

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA  
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO  
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**ESTRUTURA FUNCIONAL EM COMUNIDADES E ESTRATÉGIAS  
ECOLÓGICAS DE ESPÉCIES ARBÓREAS NA TRANSIÇÃO  
AMAZÔNIA-CERRADO**

**UNEMAT**  
**Wesley Jonatar Alves da Cruz**

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientadora: Profa. Dra. Beatriz Schwantes Marimon  
Coorientador: Prof. Dr. Oliver L. Phillips

Nova Xavantina-MT  
Julho, 2020

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA  
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO  
*CAMPUS DE NOVA XAVANTINA*  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**ESTRUTURA FUNCIONAL EM COMUNIDADES E ESTRATÉGIAS  
ECOLÓGICAS DE ESPÉCIES ARBÓREAS NA TRANSIÇÃO  
AMAZÔNIA-CERRADO**

**Wesley Jonatar Alves da Cruz**

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientadora: Profa. Dra. Beatriz Schwantes Marimon  
Coorientador: Prof. Dr. Oliver L. Phillips

Nova Xavantina-MT  
Julho, 2020

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES).

This study was partially funded by CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazilian Ministry of Education).

Walter Clayton de Oliveira CRB 1/2049

CRUZ, Wesley Jonatar.

C955e      Estrutura Funcional em Comunidades e  
Estratégias Ecológicas de Espécies Arbóreas na  
Transição Amazônia- Cerrado / Wesley Jonatar Cruz  
– Nova Xavantina, 2020.

121 f.; 30 cm. (ilustrações) Il. color. (sim)

Trabalho de Conclusão de Curso (Tese/Doutorado) –  
Curso de Pós-graduação Stricto Sensu (Doutorado) Ecologia  
e Conservação, Faculdade de Ciências Agrárias Biológicas e  
Sociais Aplicadas, Câmpus de Nova Xavantina,  
Universidade do Estado de Mato Grosso, 2020.

Orientador: Beatriz Schwantes Marimon

**TERMO DE APROVAÇÃO****ESTRUTURA FUNCIONAL EM COMUNIDADES E ESTRATÉGIAS  
ECOLÓGICAS DE ESPÉCIES ARBÓREAS NA TRANSIÇÃO  
AMAZÔNIA-CERRADO****Wesley Jonatar Alves da Cruz**

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Aprovado em \_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ de \_\_\_\_\_.

Banca Examinadora:

---

**Profa. Dra. Beatriz Schwantes Marimon** (Orientadora)  
Programa de pós-graduação em ecologia e conservação - PPGEC  
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT

---

**Profa. Dra. Adriane Esquivel Muelbert** (Membro titular)  
School of Geography, Earth and Environmental Sciences  
University of Birmingham

---

**Profa. Dra. Marina Corrêa Scalon** (Membro titular)  
Universidade Federal do Paraná - UFPR

---

**Prof. Dr. David Galbraith** (Membro titular)  
School of Geography  
University of Leeds

---

**Profa. Dra. Immaculada Oliveras Menor** (Membro titular)  
Environmental Change Institute, School of Geography and the Environment  
University of Oxford

---

**Prof. Dr. Denis S. Nogueira** (Membro suplente)  
Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Mato Grosso – IFMT

---

**Profa. Dra. Simone Matias Reis** (Membro suplente)  
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT

---

**Prof. Dr. Paulo Sérgio Morandi** (Membro suplente)  
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT

*Gostaria de dedicar esta obra à minha família, aos meus amigos e a todos que, de alguma maneira estão conectados comigo. Mas em especial, a todo jovem negro iniciando a carreira acadêmica e científica.*

## AGRADECIMENTOS

Ao povo brasileiro, que mesmo que indiretamente e muitas vezes inconscientemente dão a sua contribuição para o avanço da ciência no Brasil. Em um país onde ciência de excelência é desenvolvida em universidades públicas, podemos dizer que “a ciência é feita pelo povo”.

À Universidade do Estado de Mato Grosso – UNEMAT e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação - PPGEC, pela oportunidade de realizar um curso de doutorado nesta área tão rica chamada Ecologia.

À CAPES e a FAPEMAT pelo auxílio e financiamento desta pesquisa com a bolsa de doutorado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) que financiou o Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD), Transição Cerrado-Amazônia: bases ecológicas e socioambientais para a conservação (etapa III), pelo financiamento para o trabalho de campo e laboratório.

Ao Newton Fund - British Council, pela oportunidade de vivência e trabalho na Universidade de Leeds (Leeds, Reino Unido). Uma experiência fantástica e sem dúvidas muito importante para minha formação como pesquisador e como pessoa.

À pessoa que foi imprescindível para o planejamento e execução de todo este processo, a minha querida orientadora, Profa. Dra. Beatriz Schwantes Marimon. Sou grato a você professora, por todas as oportunidades, ensinamentos, confiança, respeito e sobretudo obrigado pela minha estadia em Nova Xavantina, especialmente no LABEV (Laboratório de Ecologia Vegetal, *Campus* de Nova Xavantina, UNEMAT). Espero que essa parceria se prolongue, resultando em bons frutos.

Ao Prof. Dr. Ben Hur Marimon Junior, por todo o apoio com o desenvolvimento do projeto, ensinamentos, oportunidades e pelo privilégio de trabalhar a seu lado.

À toda equipe do LABEV, pela ajuda nos trabalhos de campo e em laboratório, a todos que contribuíram direta ou indiretamente com este trabalho, um estudo desta magnitude só foi possível com a ajuda desta equipe totalmente competente e comprometida. Gostaria de agradecer em especial à Carla Heloísa e Denilson, grandes parceiros de trabalho e amigos para todas as horas.

À Laura Vanessa pela ajuda com a redação e leitura da tese e pelo carinho e paciência em todos os momentos.

Por último, mas não menos especial, à minha família, minha mãe Iolete, ao meu pai José Carlos, aos meus irmãos Lucas e Alison e ao meu terapeuta de pelo caramelo, Clark, pelo amor, carinho e apoio incondicional ao meu crescimento pessoal e profissional.

**MUITO OBRIGADO A TODOS!**

## SUMÁRIO

RESUMO .....	11
ABSTRACT .....	12
INTRODUÇÃO GERAL .....	13
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	16
<b>CAPÍTULO I</b> .....	20
Resumo .....	21
1. Introdução .....	23
2. Material e métodos .....	24
2.1 Área de estudo .....	24
2.2 Coleta de dados .....	25
2.3 Atributos funcionais .....	25
2.4 Análises .....	26
3. Resultados .....	27
4. Discussão .....	32
5. Referências bibliográficas .....	37
<b>CAPÍTULO II</b> .....	47
Resumo .....	48
1. Introdução .....	50
2. Material e métodos .....	52
2.1 Área de estudo .....	52
2.2 Coleta de dados .....	54
2.3 Análise de dados .....	54
3. Resultados .....	56
4. Discussão .....	62
4.1 Biogeografia funcional na transição Amazônia-Cerrado .....	63
4.2 Adaptações das espécies e estratégias ecológicas .....	66
5. Conclusão .....	68
6. Referências bibliográficas .....	69
Materiais suplementares .....	77
<b>CAPÍTULO III</b> .....	85
Resumo .....	86
1. Introdução .....	88
2. Material e métodos .....	90
2.1 Área de estudo .....	90
2.2 Coleta de dados e amostragem .....	91
2.3 Atributos funcionais e classificação das espécies .....	92

2.4 Análise de dados .....	92
3. Resultados.....	93
4. Discussão .....	99
4.1 Variabilidade intraespecífica de atributos x abundância .....	99
4.2 Variabilidade intraespecífica de atributos x biomassa .....	101
4.3 Variabilidade entre especialistas e generalistas de habitat .....	102
4.4 Implicações para a conservação .....	103
5. Considerações finais .....	104
6. Referências bibliográficas .....	105
Materiais suplementares .....	114

## RESUMO

A classificação de espécies vegetais quanto a sua função é uma alternativa eficaz para abordar questões ecológicas e respostas da vegetação em relação ao meio físico. Compreender a importância da variabilidade de estratégias e funções das espécies requer a quantificação de atributos funcionais em larga escala. Neste estudo investigamos a estrutura funcional regenerativa, *trade-offs*, estratégias ecológicas e a variabilidade intraespecífica de atributos funcionais em um amplo gradiente vegetacional entre a Amazônia e o Cerrado. Utilizamos um banco de dados composto por mais de 80.000 registros de atributos funcionais de quase 200 espécies arbóreas em 39 parcelas permanentes estabelecidas em cerrado típico, cerradão, floresta de galeria, floresta estacional semidecidual, floresta estacional perenifólia e floresta ombrófila aberta para responder as seguintes perguntas: 1) Quais são as estratégias regenerativas e a sua influência na estrutura destes diferentes tipos de vegetação? 2) Como a estrutura funcional muda e quais são os principais *trade-offs* e estratégias ecológicas das principais espécies de árvores da transição Amazônia-Cerrado? 3) A variabilidade intraespecífica de atributos funcionais é um indicador de melhor desempenho em espécies florestais e savânicas em multiescala? Nossos resultados mostraram que as estratégias regenerativas das espécies estão baseadas em frutos secos dispersos pelo vento ou frutos carnosos com dispersão por animais, sendo a zoocoria mais importante em todos os tipos de vegetação. Descobrimos a existência de marcantes estratégias de uso de recurso e sobrevivência em diferentes tipos de vegetação. Estratégias que mudam seguindo o gradiente desde as fitofisionomias savânicas e típicas do Cerrado até as florestais e típicas da Amazônia. Registramos evidências de que a variabilidade intraespecífica de atributos funcionais garante o crescimento populacional e a produtividade em escala regional. Concluímos que os atributos funcionais de frutos e sementes fornecem mecanismos para que as espécies arbóreas se reestabeleçam e a diversidade destas características pode favorecer as comunidades em cada tipo de vegetação, o que permitirá a elas suportar condições ambientais extremas. Os atributos morfológicos de folhas, cascas e ramos nos permitiram identificar as estratégias ecológicas e classificar os tipos de vegetação ao longo da transição Amazônia-Cerrado. Também verificamos que não só o valor dos atributos funcionais, mas a magnitude da variabilidade intraespecífica influencia no estabelecimento e ganho de biomassa aérea, causando, conseqüentemente, efeito nos padrões demográficos locais e regionais. Nossos resultados forneceram indicadores para a previsão da resposta das comunidades avaliadas frente a possíveis impactos ambientais, principalmente mudanças climáticas, possibilitando melhor gestão e conservação de espécies arbóreas.

**Palavras-chave:** florestas, savana, atributos funcionais, variabilidade, biogeografia funcional, recuperação

## ABSTRACT

The classification of plant species according to their function is an effective alternative to address ecological questions and responses of vegetation in relation to the environment. Understanding the importance of the variability of species strategies and functions requires the quantification of plant traits on a large scale. In this study we investigated the regenerative functional structure, trade-offs, ecological strategies and the intraspecific trait variability in a wide vegetation gradient between the Amazon and the Cerrado. We used a database composed of more than 80,000 records of functional attributes of almost 200 tree species in 39 permanent plots established in typical cerrado, cerradão, gallery forest, semideciduous seasonal forest, evergreen forest and open rain forest to answer the following questions: 1) What are the regenerative strategies and their influence on the structure of these different types of vegetation? 2) How does the functional structure change and what are the main trade-offs and strategies of the main tree species in the Amazon-Cerrado transition? 3) Is the intraspecific trait variability an indicator of better performance in forest and savanna species in multiscale? Our results showed that the species regenerative strategies are based on dry fruits dispersed by the wind or fleshy fruits dispersed by animals, being the most important zoocoria in all types of vegetation. We discovered the existence of remarkable strategies for resource use and survival in different types of vegetation. Strategies that change following the gradient from savanna and typical vegetation in the Cerrado to forest and typical in the Amazon. We record evidence that the intraspecific trait variability guarantees population growth and productivity on a regional scale. We conclude that the traits of fruits and seeds provide mechanisms for the tree species to reestablish themselves and the diversity of these characteristics can favor communities in each type of vegetation, which will allow them to withstand extreme environmental conditions. The morphological traits of leaves, bark and branches allowed us to identify ecological strategies and to classify the types of vegetation along the Amazon-Cerrado transition. We also found that not only the value of traits, but the magnitude of intraspecific variability influences the establishment and gain of aerial biomass, consequently causing an effect on local and regional demographic patterns. Our results provided indicators for predicting the response of the evaluated communities to possible environmental impacts, especially climate change, enabling better management and conservation of tree species.

**Keywords:** forests, savanna, functional traits, variability, functional biogeography, recovery.

## INTRODUÇÃO GERAL

Um dos principais desafios científicos atualmente na ecologia da vegetação é estabelecer uma ligação direta entre atributos mensurados a nível de organismo e processos ecossistêmicos, como por exemplo a medida da área foliar e a quantidade de biomassa alocada (Díaz et al., 2007). Informações como esta ajudam a desenvolver um profundo conhecimento a respeito da interação biótica com as características do ambiente e os processos ecossistêmicos (de Bello et al., 2011). O quanto a composição morfológica, anatômica, bioquímica e fisiológica mensurável a nível de indivíduo, chamados de atributos funcionais, tem influência nos fluxos ecossistêmicos (Lavorel e Garnier, 2002) consiste em uma nova visão de como medir a biodiversidade, se tratando de como a composição se relaciona com o ambiente.

Na ecologia baseada em atributos funcionais temos observado que é possível agregar atributos de organismos para explicar o funcionamento de populações e comunidades (Violle et al., 2014). Essa abordagem tem sido utilizada também para descrever a diversidade de formas e estratégias utilizando a variação entre indivíduos como chave (Stahl et al., 2013) e esta variabilidade de formas entre e dentro de espécies também exerce um impacto significativo na ciclagem do carbono (Reich et al., 2014).

Explicar a diversidade e atual coexistência de espécies em florestas tropicais têm sido um desafio para a ecologia de comunidades, gerando diversos debates sobre os fatores que governam estes padrões (Kraft et al., 2008). Dentre os esforços temos a teoria neutra, em que as comunidades são abertas com a presença, ausência e abundância relativa governadas por especiações, dispersões aleatórias, deriva ecológica e extinções (Hubbell, 2001). Por outro lado, a teoria do nicho enuncia que a coexistência de espécies é condicionada por fatores ambientais em que o nicho deve ser constituído por requisitos fisiológicos e biológicos das espécies (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957). Recentes avanços na ecologia funcional permitem uma melhor análise das estratégias adaptativas e tolerância ambiental utilizando a teoria do nicho como princípio para explicar a coexistência de espécies por meio de atributos funcionais (Poorter et al., 2008).

Atributos funcionais são definidos como as características morfo-fisio-fenológicas que influenciam indiretamente no crescimento, reprodução e sobrevivência das espécies vegetais (Violle et al., 2007). Métricas de atributos funcionais são eficientes em fornecer respostas para elucidar os processos que determinam o funcionamento das comunidades, demonstrando a interação dos organismos e o uso de recursos (Petchey e Gaston, 2002). A classificação de espécies vegetais quanto a sua função é uma alternativa eficaz para abordar questões ecológicas e respostas da vegetação com relação ao meio físico em que as espécies se encontram (Cornelissen et al., 2003). Segundo Hoffmann et al. (2012), as “espécies traço” presentes tanto na floresta quanto na savana, são as que mais

caracterizam a transição de uma formação vegetal para outra, com destaque para os atributos de resistência ao fogo.

Para a Amazônia, estudos registraram ainda a variação da diversidade filogenética em gradientes geográficos e ambientais com ênfase na idade geológica das florestas (Coronado et al., 2015) e para o Cerrado, pesquisas demonstraram a forte influência do ambiente na estruturação de comunidades arbóreas (Batalha et al., 2011; Françoso, 2014). Por exemplo, diferenças foram encontradas entre tipos de vegetação na Amazônia, com investimentos distintos em atributos voltados para o crescimento e/ou defesa, principalmente em transições de florestas de terra firme para florestas inundáveis (Fine et al., 2006). Métricas de diversidade funcional também fornecem informações importantes a respeito da estrutura das comunidades, como processos determinísticos e estocásticos que as influenciam (Ricotta e Moretti, 2011). Entretanto, ainda permanecem muitas questões relativas aos mecanismos de montagem e evolução da diversidade amazônica, com destaque para a borda sul, na zona de transição com o Cerrado (Hoorn et al., 2010).

A transição entre fitofisionomias savânicas e florestais têm sido caracterizada por uma complexa interação entre fatores climáticos, sazonalidade, fogo, solo, herbivoria e atributos funcionais das espécies (Marimon et al., 2006; Lehmann et al., 2011; Hoffmann et al., 2012; Zilli et al., 2014) e o povoamento de espécies em cada tipo de vegetação é regulado pela ação do fogo (Murphy e Bowman, 2012), filtro ambiental determinante, principalmente nas áreas de Cerrado. Estudos tem relatado tanto o avanço da floresta sobre o cerrado por meio de invasão de espécies florestais devido à exclusão do fogo (Geiger et al., 2011), quanto à savanização das áreas florestais em decorrência de mudanças no clima e frequência de incêndios (Silvério et al., 2013). Contudo, a tendência atual é que as savanas estabelecidas em áreas de transição estejam passando por um processo de adensamento devido as mudanças climáticas na região e pela presença de espécies florestais generalistas, que possuem estratégias ecológicas e possivelmente atributos (funcionais) para colonizar as áreas de savana (Passos et al., 2018).

A faixa de transição Amazônia-Cerrado é uma região hiperdinâmica que ao longo dos anos vêm sofrendo com o declínio populacional de espécies vegetais ocasionado por mudanças no uso da terra e mudanças climáticas (Marimon et al., 2014). Assim, a análise da interação entre fatores intrínsecos e extrínsecos com base em traços funcionais e certos grupos de plantas, poderão auxiliar na compreensão da origem e diversificação na Amazônia (Baker et al., 2014).

Atualmente, diversos campos da ciência global, incluindo a ecologia, estão em uma nova era, a dos “grandes bancos de dados” (Hampton et al., 2013), os quais, com informações de organismos e comunidades nos possibilitam explorar padrões ecológicos nunca antes investigados, como a caracterização do funcionamento de ecossistemas inteiros (Reichstein et al., 2014). Acessar dados de atributos funcionais para um grande número de espécies nos permitirá testar o nível de

conservantismo, um princípio-chave na biologia evolutiva de grupos (Wiens et al., 2010), e validar modelos globais descritos para vegetações (Zaehle e Friend, 2010). Enquanto grande parte dos estudos sobre variação de atributos funcionais tem se concentrado em uma escala global utilizando grandes bancos de dados (Baraloto et al., 2010), são poucas as iniciativas em uma larga escala regional com atributos coletados e mensurados utilizando uma metodologia padronizada, que representam diferentes aspectos das plantas e ainda assim com um limitado número de espécies (Díaz et al., 2004). Assim, compreender os padrões da variabilidade de atributos funcionais nas estratégias das espécies com maior precisão requer uma quantificação dos atributos funcionais em larga escala (Souza et al., 2016).

É pertinente a compreensão das respostas das comunidades frente aos diversos filtros ambientais para que seja possível fazer previsões futuras a respeito da conservação de linhagens evolutivas presentes na biodiversidade amazônica (Coronado et al., 2015). Neste estudo investigaremos a estrutura funcional regenerativa, *trade-offs*, estratégias ecológicas e a variabilidade intraespecífica de atributos funcionais em um amplo gradiente de vegetação entre a Amazônia e o Cerrado. Para isto, construímos um banco de dados composto por mais de 80.000 registros de atributos funcionais, de aproximadamente 200 espécies arbóreas amostradas em 39 parcelas permanentes estabelecidas ao longo da transição Amazônia-Cerrado.

Assim, perguntamos: qual a estrutura funcional e as estratégias ecológicas adotadas pelas espécies em diferentes tipos de vegetação na transição Amazônia-Cerrado? Nossa hipótese foi que o ambiente tem um papel predominante na estruturação destas comunidades, originando tipos vegetacionais funcionalmente distintos e com estratégias particulares e agrupadas de acordo com cada ambiente, visto que o padrão de agregação funcional e filogenética foi registrado como comum em florestas (Webb et al., 2002; Vamosi et al., 2009).

A falta de conhecimento sobre a variação de atributos funcionais em diferentes escalas limita a compreensão a respeito das síndromes de atributos, fundamental para entender a diversidade de forma e função das plantas (Oliveras et al., 2020). Nossos dados contribuirão para entender quais processos ecológicos estão ocorrendo na dinâmica das comunidades vegetais da transição Amazônia-Cerrado. Para isso, utilizamos três abordagens para avaliar como as estratégias ecológicas de árvores podem determinar a performance, a estrutura das comunidades e a implicação disso para a sobrevivência em uma zona de transição ecológica. O Capítulo I foi fundamentado nos atributos funcionais regenerativos (frutos e sementes), aqueles ligados a recuperação de florestas frente a distúrbios e manutenção das populações. No Capítulo II utilizamos um banco de dados mais robusto incluindo atributos foliares, de troncos e ramos, abrangendo grande parte do espectro econômico da planta (originalmente quantificado por Reich et al., 1992, 1997 e 1999; Wright et al., 2004) e com grande poder preditivo sobre as estratégias ecológicas de crescimento e sobrevivência das mesmas.

No Capítulo III apresentamos os limites, a amplitude e a variabilidade das estratégias ecológicas deste elenco de espécies em escalas local e regional e a implicação disso para o desempenho dessas espécies arbóreas na dinâmica da vegetação da mais extensa zona de transição entre biomas da América do Sul.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baker, T. R., Pennington, R. T., Magallon, S., Gloor, E., Laurance, W. F., Alexiades, M., ... & Oliveira, A. A. (2014). Fast demographic traits promote high diversification rates of Amazonian trees. *Ecology Letters*, 17(5), 527-536.
- Baraloto, C., Timothy Paine, C. E., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A. M., ... & Chave, J. (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology letters*, 13(11), 1338-1347.
- Batalha, M. A., Silva, I. A., Cianciaruso, M. V., Franca, H., & de Carvalho, G. H. (2011). Phylogeny, traits, environment, and space in cerrado plant communities at Emas National Park (Brazil). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(11), 949-956.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., & Batalha, M. A. (2009). Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9(3), 93-103.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... & Pausas, J. G. (2003). A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335-380.
- Coronado, H. E. N., Dexter, K. G., Pennington, R. T., Chave, J., Lewis, S. L., Alexiades, M. N., ... & Arets, E. J. (2015). Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. *Diversity and Distributions*, 21(11), 1295-1307.
- de Bello, F., Lavorel, S., Albert, C. H., Thuiller, W., Grigulis, K., Dolezal, J., ... & Lepš, J. (2011). Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(2), 163-174.
- Diaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H., Jalili, A., ... & Band, S. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science*, 15(3), 295-304.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20684-20689.

- Fine, P. V., Miller, Z. J., Mesones, I., Irazuzta, S., Appel, H. M., Stevens, M. H. H., ... & Coley, P. D. (2006). The growth-defence trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology*, 87(sp7), 150-162.
- Françoso, R. D. (2014). Padrões biogeográficos e composição das Comunidades arbóreas do Cerrado brasileiro. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, 158 f.
- Geiger, E. L., Gotsch, S. G., Damasco, G., Haridasan, M., Franco, A. C., & Hoffmann, W. A. (2011). Distinct roles of savanna and forest tree species in regeneration under fire suppression in a Brazilian savanna. *Journal of Vegetation Science*, 22(2), 312-321.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California thrasher. *Auk*, 34, 427-433.
- Hampton, S. E., Strasser, C. A., Tewksbury, J. J., Gram, W. K., Budden, A. E., Batcheller, A. L., ... & Porter, J. H. (2013). Big data and the future of ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(3), 156-162.
- Hoffmann, W. A., Geiger, E. L., Gotsch, S. G., Rossatto, D. R., Silva, L. C., Lau, O. L., ... & Franco, A. C. (2012). Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology letters*, 15(7), 759-768.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., ... & Jaramillo, C. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330(6006), 927-931.
- Hubbell S. P. (2001). *The unified neutral theory of Biodiversity and Biogeography*. Monographs in population biology. Princeton, Univ. Press, Princeton.
- Hutchinson G. E. (1957). Population studies-animal ecology and demography, concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Kraft, N. J., Valencia, R., & Ackerly, D. D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322(5901), 580-582.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.
- Lehmann, C. E., Archibald, S. A., Hoffmann, W. A., & Bond, W. J. (2011). Deciphering the distribution of the savanna biome. *New Phytologist*, 191(1), 197-209.
- Marimon, B. S., Lima, E. D. S., Duarte, T. G., Chieregatto, L. C., & Ratter, J. A. (2006). Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian Forest ecotone. *Edinburgh Journal of Botany*, 63(2-3), 323-341.

- Marimon, B. S., Marimon-Junior, B. H., Feldpausch, T. R., Oliveira-Santos, C., Mews, H. A., Lopez-Gonzalez, G., ... & Miguel, A. (2014). Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest-cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2), 281-292.
- Murphy, B. P., & Bowman, D. M. J. S. (2012). What controls the distribution of tropical forest and savanna? *Ecology Letters*, 15(7), 748-758.
- Oliveras, I., Bentley, L., Fyllas, N. M., Gvozdevaite, A., Shenkin, A. F., Prepah, T., ... & Schwantes Marimon, B. (2020). The influence of taxonomy and environment on leaf trait variation along tropical abiotic gradients. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 18.
- Passos, F. B., Marimon, B. S., Phillips, O. L., Morandi, P. S., das Neves, E. C., Elias, F., ... & Junior, B. H. M. (2018). Savanna turning into forest: concerted vegetation change at the ecotone between the Amazon and "Cerrado" biomes. *Brazilian Journal of Botany*, 41(3), 611-619.
- Petchey, O. L., & Gaston, K.J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3), 402-411.
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., ... & Muller-Landau, H. C. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7), 1908-1920.
- Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological monographs*, 62(3), 365-392.
- Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(25), 13730-13734.
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., Walters, M. B., Vose, J. M., Gresham, C., Volin, J. C., & Bowman, W. D. (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80(6), 1955-1969.
- Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275-301.
- Reichstein, M., Bahn, M., Mahecha, M. D., Kattge, J., & Baldocchi, D. D. (2014). Linking plant and ecosystem functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13697-13702.
- Ricotta, C., & Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167, 181-188.
- Silvério, D. V., Brando, P. M., Balch, J. K., Putz, F. E., Nepstad, D. C., Oliveira-Santos, C., & Bustamante, M. M. (2013). Testing the Amazon savannization hypothesis: fire effects on invasion of

a neotropical forest by native cerrado and exotic pasture grasses. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B: Biological sciences*, 368(1619), 20120427.

Souza, F. C., Dexter, K. G., Phillips, O. L., Brienen, R. J., Chave, J., Galbraith, D. R., ... & Alexiades, M. (2016). Evolutionary heritage influences Amazon tree ecology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1844), 20161587.

Stahl, U., Kattge, J., Reu, B., Voigt, W., Ogle, K., Dickie, J., & Wirth, C. (2013). Whole-plant trait spectra of North American woody plant species reflect fundamental ecological strategies. *Ecosphere*, 4(10), 1-28.

