

GUILHERME HENRIQUE FARIAS

**ESTRATÉGIAS FUNCIONAIS CSR EM UM GRADIENTE LUMINOSO EM
FLORESTA URBANA TROPICAL ÚMIDA NO NORDESTE DO BRASIL**

RECIFE
Pernambuco – Brasil
Maio – 2022

GUILHERME HENRIQUE FARIAS

**ESTRATÉGIAS FUNCIONAIS CSR EM UM GRADIENTE LUMINOSO EM
FLORESTA URBANA TROPICAL ÚMIDA NO NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais da Universidade Federal Rural de Pernambuco, para obtenção do título de Mestre em Ciências Florestais, Área de Concentração: Ciências Florestais

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Maria Jesus Nogueira Rodal

RECIFE
Pernambuco – Brasil
Maio – 2022

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal Rural de Pernambuco
Sistema Integrado de Bibliotecas
Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- F224 Farias, Guilherme Henrique
 ESTRATÉGIAS FUNCIONAIS CSR EM UM GRADIENTE LUMINOSO EM FLORESTA URBANA
 TROPICAL ÚMIDA NO NORDESTE DO BRASIL / Guilherme Henrique Farias. - 2022.
 74 f. : il.
- Orientadora: Maria Jesus Nogueira Rodal.
 Inclui referências e apêndice(s).
- Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em
 Ciências Florestais, Recife, 2022.
1. Teoria CSR. 2. Gradiente de luminosidade. 3. Traços funcionais de plantas. 4. Floresta Tropical. 5.
 Florestas Urbanas. I. Rodal, Maria Jesus Nogueira, orient. II. Título

CDD 634.9

GUILHERME HENRIQUE FARIAS

**ESTRATÉGIAS FUNCIONAIS CSR EM UM GRADIENTE LUMINOSO EM
FLORESTA URBANA TROPICAL ÚMIDA NO NORDESTE DO BRASIL**

Data de aprovação: 25/05/2022

Banca examinadora:

Prof. Dr^a Ana Lícia Patriota Marangon.
Universidade Federal Rural de
Pernambuco - UFRPE

Prof. Dr. Everardo Valadares de Sa Barretto
Sampaio
Universidade Federal de Pernambuco - UFPE

Orientadora:

Prof^a. Dr^a. Maria Jesus Nogueira Rodal
Universidade Federal Rural de Pernambuco -
UFRPE

Às vítimas da pandemia mundial de COVID-19 e a aqueles que trilharam o caminho acadêmico, mesmo em momento tão desfavorável para ciência e para saúde. Dedico ao Professor J. Philip Grime (1935-2021), em homenagem a sua carreira na ciência e contribuição para ecologia, cujas teorias deram base para esta dissertação.

AGRADECIMENTOS

A minha mãe, por sempre acreditar em mim, por mais que a situação estivesse difícil, ela se mostra disposta a procurar uma saída, sem perder a esperança de dias melhores.

Aos meus avós Severino (Bil) e Helena, por, em diversos momentos serem pais e amigos para mim, ajudando-me a entender meu lugar no mundo e o que pertencimento quer dizer.

As minhas irmãs Janaina e Laura, pela confiança e por permitirem que ensinasse e compartilhasse o pouco que sei do mundo.

E, a Beatriz, minha namorada, por ser uma fonte inesgotável de incentivo e inspiração para mim durante a realização do Mestrado, sem ela, realizar a pós-graduação em momento de pandemia, seria impossível.

A Minha orientadora Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal, pela paciência, apoio, dedicação, confiança, amizade e pelo melhor conselho que alguém já me deu: “Estude”.

À Dra. Ana Carolina Lins-e-Silva e Gyslaynne, pelos conselhos e disponibilidade de dados para realização deste trabalho.

À CAPES, pela concessão de bolsa durante o período do curso.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco, ao curso de pós-graduação em Ciências Florestais e aos professores, pelos conhecimentos adquiridos e suporte.

MUITO OBRIGADO!

*“Talvez nossa maior distinção como espécie seja
nossa capacidade, única entre os animais, de
fazer escolhas contra evolucionárias.”*

(Jared Diamond)

FARIAS, GUILHERME HENRIQUE. Estratégias funcionais CSR em um gradiente luminoso em floresta urbana tropical úmida no Nordeste do Brasil. 2022.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Maria Jesus Nogueira Rodal.

RESUMO

A Mata Atlântica sofreu um intenso processo de degradação, que transformou, em fragmentos, ambientes anteriormente contínuos. A teoria CSR, que classifica as espécies em competidoras (C), tolerantes ao estresse (S) e ruderais (R), tem se mostrado interessante para entender a influência do meio nas estratégias funcionais das espécies de plantas. Assim, esta pesquisa objetivou avaliar como a variação de luminosidade ao longo da sucessão ecológica em uma floresta tropical úmida influencia a proporção das estratégias funcionais CSR das árvores. O trabalho foi realizado no Parque Estadual de Dois Irmãos (PEDI), que é um remanescente protegido de Mata Atlântica, refúgio de fauna e flora com 1161 ha, de grande importância, por se tratar de uma floresta dentro de uma zona urbanizada. Os dados foram coletados em um módulo do programa de pós-graduação de biologia (PPBio), composto por três tratamentos com diferentes idades de regeneração: menor que 30 anos (inicial); entre 34 e 46 anos (intermediário); e maior que 46 anos (madura). Foram amostradas três parcelas de 250 x 40 m em cada tratamento, sendo estas compostas por 60 unidade amostrais de 10 x 20 m. Os dados foram: a porcentagem de transmissão de luz no interior do dossel (TransTotal%), a área basal e três traços funcionais foliares (área foliar específica, conteúdo de matéria seca na folha e área foliar), submetidos à planilha *StrateFy* para determinação dos scores das estratégias CSR. A partir destes scores, calculou-se o CWM (*Community Weighted-Mean*) de C, S e R das parcelas para obtenção da predominância de estratégias ecológicas ao nível de comunidade. Foi realizada uma MANOVA com os valores de CWM-C e CWM-S, área basal e TransTotal% para detectar se as variáveis ambientais explicam a adoção de estratégias funcionais, além de uma regressão entre área basal e TransTotal%, com intuito de aferir se a estrutura da floresta está influenciando o gradiente de luminosidade. A luz não seguiu o padrão esperado de maior penetração na regeneração mais recente e menor na floresta madura. Já a área basal seguiu o padrão esperado, embora com pouca influência no gradiente de luminosidade. Nas parcelas com maior entrada de luz, havia mais árvores com estratégia S e, nas com menor entrada de luz, com estratégia C. Tanto luz quanto idade ou área basal não foram fatores determinantes para a adoção de estratégias CSR, dado o histórico de uso e explorações no parque, distúrbios antrópicos e perturbações crônicas podem ser os responsáveis pelos padrões encontrados.

Palavras-chave: Teoria CSR; Gradiente de luminosidade; Traços funcionais de plantas; Floresta Tropical; Florestas Urbanas.

FARIAS, GUILHERME HENRIQUE. Changes in dominance of **functional CSR strategies along urban tropical forest succession: the role of light availability**. 2022. Orientadora: Prof^a Dr^a Maria Jesus Nogueira Rodal.

ABSTRACT

The Atlantic Forest suffered an intense process of degradation, which transformed previously continuous environments into fragments. The CSR theory, which classifies species into competitors (C), stress-tolerant (S) and ruderals (R), has been shown to be interesting to understand the influence of the environment on the functional strategies of plant species. Thus, this research aimed to evaluate how the variation of luminosity along the ecological succession in a humid tropical forest influences the proportion of the CSR functional strategies of the trees. The work was carried out in the Dois Irmãos State Park (PEDI), which is a protected remnant of the Atlantic Forest, a refuge for fauna and flora with 1161 ha, of great importance because it is a forest within an urbanized area. Data were collected in a module of the graduate program in biology (PPBio) composed of three treatments with different ages of regeneration: younger than 30 years (initial); between 34 and 46 years old (intermediate) and over 46 years old (mature). Three 250 x 40 m plots were sampled in each treatment, which were composed of 60 sampling units of 10 x 20 m. The data were the percentage of light transmission within the canopy (TransTotal%), the basal area and three leaf functional traits (specific leaf area, leaf dry matter content and leaf area), submitted to the StrateFy spreadsheet to determine the scores of CSR strategies. From these scores, the CWM (Community Weighted-Mean) of C, S and R of the plots was calculated to obtain the predominance of ecological strategies at the community level. A MANOVA was performed with the values of CWM-C and CWM-S, basal area and TransTotal% to detect whether environmental variables explain the adoption of functional strategies, in addition to a regression between basal area and TransTotal%, in order to assess whether the forest structure is influencing the luminosity gradient. Light did not follow the expected pattern of greater penetration in more recent regeneration and less in mature forest. The basal area followed the expected pattern, although with little influence on the luminosity gradient. In the plots with higher light input, there were more trees with S strategy and in those with lower light input with C strategy. Both light, age or basal area were not determining factors for the adoption of CSR strategies. Given the history of use and exploitation in the park, anthropic disturbances and chronic disturbances may be responsible for the patterns found.

Keywords: CSR theory; Luminance gradient; Functional traits of plants; Tropical forest; Urban Forests.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	16
2. REVISÃO BIBLIOGRAFICA	19
2.1 Ecologia baseada em traços funcionais	19
2.3 Gradientes ambientais: Luz	21
2.4 Estratégias ecológicas.....	22
2.5 Média ponderada da comunidade (CWM)	27
3. MATERIAL E MÉTODOS	28
3.1 Área de estudo	29
3.2 Coleta de dados	31
3.3 Coleta de dados ambientais	35
3.4 Análise de dados	36
3.4.1 Análise estatística	37
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	39
4.2 Variação das estratégias CSR entre os estágios sucessionais	42
4.2.1 Regeneração Inicial.....	42
4.2.2 - Regeneração Intermediária.....	45
4.2.3 Regeneração Final	47
4.3 Luz e área basal	51
4.3.1 Luz	51
4.3.2 Área basal	53
4.4 - Efeito das variáveis ambientais nas estratégias CSR	55
5. CONCLUSÃO	58
REFERÊNCIAS.....	60
APÊNDICE	72

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Localização do Parque Estadual de Dois Irmãos (PEDI), situado no estado de Pernambuco (Nordeste do Brasil), com os limites dos dois fragmentos florestais de diferentes estágios sucessionais: ao sul, a Mata de Dois Irmãos e, ao norte, a antiga Fazenda Brejo dos Macacos. Fonte: Santos, 2018.....29
- Figura 2 Ilustração do método RAPELD, módulo PPBio (Programa de Pesquisa em Biodiversidade), Sítio PEDI (Parque Estadual de Dois Irmãos), Recife, PE, com destaque para as parcelas do módulo que seguem a curva de nível do terreno. FONTE: SANTOS (2018)31
- Figura 3 Figura 3 - Disposição das estratégias CSR no triângulo de Grime, adotadas pelas espécies em uma floresta tropical úmida urbana em Recife, PE, Brasil.....41
- Figura 4 - Boxplot dos valores de CWM-CSR encontrados em uma floresta tropical úmida urbana em Recife, PE, Brasil.....42
- Figura 5 Disposição das estratégias CSR do tratamento inicial no triângulo de Grime em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).44
- Figura 6 Estratégias médias C, S e R ponderadas pelas abundâncias das espécies (CWM) no tratamento inicial, em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil). .45
- Figura 7 Disposição das estratégias CSR do tratamento intermediário no triângulo de Grime em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).46
- Figura 8- Estratégias médias C, S e R ponderadas pelas abundâncias das espécies (CWM) no tratamento intermediário, em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).47
- Figura 9- Disposição das estratégias CSR do tratamento final no triângulo de Grime em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).50
- Figura 10- Estratégias médias C, S e R ponderadas pelas abundâncias das espécies (CWM) no tratamento final, em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil). ...50
- Figura 11- Médias e desvio padrão dos valores de porcentagem do total de transmissões por tratamento em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil). .52
- Figura 12 - Médias e desvio padrão dos valores de área basal por tratamento em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).54

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 Lista de espécies arbóreas com mais de cinco indivíduos em uma área de Floresta Tropical úmida em sucessão em paisagem urbana de Recife, PE, Brasil. (Adaptado de Costa et al. (2022, em preparação)).	32
Tabela 2 Valores médios dos scores de CSR de cada parcela, agrupados por tratamento, em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).	39
Tabela 3 Valores de CWM-CSR de cada parcela, agrupados por tratamento. Valores em negrito indicam onde as estratégias foram influentes em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).	40
Tabela 4 Agrupamento da média dos valores de Trans (%) em 3 classes de Transmissão de radiação solar a partir da técnica k-means em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).	51
Tabela 6 - Agrupamento da média dos valores de área basal em m ² /ha em 3 classes de ocupação a partir da técnica <i>k-means</i> em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).	55
Tabela 5 - Parâmetros das regressões lineares multivariadas entre valores de porcentagem total de transmissões e CWM-C e CWM-S em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).	56
Tabela 7 - Parâmetros das regressões lineares multivariadas entre valores de área basal e CWM-C e CWM-S em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).	57

1. INTRODUÇÃO

O avanço da urbanização, principalmente nos países em desenvolvimento, tem ocorrido sem planejamento e, muitas vezes, ocupado áreas protegidas que já estão fragilizadas (PITT; BOULLE, 2010). Esse crescimento exerce uma pressão sobre os remanescentes de vegetação nativa, fazendo com que a conservação de florestas urbanas ganhe ainda mais importância, uma vez que melhoram a qualidade de vida nas cidades, através de serviços ecossistêmicos fundamentais, além servir de refúgio para espécies de fauna e flora (NOWAK; WALTON, 2005; GUIMARÃES; PELLIN, 2015).

Segundo Miller (1997), florestas urbanas são o conjunto de toda a vegetação arbórea e suas associações dentro e ao redor de cidades ou de regiões urbanas. Definição essa que inclui as unidades de conservação e preservação, que são verdadeiros refúgios de fauna e flora, impactando a vida nas cidades de diversas formas, seja na qualidade da água, do ar, sequestro de carbono e até mesmo para produção de madeira e de alimento para a cidade (ESCOBEDO et al., 2011). Portanto, pesquisas em florestas urbanas são de suma importância para prover informações que auxiliem em ações que as conservem, recuperem e restaurem.

O crescimento das cidades e as constantes pressões as quais os remanescentes de florestas urbanas estão submetidos modificam as condições abióticas do ambiente, podendo alterar a distribuição e a abundância dos organismos e a estrutura funcional das assembleias (SETO et al., 2013). Como consequência, pode ocorrer uma homogeneização da biota, levando à perda da qualidade dos serviços ecossistêmicos oferecidos pelos remanescentes (VIOLLE et al., 2007; DOBBS et al., 2013; PYLES et al., 2020).

Um filtro abiótico está relacionado às condições ambientais locais (pH, umidade, luminosidade) e a disponibilidade de recursos determina quais espécies podem se estabelecer em um local (GARNIER et al., 2016). A força dos filtros abióticos pode ser dependente das condições de determinada área e pode mudar ao longo de um gradiente (CORNWELL; ACKERLY, 2009; SCHLEICHER et al., 2011). Durante a sucessão ecológica, por exemplo, o gradiente de luminosidade dentro do dossel é reduzido pelo envelhecimento da floresta, acompanhando a sucessão e o desenvolvimento das árvores (MUSCARELLA et al., 2016), que

impõem múltiplas restrições, selecionando apenas um subconjunto do total de espécies com determinadas estratégias, que as tornam capazes de sobreviver e se reproduzir efetivamente (GRIME; PIERCE, 2012).

A luz é o filtro abiótico mais limitante no interior de florestas tropicais úmidas (OSUNKOYA et al., 1992; NICOTRA et al., 1999), afetando os processos de montagem de assembleias. Em estádios iniciais da sucessão, onde o recurso luz é abundante a pouca altura do solo, as espécies convergem em valores de traços para a captura de luz, diferentemente de florestas maduras, onde há abundância de luz no alto das copas e penetração decrescente de luz no interior, fazendo com que as espécies diverjam funcionalmente (MOUCHET et al., 2010; MASON et al., 2012).

Uma floresta está sujeita a diversas formas e níveis de estresse e distúrbio, que alteram sua estrutura e moldam como irão ocorrer as interações das plantas com o meio. Para compreender tais interações, Grime (1974) propôs a teoria CSR, que classifica as espécies de plantas em três grupos de estratégias funcionais: as espécies competidoras (C-selecionadas) com alta capacidade competitiva, comuns em ambientes com ampla disponibilidade de recursos; as tolerantes ao estresse (S-selecionadas), encontradas em ambientes sob estresse ambiental frequente; e as espécies ruderais (R-selecionadas), mais recorrente em ambientes expostos a distúrbios frequentes (GRIME, 1974, 1977, 2001).

Grime (2001) ainda sugeriu que, de acordo com os grupos da teoria CSR, as espécies de plantas possuem conjuntos de atributos comuns, que lhes conferem respostas similares a condições de competição, limitação abiótica e ao crescimento ou destruição periódica da biomassa em diferentes ecossistemas. Com a teoria CSR, aumentam as possibilidades de compreensão e investigação das interações da planta com o meio, a partir de suas estratégias funcionais, podendo-se verificar mudanças nas respostas das plantas a alguma alteração no ambiente, como, por exemplo, mudanças no uso da terra, fragmentação das florestas, crescimento urbano e até aquecimento global.

Desta forma, a principal pergunta que norteia o estudo é: Como se dá a distribuição e variação das estratégias ecológicas (CSR) ao longo de um gradiente de luminosidade que ocorre em uma sequência sucessional (cronssequência), em uma floresta urbana tropical úmida? Tem-se como hipótese que o gradiente de

estresse, gerado pela variação de luz em uma sequência sucessional, faz com que, em ambientes de maior luminosidade, existam estratégias funcionais distintas de ambientes com menor luminosidade, afetando as estratégias das espécies de acordo com o estágio sucessional nas comunidades. Sendo assim, espera-se que, em parcelas com maior entrada de luz, haja predominância de espécies C-estrategistas, enquanto, em parcelas com menor entrada de luz, predominam espécies que sejam em sua maioria S-estrategistas. Espera-se, ainda, que a estrutura da floresta siga o padrão usual de uma cronossequência, com maior área basal na vegetação mais madura e menor na vegetação mais jovem, influenciando a disponibilidade de luz na floresta e as estratégias CSR.

Sendo assim, o objetivo geral da pesquisa foi avaliar como a variação de luminosidade ao longo da sucessão ecológica influencia a proporção de diferentes estratégias funcionais (CSR) das árvores em uma floresta tropical úmida com diferentes tempos de regeneração.

