o impacto nestas áreas não foi severo ao ponto de eliminar esta reserva no solo. Com a senescência de *C. sciadophylla*, várias destas adentram no grupo de dominantes. Como também, a dispersão de sementes para estas áreas pode ser maior, dado a maior estrutura da vegetação e número de espécies presentes na mesma, o que pode ser um atrator para os dispersores de sementes.

- As trajetórias funcionais locais ao longo da sucessão diferem mais em áreas de corte raso?

A extensão das trajetórias funcionais das áreas de corte raso ao longo da sucessão foram maiores que para as áreas de pastagem. Portanto, como observado para a dinâmica do CWM, há uma estagnação nos transectos de pastagem, enquanto existe uma mudança significativa nas áreas de corte raso. Deste modo, é possível que o efeito prioritário das espécies dominantes no começo da sucessão em FCP ainda esteja atuando ao longo da dinâmica destas florestas secundárias (Fukami *et al.*, 2005; Williamson *et al.*, 2014). Este efeito pode estar associado a um processo de inibição de estabelecimento de outras espécies dado as colonizadoras iniciais nestas capoeiras (Connell e Slatyer, 1977). Estudos em outras regiões tropicais também têm encontrado indícios de sucessão estagnada devido à colonização de espécies iniciais agressivas (Paul *et al.*, 2004).

Esperava-se encontrar maior divergência funcional nas áreas de sucessão pós-corte raso, dada a maior diversidade local de espécies que compõe estas áreas e a maior diversidade beta entre elas (Williamson *et al.*, 2014 e Longworth *et al.*, 2014), mas ao contrário do esperado, as mudanças locais foram bastante direcionais. Estas mudanças apontam para um processo de sucessão de espécies e, conseqüentemente de atributos funcionais, próximo ao esperado pelas teorias clássicas de sucessão, no qual, espécies

com menor área foliar, maior teor de massa seca na folha e peso das sementes estão substituindo as pioneiras iniciais.

O foco deste trabalho foi às espécies dominantes em área basal, no qual foi detectado este padrão de sucessão. Uma pesquisa mais aprofundada na dominância integrando as dominantes em densidade de indivíduos pode ampliar a compreensão sobre os padrões de sucessão, assim como, a coleta dos atributos funcionais das espécies raras presentes nestas florestas secundárias.

- Riqueza Funcional nas Florestas Secundárias

Estudos desenvolvidos no México (Lohbeck *et al.*, 2012) e na Papua Nova Guiné (Whitfeld *et al.*, 2014) encontraram que a riqueza e a diversidade funcional são associadas positivamente com a riqueza de espécies. Neste trabalho, a riqueza funcional foi relativamente maior nas FCR do que nas FCP, apesar da relação não ser significativa, indicando uma possível maior diversidade de estratégias, em especial para a estratégia reprodutiva. Quanto maior a diversidade, maior a resiliência do sistema (Tilman *et al.*, 1997; Walker *et al.*, 1999), o que sugere que as FCR possuem possivelmente maior resiliência do que as áreas florestas secundárias oriundas do impacto severo da pastagem.

Dado a extensão territorial da atividade pecuária na Amazônia e a formação de florestas secundárias seguidas deste impacto é fundamental atentar para as perdas sociais e ecológicas de práticas com alto potencial degradador. As funções e serviços ecossistêmicos desempenhados por estas florestas secundárias com maior impacto no uso do solo podem estar depauperados. Ainda é incerto o tempo necessário para estas florestas se recuperarem e seguirem uma dinâmica esperada de sucessão de espécies e de atributos funcionais. Portanto, decisões associadas ao zoneamento ecológico-econômico devem levar em consideração o grau de impacto, o tempo de recuperação das florestas e os possíveis serviços ecossistêmicos que derivam destas áreas.

7. CONCLUSÕES

Este estudo demonstra diferenças na dinâmica dos atributos funcionais nas duas florestas secundárias avaliadas. Apenas a média ponderada da comunidade (CWM) densidade da madeira possui relação significativa com o tempo nas florestas com histórico de pastagem no uso do solo (FCP). Já as florestas em áreas de corte raso da vegetação (FCR) têm relações significativas com as CWMs - Área Foliar, Teor de Massa Seca da Folha, Área Foliar Específica e Peso das Sementes. Houve diferenças nas trajetórias funcionais dos transectos, em que, as FCR possuem uma diferença significativa para as FCP na extensão percorrida ao longo da sucessão.

Deste modo, conclui-se que há uma estagnação na dinâmica das florestas em áreas de antiga pastagem, enquanto que, nas FCR a sucessão segue uma trajetória próxima do esperado ao longo da sucessão. Como a atividade agropecuária ocupa uma área extensa no bioma amazônico, é possível que a dinâmica das florestas secundárias siga padrões aqui apresentados, resultando em florestas com menos funções e serviços ecossistêmicos.

A riqueza funcional calculada no trabalho nem encontrou diferença significativa entre as florestas secundárias. O número de espécies utilizado foi baixo o que pode não ter captado diferenças significativas possíveis existentes nas áreas, apesar do valor razoavelmente significativo. O método adotado, função dbFD do pacote FD no programa R, é bem utilizado na literatura, porém, há poucos relatos do uso da métrica FRic.