Vamosi, S. M., Heard, S. B., Vamosi, J. C., & Webb, C. O. (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular ecology*, 18(4), 572-592.

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892.

Violle, C., Reich, P. B., Pacala, S. W., Enquist, B. J., & Kattge, J. (2014). The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13690-13696.

Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 475-505.

Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., ... & Hawkins, B. A. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters*, 13(10), 1310-1324.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Flexas, J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.

Zaehle, S., & Friend, A. D. (2010). Carbon and nitrogen cycle dynamics in the O-CN land surface model: 1. Model description, site-scale evaluation, and sensitivity to parameter estimates. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(1).

Zilli, G., Marimon, B. S., de Carvalho, M. A. C., Sobral, F. L., & Marimon-Junior, B. H. (2014). Avaliação temporal das características funcionais de espécies arbóreas em fitofisionomias da transição Cerrado-Amazônia, Mato Grosso, Brasil. *Biotemas*, 27(4), 51-61.

---

# CAPÍTULO I

---

FORMATADO SEGUINDO AS NORMAS DA *ACTA OECOLOGICA*

## DIVERSIDADE FUNCIONAL E ATRIBUTOS REGENERATIVOS EM COMUNIDADES ARBÓREAS NA TRANSIÇÃO AMAZÔNIA-CERRADO

### Resumo

Atributos morfológicos regenerativos são elementos importantes para a ecologia de comunidades vegetais, pois afetam os processos de adaptação, dispersão, germinação, colonização e estabelecimento no ecossistema. Entender a complexa rede de mecanismos que influenciam e controlam a recuperação das florestas é uma questão-chave para a ecologia de florestas tropicais. O objetivo deste estudo foi avaliar como as características morfofuncionais e a diversidade funcional de frutos estão relacionadas com as fitofisionomias da transição Amazônia-Cerrado. Analisamos as espécies arbóreas em 39 parcelas de um hectare de cerradão, cerrado típico, florestas estacionais perenifólias e semidecíduais, florestas ombrófilas abertas, florestas inundáveis e florestas de galeria. Elaboramos um banco de dados com os atributos funcionais regenerativos (comprimento e largura do fruto, número de sementes por fruto, consistência do fruto e tipo de dispersão) de um total de 196 espécies que constituem até 80% da área basal de cada parcela. Nossos resultados revelaram diferenças entre todos os atributos funcionais regenerativos para os tipos vegetacionais distintos. As florestas apresentaram composição de espécies menos redundantes funcionalmente com base no número de grupos funcionais. Verificamos elevado *turnover* na composição de espécies e *turnover* funcional parcial, com os diferentes tipos vegetacionais compartilhando parte das estratégias regenerativas. Os atributos avaliados não foram eficientes na distinção dos tipos de vegetação, mas foram para a diferenciação de grupos funcionais de espécies. Estes resultados nos ajudam a compreender como estes tipos de vegetação poderão responder frente a distúrbios e em um cenário futuro de mudanças ambientais e climáticas, o que poderá representar uma ferramenta útil para avaliarmos a estabilidade da vegetação da transição entre os dois maiores biomas da América do Sul.

**Palavras-chave:** atributos funcionais, dispersão, frutos, florestas, savana.

**Abstract**

Regenerative morphological traits are important elements for the ecology of plant communities, as they affect the processes of adaptation, dispersion, germination, colonization and establishment in the ecosystem. Understanding a complex network of mechanisms that influence and control forest recovery is a key for tropical forest ecology. The aim of the study was to evaluate how the morphofunctional traits and the functional diversity of fruits are related to the phytophysiognomies of the Amazon-Cerrado transition. We sampled tree species in 39 one-hectare permanent plots, including cerradão, typical cerrado, evergreen and semi-deciduous seasonal forests, open rainforests, flooded forests and gallery forests. We prepared a database with the regenerative traits (length and width of the fruit, number of seeds per fruit, fruit consistency and type of dispersion) of a total of 196 species that special up to 80% of the basal area of each plot. Our results revealed differences between all regeneration traits for different vegetation types. The forests showed a species composition less redundant unctionally based on the number of functional groups. We verified high turnover in species composition and partial functional turnover, with different vegetation types sharing part of the regenerative strategies. The traits obtained were not efficient in distinguishing the types of vegetation, but were for differentiating groups of species. These results help us to understand how these types of resources respond to disturbances and in a future scenario of environmental and climatic changes, which can represent a useful tool for assessing the stability of vegetation in the transition zone between South America's two largest biomes.

**Keywords:** functional traits, dispersion, fruits, forests, savanna.

## 1. Introdução

Atributos morfológicos regenerativos, como aqueles relacionados a dispersão e estabelecimento de plântulas são elementos importantes para a ecologia de comunidades vegetais, pois afetam os processos de adaptação, dispersão, germinação, colonização e estabelecimento no ecossistema (Vandelook et al., 2012; Romero-Saritama e Pérez-Ruíz, 2016). As espécies adotam estratégias de regeneração distintas em resposta direta a diferentes pressões seletivas, permitindo a coexistência dentro da comunidade (Hutchings, 1986; Houle, 1991). Assim, o conhecimento dos fatores que afetam a regeneração das florestas é crucial para o entendimento da restauração frente a distúrbios e é determinante para permitir a recuperação destes ambientes (Vieira e Scariot, 2006). Entender a complexa rede de mecanismos bióticos que influenciam e controlam a recuperação das florestas é uma questão-chave para a ecologia de florestas tropicais (Powers et al., 2009). Por exemplo, as mudanças na interação planta-polinizador podem afetar a dispersão de sementes e o recrutamento de plântulas e, conseqüentemente, reduzir o tamanho da população ou promover sua extinção local (Girão et al., 2007).

As condições ambientais são decisivas na origem de pressões seletivas que influenciam diretamente os mecanismos responsáveis pela regeneração das plantas (Houle, 1991; Grime, 2006). Alguns autores têm destacado que entre as principais características que afetam a regeneração de fitofisionomias tropicais estão o regime de fogo, precipitação, temperatura, disponibilidade de recursos (luz e nutrientes), frequência e intensidade de eventos de seca (Vargas-Rodriguez et al., 2005). Nesse caso, o ritmo regenerativo de espécies tropicais é uma consequência da adaptação aos fatores abióticos e estes são refletidos diretamente nos atributos funcionais das mesmas, existindo em cada ambiente um elenco de estratégias regenerativas associadas aos atributos do meio em que as comunidades estão estabelecidas (van Schaik et al., 1993).

Os estudos de atributos funcionais intrínsecos com o potencial de explicar a variação dos padrões de riqueza e as taxas de diversificação têm um longo histórico na ecologia, mostrando evidentes relações entre os atributos das plantas e as propriedades dos ecossistemas, como a produtividade e a biomassa em florestas (Baker et al., 2014). Os ecossistemas são dinâmicos e compreender quais aspectos da biodiversidade melhor se relacionam com as funções ecossistêmicas é fundamental para embasar políticas de gestão adequadas (Cadotte et al., 2012), principalmente em áreas com forte histórico de interferência antrópica.

A faixa de transição Amazônia-Cerrado, que separa os dois maiores biomas sul-americanos, consiste em uma região hiperdinâmica que ao longo dos anos vêm sofrendo com o declínio populacional de espécies vegetais, ocasionado por mudanças no uso da terra e eventos climáticos extremos (Marimon et al., 2014; Marques et al., 2019). Considerando que diferentes fitofisionomias estão sujeitas a pressões ambientais distintas, esperamos a ocorrência de diferentes padrões

regenerativos nas florestas da transição Amazônia-Cerrado, região caracterizada por uma complexa interação de fatores ambientais (Marimon et al., 2006).

O objetivo deste estudo foi avaliar como as características morfofuncionais e a diversidade funcional de frutos estão relacionadas com os tipos de vegetação da transição Amazônia-Cerrado. Levantamos as seguintes perguntas e hipóteses: a) Como os atributos funcionais regenerativos diferem entre as fitofisionomias da transição? Esperamos maior proporção de espécies com frutos carnosos e grandes nas florestas mais úmidas em contraste de maiores proporções de espécies dispersas pelo vento e com diásporo menor em florestas mais secas e savanas. Pois é esperado que em ambientes ricos em nutrientes e água exista maior proporção de espécies que produzem frutos carnosos dispersos por animais. (Howe e Smallwood, 1982; Tabarelli et al., 2003; Correa et al., 2015); b) Qual é o padrão de *turnover* funcional observado entre as fitofisionomias? Esperamos encontrar um *turnover* completo com alta dissimilaridade funcional e florística, pois este padrão é esperado entre ambientes com características distintas (Swenson et al., 2012); c) Existe agrupamento ou divergência na estrutura funcional regenerativa? Esperamos registrar um agrupamento funcional, uma vez que a agregação filogenética e funcional foi registrada como comum em florestas tropicais (Webb et al., 2002; Vamosi et al., 2009); d) Qual atributo funcional regenerativo é o melhor preditor para as diferentes fitofisionomias? Temos a hipótese de que as dimensões do fruto são melhores preditores, por que o tamanho do diásporo determina a permanência da semente próxima ou distante da matriz e também estão ligadas ao tipo de dispersor, o que se relaciona fortemente com a composição local (Howe e Smallwood, 1982).

## 2. Material e métodos

### 2.1 Área de estudo

Realizamos o estudo na zona de transição Amazônia-Cerrado, com unidades amostrais (parcelas) estabelecidas desde o sul do Pará, contornando a borda sul da Terra Indígena do Xingu, até a porção centro-norte do estado de Mato Grosso (Fig. 1). Utilizamos dados de 39 parcelas permanentes de um hectare cada, classificadas como: cerrado típico (CT), cerradão (CD), florestas de galeria (FG), florestas inundáveis (FI) e florestas perenifólias, semidecíduais e ombrófilas abertas (FO).

O clima da região é Aw (tropical com invernos secos) e Am (tropical de monção) pela classificação de Köppen (Alvares et al., 2013). A média anual de precipitação e temperatura é de 1.511 a 2.353 mm e 24,1 a 27,3 °C respectivamente (Hijmans et al., 2005).

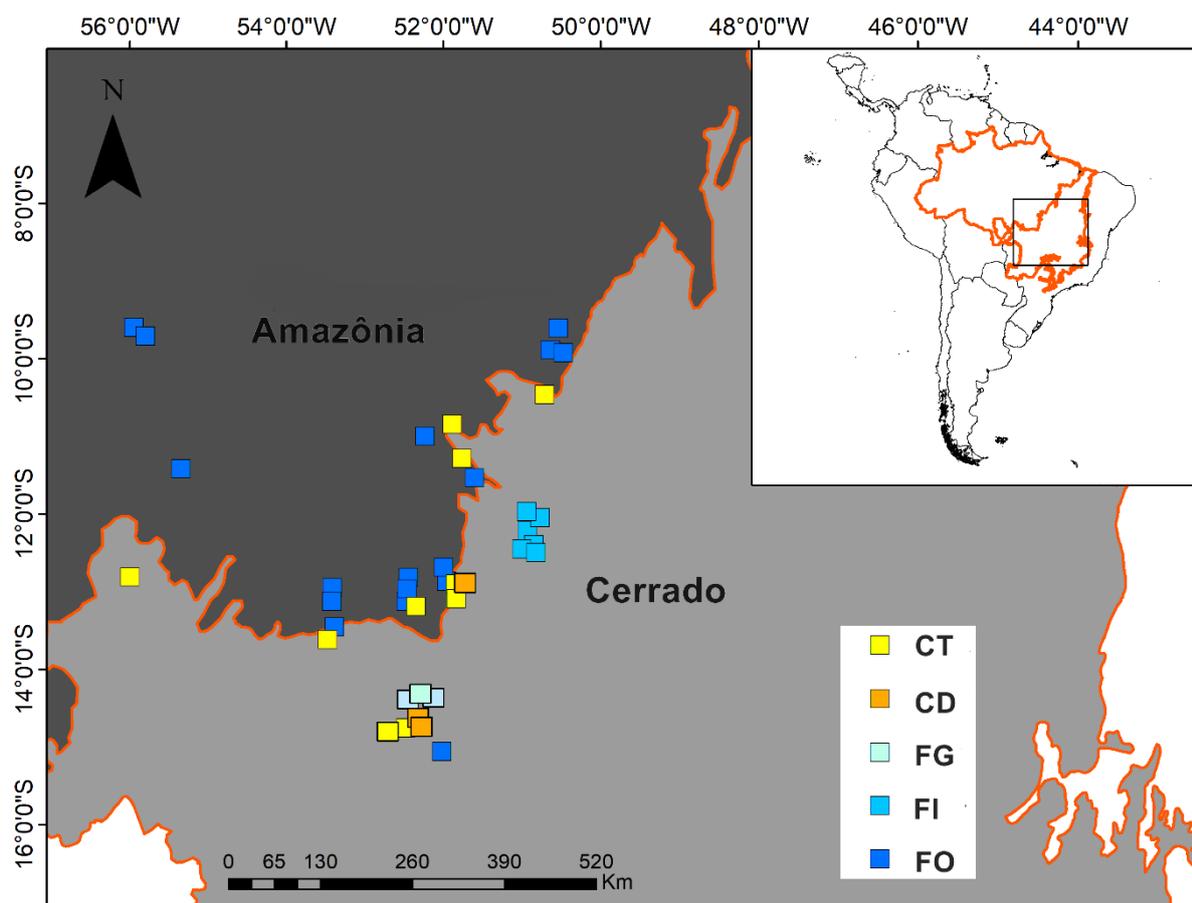


Fig. 1. Localização das 39 parcelas de um hectare estabelecidas na transição Amazônia-Cerrado. CT = cerrado típico, CD = cerradão, FG = floresta de galeria, FI = floresta inundável, FO = florestas perenifólias, semidecíduais e ombrófilas abertas.

## 2.2 Coleta de dados

Utilizamos as listas de espécies geradas nos inventários mais recentes realizados pela equipe de pesquisadores do Laboratório de Ecologia Vegetal da UNEMAT de Nova Xavantina, nos quais o nível de inclusão dos diâmetros do tronco foi de 10 cm, à 1,30 m (formações florestais) ou 0,30 m do solo (formações savânicas). Classificamos as famílias de acordo com APG IV (Chase et al., 2016) e para os nomes das espécies seguimos a Flora do Brasil 2020 em construção (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>). O material testemunha está depositado nos herbários: NX (UNEMAT - Nova Xavantina, MT), UB (Universidade de Brasília, Brasília-DF), IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Brasília-DF) e CEN (Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília-DF).

## 2.3 Atributos funcionais

Definimos como atributos funcionais regenerativos: síndrome de dispersão, consistência do fruto, quantidade de sementes por fruto e comprimento e largura do fruto. Determinamos a síndrome

de dispersão (zoocoria, anemocoria e autocoria), a consistência do fruto (seco e carnosos) e a quantidade de sementes por fruto a partir das características dos diásporos, de observações em campo e de informações bibliográficas (Pott e Pott, 1994; Lorenzi, 1998; Barroso et al., 2000; Perez-Harguindeguy et al., 2016). Utilizamos informações de comprimento e largura dos diásporos obtidas em amostras herborizadas e disponibilizadas on-line (<http://splink.cria.org.br>; <http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc>; <http://sweetgum.nybg.org/science/vh/> e outros herbários virtuais), selecionando apenas amostras coletadas dentro dos limites do estado de Mato Grosso. Medimos cinco réplicas de frutos para cada espécie (Thompson et al., 1993) e elaboramos um banco de dados com os atributos funcionais das espécies que constituem até 80% da área basal de cada parcela, seguindo a metodologia recomendada por Garnier et al. (2004) quando o objetivo é compreender como o ambiente molda as características da vegetação e como os atributos funcionais afetam a produtividade local. Em síntese todas as análises foram baseadas em dados obtidos em herbário e bibliografia disponível e que a partir destes dados, um valor de atributo foi determinado para cada espécie e este valor foi atribuído para os indivíduos destas espécies presentes nas 39 parcelas estudadas.

## 2.4 Análises

Para verificar a diferença dos atributos funcionais entre as fitofisionomias comparamos os atributos funcionais quantitativos (comprimento, largura e número de sementes por fruto) utilizando Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) em que utilizamos o tipo de vegetação e o tipo de dispersão como preditores (efeito fixo) e as parcelas como efeito aleatório. Utilizamos o teste de Dunn *a posteriori*, para múltiplas comparações da mediana entre os grupos utilizando o pacote `dunn.test` (Dinno, 2015).

Para comparação das síndromes de dispersão e da consistência dos frutos utilizamos o teste Chi-quadrado para amostras independentes, inserindo em uma tabela de contingência as proporções das espécies pertencentes a cada classe dentro das fitofisionomias. Realizamos também uma ordenação utilizando uma análise de componentes principais (PCA) do pacote `vegan` utilizando uma matriz com os atributos funcionais de cada espécie por fitofisionomia (Oksanen et al., 2017).

Para calcularmos o índice FD (*Functional Diversity*) e a dissimilaridade funcional (*Functional Beta Diversity-FDB*) construímos um dendrograma funcional a partir de uma matriz (espécies × características funcionais) transformada em uma matriz de distância utilizando a distância de Gower para o tratamento de dados categóricos e quantitativos (Pavoine et al., 2009) utilizando os pacotes `ade4` (Dray et al., 2007) e `ape` (Paradis et al., 2004). Para a dissimilaridade na composição florística construímos uma matriz de presença e ausência com todas as espécies das comunidades (espécies × fitofisionomias) utilizando o índice de Jaccard com o método de agrupamento simples por média ponderada (WPGMA) utilizando o pacote `vegan` (Oksanen et al., 2017). Para comparar a

dissimilaridade funcional e a dissimilaridade na composição florística calculamos o total de FBD e o índice de Jaccard entre todos os pares de comparações e analisamos a diferença estatística com uma ANOVA.

Utilizamos modelos nulos para testar se os atributos funcionais são agrupados ou dispersos e determinar se a coexistência das espécies é igual se comparada ao acaso com relação a estrutura funcional regenerativa. Comparamos ainda os valores de FD em 1.000 comunidades construídas aleatoriamente com base no *pool* de espécies de cada fitofisionomia. Em seguida, calculamos o tamanho do efeito padronizado de FD e realizamos o teste *t* para uma amostra, comparando a média de valores de efeito padronizado com relação à média zero utilizando o pacote `picante` (Kembel et al., 2010). Valores do tamanho do efeito padronizado de FD maiores do que zero indicam diversidade funcional maior do que a esperada pelo acaso (agrupamento funcional) e valores menores do que zero indicam diversidade funcional menor do que a esperada pelo acaso (dispersão funcional) (Webb, 2000).

Para verificar qual atributo funcional foi o melhor preditor das fitofisionomias utilizamos o modelo de média Bayesiana com o pacote `BMS` (Zeugner e Feldkircher, 2015) em que os atributos funcionais regenerativos foram usados como variáveis explicativas e as fitofisionomias como variável resposta. Os modelos de média Bayesiana são uma extensão dos métodos usuais de inferência Bayesiana, que utilizam o teorema de Bayes para produzir parâmetros e modelos posteriores, permitindo a seleção do modelo pela enumeração completa do espaço do modelo (Hoeting et al., 1999; Fragoso et al., 2018). Realizamos todas as análises no programa R (R Core Team, 2018) e consideramos o nível de significância a 5% para todas as análises.

### 3. Resultados

Amostramos as características funcionais de 196 espécies de árvores, 60 em cerrado típico (CT), 27 em cerradão (CD), 22 em florestas de galeria (FG), 23 em florestas inundáveis (FI) e 103 em florestas perenifólias, semideciduais e ombrófilas abertas (FO). As medidas de comprimento e largura dos frutos revelaram dimensões menores para as espécies das parcelas de FO e maiores para o CT (Tabela 1). O comprimento dos frutos de espécies das FO foi significativamente menor com relação ao CD, CT e as FI, e a largura dos frutos das FO foi significativamente menor apenas se comparada com o cerradão (Tabela 1). As espécies de cerrado típico apresentaram também maior número de sementes por fruto em comparação com as FI (Tabela 1).

Com relação aos atributos funcionais qualitativos, as fitofisionomias apresentaram relação com a síndrome de dispersão e a consistência dos frutos. Os maiores valores percentuais de zoocoria foram registrados para as florestas (FO, FI e FG) e os menores para o cerrado típico e o cerradão, sendo que essas duas fitofisionomias também apresentaram as maiores proporções de frutos secos

(Tabela 1). As espécies com dispersão anemocóricas apresentaram frutos significativamente maiores do que as espécies autocóricas e zoocóricas em todas fitofisionomias (Tabela Suplementar 2 e Figura Suplementar 2). Contudo, ao comparar espécies de mesmo tipo de dispersão entre fitofisionomias, o tamanho do fruto foi similar, por exemplo, as espécies anemocóricas do cerrado típico apresentaram o comprimento próximo aos das espécies anemocóricas das florestas perenifólias, semidecíduais e ombrófila aberta (Tabela Suplementar 2 e Figura Suplementar 2). As fitofisionomias não diferiram em termos de diversidade funcional (FD), mas para a riqueza de grupos funcionais (FGr) encontramos diferença apenas entre as FI e as FO, que apresentaram a maior média (Tabela 1).

Tabela 1. Estatística dos atributos funcionais regenerativos para diferentes fitofisionomias na transição Amazônia-Cerrado. Para as variáveis quantitativas os valores indicam média e desvio padrão entre parênteses. Médias significativamente diferentes não compartilham a mesma letra. CT = cerrado típico, CD = cerradão, FG = floresta de galeria, FI = floresta inundável, FO = floresta perenifólia, semidecidual e ombrófila aberta, GLMM = Modelo linear generalizado misto, FD = diversidade funcional, FGr = riqueza de grupos funcionais.

Variáveis	CT	CD	FG	FI	FO	GLMM( <i>p</i> )	X <sup>2</sup> ( <i>p</i> )
Comprimento do fruto (cm)	3,95 <sub>a(3,48)</sub>	3,64 <sub>a(3,59)</sub>	2,71 <sub>ab(1,99)</sub>	2,41 <sub>a(1,08)</sub>	2,17 <sub>b(2,00)</sub>	<0,001	-
Largura do fruto (cm)	1,94 <sub>b(1,28)</sub>	1,5 <sub>a(1,01)</sub>	1,61 <sub>ab</sub> (0,98)	1,48 <sub>ab</sub> (0,69)	1,34 <sub>a</sub> (1,02)	<0,001	-
Nº de sementes/fruto	3,04 <sub>ac</sub> (3,09)	2,09 <sub>a</sub> (1,86)	2,85 <sub>a</sub> (2,15)	1,83 <sub>ab</sub> (1,45)	3,07 <sub>a</sub> (3,00)	0,008	-
Anemocoria (%)	51,85	46,15	20	9,52	8,91	-	<0,001
Autocoria (%)	5,08	10,25	5	23,8	4,95	-	-
Zoocoria (%)	42,90	43,58	75	66,66	86,13	-	-
Fruto seco (%)	50,84	53,84	25	33,33	24,75	-	<0,001
Fruto carnoso (%)	49,15	46,15	75	66,66	75,24	-	-
FD	1,53 (0,45)	1,50 (0,44)	1,32 (0,19)	1,48 (0,13)	1,20 (0,18)	0,0525	-
FGr	3,62 <sub>a</sub> (0,91)	4 <sub>a</sub> (1)	3,5 <sub>a</sub> (0,70)	3,3 <sub>ab</sub> (0,51)	4,4 <sub>ab</sub> (0,61)	0,009	-

\* Os valores de *p* referentes ao teste de chi-quadrado representam o resultado da análise para duas tabelas de contingência, uma com as variáveis de dispersão e outra as variáveis de consistência do fruto.

As espécies se agruparam com base em suas características funcionais regenerativas no espaço de ordenação e não pelo tipo de fitofisionomia, formando grupos funcionais estruturados pelo tipo de

dispersão e tipo de fruto (porcentagem de variação, PCA1 = 48% e PCA2 = 16%), representados por espécies anemocóricas e com frutos secos, zoocóricas e com frutos carnosos e espécies autocóricas (Fig. 2). As características funcionais regenerativas foram mais similares entre as espécies de cerrado e cerradão e entre as espécies das florestas (FO, FI e FG) (Fig. 3).

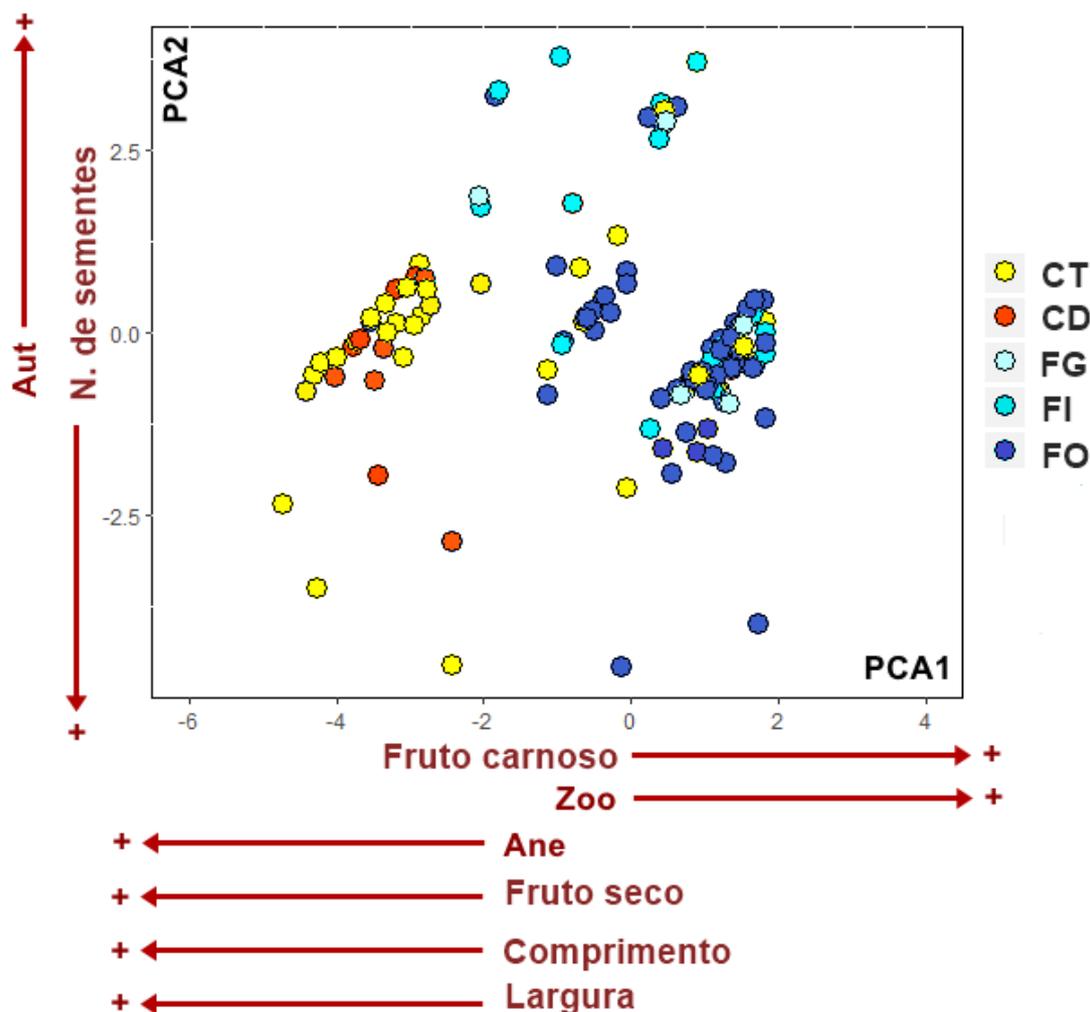


Fig. 2. Ordenação produzida pela análise de componentes principais dos atributos funcionais regenerativos e espécies de fitofisionomias na transição Amazônia-Cerrado, utilizando as duas primeiras dimensões. Os atributos mais próximos dos eixos apresentam maiores autovalores. Os pontos coloridos representam as espécies de cada fitofisionomia. Ane = Anemocoria, Aut = Autocoria, Zoo = Zoocoria, N. sementes = número de sementes por fruto, Comprimento = comprimento do fruto (cm), Largura = largura do fruto (cm). CT = cerrado típico, CD = cerradão, FG = floresta de galeria, FI= floresta inundável, FO= floresta perenifólia, semidecidual e ombrófila aberta. Os detalhes da posição e comprimento dos vetores estão na Tabela suplementar 1 e na Figura suplementar 1.