Foram objetivos específicos:

- Identificar as estratégias funcionais (CSR) das espécies arbóreas levantadas.
- Verificar se as taxas de penetração da radiação solar variam de acordo com o estágio sucessional e de acordo com a estrutura da floresta, estimada pela sua área basal.
- Identificar as estratégias funcionais mais relevantes nas diferentes condições de luminosidade e estágio sucessional.
- Analisar se as estratégias funcionais CSR das espécies são afetadas pela variação do estágio sucessional, da luminosidade e da estrutura da floresta.

2. REVISÃO BIBLIOGRAFICA

2.1 Ecologia baseada em traços funcionais

Traços funcionais podem ser definidos como sendo características morfológicas, fisiológicas e fenológicas que impactam diretamente o desempenho dos indivíduos (crescimento, sobrevivência e reprodução), influenciando na aptidão dos mesmos, dada uma determinada condição ambiental (VIOLLE et al., 2007). Para ser considerado um traço funcional, ele deve ser mensurável em plantas individuais, desde a célula até em nível de organismo completo e deve, potencialmente, afetar sua aptidão (MCGILL et al., 2006; LAVOREL et al., 2007; VIOLLE et al., 2007) ou seu ambiente (LAVOREL; GARNIER, 2002).

Traços funcionais de plantas fornecem melhor discernimento das restrições e oportunidades encontradas pelas plantas, em diferentes ambientes, de forma mais efetiva do que apenas a taxonomia (SOUTHWOOD, 1977). A abordagem por traços funcionais de plantas, frequentemente, promove a compreensão de mecanismos exclusivos sobre várias questões teóricas e práticas, embora não seja, necessariamente, menos trabalhoso ou mais barato que outros métodos (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Traços funcionais de plantas têm apresentado resultados interessantes, quando aplicados à ecologia funcional comparativa, que busca entender como e por quê sistemas ecológicos e seus componentes atuam de formas diferentes através dos ambientes (GARNIER; NAVAS 2012).

A ecologia baseada em traços é uma aproximação que visa entender ou prever as causas e consequências das interações bióticas e abióticas das espécies, em função da fisiologia, da morfologia e da fenologia dos organismos (MCGILL et al., 2006; WESTOBY; WRIGHT, 2006). Para entender tais interações, um princípio fundamental da ecologia funcional é que traços, ou um conjunto de traços ecologicamente relevantes, podem informar os mecanismos de interações das plantas, como o modo ao qual elas respondem a estímulos ambientais (traços de resposta) e de que forma as plantas modificam o sítio em que se encontram (traços de efeito) (LAVOREL; GARNIER, 2002). Baltzer e Thomas (2007) afirmaram que os traços de resposta e de efeito têm levado a melhores previsões de diversos aspectos da estrutura e funcionamento da comunidade de plantas.

Vários traços considerados chave têm sido propostos para avaliar o

desempenho adaptativo de plantas (POORTER et al., 2008). Diferentes autores têm observado que, além dos traços estarem relacionados com a capacidade de sobrevivência, crescimento e reprodução (WESTOBY, 1998; MARTINEZ-VILALTA et al., 2010), devem ser fáceis de medir (CORNELISSEN et al., 2003).

2.2 Traços Foliares

Folhas são órgãos fundamentais para compreender o funcionamento de ecossistemas terrestres. Portanto, tem sido um grande objetivo da ecologia de plantas entender como funcionam os processos de aquisição e uso de recursos pelas folhas e como tais processos variam entre espécies, tipos funcionais e vegetações de diferentes biomas (WRIGHT et al., 2004). Esses autores ressaltaram a importância crucial desses traços para compreender como o fluxo de nutrientes se modifica e responde às mudanças do uso da terra e às mudanças climáticas.

Dentre os diferentes traços foliares usados para o entendimento da ecologia funcional, os utilizados para estudar a teoria CSR são: 1) área foliar (AF), a métrica mais comum para o tamanho da folha é definida como a área unilateral ou projetada de uma folha individual, expressa em mm^2 , sendo sensível a alterações ambientais (altitude, clima) e a diferentes formas de estresse (seca, luz) (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013); 2) área foliar específica (AFE), que representa a área de captura de luz por unidade de biomassa investida no tecido foliar (WESTOBY, 1998; POORTER et al., 2008), e pode ser considerada um descritor fundamental de estrutura e função da folha (WESTOBY et al., 2002); e 3) o conteúdo de matéria seca na folha (CMSF), que é a massa seca da folha (g) em razão da massa fresca saturada de água (g), e é um indicativo da estrutura do tecido foliar, estando bastante correlacionada com a taxa de decomposição das folhas (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Segundo Garnier et al. (2001), o CMSF, juntamente da AFE, reflete o *trade-off* fundamental para o funcionamento de plantas, entre uma rápida produção de biomassa e uma eficiente conservação de recursos.

Espécies que ocorrem em diferentes posições ao longo do gradiente sucessional, onde a disponibilidade de luz no interior do dossel é o principal recurso limitante, diferem de forma significativa nos valores dos traços funcionais (BAZZAZ; PICKETT, 1980; VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

2.3 Gradientes ambientais: Luz

De acordo com McGill et al. (2006), a ecologia funcional de comunidades tem que ser avaliada em função de como os valores dos traços funcionais das espécies são afetados ou afetam os gradientes de recursos (recurso *sensu* AUSTIN, 1980) ambientais (abióticos ou bióticos). Nesta revisão, foi adotada a definição de Garnier et al. (2016), a qual diz que “um gradiente ambiental é uma mudança gradual em um determinado fator biótico ou abiótico através do tempo e do espaço”. Austin (1980) identificou três tipos de gradientes: indiretos (ex.: altitude), diretos (ex.: temperatura) e de recursos (ex.: água). Em 2013, por conta de limites de definição e alcance dos gradientes que foram identificados por alguns autores, foi adicionado um quarto gradiente: o de distúrbio (AUSTIN; SMITH, 1989; AUSTIN, 2013).

A luz é um recurso indispensável para a fotossíntese e é um recurso limitante chave em muitos ecossistemas (VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Assim, nesta revisão será abordado como o gradiente de disponibilidade de luz influencia os valores dos traços funcionais. De acordo com Osunkoya et al. (1992); e Nicotra et al. (1999), “Luz é considerada, em muitos casos, o fator determinante mais importante para o estabelecimento, crescimento e sobrevivência de plantas em florestas tropicais”. A taxa de luminosidade é um fator altamente heterogêneo no espaço, influenciando o crescimento, a sobrevivência e a competição dentro da comunidade (CANHAM et al., 1990; VALLADARES, 2003), estando relacionada a um grande número de traços funcionais, sendo que uma grande variedade de plantas pode suportar pouca luz e poucas espécies conseguem se reproduzir em tais condições (GARNIER et al., 2016).

O gradiente de luz é onipresente na natureza. Todas as plantas são expostas a algum grau de sombreamento durante seu ciclo de vida. Tanto altas quanto baixas taxas de luz solar podem vir a limitar a performance da planta (VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

Ao se falar do gradiente de luminosidade, é importante frisar sua importância na sucessão secundária de florestas, especialmente nas úmidas, em função de sua influência no crescimento vertical e no aumento do volume de copa, à medida que a comunidade envelhece, uma vez que a luz encontra maiores barreiras físicas para atingir o chão da floresta.

Com o avanço da sucessão em florestas úmidas, os indivíduos vão sendo progressivamente substituídos, desde as anuais até as lenhosas, levando ao aumento em altura e, conseqüentemente, à competição por luz. Espécies de rápido crescimento e alta aquisição de recursos (luz) passam a ser substituídas por espécies de crescimento mais lento e baixa aquisição de recursos (luz), culminando em mudanças nos valores dos traços ligados ao espectro econômico da folha (GARNIER et al., 2016), principalmente no quesito de captura de luz e interceptação da radiação das plantas abaixo do dossel (FALSTER; WESTOBY, 2005).

2.4 Estratégias ecológicas

Compreender as diferenças e as forças motrizes da distribuição das espécies é de suma importância para a ciência ecológica (BASTIDA et al., 2014). Para gerar tal compreensão, o estudo das estratégias ecológicas se faz útil por refletir os conjuntos viáveis de traços que afetam a aptidão, a sobrevivência e também podem fornecer uma ligação conceitual entre a ecologia e a seleção natural (PIERCE et al., 2017). O entendimento das variações dos traços funcionais de plantas entre as espécies e suas respostas às condições ambientais tem sido um grande desafio na ecologia de comunidades (GRIME; PIERCE et al., 2012).

O conceito de estratégia ecológica é fundado no princípio de que ambientes semelhantes exercem forças seletivas semelhantes em espécies diferentes, levando a uma convergência nos padrões adaptativos, independentemente de suas identidades taxonômicas (SILVERTOWN et al., 1993). Grime (2001) definiu estratégia como "Agrupamentos de traços genéticos semelhantes ou análogos que se repetem amplamente entre as espécies ou populações, fazendo com que exibam semelhanças ecológicas".

Ramenskii, em 1938, propôs a existência de três vias fundamentalmente diferentes de especialização ecológica em plantas com flores. Sua hipótese apresenta a ideia de como diferentes tipos de ambientes exercem efeitos previsíveis sobre aspectos do funcionamento do ecossistema, como a produtividade, a ciclagem de nutrientes, o armazenamento de carbono e as respostas ao gerenciamento e mudanças ambientais. O autor sugeriu que existem plantas que se comportam como leões, algumas que se assemelham a chacais e outras que possuem a biologia

essencial de camelos (RAMENSKII, 1938 *apud* GRIME; PIERCE et al., 2012).

Também objetivando entender as possíveis respostas que os organismos podem ter frente a restrições impostas pelo ambiente, MacArthur e Wilson (1967) propuseram a teoria do contínuo r/K, com base em plantas e animais e que foi bastante aceita pela comunidade científica. Essa teoria, posteriormente expandida por Pianka (1970), explicita dois tipos de organismos alocados em polos opostos no espectro evolutivo, começando com o K-selecionado, que caracteriza organismos nos quais a expectativa de vida do indivíduo é longa e a proporção da energia e de outros recursos capturados dedicados à reprodução é pequena, e o r-selecionado, composto de organismos com uma expectativa de vida curta e grande esforço reprodutivo. A maioria dos organismos está entre os extremos da seleção r/K (GRIME, 1977). Após mais de 30 anos do trabalho de Ramenskii (1938 *apud* GRIME; PIERCE et al., 2012), e quase 10 anos após a elaboração da teoria do contínuo r/K (MacARTHUR; WILSON, 1967; PIANKA, 1970), surgiu a teoria CSR (GRIME, 1974), dando continuidade e expandindo a compreensão acerca das estratégias ecológicas de plantas.

Grime (1977) sugeriu que existem diferentes estratégias ecológicas baseadas nas restrições que as plantas enfrentam e que limitam o acúmulo de biomassa vegetal em qualquer habitat. Ele classificou tais restrições da seguinte forma: estresse, que consiste em condições que restringem a produção, por exemplo, escassez de luz, água ou nutrientes minerais e temperaturas abaixo do ideal; e perturbação, que está associada à destruição parcial ou total da biomassa vegetal e decorre das atividades de herbívoros, patógenos, atividades humanas (pisoteio, roçada e aração) e de fenômenos naturais, como danos causados pelo vento, geadas, secas, erosão do solo e fogo (GRIME, 1974, 1977). A diferença entre estresse e perturbação reside no fato de que, enquanto ambos inibem o desenvolvimento do vegetal, o primeiro o faz restringindo a produção primária e o último, por danos à planta (GRIME, 1974). Existe também a competição, definida por Grime (1973) como “a tentativa das plantas vizinhas de utilizar as mesmas unidades de luz, água, nutrientes minerais ou espaço”.

A partir dessas pressões seletivas, Grime (1974) sugeriu que há um contínuo de estratégias baseadas na forma com que as plantas lidam com as restrições: as

com capacidade competidora (C), que dominam ambientes com alta disponibilidade de recursos e baixa intensidade de perturbações; as tolerantes ao estresse (S, do inglês, *stress tolerators*), que ocupam ambientes estressantes com baixo nível de perturbação; e as ruderais (R), que mantêm populações em áreas expostas a frequentes perturbações e baixo estresse. A proposta do contínuo de estratégias ao longo dos eixos CSR impulsionou um amplo debate de quais traços funcionais devem ser usados para classificar as plantas (HODGSON et al., 1999) nesse espaço de estratégias ecológicas, definido como o triângulo de Grime (GRIME, 1974).

Grime (1974) propôs o chamado triângulo de Grime baseado nas estratégias ecológicas de competição, tolerância ao estresse e ruderais, de acordo com as respostas adaptativas que as plantas exibem frente às restrições impostas pelos diferentes níveis de competição, estresse e perturbação do meio. No entanto, entre os três extremos (CSR), o autor revelou a que existem plantas que estão adaptadas a intensidades intermediárias de competição, estresse e perturbação. Além das estratégias acima citadas, o autor descreveu os vários equilíbrios possíveis entre competição, estresse e perturbação, definindo estratégias secundárias que abrangem os espaços entre as estratégias ecológicas CSR principais, visto que as plantas possuem um comportamento plástico, moldando-se e adaptando-se às condições ambientais em que se encontram e também aos diversos níveis de estresse e perturbação a serem enfrentados no decorrer de seu desenvolvimento. O autor reconheceu três estratégias primárias, quatro estratégias secundárias e 12 estratégias terciárias, representando, assim, um total de 19 tipos funcionais de CSR (GRIME, 1977; HODGSON et al., 1999).

As estratégias secundárias consistem em: 1) ruderais competitivas (CR), que são adaptadas a circunstâncias em que há um baixo impacto de estresse e há uma competição moderada limitada pela perturbação; 2) competidoras tolerantes ao estresse (CS), que são adaptadas a condições não perturbadas e intensidades moderadas de estresse; 3) ruderais tolerantes ao estresse (SR), que são adaptadas a habitats improdutivos e levemente perturbados; e 4) plantas CSR, que são restritas a habitats em que a competição é moderada pelos efeitos combinados de estresse e perturbação (GRIME, 1977).

Existem também as estratégias terciárias, que são mais 12 tipos

intermediários de estratégias CSR (C/CR; C/CSR; C/SC; CR/CSR; R/CR; SC/CSR; S/SC; R/CSR; S/CSR; SR/CSR; R/SR; e S/SR), que podem ser alocados no triângulo de Grime e apontar níveis intermediários de respostas das espécies ao estresse, perturbação e competição (HODGSON et al., 1999; CERABOLINI et al., 2014).

A teoria CSR de Grime (1974,1977) é uma das teorias ecológicas mais reconhecidas, mas recebeu diversas críticas nos anos seguintes a sua publicação (GARNIER et al., 2016). Pierce et al. (2013) destacaram as duas rejeições mais recorrentes à teoria, sendo a primeira que não é empiricamente bem suportada e a segunda que não existe um método prático que seja de simples aplicação.

Porém, a teoria CSR retomou sua relevância muitos anos depois, juntamente com o avanço dos conhecimentos em ecologia funcional e sua capacidade de facilitar a compreensão das estratégias de plantas frente às condições ambientais que elas enfrentam (CACCIANIGA et al., 2006; SONNIER et al., 2010; LI; SHIPLEY, 2017). Ela recebeu um amplo suporte empírico das variações de traços evidentes na natureza em escalas nacionais e continentais (GRIME et al., 1997; CERABOLINI et al., 2010; GRIME; PIERCE et al., 2012, PIERCE et al., 2013; PIERCE et al., 2017) e se mostrou eficiente através de diferentes escalas e com estratégias CSR distintas, capazes de explicar os diversos graus de dominância entre as espécies. (ROSADO; MATOS, 2017). Agora existe um claro suporte para a teoria da CSR (PIERCE et al., 2013).

A proposta de competidoras, tolerantes ao estresse e ruderais (CSR) é um esquema de estratégias funcionais que visa a compreensão dos processos ecológicos e evolutivos, que moldam as estratégias das plantas e estruturam as comunidades vegetais (GRIME, 1977), assumindo que a variação na resposta funcional das plantas pode ser prevista e explicada por diferenças na intensidade de estresse e perturbação em um local (LI; SHIPLEY, 2017).

Sendo assim, o modelo CSR de estratégias de plantas de Grime (GRIME, 1974, 1977) foi proposto como uma estrutura para classificar as plantas funcionalmente e prever como a estrutura da comunidade de plantas muda ao longo dos gradientes ambientais (LI; SHIPLEY, 2017). Cerabolini et al. (2010) provaram que o método é plenamente aplicável fora da Europa, onde foi originalmente calibrado e testado, de forma que já foi aplicado em uma ampla variedade de

situações contrastantes (SILVA et al., 2017; ZIMMER et al., 2018; ROSENFELD et al., 2019; MATOS et al., 2020).

O método empírico de ordenação CSR mudou ao longo do tempo (LI; SHIPLEY, 2017). Hodgson et al. (1999) desenvolveram um método de classificação e de cálculo do modelo CSR, porém, sua metodologia se aplica apenas a espécies herbáceas e envolve os seguintes traços: altura da planta, expansão lateral, início e duração da floração, teor de matéria seca foliar, área foliar específica e massa de uma folha individual. Pierce et al. (2013; 2017) propuseram um modelo que permite a predição da classificação de espécies no espaço CSR a partir de apenas três medidas funcionais de folha: área foliar, área foliar específica e conteúdo de matéria seca na folha. Tais traços refletem os componentes-chave do espectro econômico da folha (CERABOLINI et al., 2010; PIERCE et al., 2012).

Quando são usados apenas estes três traços foliares ocorre pouca perda de informação, já que, a partir do uso de um pequeno número de traços, a medição e comparação de um grande número de indivíduos ou espécies pode ser feita com maior rapidez e eficiência (PIERCE et al., 2017). A vantagem de usar um número reduzido de traços fica evidente quando se examina o trabalho de Hodgson et al. (1999), que usaram traços de planta inteira, o que não permitiu que formas de vida, como árvores, fossem comparadas diretamente com formas de vida mais curtas, como plantas herbáceas, sendo uma desvantagem relevante de seu método.

Pierce et al. (2017) elaboraram uma ferramenta importante chamada “*StrateFy*”, desenvolvida para identificar estratégias funcionais de plantas do modelo CSR. Esse modelo tem se mostrado eficaz quando aplicado para espécies de todo o globo (PIERCE et al., 2017) e quando usado em comunidade locais (ROSADO; MATTOS, 2017), permitindo a classificação das espécies dentro de um espaço triangular correspondente ao triângulo CSR teórico de Grime.