A métrica de dominância utilizada nesta dissertação, área basal, apresentou resultados similares aos encontrados na literatura. Porém, é importante em trabalhos futuros integrar o parâmetro estrutural densidade de indivíduos na análise de atributos funcionais das espécies dominantes. Possivelmente outros padrões ecológicos de dominância se tornem evidentes e assim a análise de estratégias funcionais das espécies dominantes será ainda mais robusta. Outro apontamento deste estudo é para a limitação dos atributos coletados e a necessidade de expandir a coleta para outros atributos funcionais.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bazzaz, F.A.; Pickett, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:287-310.
- Bentos, T.V.; Mesquita, R.C.G.; Camargo, J.L.C.; Williamson, G.B. 2013. Seed and fruit tradeoffs – the economics of seed packaging in Amazon pioneers. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2):371-382.
- Brown, S.; Lugo, A.E. 1990. Tropical Secondary Forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6(1):1-32.
- Carreño-Rocabado, G.; Peña-Claros, M.; Bongers, F.; Alarcón, A.; Licona, J.; Poorter, L. 2012. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 100(6):1453-1463.
- Certini, G. 2005. Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia*, 143(1):1-10.
- Chapin, F.S.; Zavaleta, E.S.; Eviner, V.T.; Naylor, R.L.; Vitousek, P.M.; Reynolds, H.L.; Hooper, D.U.; Lavorel, S.; Sala, O.E.; Hobbie, S.E.; Mack, M.C.; Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405:234-242.
- 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.
- Chazdon, R.L. 2014. *Second Growth - The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. The University of Chicago Press, Chicago, USA. 449 pp.
- 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.
- Chazdon, R.L.; Letcher, S.G.; van Breugel, M.; Martínez-Ramos, M.; Bongers, F.; Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1478):273-289.
- Connell, J.H., e Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111, 1119-1144.
- Díaz, S.; Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11):646-655.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA)/ INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS (INPE), 2014. Mapeamento do Uso e Cobertura da Terra na Amazônia Legal Brasileira: Sumário Executivo

(http://www.inpe.br/cra/projetos_pesquisas/TerraClass_2012_26nov2014.pdf). Acesso: 06/05/2015.

Fukami, T.; Bezemer, T.M.; Mortimer, S.R.; van der Putten, W.H. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, 8(12):1283-1290.

Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6):902-910.

Hooper, D.U.; Vitousek, P.M. 1997. The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes. *Science*, 277(5330):1302-1305.

Hooper, E.R.; Legendre, P.; Condit, R. 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. *Ecology*, 85(12):3313–3326.

Jakovac, A.C.C.; Bentos, T.V.; Mesquita, R.C.G.; Williamson, G.B. 2014. Age and light effects on seedling growth in two alternative secondary successions in central Amazonia. *Plant Ecology & Diversity*, 7:349-358.

Laliberté, E.; Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1):299-305.

Lavorel, S.; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5):545-556.

Lebrija-Trejos, E.; Pérez-García, E.A.; Meave, J.A.; Bongers, F.; Poorter, L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91(2):386-398.

Leishman, M.R.; Westoby, M.; Jurado, R. 1995. Correlates of seed size variation: a comparison among five temperate floras. *Journal of Ecology*, 83(3): 517-529.

Lohbeck, M.; Poorter, L.; Paz, H.; Pla, L.; van Breugel, M.; Martínez-Ramos, M.; Bongers, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(2):89-96.

Lohbeck, M.; Poorter, L.; Lebrija-Trejos, E.; Martínez-Ramos, M.; Meave, J.A.; Paz, H.; Pérez-García, E.A.; Romero-Pérez, I.E.; Tauro, A.; Bongers, F. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94(6):1211-1216.

Longworth, J.B.; Mesquita, R.C.; Bentos, T.V.; Moreira, M.P.; Massoca, P.E.; Williamson, G.B. 2014. Shifts in Dominance and species assemblages over two decades in alternative successions in Central Amazonia. *Biotropica*, 46(5): 529–537.

Lorenzi, H. 1992. *Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Vol 1, 1ª ed. Plantarum, Nova Odessa, SP, Brasil.

- Lorenzi, 2011. *Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Vol 3, 1ª ed. Plantarum, Nova Odessa, SP, Brasil.
- Lorenzi, 2014. *Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Vol 2, 4ª ed. Plantarum, Nova Odessa, SP, Brasil.
- 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.
- Mesquita, R.C.G.; Ickes, K.; Ganade, G.; Williamson, G.B. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 89(4):528-537.
- Niinemets, Ü. 1999. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 144(1):35-47.
- Norden, N.; Chazdon, R.L.; Chao, A.; Jiang, Y.; Vélchez-Alvarado, B. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, 12(5):385-394.
- Norden, N.; Mesquita, R.C.G.; Bentos, T.V.; Chazdon, R.L.; Williamson, G.B. 2011. Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. *Oikos*, 120(1):143-151.
- Paul, J.R.; Randle, A.M.; Chapman, C.A.; Chapman, L.J. 2004. Arrested succession in logging gaps: is tree seedling growth and survival limiting? *African Journal of Ecology*, 42(4):245-251.
- Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M.S.; Cornwell, W.K.; Craine, J.M.; Gurvich, D.E.; Urcelay, C.; Veneklaas, E.J.; Reich, P.B.; Poorter, L.; Wright, I.J.; Ray, P.; Enrico, L.; Pausas, J.G.; de Vos, A.C.; Buchmann, N.; Funes, G.; Quétier, F.; Hodgson, J.G.; Thompson, K.; Morgan, H.D.; ter Steege, H.; van der Heijden, M.G.A.; Sack, L.; Blonder, B.; Poschlod, P.; Vaieretti, M.V.; Conti, G.; Staver, A.C.; Aquino, S.; Cornelissen, J.H.C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3):167-234.
- Pineda-García, F.; Paz, H.; Meinzer, F.C. 2013. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell & Environment*, 36:405-418.
- Poorter, L.; Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7):1733-1743.
- Poorter, L.; Markesteijn, L. 2008. Seedling Traits Determine Drought Tolerance of Tropical Tree Species. *Biotropica*, 40(3):321-331.