As áreas de CT e CD apresentaram menor dissimilaridade entre a composição de espécies (Jaccard = 0,51) e as áreas de FI apresentaram a maior dissimilaridade entre todas as fitofisionomias (Jaccard = 0,95 a 0,98) (Fig. 3C). Verificamos baixa dissimilaridade funcional entre todas as fitofisionomias, sendo a menor (FBD = 0,32) entre as comunidades de CT e CD e a maior (FBD =

0,60) entre CT e as FO (Fig. 3D). Todas as fitofisionomias apresentaram alta dissimilaridade acumulada e composição florística heterogênea entre si (Fig. 3A). As áreas de CT, FO e FG apresentaram a estrutura funcional regenerativa mais heterogênea ( $P = 0,004$ ) com relação às demais fitofisionomias, com valores médios de FDB entre 0,52 e 0,54 (Fig. 3B).

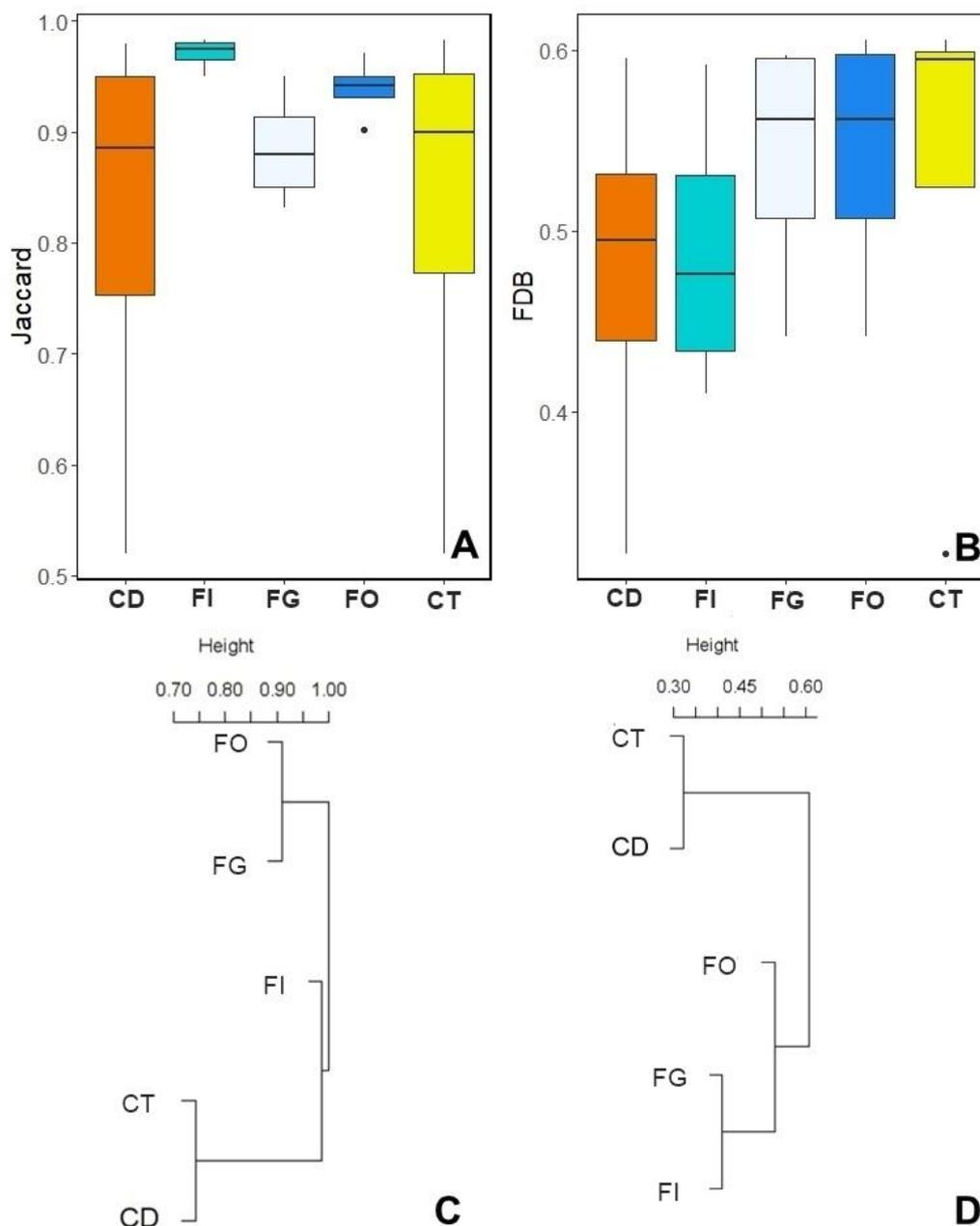


Fig. 3. A) Dissimilaridade acumulada pelo índice de Jaccard e B) Dissimilaridade funcional com o FBD - *Functional Beta Diversity* C) Dendrograma de dissimilaridade entre a composição de espécies pelo índice de Jaccard e D) Dendrograma de dissimilaridade funcional (FBD). CT = cerrado típico, CD = cerradão, FG = floresta de galeria, FI = floresta inundável, FO = floresta perenifólia, semidecidual e ombrófila aberta.

A diversidade funcional das florestas FO e FI diferiu do esperado ao acaso, com valores de Z significativamente diferentes de zero (Fig. 4). As florestas FO apresentaram média menor do que zero, indicando comunidades com uma composição de espécies que apresentam dispersão dos atributos funcionais regenerativos. Entretanto, as FI apresentaram média maior do que zero, sugerindo comunidades formadas por espécies com atributos funcionais similares (agrupamento funcional).

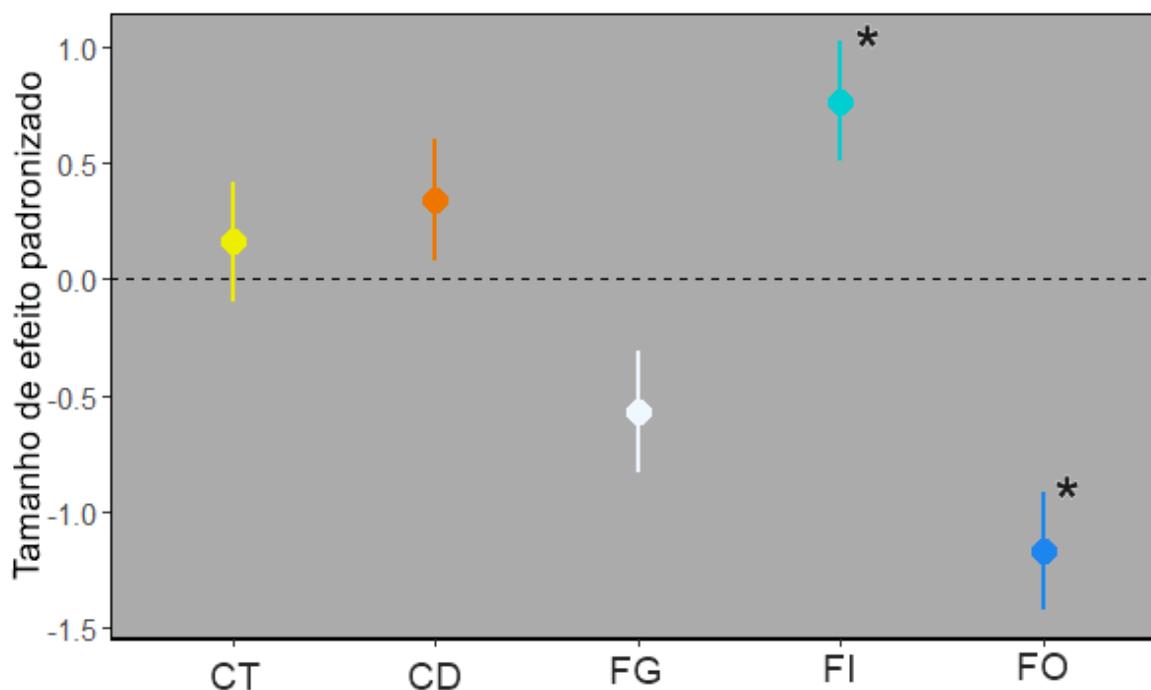


Fig. 4. Tamanho de efeito padronizado de diversidade funcional de atributos regenerativos em diferentes fitofisionomias na transição Amazônia-Cerrado. O símbolo \* indica valores significativos, diferentes de zero ( $P < 0,05$ ). Intervalos de confiança de 95%. CT = cerrado típico, CD = cerradão, FG = floresta de galeria, FI = floresta inundável, FO = floresta perenifólia, semidecidual e ombrófila aberta.

O melhor modelo de atributos regenerativos que explicou as diferenças entre as fitofisionomias foi aquele composto principalmente pelos tipos de dispersão com uma probabilidade de modelo posterior de 85%, sendo claramente o preditor de maior peso (*Posterior Inclusion Probabilities/PIP* = 0,97) (Fig. 5 e Tabela 2).



Fig. 5. Modelo de média bayesiana de atributos funcionais regenerativos em comunidades de diferentes fitofisionomias na transição Amazônia-Cerrado. O eixo Y contém os atributos regenerativos como os preditores das fitofisionomias enquanto o eixo X mostra a probabilidade acumulada dos modelos. Comprimento = comprimento do fruto (cm), Largura = largura do fruto (cm), N°/sementes = número de sementes por fruto.

Tabela 2. Modelo de média bayesiana de atributos funcionais regenerativos em comunidades de diferentes fitofisionomias na transição Amazônia-Cerrado. PIP = Probabilidade de inclusão posterior, *PostMean* = Coeficiente médio padronizado, *PostSD* = Desvio padrão do coeficiente padronizado, *Cond.Pos.Sign* = Probabilidade posterior de um valor positivo esperado. Comprimento = comprimento do fruto (cm), Largura = largura do fruto (cm), N°/sementes = número de sementes por fruto.

Preditores	PIP	<i>PostMean</i>	<i>PostSD</i>	<i>Cond.Pos.Sign</i>
Dispersão (%)	0,972	0,285	0,081	1,000
Tipo de fruto	0,058	-0,013	0,073	0,000
Largura (cm)	0,039	0,001	0,015	0,998
Comprimento (cm)	0,033	0,001	0,006	0,941
N°/sementes	0,028	0,001	0,002	0,000

#### 4. Discussão

Nossos resultados revelam diferenças entre todos os atributos funcionais regenerativos nas fitofisionomias da transição Amazônia-Cerrado. As áreas de floresta apresentaram composição com espécies menos redundantes funcionalmente com base no número de grupos funcionais. Também verificamos elevado *turnover* na composição de espécies, acompanhado de um *turnover* funcional parcial, com os diferentes tipos de vegetação compartilhando parte das estratégias regenerativas. Verificamos que as florestas perenifólias, semidecíduais e ombrófilas abertas (FO) apresentam dispersão dos atributos funcionais regenerativos, enquanto as florestas inundáveis (FI) apresentaram agrupamento das características funcionais. Nossos resultados mostraram ainda que, os tipos de

dispersão (anemocoria, autocoria e zoocoria) foram os melhores preditores e variáveis de maior peso para diferenciar os tipos de vegetação com base nos atributos funcionais regenerativos.

Os atributos funcionais regenerativos desempenham um papel importante na manutenção da biodiversidade das áreas de floresta através da partição de nicho, uma vez que os atributos de espécies co-ocorrentes são dispersos com relação ao esperado de modelos nulos (Kraft et al., 2008; Paine et al., 2011). Os atributos aqui analisados têm alta relação com o vigor competitivo e a capacidade de re-colonização das espécies (Cornelissen et al., 2003) e como consequência, a dispersão funcional encontrada refletiu o papel de hierarquias competitivas (Mayfield e Levine, 2010) na estruturação das florestas na transição Amazônia-Cerrado. Além disso, os princípios de similaridade limitante e exclusão competitiva assumem uma coexistência estável de espécies funcionalmente dissimilares para as florestas (McArthur e Levins, 1967) e sob essa perspectiva, a estruturação das comunidades estudadas seria explicada pelo modo como as espécies com diferentes necessidades de recursos particionam os nichos reprodutivos (Hutchinson, 1957).

Ao longo da transição Amazônia-Cerrado encontramos diferenças entre os atributos funcionais que evidenciam variabilidade na capacidade de re-colonização, vigor competitivo e resposta a distúrbios (Romero-Saritama e Pérez-Rúiz, 2016; Cornelissen et al., 2003). Nesse caso, a heterogeneidade no tamanho dos diásporos, na consistência e também na estratégia de dispersão indica um espectro com relação à permanência dos diásporos no solo e uma ampla resposta adaptativa à diversas condições ambientais, visto que, de modo geral, frutos com dimensões maiores tendem a persistir menos tempo no solo junto ao banco de sementes (Thompson et al., 1993). Alguns estudos apontaram variabilidade na capacidade funcional regenerativa entre florestas secas e sempre verdes (Romero-Saritama e Pérez-Rúiz, 2016), savanas (García-Nuñez e Azócar, 2004) e entre áreas fragmentadas na Floresta Atlântica (Girão et al., 2007). Nossos resultados também mostraram variabilidade, porém entre diferentes tipos de vegetação em uma escala espacial ampla.

Registramos para cerrado e cerrado típico frutos maiores quando comparados aos demais tipos de vegetação, representando maior permanência e maior exposição no ambiente, necessitando investimento em adaptações de resistência (Romero-Saritama e Pérez-Rúiz, 2016). Também verificamos que todas as florestas aqui avaliadas (FO, FI e FG) apresentam frutos menores e com isso, consequentemente, um banco de sementes mais rico, formado também por frutos com sementes em seu interior, visto que frutos com menores dimensões têm elevada capacidade de compor o banco de sementes e atrair agentes dispersores (Thompson et al., 1993). As áreas de cerrado, por apresentarem espécies com frutos de dimensões maiores, devem apresentar um banco de sementes menos rico, mas com espécies adaptadas a outra estratégia de regeneração, como a capacidade de rebrota, que costuma ser mais acentuada nas espécies savânicas, pois se trata de uma resposta rápida ao fogo e também estratégia para a estacionalidade hídrica (Hoffmann et al., 2009). O fato é que

dentro e entre comunidades as espécies são caracterizadas por diferentes conjuntos de atributos regenerativos, em que espécies ineficientes em compor um banco de sementes rico podem ter boa capacidade de rebrota ou dispersão a longas distâncias (Houle, 1991).

Encontramos, nas fitofisionomias estudadas, maiores proporções de espécies com dispersão zoocórica, em comparação com anemocórica e autocórica. Em geral, a zoocoria é a mais representativa síndrome de dispersão em florestas tropicais, sendo bem representada até em ambientes em que os frutos são sazonalmente escassos (Jordano et al., 2007). As espécies das florestas por nós avaliadas apresentaram estratégias de regeneração fortemente caracterizadas como dependentes de agentes dispersores para re-colonização e isso pode representar uma vantagem adaptativa em ambientes em que os diásporos escapam da mortalidade em decorrência da elevada densidade e proximidade do progenitor, reduzindo a taxa de predação e competição coespecífica (Traveset et al., 2014). Corrêa et al. (2015) obtiveram resultado semelhante em parcelas de um hectare comparando diferentes fitofisionomias em florestas neotropicais na Amazônia colombiana, em que a zoocoria foi altamente representada em todas as parcelas e proporções de autocoria mais altas foram registradas em locais com altos níveis de perturbação. Com relação à consistência do fruto, também encontramos o mesmo padrão registrado por outros estudos, com frutos secos predominantes em florestas secas e savanas e frutos carnosos em florestas mais úmidas (Howe e Smallwood, 1982; Tabarelli et al., 2003; Vieira e Scariot, 2006).

O maior valor médio no número de sementes por fruto, como registrado para as espécies do cerrado típico, pode representar maior probabilidade de conter sementes viáveis com possibilidade de sobreviver às variáveis ambientais e menor investimento em estruturas voltadas para a resistência da semente (Jordano et al., 2014). Outro ponto relevante é que pequenas sementes em grande quantidade favorecem a dispersão devido a uma maior mobilidade para longe da planta mãe, por outro lado, frutos com poucas sementes grandes aumentam as chances de estabelecimento das plântulas principalmente quando existe limitação de recursos no ambiente como é o caso de áreas savânicas (*trade-off* entre dispersão e estabelecimento) (Parciak, 2002).

A diversidade funcional de atributos regenerativos não diferiu entre as fitofisionomias da transição Amazônia-Cerrado. Nesse caso, o fato de não termos encontrado diferença entre a diversidade funcional das fitofisionomias significa que a amplitude dos atributos funcionais regenerativos e a porção ocupada no espaço de nicho pelas espécies são similares (Tilman, 2001; Mason et al., 2005). A diversidade funcional também pode ser interpretada como a diversidade de nichos e funções ecológicas (Lavorel e Garnier, 2002). Assim, esperávamos que a diversidade funcional nas fitofisionomias florestais (FO, FI e FG) fosse maior, porque nestas áreas ocorre maior riqueza de espécies e, segundo Tilman et al. (2014), a riqueza se correlaciona positivamente com a diversidade funcional. Não encontramos grandes diferenças na diversidade funcional entre as

fitofisionomias possivelmente pelo tipo ou quantidade de atributos funcionais. A escolha de outros atributos ou inserindo mais atributos de frutos e sementes na matriz (e.g. massa da semente, concentração de nutriente nos frutos ou particionar a zoocoria por tipo de animal) certamente poderia ter afetado a diversidade funcional nos tipos de vegetação aumentando (ou diminuindo) a dimensão do espaço funcional (Petchey e Gaston, 2002).

Diferentes grupos funcionais representam complementaridade do uso de recursos, ou seja, complementaridade nas estratégias regenerativas da comunidade, com os representantes de diferentes grupos funcionais apresentando menor redundância do que aqueles do mesmo grupo funcional (Diaz e Cabido, 2001). Considerando que os atributos funcionais influenciam como as espécies utilizam os recursos do meio, a complementaridade no uso de recursos poderá aumentar a produtividade primária e possibilitar a coexistência de um maior número de espécies (Tilman et al., 1997). Além disso, diferentes respostas de diferentes espécies para os fatores ambientais (e.g., fogo e condições climáticas extremas) contribuem para a manutenção do funcionamento do ecossistema a longo prazo (Grime, 1998). Neste contexto, as florestas estacionais perenifólias e semidecíduais da transição Amazônia-Cerrado podem ser mais eficientes e complementares na forma como as populações se reestabelecem na comunidade, com menor competição provendo maior riqueza de espécies e produtividade.

Por outro lado, a “hipótese do seguro” menciona que uma comunidade com espécies redundantes pode configurar uma reserva quando é submetida a distúrbios, garantindo que todas as funções ecossistêmicas, como por exemplo, a dispersão e a produção de frutos, estejam sendo desempenhadas mesmo imediatamente após a perda de espécies (Yachi e Loreau, 1999), garantindo às áreas com menos grupos funcionais maior estoque das funções ecossistêmicas desempenhadas. Ou seja, ambas as estratégias são válidas, com as florestas semidecíduais e perenifólias se estruturando com base na complementariedade enquanto as demais fitofisionomias se estruturam em torno da redundância e segurança para a dispersão e reestabelecimento.

Não encontramos estratégias funcionais regenerativas específicas para as vegetações, mas sim a formação de grandes grupos funcionais pelas espécies. Nesse caso, a dissimilaridade funcional foi menor do que a diferença na composição de espécies, pois a probabilidade de as fitofisionomias compartilharem as mesmas espécies é menor do que as espécies compartilharem as mesmas funções ecológicas. Swenson et al. (2012), estudando florestas na Ásia e nas Américas do Norte e Central, verificaram que há uma tendência para a coexistência de espécies funcionalmente similares, mesmo em condições ambientais distintas. No caso das áreas aqui estudadas, mesmo com uma evidente diferença na composição de espécies, nossos resultados evidenciaram que os atributos regenerativos são análogos, permitindo o preenchimento dos espaços de nicho e a manutenção das funções

ecossistêmicas primordiais (Lavorel e Garnier, 2002; Swenson et al., 2012), como a dispersão e estabelecimento dos diásporos.

Esperávamos encontrar o padrão de agrupamento funcional das características regenerativas para todas as comunidades em que ocorre um forte filtro ambiental, como o fogo para o cerrado típico (Cianciaruso et al., 2012) e a água para as florestas de galeria e inundáveis (Marimon et al., 2015). Entretanto, constatamos o agrupamento funcional apenas para as florestas inundáveis, vegetação na qual as espécies se encontram sob os efeitos de fortes filtros ambientais, como o alagamento sazonal, queimadas e eventos de seca (Maracahipes et al., 2014; Silva et al., 2018). Com isso, podemos inferir que os atributos funcionais regenerativos das fitofisionomias da transição Amazônia-Cerrado demonstram agrupamento funcional sob a presença de filtros ambientais mais severos, como o fogo e alagamento sazonal atuando juntos. Um outro fator que pode ter ocasionado o agrupamento funcional além do fogo e a inundação pode ter sido um pool de dispersores restrito justamente devido ao alagamento, propiciando por exemplo, uma zoocoria em que a dispersão por aves é mais importante. A rede de dispersão e frugivoria possuem uma relação muito forte com os atributos funcionais de frutos, em que mudanças nesta interação pode restringir o número e a identidade dos agentes dispersores (González-Castro et al., 2015). Também sendo possível que os caracteres escolhidos não sejam eficientes em detectar os padrões de filtragem ambiental para o cerrado típico. Segundo Cianciaruso et al. (2012), as características regenerativas não são afetadas pelo fogo, sendo que o modo de dispersão e a polinização desempenham um papel secundário na regeneração do cerrado e a capacidade de rebrota seria principal estratégia.

O atributo que melhor explicou a diferença na estrutura funcional regenerativa entre as vegetações foi o tipo de dispersão. Ou seja, as diferentes proporções de anemocoria, autocoria e zoocoria são fundamentais para a classificação dos tipos de vegetação principalmente na distinção entre as florestas (onde a proporção de espécies zoocóricas é maior) e as áreas savânicas (dispersão anemocórica e zoocórica em proporções semelhantes). Vários fatores abióticos já foram associados com os tipos de dispersão em florestas tropicais como por exemplo frutos carnosos dispersos por animais em florestas úmidas e frutos secos e dispersos pelo vento em florestas secas (Howe e Smallwood, 1982). Este resultado está relacionado com o custo metabólico para a produção destes frutos em que áreas com maior disponibilidade de nutrientes no solo e água tem uma maior capacidade para produzir frutos carnosos como recurso para animais dispersores (Tabarelli et al., 2003; Correa et al., 2014).

Nossos resultados mostraram que a mudança das estratégias regenerativas se concentra em frutos pequenos dispersos por animais em formações florestais e frutos grandes dispersos pelo vento em formações savânicas. Estes dois grupos funcionais de espécies formam, respectivamente, comunidades mais dispersas e agrupadas funcionalmente representando duas formas distintas de re-

estabelecimento e reprodução. Se trata de uma grande diferença na composição florística entre os tipos vegetacionais, com semelhanças em parte das características funcionais de frutos, sementes e dispersão. Os atributos avaliados não foram eficientes na distinção dos tipos de vegetação, mas foram para a diferenciação de grupos funcionais de espécies. Estes resultados nos ajudam a compreender como estes tipos de vegetação poderão responder frente a distúrbios e em um cenário futuro de mudanças ambientais regionais e mudanças climáticas globais. Assim como constatado, as espécies arbóreas dependem do vento e da fauna local para a dispersão dos diásporos, por exemplo qualquer impacto na fauna dispersora irá afetar o reestabelecimento das árvores, bem como o impacto nestas vegetações também irá surtir efeito na fauna local. A interação planta-dispersor poderá representar uma ferramenta útil para avaliarmos a estabilidade da vegetação na zona de transição entre os dois maiores biomas da América do Sul.

## 5. Referências bibliográficas

- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes, G., Leonardo, J., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22(6), 711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>.
- Baker, T.R., Pennington, R.T., Magallon, S., Gloor, E., Laurance, W.F., Alexiades, et al., 2014. Fast demographic traits promote high diversification rates of Amazonian trees. *Ecology Letters* 17(5), 527-536. <https://doi.org/10.1111/ele.12252>.
- Barroso, G.M., Morim, M.P., Peixoto, A L., Ichaso, C.L.F., 2000. Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Cadotte, M.W., Dinnage, R., Tilman, D., 2012. Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology* 93(8), 223-233. <https://doi.org/10.1890/11-0426.1>.
- Cianciaruso, M.V., Silva, I.A., Batalha, M.A., Gaston, K.J., Petchey, O.L., 2012. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: moving from species to individuals. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14(3), 205-216. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.11.004>.
- Chase, M.W., Christenhusz, M.J.M., Fay, M.F., Byng, J.W., Judd, W.S., Soltis, D.E., et al., 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181(1), 1-20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>.

- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany* 51(4), 335-380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>.
- Correa, D.F., Álvarez, E., Stevenson, P.R., 2015. Plant dispersal systems in Neotropical forests: availability of dispersal agents or availability of resources for constructing zoochorous fruits? *Global Ecology and Biogeography* 24(2), 203-214. <https://doi.org/10.1111/geb.12248>.
- Diaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution* 11, 646-55. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2).
- Dinno A., 2015. dunn test: Dunn's test of multiple comparisons using rank sums. R package version 1(1). <https://doi.org/10.1080/00401706.1964.10490181>.
- Dray, S., Dufour, A.B., Chessel, D., 2007. The ade4 package-II: Two-table and K-table methods. *R News* 7(2), 47-52.
- García-Nuñez, C., Azócar, A., 2004. Ecología de la regeneración de árboles de la sabana. *Ecotropicos* 17(1-2), 1-24.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., et al., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>.
- Girão, L.C., Lopes, A.V., Tabarelli, M., Bruna, E.M., 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *Plos one* 2(9), e908. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000908>.
- González-Castro, A., Yang, S., Nogales, M., Carlo, T.A. 2015. Relative importance of phenotypic trait matching and species' abundances in determining plant-avian seed dispersal interactions in a small insular community. *AoB plants*, 7. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv017>.
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86(6), 902-910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>.
- Grime, J.P., 2006. *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*, 2nd ed. Wiley, New York.
- Gurevitch, J., Scheiner, S.M., Fox, G.A., 2009. *Ecologia Vegetal*, 2nd ed. Editora Artmed, Porto Alegre.

- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15), 1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>.
- Hoffmann, W.A., Adasme, R., Haridasan, M., T. de Carvalho, M., Geiger, E.L., Pereira, M.A., et al., 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* 90(5), 1326-1337. <https://doi.org/10.1890/08-0741.1>.
- Houle, G., 1991. Regenerative traits of tree species in a deciduous forest of northeastern North America. *Ecography* 14(2), 142-151. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1991.tb00645.x>.
- Howe, H.F., Smallwood, J., 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics* 13(1), 201-228. <https://doi/pdf/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>.
- Hutchings, M.J., 1986. Plant population biology, in: Moore, P.D., Chapman, S.B. (Eds.), *Methods in plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Boston, pp. 377-435.
- Hutchinson, G.E., 1957. *A Treatise on Limnology*. Wiley & Sons, New York.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J.A., García-Castano, J.L., 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 3278-3282. <https://doi.org/10.1073/pnas.0606793104>.
- Jordano, P., 2014. Fruits and frugivory, in: Gallagher, R.S. (Eds.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities.*, CABI, Wallingford, pp. 18-61.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, S.P., et al., 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26, 1463-1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>.
- Kraft, N.J., Valencia, R., Ackerly, D.D., 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322(5901), 580-582. doi: 10.1126/science.1160662.
- Lavorel, S., Garnier, É., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology* 16(5), 545-556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>.
- Lorenzi, H., 1998. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*, vol. 2. Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda., Nova Odessa.
- McArthur, R.H., Levins, R., 1967. Limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101, 377-385. <https://doi.org/10.1086/282505>.

- Maracahipes, L., Marimon, B.S., Lenza, E., Marimon-Junior, B.H., de Oliveira, E.A., Mews, H.A., et al., 2014. Post-fire dynamics of woody vegetation in seasonally flooded forests (impucas) in the Cerrado-Amazonian Forest transition zone. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 209(5-6), 260-270. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.02.008>.
- Marimon, B.S., Lima, E.D.S., Duarte, T.G., Chieregatto, L.C., Ratter, J.A., 2006. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian Forest ecotone. *Edinburgh Journal of Botany* 63(2-3), 323-341. <https://doi.org/10.1017/S0960428606000576>.
- Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Feldpausch, T.R., Oliveira-Santos, C., Mews, H.A., Lopez-Gonzalez, G., et al., 2014. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest-cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity* 7(1-2), 281-292. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.818072>.
- Marimon, B.S., Colli, G.R., Marimon-Junior, B.H., Mews, H.A., Eisenlohr, P.V., Feldpausch, T.R., Phillips, O.L., 2015. Ecology of floodplain Campos de murundus savanna in southern Amazonia. *International Journal of Plant Sciences* 176(7), 670-681. <https://doi.org/10.1086/682079>.
- Marques, E.Q., Marimon-Junior, B.H., Marimon, B.S., Matricardi, E.A., Mews, H.A., Colli, G.R., 2019. Redefining the Cerrado-Amazonia transition: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 29, 1501-1517. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01720-z>.
- Mason, N.W., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111(1), 112-118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>.
- Mayfield, M.M., Levine, J.M., 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology letters* 13(9), 1085-1093. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x>.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24(4), 867-876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>.
- Oksanen, F.J., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., et al., 2017. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-4. 5. <http://cran.r-project.org/i>. (acessado em fevereiro de 2018).

- Paine, C.E.T., Baraloto, C., Chave, J., Herault, B., 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos* 120, 720-727. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19110.x>.
- Paradis E., Claude J., Strimmer K., 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20, 289-290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>.
- Parciak, W., 2002. Seed size, number, and habitat of a fleshy-fruited plant: consequences for seedling establishment. *Ecology* 83(3), 794-808. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0794:SSNAHO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0794:SSNAHO]2.0.CO;2).
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.B., Gachet, S., Daniel, H., 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118(3), 391-402. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16668.x>.
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, C., et al., 2016. Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany* 64(8), 715-716. [https://doi.org/10.1071/BT12225\\_CO](https://doi.org/10.1071/BT12225_CO).
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5, 402-411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>.
- Pott, A., Pott, V.J. 1994. Plantas do Pantanal, EMBRAPA-Pantanal, Brasília.
- Powers, J.S., Becknell, J.M., Irving, J., Pèrez-Aviles, D., 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management* 258(6), 959-970. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.036>.
- R Core Team, 2018. A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.r-project.org/> (acessado em fevereiro de 2018).
- Romero-Saritama, J.M., Pérez-Rúiz, C., 2016. Rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino. *Revista de Biología Tropical* 64(2), 859-873. <https://doi.org/10.15517/RBT.V64I2.20090>.
- Silva, A.P.G., Mews, H.A., Marimon-Junior, B.H., De Oliveira, E.A., Morandi, P.S., Oliveras, I., 2018. Recurrent wildfires drive rapid taxonomic homogenization of seasonally flooded Neotropical forests. *Environmental Conservation* 45(4), 378-386. <https://doi.org/10.1017/S0376892918000127>.
- Swenson, N.G., Erickson, D.L., Mi, X., Bourg, N. A., Forero-Montaña, J., Ge, X., et al., 2012. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology* 93(sp8), S112-S125. <https://doi.org/10.1890/11-0402.1>.

- Tabarelli, M., Vicente, A., Barbosa, D.C.A., 2003. Variation of seed dispersal spectrum of woody plants across a rainfall gradient in north-eastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 53(2), 197-210. <https://doi.org/10.1006/jare.2002.1038>.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E., 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277(5330), 1300-1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>.
- Tilman, D., 2001. Functional diversity, in: Levin, S.A. (Eds.), *Encyclopedia of biodiversity*. Academic Press, San Diego, pp. 109-120.
- Tilman, D., Isbell, F., Cowles, J.M., 2014. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 45, 471-493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>.
- Traveset, A., Heleno, R., Nogales, M., 2014. The ecology of seed dispersion, in: Fenner, M. (Eds.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CABI, Publishing, Wallingford, pp. 62-93.
- Thompson, K.B.S.R., Band, S.R., Hodgson, J.G., 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional ecology* 7, 236-241. <https://doi.org/10.2307/2389893>.
- Vamosi, S.M., Heard, S.B., Vamosi, J.C., Webb, C.O., 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular ecology* 18(4), 572-592. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04001.x>.
- van Schaik, C.P., Ter borgh, J.W., Wright, S.J., 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of ecology and Systematics* 24(1), 353-377.
- Vandelook, F., Verdú, M., Honnay, O., 2012. The role of seed traits in determining the phylogenetic structure of temperate plant communities. *Annals of botany* 110(3), 629-636. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs121>.
- Vargas-Rodriguez, Y.L., Vázquez-García, J.A., Williamson, G.B., 2005. Environmental correlates of tree and seedling-sapling distributions in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 180(1), 117-134. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-3026-9>.
- Vieira, D.L., Scariot, A., 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14(1), 11-20. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00100.x>.
- Webb, C.O., 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist* 156(2), 145-155. <https://doi.org/10.1086/303378>.

Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M. J., 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics* 33(1), 475-505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>.

Yachi, S., Loreau, M., 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96(4), 1463-1468. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463>.

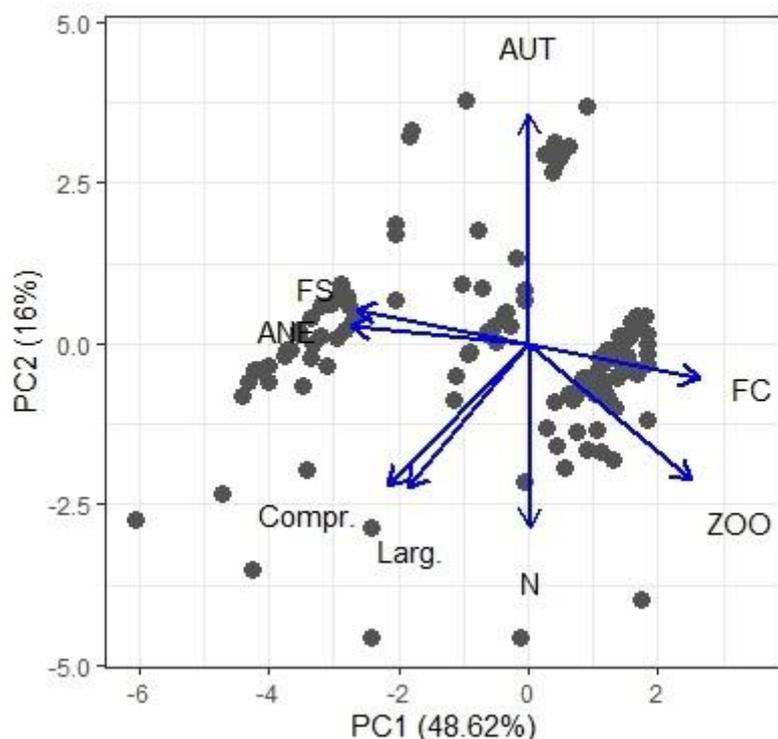
Zeugner, S., Feldkircher, M., 2015. Bayesian Model Averaging Employing Fixed and Flexible Priors: The BMS Package for R. *Journal of Statistical Software* 68(4), 1-37. <http://hdl.handle.net/10.18637/jss.v068.i04>.

## Materiais suplementares

**Tabela suplementar 1.** Loadings para a ordenação produzida pela análise de componentes principais dos atributos funcionais regenerativos e espécies de fitofisionomias na transição Amazônia-Cerrado, utilizando as duas primeiras dimensões. ANE = Anemocoria, AUT = Autocoria, Zoo = Zoocoria, N. sementes = número de sementes por fruto, Comprimento = comprimento do fruto (cm), Largura = largura do fruto (cm).

Atributos funcionais	PCA1	PCA2
ANE	-0,896	-
ZOO	0,830	0,401
AUT	-	0,672
N. de sementes	-	-0,537
Fruto seco	-0,870	-0,101
Fruto carnosos	0,870	0,101
Comprimento	-0,714	0,419
Largura	-0,612	0,424

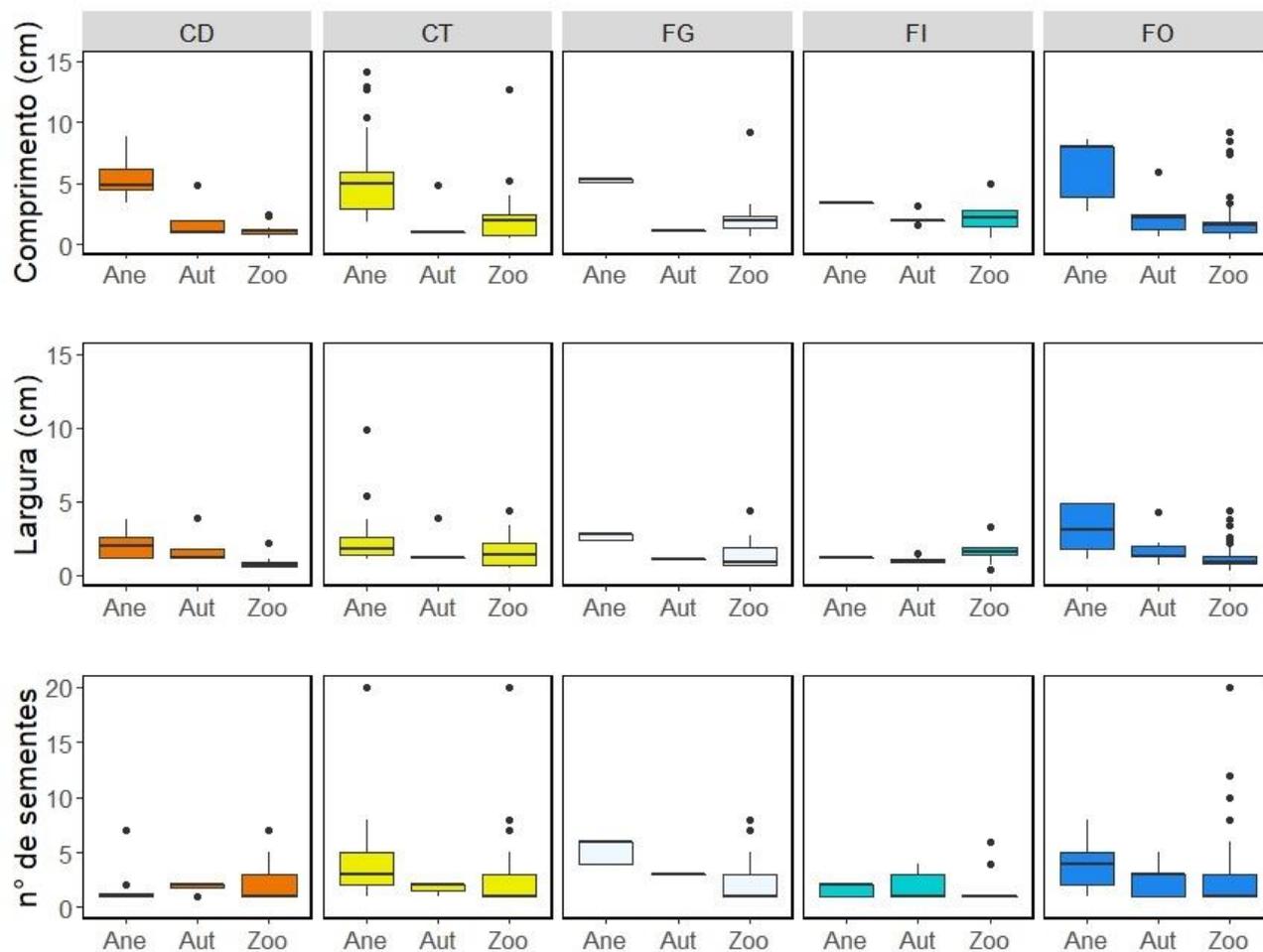
**Figura suplementar 1.** Detalhes dos vetores da ordenação produzida pela análise de componentes principais dos atributos funcionais regenerativos e espécies de fitofisionomias na transição Amazônia-Cerrado, utilizando as duas primeiras dimensões. ANE = Anemocoria, AUT = Autocoria, ZOO = Zoocoria, N = número de sementes por fruto, Compr = comprimento do fruto, Larg = largura do fruto, FC = fruto carnosos, FS = fruto seco.



**Tabela suplementar 2.** Estatística dos Modelos lineares generalizados mistos (GLMM) testando a diferença estatística do comprimento, largura e número de sementes por fruto entre as fitofisionomias e entre os tipos de dispersão. SQ = soma dos quadrados, MQ = média dos quadrados, F = valor do teste, *P* = significância.

<b>Modelos</b>	<b>SQ</b>	<b>MQ</b>	<b>F</b>	<b><i>P</i></b>
<b>Variável dependente: Comprimento do fruto</b>				
Fitofisionomia	0,01	0,004	0,067	<0,001
Tipo de dispersão	5,63	2.81	41,86	<0,001
<b>Variável dependente: Largura do fruto</b>				
Fitofisionomia	0,01	0,003	0,07	<0,001
Tipo de dispersão	2,76	1,38	29,85	<0,001
<b>Variável dependente: Número de sementes</b>				
Fitofisionomia	0,01	86,16	0,20	<0,001
Tipo de dispersão	0,101	152,15	1,21	0,3000

**Figura suplementar 2.** Gráfico box-plot comparando os valores de comprimento, largura e número de sementes por fruto entre as fitofisionomias e entre os tipos de dispersão em cada fitofisionomia. Ane = Anemocoria, Aut = Autocoria, Zoo = Zoocoria, CD = cerradão, CT = cerrado típico, FG = floresta de galeria, FI = floresta inundável, FO = floresta perenifólia, semidecidual e ombrófila aberta, Comprimento = comprimento do fruto, Largura = largura do fruto, n° de sementes = número de sementes por fruto.



---

## CAPÍTULO II

---

FORMATADO SEGUINDO AS NORMAS DO *JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE*

## EXPRESSIVOS *TRADE-OFFS* EM ATRIBUTOS FUNCIONAIS E ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS NA VEGETAÇÃO DA TRANSIÇÃO AMAZÔNIA-CERRADO

### **Resumo**

**Perguntas.** Como a estrutura funcional muda ao longo da transição Amazônia-Cerrado? Em cada tipo de vegetação, quais são os *trade-offs* adotados pelas espécies?

**Localização.** Parcelas permanentes na zona de transição Amazônia-Cerrado.

**Métodos.** Coletamos e analisamos um extenso e novo banco de dados com 182 espécies arbóreas, de seis tipos de vegetação, resultando em 54.345 observações de atributos funcionais para testar as diferenças funcionais entre os tipos de vegetação da transição Amazônia-Cerrado. Selecionamos 10 atributos funcionais que afetam diferentes aspectos dos processos ecossistêmicos e que podem responder bem às mudanças de ambiente. Caracterizamos o *trade-off* entre aquisição e conservação em cada tipo de vegetação.

**Resultados.** Registramos um contínuo funcional entre os extremos do Cerrado (cerrado típico) e da Amazônia (floresta ombrófila) com a maioria dos atributos formando um gradiente ao longo dos tipos de vegetação, independente da composição florística. Estes mesmos atributos obedeceram a um gradiente latitudinal entre a Amazônia e o Cerrado. As espécies arbóreas ao longo da zona de transição investem em: 1) folhas com alta capacidade fotossintética e produtividade combinadas com alta densidade da casca, ou 2) folhas mecanicamente mais resistentes e cascas (interna e externa) espessas.

**Conclusão.** Este foi o primeiro estudo que mostrou a distribuição de atributos funcionais e estratégias ecológicas de árvores em uma zona de transição, em uma larga escala geográfica e em diferentes tipos de vegetação. Os atributos funcionais foram eficientes na caracterização de comunidades florestais, savânicas e comunidades transicionais, como o cerradão, sem a necessidade de considerar a composição de espécies. Conseguimos delimitar alguns requisitos morfofisiológicos que garantem a sobrevivência de espécies arbóreas em diferentes tipos de vegetação e caracterizar esta zona de transição a partir de uma abordagem funcional, refletindo melhor o seu funcionamento ecossistêmico.

**Palavras-chave:** biogeografia funcional, árvores, atributos foliares, vegetação, gradiente, floresta tropical.

**Abstract**

**Questions.** How does the functional structure change over the Amazon-Cerrado transition? In each type of vegetation, what are the trade-offs adopted by tree species?

**Location.** Permanent plots in the Amazon-Cerrado transition zone.

**Methods.** We collected and analyzed an extensive and new database with 182 tree species, from six vegetation types, resulting in 54,345 observations of functional traits to test the functional differences between the types of vegetation in the Amazon-Cerrado transition. We selected 10 functional traits that affect different aspects of ecosystem processes and that can respond well to changes in the environment. We characterize the trade-off between acquisition and conservation in each type of vegetation.

**Results.** We recorded a functional continuum between the limits of the Cerrado (typical cerrado) and the Amazon (rainforest) with most of the traits forming a gradient over the types of vegetation, regardless of the floristic composition. These same attributes followed a latitudinal gradient between the Amazon and the Cerrado. Tree species along the transition zone invest in: 1) leaves with high photosynthetic capacity and productivity combined with high bark density, or 2) mechanically resistant leaves and thick barks (internal and external).

**Conclusion.** This was the first study that showed the distribution of functional attributes and ecological strategies of trees in a transition zone, on a large geographical scale and in different types of vegetation. Functional traits were efficient in characterizing forest, savanna and transitional communities, such as cerradão, without need to consider species composition. We were able to delimit some morphophysiological requirements that guarantee the survival of tree species in different types of vegetation and to characterize this transition zone from a functional approach, better reflecting its ecosystem functioning.

**Keywords:** functional biogeography, trees, leaf traits, vegetation, gradient, tropical forest.

## 1. Introdução

Relações de *trade-offs* entre atributos funcionais existem e fazem parte das estratégias de vida das plantas, refletindo em sua essência a conservação e o investimento em massa e energia (Grime, 1977), variando muito entre escalas e sistemas (Lavorel e Grigulis, 2012). Estes *trade-offs* ajudam a explicar as diferenças entre crescimento, sobrevivência e distribuição de espécies de árvores ao longo de gradientes e representam importantes consequências para o funcionamento ecossistêmico dos biomas (Reich, 2014). Um importante *trade-off* na história de vida de árvores tropicais é a relação entre alta sobrevivência e rápido crescimento, que resulta em uma mudança na combinação de atributos entre diferentes ambientes e escala de tempo (Wright *et al.*, 2003; Gilbert *et al.*, 2006), resultando em uma diversidade de estratégias ao longo de um contínuo e proporcionando a coexistência e a diversidade local (Bonsall *et al.*, 2004).

A relação das características das espécies com fatores abióticos e bióticos tem sido o objetivo de vários estudos na ecologia de comunidades por décadas, devido ao potencial em prever as respostas da vegetação frente a distúrbios e prever mudanças nos processos ecossistêmicos (Lavorel e Garnier, 2002; Grime, 2006). Para abordar a importância destes processos é necessária uma quantificação de atributos funcionais em larga escala (Souza *et al.*, 2016), os quais representam as características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas que podem ser medidas em uma planta e que afetam o seu crescimento, reprodução e/ou sobrevivência (Violle *et al.*, 2007). A abordagem funcional baseia-se na teoria de nicho ecológico (Hutchinson, 1957), segundo a qual as espécies são entidades heterogêneas que respondem às condições ambientais e, nesse caso, seriam os atributos funcionais e não as espécies as unidades selecionadas ao longo do tempo através de filtros ambientais (Violle *et al.*, 2007).

Variações em atributos funcionais de plantas são associadas a importantes processos ecológicos em múltiplas escalas como mudanças climáticas, uso da terra e interações bióticas (Kattge *et al.*, 2011; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Em geral, os ecossistemas respondem às mudanças por meio de alteração em suas funções e estrutura, ocasionadas principalmente por fatores ambientais. Assim, a associação entre as características funcionais e as condições ambientais são eficientes para detectarmos as regras de montagem e os padrões de coexistência dos organismos com relação as forças seletivas (Diaz *et al.*, 1999). Padrões consistentes de associação entre os atributos funcionais de plantas e o ambiente têm sido registrados (Grime, 1998), com diferentes grupos funcionais desempenhando as funções essenciais para cada comunidade (Diaz *et al.*, 2004).

No contexto da importância do ambiente sobre a estrutura funcional das fitofisionomias, temos a zona de transição entre os dois maiores biomas da América do sul, a Amazônia e o Cerrado, cuja vegetação é hiperdinâmica, devido a fortes filtros ambientais, e está em declínio por conta de pressões antrópicas (Marimon *et al.*, 2014). Essas condições tornam essa importante zona de tensão

ecológica um laboratório natural, propício para estudos sobre a estrutura funcional de diferentes tipos de vegetação que formam um gradiente de cobertura.

Ao invés de ser simplesmente uma transição abrupta e acentuada entre o Cerrado e a Amazônia, a transição é complexa e extensa, seguindo um *continuum*, com distintos tipos de vegetação em uma faixa com até 250 km de largura e que se estende por mais de 6.000 km com uma mistura variável de espécies da Amazônia e do Cerrado (Ratter *et al.*, 1973; Marimon *et al.*, 2006; Marques *et al.*, 2019). Este mosaico formado por diferentes fitofisionomias pode ocasionar a formação de diferentes grupos funcionais ao longo da transição pela existência de pressões seletivas distintas em cada local, sendo as estratégias ecológicas de espécies refletidas nas características funcionais (Diaz *et al.*, 1999). A análise de padrões e distribuição de atributos funcionais em diferentes ecossistemas é definida como biogeografia funcional. Compreender o funcionamento dos ecossistemas através de gradientes biogeográficos é um desafio da ecologia moderna que ajudará a prever as respostas dos organismos frente às mudanças ambientais em larga escala (Violle *et al.*, 2014).

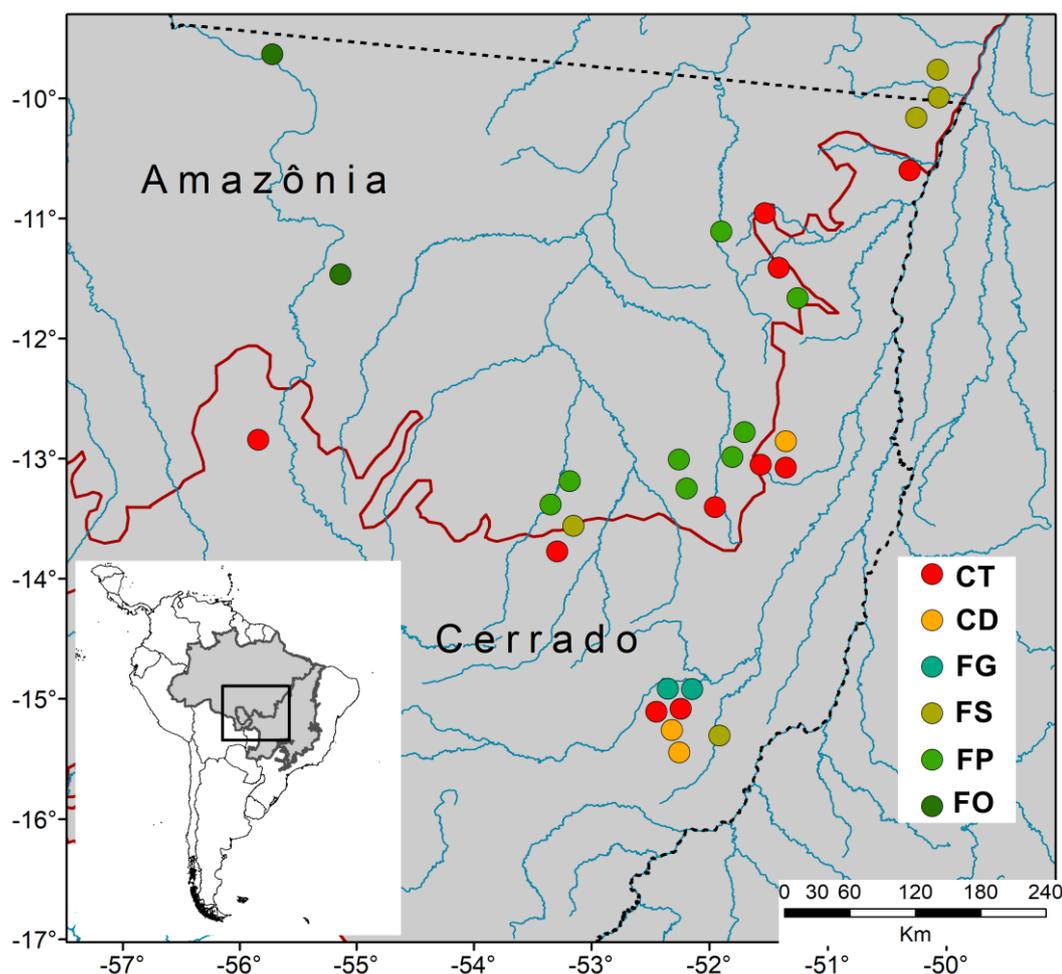
Nesse estudo, de forma inédita, avaliamos um banco de dados com quase 200 espécies de árvores e mais de 50 mil registros de atributos funcionais coletados pela mesma equipe e seguindo o mesmo protocolo. Investigamos a distribuição dos atributos entre tipos de vegetação e avaliamos como as estratégias multivariadas de árvores mudam ao longo de um gradiente de vegetação. Temos como questões e suas respectivas hipóteses:

- 1) Como a estrutura funcional muda ao longo da transição Amazônia-Cerrado? Esperamos que a mudança nos atributos funcionais se distribua formando um gradiente de vegetação de formações savânicas para florestais em um gradiente latitudinal, de parcelas no sudeste (próximas ao Bioma Cerrado) para o nordeste (próximo a Amazônia), como já foi descrito para as mudanças na composição de espécies (Morandi *et al.*, 2016). A abordagem funcional fornece indicadores da vulnerabilidade e propriedades do ecossistema frente as mudanças ambientais (Díaz *et al.*, 2013).
- 2) Em cada tipo de vegetação, quais são os *trade-offs* adotados pelas espécies? Esperamos encontrar diferentes combinações de atributos que representem duas principais dimensões de variação de atributos, uma relacionada a capacidade de adquirir ou conservar recursos (Diaz *et al.*, 2016) e outra associada a resistência da planta (Rosell *et al.*, 2017; He *et al.*, 2009).