Com os trabalhos de Pierce e colaboradores, tanto em 2013 quanto em 2017, ficou evidente que o método CSR pode ser utilizado em árvores e outras plantas lenhosas e, desta forma, empregado em diversos biomas e condições, mostrando-se eficiente fora da Europa (CERABOLDINI et al., 2010; PIERCE et al., 2017). Portanto, a classificação rápida e precisa de estratégias CSR de plantas vasculares, lenhosas e herbáceas agora é possível (PIERCE et al., 2013).

2.5 Média ponderada da comunidade (CWM)

O CWM (do inglês *community weight mean*) é um índice de diversidade funcional conhecido como de único traço. Para o emprego do índice, é preciso uma variável que represente a contribuição de cada espécie para a comunidade (PLA et al., 2012). A variável normalmente usada para tal ponderação é a abundância relativa de espécies, por ser um bom indicador funcional, pois, parte da hipótese que as espécies dominantes (com seus valores de traços) são as que estão melhor adaptadas às condições ambientais locais, o que possibilita um melhor entendimento da contribuição de um traço para a comunidade como um todo (PLA et al., 2012; GARNIER et al., 2016).

O modelo CSR estima os *scores* das estratégias em nível de espécies, sem levar em conta sua abundância, o que não permite visualizar o comportamento da comunidade de forma ampla (LI; SHIPLEY, 2017). Porém, através da interação entre a teoria CSR e o CWM, pode-se criar uma conexão entre as estratégias CSR e a composição funcional da comunidade, possibilitando a compreensão das estratégias ecológicas ao nível de comunidade (CICCARELLI, 2015; HAN et al., 2021). Diferentes autores deram um passo importante na teoria CSR ao utilizarem o CWM em seus estudos (CERABOLINI et al., 2014; BARBA-ESCOTO et al., 2017; BEHROOZIAN et al., 2020; NOVAKOVSKIY; KANEV; MARKAROVA, 2021). Engest et al. (2016) realizaram um experimento de cinco anos de duração em um prado de várzea aluvial da Alemanha, com intuito de construir um maior entendimento de como a ecologia funcional pode auxiliar na restauração de ambientes. O sucesso da restauração é, tradicionalmente, medido a partir das espécies alvo ou comparando a similaridade na composição das espécies; todavia, esses pesquisadores sugeriram o uso adicional da composição funcional da comunidade, neste caso, o CWM, para avaliar o sucesso da restauração, visto que os traços funcionais podem oferecer uma visão objetiva dos processos de restauração. Eles relataram que, com o cálculo do CWM, foi observado que os traços de área foliar específica (AFE) e conteúdo de matéria seca das folhas (CMSF) não diferiram significativamente nas parcelas experimentais em comparação com as parcelas de referência, indicando que a produtividade dos locais restaurados atingiu os valores alvo. Todavia, relataram que os valores de CWMs dos tipos de estratégias

e dos modos de polinização revelaram diferenças significativas, mostrando que as interações bióticas entre as espécies de plantas com espécies de outros níveis tróficos ainda não haviam sido totalmente restauradas.

Por fim, os autores demonstraram que as medidas aplicadas foram adequadas para atingir o objetivo de compreender a restauração em termos de composição de espécies e de estabelecimento das espécies-alvo. Com relação a muitos traços funcionais, os prados restaurados já eram tão funcionais quanto as comunidades de referência, portanto, a inclusão de critérios funcionais não apenas corroborou os critérios tradicionais de sucesso da restauração, mas também permitiu identificar quais as funções dos prados de várzea que podiam ser restauradas de forma rápida e as que levam mais tempo para serem restauradas, agilizando e melhorando a qualidade do processo de restauração.

Outra aplicação do CWM, desta vez alinhada com a teoria CSR, é vista em Zanzottera et al. (2020), que conduziram um experimento nos Alpes italianos, utilizando três traços-chave da planta, que representam os espectros de economia e tamanho da folha (AF - área foliar; CMSF - conteúdo de matéria seca da folha; e AFE - área foliar específica) e estratégias funcionais CSR (competitiva, tolerante ao estresse, ruderal), comparando seis comunidades de plantas por meio de aspectos fitossociológicos ao longo de um gradiente de sucessão. Para o cálculo de CWM, usaram os valores de traço e scores de C, S e R. Eles observaram que os nichos típicos de C-estrategistas eram escassos, ao passo que os nichos típicos de seleção S e R apresentavam maior riqueza e cobertura total de espécies, indicando alta diferenciação de nicho em habitats caracterizados por exposição a estresse ou perturbação, onde, normalmente, S e R-estrategistas são encontrados. No geral, o estudo demonstrou que os *trade-offs* de traços entre as comunidades na escala global podem sofrer adaptação na escala regional, causada pelas condições ambientais locais. Além disso, o estudo também confirmou a aplicabilidade das estratégias de CSR para investigar a variação da vegetação alpina no nível da comunidade.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual de Dois Irmãos (PEDI) ($8^{\circ}7'30''S$ e $34^{\circ}52'30''W$), na região noroeste do município de Recife, Pernambuco, (RODRIGUES; SILVA, 2014). O PEDI foi instituído pela Lei nº 11.622/98, tendo uma área total de 1.161 ha (PERNAMBUCO, 2014) e é composto por dois fragmentos com diferentes estágios sucessionais (RODRIGUES; SILVA, 2014; SANTOS, 2015).

O clima local é do tipo As' (tropical úmido ou tropical costeiro), de acordo com a classificação de Köppen-Geiger, com temperaturas médias mensais superiores a $23^{\circ}C$, precipitação média anual de 2.460 mm e estação chuvosa no período de outono-inverno (RODRIGUES; SILVA, 2014). A vegetação remanescente de Mata Atlântica no Parque Estadual Dois Irmãos foi classificada como Floresta Ombrófila Densa de acordo com o IBGE (2012) e encontra-se em estágio de sucessão secundária, inserido em uma matriz predominantemente urbana.

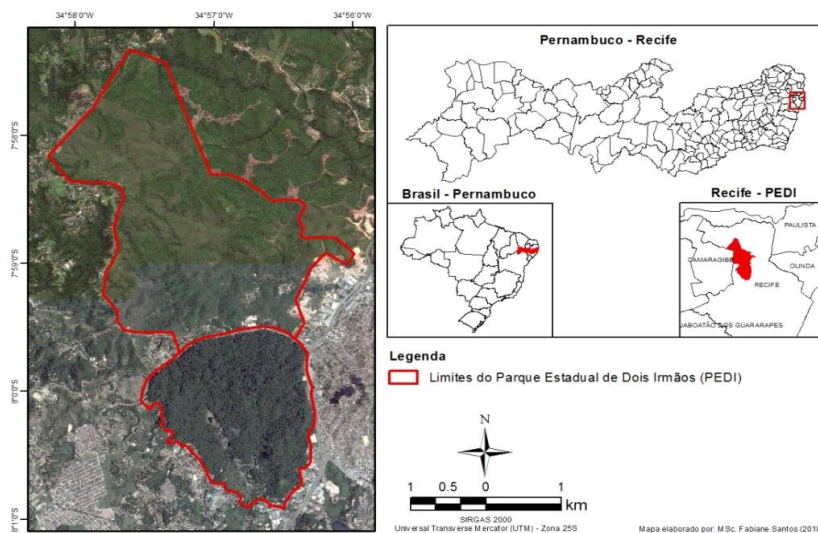


Figura 1. Localização do Parque Estadual de Dois Irmãos (PEDI), situado no estado de Pernambuco (Nordeste do Brasil), com os limites dos dois fragmentos florestais de diferentes estágios sucessionais: ao sul, a Mata de Dois Irmãos e, ao norte, a antiga Fazenda Brejo dos Macacos. Fonte: Santos, 2018.

A coleta dos dados foi feita em uma cronosequência, determinada levando em conta o uso da terra e a zona climática em que os fragmentos estão inseridos. Os locais estudados estavam sujeitos às mesmas mudanças em momentos passados, que influenciaram seus processos e condições durante a formação da

floresta (CHAZDON, 2012). Foram utilizadas técnicas de SIG (Sistema de informações geográficas) para averiguar a similaridade quanto ao tipo de solo e condições ambientais, sendo distinguidas sete classes de cobertura e uso do solo, que foram adaptadas a partir do Manual Técnico da Vegetação Brasileira (IBGE, 2012) e Chazdon (2012): Floresta madura, floresta aberta, capoeira, solo exposto, área urbana, alagado e açude.

Após a análise das imagens, a cronossequência foi estabelecida com base na perda de vegetação e mudança do tipo de cobertura dentro do local observado (está pouco claro e este estabelecimento é fundamental para explicação dos resultados). A análise da cronossequência resultou em três grupos distintos: Uma área em regeneração inicial (tratamento inicial), com menos de 30 anos de abandono das atividades antrópicas, que limitavam a regeneração da vegetação arbórea nativa; uma área em regeneração tardia (tratamento intermediário), com idade de abandono entre 34 e 46 anos; e uma área de floresta madura (tratamento final), com idade de abandono igual ou superior a 46 anos (RODRIGUES, 2019). No PEDI, há um módulo RAPELD (acrônimo de *Rapid Assessment Surveys* – RAP e Pesquisa Ecológica de Longa Duração - PELD), que segue o protocolo padrão adotado pelo PPBio (MAGNUSSON et al., 2005), constituído de um sistema de trilhas e parcelas permanentes padronizadas, feitas de modo sistemático, permitindo a condução de inventários da comunidade biológica. Foram instaladas duas trilhas principais, retas e paralelas, com 5 km de extensão cada, distando 1 km entre si (PE1 e PE2). Ao longo de cada trilha, foram instaladas cinco parcelas com 250 m de comprimento, sendo cada parcela subdividida em 50 unidades amostrais de 10 x 20m, 25 dispostas para o lado direito e 25 para o esquerdo da linha central (CASTILHO et al., 2014), seguindo a curva de nível do terreno, resultando em sobreposição nas áreas de algumas parcelas (Figura 2).

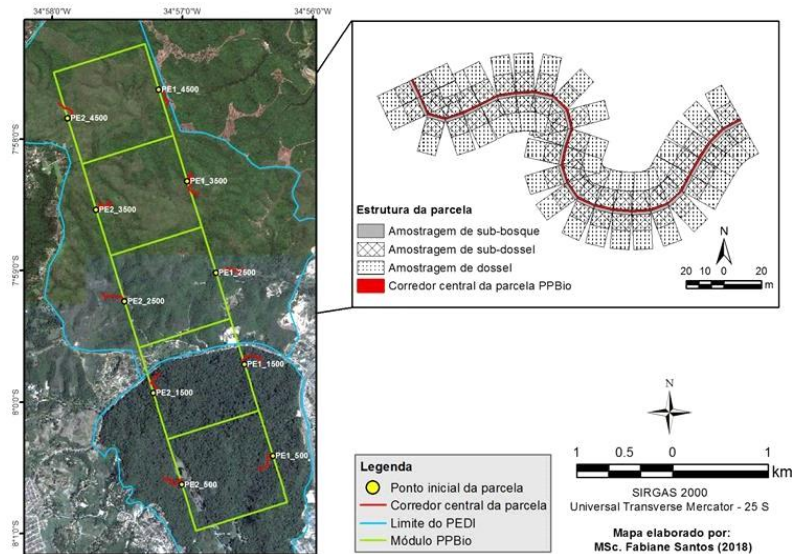


Figura 2 Ilustração do método RAPELD, módulo PPBio (Programa de Pesquisa em Biodiversidade), Sítio PEDI (Parque Estadual de Dois Irmãos), Recife, PE, com destaque para as parcelas do módulo que seguem a curva de nível do terreno. FONTE: SANTOS (2018)

Para a presente investigação, foram utilizadas três parcelas de 250 x 40 m, em cada tratamento de sucessão, e, dentro de cada uma, foram selecionadas 20 unidades amostrais de 10 x 20 m, que não apresentavam sobreposição, a fim de realizar a coleta de dados bióticos e abióticos. Portanto, dentro de cada um dos três tratamentos com as diferentes idades de regeneração (menor que 30 anos; entre 34 e 46 anos; maior que 46 anos), foram selecionadas 60 unidades amostrais de 10 x 20 m (COSTA et al. 2022, em preparação).

3.2 Coleta de dados

Os indivíduos dentro da parcela, que apresentaram DAP (diâmetro do caule ao nível do peito, tomado a 1,3 m do solo) ≥ 5 cm, tiveram seus diâmetros e alturas registrados para o cálculo de área basal ($m^2 ha^{-1}$) e foram identificados com placas de alumínio numeradas. Material das plantas foi coletado para herborização e posterior identificação das espécies e as exsiccatas foram encaminhadas ao Herbário Professor Vasconcelos Sobrinho (PEUFR), do Departamento de Botânica da UFRPE. Os nomes científicos seguiram a Flora do Brasil (Flora do Brasil 2020, em construção) e The Plant List (2010) e a ordem taxonômica seguiu o sistema de classificação das Angiospermas APG IV (CHASE et al., 2016).

Para este estudo, foram selecionados três traços para refletir as estratégias das plantas no uso de recursos frente ao gradiente de luminosidade e que são os utilizados para estudo das estratégias CSR: área foliar específica (AFE), que é um indicativo de espectro econômico aquisitivo; conteúdo de matéria seca na folha (CMSF), atuando como um índice de conservadorismo na história de vida do vegetal; e a área foliar (AF), determinando a capacidade fotossintética da folha, onde a área da folha evidencia o espectro econômico em que ela se encontra (PIERCE et al. 2103, 2017). Em conjunto, esses traços funcionais morfológicos representam, de forma robusta, os extremos da demanda conflitante entre as estratégias aquisitivas e conservativas de recursos (PIERCE et al. 2103, 2017).

A coleta, tratamento e medição dos traços funcionais dos indivíduos seguiram o protocolo de Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Para coleta de dados, foram utilizadas todas as espécies com mais de cinco indivíduos, sendo que, para obtenção dos traços funcionais, foram medidos cinco indivíduos por espécie, que estão dispostos na Tabela 1, derivada do trabalho de Costa et al. (2022, em preparação), mostrando as espécies que ocorreram nas áreas de diferentes idades (tiveram seus traços aferidos em cada grupo).

De cada indivíduo, foram coletadas 10 folhas maduras na altura intermediária da copa (expostas ao sol), sem sintomas evidentes de ataque de patógenos ou de herbívoros. As amostras coletadas foram envolvidas em papel úmido e colocadas em sacos plásticos fechados e guardadas em isopor com gelo. Em laboratório, essas folhas foram reidratadas e colocadas em água deionizada, no escuro, por, no mínimo, seis horas. Depois de reidratadas, as folhas foram pesadas em balança analítica para obtenção do peso saturado de água. As folhas também foram escaneadas para medição de área foliar, por meio do programa *ImageJ* (versão 1.52a), sendo posteriormente colocadas em estufa a 60°C, durante 72 horas, para obtenção do peso seco. Os traços foliares foram coletados e disponibilizados por Costa et al. (2022, em preparação).

Tabela 1 Número de indivíduos encontrados por espécie (apenas das espécies presentes com mais de 5 indivíduos) em parcelas com ---- m², em áreas em três estádios de sucessão em Floresta Tropical úmida urbana em Recife, PE, Brasil. (Adaptado de Costa et al. 2022, em preparação).

Família	Espécie	Sucessão			
		inicial	intermediária	final	
Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i> L.	54	12		
	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	5	7	19	
	<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	7	34	41	
	<i>Spondias mombin</i> L.	6			
	<i>Himatanthus phagedaenicus</i> (Mart.) Woodson	5	13		
Apocynaceae	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire.	13		21	
Boraginaceae	<i>Cordia superba</i> Cham.		7		
Burseraceae	<i>Protium giganteum</i> Engl.			6	
	<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand			29	
Celastraceae	<i>Monteverdia distichophylla</i> (Mart. ex Reissek) Biral		5	15	
	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.		6	6	
Elaeocarpaceae	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.			13	
Fabaceae	<i>Albizia pedicellaris</i> (DC.) L. Rico		10		
	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	8	14	8	
	<i>Chamaecrista ensiformis</i> (Vell.) H.S.Irwin & Barneby	20	64		
	<i>Clitoria fairchildiana</i> R.A.Howard	7			
	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith			11	
	<i>Inga capitata</i> Desv.			10	
	<i>Inga thibaudiana</i> DC.		16		
	<i>Ormosia bahiensis</i> Monach.			9	
	<i>Parkia pendula</i> (Willd.) Benth. ex Walp.			50	
	<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	5	9		
	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl		9		
	<i>Tachigali densiflora</i> (Benth.) L.G.Silva & H.C.Lima			6	
	Humiriaceae	<i>Sacoglottis mattogrossensis</i> Malme			6

Hypericaceae	<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	7		
Lauraceae	<i>Ocotea gardneri</i> (Meisn.) Mez			13
	<i>Ocotea</i> <i>glomerata</i> (Nees) Mez	6		9
Lecythidaceae	<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.	8	21	
	<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Mart. ex Miers	39	144	39
Malpighiaceae	<i>Byrsonima sericea</i> DC.	32	35	
Malvaceae	<i>Luehea ochrophylla</i> Mart.		26	
	<i>Eriotheca macrophylla</i> (K.Schum.) A.Robyns		12	
Melastomataceae	<i>Miconia affinis</i> DC.			7
Melastomataceae	<i>Miconia amacurensis</i> Wurdack			31
	<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	19		7
Moraceae	<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) Rusby			78
	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	6	18	8
	<i>Brosimum rubescens</i> Taub.			5
Myrtaceae	<i>Campomanesia</i> <i>dichotoma</i> (O.Berg) Mattos	14	15	
	<i>Eugenia</i> sp. 2		8	
	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.			5
	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	12	24	
	<i>Myrcia sylvatica</i> (G.Mey.) DC.	15	15	
Nyctaginaceae	<i>Guapira laxa</i> (Netto) Furlan		37	
	<i>Guapira nitida</i> (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell		7	
	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz		7	
Ochnaceae	<i>Ouratea castaneaefolia</i> (DC.) Engl.		15	
	<i>Ouratea polygyna</i> Engl.			13
Peraceae	<i>Chaetocarpus</i> <i>myrsinites</i> Baill.		9	
	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	10	15	

	<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	25	74	37
Polygonaceae	<i>Coccoloba mollis</i> Casar.		26	
Rubiaceae	<i>Alseis pickelii</i> Pilger & Schmale	6	23	
Salicaceae	<i>Casearia javitensis</i> Kunth			6
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.		6	
	<i>Cupania racemosa</i> (Vell.) Radlk.			8
	<i>Pouteria bangii</i> (Rusby) T.D.Penn.			5
Sapotaceae	<i>Pouteria grandiflora</i> (A.DC.) Baehni		8	
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécu	10	20	
Violaceae	<i>Rinorea guianensis</i> Aubl.			5

3.3 Coleta de dados ambientais

Fotografias hemisféricas foram feitas para avaliar a incidência luminosa dentro de cada uma das 180 unidades amostrais de 10 x 20 m. Foram feitas perpendicularmente, a 10 metros do corredor, a cada 20 metros de distância, de forma a abranger toda a área da parcela. Para obtenção dos dados de luminosidade, as fotografias hemisféricas (SUGANUMA et al., 2008; DIAS et al., 2017) foram tomadas com o uso de uma câmera digital modelo Nikon D60 com lente hemisférica acoplada do modelo Nikon DX 18-105 mm, adaptada do tipo fisheye 67-58 mm, voltado para cima, montada em tripé a 1 m do solo e orientada ao norte geográfico por meio de um GPS Garmin GPSMAP 64SC.