- Poorter, H.; Niinemets, Ü.; Poorter, L.; Wright, I.J.; Villar, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182(3):565-588.
- Pugnaire & Valladares, 2007. *Functional plant ecology*. 2ª edição. CRC Press, Boca Raton, FL, USA. 727 pp.
- Ranzani, G. 1980. Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA. *Acta Amazonica*, 10:7-41.
- Reich, P.B.; Walters, M.B.; Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(25):13730-13734.
- Royal Botanic Gardens Kew. 2015. Seed Information Database (SID). Version 7.1. Disponível em: (<http://data.kew.org/sid/>). Acesso Fevereiro de 2015.
- Swenson, N.G.; Stegen, J.C.; Davies, S.J.; Erickson, D.L.; Forero-Montaña, J.; Hurlbert, A.H.; Kress, W.J.; Thompson, J.; Uriarte, M.; Wright, S.J.; Zimmerman, J.K. 2012. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. *Ecology*, 93(3):490-499.
- Tilman, D.; Knops, J.; Wedin, D.; Reich, P.; Ritchie, M.; Siemann, E. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, 277(5330):1300-1302.
- Uhl, C.; Buschbacher, R.; Serrao, E.A.S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology*, 76(3):663-681.
- Vaz, M.C. 2011. *Diversidade de estratégias ecológicas das espécies de árvores dominantes de uma floresta de terra firme da Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo. 109 p.
- Violle, C.; Navas, M.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5):882-892.
- Walker, B.; Kinzig, A.; Langridge, J. 1999. Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems*, 2(2):95-113.
- Westoby, M.; Falster, D.S.; Moles, A.T.; Vesk, P.A.; Wright, I.A. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Ecology and Systematics*, 33(1):125-159.
- Whitfeld, T.J.S.; Lasky, J.R.; Damas, K.; Sosanika, G.; Molem, K.; Montgomery, R.A. 2014. Species Richness, Forest Structure, and Functional Diversity During Succession in the New Guinea Lowlands. *Biotropica*, 46(5):538-548.

Wieland, L. M.; Mesquita, R.C.G.; Bobrowiec, P.E.D.; Bentos, T.V.; Williamson. G.B. 2011. Seed rain and advance regeneration in secondary succession in the Brazilian Amazon. *Tropical Conservation Science*, 4:300-316.

Williamson, G.B.; Mesquita, R.C.G.; Ickes, K.; Ganade, G. 1998. Estratégias de pioneiras nos Neotrópicos. Pages 131-144 in Gascon, C.; Moutinho, P. eds. Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo. INPA.

Williamson, G.B.; Bentos, T.V.; Longworth, J.B.; Mesquita, R.C.G. 2014. Convergence and divergence in alternative successional pathways in Central Amazonia. *Plant Ecology & Diversity*, 7:341-348.

Wright, I. J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D.D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; Cavender-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J.H.C.; Diemer, M.; Flexas, J.; Garnier, E.; Groom, P.K.; Gulias, J.; Hikosaka, K.; Lamont, B.B.; Lee, T.; Lee, W.; Lusk, C.; Midgley, J.J.; Navas, M.; Niinemets, U.; Oleksyn, J.; Osada, N.; Poorter, H.; Poot, P.; Prior, L.; Pyankov, V.I.; Roumet, C.; Thomas, S.C.; Tjoelker, M.G.; Veneklaas, E.J.; Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985):821-827.

9. APÊNDICES

Apêndice A - Espécies dominantes e respectivas dominâncias relativas nos transectos correspondentes às florestas convertidas à pastagem. As espécies com asterisco(*) não foram coletadas neste trabalho.

Transecto 1	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
-------------	-------	-------	--------	--------

<i>Bellucia imperialis</i>	18.8	24.2	25.4	23.6
<i>Casearia arborea</i>	2.3	2.4	3.4	4.1
<i>Cecropia purpurascens*</i>	3.2	2.1	-	-
<i>Cecropia sciadophylla</i>	5.3	4.8	5.3	-
<i>Doliocarpus macrocarpus*</i>	-	-	-	1.3
<i>Goupia glabra</i>	3.5	5.1	9	12.7
<i>Laetia procera</i>	17.5	11.4	5.4	2.1
<i>Miconia phanerostila</i>	1.5	1.8	2.1	2.3
<i>Myrcia bracteata*</i>	2.1	1.4	1.8	3.3
<i>Vismia cayennensis</i>	25.8	25.8	26.5	29.7
<i>Vismia guianensis</i>	6.5	7.1	4.4	4.2
<i>Vismia japurensis</i>	10.4	9.2	8	4.9