## 2. Material e métodos

### 2.1 Área de estudo

Realizamos o estudo na região de transição Amazônia-Cerrado, em 30 parcelas permanentes (100 m x 100 m) estabelecidas desde o sul do Pará, contornando a borda sul da Terra Indígena do Xingu, até a porção centro-norte do estado de Mato Grosso (Figura 1 e Tabela 1). O clima da região é do tipo Aw (tropical com invernos secos) e Am (tropical de monção), pela classificação de Köppen (Alvares *et al.*, 2013), e os valores médios anuais de precipitação e temperatura são de 1.511 a 2.353 mm e 24,1 a 27,3 °C, respectivamente (Hijmans *et al.*, 2005; Tabela 1).



**Figura 1.** Distribuição de 30 parcelas de 1 ha na transição Amazônia-Cerrado identificadas por cores representando as fitofisionomias. As linhas azuis representam os principais rios e a linha preta pontilhada os limites do estado de Mato Grosso. A linha vermelha representa o limite oficial (IBGE, 2012) entre os biomas Amazônia e Cerrado. CT = cerrado típico, CD = cerradão, FG = floresta de galeria, FS = floresta estacional semidecidual, FP = floresta estacional perenifolia, FO = floresta ombrófila aberta.

**Tabela 1.** Características das parcelas amostradas em diferentes fitofisionomias na transição Amazônia-Cerrado. Fito = Fitofisionomia, Temp = temperatura média anual, Prec = precipitação anual total. As siglas de cada área (código da parcela) são as mesmas adotadas na plataforma *ForestPlots.net* (Lopez-Gonzalez *et al.*, 2011). Os dados de temperatura e precipitação foram extraídos da base de dados *WorldClim* (Hijmans *et al.*, 2005).

Código da parcela	Tipo de vegetação	Temp	Prec	Fito
FRP-02	Cerrado típico	26,8	1.657	CT
FSJ-01	Cerrado típico	25,0	1.600	CT
GAU-03	Cerrado típico	24,4	1.685	CT
NXV-01	Cerrado típico	24,9	1.508	CT
NXV-05	Cerrado típico	24,9	1.508	CT
POA-02	Cerrado típico	26,7	1.766	CT
SAT-02	Cerrado típico	26,9	1.830	CT
SMT-01	Cerrado típico	25,8	1.603	CT
SMT-03	Cerrado típico	25,9	1.599	CT
SOR-01	Cerrado típico	25,0	1.841	CT
NXV-02	Cerradão	24,9	1.508	CD
NXV-09	Cerradão	25,9	1.680	CD
SMT-02	Cerradão	25,8	1.603	CD
NXV-06	Floresta de galeria	25,8	1.680	FG
NXV-07	Floresta de galeria	25,8	1.680	FG
GAU-02	Floresta estacional semidecidual	24,1	1.701	FS
SAA-01	Floresta estacional semidecidual	26,8	1.815	FS
SAA-02	Floresta estacional semidecidual	26,6	1.778	FS
SAT-01	Floresta estacional semidecidual	26,7	1.821	FS
VCR-02	Floresta estacional semidecidual	25,2	1.511	FS
FLO-01	Floresta estacional perenifólia	25,5	1.613	FP
FLO-02	Floresta estacional perenifólia	25,6	1.621	FP
FRP-01	Floresta estacional perenifólia	26,9	1.634	FP
GAU-04	Floresta estacional perenifólia	24,7	1.795	FP
GAU-06	Floresta estacional perenifólia	24,7	1.729	FP
POA-01	Floresta estacional perenifólia	26,1	1.772	FP
TAN-02	Floresta estacional perenifólia	24,9	1.625	FP
TAN-04	Floresta estacional perenifólia	25,0	1.662	FP
ALF-01	Floresta ombrófila aberta	25,5	2.350	FO
SIP-01	Floresta ombrófila aberta	25,1	1.848	FO

O **cerrado típico** é uma formação savânica, caracterizada por árvores baixas, inclinadas e retorcidas em que as espécies arbóreas apresentam caracteres que sugerem uma adaptação à seca (Ribeiro e Walter, 2008). O **cerradão** é uma formação florestal típica da transição Amazônia-Cerrado, formada por espécies florestais e savânicas, considerada um estado transicional entre formações savânicas e florestais (Marimon *et al.*, 2006; Ratter *et al.*, 1973). **Floresta de galeria** é

uma formação florestal perenifólia, pois não apresenta evidente perda de folhas na estação seca, que forma corredores fechados (galerias) sobre rios e córregos de pequeno porte (Ribeiro e Walter, 2008; Ratter, 1973). A **floresta estacional semidecidual** é um tipo florestal em que a deciduidade das folhas de parte da comunidade é definida pelo clima estacional (IBGE, 2012), ao contrário da **floresta estacional perenifólia** na qual as espécies apresentam ausência ou baixa deciduidade durante a estação seca (Oliveira-Filho e Ratter, 1995; Ivanauskas *et al.*, 2008). A **floresta ombrófila aberta** é caracterizada por florestas em regiões de elevada temperatura e precipitação bem distribuída durante o ano, sem um período seco extenso (IBGE, 2012).

## 2.2 Coleta de dados

Utilizamos as listas de espécies geradas nos inventários mais recentes realizados pela equipe de pesquisadores do Laboratório de Ecologia Vegetal da Universidade do Estado de Mato Grosso (UNEMAT), *Campus* de Nova Xavantina, nos quais o nível de inclusão dos diâmetros do tronco (a 1,3 m de altura) foi  $\geq 10$  cm para as formações florestais ou 0,30 m do solo para as savânicas. A lista final foi composta de 182 espécies de árvores pertencentes a 45 famílias. Os dados estão depositados na plataforma *ForestPlots.net* (Lopez-Gonzalez *et al.*, 2011). Classificamos as famílias de acordo com APG IV (Chase *et al.*, 2016) e revisamos os nomes das espécies seguindo a lista de espécies Flora do Brasil 2020 (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>). O material testemunha está depositado nos herbários NX (UNEMAT- Nova Xavantina, MT), UB (Universidade de Brasília, Brasília-DF), IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Brasília-DF) e CEN (Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília-DF).

Para cada parcela de 1 ha, selecionamos as espécies mais abundantes, que juntas contribuía com até 80% da área basal da comunidade. Para cada espécie e parcela, selecionamos ao acaso cinco indivíduos, nos quais medimos e coletamos amostras para a determinação de atributos funcionais associados com as respostas das plantas às alterações climáticas, distúrbios ambientais, competição, defesa, perturbação e características ecofisiológicas: área foliar (AF), teor de matéria seca da folha (TMSF), massa foliar por área (MFA), espessura da folha (EF), concentração de nitrogênio (N) e fósforo (P) nas folhas, espessura da casca externa (ECE) e interna (ECI), densidade da casca (D) e comprimento máximo do xilema (CX). O protocolo de coleta e triagem dos atributos funcionais está em anexo nos materiais suplementares.

## 2.3 Análise de dados

Para compararmos a distribuição dos atributos funcionais e sua variação entre as fitofisionomias utilizamos a análise de Kruskal-Wallis, utilizando os valores de atributos de cada indivíduo, seguida de uma comparação entre os pares pelo teste de Wilcoxon com a correção de

Bonferroni, utilizando o pacote `asbio` (Aho, 2019). Para cada atributo e parcela calculamos a média do atributo ao nível da comunidade (CWM - *community-weighted mean*) de acordo com Garnier *et al.* (2004).

$$CWM_{j,k} = \sum_i^{n.k} P_{i,k} t_{i,j}$$

Em que  $n$  é o número de espécies amostradas na parcela  $k$ ,  $P_{i,k}$  é a abundância relativa da espécie  $i$  na parcela  $k$ , referindo a soma das abundâncias para todas as espécies com atributos na parcela, e  $t_{i,j}$  é o valor médio da espécie  $i$  para o atributo  $j$ . Adotamos esta métrica para todos os atributos utilizando o pacote `FD` (Laliberté e Legendre, 2010).

Realizamos uma análise de componentes principais (PCA) entre todos os valores de CWM dos atributos funcionais e as 30 parcelas amostradas. Redimensionamos os valores de CWM para média = 0 e desvio padrão = 1 e utilizamos em uma PCA pela função `prcomp` do pacote `vegan` (Oksanen *et al.*, 2017). Também utilizamos o pacote `psych` (Revelle, 2013) para acessar o peso (*loading*) de cada variável em cada eixo da PCA.

Para verificar as estratégias ecológicas e as relações de investimento em estruturas adotadas pelas espécies, realizamos uma PCA utilizando as 182 espécies avaliadas, distribuídas nas fitofisionomias e todos os atributos funcionais. Também calculamos a divergência funcional de atributos relacionados as estratégias de produtividade (AF, TMSF, MFA, N e P) e de resistência ao fogo e a seca (ECE, ECI, D, EF e CX) utilizando a entropia quadrática de Rao com o pacote `FD` (Rao, 1982).

$$Q = \sum_{i=1}^{s-1} \sum_{j=i+1}^{s-1} d_{ij} P_i P_j$$

Em que  $d_{ij}$  é a dissimilaridade entre espécies  $i$  e  $j$ ,  $s$  é o total da riqueza entre espécies,  $P_i$  e  $P_j$  é a abundância relativa das espécies  $i$  e  $j$ . Elevados valores do índice  $Q$  são esperados quando as espécies são funcionalmente distintas umas das outras. Para verificar a relação entre a dissimilaridade funcional e as fitofisionomias realizamos uma análise de variância (ANOVA-*one way*).

Para verificar se existe um padrão de distribuição de atributos funcionais em um gradiente latitudinal utilizamos modelos lineares generalizados (GLM) em que a latitude absoluta foi utilizada como variável preditora dos atributos funcionais. Utilizamos também modelos lineares para testar a relação linear entre MFA e N que são atributos-chave no espectro econômico da folha e refletem bem o *trade-off* entre estratégias aquisitivas e conservativas das plantas (Wright *et al.*, 2004). Consideramos um *trade-off* expressivo quando constatado maior investimento em um recurso do que no outro, de modo contrastante na interação funcional negativa entre as características (Stearns, 1989), de forma que essa interação expresse um significado ecológico de acordo com o ambiente

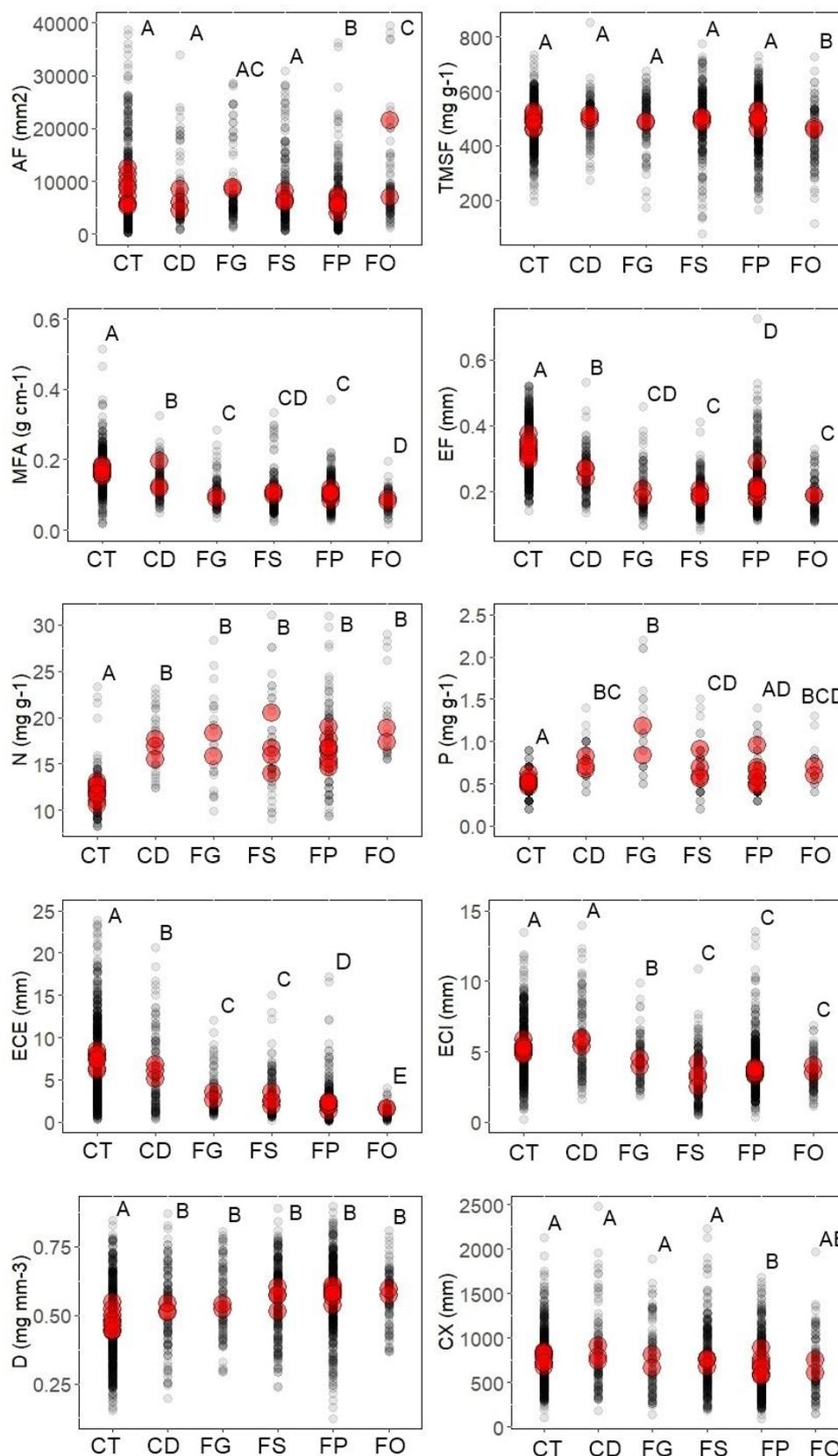
(Kneitel e Chase, 2004). Para verificar como a relação entre MFA e N difere entre os tipos de vegetação usamos a análise de covariância (ANCOVA) para testar a diferença entre as inclinações das linhas de regressão (Gilbert *et al.*, 2006). Realizamos todas as análises no programa R (R Core Team, 2019) e consideramos o nível de significância a 5% para todas as análises.

### 3. Resultados

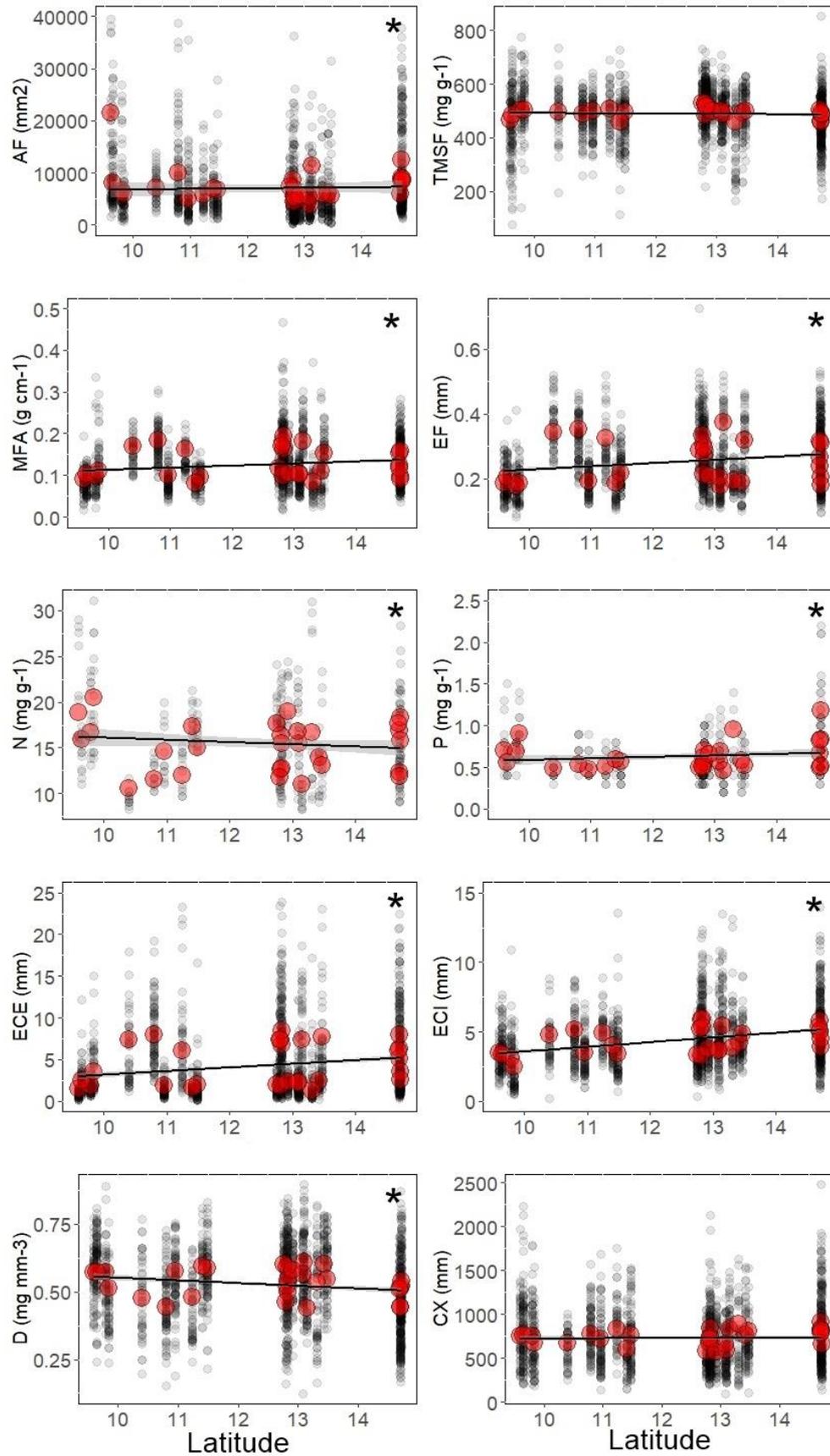
O valor médio do TMSF foi maior no cerrado típico, diminuindo nas formações florestais e com o menor valor na floresta ombrófila (Figura 2 e Tabela S2). No cerrado típico também observamos maior valor de EF em comparação com as formações florestais, nas quais o cerradão apresentou o maior valor. As concentrações foliares de N e P foram menores no cerrado típico e maiores nas florestas ombrófila aberta e de galeria. Os valores de ECE e ECI foram maiores no cerrado típico e no cerradão, respectivamente. Dentre as formações florestais, a de galeria apresentou maior valor de ECE, mas não diferiu das florestas estacionais semidecíduais. O valor da densidade da casca (D) foi menor no cerrado típico e estatisticamente igual entre todas as formações florestais. Registramos os maiores valores de CX para o cerrado típico, cerradão, florestas de galeria e florestas estacionais semidecíduais (Figura 2 e Tabela S2).

Para os atributos N, P e D a distribuição das médias (CWM) demonstrou um aumento significativo do cerrado típico em direção a floresta ombrófila aberta, enquanto que MFA, EF, ECE e ECI apresentaram um padrão inverso (Figura 2). Os atributos AF, TMSF e CX não apresentaram padrão da distribuição ao longo do gradiente Amazônia-Cerrado do CWM, embora tenham apresentado diferença estatística entre a floresta ombrófila aberta e as demais formações florestais para o TMSF e entre floresta estacional perenifólia e as demais florestas para o CX (Figura 2).

Encontramos uma progressiva mudança espacial da estrutura funcional das comunidades ao longo de um gradiente latitudinal, desde as parcelas mais próximas do Bioma Amazônia para as mais próximas do Bioma Cerrado. Os atributos AF, N e D ( $P < 0,001$ ) apresentaram uma tendência de reduzir os valores em direção ao Cerrado enquanto os valores de MFA, P, EF, ECE e ECI ( $P < 0,001$ ) aumentaram (Figura 3). Os atributos TMSF e CX não apresentaram mudanças latitudinais significantes (Figura 3 e Tabela S4).

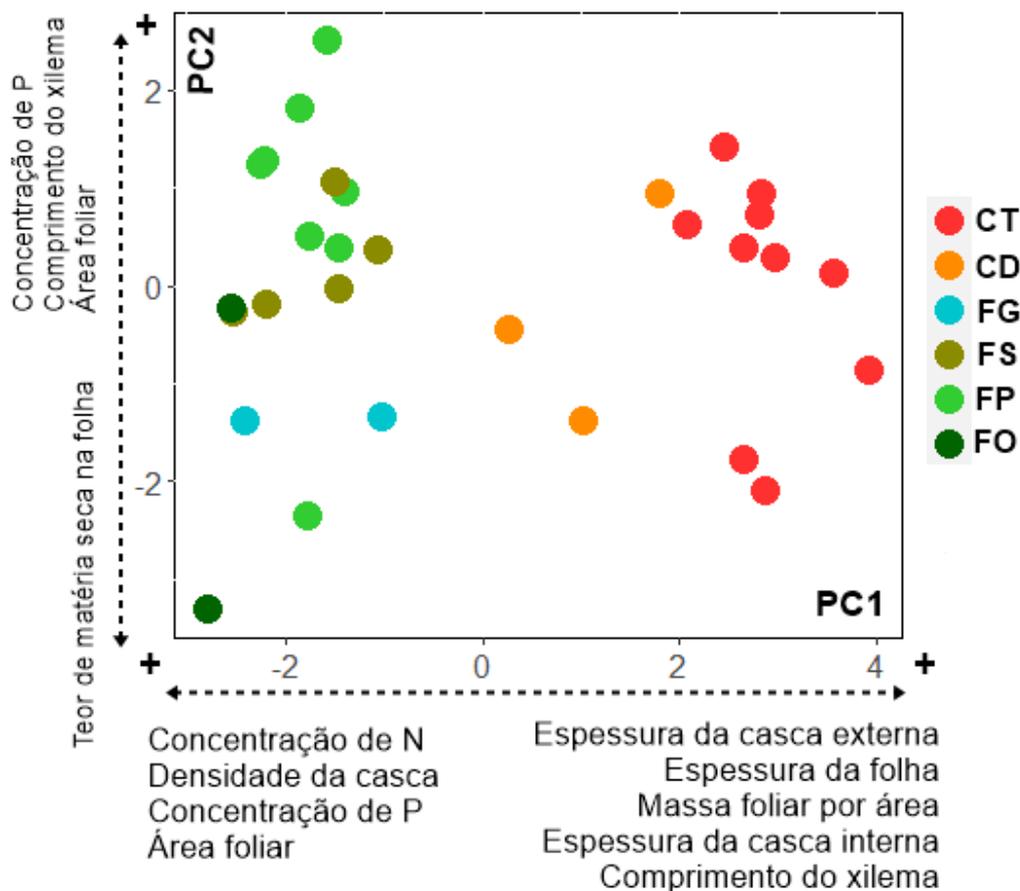


**Figura 2.** Variação de atributos funcionais entre fitofisionomias na transição Amazônia-Cerrado. Os círculos vermelhos representam a média do atributo ao nível da comunidade (CWM) para cada parcela, os círculos pretos representam os valores brutos dos atributos de cada indivíduo. CT = cerrado típico, CD = cerradão, FG = floresta de galeria, FS = floresta estacional semidecidual, FP = floresta estacional perenifólia e FO = floresta ombrófila aberta. AF = área foliar, TMSF = teor de matéria seca da folha, MFA = massa foliar por área, EF = espessura da folha, N = concentração de nitrogênio, P = concentração de fósforo, ECE = espessura da casca externa, ECI = espessura da casca interna, D = densidade da casca, CX = comprimento máximo do xilema.