As fotos foram registradas na parte da manhã, entre 8h às 11h, para evitar horários de elevada incidência de radiação solar e, também, a influência de ventos fortes, que movimentam a copa das árvores (MONTE et al., 2007), e dias nublados, onde se têm menor variação da luz difusa (PARENT; MESSIER, 1996). Elas foram salvas em formato JPEG de alta qualidade. As imagens hemisféricas foram analisadas com o software gratuito *Gap Light Analyzer* version 2.0 (GLA) para obtenção dos dados de porcentagem do total de transmissões (TransTotal%), calculada como a proporção da quantidade de radiação solar total, que é a soma das

transmissões de radiação solar direta e difusa, transmitida pelo dossel, multiplicada em 100 (OU, 2015).

Também foi utilizado o *software* estatístico gratuito *Past* versão 4.03 (HAMMER, 2001) para as análises estatísticas e construções de gráficos, em conjunto com o *software* gratuito *Fdiversity* versão 2017 (CASANOVA et al., 2011), para obtenção da média ponderada para a comunidade (do inglês CWM) para os valores de CSR.

3.4 Análise de dados

Foram utilizados três traços funcionais foliares: área foliar específica (AFE), conteúdo de matéria seca na folha (CMSF) e área foliar (AF). Para a análise de estratégia ecológica CSR, organizou-se a média dos valores dos traços foliares de cada espécie na planilha *StrateFy* – ferramenta para cálculo de estratégias CSR padronizada a nível global (PIERCE et al., 2017). Em seguida, AF, CMSFC e AFE tiveram seus *scores* automaticamente calculados e elencados para obtenção das estratégias funcionais das espécies (PIERCE et al., 2017). A construção dos gráficos ternários do triângulo CSR da média das estratégias das espécies foram realizadas no programa *Past* versão 4.03 (HAMMER, 2001).

Os dados de luminosidade no interior das unidades amostrais permitiram averiguar a quantidade de radiação solar que efetivamente ultrapassa o dossel e chega até 1 m do chão da floresta, dado este necessário para testar a previsão. Para tal fim, foi adotado o parâmetro que analisa o regime de luz transmitido ao solo: A porcentagem total de transmissões (TransTotal%), calculada como a proporção da quantidade de radiação solar total, que é a soma das transmissões de radiação solar direta e difusa, transmitida pelo dossel, multiplicada em 100 (OU, 2015).

Para testar a previsão de predominância de estratégias ecológicas ao longo do gradiente de luz nas parcelas, calculou-se o CWM (*Community Weighted-Mean*) de C, S e R das parcelas, ponderada pela abundância das espécies (GARNIER et al., 2004; LI; SHIPLEY, 2017), dada pela fórmula:

$$CWM = w_i \times x_i.$$

Em que:

w_i é a abundância relativa das espécies e x_i representa o valor de um traço da espécie, no caso do presente estudo, representa o *score* da estratégia funcional CSR

(PLA; CASANOVES; DI RIENZO, 2012).

O CWM representa o somatório da abundância de cada indivíduo, dividido pela abundância do total de indivíduos, multiplicado pelo *score* das estratégias CSR da respectiva espécie.

3.4.1 Análise estatística

Com a finalidade de testar se há influência da luz e da estrutura da floresta, na forma da área basal, sobre a dominância de estratégias CSR nas comunidades ao longo de uma cronossequência, foi realizada uma análise multivariada nos dados, através de uma MANOVA e de análise de regressão linear multivariada, tendo a TransTotal% e área basal como variáveis independentes para testar o gradiente luminoso e a área basal para a estrutura da floresta, tendo os valores de CWM para as estratégias C e S como as variáveis dependentes a serem analisadas.

Almejando melhorar a qualidade da análise, algumas adequações foram feitas nos dados, sendo elas:

- O agrupamento do tipo *k-means* nos valores de TransTotal% e de área basal, a fim de separá-las em grupos distintos, tornando-as, assim, variáveis categóricas, próprias para a MANOVA e para atender aos objetivos da pesquisa;
- A retirada dos valores de R do conjunto CSR, por estarem comprometendo a confiabilidade das análises, além de que a estratégia ruderal não é uma boa representante dentro do proposto para a presente pesquisa, visto que espécies R-estrategistas costumam ser herbáceas ou arbustivas de pequeno porte e de vida curta, anuais ou bianuais (HODGSON, 1999), enquanto o objeto de trabalho são indivíduos arbóreos. As R-estrategistas também têm representação limitada nas regiões tropicais, perfazendo, normalmente, menos de 20% das estratégias adotadas em tais ambientes. (PIERCE, 2013, 2017) e;
- Quando os dados apresentavam multicolinearidade, foi realizada uma PCA nos valores de CWM-C e CWM-S e, após a feitura da PCA, foram utilizados os valores dos *scores* da análise como variáveis dependentes (TABACHNICK; FIDELL, 2018).

Para a realização da MANOVA e da análise de regressão linear multivariada,

foram conduzidos testes para verificar o cumprimento dos pressupostos necessários para validação e confiabilidade dos resultados (APÊNDICE A).

Também foram conduzidos testes de médias para verificar as preponderâncias de estratégias funcionais entre as áreas de diferentes idades, sendo os dados de CWM-CSR submetidos à análise de variância (ANOVA) de um critério e as médias comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, após atestada a normalidade dos dados pelo teste de Shapiro-Wilk.

Para um maior aprofundamento no funcionamento da comunidade estudada, foram feitos testes de regressão linear simples entre área basal e TransTotal% para verificar se a estrutura da floresta está afetando o gradiente de luminosidade no local e testes de médias nos valores de área basal através dos tratamentos para detectar eventuais semelhanças e diferenças. Como os valores de área basal não apresentaram distribuição normal, foram feitos testes Kruskal Wallis, seguidos pelo teste de post hoc de Dunn a 5%.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram amostrados 1636 indivíduos, distribuídos em 61 espécies arbóreas (TABELA 1). Nas parcelas do tratamento inicial, observaram-se 339 indivíduos e 24 espécies; no intermediário, 771 indivíduos e 35 espécies e, no final, 526 indivíduos e 31 espécies. As espécies e respectivas estratégias CSR estão listadas no APÊNDICE B, com destaque para o tratamento intermediário pelo maior número de espécies e indivíduos.

4.1 Variação de estratégias CSR no PEDI

A previsão de que as estratégias de tolerância ao estresse seriam mais representativas não foi confirmada a partir da análise dos *scores* (TABELA 2). O mesmo padrão foi encontrado quando a abundância das espécies foi considerada por meio da média ponderada da comunidade (CWM) (TABELA 3).

Tabela 2 Valores médios dos scores de CSR de cada parcela, agrupados por tratamento em uma floresta tropical úmida urbana em Recife, PE, Brasil.

Tratamentos	Parcelas	Scores C	Scores S	Scores R
Inicial	PE1 2500	46,14	52,03	1,83
Inicial	PE2 3500	40,65	58,22	1,13
Inicial	PE2 4500	38,68	60,63	0,69
Intermediário	PE1 3500	46,99	45,789	7,22
Intermediário	PE1 4500	46,40	47,22	6,38
Intermediário	PE2 2500	49,75	41,68	8,57
Final	PE1 1500	45,37	48,25	6,37
Final	PE2 1500	46,34	45,49	8,17
Final	PE2 500	43,01	48,77	8,22
	MÉDIA	44,81	49,79	5,40

Tabela 3 Valores de CWM-CSR de cada parcela, agrupados por tratamento. Valores em negrito indicam onde as estratégias foram influentes em uma floresta tropical úmida urbana em Recife, PE, Brasil.

TRATAMENTO	PARCELAS	CWM-C	CWM-S	CWM-R
Inicial	PE1 2500	47,07	51,14	1,79
Inicial	PE2 3500	32,62	66,95	0,43
Inicial	PE2 4500	31,00	68,77	0,23
Intermediário	PE1 3500	45,79	47,05	7,16
Intermediário	PE1 4500	42,30	52,79	4,91
Intermediário	PE2 2500	47,19	46,43	6,38
Final	PE1 1500	52,14	39,93	7,93
Final	PE2 1500	48,65	43,06	8,29
Final	PE2 500	43,77	45,63	10,61
	MÉDIA	43,39	51,31	5,30

A análise de variância univariada (ANOVA) indicou diferença significativa entre os valores de CWM-CSR [$F(2,24) = 97,304$; e $p < 0,005$] e o teste de post-hoc de Tukey a 5%, mostrou que os CWM-C e CWM-S não diferem entre si, mas diferem de CWM-R (FIGURA 4).

As estratégias se encontram na região competidor-tolerador de estresse (CS) em concordância com Rosenfield et al. (2019), que, ao estudarem uma floresta subtropical localizada em uma zona de transição com floresta temperada, observaram uma forte preponderância do componente CS com pouca contribuição de R-estrategistas, sendo visto que a capacidade de competir é tão importante quanto a de tolerar condições estressantes.

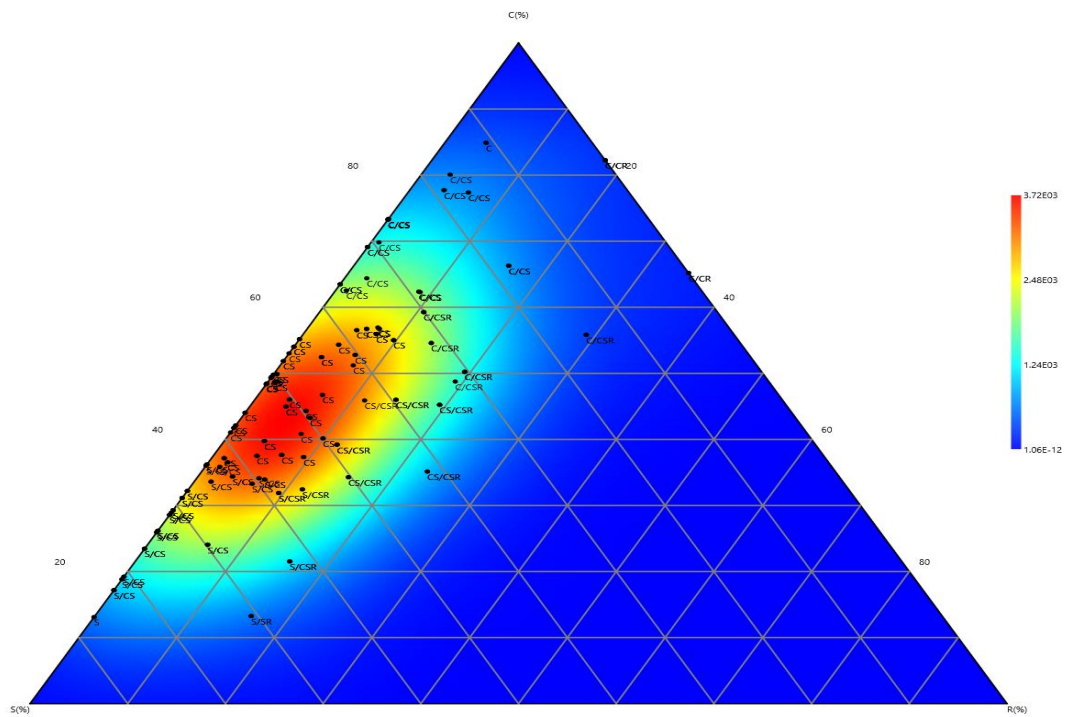


Figura 3 Figura 3 - Disposição das estratégias CSR no triângulo de Grime, adotadas pelas espécies em uma floresta tropical úmida urbana em Recife, PE, Brasil.

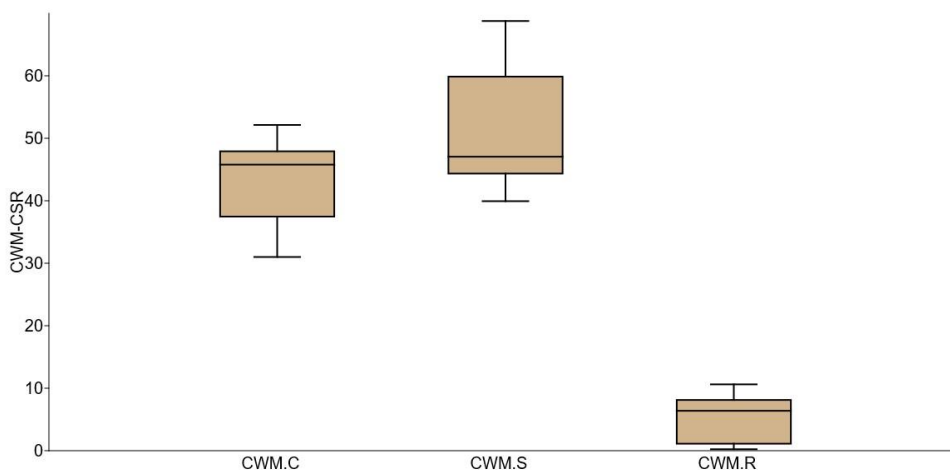


Figura 4 - Boxplot dos valores de CWM-CSR encontrados em uma floresta tropical úmida urbana em Recife, PE, Brasil.

4.2 Variação das estratégias CSR entre os estágios sucessionais

Os resultados não confirmaram as previsões, pois, esperava-se que, no estágio de regeneração inicial, houvesse o predomínio do eixo C; no estágio de regeneração intermediário, ficaria em um ponto de transição com preponderância do eixo S; e, na floresta madura, haveria um predomínio de S-estrategistas.

Todas as espécies da área inicial se encontram aglutinadas no espectro tolerador de estresse, os valores de CWM-CSR totalmente diferentes entre si (o que quer dizer com isso? Como “totalmente?”), com os CWM-C e CWM-S sendo relevantes no tratamento inicial. Cunha (2020), em sua dissertação realizada no PEDI, concluiu que as áreas inicial e intermediária foram as que menos sofreram com retirada de biomassa (perturbação *sensu* Grime), o que explicaria a falta de representatividade do eixo R, que é composto por plantas de ciclo de vida curto com alta capacidade reprodutiva, para que, assim, possam garantir o sucesso em ambientes expostos a distúrbios intensos e frequentes (GRIME, 1977).

4.2.1 Regeneração Inicial

Nesse tratamento preponderaram as estratégias S (56,24%) e C (42,45%), com uma porcentagem pequena de R (1,31%). O CWM-S apresentou maior influência em duas parcelas (PE2 3500 e PE2 4500), o CWM-C foi relevante em apenas uma (PE1 2500) e o CWM-R não foi atuante em nenhuma parcela deste

tratamento (TABELA 3).

A ANOVA indicou diferença significativa entre os valores de CWM-CSR [F (2,6) =49,634; e $p < 0,005$] e o teste de post-hoc de Tukey a 5% mostrou que os CWM-C, CWM-S e CWM-R são todos diferentes entre si (FIGURA 6).

No tratamento inicial, existe uma maior concentração de espécies S-selecionadas, indicando que pressões de estresse parecem estar interferindo no processo sucessional da área, onde se esperava ter uma concentração de espécies C-selecionadas (PIERCE et al., 2017). Os outros tratamentos diferem do inicial por apresentarem pouca variação dentro do eixo competidor-tolerador de estresse e tendo os CWM-C e CWM-S como equivalentes. Essa dissimilaridade do tratamento inicial com os demais acaba reforçada, corroborando o padrão encontrado por Costa et al. (2022, em preparação), que também trabalharam no PEDI e encontraram essa diferença entre os tratamentos (através de menor riqueza e baixa diversidade de espécies, pouco claro).

Na área inicial, a perturbação mais marcante é a presença e abundância de espécies invasoras, como, por exemplo, a tiririca (*Cyperus rotundus* L.) e o bambuzinho (*Parodiolyra micrantha* (Kunth)) (SANTOS, 2018; RODRIGUES, 2019). Essas espécies ocorrem juntamente com elementos arbóreos, como *Clitoria fairchildiana* R.A.Howard, uma espécie amazônica secundária inicial (PORTELA et al., 2001) utilizada na arborização urbana em Recife e que invade o PEDI, e a *Cecropia pachystachya* Trécul, uma pioneira da mata Atlântica (CARVALHO et al., 2020). Na área inicial, a invasão biológica é um agravante das interações competitivas, concomitante com o estresse enfrentado pelas plantas, gerado pelo avanço da sucessão.

Juntamente com as perturbações citadas anteriormente, a literatura relata que, com o avanço da sucessão, ocorre uma diminuição da disponibilidade de recursos (ODUM, 1969; PINHO et al., 2017). É provável que esses aspectos estejam afetando as estratégias funcionais, pelo fato do espaço funcional de Grime estar tendendo para o extremo S do triângulo (FIGURA 5), além de CWM-S ser atuante na área inicial. Sendo assim, há uma convergência de estratégias funcionais para que as espécies sejam capazes de suportar os filtros ambientais que ocorrem no tratamento inicial.