Transecto 3	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
<i>Bellucia grossularioides</i>	10.9	11.6	15.9	11.8
<i>Bellucia imperialis</i>	7.9	8.6	17.3	18.8
<i>Bocageopsis multiflora*</i>	-	-	2.9	4.7
<i>Cecropia sciadophylla</i>	8.7	8.2	-	-
<i>Duroia macrophylla*</i>	-	-	-	1.2
<i>Goupia glabra</i>	-	-	-	1.1
<i>Inga cayennensis*</i>	2	1.1	-	-
<i>Miconia burchellii</i>	7.3	6.2	4.3	2.2
<i>Miconia tomentosa*</i>	-	1.5	1.8	2.4
<i>Myrcia magnoliifolia*</i>	-	-	2.7	3.9
<i>Oenocarpus bacaba*</i>	-	4.3	2.1	2.2
<i>Rinorea racemosa*</i>	-	-	1.1	1.4
<i>Rollinia insignis*</i>	-	1	1.8	2.2
<i>Ternstroemia dentata*</i>	-	-	-	1.1
<i>Vismia cayennensis</i>	57.9	50.9	36.4	35.2
<i>Vismia guianensis</i>	-	-	3	-
<i>Vismia japurensis</i>	1.2	-	-	-
<i>Xylopia benthamii*</i>	-	-	-	1

Transecto 4	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
<i>Aniba santalodora*</i>	-	-	-	1.1
<i>Bellucia grossularioides</i>	-	-	6.4	7.4
<i>Bellucia imperialis</i>	3.1	-	6.3	9.1
<i>Bocageopsis multiflora*</i>	-	1	1.5	2.2
<i>Casearia arborea</i>	1.7	2.6	5.7	7.8
<i>Cecropia sciadophylla</i>	17.2	22	19.8	10.3
<i>Cordia sagotti*</i>	-	-	1.9	2.5
<i>Goupia glabra</i>	2.7	4.6	6.4	9.3
<i>Guatteria olivacea</i>	1.2	3.3	3.7	5
<i>Inga leiocalycina*</i>	1.9	3.1	2.1	2.7
<i>Laetia procera</i>	3.8	3.7	3.6	2.8
<i>Maquira sclerophylla*</i>	-	-	-	1

<i>Pseudolmedia laevis*</i>	-	-	-	1.4
<i>Sapium glandulatum*</i>	-	-	1.9	2.1
<i>Vismia cayennensis</i>	25.6	27.4	20.9	17.2
<i>Vismia guianensis</i>	26.5	14	2.1	-
<i>Vismia japurensis</i>	14.4	14.2	9.1	8.8

Transecto 5	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
<i>Bellucia grossularioides</i>	29.1	30.6	26.8	16.9
<i>Bellucia imperialis</i>	4.8	6.2	8.2	6.7
<i>Byrsonima duckeana*</i>	-	-	1.9	3.3
<i>Casearia arborea</i>	-	-	1.1	1.4
<i>Cecropia purpurascens*</i>	3.2	3	-	-
<i>Cecropia sciadophylla</i>	2	2.1	2.1	2.1
<i>Goupia glabra</i>	-	1.3	3.6	5.7
<i>Guatteria foliosa*</i>	-	-	1.8	3
<i>Guatteria olivacea</i>	-	-	3.8	5.6
<i>Laetia procera</i>	4.1	4	2.5	2.4
<i>Miconia burchellii</i>	-	1.8	2.5	3.6
<i>Miconia dispar*</i>	-	-	1.7	1.8
<i>Miconia phanerostila</i>	-	1.6	2.5	2.8
<i>Miconia pyrifolia*</i>	-	1.7	2.9	3.3
<i>Miconia tomentosa*</i>	-	1.8	3.2	3.7
<i>Sacoglottis guianensis*</i>	-	-	1.4	1.8
<i>Tapirira obtusa*</i>	-	-	1.4	1.1
<i>Vismia cayennensis</i>	24.1	24	22.3	20.6
<i>Vismia guianensis</i>	21.9	11.7	-	-
<i>Vismia japurensis</i>	5.9	6.2	5.9	4.9
<i>Xylopia nitida*</i>	-	-	-	1.2

Transecto 14	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
<i>Bellucia imperialis</i>	7.8	5.6	18.4	20.9
<i>Cecropia sciadophylla</i>	-	-	13.5	12.6
<i>Croton lanjouwensis*</i>	-	-	-	2.2
<i>Guatteria olivacea</i>	-	7.5	2	2.6
<i>Miconia burchellii</i>	-	1.7	1.6	2.4
<i>Miconia phanerostila</i>	-	2.6	3.1	5.2
<i>Miconia tetraspermoides*</i>	-	-	1.2	1.5
<i>Sapium glandulatum*</i>	-	1.4	-	-
<i>Vismia cayennensis</i>	21.9	54.6	37.8	32.1
<i>Vismia japurensis</i>	70.3	26.7	16.6	14

Transecto 15	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
<i>Bellucia imperialis</i>	22.5	38	42.9	49.6
<i>Goupia glabra</i>	-	-	1.1	2
<i>Guatteria scytophylla*</i>	-	-	-	1

<i>Laetia procera</i>	5.6	3.7	2.7	2.8
<i>Miconia burchellii</i>	-	-	1.4	2.2
<i>Miconia phanerostila</i>	-	-	1.2	1.8
<i>Vismia cayennensis</i>	56.3	45.3	38	25.7
<i>Vismia japurensis</i>	15	11.5	8.7	6.9
<i>Xylopia nitida*</i>	-	-	-	1.1