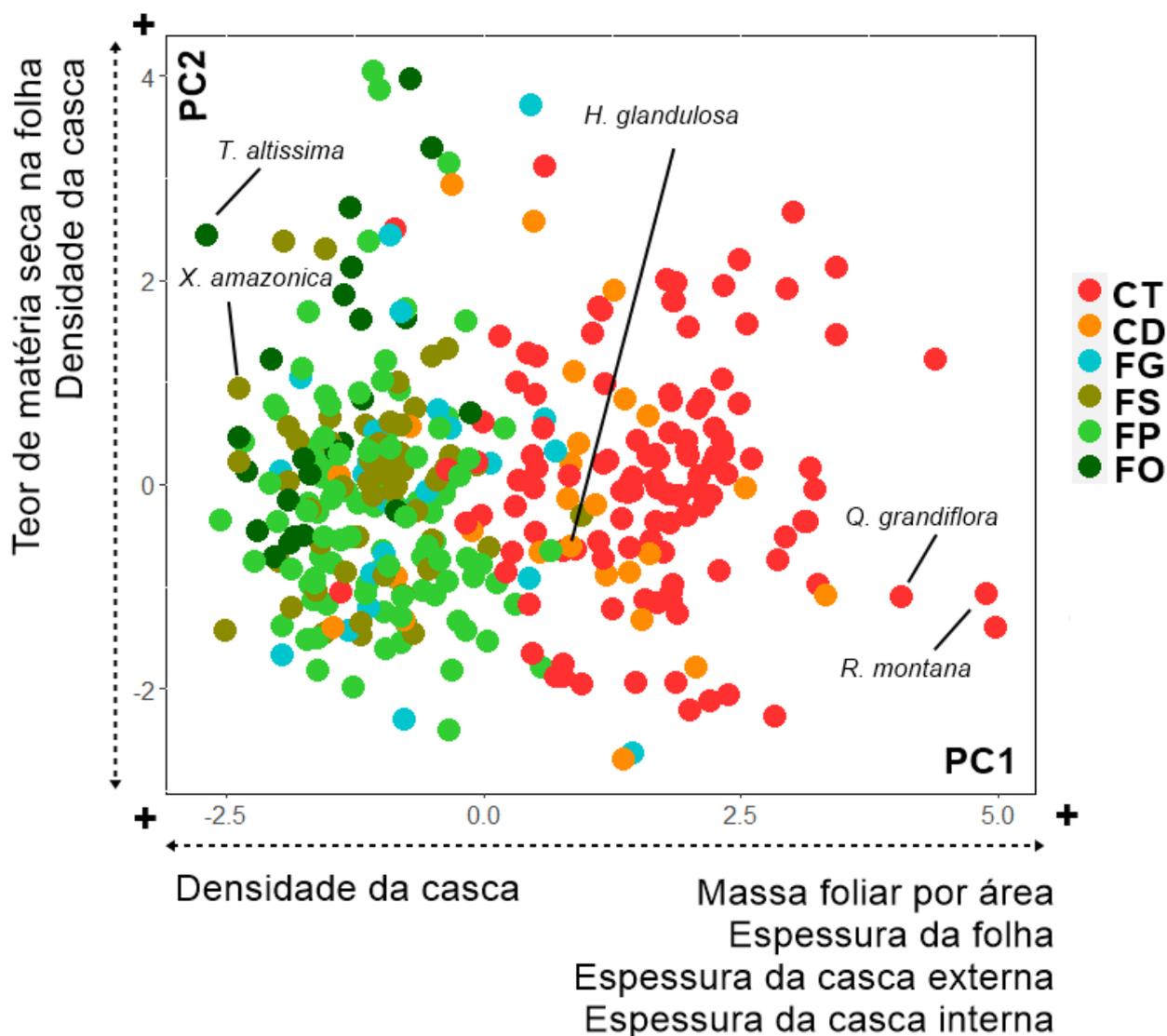
**Figura 3.** Variação em atributos funcionais ao longo do gradiente latitudinal (da Amazônia para o Cerrado). Os círculos vermelhos representam a média do atributo em nível da comunidade (CWM) para cada parcela amostrada, os círculos pretos representam os valores brutos dos atributos de cada indivíduo. A estatística dos modelos lineares está na Tabela S4. AF = área foliar, TMSF = teor de matéria seca da folha, MFA = massa foliar por área, EF = espessura da folha, N = concentração de nitrogênio, P = concentração de fósforo, ECE = espessura da casca externa, ECI = espessura da casca interna, D = densidade da casca, CX = comprimento máximo do xilema. \* relações significativas.

A relação entre os atributos funcionais em nível de comunidade foi bem capturada pelos dois primeiros eixos da PCA, com um total de 77% da variação ( $PCA1 = 0,603$  e  $PCA2 = 0,169$ ), onde os eixos 1 e 2 foram determinados, respectivamente, por EF e TMSF (Figura 4 e Tabela S3). Verificamos um gradiente formado por dois principais contínuos, o primeiro, com comunidades caracterizadas por elevada AF, concentração foliar de N e P e densidade de casca, caracterizando plantas com atributos ligados a produtividade. O segundo foi formado por folhas e cascas mais espessas, alto MFA e maiores comprimentos de vasos de xilema, caracterizando plantas adaptadas a resistência e defesa (Figura 4). Quando consideramos as espécies, verificamos que o total de variação dos dois primeiros eixos foi de 55% ( $PCA1 = 0,374$  e  $PCA2 = 0,179$ ), com os atributos MFA e TMSF como determinantes dos eixos 1 e 2, respectivamente, caracterizando também o mesmo espectro de resistência e produtividade que obtivemos para as comunidades (Figura 5 e Tabela S3). Também observamos alta similaridade entre parcelas de floresta estacional semidecidual e as florestas perenifólias e a posição do cerradão como transicional, entre as formações florestais e savânicas.



**Figura 4.** Ordenação baseada em 10 atributos funcionais de 30 parcelas da transição Amazônia-Cerrado. CT = cerrado típico, CD = cerradão, FG = floresta de galeria, FS = floresta estacional semidecidual, FP = floresta estacional perenifólia, FO = floresta ombrófila aberta, N = nitrogênio e P = fósforo, ambos de concentrações foliares. Os valores de *loadings* para todos os atributos estão na Tabela S3.

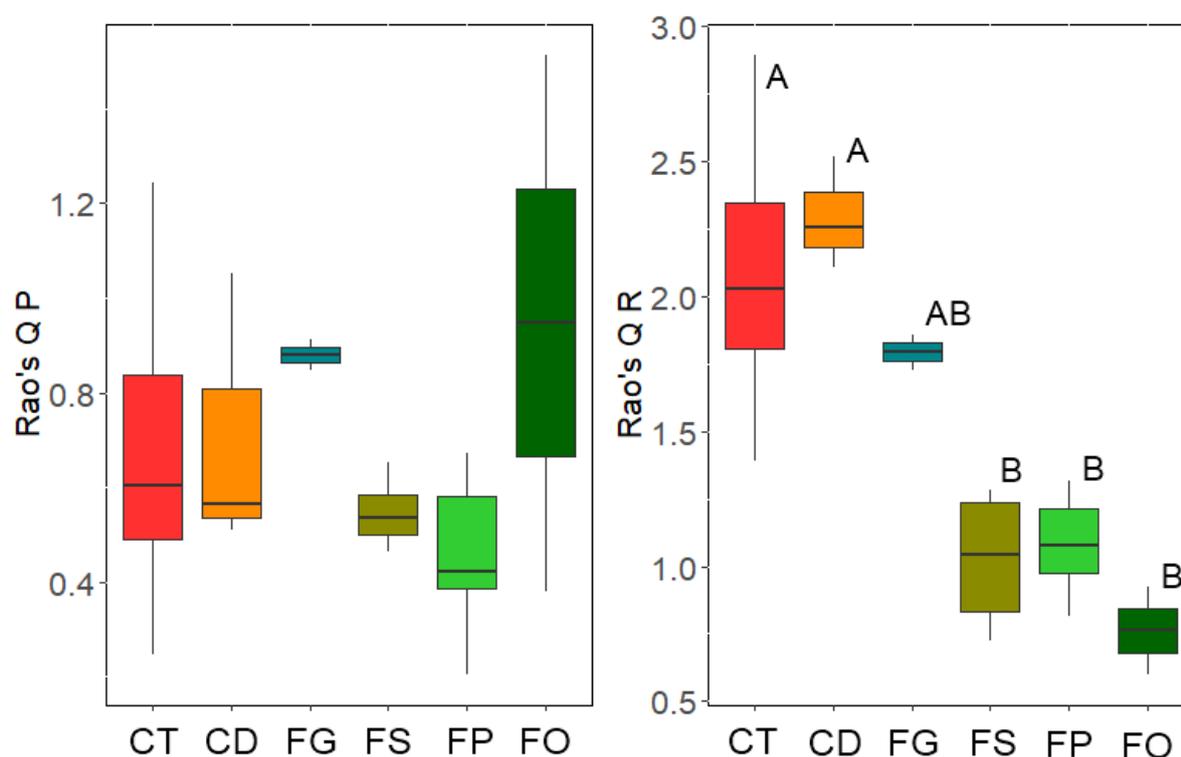
Explorando as estratégias ecológicas (Figura 5) registramos espécies que investem em capacidade fotossintética e aquisição de recursos contra as que investem em características estruturais e biomassa foliar (altos EF e MFA). Também verificamos que há espécies investindo em maior vigor estrutural do tronco (alta D) contra espécies que investem em casca mais espessa e menos densa (altos ECE e ECI).



**Figura 5.** Ordenação baseada em 10 atributos funcionais para 182 espécies em fitofisionomias da transição Amazônia-Cerrado. Estão destacadas as espécies com os maiores escores positivo e negativo no eixo 1, representando os extremos. CT = cerrado típico, CD = cerradão, FG = floresta de galeria, FS = floresta estacional semidecidual, FP = floresta estacional perenifólia e FO = floresta ombrófila aberta. Os valores de *loadings* para todos os atributos estão na Tabela S3. Os vetores que representam N, P, área foliar e comprimento do xilema foram removidos, visto que os valores de correlação com os eixos foram baixos.

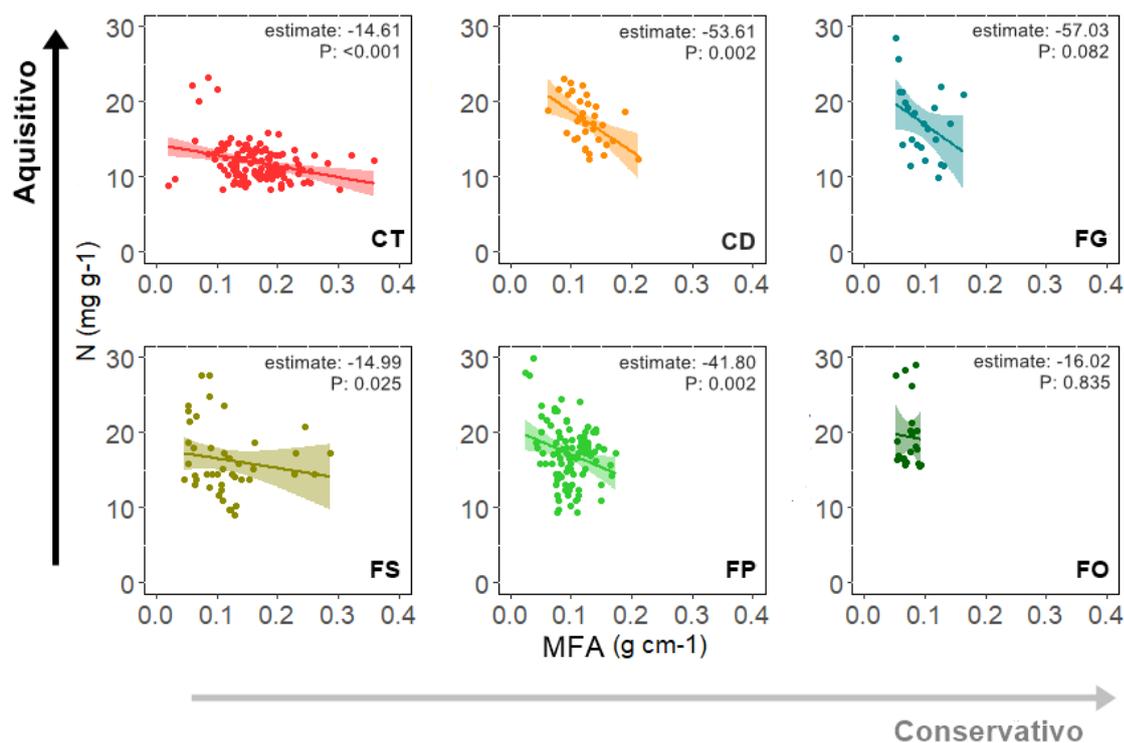
A variabilidade da diversidade funcional em atributos de resistência (Rao's Q R) foi maior para o cerrado típico e o cerradão e menor para as florestas estacionais, perenifólias e ombrófilas abertas ( $F=11,87$ ;  $P<0,001$ ). As florestas de galeria não diferiram das demais formações florestais com relação aos atributos de resistência (Figura 6B). Para a diversidade funcional de atributos

relacionados a produtividade (Rao's Q P) não registramos diferença estatística entre nenhum tipo de vegetação ( $F=1,23$ ;  $P<0,326$ ).



**Figura 6.** Entropia quadrática de Rao (Rao's Q) calculada para fitofisionomias da transição Amazônia-Cerrado. A) Rao's Q P de atributos funcionais relacionados a produtividade (AF, N, P, TMSF e MFA). B) Rao's Q R de atributos funcionais de resistência a seca (EF, ECE, ECI, D e CX). CT = cerrado típico, CD = cerradão, FG = floresta de galeria, FG = floresta estacional semidecidual, FP = floresta estacional perenifólia e FO = floresta ombrófila aberta.

Verificamos diferença significativa das inclinações das retas de regressão entre os tipos de vegetação (ANCOVA;  $P<0,001$ ), indicando que as espécies de cada tipo florestal possuem diferentes estratégias ecológicas de aquisição e conservação de recursos (Figura 7). Os tipos cerradão e floresta estacional perenifólia apresentaram *trade-off* mais expressivo com maior inclinação nas retas de regressão (Figura 7; Estimate = -53.61 e -41.80, respectivamente). Cerrado típico e floresta estacional semidecidual apresentaram uma relação menos intensa e para floresta de galeria e floresta ombrófila aberta não registramos relação significativa entre MFA e a concentração foliar de N (Figura 7).



**Figura 7.** Relação linear entre MFA e concentração foliar de N em diferentes tipos de vegetação na transição Amazônia-Cerrado. CT = cerrado típico, CD = cerradão, FG = floresta de galeria, FS = floresta estacional semidecidual, FP = floresta estacional perenifólia e FO = floresta ombrófila aberta. A estatística dos modelos lineares está na Tabela S5.

#### 4. Discussão

Respondendo a nossa primeira pergunta, os resultados tanto ao nível de espécies quanto de comunidades, revelaram um contínuo funcional entre as fitofisionomias de cerrado típico e floresta ombrófila, com a maioria dos atributos se distribuindo de modo a caracterizar um gradiente desde as formações savânicas, com árvores de menor porte, até as formações florestais, com árvores de maior altura e área basal, independente da composição florística. Estes mesmos atributos também caracterizaram um gradiente latitudinal entre os biomas Amazônia e Cerrado, confirmando a nossa hipótese. Com base nos atributos funcionais, descobrimos ainda que o cerradão pode ser considerado uma formação transicional entre as formações savânicas e florestais, reforçando outros estudos que foram baseados na estrutura e na composição florística (Marimon *et al.*, 2006; Torello-Raventos *et al.*, 2013). As florestas de galeria são funcionalmente mais similares às florestas ombrófilas abertas e às semidecíduais, apesar da primeira ser uma fitofisionomia circundada por vegetação savânica. Assim, a partir dos atributos funcionais aqui avaliados foi possível acessar os múltiplos padrões funcionais e características individuais de árvores ao longo da transição Amazônia-Cerrado.

Com relação à segunda pergunta descobrimos que a distribuição das espécies ao longo dos tipos de vegetação é definida por um marcante *trade-off* entre estratégias aquisitivas e conservativas e esta mudança é sutil ao longo de um gradiente de cobertura de vegetação (savana-floresta).

Verificamos distintas estratégias de espécies entre os diferentes tipos de vegetação que ajudam a explicar a sobrevivência de árvores em uma zona de transição heterogênea e evidenciamos quais atributos funcionais contribuem com o balanço entre crescimento e sobrevivência de espécies dos dois maiores biomas da América do Sul. Assim, de modo geral, verificamos que as espécies arbóreas ao longo da transição investem em: 1) folhas com alta capacidade fotossintética e produtividade, combinadas com cascas de alta densidade e vasos do xilema mais curtos; ou 2) folhas e cascas (interna e externa) mais espessas e vasos do xilema mais compridos.

#### 4.1 Biogeografia funcional na transição Amazônia-Cerrado

As comunidades estudadas estão organizadas em um gradiente vegetacional em uma transição progressiva da estrutura funcional, obedecendo a hipótese global conhecida como “economia da folha” (Wright *et al.*, 2004). Padrões semelhantes foram observados para atributos foliares em savanas no Brasil e no Peru (Neyret *et al.*, 2016; Hoffmann *et al.*, 2005) e para atributos da casca e da madeira em savanas do Novo Mundo, África e Austrália (Rosell *et al.*, 2014; Pellegrini *et al.*, 2017), em que os atributos funcionais também mudaram em um gradiente floresta-savana. Enquanto os referidos estudos de ecologia funcional detectaram estes padrões entre floresta e cerrado ou nestes separadamente, esta foi a primeira vez em que diferentes fitofisionomias foram avaliadas de maneira padronizada em uma ampla escala espacial, revelando quais são os padrões determinantes de cada ambiente e como ocorre a mudança na estrutura funcional.

Registramos grandes diferenças para os atributos funcionais entre as comunidades de cerrado típico e as florestas, o que já era esperado e até então observado em outros estudos (Hoffmann *et al.*, 2005; 2012). Se o cerrado típico e a floresta ombrófila aberta são extremos funcionalmente opostos, os tipos de vegetação entre estes podem ser considerados “estados funcionais intermediários” entre uma savana e uma floresta tipicamente amazônica, o que foi confirmado por nossos resultados que apontaram a mudança gradual ou semelhança entre alguns atributos funcionais nas médias das comunidades (CWM). É importante destacar a similaridade em termos de atributos funcionais observada entre os tipos florestais (FG, FS, FP e FO), apesar destas florestas serem estrutural e floristicamente distintas (Morandi *et al.*, 2016; Nogueira *et al.*, 2019) e estabelecidas em diferentes condições. Assim como em estudos prévios (Singh *et al.*, 2015), registramos para estas florestas padrões definidos por atributos bioquímicos (N e P) e estruturais foliares, determinados principalmente pela concentração de N, em que valores baixos representam maior investimento estrutural e na vida útil da folha (Wright e Westoby, 2003) e valores maiores resultam em espécies que maximizam a fixação de carbono (Shipley, 2006), representados aqui pelas florestas estacionais, perenifólias e ombrófilas. A MFA representa a razão de investimento entre massa e área foliar, em que maiores valores de MFA representam espécies com lento retorno de investimento em nutrientes

e massa seca das folhas (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). As espécies de rápido retorno (baixa MFA), como as das florestas ombrófilas (tipo florestal tipicamente amazônico), também apresentarão alta concentração foliar de nutrientes, altas taxas de fotossíntese e de respiração e folhas com tempo de vida curto (Wright *et al.*, 2004). Por outro lado, as espécies de retorno lento (alta MFA) como as do cerrado típico, apresentam folhas com tempo de vida mais longo, alto investimento na construção da biomassa foliar, e baixas taxas de fotossíntese e respiração (Wright *et al.*, 2004).

As florestas ombrófilas estão localizadas mais ao norte da faixa de transição Amazônia-Cerrado, na porção sul da Amazônia, e apresentaram atributos funcionais ligados a competição por luz e aquisição de recursos, como por exemplo, baixos valores de TMSF que normalmente estão associados com alta produtividade (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Este atributo também corresponde a folhas menos resistentes a danos físicos (herbivoria e vento) e sujeitas a rápida decomposição (Poorter *et al.*, 2009). Em conjunto isto indica que estas florestas apresentam alta produtividade primária, transferência trófica, decomposição de serapilheira e ciclagem de nutrientes e carbono (Garnier *et al.*, 2001; Díaz *et al.*, 2004). Além disso, a combinação de baixa MFA e baixa TMSF caracteriza árvores com capacidade para rápida produção de biomassa aérea (Poorter e Garnier, 1999).

As florestas de galeria, apesar de localizadas no Bioma Cerrado (Felfili, 1995) e normalmente estarem em contato com áreas de savanas ou florestas secas (Ratter *et al.*, 1973), foram funcionalmente similares às florestas ombrófilas, às estacionais semidecíduais e também às perenifólias. A similaridade que encontramos para as concentrações foliares de N e P entre as florestas de galeria e as demais florestas pode ser explicada pelo fato das florestas associadas a cursos d'água normalmente estarem em ambientes mais ricos em nutrientes (Asner *et al.*, 2015). Assim, as florestas de galeria podem ser consideradas refúgios de espécies que permitem a conexão com outras florestas (Ratter *et al.*, 1973). Oliveira-Filho e Ratter (1995) observaram que as florestas associadas a rios e córregos da região Central do Brasil formam uma rede dendrítica que atua como rota de migração de espécies e funciona como ponte de ligação entre as floras da Amazônia, do Cerrado e da Mata Atlântica. As menores concentrações foliares de N e P que registramos para o cerrado típico indicam a baixa disponibilidade destes nutrientes, o que pode afetar negativamente a fotossíntese (Reich *et al.*, 1995). Em tais condições, normalmente observamos queda na assimilação máxima de CO<sub>2</sub>, associada com uma maior alocação de biomassa em componentes estruturais (lignina e tanino) do que em componentes metabólicos (Franco *et al.*, 2005).

O cerradão é uma formação florestal do Bioma Cerrado cujas espécies apresentam adaptações para suportar um clima fortemente sazonal e evitar a perda de água (Ratter e Dargie, 1992). As únicas semelhanças verificadas em nosso estudo entre cerradão e cerrado típico foram para TMSF, ECI e CX, colocando o cerradão em uma posição intermediária entre o cerrado típico e as demais florestas,

confirmando ser o cerrado um tipo transicional que apesar de apresentar características xeromórficas possui estrutura funcional de uma floresta. Valores altos de EF, ECE e ECI, comuns em espécies savânicas (Franco *et al.*, 2005; Scalon *et al.*, 2020), foram registrados no presente estudo para o cerrado típico e para o cerrado, o qual apesar de ser uma formação florestal ocasionalmente pode ser afetado pelo fogo (Reis *et al.*, 2015). Nesse caso, cascas e folhas espessas são características seletivas que permitem às espécies arbóreas resistir ao fogo (Rosell *et al.*, 2014) e prevenir a perda de biomassa e carbono (Pellegrini *et al.*, 2017). Diferente do que foi registrado por Haridasan (1992), encontramos clara diferença nas médias das concentrações foliares de N e P entre o cerrado típico (menores concentrações) e o cerrado (maiores). Nesse caso, sugerimos que o cerrado apresenta alguns atributos de defesa e resistência similares aos do cerrado típico e outros similares às florestas, confirmando sua posição claramente transicional.

Os maiores valores do CX se concentraram nas formações savânicas e florestais sujeitas a um clima com forte sazonalidade. Entretanto, sabe-se que vasos do xilema mais longos estão relacionados com maior vulnerabilidade a cavitação induzida pela seca (Chave *et al.*, 2009). Isso gera um indicador de que comunidades do cerrado típico, cerrado, floresta de galeria e floresta estacional semidecidual possuem os vasos do xilema mais susceptíveis a falha hidráulica, embora as espécies possam ter outras adaptações para evitar impactos da seca. Além disso, essas fitofisionomias também apresentam espécies sensíveis vivendo no seu limite climático e ambiental e por conta disso podem ser mais vulneráveis à seca (Phillips *et al.*, 2010).

Alguns atributos funcionais apresentaram padrões similares ao longo do gradiente latitudinal entre as fitofisionomias, como o aumento simultâneo de N, P e D em direção a floresta ombrófila e MFA, EF, ECI e ECE em direção ao cerrado típico. O estresse é considerado uma resposta ecofisiológica aos diferentes fatores que inibem o desenvolvimento das plantas, como temperatura, pluviosidade, salinidade e nutrientes do solo (Grime, 1989). Nesse caso, tal como registrado nas fitofisionomias aqui avaliadas, o sucesso ecológico de uma planta sob determinadas condições demanda um conjunto de características capazes de variar na mesma direção em que ocorre a mudança do ambiente (Grime, 1989), sendo que o conjunto de atributos selecionados é resultante das pressões seletivas de cada tipo de vegetação.

Registramos padrões latitudinais significativos para a distribuição dos atributos funcionais MFA, EF, N, P, ECE, ECI e D. Valores maiores de MFA e concentração foliar de N indicam baixa capacidade fotossintética por unidade de biomassa em altas latitudes (Tian *et al.*, 2016), revelando baixa capacidade em fixar carbono das florestas mais próximas da área *core* do Bioma Cerrado. Verificamos ainda que a concentração foliar de P aumentou em direção ao Cerrado, ao contrário do que enuncia a teoria do espectro econômico da folha (Wright *et al.*, 2004). Provavelmente, esse

resultado esteve relacionado com a posição geográfica das florestas de galeria cujas espécies apresentaram alta concentração foliar de P e estão localizadas no Bioma Cerrado.

#### 4.2 Adaptações das espécies e estratégias ecológicas

Observamos que as estratégias ecológicas mudam gradualmente ao longo do tipo de vegetação, desde o mais savânico (cerrado típico) até o tipo mais florestal (floresta ombrófila aberta). Registramos um marcante *trade-off* entre as estratégias aquisitiva e conservativa, confirmando que os padrões encontrados são consistentes com os globais de economia da folha (Wright *et al.*, 2004; Bruelheide *et al.*, 2018). Este espectro econômico está diretamente relacionado com o *trade-off* entre crescimento e sobrevivência da planta em que as espécies aquisitivas também apresentam alta mortalidade enquanto as com estratégias conservativas possuem alta taxa de sobrevivência (Sterck *et al.*, 2006). Isso contribui para explicar a característica hiperdinâmica da transição Amazônia-Cerrado, com formações savânicas com baixa taxa de mortalidade e alto recrutamento e florestas com padrão inverso (Marimon *et al.*, 2014).

O cerradão apresentou estrutura funcional intermediária, com atributos tanto florestais quanto savânicos, apesar de ser considerado uma formação florestal (Ribeiro e Walter, 2008). Nossos resultados permitem considerar o cerradão uma formação em estado intermediário com relação a estrutura funcional das espécies, situadas no meio do espectro econômico. Também convém salientar que o cerradão é considerado uma vegetação hiperdinâmica com altas taxas de recrutamento e mortalidade (Marimon *et al.*, 2014), perfil que se relaciona com a característica aquisitiva/conservativa confirmada pelos nossos resultados.

Com relação aos atributos da casca verificamos relação negativa entre espessura e densidade, importante *trade-off* de economia do caule em que as espécies das florestas apresentaram cascas mais densas e as do cerrado cascas mais espessas. O balanço no investimento destes dois atributos influencia diretamente no suporte mecânico (Niklas, 1999), assimilação de CO<sub>2</sub> (Aschan e Pfan, 2003), defesa, herbivoria (Romero e Bolker, 2008), fotossíntese (Rosell *et al.*, 2014), além de armazenamento de água e carboidratos (Scholz *et al.*, 2007). Isso confere às árvores das florestas maior taxa de crescimento, suporte e altura (Rosell *et al.*, 2014), um atributo competitivo fundamental em ambientes florestais. Por outro lado, as espécies do cerrado típico e do cerradão apresentaram um conjunto de estratégias que permitem suportar o fogo, como as cascas internas e externas mais espessas (Scalon *et al.*, 2020) e maior sazonalidade climática, como folhas mais espessas (Hoffmann *et al.*, 2005; 2012).

A diferença entre a diversidade funcional de atributos associados a defesa das árvores foi significativa e aumentou em direção ao cerrado típico, revelando que essa fitofisionomia e o cerradão são similares na diversidade de estratégias de defesa, principalmente na proteção contra fogo,

herbivoria e vulnerabilidade hidráulica (Hoffmann *et al.*, 2005). A diversidade funcional de estratégias associadas a produtividade e aquisição de recursos não diferiu entre os tipos de vegetação, indicando que o volume do espaço funcional (Díaz *et al.*, 2016) associado a estas estratégias é semelhante, embora as estratégias sejam totalmente diferentes.