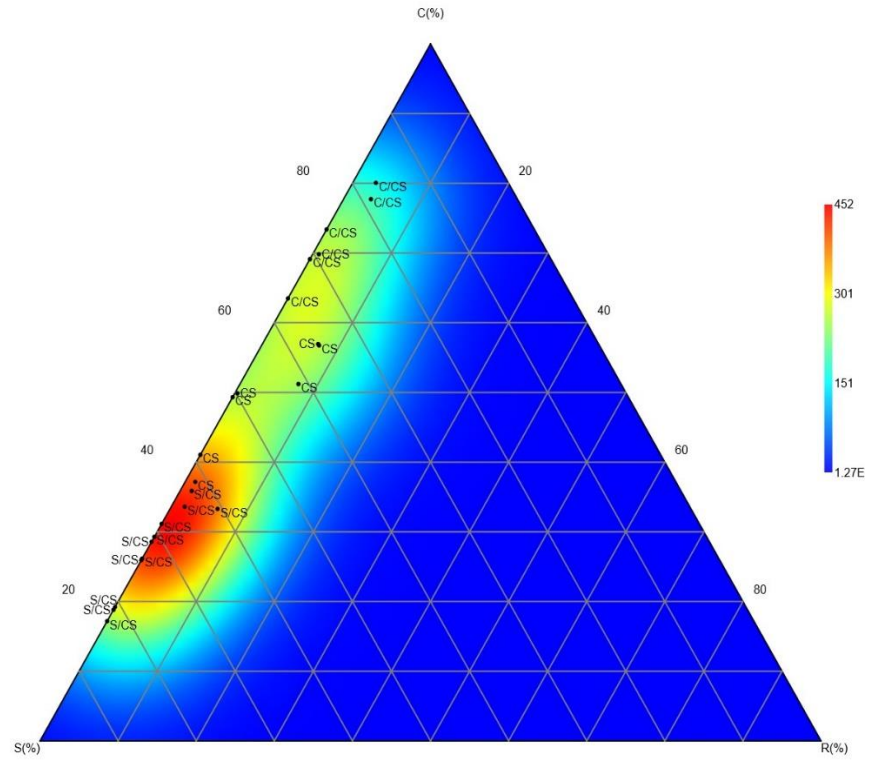


Figura 5 Disposição das estratégias CSR do tratamento inicial no triângulo de Grime em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).

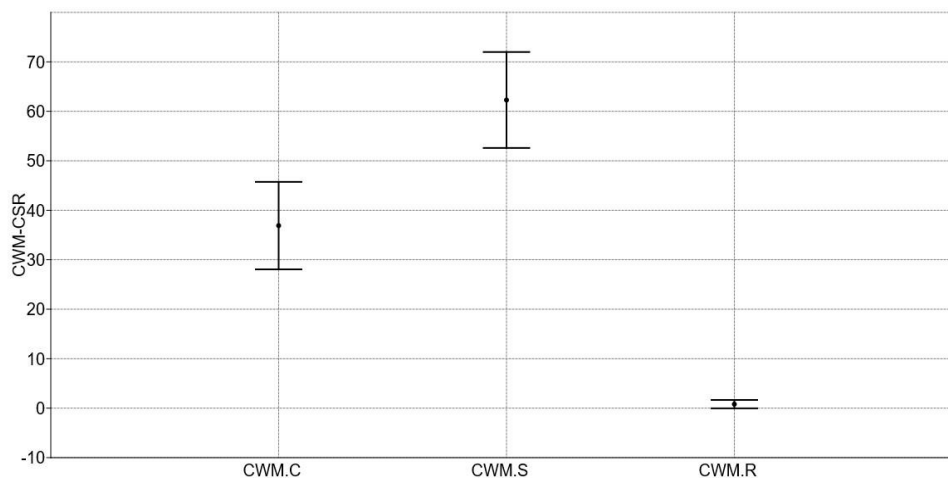


Figura 6 Estratégias médias C, S e R ponderadas pelas abundâncias das espécies (CWM) no tratamento inicial, em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).

4.2.2 - Regeneração Intermediária

As espécies desse tratamento apresentaram preponderância de estratégias C (47,66%) e S (44,95%), com uma porcentagem baixa de R (7,38%). A ANOVA indicou diferença significativa entre os valores de CWM-CSR [$F(2,6) = 251,600$; e $p < 0,005$] e o teste de post-hoc de Tukey a 5% mostrou que os CWM-C e CWM-S não são distintos entre si, mas diferem do CWM-R. (FIGURA 8).

Como o CWM-S é o único a ter influência no tratamento intermediário, acredita-se que as pressões de estresse são as mais atuantes na área, onde as espécies devem estar adaptadas para responder às perturbações antrópicas resultantes da matriz urbana em que o parque está inserido, com o agravante de, especificamente neste local, ser muito comum trilhas de recreação informal para caminhadas, motocross etc. Tais trilhas acarretam efeitos como erosão e compactação do solo, entre outras perturbações, que acabam por limitar a produção de biomassa das plantas, como observou Rodrigues (2019), além da já esperada limitação de recursos que ocorre com o avanço da sucessão, seja por fechamento de dossel, acúmulo de biomassa, lixiviação, entre outros (ODUM, 1969; CHAZDON, 2008).

Na área intermediária, também é atuante a pressão de competição, de acordo

com os *scores* das estratégias funcionais e a ocupação do triângulo de Grime pelas espécies. A competição se faz presente e atuante no tratamento, possivelmente, devido à existência de espécies invasoras, mesmo que esta perturbação ocorra com uma menor intensidade do que na área inicial, como ressaltado por Rodrigues (2019). Deve-se notar que CWM-C não difere de CWM-S, o que pode ser indicativo de que, se providências não forem tomadas, a presença de espécies invasoras poderá se tornar um grande problema na área intermediária, visto que, segundo Santos observou em sua dissertação realizada no PEDI em 2018, espécies invasoras foram o segundo indicador de perturbação mais abundante no parque, atrás somente da exploração de recursos madeireiros, além disso, ainda conforme este trabalho, a invasão biológica está afetando a riqueza e assembleia de espécies no PEDI.

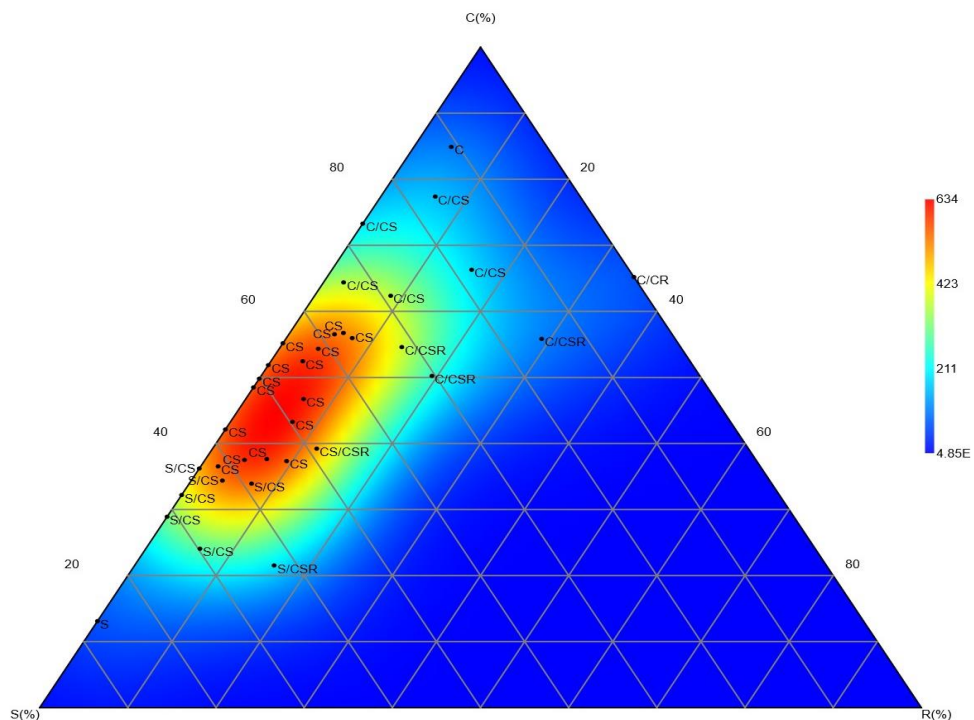


Figura 7 Disposição das estratégias CSR do tratamento intermediário no triângulo de Grime em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).

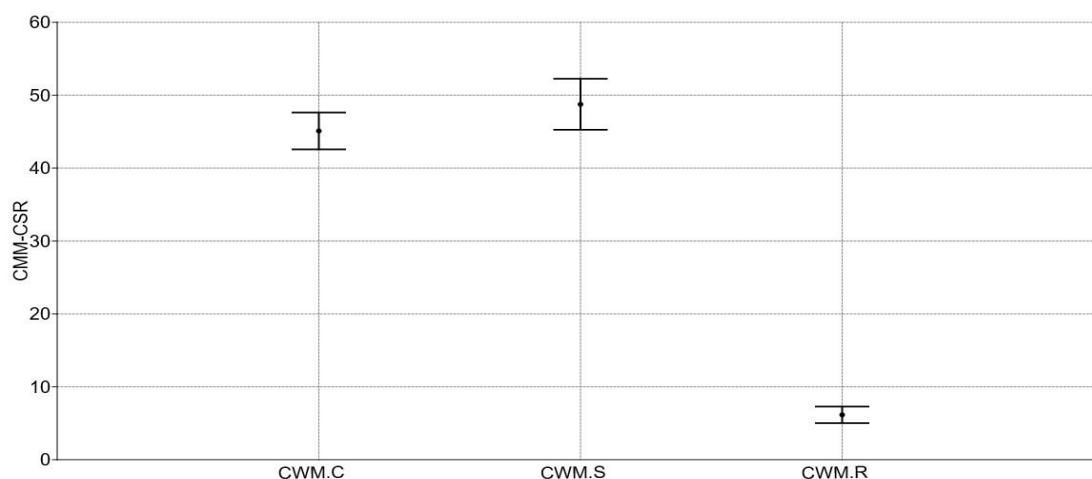


Figura 8- Estratégias médias C, S e R ponderadas pelas abundâncias das espécies (CWM) no tratamento intermediário, em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).

4.2.3 Regeneração Final

Nesse tratamento, preponderaram as estratégias S (47,63%) e C (44,87%), com porcentagem baixa de R (7,49%). Os CWM-C e CWM-R apresentam influência em todas as parcelas, enquanto o CWM-S não foi relevante em nenhuma parcela (TABELA 3). Deve-se notar que a área intermediária apresenta *scores* similares ao da regeneração final, ambas com uma resposta das árvores parecida à competição e ao estresse, mostrando que os tratamentos possuem uma similaridade nas condições ambientais e caminho sucessional.

O CWM-R indica resposta das espécies ao eixo ruderal, porém, os *scores* de R (TABELA 2) mostram que tal resposta não é expressiva no tratamento por conta de seus baixos valores e posição que ocupa no triângulo funcional de Grime (FIGURA 9). A ANOVA indicou diferença significativa entre os valores de CWM-CSR [$F(2,6) = 140,003$; e $p < 0,005$] e o teste de post-hoc de Tukey a 5% mostrou que os CWM-C e CWM-S não diferem entre si, mas são distintos do CWM-R (FIGURA 10).

Apesar de CWM-R ser influente no tratamento final, as espécies estão adaptadas a condições de estresse e competição, onde a perturbação (*sensu* Grime) não se mostra realmente relevante para as espécies, visto que o eixo R possui baixos valores, tanto nos *scores* quanto no CWM, bem como uma baixa expressividade no espaço funcional de Grime.

Os resultados indicam uma forte presença de plantas com estratégias voltadas para competição e para tolerar estresse, pois, o tratamento se encontra em estágios sucessionais mais avançados, que costumam ter a presença de plantas com ciclos de vida longos e de grande tamanho, características voltadas para retenção de recursos, que já são mais escassos, devido ao processo sucessional (ODUM, 1969; PIERCE et al., 2017).

Com essa limitação, é esperado que as interações bióticas se ampliem e que a competição se intensifique conforme o andamento da sucessão (ODUM, 1969; HUSTON; SMITH, 1987), e a competição por luz também fica mais acirrada à medida que o dossel vai se fechando, indivíduos arbóreos maiores capturando mais luminosidade que indivíduos menores (TAYLOR et al., 2020). São essas as causas prováveis para que, no tratamento final, as estratégias competitivas e de tolerância ao estresse se mostrem necessárias para a sobrevivência e desenvolvimento das árvores.

O fato de CWM-C e CWM-R serem os mais relevantes no tratamento sugere que, na realidade, as plantas na floresta madura estão investindo em estratégias de competição, o que pode ser um indicativo de que as perturbações e distúrbios estão alterando a sucessão na área final. Após um possível corte seletivo de árvores, as espécies pioneiras estão começando a crescer nas clareiras deixadas pela retirada de árvores de grande porte (Costa et al. 2022, em preparação), o que pode vir a explicar a relevância que estratégias de competição possuem no local e a similaridade entre as áreas intermediária e final. Sabe-se que florestas que estão em sucessão intermediária ou maduras com perturbações constantes, locais onde a transição sucessional ainda não é muito aparente, costumam possuir espécies com ambas as estratégias de crescimento lento e baixa mortalidade (S-selecionadas) e espécies de rápido crescimento e alta mortalidade (C-selecionadas), que conseguem se manter nas clareiras deixadas pelas árvores cortada (KITAJIMA; POORTER, 2008; PIERCE et al., 2017; COSTA et al., 2022, em preparação).

Nota-se que as estratégias ruderais estão começando a se tornar importantes nesta área, porém, ainda com baixos *scores* de CWM-R, principalmente quando comparados com CWM-C e CWM-S. Para explicar o aparecimento de estratégias ruderais, deve ser notada que a extração de recursos madeireiros leva ao declínio

da biodiversidade, altera a abertura do dossel, criando clareiras que afetam os processos sucessionais (SCHNITZER et al., 2000; HALL, 2003). O PEDI teve como maior perturbação justamente a exploração de recursos madeireiros e não madeireiros, tendo sido constatado que tal exploração correspondeu a 68,86% do total de perturbações no parque e que a área final foi a que mais sofreu com os cortes seletivos (SANTOS, 2018; RODRIGUES, 2019; CUNHA, 2020).

Porém, é importante destacar que a presença de estratégias R na área final não é algo esperado, visto que, tanto em árvores quanto em ambientes tropicais, a incidência de estratégias ruderais costuma ser baixa (PIERCE et al., 2017), devendo servir de alerta para mudanças na vegetação, e o impacto que as perturbações estão causando na comunidade, caso não sejam tomadas medidas para conter o avanço da retirada de biomassa, com o passar do tempo irão ocorrer perda de funções na floresta, decréscimo da biodiversidade e, conseqüentemente, defasagem nos serviços ambientais que a floresta fornece à população.

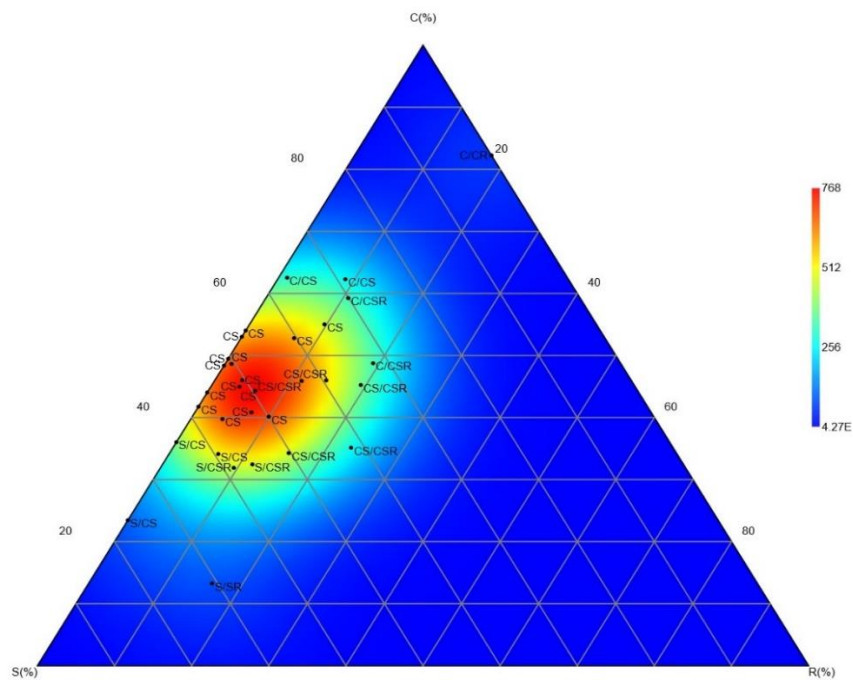


Figura 9- Disposição das estratégias CSR do tratamento final no triângulo de Grime em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).

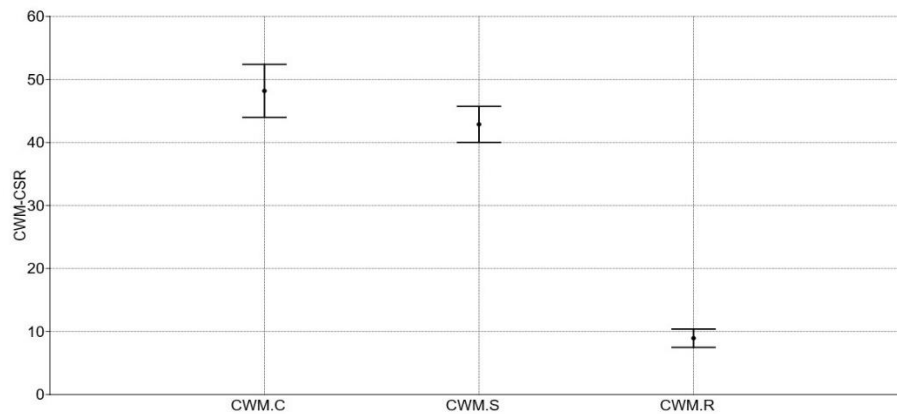


Figura 10- Estratégias médias C, S e R ponderadas pelas abundâncias das espécies (CWM) no tratamento final, em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).

4.3 Luz e área basal

4.3.1 Luz

As classes de transmissão se distribuem ao longo da área do PEDI sem seguir um padrão de variação de acordo com a idade de regeneração. A disponibilidade de luz é influenciada, dentre outros fatores, pela cobertura do dossel (CANHAM et al., 1990; CANHAM et al., 1994). Em ambientes mais jovens, com plantas menores e de crescimento rápido, o recurso luz fica mais acessível devido à abertura do dossel, enquanto em ambientes maduros, o recurso se concentra na parte mais alta do dossel, tornando-se mais escasso às plantas abaixo, devido ao aumento de tamanho e largura de copa das árvores que ali se encontram (ODUM, 1969; AVALOS, 2019).

É sabido que os valores dos traços funcionais das plantas variam dependendo da condição do local. Ambientes mais jovens, por exemplo, são voltados para rápida aquisição e utilização de luz, enquanto em ambientes mais maduros, os valores de traço representam estratégias mais ligadas à captura e estocagem do recurso luz (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; GARNIER et al., 2016). Sendo assim, é suposto que tais variações afetem as estratégias CSR. As taxas de transmissão variaram de 9,62% a 41,63% (TABELA 8). A ANOVA dos valores de TransTotal% dos três tratamentos não indicou diferenças significativas [$F(2,6) = 0,81$; e $p > 0,005$] (FIGURA 11).