Transecto 16	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
<i>Aniba megaphylla*</i>	-	1.1	-	-
<i>Bellucia imperialis</i>	-	-	3.3	7.4
<i>Cecropia purpurascens*</i>	20.5	5.3	-	-
<i>Cecropia sciadophylla</i>	60.8	24.6	9.3	3.5
<i>Chrysophyllum amazonicum*</i>	-	-	-	1.3
<i>Croton lanjouwensis*</i>	-	-	1.4	1.7
<i>Goupia glabra</i>	-	1	1.2	1.4
<i>Laetia procera</i>	-	-	1.9	1.9
<i>Miconia burchellii</i>	-	-	-	2.1
<i>Myrcia magnoliifolia*</i>	-	-	-	1
<i>Vismia cayennensis</i>	18.7	35.5	46.3	43.9
<i>Vismia guianensis</i>	-	-	2.1	2
<i>Vismia japurensis</i>	-	29.2	24.1	21.2

Apêndice B - Espécies dominantes e respectivas dominâncias relativas nos transectos correspondentes as florestas de corte raso da vegetação. As espécies com asterisco(*) não foram coletadas neste trabalho.

Transecto 6	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
Não identificada*	1.3	1.5	-	-
<i>Bellucia grossularioides</i>	3.2	4.2	2.9	3.3
<i>Byrsonima duckeana</i>	1.7	2.2	4.4	5
<i>Cecropia purpurascens</i>	3.5	-	-	-
<i>Cecropia sciadophylla</i>	21.1	15.1	-	-
<i>Croton lanjouwensis</i>	6.3	7.1	7.1	6
<i>Eriotheca globosa*</i>	1.3	1.2	-	-
<i>Eschweilera coriacea*</i>	1.8	2	1.9	2.1
<i>Eschweilera truncata*</i>	-	1	-	-
<i>Guatteria olivacea</i>	4.7	4.7	7.6	8.8
<i>Inga alba</i>	-	-	10.7	11.5
<i>Inga obidensis*</i>	-	-	1.9	2.1
<i>Mabea speciosa</i>	-	-	1.7	1.7
<i>Miconia burchellii</i>	6	7	2.4	-
<i>Pourouma guianensis</i>	3.8	4.7	3.5	4.5
<i>Pourouma minor*</i>	-	-	-	1.1
<i>Rollinia insignis*</i>	1	1.1	-	-
<i>Simarouba amara</i>	12.8	16.3	18.5	19.4
<i>Tapirira guianensis</i>	-	-	5.3	5.8
<i>Trattinnickia burserifolia</i>	1.3	1.2	-	-
<i>Vismia cayennensis</i>	11.7	13.2	10.4	10.3
<i>Vismia guianensis</i>	11.9	8.7	4.2	-

Transecto 7	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
<i>Abarema jupunba*</i>	2.5	2.3	1.4	1.7
<i>Byrsonima duckeana</i>	6.9	7.6	7.8	8.7
<i>Cecropia sciadophylla</i>	6.3	5.7	-	-
<i>Guatteria olivacea</i>	1.5	1.4	-	-
<i>Inga gracilifolia*</i>	5.4	7	5.2	6.1
<i>Inga leiocalycina*</i>	1.8	1.7	-	-
<i>Inga thibaudiana</i>	1.2	1.2	-	-
<i>Miconia burchellii</i>	15.5	14.2	9.8	4.9
<i>Miconia pyrifolia*</i>	3.1	-	-	-
<i>Pourouma guianensis</i>	-	-	-	1.1
<i>Pour. tom. ssp. apiculata</i>	14.7	14.8	10	4.5
<i>Sclerolobium sp01*</i>	3	3.6	2	2.3
<i>Simarouba amara</i>	2.5	3.1	34	39.1
<i>Tapirira guianensis</i>	8.3	8.7	5.4	5.8
<i>Trattinnickia burserifolia</i>	1.1	-	1.3	1.3
<i>Vismia cayennensis</i>	8.1	7.5	6.1	6.4
<i>Vismia guianensis</i>	7.5	6.5	-	-

Transecto 12	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
<i>Bellucia imperialis</i> *	-	-	-	1.1
<i>Byrsonima duckeana</i>	6.7	9.5	8.1	11.6
<i>Cecropia purpurascens</i>	1.7	1.6	-	-
<i>Cecropia sciadophylla</i>	50.8	40.3	32.9	5.8
<i>Cordia sagotti</i> *	-	-	-	1.2
<i>Croton draconoides</i> *	-	-	3.3	4.6
<i>Goupia glabra</i> *	-	-	-	1
<i>Guatteria olivacea</i>	-	-	2.6	-
<i>Inga obidensis</i> *	-	-	-	1.3
<i>Inga rubiginosa</i>	2.7	3	2.2	3.2
<i>Inga thibaudiana</i>	6.5	5.8	-	-
<i>Inga umbratica</i> *	2.3	2.4	1.4	2.1
<i>Lacistema aggregatum</i> *	1.2	1.5	1.7	2.8
<i>Lacistema grandifolium</i> *	-	-	-	1.2
<i>Laetia procera</i>	3.1	3.5	4	5.5
<i>Mabea speciosa</i>	-	-	1.9	2.7
<i>Miconia burchellii</i>	-	-	-	1.3
<i>Miconia pyrifolia</i> *	-	1.1	-	-
<i>Miconia tomentosa</i> *	-	-	-	1.4
<i>Oenocarpus bacaba</i> *	-	-	1.1	-
<i>Pourouma guianensis</i>	-	1.9	7.4	11.2
<i>Pour. tom. ssp. apiculata</i>	1.8	2.5	4.6	7.7
<i>Pourouma villosa</i> *	-	1.1	-	1.7
<i>Protium pallidum</i> *	-	1.2	-	1.6
<i>Rollinia insignis</i> *	2.5	2.5	1.7	2.8
<i>Sterculia pruriens</i> *	-	1.1	1.2	1.7
<i>Tachigali myrmecophila</i> *	-	1	-	-
<i>Trattinnickia burserifolia</i>	2.8	2.9	1.6	2
<i>Vismia cayennensis</i>	3.3	3.9	2.8	4