O cerrado apresentou um *trade-off* mais marcante entre aquisição e conservação de recursos, com maior inclinação na reta de regressão, sendo que este padrão era esperado para os ambientes extremos (cerrado típico e floresta ombrófila) por apresentarem valores extremos de MFA e concentrações foliares de N. O cerrado, mesmo sendo uma formação florestal, é um ambiente restritivo, sujeito a forte sazonalidade, ocorrência eventual de incêndios e com solos de reduzida fertilidade (Ratter *et al.*, 1973; Marimon-Junior e Haridasan, 2005) em que as espécies precisam ter características que lhes confirmam ao mesmo tempo ganho de biomassa e resistência a uma série de fatores. Nesse caso, tal como registrado nas demais florestas, o cerrado apresentou elevado investimento em concentração foliar de N e, tal como registrado no cerrado típico, o cerrado também apresentou alto investimento em MFA. Essa estratégia confere grande vantagem para as espécies do cerrado, com atributos que conferem simultaneamente produtividade e resistência. Entretanto, esta combinação de elevados valores de N e MFA também pode acarretar desvantagens como vulnerabilidade a herbivoria e aumento de perda energética via respiração, significando um risco para as plantas em ambientes com baixa disponibilidade de recursos (Reich *et al.*, 1997; Wright *et al.*, 2004). Sendo assim, as altas taxas de mortalidade (Marimon *et al.*, 2014; Reis *et al.*, 2015), a escassez de recursos (Marimon-Junior e Haridasan, 2005) e a dinâmica podem deixar o cerrado restritivo em termos de estratégias ecológicas com relação aos demais tipos de vegetação.

Para as florestas perenifólias também registramos uma expressiva relação entre as concentrações foliares de N e a MFA, com uma inclinação na reta semelhante à registrada para o cerrado e de acordo com o padrão esperado para florestas, ou seja, maior investimento em N foliar do que em MFA (Reich *et al.*, 1995). As florestas perenifólias são constituídas por espécies essencialmente amazônicas (Ivanauskas *et al.*, 2008), descartando a hipótese de escassez de água ou nutrientes e a presença de fogo, sendo a competição por luz o fator limitante (Campbel *et al.*, 1991). Nesse caso, a competição exige maior investimento em N nas folhas e menor MFA, otimizando a capacidade de aquisição e uso de nutrientes com o crescimento, um pré-requisito essencial para florestas densas, com maior produtividade (Werf *et al.*, 1993).

Constatamos menor inclinação da reta de regressão na relação entre N e MFA em espécies do cerrado típico e da floresta estacional semidecidual, devido a maior amplitude nos valores de MFA dentro de cada vegetação. Esta amplitude indica a presença de dois grupos de espécies, um com maior investimento em MFA (espécies sempre verdes) e outro com maior investimento em concentrações foliares de N (espécies decíduas) (Poorter *et al.*, 2009; Franco *et al.*, 2005). Também observamos

para estes dois tipos de vegetação que os valores máximos de N indicam a presença de algumas espécies com a concentração foliar muito acima da média (e.g. cerrado típico = 23,3 mg/g<sup>-1</sup>; floresta estacional = 27,6 mg/g<sup>-1</sup>), o que pode ser explicado pela presença de grupos fenológicos distintos e com diferentes formas de investimento e alocação de N foliar, sendo as espécies decíduas com tendência de apresentarem altas concentrações de N em ambientes savânicos e/ou com forte seca sazonal (Reich *et al.*, 1995).

## 5. Conclusão

Este é o primeiro estudo que mostrou a distribuição de atributos funcionais e estratégias ecológicas de árvores em uma zona de transição, em uma larga escala geográfica e em diferentes fitofisionomias entre os dois maiores biomas da América do Sul, a Amazônia e o Cerrado. Os atributos funcionais foram eficientes para caracterizarmos comunidades florestais, savânicas e formações transicionais, como o cerradão, sem a necessidade de considerar a composição de espécies, confirmando estudos anteriores que mostraram que a estrutura e a composição mudam ao longo da transição.

Mostramos que vários atributos funcionais seguem um padrão latitudinal e de cobertura de vegetação, variando desde formações savânicas mais abertas até florestas de dossel fechado, típicas da Amazônia. A partir destes padrões demonstramos a distribuição de funções ecológicas e características funcionais em múltiplas escalas e destacamos um conjunto de características funcionais que definem as estratégias de sobrevivência em escala de vegetação. Apresentamos, para as formações savânicas, estratégias que possibilitam evitar os danos causados pelo fogo, clima seco, perda de água e herbivoria, e para as formações florestais, evidenciamos estratégias que possibilitam rápido crescimento, ganho de biomassa e maior capacidade fotossintética. Recomendamos que pesquisas futuras incorporem estas estratégias ecológicas aos efeitos das mudanças climáticas para a construção de previsões robustas sobre a dinâmica da vegetação e para melhorar as projeções de mudanças funcionais das fitofisionomias da transição Amazônia-Cerrado.

## 6. Referências bibliográficas

Aho, K. (2009). *A collection of statistical tools for biologists. Contains functions from: Foundational and Applied Statistics for Biologists using R*. Disponível em: <https://www.rdocumentation.org/packages/asbio> [acessado em fevereiro de 2018].

Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes, G., Leonardo, J. e Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Aschan, G. e Pfanz, H. (2003). Non-foliar photosynthesis: a strategy of additional carbon acquisition. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 198(2), 81-97. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00080>

Asner, G.P., Anderson, C.B., Martin, R.E., Tupayachi, R., Knapp, D.E. e Sinca, F. (2015). Landscape biogeochemistry reflected in shifting distributions of chemical traits in the Amazon forest canopy. *Nature Geoscience*, 8(7), 567-573. <https://doi.org/10.1038/ngeo2443>

Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S.M., *et al.* (2018). Global trait-environment relationships of plant communities. *Nature ecology & evolution*, 2(12), 1906-1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>

Bonsall, M.B., Jansen, V.A. e Hassell, M.P. (2004). Life history trade-offs assemble ecological guilds. *Science*, 306(5693), 111-114. doi: 10.1126/science.1100680

Campbell, B.D., Grime, J.P., Mackey, J.M.L. e Jalili, A. (1991). The quest for a mechanistic understanding of resource competition in plant communities: the role of experiments. *Functional Ecology*, 5(2), 241-253. doi:10.2307/2389262

Chase, M.W., Christenhusz, M.J.M., Fay, M.F., Byng, J.W., Judd, W.S., Soltis, D.E., *et al.* (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), 1-20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. e Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4), 351-366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>

Díaz, S., Cabido, M. e Casanoves, F. (1999). Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. In: Weiher, E. e Keddy, P. (Eds), *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats*, Cambridge-UK: Cambridge University Press, pp. 338-362.

- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H., Jalili, A., *et al.* (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science*, 15(3), 295-304. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., *et al.* (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Felfili, J.M. (1995). Diversity, structure and dynamics of a gallery forest in central Brazil. *Vegetation*, 117(1), 1-15. <https://doi.org/10.1007/BF00033255>
- Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., *et al.* (2005). Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, 19(3), 326-335. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0394-z>
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. e Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional ecology*, 15(5), 688-695. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00563.x>
- Gilbert, B., Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., Kitajima, K. e Hernández, A. (2006). Life history trade-offs in tropical trees and lianas. *Ecology*, 87(5), 1281-1288. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1281:LHTITT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1281:LHTITT]2.0.CO;2)
- Grime, J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Grime, J.P. (1989). The stress debate: symptom of impending synthesis? *Biological Journal of the Linnean Society*, 37(1-2), 3-17. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb02002.x>
- Grime, J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902-910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Grime, J.P. (2006). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*, 2nd edição. Chichester, England: John Wiley and Sons Ltd.
- Haridasan, M. (1992). Observations on soils, foliar nutrient concentrations and floristic composition of cerrado sensu stricto and cerrado communities in central Brazil. In: Furley, P.A. e Ratter, J.A. (Eds), *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*, London: Chapman & Hall, pp. 171-184.
- He, J.S., Wang, X., Flynn, D.F., Wang, L., Schmid, B. e Fang, J. (2009). Taxonomic, phylogenetic, and environmental trade-offs between leaf productivity and persistence. *Ecology*, 90(10), 2779-2791. <https://doi.org/10.1890/08-1126.1>

- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. e Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hoffmann, W.A., Franco, A.C., Moreira, M.Z. e Haridasan, M. (2005). Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 19(6), 932-940. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x>
- Hoffmann, W.A., Jaconis, S.Y., Mckinley, K.L., Geiger, E.L., Gotsch, S.G. e Franco, A.C. (2012). Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna-forest boundaries. *Austral Ecology*, 37(6), 634-643. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02324.x>
- Hutchinson, G.E. (1957). *A Treatise on Limnology*. New York: Wiley & Sons.
- IBGE. (2012). *Manual técnico da vegetação brasileira*, 2nd edição. Rio de Janeiro, RJ, Brasil: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE).
- Ivanauskas, N.M., Monteiro, R. e Rodrigues, R.R. (2008). Classificação fitogeográfica das florestas do Alto Rio Xingu. *Acta Amazonica*, 38(3), 387-402. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672008000300003>
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., *et al.* (2011). TRY-a global database of plant traits. *Global change biology*, 17(9), 2905-2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Kneitel, J.M. e Chase, J.M. (2004). Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology letters*, 7(1), 69-80. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00551.x>
- Laliberté, E. e Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Lavorel, S. e Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lavorel, S. e Grigulis, K. (2012). How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology*, 100(1), 128-140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01914.x>
- Lopez-Gonzalez, G., Lewis, S.L., Burkitt, M. e Phillips, O.L. (2011). ForestPlots.net: a web application and research tool to manage and analyse tropical forest plot data. *Journal of Vegetation Science*, 22(4), 610-613. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01312.x>

- Marimon, B.S., Lima, E.D.S., Duarte, T.G., Chieregatto, L.C. e Ratter, J. A. (2006). Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian Forest ecotone. *Edinburgh Journal of Botany*, 63(2-3), 323-341. <https://doi.org/10.1017/S0960428606000576>
- Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Feldpausch, T.R., Oliveira-Santos, C., Mews, H.A., Lopez-Gonzalez, G., *et al.* (2014). Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest-cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2), 281-292. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.818072>
- Marimon-Junior, B. e Haridasan, M. (2005). Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta Bot. Brasilica*, 19, 913-926. <https://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062005000400026>
- Marques, E.Q., Marimon-Junior, B.H., Marimon, B.S., Matricardi, E.A., Mews, H.A. e Colli, G.R. (2019). Redefining the Cerrado-Amazonia transition: Implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 29, 1501-1517. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01720-z>
- Morandi, P.S., Marimon, B.S., Eisenlohr, P.V., Marimon-Junior, B.H., Oliveira-Santos, C., Feldpausch, T. R., *et al.* (2016). Patterns of tree species composition at watershed-scale in the Amazon ‘arc of deforestation’: implications for conservation. *Environmental Conservation*, 43(4), 317-326. <https://doi.org/10.1017/S0376892916000278>
- Neyret, M., Bentley, L.P., Oliveras, I., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Almeida de Oliveira, E., *et al.* (2016). Examining variation in the leaf mass per area of dominant species across two contrasting tropical gradients in light of community assembly. *Ecology and evolution*, 6(16), 5674-5689. <https://doi.org/10.1002/ece3.2281>
- Niklas, K.J. (1999). The mechanical role of bark. *American Journal of Botany*, 86(4), 465-469. <https://doi.org/10.2307/2656806>
- Nogueira, D.S., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Oliveira, E.A., Morandi, P., Reis, S.M., *et al.* (2019). Impacts of Fire on Forest Biomass Dynamics at the Southern Amazon Edge. *Environmental Conservation*, 46(4), 285-292. <https://doi.org/10.1017/S0376892919000110>
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., O’hara, R.B., Simpson, G.L., *et al.* (2017). *Vegan: community ecology package. Version 2.4-5*. Disponível em <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html> [acessado em fevereiro de 2018].

- Oliveira-Filho, A.T. e Ratter, J.A. (1995). A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh journal of botany*, 52(2), 141-194. <https://doi.org/10.1017/S0960428600000949>
- Pellegrini, A.F., Anderegg, W.R., Paine, C.T., Hoffmann, W.A., Kartzinel, T., Rabin, S.S., *et al.* (2017). Convergence of bark investment according to fire and climate structures ecosystem vulnerability to future change. *Ecology letters*, 20(3), 307-316. <https://doi.org/10.1111/ele.12725>
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Gamier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., *et al.* (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234. [https://doi.org/10.1071/BT12225\\_CO](https://doi.org/10.1071/BT12225_CO)
- Phillips, O.L., Van Der Heijden, G., Lewis, S.L., López-González, G., Aragão, L.E., Lloyd, J., *et al.* (2010). Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist*, 187(3), 631-646. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03359.x>
- Poorter, H. e Garnier, E. (1999). Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. *Handbook of functional plant ecology*, 20, 81-120.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. e Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New phytologist*, 182(3), 565-588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- R Core Team (2019). *R: a language and environment for statistical computing, version 3.0. 2. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing*. Disponível em: <https://www.r-project.org/> [acessado em fevereiro de 2019].
- Rao, C.R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theor. Popul. Biol*, 21, 24-43. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(82\)90004-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90004-1)
- Ratter, J.A. e Dargie, T.C.D. (1992). An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, 49(2), 235-250. <https://doi.org/10.1017/S0960428600001608>
- Ratter, J.A., Richards, P.W., Argent, G. e Gifford, D.R. (1973). Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso: I. The woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo Expedition area. *Biological Sciences*, 266(880), 449-492. <https://doi.org/10.1098/rstb.1973.0053>
- Reich, P.B., Walters, M.B. e Ellsworth, D.S. (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(25), 13730-13734. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730>

- Reich, P.B., Walters, M.B., Kloeppel, B.D. e Ellsworth, D.S. (1995). Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia*, 104(1), 24-30. <https://doi.org/10.1007/BF00365558>
- Reich, P.B. (2014). The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275-301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Reis, S.M., Lenza, E., Marimon, B.S., Gomes, L., Forsthofer, M., Morandi, P.S., *et al.* (2015). Post-fire dynamics of the woody vegetation of a savanna forest (Cerradão) in the Cerrado-Amazon transition zone. *Acta Botanica Brasilica*, 29(3), 408-416. <http://dx.doi.org/10.1590/0102-33062015abb0009>
- Revelle, W. (2013). *Psych: Procedures for Personality and Psychological Research. Version 1.3.2*. Disponível em: <http://CRAN.R-project.org/package=psych> [acessado em fevereiro de 2018].
- Ribeiro, J.F. e Walter, B.M.T. (2008). As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S.M. e Almeida, S.P. (Eds), *Cerrado: Ambiente e Flora*, Brasília: Embrapa, pp. 151-212.
- Romero, C. e Bolker, B.M. (2008). Effects of stem anatomical and structural traits on responses to stem damage: an experimental study in the Bolivian Amazon. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(3), 611-618. <https://doi.org/10.1139/X07-205>
- Rosell, J.A., Gleason, S., Méndez-Alonzo, R., Chang, Y. e Westoby, M. (2014). Bark functional ecology: evidence for trade-offs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist*, 201(2), 486-497. <https://doi.org/10.1111/nph.12541>
- Rosell, J.A., Olson, M.E., Anfodillo, T. e Martínez-Méndez, N. (2017). Exploring the bark thickness-stem diameter relationship: clues from lianas, successive cambia, monocots and gymnosperms. *New Phytologist*, 215(2), 569-581. <https://doi.org/10.1111/nph.14628>
- Scalon, M.C., Bicalho, F.D.M.C., Cruz, W.J.A., Marimon-Júnior, B. H., Marimon, B.S. e Oliveras, I. (2020). Diversity of functional trade-offs enhances survival after fire in Neotropical savanna species. *Journal of Vegetation Science*, 31(1), 139-150. <https://doi.org/10.1111/jvs.12823>
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A. C. e Miralles-Wilhelm, F. (2007). Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, cell & environment*, 30(2), 236-248. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01623.x>
- Shipley, B. (2006). Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis. *Functional Ecology*, 20(4), 565-574. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01135.x>

- Singh, A., Serbin, S.P., McNeil, B.E., Kingdon, C.C. e Townsend, P.A. (2015). Imaging spectroscopy algorithms for mapping canopy foliar chemical and morphological traits and their uncertainties. *Ecological Applications*, 25(8), 2180-2197. <https://doi.org/10.1890/14-2098.1>
- Souza, F.C., Dexter, K.G., Phillips, O.L., Brienen, R.J., Chave, J., Galbraith, D.R., *et al.* (2016). Evolutionary heritage influences Amazon tree ecology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1844), 20161587. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1587>
- Stearns, S.C. (1989). Trade-offs in life-history evolution. *Functional ecology*, 3(3), 259-268. doi: 10.2307/2389364
- Sterck, F.J., Poorter, L. e Schieving, F. (2006). Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. *The American Naturalist*, 167(5), 758-765. <https://doi.org/10.1086/503056>
- Tian, M., Yu, G., He, N. e Hou, J. (2016). Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: Mechanisms and influencing factors. *Scientific reports*, 6, 19703. <https://doi.org/10.1038/srep19703>
- Torello-Raventos, M., Feldpausch, T.R., Veenendaal, E., Schrodte, F., Saiz, G., Domingues, T.F., *et al.* (2013). On the delineation of tropical vegetation types with an emphasis on forest/savanna transitions. *Plant Ecology & Diversity*, 6(1), 101-137. <https://doi.org/10.1080/17550874.2012.762812>
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. e Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Violle, C., Reich, P.B., Pacala, S.W., Enquist, B.J. e Kattge, J. (2014). The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13690-13696. <https://doi.org/10.1073/pnas.1415442111>
- Werf, A., van Nuenen, M., Visser, A.J. e Lambers, H. (1993). Contribution of physiological and morphological plant traits to a species competitive ability at high and low nitrogen supply. *Oecologia*, 94(3), 434-440. <https://doi.org/10.1007/BF00317120>
- Wright, I.J. e Westoby, M. (2003). Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, 17(1), 10-19. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00694.x>

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.  
<https://doi.org/10.1038/nature02403>

## **Materiais suplementares**

### **PROTOCOLO UTILIZADO PARA A COLETA DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS**

**Organizadores: Wesley Jonatar Alves da Cruz; Aurora Levesley**

#### **Considerações gerais**

Primeiramente colete dois ramos expostos ao sol, o primeiro será utilizado para medir os atributos da folha e o segundo para medir os atributos do ramo. Do mesmo indivíduo pode ser feita a coleta de uma amostra de casca do caule principal para medir os atributos da casca. Para medir os atributos foliares, retire do ramo quatro folhas completamente expandidas (consideradas repetições para cada atributo foliar).

#### **Área foliar, teor de matéria seca, área foliar específica e massa foliar por área**

Selecione folhas relativamente jovens (fotossinteticamente ativas), mas totalmente expandidas e endurecidas. Sempre que possível, evite folhas com sintomas óbvios de ataque de patógenos ou herbívoros, ou com cobertura de epífitas. Para espécies de sombra ou sub-bosque, colete folhas das partes menos sombreadas.

Armazene as amostras coletadas em um saco plástico e dentro de uma caixa térmica, de preferência com gelo ou em uma geladeira (nunca em freezer), sempre mantendo as folhas no escuro, até a triagem em laboratório. Se nenhuma caixa térmica estiver disponível e a temperatura ambiente estiver alta, é melhor manter as amostras nos sacos plásticos sem umidade adicional. Após a coleta, meça os atributos funcionais o mais rápido possível, de preferência dentro de 24 horas. Se o armazenamento durar mais de 24 horas, manter as amostras em temperaturas baixas (2 a 6 °C) é essencial para evitar que o material apodreça.

A área projetada da folha (como em uma fotografia) pode ser mensurada com um scanner de mesa (a vantagem é que muitos scanners podem utilizar energia via cabo USB, por exemplo de um laptop). Digitalize no modo colorido para obter informações máximas sobre o nível do limite entre o que deve ser considerado folha e o plano de fundo. Digitalizações coloridas também permitirão mensurar outros atributos *a posteriori*. Em todos os casos, verifique se as folhas não estão enroladas ou se sobrepõem. Tente posicionar as folhas o mais plano possível, na posição que forneça a maior área, mas sem esmagá-las para que a folha não seja danificada. Cortar as folhas em pedaços menores pode facilitar o posicionamento das folhas no scanner. A área foliar pode ser estimada com um *software* de análise de imagem. Os *softwares* que podem ser utilizados gratuitamente são *Leaf Area* (A. P. Askew, *University of Sheffield*, UK, disponível nas ferramentas *DiverSus*) ou, para análises

mais completas, incluindo outros órgãos vegetais utilize o *ImageJ* (do *National Institutes of Health* dos EUA; <http://www.nih.gov/>) e *GIMP* (do Projeto GNU; <http://www.gnu.org/>).

Após mensurar a área, coloque cada amostra de folha na estufa, preferencialmente a 70 °C por pelo menos 72 horas, ou a 80 °C por 48 horas (evite temperaturas mais altas); depois de retirar da estufa determine a massa seca. Lembre-se que uma vez retiradas da estufa, as amostras absorvem um pouco de umidade do ar. Coloque as amostras em um secador com sílica gel até pesar, ou então volte à estufa para secar novamente. A área foliar específica é a área de um lado de uma folha fresca, dividida por sua massa seca. A massa foliar por área (LMA), massa foliar específica (MFE) e o peso foliar específico (PFE) são simplesmente 1/SLA.

*Para maiores detalhes em teoria e método ver: Perez-Harguindeguy et al. (2016); Wright et al. (2007); Westoby et al. (2002); Poorter e Garnier (1999).*

### **Espessura da folha**

A espessura das folhas (expressa em  $\mu\text{mm}$  ou  $\text{mm}$ ), é um dos principais componentes da área foliar específica e desempenha um papel fundamental na determinação da resistência física das folhas. Deve-se seguir procedimentos de coleta e armazenamento iguais aos da área foliar específica; em muitos casos as mesmas folhas serão usadas para a determinação da área foliar específica. A espessura tende a variar sobre a superfície da folha, geralmente sendo mais espessa na porção mediana, nas nervuras primárias, nas margens e na base da folha. Dependendo da pergunta da pesquisa, você pode estar interessado na espessura média ou na espessura de locais ou tecidos especiais. Frequentemente uma medição por folha, em uma posição padronizada dentro da lâmina (em uma posição intermediária entre a borda e o meio e entre a ponta e a base da folha, evitando as nervuras) é aceitável para amostrar a variabilidade intraespecífica. A medida da espessura poderá ser feita com um micrômetro ou um paquímetro digital (precisão = 0,0001mm).

*Para maiores detalhes em teoria e método ver: Perez-Harguindeguy et al. (2016); Poorter et al. (2009); Wright et al. (2007); Westoby et al. (2002); Poorter e Garnier (1999).*

### **Concentrações de nitrogênio e fósforo na folha**

A concentração de nitrogênio e fósforo são as quantidades totais de N e P por unidade de massa foliar, expressas em  $\text{mg/g}^{-1}$ . É o mesmo protocolo de coleta e desidratação usado para a área foliar específica. Após a desidratação das folhas na estufa, armazene o material em temperatura ambiente e no escuro, o armazenamento pode ser por no máximo dois anos. Moer manualmente cada amostra separadamente com um almofariz e pilão é uma opção para poucas amostras. As amostras também podem ser moídas em um moinho de rolo, eficiente para muitas amostras. Evite a

contaminação entre amostras limpando cuidadosamente o moedor. A análise química da amostra deverá ser feita com extração da substância orgânica e em seguida com a determinação dos materiais do extrato. Digestão com ácido quente, extração e determinação de ácido sulfúrico pelo destilador Kjeldahl para as concentrações de nitrogênio. Para as concentrações de fósforo utilizar digestão com ácido quente, extração nitro-perclórica e determinação por espectrofotometria óptica.

*Para maiores detalhes em teoria e método ver: Perez-Harguindeguy et al. (2016); Wright et al. (2007); Wright et al. (2004) e Westoby et al. (2002).*

### **Massa fresca, seca e densidade da casca interna e externa**

Como indicado anteriormente, devem ser amostradas plantas adultas e saudáveis sem sinais de danos aparentes no caule. Extraia as amostras de casca de no mínimo cinco indivíduos adultos (para minimizar os danos na população), em árvores com o diâmetro maior ou igual à 10 cm (a 0,30 ou 1,30 metros do solo). Remova um pedaço de casca com as dimensões de  $2 \times 2$  cm utilizando um formão ou um cinzel e armazene a amostra em um saco plástico. A coleta deve ser feita no tronco principal, próximo a base entre 40 e 50 cm do solo, altura onde frequentemente ocorrem incêndios na superfície do solo. A massa fresca deve ser obtida utilizando uma balança de precisão (0,01 g) logo após a coleta das amostras, ou de preferência em até 72 horas, caso ultrapasse este período, as amostras devem ser saturadas em água. A espessura da casca (mm), é definida como a porção do caule externa a madeira ou o xilema da árvore. Utilize um paquímetro para realizar uma medida aleatória em cada amostra de casca interna e externa. Se for preciso, com cuidado, separe as duas estruturas para facilitar o trabalho. Para a massa seca, as amostras deverão ser desidratadas em estufa por um período de 48 horas a 70 °C e pesadas em uma balança de precisão. A densidade da casca interna e externa é calculada dividindo a massa seca pelo volume da casca fresca. O volume da casca fresca (interna e externa) pode ser mensurado utilizando o método de deslocamento de água com uma precisão de  $0,01\text{cm}^3$ .

*Para maiores detalhes em teoria e método ver: Perez-Harguindeguy et al. (2016); Pausas (2015); Poorter et al. (2014) e Brando et al. (2012).*

### **Comprimento máximo do xilema e diâmetro do ramo**

É o comprimento máximo de elementos de vasos e traqueídes, muito utilizado como critério para estabelecer atributos evolutivos da anatomia da madeira. Para mensurar o comprimento máximo do xilema pode-se utilizar a técnica de injeção de ar. Colete um ramo em campo (de no máximo 2 metros), remova toda a casca na base do segmento de ramo e conecte um cano ou tubo de plástico nesta extremidade (recomendamos o uso de fita veda-rosca para evitar vazamentos). Nesta mesma

extremidade conecte um aparato para injetar ar no sistema (uma seringa grande ou bomba de ar manual). Mantenha as pontas do ramo (extremidade livre) dentro de um recipiente com água e injete a pressão de ar atmosférico no sistema (bombeando), escolha uma ponta e comece a cortar pequenas porções (de 5 em 5 cm aproximadamente) até que seja possível visualizar bolhas emergindo da extremidade cortada (sempre mantenha a ponta do ramo submersa enquanto realiza os cortes e bombeia o ar). Após a visualização das bolhas, desconecte todo o aparato e faça a medida do comprimento entre a base do ramo e a extremidade cortada. Faça também uma medida do diâmetro do ramo na mesma base em que o tubo com a bomba de ar foi conectado, utilizando uma fita diamétrica ou paquímetro.