Com uso da técnica de agrupamento *k-means*, a luz foi classificada em três classes de transmissão: alta, média e baixa (TABELA 4). A classe alta agrupa os valores acima de 25% de transmissão; a média, valores entre 15% e 25%; e a baixa, valores abaixo de 15%. Essas classes ocorreram de forma independente dos tratamentos, aparentemente, de forma estocástica e contrariando a hipótese inicial. O tratamento inicial e o intermediário apresentam as três classes de luminosidade, enquanto o tratamento final apresenta duas (Baixa e Média Transmissão). A classe de “Alta Transmissão” apareceu em apenas duas das nove parcelas analisadas, em tratamentos distintos (Inicial e Intermediário). A classe “Média Transmissão” ocorreu em quatro parcelas, estando presente nos três tratamentos. A classe “Baixa Transmissão” aconteceu em três parcelas, também ocorrendo nos três tratamentos.

Tabela 4 Divisão da transmissão de radiação solar através do dossel até 1 m da superfície

do solo em três classes a partir da técnica k-means, em três estágios sucessivos de uma floresta tropical úmida urbana, em Recife, PE, Brasil.

Sucessão	Parcela	Transmissão %	
		%	classe
Inicial	PE1 2500	33,13	Alta
Inicial	PE2 3500	10,01	Baixa
Inicial	PE2 4500	15,48	Média
Intermediário	PE1 3500	25,00	Média
Intermediário	PE1 4500	41,63	Alta
Intermediário	PE2 2500	13,79	Baixa
Final	PE1 1500	9,62	Baixa
Final	PE2 1500	15,19	Média
Final	PE2 500	21,08	Média

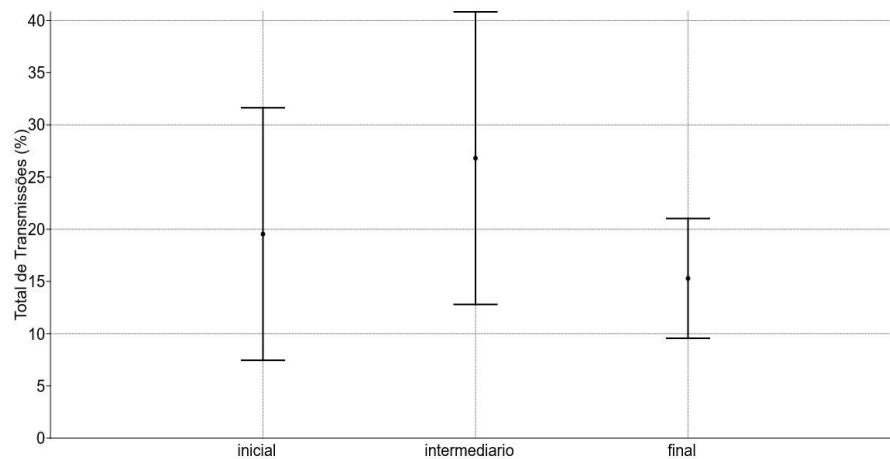


Figura 11- Médias e desvio padrão dos valores de porcentagem do total de transmissões por tratamento em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).

No PEDI, a dissimilaridade entre luminosidade e sucessão pode ser explicada a partir dos distúrbios que acometem o parque, com ênfase no corte seletivo de

madeira, que é a perturbação mais recorrente e que mais afeta a comunidade (SANTOS, 2018; RODRIGUES, 2019).

Apesar de o corte seletivo de madeira ser a perturbação mais expressiva no contexto do parque, tanto Santos (2018) quanto Rodrigues (2019) notaram que existem algumas particularidades entre os estádios sucessionais. Cunha (2020), que também trabalhou no PEDI, explicou que um fator determinante para a retirada de madeira no parque é o acesso às árvores, mais fácil nas áreas inicial e final, que foram mais afetadas pelo corte do que a área intermediária.

Na área inicial e intermediária, a exploração de recursos madeireiros não foi tão intensa quanto na floresta madura, porém, pelo corte seletivo de madeira ser uma perturbação crônica, é possível supor que os efeitos dessas interferências antrópicas tendem a se acumular com o passar dos anos, e, caso o desmatamento não seja interrompido, processos de regeneração natural e um desenvolvimento típico da sucessão podem vir a ser prejudicados com o passar do tempo (SANTOS, 2018; RODRIGUES, 2019; CUNHA, 2020). A exploração de recursos madeireiros de forma mais ostensiva na área final é devido a ter indivíduos de maior volume, somado à falta de vigilância e à proximidade e facilidade de acesso nas bordas, além de ser a floresta mais próxima das populações nos arredores do parque (SANTOS, 2018; RODRIGUES, 2019; CUNHA, 2020).

4.3.2 Área basal

Considerando que a transmissão da luz não se mostrou influente na alocação das estratégias funcionais CSR, foi testado o efeito da área basal, como variável representativa da estrutura da floresta, sobre as estratégias CSR.

A maior área basal ocorreu no tratamento final e a menor, no inicial, como esperado. As classes de ocupação se distribuem ao longo da área do PEDI, seguindo um claro padrão de variação de acordo com a sucessão, tendo, os ambientes mais jovens, baixa ocupação de árvores e as florestas mais maduras, a maior ocupação.

Os valores de área basal variaram de 0,004 a 0,584 m² ha⁻¹ (TABELA 6). O teste de Kruskal-Wallis dos valores de área basal não detectou diferenças significativas entre os tratamentos (FIGURA 12). O PEDI é uma floresta urbana sob perturbações recorrentes (SANTOS, 2018; RODRIGUES, 2019; CUNHA, 2020), a

convergência para a área basal, que costuma ocorrer por volta dos 40 anos (DENSLOW; GUZMAN, 2000) e aos 12 anos de regeneração (NASCIMENTO et al., 2014) em ambientes sem alterações constantes, não foi visto no PEDI.

A partir da técnica de agrupamento *k-means*, a área basal foi separada em 3 classes de ocupação: alta, média e baixa (TABELA 5). Vale destacar que as classes ocorreram de forma independente dos tratamentos.

A classe “Alta ocupação” agrupa os valores acima de 0,254 m²/há; a de “Média ocupação”, valores entre 0,133 e 0,300 m²/há; e, por fim, a “Baixa Transmissão”, valores abaixo de 0,133 m²/ha. O tratamento inicial apresenta duas classes de ocupação (Baixa e Média), enquanto tanto o tratamento intermediário quanto o final apresentam apenas uma cada, respectivamente, as classes de Média e Alta ocupação. A classe “Alta ocupação” apareceu em três das nove parcelas analisadas, todas no tratamento final. A classe “Média ocupação” ocorreu em quatro parcelas, estando presente nos tratamentos inicial e intermediário. A classe “Baixa ocupação” aconteceu em duas parcelas, ambas no tratamento inicial.

O padrão observado na cronossequência do PEDI está consistente com o já encontrado em outras florestas em sucessão secundária (OLIVER; LARSON, 1996; DENSLOW; GUZMAN, 2000), as classes de diâmetro das árvores aumentando junto com o tempo de regeneração (PIOTTO et al., 2009; VILLA et al., 2018).

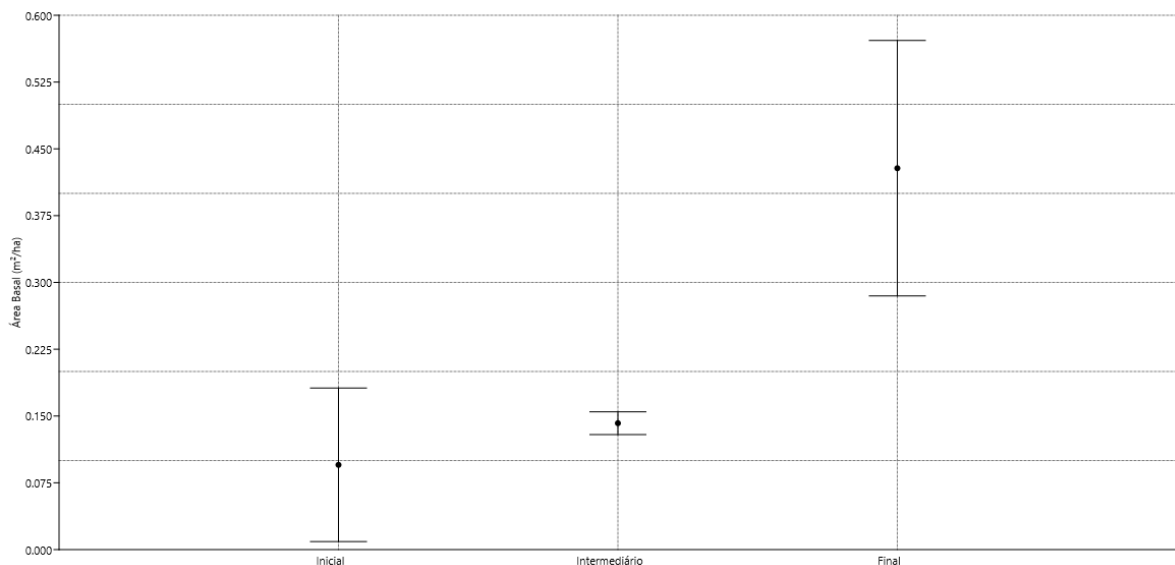


Figura 12 - Médias e desvio padrão dos valores de área basal por tratamento em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).

Tabela 5 - Agrupamento da média dos valores de área basal em m²/ha em 3 classes de ocupação a partir da técnica *k-means* em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).

Tratamento	Parcelas	Área Basal (MÉDIA)	Classe de Ocupação
Inicial	PE1 2500	0,254	Média
Inicial	PE2 3500	0,051	Baixa
Inicial	PE2 4500	0,040	Baixa
Intermediário	PE1 3500	0,155	Média
Intermediário	PE1 4500	0,135	Média
Intermediário	PE2 2500	0,133	Média
Final	PE1 1500	0,584	Alta
Final	PE2 1500	0,300	Alta
Final	PE2 500	0,400	Alta

4.4 - Efeito das variáveis ambientais nas estratégias CSR

Com a realização da análise de variância multivariada (MANOVA), foi visto que a taxa de TransTotal% não possui influencia sob CWM-C e CWM-S, não sendo encontradas diferenças significativas em nenhuma classe de transmissão, mostrando que as estratégias não são afetadas pelo gradiente de luminosidade. A regressão linear multivariada mostra que a luz não possui ajuste com os valores de CWM-CSR e que não é capaz de explicar as variações das estratégias. Devido ao fato de os dados apresentarem multicolinearidade, foram feitas adequações nos dados através de uma PCA. Os testes de pressupostos, a própria MANOVA e a regressão linear multivariada foram feitos com os dados resultantes da PCA.

Após a verificação dos pressupostos e atestada a confiabilidade da análise (APÊNDICE C), os resultados da MANOVA mostraram que não existe efeito da disponibilidade de luz (TransTotal%) sobre os valores de CWM-CSR [Wilk's Lambda = 0,5099; F (4; 10) = 1,001; e $p > 0,005$]. A análise de regressão linear multivariada [Wilk's Lambda = 0,9663; F (2; 6) = 0,1046; e $p > 0,005$] confirma que não existem relações entre a porcentagem total de transmissões e os valores de CWM-C e CWM-

S. Os modelos, além de mostrarem baixos valores de índice determinístico, não foram estatisticamente significativos. (TABELA 6).

Tabela 6 - Parâmetros das regressões lineares multivariadas entre valores de porcentagem total de transmissões e CWM-C e CWM-S em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).

Variáveis	Coefficiente	Erro padrão	r²	t	p
	Regressão				
CWM-C	0,0023944	0,35969	6,33E-06	0,0066569	0,9949
CWM-S	0,0030658	0,0062081	0,034	0,49383	0,6365

Dessa forma, é possível supor que o corte de madeira cria aberturas no dossel do PEDI que alteram a quantidade de luz solar que chega ao chão da floresta (SCHNITZER et al., 2000; HALL, 2003), modificando o regime de luminosidade. Somado a isso, ambientes florestais inseridos em matrizes urbanas têm sua dinâmica sucessional modificada pelo histórico de uso da terra e distúrbios e impactos antrópicos que atingem a vegetação (CHAZDON, 2003), fazendo com que as taxas de transmissão total não sigam o previsto e esperado para um gradiente de luminosidade em uma sucessão secundária em andamento, sendo um alerta para os impactos que as perturbações estão tendo na comunidade do PEDI.

Florestas urbanas sofrem diversas perturbações, o que altera os padrões de sucessão (JOPPA; PFAFF, 2010; MEINERS et al., 2015) e, no parque, segundo o encontrado por Santos em 2018 e Rodrigues em 2019, ambos trabalhando especificamente com perturbações antrópicas no PEDI, onde constaram que as perturbações crônicas causaram impacto significativo sobre a riqueza e composição de espécies, além de contribuírem com a variação na riqueza e diversidade de plantas.

Outro fator a ser analisado dentro da comunidade do PEDI é a área basal, por ser considerada um descritor essencial da sucessão ecológica, pois permite que as florestas secundárias sejam relativamente bem definidas do ponto de vista de estrutura (LOHBECK et al., 2012; THONG et al., 2020), e, conforme os resultados encontrados neste estudo e na dissertação de Aguiar (2016), também realizada no PEDI, foi visto que a área basal e outros descritores fisionômicos seguiram o

esperado para a cronossequência, o estudo ainda reforça que, além da área basal, altura e densidade também seguiram o padrão esperado.

Com a realização da regressão linear, foi visto que a estrutura da floresta na forma de área basal possui alguma influencia no regime de luz dentro do PEDI [$F = 25,195$; e $p < 0,005$], no entanto, essa influência não se mostra capaz de explicar como a estrutura da floresta afeta a luminosidade ($r^2 = 0,12$). A literatura relata que é esperado que a luz influencie a estrutura da floresta dentro de uma sucessão secundária (CHAZDON, 2008). Porém, no caso do PEDI, a estrutura da floresta não se mostrou um bom preditor de disponibilidade de luz para uma floresta secundária com histórico de intensa perturbação, outros estudos realizados em florestas tropicais úmidas secundárias, assim como o PEDI, também não encontraram relações claras entre a estrutura da floresta e a disponibilidade de luz (DENSLOW; GUZMAN, 2000; MONTGOMERY; CHAZDON, 2001; AGUIAR, 2016; CRUZ et al., 2018).

Com a realização da análise de variância multivariada (MANOVA), foi encontrado que a área basal não possui influencia sob CWM-C e CWM-S [Wilk's Lambda = 0,2301; $F(4; 10) = 2,711$; e $p > 0,005$], mostrando que as estratégias não são afetadas pela área basal. Além disso, análise de regressão linear multivariada [Wilk's Lambda = 0,4305; $F(2; 6) = 3,969$; e $p > 0,005$] confirma não existir relações entre a área basal e os valores de CWM-C e CWM-S. Os modelos, além de mostrarem baixos valores de índice determinístico, não foram estatisticamente significativos (TABELA 7), não podendo explicar as variações das estratégias.

Tabela 7 - Parâmetros das regressões lineares multivariadas entre valores de área basal e CWM-C e CWM-S em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).

Variáveis	Coefficiente	Erro padrão	r²	t	p
Regressão					
CWM-C	-43,601	14,803	0,553	-29,455	0,0215
CWM-S	-0,1272	0,38595	0,01528	-0,32958	0,7513

Com base nos resultados obtidos, foi visto que a área basal não afeta a proporção de estratégias CSR ocorrentes na comunidade do PEDI, bem como a luz

também não foi capaz de explicar o encontrado, possivelmente, devido ao longo ciclo de vida das árvores, que mascara o impacto que as perturbações antrópicas estão tendo nas estratégias funcionais. Sendo assim, as modificações na estrutura da vegetação apresentam um efeito gradual, onde, normalmente, levam-se anos até que seja detectada alguma alteração significativa na comunidade (DIAMOND, 1972; TILMAN et al., 1994; SANTOS, 2018).

No PEDI, estão em andamento inúmeras perturbações crônicas (SANTOS, 2018), que agem ao longo dos anos de forma gradual, causando uma menor perda de biomassa e acontecendo normalmente em escalas pequenas, porém, com uma maior frequência e por mais tempo, onde não são notadas mudanças radicais ou repentinas no habitat (SINGH, 1998; MARTORELL; PETERS, 2005; ALBUQUERQUE et al., 2017), o que explica a baixa relevância que a perturbação (*sensu* Grime, 1974) teve na comunidade arbórea do PEDI.

Os distúrbios antropogênicos são refletidos nas estratégias CSR das árvores de forma clara, verificando-se o predomínio de estratégias funcionais de tolerância ao estresse (S) em ambientes de sucessão inicial, onde se espera ter maior incidência solar; e de estratégias de competição (C) em ambientes de sucessão final, onde se esperava encontrar uma menor quantidade de luz. Os resultados desta pesquisa entram em acordo com Pierce et al. (2017), onde foi visto que as estratégias das espécies de plantas arbóreas em florestas tropicais e subtropicais úmidas estão alocadas na região de tolerância ao estresse com alguma influência da competição.

5. CONCLUSÃO

As estratégias CSR das plantas não são guiadas por fatores como a

luminosidade, área basal ou idade de regeneração da floresta. Com base nos resultados, acredita-se que as ações antrópicas e perturbações (*sensu* Grime) são as causadoras dessas alterações, modificando o caminho sucessional da comunidade no PEDI, afetando a disponibilidade de luz dentro da floresta.

Uma grande evidência e alerta desse efeito é o tratamento final, em estágio maduro de regeneração, que foi exposto a um nível de perturbação alto e frequente o suficiente para o aparecimento de estratégias ruderais, sendo esse um resultado preocupante que reflete a gravidade da situação do PEDI, que, se continuar desta maneira, a tendência é que essas perturbações, que são crônicas, alastrem-se para todo o PEDI, podendo impossibilitar uma reestruturação da floresta, tendo como consequências a diminuição da biodiversidade, perda de serviços ecossistêmicos e prejuízos para a natureza e para a sociedade.

Pode-se concluir também que a teoria CSR possui aplicabilidade em regiões tropicais e florestas urbanas, com capacidade de proporcionar informações relevantes e confiáveis, que podem ser usadas para medidas, tanto de recuperação quanto de restauração, e ser uma ferramenta para tomada de decisões de manejo e de políticas ambientais. Além de evidenciar a eficácia da ferramenta *Stratefy* para esses ambientes, fazendo com que as possibilidades de utilização da teoria CSR aumentem consideravelmente.