Transecto 13	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
<i>Byrsonima duckeana</i>	4.7	5.9	5	-
<i>Cecropia purpurascens</i>	8.3	-	-	-
<i>Cecropia sciadophylla</i>	33.6	32	12.4	-
<i>Croton lanjouwensis</i>	2.1	2.4	2.1	2.6
<i>Eugenia omissa</i> *	-	-	-	1
<i>Guatteria discolor</i> *	-	-	4	4.8
<i>Guatteria olivacea</i>	11.9	13.7	23.1	27.7
<i>Guatteria scytophylla</i> *	5.2	6.1	5.2	6
<i>Helicostylis tomentosa</i> *	-	-	-	1.2
<i>Hymenolobium sp01</i> *	1.5	1.8	1.5	2
<i>Inga rubiginosa</i>	5.6	5.9	4.2	4.7
<i>Inga thibaudiana</i>	-	-	2	-
<i>Inga umbellifera</i> *	1.3	2.4	3.5	6

<i>Laetia procera</i>	1.4	1.3	-	1.1
<i>Oenocarpus bacaba</i> *	1	-	1.2	1.4
<i>Pourouma bic. ssp. bicolor</i>	-	-	4.7	5.5
<i>Pour. tom. ssp. apiculata</i>	4	5.6	5.2	6.8
<i>Pourouma villosa</i> *	2.8	3.4	3.1	4.3
<i>Protium hebetatum</i> *	-	-	-	1.2
<i>Sterculia pruriens</i> *	1.2	1.3	1.2	1.5
<i>Trattinnickia burserifolia</i>	1.4	1.3	-	-
<i>Vismia cayennensis</i>	1.6	1.7	-	-

Transecto 22	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
Não identificada*	-	1.2	1.3	1.4
<i>Byrsonima duckeana</i>	-	6.6	7	8.5
<i>Caryocar villosum</i> *	-	-	1.2	-
<i>Cecropia sciadophylla</i>	-	5.8	-	-
<i>Croton lanjouwensis</i>	-	22.8	20.4	23.6
<i>Guatteria olivacea</i>	-	1.7	2.9	3.1
<i>Inga lateriflora</i> *	-	1.6	1.2	1.3
<i>Inga laurina</i> *	-	1.1	1.1	1.5
<i>Inga leiocalycina</i> *	-	1.5	-	-
<i>Inga rubiginosa</i>	-	6.9	4.9	-
<i>Inga sp09</i> *	-	-	1.5	2.2
<i>Inga thibaudiana</i>	-	3	3.1	-
<i>Jacaranda copaia</i> *	-	2.7	1.9	2.3
<i>Laetia procera</i>	-	3.7	3	2.6
<i>Miconia burchellii</i>	-	7	3.9	-
<i>Naucleopsis sp01</i> *	-	1.4	1.5	1.9
<i>Neea floribunda</i> *	-	1.6	1.4	1.4
<i>Ocotea sp11</i> *	-	-	1.6	2.1
<i>Oenocarpus bacaba</i> *	-	-	1.5	1.5
<i>Pourouma cecropiifolia</i> *	-	1.3	5.2	3.5
<i>Pourouma villosa</i> *	-	2.5	2	2.3
<i>Protium nitidifolium</i> *	-	-	-	1.1
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i> *	-	1.6	2.4	2.9
<i>Trattinnickia burserifolia</i>	-	1.7	1.1	1.1
<i>Vismia cayennensis</i>	-	12.6	11.7	11.7

Transecto 23	Ano 1	Ano 5	Ano 10	Ano 14
<i>Bellucia grossularioides</i>	-	7.2	12.5	9.8
<i>Bellucia imperialis</i> *	-	-	-	1.2
<i>Bocageopsis multiflora</i> *	-	1.3	1	1.5
<i>Cecropia sciadophylla</i>	-	5.2	-	-
<i>Coussapoa orthoneura</i> *	-	1.2	-	-
<i>Guatteria foliosa</i> *	-	1.5	-	-
<i>Guatteria olivacea</i>	-	19.6	14.6	16.9

<i>Inga alba</i>	-	-	6	7.1
<i>Miconia burchellii</i>	-	14	9.5	2.9
<i>Neea robusta*</i>	-	-	1.6	2.4
<i>Pourouma bic. ssp. bicolor</i>	-	6.7	9	11.3
<i>Pour. tom. ssp. apiculata</i>	-	2.3	2.7	3.5
<i>Tapirira retusa</i>	-	8	5.1	-
<i>Vismia cayennensis</i>	-	19.7	16.1	15.1
<i>Vismia guianensis</i>	-	2.7	-	-
<i>Vochysia biloba*</i>	-	-	5.4	8.4