REFERÊNCIAS

AGUIAR, M. M. B. **SUCCESSÃO FLORESTAL EM CRONOSSEQUÊNCIA NA FLORESTA ATLÂNTICA: CAPACIDADE DE RESILIÊNCIA E INFLUÊNCIA DO MEIO**. 2016. 62 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2016.

ALBUQUERQUE, U. P. et al. Humans as niche constructors: Revisiting the concept of chronic anthropogenic disturbances in ecology. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, n. 1, p. 1-11, 2017.

AUSTIN, M. P. Inconsistencies between theory and methodology: a recurrent problem in ordination studies. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 2, p. 251–268, 2013.

AUSTIN, M. P. Searching for a model for use in vegetation analysis. **Vegetatio**, v. 42, n.(1–3), p. 11–21, 1980.

AUSTIN, M. P.; SMITH, T. M. A new model for the continuum concept. **Vegetatio**, v. 83, n.1–2, p. 35–47, 1989.

AVALOS, G.. Shade tolerance within the context of the successional process in tropical rain forests. **Revista de Biología Tropical**, v. 67, n. 2, p. 53-77, 2019.

BALTZER, J. L.; THOMAS, S. C. Physiological and morphological correlates of whole-plant light compensation point in temperate deciduous tree seedlings. **Oecologia**, v. 153, n. 2, p. 209-223, 2007.

BARBA-ESCOTO, L. et al. Plant community strategies responses to recent eruptions of Popocatepetl volcano, Mexico. **Journal Of Vegetation Science**, [S.L.], v. 30, n. 2, p. 375-385, 2019. Wiley

BAZZAZ, F; A PICKETT, S T.A. Physiological Ecology of Tropical Succession: a comparative review. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, n. 1, p. 287-310, 1980.

BEHROOZIAN, M. et al. Are endemic species necessarily ecological specialists? Functional variability and niche differentiation of two threatened *Dianthus* species in the montane steppes of northeastern Iran. **Scientific reports**, v. 10, n. 1, p. 1-11, 2020.

BORGES, E. R. et al. The evolutionary diversity of urban forests depends on their land-use history. **Urban Ecosystems**, v. 23, n. 3, p. 631-643, 2020.

CACCIANIGA, M. et al. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. **Oikos**, v. 112, n. 1, p. 10-20, 2006.

CALFAPIETRA, C.; PEÑUELAS, J.; NIINEMETS, Ü. Urban plant physiology: adaptation-mitigation strategies under permanent stress. **Trends in plant science**, v. 20, n. 2, p. 72-75, 2015.

CANHAM, C. D. et al. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 24, n. 2, p. 337-349, 1994.

CANHAM, C. D.; DENSLOW, J. S.; PLATT, W. J.; RUNKLE, J. R.; SPIES, Tom A.; WHITE, P. S.. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 20, n. 5, p. 620-631, 1990.

CARVALHO, V. et al. Comportamento germinativo de sementes de *Cecropia pachystachya* Trec.(Urticaceae) provenientes de campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais. **Revista Científica MG. Biota**, v. 13, n. 1, p. 19-29, 2020.

Casanoves F., Pla L., Di Rienzo J.A., Díaz S. (2011). FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. **Methods in Ecology & Evolution**, 2: 233-237.

CASTILHO, C. et al. **Manual para Medição e Marcação de Árvores em grades e módulos RAPELD do PPBio**. 2014. Disponível em: <https://ppbio.inpa.gov.br/sites/default/files/Protocolo_estrutura_vegetacao_2014_0.pdf> Acesso em: 25 de Jul. 2021.

CERABOLINI, B. E. et al. Can CSR classification be generally applied outside Britain?. **Plant Ecology**, v. 210, n. 2, p. 253-261, 2010.

CERABOLINI, B. E. L. et al. Why are many anthropogenic agroecosystems particularly species-rich?. **Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, v. 150, n. 3, p. 550-557, 2014.

CHASE, M.W. et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 1-20, 2016.

CHAZDON, R. L. Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. In: CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A (ed.). **TROPICAL FOREST COMMUNITY ECOLOGY**. Oxford: Blackwell Publishing, 2008. Cap. 23. p. 384-408

CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, evolution and systematics**, v. 6, n. 1-2, p. 51-71, 2003.

CHAZDON, R. Tropical forest regeneration. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi de Ciências Naturais**, v. 7, p. 195-218, 2012.

CICCARELLI, D. Mediterranean coastal dune vegetation: are disturbance and stress the key selective forces that drive the psammophilous succession?. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 165, p. 247-253, 2015.

CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E. et al., A handbook of

protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335-380, 2003.

CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, v. 79, n. 1, p. 109-126, 2009.

CRUZ, M. P. et al. Influência da topografia e da abertura do dossel na estrutura do componente herbáceo-arbustivo em dois fragmentos florestais na planície de inundação do alto Rio Paraná. **Ciência Florestal**, v. 28, p. 191-205, 2018.

CUNHA, J. A. S. **DEMANDA CONFLITANTE ENTRE SERVIÇOS ECOSISTÊMICOS FLORESTAIS: INVESTIGANDO A CONVERSÃO DE REGULAÇÃO EM PROVISÃO EM UMA ÁREA DE PROTEÇÃO INTEGRAL NO NORDESTE DO BRASIL**. 2020. 71 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2020

DENSLOW, J. S.; GUZMAN G, S. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. **Journal of Vegetation Science**, v. 11, n. 2, p. 201-212, 2000.

DIAMOND, J.M. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 69, n. 11, p. 3199-3203, 1972.

DIAS, D. de M.; PAGOTTO, M.A.; PEREIRA, T.C. et al., Estrutura arbórea e sazonalidade da cobertura do dossel em vegetação florestada e aberta no parque nacional serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 2, p. 719-729, 2017.

DÍAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167-171, 2016.

DÍAZ, S.; HODGSON, J. G.; THOMPSON, K. et al., The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. **Journal of Vegetation Science**, v. 15, n. 3, p. 295-304, 2004.

DO, H. TT et al. Site conditions for regeneration of climax species, the key for restoring moist deciduous tropical forest in Southern Vietnam. **PloS one**, v. 15, n. 5, p. e0233524, 2020.

DOBBS, C.; KENDAL, D.; NITSCHKE, C. The effects of land tenure and land use on the urban forest structure and composition of Melbourne. **Urban forestry & urban greening**, v. 12, n. 4, p. 417-425, 2013.

ENGST, K. et al. Functional community ecology meets restoration ecology: Assessing the restoration success of alluvial floodplain meadows with functional traits. **Journal of Applied Ecology**, v. 53, n. 3, p. 751-764, 2016.

ESCOBEDO, F. J.; KROEGER, T.; WAGNER, J. E. Urban forests and pollution mitigation: Analyzing ecosystem services and disservices. **Environmental pollution**, v. 159, n. 8-9, p. 2078-2087, 2011.

FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Tradeoffs between height growth rate, stem persistence and maximum height among plant species in a post-fire succession. **Oikos**, v. 111, n. 1, p. 57-66, 2005.

FORTUNEL, C.; FINE, P. VA; BARALOTO, C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. **Functional ecology**, v. 26, n. 5, p. 1153-1161, 2012.

GARNIER, E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, v. 85, n. 9, p. 2630-2637, 2004.

GARNIER, E.; NAVAS, M.; GRIGULIS, K. **Plant functional diversity organism traits, community structure, and ecosystem properties**. Oxford: Oxford University Press, 2016.

GARNIER, E.; SHIPLEY, B.; ROUMET, C. et al., A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. **Functional Ecology**, v. 15, n. 5, p. 688-695, 2001.

GRIME, J. P. Competition and diversity in herbaceous vegetation (reply). **Nature**, v. 244, n. 5414, p. 311-311, 1973

GRIME, J. P. et al. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. **Oikos**, p. 259-281, 1997.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The american naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1169-1194, 1977.

GRIME, J. P. Evidence For The Existence Of Three Primary Strategies In Plants And Its Relevance To Ecological And Evolutionary Theory. **The American Naturalist**, Sheffiel, v. 111, n. 982, p. 1169-1194, 1970.

GRIME, J. P. **Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties**. 2. ed. Chichester: Wiley, 2001.

GRIME, J. P. Vegetation classification by reference to strategies. **Nature**, v. 250, n. 5461, p. 26-31, 1974.

GRIME, J. P.; PIERCE, S. **The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems**. Oxford: Wiley-Blackwell., 2012

GUIMARÃES, E.; PELLIN, A. BiodiverCidade: desafios e oportunidades na gestão de áreas protegidas urbanas. **São Paulo: Matrix**, 2015.

HALL, J. S. et al. The effects of selective logging on forest structure and tree species composition in a Central African forest: implications for management of conservation areas. **Forest Ecology and Management**, v. 183, n. 1-3, p. 249-264, 2003.

HAMMER, Øyvind et al. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia electronica**, v. 4, n. 1, p. 9, 2001.

HAN, X. et al. Effects of logging on the ecological strategy spectrum of a tropical montane rain forest. **Ecological Indicators**, v. 128, p. 107812, 2021.

HOBBS, R. J. et al. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. **Global ecology and biogeography**, v. 15, n. 1, p. 1-7, 2006.

HODGSON, J. G. et al. Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. **Oikos**, p. 282-294, 1999.

HUSTON, M.; SMITH, T. Plant succession: life history and competition. **The American Naturalist**, v. 130, n. 2, p. 168-198, 1987.

IBGE - INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Série Manuais Técnicos em Geociências, 2ª edição revista e ampliada. IBGE, Rio de Janeiro, 271p, 2012. Disponível em: <http://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/livros/liv63011.pdf>

JOPPA, L.N.; PFAFF, A. Global protected area impacts. **Proceedings of the Royal Society B**, 2010.

KATZ, Mitchell H.. **Multivariable Analysis**: a practical guide for clinicians and public health researchers. 3. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2011.

KITAJIMA, K.; POORTER, L. FUNCTIONAL BASIS FOR RESOURCE NICHE PARTITIONING BY TROPICAL TREES. In: CARSON, Walter P.; SCHNITZER, Stefan A. (ed.). **Tropical forest community ecology**. Oxford: Blackwell Publishing, 2008. Cap. 10. p. 160-181.

KUSUMA, Y. W. C. et al. Tropical rainforest conversion and land use intensification reduce understorey plant phylogenetic diversity. **Journal of Applied Ecology**, v. 55, n. 5, p. 2216-2226, 2018.

LAVOREL, S.; Diaz, S.; CORNELISSEN, J.H.C. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? In: CANADELL, J. G. (Ed.). **Terrestrial Ecosystems in a Changing World**. New York: Springer-Verlag, 2007. p. 149-160.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the holy grail. **Functional Ecology**, v. 16, n. 5, p. 545-556, 2002.

LI, Y.; SHIPLEY, B. An experimental test of CSR theory using a globally calibrated ordination method. **PLoS One**, v. 12, n. 4, p. e0175404, 2017.

LÔBO, D. et al. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 2, p. 287-296, 2011.

LOHBECK, M. et al. Functional diversity changes during tropical forest succession. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 14, n. 2, p. 89-96, 2012.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Princeton university press, 1967.

MACIEL, M. N. M. et al. Classificação ecológica das espécies arbóreas. **Revista Acadêmica Ciência Animal**, v. 1, n. 2, p. 69-78, 2003.

MAESTRE, F. T. et al. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 2, p. 199-205, 2009.

MAGNUSSON, W.E. et al. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, 2005

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; MENCUCCINI, M.; VAYREDA, J.; RETANA, J. Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and Mediterranean tree species. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 6, p. 1462-1475, 2010.

MARTORELL, C.; PETERS, E. M. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. **Biological Conservation**, v. 124, n. 2, p. 199-207, 2005.

MASON, N. W. H.; RICHARDSON, S. J.; PELTZER, D. A. et al., Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 3, p. 678-689, 2012.

MATOS, I. S. et al. Three eco-physiological strategies of response to drought maintain the form and function of a tropical montane grassland. **Journal of Ecology**, v. 109, n. 1, p. 327-341, 2021.

MCGILL, BRIAN J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006.

MEINERS, S.J. et al. Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. **Functional Ecology**, v. 29, p. 154-164, 2015.

MILLER., Robert W. Urban forestry: planning and managing urban greenspaces. 2.

ed. Upper Saddle River, N.J: Prentice Hall, 1997. 502 p.

MONTE, M. A. et al. Métodos indiretos de estimação da cobertura de dossel em povoamentos de clone de eucalipto. **Pesq. Agropec. Bras**, Brasília, v. 42, n. 6, p. 769-775, nov. 2007.

MONTGOMERY, R. A.; CHAZDON, R. L. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. **Ecology**, v. 82, n. 10, p. 2707-2718, 2001.

MORGENROTH, J. et al. Urban tree diversity—Taking stock and looking ahead. **Urban forestry & urban greening**, v. 15, p. 1-5, 2016.

MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, n. 4, p. 867-876, 2010.

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

NEGREIROS, D. et al. CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. **Plant ecology**, v. 215, n. 4, p. 379-388, 2014.

NEWBOLD, T. et al. Widespread winners and narrow-ranged losers: Land use homogenizes biodiversity in local assemblages worldwide. **PLoS biology**, v. 16, n. 12, p. e2006841, 2018.

NICOTRA, A. B.; CHAZDON, R. L.; IRIARTE, S. V. B. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. **Ecology**, v. 80, n. 6, p. 1908-1926, 1999.

NIINEMETS, Ü. et al. Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. **Annals of Botany**, v. 100, n. 2, p. 283-303, 2007.

NOVAKOVSKIY, A. B.; KANEV, V. A.; MARKAROVA, M. Y. Long-term dynamics of plant communities after biological remediation of oil-contaminated soils in Far North. **Scientific Reports**, v. 11, n. 1, p. 1-12, 2021.

NOWAK, D. J.; WALTON, J. T. Projected urban growth (2000–2050) and its estimated impact on the US forest resource. **Journal of Forestry**, v. 103, n. 8, p. 383-389, 2005.

NOWAK, D.J.; KURODA, M.; CRANE, D. E. Tree mortality rates and tree population projections in Baltimore, Maryland, USA. **Urban forestry & urban greening**, v. 2, n. 3, p. 139-147, 2004.

ODUM, E. P. The Strategy of Ecosystem Development: An understanding of

ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. **science**, v. 164, n. 3877, p. 262-270, 1969.

OLIVER, C. D.; LARSON, B. A. **Forest stand dynamics**. Formerly published by John Wiley & Sons; Copyright now held by CD Oliver & BC Larson, 1996.

ORDÓÑEZ, C.; DUINKER, P. N. Ecological integrity in urban forests. **Urban Ecosystems**, v. 15, n. 4, p. 863-877, 2012.

OSUNKJOYA, O. O.; ASH, J. E.; HOPKINS, M.S. et al., Factors affecting survival of tree seedlings in North Queensland rainforests. **Oecologia**, v. 91, n. 4, p. 569-578, out. 1992.

OU, Z.; CAO, J.; SHEN, W. et al., Understory Flora in Relation to Canopy Structure, Soil Nutrients, and Gap Light Regime: a case study in southern china. **Polish Journal of Environmental Studies**, v. 24, n. 6, p. 2559-2568, 2015.

PARENT, S.; MESSIER, C. A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. **Canadian Journal Of Forest Research**, [S.L.], v. 26, n. 1, p. 151-154, 1 jan. 1996.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal Of Botany**, [S.L.], v. 61, n. 3, p. 167, 2013.

PERNAMBUCO. **Decreto nº 40.547, de 28 de março de 2014**. Amplia os limites da unidade de conservação Parque Estadual de Dois Irmãos. Diário Oficial do Estado de Pernambuco, 2014.

PIANKA, E. R.. On r and K-selection. **The American Naturalist**, Chicago, v. 104, n. 940, p. 592-597, dez. 1970.

PIERCE, S. *et al.* A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. **Functional Ecology**, [S.L.], v. 31, n. 2, p. 444-457, 2017.

PIERCE, S. et al. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 1002-1010, 2013.

PIERCE, S. et al. Combined use of leaf size and economics traits allows direct comparison of hydrophyte and terrestrial herbaceous adaptive strategies. **Annals of Botany**, v. 109, n. 5, p. 1047-1053, 2012.

PINHO, B. X. **DIVERSIDADE FUNCIONAL DE PLANTAS LENHOSAS EM RESPOSTA A GRADIENTES SUCESSIONAIS E EDÁFICOS**. 2014. 193 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2014.

PINHO, B. X. et al. Soil-mediated filtering organizes tree assemblages in regenerating tropical forests. **Journal of Ecology**, v. 106, n. 1, p. 137-147, 2017.

PIOTTO, Daniel et al. Forest recovery after swidden cultivation across a 40-year chronosequence in the Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. **Plant Ecology**, v. 205, n. 2, p. 261-272, 2009.

PITT, B.; BOULLE. **Growing together: Thinking and practice of urban nature conservators**. SANBI Cape Flats Nature, 2010.

PITUCH, K. A.; STEVENS, J. P. **APPLIED MULTIVARIATE STATISTICS FOR THE SOCIAL SCIENCES**. 6. ed. New York: Routledge, 2016.

PLA, L.; CASANOVES, F.; RIENZO, J. **Quantifying functional diversity**. Dordrecht: Springer, 2012.

POORTER, L.; ROZENDAAL, D. M. A. Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. **Oecologia**, v. 158, n. 1, p. 35-46, 2008.

PORTELA, R. CQ; SILVA, I. L.; PINÃ-RODRIGUES, F. Crescimento inicial de mudas de *Clitoria fairchildiana* Howard e *Peltophorum dubium* (Spreng) Taub em diferentes condições de sombreamento. **Ciência Florestal**, v. 11, p. 163-170, 2001.

PRACH, K.; WALKER, L.R. **Comparative Plant Succession among Terrestrial Biomes of the World**. Cambridge: Cambridge University Press, 2020.

PYLES, M. V. et al. Land use history drives differences in functional composition and losses in functional diversity and stability of Neotropical urban forests. **Urban Forestry & Urban Greening**, v. 49, p. 126608, 2020

RODE, M. W. Aboveground nutrient cycling and forest development on poor sandy soil. In: **Nutrient Uptake and Cycling in Forest Ecosystems**. Springer, Dordrecht, 1995. p. 337-343.

RODRIGUES, L. S. **A DIVERSIDADE ARBÓREA EM UMA PAISAGEM FLORESTAL URBANA: EFEITOS DOS ESTÁGIOS SUCESSIONAIS E DE PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS**. 2019. 76 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2019.