Apêndice C - Espécies dominantes nas florestas secundárias nos transectos do Projeto Pioneiras avaliadas neste trabalho com os seus respectivos valores de classes logarítmicas (classe 1: $10^{-5} - 10^{-4}$ g; classe 2: $10^{-4} - 10^{-3}$ g; classe 3: $10^{-3} - 10^{-2}$ g; classe 4: $10^{-2} - 10^{-1}$ g; classe 5: $10^{-1} - 10^0$ g; classe 6: $10^0 - 10^1$ g; classe 7: $10^1 - 10^2$ g; classe 8: >100 g) e as referências utilizadas. *Pourouma bic. ssp. bic.* e *Pourouma tom. ssp. apic.* referem-se as espécies *Pourouma bicolor ssp. bicolor* e *Pourouma tomentosa ssp. apiculata* respectivamente.

Espécies	Peso da Semente (g)	Log classes	Referência utilizada
<i>Bellucia grossularioides</i>	0,00015	2	1 e 2
<i>Bellucia imperialis</i>	0,0005	2	2 e 5
<i>Byrsonima duckeana</i>	0,45	5	2, 3, 4 e 5
<i>Casearia arborea</i>	0,00165	3	6
<i>Cecropia purpurascens</i>	0,00025	2	2 e 4
<i>Cecropia sciadophylla</i>	0,0003	2	2 e 4
<i>Croton lanjouwensis</i>	0,015	4	2 e 4
<i>Goupia glabra</i>	0,0026	3	2 e 4
<i>Guatteria olivacea</i>	0,224	5	2
<i>Inga alba</i>	2,99	6	4 e 5
<i>Inga rubiginosa</i>	2,99	6	4 e 5
<i>Inga thibaudiana</i>	2,99	6	4 e 5
<i>Laetia procera</i>	0,007	3	1 e 2
<i>Mabea speciosa</i>	-	4	7
<i>Miconia burchellii</i>	-	1	7
<i>Miconia phanerostila</i>	-	1	7
<i>Pourouma bic. ssp. bicolor</i>	0,795	5	4
<i>Pourouma guianensis</i>	0,795	5	4
<i>Pourouma tom. ssp. apic.</i>	0,795	5	4
<i>Simarouba amara</i>	0,182	4	3 e 8
<i>Tapirira guianensis</i>	0,037	4	3 e 9
<i>Tapirira retusa</i>	0,037	4	3 e 9
<i>Trattinnickia burserifolia</i>	1,32	6	4
<i>Vismia cayennensis</i>	0,00059	2	2
<i>Vismia guianensis</i>	0,00061	2	2
<i>Vismia japurensis</i>	0,00063	2	2

1 - Hammond & Brown, 1995; 2 - Bentos *et al.*, 2013; 3 - Árvores Brasileiras vol. I; 4 - Árvores Brasileiras vol. II; 5 - Árvores Brasileiras vol. III; 6 - Dalling *et al.*, 1998; 7 - ter Steege & Hammond, 2001; 8 - Daws *et al.*, 2005; 9 - Foster & Brown, 1985.

Apêndice D – Atributos funcionais das espécies dominantes nas Florestas de Corte Raso (FCR) e Florestas Convertidas à Pastagem (FCP). Os atributos funcionais têm as seguintes legendas e unidades: Diâmetro a Altura do Peito (DAP); Altura ; Densidade da Madeira (DM); Área Foliar (AF); Teor de Massa Seca da Folha (TMSF); Área Foliar Específica (AFE); e Peso das Sementes (PS). *Pourouma bic. ssp. bic.* e *Pourouma tom. ssp. apic* referem-se as espécies *Pourouma bicolor ssp. bicolor* e *Pourouma tomentosa ssp. apiculata*, respectivamente.