RODRIGUES, M. F. *et al.* **Plano de Manejo Parque Estadual de Dois Irmãos**. Recife: Semas, 2014. 73 p. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/328306373_Plano_de_Manejo_Parque_Estadual_de_Dois_Irmaos#fullTextFileContent. Acesso em: 20 jul. 2021.

ROSADO, B. HP; MATTOS, E. A. On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. **Functional ecology**, v. 31, n. 10, p. 1969-1974, 2017.

ROSENFELD, M. F.; MÜLLER, S. C.; OVERBECK, G. E. Short gradient, but distinct plant strategies: The CSR scheme applied to subtropical forests. **Journal of Vegetation Science**, v. 30, n. 5, p. 984-993, 2019.

SAMPAIO, A. B.; SCHMIDT, I. B. Espécies Exóticas Invasoras em Unidades de Conservação Federais do Brasil. **Biodiversidade Brasileira**, [s. l.], v. 3, n. 2, p. 32–49, 2013.

SANTOS, F. C. **Dinâmica espaço-temporal do uso e cobertura do solo em uma paisagem de matriz predominantemente urbana**. 2015. 43 p. Monografia (Bacharelado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. 2015.

SANTOS, F. C. **PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS NA MATA ATLÂNTICA PERIURBANA: IMPACTOS NO ECOSISTEMA E NA ASSEMBLEIA DE PLANTAS**. 2018. 71 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2018.

SCHLEICHER, A; PEPLER-LISBACH, C.; KLEYER, M. Functional traits during succession: is plant community assembly trait-driven? **Preslia**, v. 83, n. 3, p. 347-370, 2011.

SCHNITZER, S. A.; DALLING, J. W.; CARSON, W. P. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. **Journal of Ecology**, v. 88, n. 4, p. 655-666, 2000.

SETO, K. C.; PARNELL, S.; ELMQVIST, T. A global outlook on urbanization. In: **Urbanization, biodiversity and ecosystem services: Challenges and opportunities**. Springer, Dordrecht, 2013. p. 1-12.

SILVA, J. L. et al. Weak whole-plant trait coordination in a seasonally dry South American stressful environment. **Ecology and evolution**, v. 8, n. 1, p. 4-12, 2018.

SILVERTOWN, J. et al. Comparative plant demography--relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. **Journal of Ecology**, p. 465-476, 1993.

SINGH, S. P. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. **Environmental conservation**, v. 25, n. 1, p. 1-2, 1998

SONNIER, G.; SHIPLEY, B.; NAVAS, M.-L. Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. **Journal of Vegetation science**, v. 21, n. 6, p. 1014-1024, 2010.

SOUTHWOOD, T. R.E. Habitat, the templet for ecological strategies?. **Journal of Animal Ecology**, v. 46, n. 2, p. 337-365, 1977.

SUGANUMA, M. S.; TOREZAN, J. M. D.; CAVALHEIRO, A.L. et al., Comparando metodologias para avaliar a cobertura do dossel e a luminosidade no sub-bosque de um reflorestamento e uma floresta madura. **Revista Árvore**, v. 32, n. 2, p. 377-385, 2008.

TABACHNICK, B. G.; FIDELL, L. S. **Using Multivariate Statistics**. 7. ed. New York: Pearson, 2018.

TAYLOR, A. R.; GAO, B.; CHEN, H. YH. The effect of species diversity on tree growth varies during forest succession in the boreal forest of central Canada. **Forest Ecology and Management**, v. 455, p. 117641, 2020.

THONG, P. et al. Pattern of forest recovery and carbon stock following shifting cultivation in Manipur, North-East India. **PloS one**, v. 15, n. 10, p. e0239906, 2020.

TILMAN, D. et al. Habitat destruction and the extinction debt. **Nature**, v. 371, n. 6492, p. 65-66, 1994.

VALÉRY, L. et al. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. **Biological invasions**, v. 10, n. 8, p. 1345-1351, 2008.

VALLADARES, F. Light Heterogeneity and Plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. **Progress In Botany**, v. 64, p. 439-471, 2003.

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

VILLA, P. M. et al. Intensification of shifting cultivation reduces forest resilience in the northern Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 430, p. 312-320, 2018.

VIOLLE, C.; NAVAS, M.-L.; VILE, D. et al., Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.

WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant and Soil**, v. 199, n. 2, p. 213-227, 1998.

WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; MOLES, A. T. et al., Plant Ecological Strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 125-159, 2002.

WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends In Ecology & Evolution**, v. 21, n. 5, p. 261-268, 2006.

WILSON, P. J.; THOMPSON, K. E. N.; HODGSON, J. G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. **The New Phytologist**, v. 143, n. 1, p. 155-162, 1999.

WILSON, S. D.; TILMAN, D. Quadratic variation in old-field species richness along gradients of disturbance and nitrogen. **Ecology**, v. 83, n. 2, p. 492-504, 2002.

WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; WESTOBY, M. et al., The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.

ZANZOTTERA, M. et al. Community-level variation in plant functional traits and ecological strategies shapes habitat structure along succession gradients in alpine environment. **Community Ecology**, v. 21, p. 55-65, 2020.

ZIMMER, A. et al. Time lag between glacial retreat and upward migration alters tropical alpine communities. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 30, p. 89-102, 2018.

APÊNDICE

Apêndice A – Pressupostos da MANOVA:

a-) Ausência de multicolinearidade (TABACHNICK; FIDELL, 2018), averiguada pela correlação de Pearson entre as variáveis dependentes, devendo o valor estar abaixo de 0,9 (KATZ, 2011); b-) Ter Normalidade multivariada (TABACHNICK; FIDELL, 2018), feita pelos testes de Mardia, baseada na distorção e curtose, onde, para o teste de normalidade multivariada, o H_0 é de que os dados apresentam distribuição normal a um nível de significância de $\alpha = 0,005$. Onde, para serem considerados normais, os dados devem possuir valor de p acima do nível de significância de α ; c) Ausência de *outliers* multivariados (TABACHNICK; FIDELL, 2018), a verificação da ausência de *outliers* multivariados é feita através dos valores críticos, baseados na distância de Mahalanobis, como, para este estudo, estão sendo utilizadas duas variáveis dependentes, o valor crítico a um valor de alfa de 0,001 é de 13,82, ou seja, as distancias de Mahalanobis dos dados devem ser menores do que 13,82 e apresentar valor de p maior do que 0,001 para não serem consideradas *outliers* significativos; d-) Apresentar relação linear entre as variáveis dependentes em cada nível das variáveis independentes, vista por meio de um gráfico de dispersão (TABACHNICK; FIDELL, 2018), sendo a verificação mais “subjativa” da MANOVA, já que é feita por meio de análise gráfica; e-) Apresentar homogeneidade das matrizes de variância e covariância entre os grupos, verificada pelo teste M de Box (TABACHNICK; FIDELL, 2018), a verificação deste pressuposto se dá a partir do teste M de Box, é um teste sensível para detectar a variação em várias amostras, visto que, para ser atestada a homogeneidade das matrizes, o valor p do teste M de Box deve ser superior a 0,001 de significância; e f-) Os grupos devem ser independentes (PITUCH; STEVENS, 2016), no presente caso, os valores de TransTotal% foram coletados em ambientes diferentes, demonstrando a independência das observações.

Apêndice B – Lista de espécies arbóreas com seus respectivos scores CSR e classe de estratégias, agrupadas por tempo de regeneração (inicial, < 30 anos; intermediário, 34 a 46 anos; e maduro, > 46 anos) em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).

Espécies	Tratamento	C (%)	S (%)	R (%)	Classe de estratégia
<i>Alseis pickelii</i> Pilger & Schmale	INICIAL	49,87	49,79	0,34	CS
<i>Anacardium occidentale</i> L.	INICIAL	49,32	50,68	0,00	CS
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	INICIAL	19,22	80,78	0,00	S/CS
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	INICIAL	33,29	60,62	6,09	S/CS
<i>Byrsonima sericea</i> DC.	INICIAL	25,94	74,06	0,00	S/CS
<i>Campomanesia dichotoma</i> (O.Berg) Mattos	INICIAL	37,17	61,54	1,29	CS
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécu	INICIAL	73,38	26,62	0,00	C/CS
<i>Chamaecrista ensiformis</i> (Vell.) H.S.Irwin & Barneby	INICIAL	18,82	81,18	0,00	S/CS
<i>Clitoria fairchildiana</i> R.A.Howard	INICIAL	56,94	35,92	7,14	CS
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Mart. ex Miers	INICIAL	28,57	71,43	0,00	S/CS
<i>Himatanthus phagedaenicus</i> (Mart.) Woodson	INICIAL	63,49	36,51	0,00	C/CS
<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.	INICIAL	31,14	68,86	0,00	S/CS
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	INICIAL	51,21	41,32	7,48	CS
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	INICIAL	33,60	64,67	1,73	S/CS
<i>Myrcia sylvatica</i> (G.Mey.) DC.	INICIAL	17,18	82,82	0,00	S/CS
<i>Ocotea glomerata</i> (Nees) Mez	INICIAL	41,05	58,95	0,00	CS
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	INICIAL	26,16	73,84	0,00	S/CS
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	INICIAL	56,75	35,90	7,36	CS
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	INICIAL	29,28	70,72	0,00	S/CS
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire et al.	INICIAL	80,07	16,95	2,97	C/CS
<i>Spondias mombin</i> L.	INICIAL	69,82	29,38	0,80	C/CS
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	INICIAL	69,12	30,88	0,00	C/CS
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	INICIAL	77,73	18,76	3,51	C/CS
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	INICIAL	35,87	62,65	1,49	S/CS

<i>Albizia pedicellaris</i> (DC.) L. Rico	INTERMEDIÁRIO	54,34	41,23	4,42	CS
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	INTERMEDIÁRIO	46,73	46,71	6,56	CS
<i>Alseis pickelii</i> Pilger & Schmale	INTERMEDIÁRIO	50,23	30,40	19,37	C/CSR
<i>Anacardium occidentale</i> L.	INTERMEDIÁRIO	52,44	43,94	3,61	CS
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	INTERMEDIÁRIO	13,11	86,89	0,00	S
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	INTERMEDIÁRIO	24,07	69,79	6,14	S/CS
<i>Byrsonima sericea</i> DC.	INTERMEDIÁRIO	34,38	62,09	3,53	S/CS
<i>Campomanesia dichotoma</i> (O.Berg) Mattos	INTERMEDIÁRIO	43,27	49,69	7,04	CS
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécu	INTERMEDIÁRIO	77,38	16,44	6,18	C/CS
<i>Chaetocarpus myrsinites</i> Baill.	INTERMEDIÁRIO	51,86	48,14	0,00	CS
<i>Chamaecrista ensiformis</i> (Vell.) H.S.Irwin & Barneby	INTERMEDIÁRIO	54,60	31,63	13,78	C/CSR
<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	INTERMEDIÁRIO	56,73	37,18	6,09	CS
<i>Cordia superba</i> Cham.	INTERMEDIÁRIO	62,36	29,01	8,63	C/CS
<i>Eriotheca macrophylla</i> (K.Schum.) A.Robyns	INTERMEDIÁRIO	84,90	10,87	4,23	C
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Mart. ex Miers	INTERMEDIÁRIO	32,20	67,80	0,00	S/CS
<i>Eugenia</i> sp. 2	INTERMEDIÁRIO	28,90	71,10	0,00	S/CS
<i>Guapira laxa</i> (Netto) Furlan	INTERMEDIÁRIO	55,96	36,57	7,47	CS
<i>Guapira nitida</i> (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell	INTERMEDIÁRIO	49,81	50,19	0,00	CS
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	INTERMEDIÁRIO	55,84	15,15	29,02	C/CSR
<i>Himatanthus phagedaenicus</i> (Mart.) Woodson	INTERMEDIÁRIO	66,30	17,86	15,84	C/CS
<i>Inga thibaudiana</i> DC.	INTERMEDIÁRIO	64,39	33,33	2,27	C/CS
<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.	INTERMEDIÁRIO	37,33	53,33	9,34	CS
<i>Luehea ochrophylla</i> Mart.	INTERMEDIÁRIO	39,21	48,97	11,81	CS/CSR
<i>Monteverdia distichophylla</i> (Mart. ex Reissek) Biral	INTERMEDIÁRIO	42,12	57,88	0,00	CS
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	INTERMEDIÁRIO	33,92	59,01	7,06	S/CS
<i>Myrcia sylvatica</i> (G.Mey.) DC.	INTERMEDIÁRIO	21,53	62,65	15,82	S/CSR
<i>Ouratea castaneaefolia</i> (DC.) Engl.	INTERMEDIÁRIO	36,21	63,79	0,00	S/CS

<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	INTERMEDIÁRIO	37,51	58,02	4,48	CS
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	INTERMEDIÁRIO	65,19	0,00	34,81	C/CR
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	INTERMEDIÁRIO	37,64	55,42	6,94	CS
<i>Pouteria grandiflora</i> (A.DC.) Baehni	INTERMEDIÁRIO	48,49	51,51	0,00	CS
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	INTERMEDIÁRIO	56,53	38,30	5,17	CS
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	INTERMEDIÁRIO	36,53	61,50	1,97	CS
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	INTERMEDIÁRIO	55,17	44,83	0,00	CS
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	INTERMEDIÁRIO	73,28	26,72	0,00	C/CS
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	FINAL	23,45	76,55	0,00	S/CS
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	FINAL	35,14	41,76	23,10	CS/CSR
<i>Brosimum rubescens</i> Taub.	FINAL	46,02	50,44	3,54	CS
<i>Casearia javitensis</i> Kunth	FINAL	44,33	49,59	6,08	CS
<i>Cupania racemosa</i> (Vell.) Radlk.	FINAL	59,26	30,07	10,67	C/CSR
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	FINAL	31,89	58,60	9,51	S/CSR
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Mart. ex Miers	FINAL	39,75	56,14	4,11	CS
<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) Rusby	FINAL	46,00	39,55	14,45	CS/CSR
<i>Inga capitata</i> Desv.	FINAL	52,79	40,33	6,88	CS
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.c	FINAL	13,27	70,73	16,00	S/SR
<i>Miconia amacurensis</i> Wurdack	FINAL	55,02	35,27	9,71	CS
<i>Miconia affinis</i> DC.	FINAL	40,84	51,84	7,33	CS
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	FINAL	48,76	32,09	19,15	C/CSR
<i>Monteverdia distichophylla</i> (Mart. ex Reissek)	FINAL	44,97	51,31	3,72	CS
Biral					
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	FINAL	32,45	55,90	11,65	S/CSR
<i>Ocotea glomerata</i> (Nees) Mez	FINAL	41,75	58,25	0,00	CS
<i>Ocotea gardneri</i> (Meisn.) Mez	FINAL	53,02	46,98	0,00	CS
<i>Ouratea polygyna</i> Engl.	FINAL	34,12	59,50	6,38	S/CS
<i>Ormosia bahiensis</i> Monach.	FINAL	62,29	28,93	8,79	C/CS
<i>Parkia pendula</i> (Willd.) Benth. ex Walp.	FINAL	82,26	0,00	17,74	C/CR
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	FINAL	40,15	49,93	9,92	CS

<i>Pouteria bangii</i> (Rusby) T.D.Penn.	FINAL	44,03	55,97	0,00	CS
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	FINAL	45,24	35,45	19,31	CS/CSR
<i>Protium giganteum</i> Engl.	FINAL	49,47	50,53	0,00	CS
<i>Rinorea guianensis</i> Aubl.	FINAL	45,90	42,80	11,30	CS/CSR
<i>Sacoglottis mattogrossensis</i> Malme	FINAL	36,04	63,96	0,00	S/CS
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire et al.	FINAL	54,02	45,98	0,00	CS
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	FINAL	34,28	50,27	15,45	CS/CSR
<i>Tachigali densiflora</i> (Benth.) L.G.Silva & H.C.Lima	FINAL	62,54	36,35	1,11	C/CS
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	FINAL	48,66	50,50	0,84	CS
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	FINAL	48,37	51,63	0,00	CS

Apêndice C – Resultados dos pressupostos para validação da análise de variância multivariada (MANOVA)

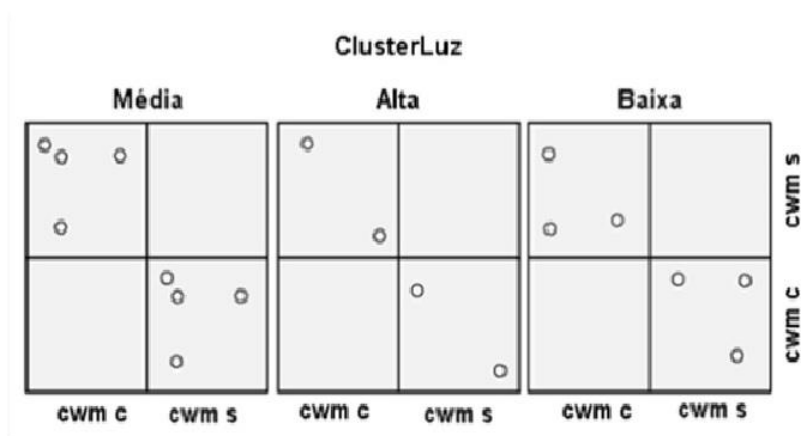
A) A ausência de multicolinearidade, onde, em primeiro momento, foi visto que os dados apresentaram multicolinearidade, pois a correlação entre CWM-C e CWM-S foi alta (Pearson $> 0,9$), por conta dessa alta correlação, foram feitas adequações nos dados através de uma PCA, após essa adequação, outro teste de correlação foi feito com os dados recém-substituídos, tendo-se um valor de p abaixo de $-0,004$, respeitando-se o pressuposto de ausência de multicolinearidade. Os testes subsequentes de pressupostos e a própria MANOVA foram feitos com os dados de variáveis dependentes resultantes da PCA;

B) A normalidade multivariada, confirmada pelo teste de Mardia, tanto nos parâmetros de distorção quanto de curtose, onde os valores de p foram de $0,965$ e $0,5378$, respectivamente;

C) Para a ausência de outliers multivariados, onde foi visto que a maior distância de Mahalanobis encontrada neste estudo foi de $4,56$, a um valor de p de $0,101$, sendo assim, a análise não possui outliers multivariados;

D) A linearidade das variáveis, que foi verificada com a análise da figura abaixo; e

E) Por fim, a homogeneidade das matrizes de variância e covariância, na qual o valor p do teste M de Box foi de $0,008$, respeitando o pressuposto estabelecido.



Relação entre as variáveis dependentes mediadas pelos níveis da variável independente em uma floresta tropical úmida (Recife, PE, Brasil).