Histórico de Uso do Solo	Espécies	DAP (cm)	Altura (m)	DM (g/cm ³)	AF (mm ²)	TMSF (mg.g ⁻¹)	AFE (m ² .kg ⁻¹)	PS (classe log)
FCR	<i>Bellucia grossularioides</i>	17.5 ±5.8	18.7 ±5.2	0.597 ±0.036	12474.0 ±4135.5	490.7 ±14.8	5.9 ±0.5	2
	<i>Byrsonima duckeana</i>	26.8 ±9.9	24.2 ±5.2	0.587 ±0.067	10151.4 ±3341.5	483.1 ±87.4	8.0 ±1.6	5
	<i>Cecropia purpurascens</i>	17.6 ±6.4	17.0 ±2.7	0.424 ±0.112	155661.3 ±55157.1	347.8 ±40.0	6.9 ±1.3	2
	<i>Cecropia sciadophylla</i>	26.3 ±8.3	21.1 ±3.6	0.396 ±0.033	310727.1 ±67450.2	381.4 ±32.1	5.3 ±0.3	2
	<i>Croton lanjouwensis</i>	25.6 ±12.1	24.5 ±5.2	0.428 ±0.084	3733.0 ±1409.2	456.1 ±48.8	9.0 ±1.7	4
	<i>Guatteria olivacea</i>	32.6 ±9.8	26.0 ±3.2	0.466 ±0.047	8673.3 ±1867.1	523.7 ±15.4	6.9 ±0.5	5
	<i>Inga alba</i>	46.8 ±14.3	31.8 ±7.5	0.617 ±0.108	14119.3 ±4175.4	555.5 ±91.0	11.0 ±2.7	6
	<i>Inga rubiginosa</i>	17.1 ±8.3	19.9 ±7.5	0.590 ±0.074	67697.3 ±23420.5	553.2 ±101.6	10.0 ±2.2	6
	<i>Inga thibaudiana</i>	18.5 ±3.8	19.9 ±2.6	0.490 ±0.122	26254.6 ±5172.2	450.9 ±28.2	8.5 ±0.39	6
	<i>Laetia procera</i>	17.5 ±5.3	21.2 ±4.5	0.615 ±0.039	7823.4 ±3233.1	438.3 ±34.0	11.2 ±5.1	3
	<i>Mabea speciosa</i>	10.5 ±5.4	12.8 ±2.6	0.625 ±0.174	4708.8 ±610.7	488.6 ±59.3	8.8 ±1.2	4
	<i>Miconia burchellii</i>	19.7 ±4.0	22.6 ±4.7	0.756 ±0.055	3080.0 ±847.1	480.7 ±46.0	7.8 ±1.9	1
	<i>Pourouma bic. ssp. bic.</i>	36.8 ±6.5	28.6 ±4.1	0.392 ±0.087	13648.8 ±7108.7	437.7 ±30.9	7.0 ±1.4	5
	<i>Pourouma guianensis</i>	35.0 ±6.5	25.3 ±4.1	0.339 ±0.030	21211.7 ±8124.3	414.7 ±25.6	9.4 ±2.0	5
	<i>Pourouma tom. ssp. ap.</i>	19.4 ±5.9	25.1 ±5.0	0.322 ±0.030	22579.0 ±12247.0	440.4 ±11.9	7.2 ±1.2	5
	<i>Simarouba amara</i>	25.7 ±9.2	26.9 ±3.4	0.336 ±0.021	30079.3 ±12440.5	428.1 ±51.5	7.1 ±2.1	4
	<i>Tapirira guianensis</i>	40.6 ±9.7	32.0 ±5.0	0.598 ±0.053	41947.2 ±24772.4	435.4 ±37.0	6.9 ±2.3	4
	<i>Tapirira retusa</i>	40.3 ±5.6	28.0 ±1.4	0.578 ±0.124	44780.2 ±6188.8	458.2 ±6.9	5.5 ±0.4	4
	<i>Trattinnickia burserifolia</i>	8.4 ±2.5	12.7 ±3.2	0.388 ±0.055	50801.6 ±24746.3	472.7 ±57.1	9.9 ±1.7	6
	<i>Vismia cayennensis</i>	23.6 ±7.2	25.6 ±3.8	0.448 ±0.079	2731.9 ±583.7	392.9 ±47.7	10.4 ±2.0	2
<i>Vismia guianensis</i>	20.8 ±9.3	17.8 ±3.2	0.482 ±0.067	2098.7 ±401.9	425.8 ±34.4	10.0 ±1.6	2	
FCP	<i>Bellucia grossularioides</i>	15.4 ±5.1	14.1 ±2.7	0.590 ±0.040	11556.0 ±3449.6	493.9 ±8.6	5.35 ±0.6	2

<i>Bellucia imperialis</i>	11.0 ±2.1	12.3 ±2.1	0.558 ±0.093	38228.7 ±14270.1	489.1 ±23.3	5.17 ±0.5	2
<i>Casearia arborea</i>	10.8 ±4.3	14.1 ±4.6	0.674 ±0.028	1982.2 ±524.4	539.9 ±41.2	9.45 ±2.48	3
<i>Cecropia sciadophylla</i>	20.2 ±4.2	18.4 ±3.6	0.349 ±0.018	262089.9 ±152929.6	358.2 ±17.2	6.95 ±1.79	2
<i>Goupia glabra</i>	15.4 ±5.9	16.5 ±3.9	0.769 ±0.037	6093.8 ±1661.8	420.8 ±50.3	7.74 ±2.87	3
<i>Guatteria olivacea</i>	11.6 ±3.2	12.7 ±3.2	0.356 ±0.107	9765.5 ±2876.6	487.2 ±55.6	7.74 ±1.62	5
<i>Laetia procera</i>	15.6 ±4.0	15.5 ±1.9	0.556 ±0.153	8535.2 ±1786.7	453.1 ±63.2	11.10 ±2.58	3
<i>Miconia burchellii</i>	11.6 ±1.6	13.6 ±1.4	0.670 ±0.153	2743.4 ±617.6	550.9 ±58.0	6.95 ±0.84	1
<i>Miconia phanerostila</i>	12.3 ±3.1	12.3 ±1.8	0.548 ±0.112	19263.4 ±3991.7	443.3 ±27.5	8.01 ±1.98	1
<i>Vismia cayennensis</i>	14.5 ±4.3	18.5 ±9.6	0.462 ±0.046	3750.0 ±233.2	376.0 ±23.8	9.44 ±1.12	2
<i>Vismia guianensis</i>	14.0 ±2.0	17.6 ±2.9	0.492 ±0.012	2109.2 ±405.6	426.8 ±7.2	10.16 ±1.60	2
<i>Vismia japurensis</i>	10.3 ±2.9	12.4 ±2.3	0.641 ±0.022	7244.9 ±2630.7	473.1 ±44.6	7.66 ±1.22	2