*Para maiores detalhes em teoria e método ver: Perez-Harguindeguy et al. (2016) e Scholz et al. (2013).*

### **Referências bibliográficas**

- Brando, P. M., Nepstad, D. C., Balch, J. K., Bolker, B., Christman, M. C., Coe, M., & Putz, F. E. (2012). Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. *Global Change Biology*, 18(2), 630-641.
- Pausas, J. G. (2015). Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology*, 29(3), 315-327.
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... & Urcelay, C. (2016). Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, 64(8), 715-716.
- Poorter, H., & Garnier, E. (1999). Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. *Handbook of functional plant ecology*, 20, 81-120.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New phytologist*, 182(3), 565-588.
- Poorter, L., McNeil, A., Hurtado, V. H., Prins, H. H., & Putz, F. E. (2014). Bark traits and life-history strategies of tropical dry-and moist forest trees. *Functional Ecology*, 28(1), 232-242.
- Scholz, A., Klepsch, M., Karimi, Z., & Jansen, S. (2013). How to quantify conduits in wood?. *Frontiers in Plant Science*, 4, 56.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 125-159.

Wright, I. J., Ackerly, D. D., Bongers, F., Harms, K. E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., ... & Poorter, L. (2007). Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Annals of Botany*, 99(5), 1003-1015.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Flexas, J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821.

**Tabela S1.** Atributos funcionais estabelecidos para caracterizar a estrutura funcional de comunidades na transição Amazônia-Cerrado.

Classe	Atributo	Abreviação	Unidade	Significado ecológico
Folha	Área foliar	AF	mm <sup>2</sup>	Resposta aos recursos do ambiente e taxa fotossintética
	Teor de matéria seca	TMSF	mg.g <sup>-1</sup>	Taxa de crescimento e produtividade
	Massa foliar por área	MFA	mg/ mm <sup>2</sup>	Taxa de crescimento
	Espessura	EF	Mm	Resistência mecânica
	Concentração foliar de Nitrogênio	N	mg g <sup>-1</sup>	Resposta aos recursos do ambiente e taxa fotossintética
	Concentração foliar de Fósforo	P	mg g <sup>-1</sup>	Resposta aos recursos do ambiente e taxa fotossintética
Casca	Espessura da casca externa	ECE	Mm	Proteção e defesa
	Espessura da casca interna	ECI	Mm	Proteção e defesa
	Densidade da casca	D	mg/mm <sup>3</sup>	Proteção e resistência
Galho	Comprimento máximo do xilema	CX	Mm	Condutividade e resistência a embolismo.

Os atributos estão descritos conforme Cornelissen et al. (2003); Baraloto et al. (2010); Pérez-Harguindeguy et al. (2013) e Rosell et al. (2014).

**Tabela S2.** Média e desvio padrão (entre parênteses) de atributos funcionais em fitofisionomias na transição Amazônia-Cerrado. CT = Cerrado típico, CD = Cerradão, FG = Floresta de galeria, FS = Floresta estacional semidecidual, FP = Floresta estacional perenifólia e FO= Floresta ombrófila., AF = área foliar, TMSF = teor de matéria seca da folha, MFA = massa foliar por área, EF = espessura da folha, N = concentração de nitrogênio, P = concentração de fósforo, ECE = espessura da casca externa, ECI = espessura da casca interna, D = densidade da casca, CX = comprimento máximo do xilema, *P* = Valores de *p* do teste de Kruskal-Wallis. Médias seguidas por letras iguais não apresentam diferença significativa na comparação entre pares pelo teste de Wilcoxon.

Atributos	CT	CD	FG	FS	FP	FO	<i>P</i>
<b>AF</b>	9.762,74A (14.850,81)	7.071,13A (56.62,62)	8.198,74AC (6.680,40)	7.671,95A (6.473,27)	5.380,37B (5.367,15)	15.387,19C (18.975,35)	<0,01
<b>TMSF</b>	487,88A (80,24)	508,11A (74,49)	489,86A (94,38)	494,48A (114,82)	488,69A (91,02)	440,13B (105,71)	<0,01
<b>MFA</b>	0,16A (0,07)	0,13B (0,04)	0,10C (0,04)	0,10CD (0,04)	0,09C (0,03)	0,08D (0,02)	<0,01
<b>EF</b>	0,32A (0,07)	0,25B (0,06)	0,19CD (0,06)	0,18C (0,04)	0,22D (0,07)	0,18C (0,05)	<0,01
<b>N</b>	11,89A (2,60)	17,34B (3,16)	17,48B (4,87)	16,70B (4,94)	17,68B (3,33)	19,43B (4,30)	<0,01
<b>P</b>	0,49A (0,15)	0,80BC (0,22)	1,12B (0,50)	0,68CD (0,28)	0,67AD (0,58)	0,69BCD (0,22)	<0,01
<b>ECE</b>	7,37A (5,02)	5,80B (4,40)	3,21C (2,25)	2,71C (2,73)	1,93D (1,76)	1,18E (0,68)	<0,01
<b>ECI</b>	5,15A (1,94)	5,96A (2,82)	4,42B (1,43)	3,35C (1,49)	3,79C (1,76)	3,47C (1,13)	<0,01
<b>D</b>	0,46A (0,14)	0,52B (0,14)	0,54B (0,12)	0,56B (0,12)	0,56B (0,11)	0,57B (0,09)	<0,01
<b>CX</b>	762,72A (288,27)	831,54A (400,21)	762,09A (372,14)	772,68A (366,16)	649,69B (290,41)	692,73AB (319,07)	<0,01

**Tabela S3.** *Loadings* do CWM e valores de atributos funcionais da Análise de Componentes Principais (PCA) realizada a nível de comunidade e nível de espécie. O significado das siglas dos atributos está na Tabela S1.

Atributos funcionais	Nível de comunidade		Nível de espécie	
	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2
AF	-0,147	0,687	-	-0,367
TMSF	-	-0,773	0,118	0,848
MFA	0,940	-0,159	0,820	0,261
EF	0,947	-	0,784	-
N	-0,861	0,104	-	-
P	-0,451	0,441	-	-
ECE	0,947	-	0,737	-
ECI	0,835	0,114	0,518	-
D	-0,830	-0,363	-0,459	0,649
CX	0,507	0,555	0,290	0,649

**Tabela S4.** Relação linear (GLM) entre os atributos funcionais e a latitude de parcelas distribuídas ao longo da transição Amazônia-Cerrado. Valores de *P* em negrito não são significativos. O significado das siglas dos atributos está na Tabela S1.

Tipos de vegetação	Estimate	<i>t</i> value	<i>P</i>	AIC
AF	-5,09	-15,02	<0,001	2.028
TMSF	-7,80	16,15	<b>0,629</b>	2.003
MFA	0,06	5,94	<0,001	-4.398
EF	0,12	8,19	<0,001	-3.475
N	-3,22	-1,73	0,048	2.038
P	0,27	1,69	0,039	3.63,59
ECE	5,30	7,13	<0,001	9.738
ECI	4,15	12,43	<0,001	7.059
D	-0,11	-4,76	<0,001	-1.955
CX	0,01	0	<b>1,0</b>	2.383

**Tabela S5.** Relação linear (GLM) entre MFA e concentração de N em diferentes tipos de vegetação na transição Amazônia-Cerrado. Valores de *P* em negrito não são significativos. TC = cerrado típico, CD = cerradão, GF = floresta de galeria, SF = floresta estacional semidecidual, EF = floresta estacional perenifólia e OF = floresta ombrófila.

<b>Tipos de vegetação</b>	<b>Estimate</b>	<b><i>t</i> value</b>	<b><i>P</i></b>	<b>AIC</b>
TC	-14,61	-3,48	<0,001	559,99
CD	-53,61	-3,29	0,002	164,69
GF	-57,03	-1,82	<b>0,082</b>	138,72
SF	-14,99	-1,14	0,025	276,79
EF	-41,80	-3,12	0,002	542,33
OF	-16,02	-0,21	<b>0,835</b>	132,55

---

## CAPÍTULO III

---

FORMATADO SEGUINDO AS NORMAS DO *JOURNAL OF ECOLOGY*

## EFEITOS DA VARIABILIDADE INTRAESPECÍFICA DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS EM MULTI-ESCALA NA ABUNDÂNCIA E PRODUTIVIDADE DE ESPÉCIES ARBÓREAS

### Resumo

1. A variabilidade de atributos funcionais pode estar ligada diretamente ao *fitness* de uma espécie e afetar sua produtividade local e regional.
2. Investigamos, em escalas local e regional, a influência da variabilidade intraespecífica de atributos funcionais na abundância e na biomassa aérea de 184 espécies arbóreas. Coletamos informações de nove atributos funcionais e dados estruturais em 30 parcelas permanentes de 1 ha em áreas de floresta e savana na transição entre os biomas Amazônia e Cerrado.
3. Em escala local, para as espécies florestais, a variabilidade intraespecífica de atributos funcionais esteve negativamente relacionada com a abundância, mas positivamente com a biomassa. As espécies savânicas e generalistas apresentaram relação positiva entre variabilidade intraespecífica e abundância. Em escala regional, todos os grupos de espécies apresentaram relação positiva entre a variabilidade intraespecífica, tanto para abundância quanto a biomassa. Os maiores valores de variabilidade intraespecífica foram registrados para as espécies generalistas.
4. *Synthesis* – As espécies florestais com maior variabilidade de atributos funcionais são as mais produtivas, apesar de não serem as mais abundantes localmente, pois estas apresentam fenótipo ótimo, altamente adaptado aos recursos locais. As espécies savânicas e generalistas mais abundantes e com maior produtividade investem mais em variabilidade de seus atributos em ambas as escalas. Os nossos achados ajudarão com a seleção de espécies a serem utilizadas em iniciativas de conservação. Espécies com maior variabilidade deverão ter melhor desempenho em projetos de recuperação de áreas perturbadas. Conservar a variabilidade fenotípica contribui para o amortecimento dos extremos ambientais associados às mudanças do clima e uso da terra.

**Palavras-chave:** amplitude de nicho, atributos funcionais, produtividade, espécies dominantes, floresta tropical.

**Abstract**

1. The variability of functional attributes can be directly linked to the fitness of a species and affect its local and regional productivity.
2. We investigated, at local and regional scales, the influence of intraspecific trait variability on the abundance and aerial biomass of 184 species of species. We collected information on nine traits and data available in 30 one-hectare permanent plots in forest and savanna areas in the transition between the Amazon and Cerrado biomes.
3. On a local scale, for forest species, the intraspecific trait variability was negatively related to abundance, but positively to biomass. Savanna and generalist species showed a positive relationship between intraspecific variability and abundance. On a regional scale, all groups of species showed a positive relationship between intraspecific trait variability, both for abundance and biomass. The highest values of intraspecific variability were registered for generalist species.
4. *Synthesis* - The forest species with the greatest variability in functional traits are the most productive, although they are not the most abundant locally, as they present an optimal phenotype, highly adapted to local resources. The most abundant savanna and generalist species with the highest productivity invest more in the variability of their traits at both scales. Our findings will help with the selection of species to be used in conservation initiatives. Species with greater variability are expected to perform better in projects to recover disturbed areas. Conserving phenotypic variability contributes to dampening the environmental extremes associated with climate change and land use.

**Keywords:** niche breadth, functional traits, productivity, dominant species, tropical forest.

## 1. Introdução

Em ecologia, uma questão frequentemente debatida é: quais aspectos bióticos fazem com que uma espécie seja abundante ou rara, e apresente alta ou baixa produtividade (McArthur, 1957; Kunin & Gaston, 1993)? Uma das principais forças por trás dos mecanismos que governam os padrões de abundância é a variabilidade intraespecífica de atributos funcionais (Violle et al., 2012), visto que tais atributos, como por exemplo, a altura da planta, a área foliar específica, a concentração de nitrogênio nos tecidos e a densidade do tronco (Cornelissen et al., 2003) estão ligados às estratégias de obtenção, uso de recursos, performance das plantas (Westoby, Falster, Moles, Vesk & Wright, 2002; McGill, Enquist, Weiher & Westoby, 2006) e a estabilidade das espécies na comunidade (Kinzig, Levin, Dushoff & Pacala, 1999; Adler, Lambers & Levine, 2007).

Um desafio para a ecologia de comunidades, fundamentada em atributos funcionais, é compreender o papel da variabilidade intraespecífica sobre os padrões estruturais e a dinâmica das comunidades (Bolnick et al., 2003). Mesmo sabendo que a variação entre indivíduos dentro de uma população pode influenciar a dinâmica de uma comunidade de plantas a longo prazo (Diaz & Cabido, 2001; Khalil, Gibson & Baer, 2019), poucos estudos avaliam essa variação com a abundância de espécies (Umaña, Zhang, Cao, Lin & Swenson, 2015). Assim, inserir a variabilidade intraespecífica de atributos funcionais em estudos de comunidades nos ajudará a compreender, por exemplo, porque certas espécies se extinguem localmente, enquanto outras aumentam sua população (Cianciaruso, Batalha, Gaston & Petchey, 2009).

A variabilidade intraespecífica de atributos pode ter efeito tão extremo quanto a diversidade de espécies na estrutura e no funcionamento das comunidades (Kotowska, Cahill & Keddie, 2010; Des Roches et al., 2018). Modelos Pan-amazônicos demonstraram uma relação positiva entre a composição (Phillips et al., 2019), a variabilidade taxonômica e filogenética (Souza et al., 2019) e a produtividade de espécies arbóreas. Isso sugere que quanto maior a diversidade de espécies, maior será a complementariedade de nichos e, conseqüentemente, maior a produtividade das comunidades (Tilman et al., 1997). Porém, ainda sabemos pouco sobre as conseqüências ecológicas dessa variabilidade intraespecífica de atributos e como isso poderá afetar a produtividade e os processos ecossistêmicos (Hughes, Inouye, Johnson, Underwood & Vellend, 2008), visto que muitos modelos simplesmente ignoram a variabilidade entre os indivíduos de uma mesma espécie (Bolnick et al., 2011). Assim, nesse estudo, considerando diferentes escalas ecológicas, argumentamos e mostramos que a variabilidade intraespecífica de atributos funcionais pode ter efeitos sobre a produtividade de espécies tropicais arbóreas de formações florestais e savânicas.

Em uma escala espacial ampla, onde normalmente há expressiva variação nas condições ambientais, é esperado que as espécies mais abundantes apresentem alta variabilidade intraespecífica resultando em maior produtividade (Gaston, Blackburn & Lawton, 1997). Porém, em escala local,

essa relação ainda permanece incerta, especialmente se considerarmos que os poucos estudos já realizados mostraram resultados divergentes (Umaña et al., 2015; Shen et al., 2019). Isso ocorre porque, em escala local, há outros processos ecológicos complexos envolvidos, como a capacidade de dispersão, densidade de outras espécies, perturbação, fecundidade (Kunin & Gaston, 1993) e frequência de recursos no ambiente (Marsden & Whiffin, 2003).

Algumas poucas espécies podem estabelecer simultaneamente populações em florestas e savanas (Hoffmann et al., 2012), devido a amplitude na resposta intraespecífica dessas espécies a diferentes variáveis bióticas e abióticas (Turcotte & Levine, 2016; Oliveras & Malhi, 2016). Contudo, ainda não está claro se essa variabilidade intraespecífica garante melhor desempenho de um grupo de espécies sobre outro, como no caso das especialistas de florestas ou de savana. A transição entre os dois maiores biomas brasileiros, a Amazônia e o Cerrado, apresenta alta diversidade de espécies e a coexistência de espécies em formações florestais e savânicas (Torello-Raventos et al., 2013; Marimon et al., 2014). Nessa transição existem registros de períodos de expansão e retração da vegetação, determinados principalmente por eventos climáticos extremos, como o último glacial máximo, há 12.000 anos (Ab'Saber, 1982; Prance, 1982). Nesse caso, a capacidade das espécies para avançar além de seu ambiente natural certamente está ligada a variabilidade intraespecífica, que se relaciona diretamente a plasticidade fenotípica e a colonização e estabelecimento em diferentes ambientes (Violle et al., 2012).

Este estudo é um dos pioneiros a avaliar e discutir os efeitos da variabilidade intraespecífica de atributos funcionais sobre o desempenho de três grupos de espécies (especialistas de floresta, especialistas de savana e generalistas) distribuídas em diferentes comunidades da transição Amazônia-Cerrado nos estados de Mato Grosso e sul do Pará. Aqui testamos e quantificamos a relação entre essa variabilidade com a abundância e a biomassa aérea das espécies, em escalas local e regional, utilizando um banco de dados com 1.749 indivíduos e 184 espécies. Avaliamos 72.000 registros de atributos funcionais para árvores de florestas e savanas e utilizamos esses dados para responder as seguintes perguntas, e hipóteses associadas:

- I. As espécies com maior variabilidade intraespecífica são também as mais abundantes em escala local e regional? Acreditamos que sim, uma vez que, independente da escala considerada, a variabilidade intraespecífica é positivamente relacionada com a abundância (Brown, 1984; Shen et al., 2019). Além disso, em escala regional as espécies precisam possuir alta variabilidade e amplitude de nichos para colonizar e suportar as diferenças ambientais (Gaston et al., 1997);
- II. As espécies com maior variabilidade intraespecífica também possuem maior biomassa aérea em escala local e regional? Esperamos uma relação positiva entre a variabilidade de atributos funcionais e a biomassa em ambas as escalas, pois estudos tem encontrado que, a longo prazo, a variação

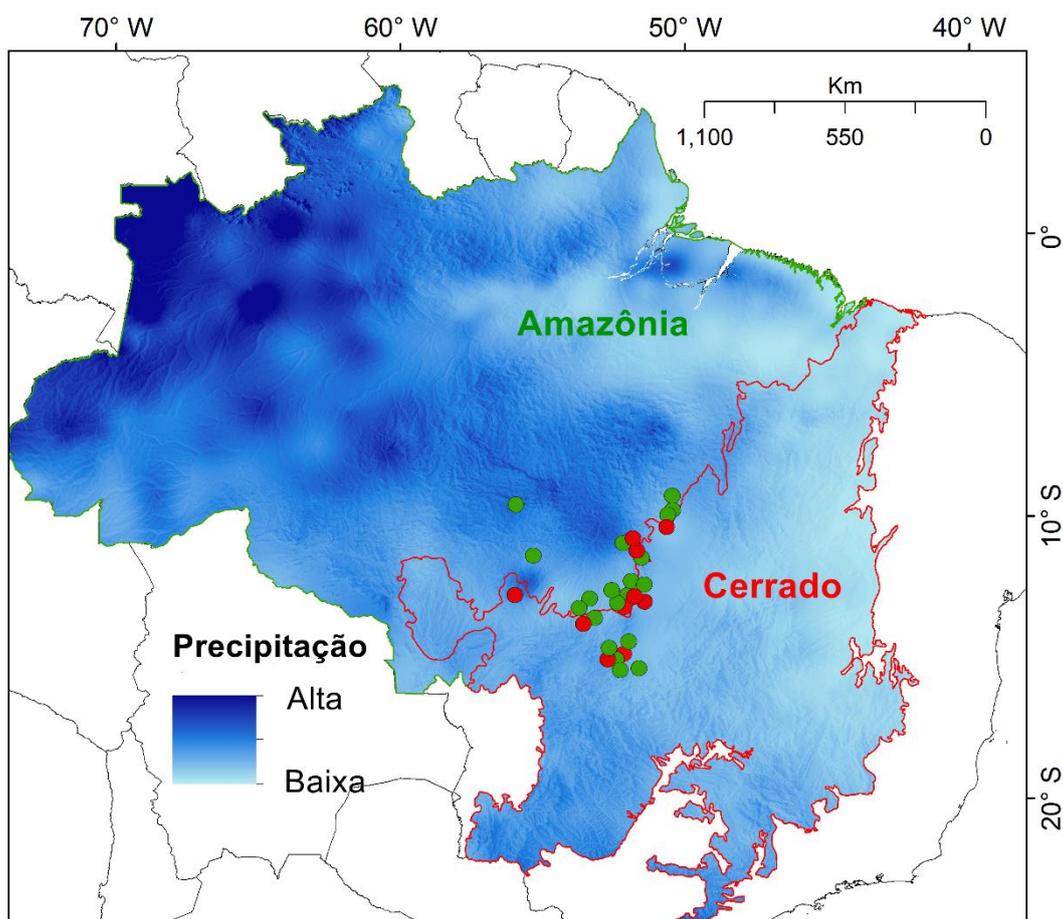
fenotípica aumenta a produtividade, diminuindo a competição e favorecendo a complementariedade de nichos (Norberg et al., 2001; Zhang & Chen, 2015);

III. Qual grupo de espécies possui populações com maior magnitude de variação intraespecífica? Esperamos que as generalistas apresentem maior variabilidade intraespecífica de atributos funcionais em comparação às especialistas, pois espécies com populações vivendo em ambientes contrastantes tendem a apresentar alto grau de variabilidade (Maracahipes et al., 2018).

## **2. Material e métodos**

### **2.1 Área de estudo**

Conduzimos o estudo com dados de 30 parcelas permanentes de 1 hectare (100×100 m) cada, localizadas em áreas de floresta (20) e savana (10) na transição entre os biomas Amazônia e Cerrado (Fig. 1). O clima da região é tropical com invernos secos (Alvares et al., 2013), precipitação entre 1.500 a 2.350 mm/ano e temperaturas entre 24,1 e 27,3 °C (*WorldClim 1.5*; Hijmans, Cameron, Parra, Jones & Jarvis, 2005).



**Fig. 1.** Localização geográfica das parcelas de estudo na transição entre a Amazônia e o Cerrado, Brasil, América do Sul. As parcelas de floresta estão representadas por círculos em verde e as de savana em vermelho. A cor azul representa o gradiente de precipitação para os biomas Amazônia (linha verde) e Cerrado (linha vermelha).

## 2.2 Coleta de dados e amostragem

Utilizamos as espécies arbóreas amostradas no último inventário (entre 2017 e 2019) de cada uma das 30 parcelas, as quais são periodicamente monitoradas e estão armazenadas no banco de dados *ForestPlots.net* (Lopez-Gonzalez, Lewis, Burkitt & Phillips, 2011). A amostragem da vegetação foi realizada pela equipe do Laboratório de Ecologia Vegetal da UNEMAT de Nova Xavantina, sempre de forma padronizada (Phillips et al., 2010). Incluímos no estudo todos os indivíduos com diâmetro do tronco  $\geq 10$  cm à 1,30 m do solo para as formações florestais e à 0,30 m para as savânicas.

Para cada espécie, obtivemos o número de indivíduos (por parcela e total) e calculamos a biomassa acima do solo (AGB, por parcela e total). Para as espécies das formações savânicas calculamos a AGB usando o modelo de Schumacher e Hall (1993), revisado por Rezende et al. (2006):  $Y = \beta_0 D^{\beta_1} H^{\beta_2} \varepsilon$ .

Em que  $\beta_0$ ,  $\beta_1$  e  $\beta_2$  são parâmetros do modelo,  $D$  é o diâmetro da árvore medido a 0,30 m do solo,  $H$  é a altura e  $\varepsilon$  é o erro aleatório. Para as espécies florestais, estimamos a biomassa por tronco utilizando o modelo Pan-tropical de Chave et al. (2014):  $AGB = 0,0673 \times (WD \times D^2 \times H)^{0,976}$ . Onde,  $WD$  é a densidade da madeira obtida da base de dados do *ForestPlots.net* (<https://www.ForestPlots.net/>) em  $g\ cm^{-3}$ ,  $D$  é o diâmetro em centímetros e  $H$  é a altura da árvore em metros.

### 2.3 Atributos funcionais e classificação das espécies

Para a coleta e mensuração dos atributos funcionais, selecionamos as espécies que contribuem com até 80% da área basal de cada parcela, totalizando 184 espécies e 1.749 indivíduos e 72.000 registros de atributos funcionais. Para cada espécie selecionamos aleatoriamente cinco indivíduos dos quais coletamos dois ramos de até 2m, quatro folhas completamente expandidas e uma amostra de casca de 2 x 2 cm.

Para cada indivíduo determinamos nove atributos funcionais: área foliar (AF), área foliar específica (AFE), teor de matéria seca da folha (TMSF), espessura da folha (EF), espessura da casca interna (ECI), espessura da casca externa (ECE), densidade da casca (D), comprimento máximo do xilema (CX) e altura total (AL). Estes atributos representam a maioria do espectro de funções da planta e são indicadores robustos das estratégias ecológicas (Westoby et al., 2002). Os dados e o protocolo detalhado de coleta e processamento dos atributos funcionais estão depositados na plataforma *ForestPlots.net* (Lopez-Gonzalez et al., 2011). Medimos a AF utilizando folhas escaneadas e o *software* ImageJ (Rasband, 1997); AFE foi calculada pela razão entre a área foliar fresca e a massa seca da folha, após 60 h secando em estufa à 65 °C; TMSF é a razão entre a massa saturada e a massa seca da folha; EF, ECI e ECE foram medidas com um paquímetro digital (precisão de 0,001 mm); a densidade da casca foi obtida pela razão entre o volume fresco da casca e o peso seco (Rosell, Gleason, Méndez-Alonzo, Chang & Westoby, 2014); CX foi estimado utilizando o método de injeção de ar (Skene & Balodis, 1968) e AL foi determinada com uma trena a laser digital.

Classificamos as espécies em florestais, generalistas e savânicas, de acordo com o seu ambiente preferencial de ocorrência (Passos et al., 2018). As espécies florestais e as savânicas são aquelas restritas a áreas de floresta ou de savana, respectivamente. Consideramos como espécies generalistas aquelas que apresentaram ocorrência, nas parcelas avaliadas, tanto em floresta quanto em savana.

### 2.4 Análise de dados

Executamos todos os gráficos e análises utilizando o pacote estatístico *R* v.3.6.1 (R Core Team, 2019). Para acessar a variabilidade intraespecífica de atributos funcionais (*Intraspecific Trait*

*Variability*; ITV), calculamos, para cada atributo individual, dentro de cada espécie, o coeficiente de variação (CV). Essa é uma métrica simples, muito utilizada em estudos de variabilidade intraespecífica de atributos funcionais em plantas (Albert et al., 2010; Zhang & Yu, 2018). O CV foi calculado para os atributos e para as espécies dentro da parcela (ITV local) e entre todas as parcelas (ITV regional).

Elaboramos modelos lineares generalizados (GLM) com o pacote `stats` (R Core Team, 2019), utilizando o ITV (local e regional) de cada atributo como variável preditora, e a abundância e a biomassa aérea (local e regional) como variáveis respostas. Antes disso, de modo a garantir a redução da assimetria e o ajuste de dados discrepantes, transformamos todas as variáveis respostas utilizando o logaritmo na base 10. Os modelos foram construídos da seguinte forma:

```
glm (Abundância/Biomassa (local ou regional) ~ log(ITV_AFE) + log(ITV_TMSF) + log(ITV_EF)
+ log(ITV_AF) + log(ITV_ECI) + log(ITV_ECE) + log(ITV_D)+ log(ITV_CX) + log(ITV_AL)).
```

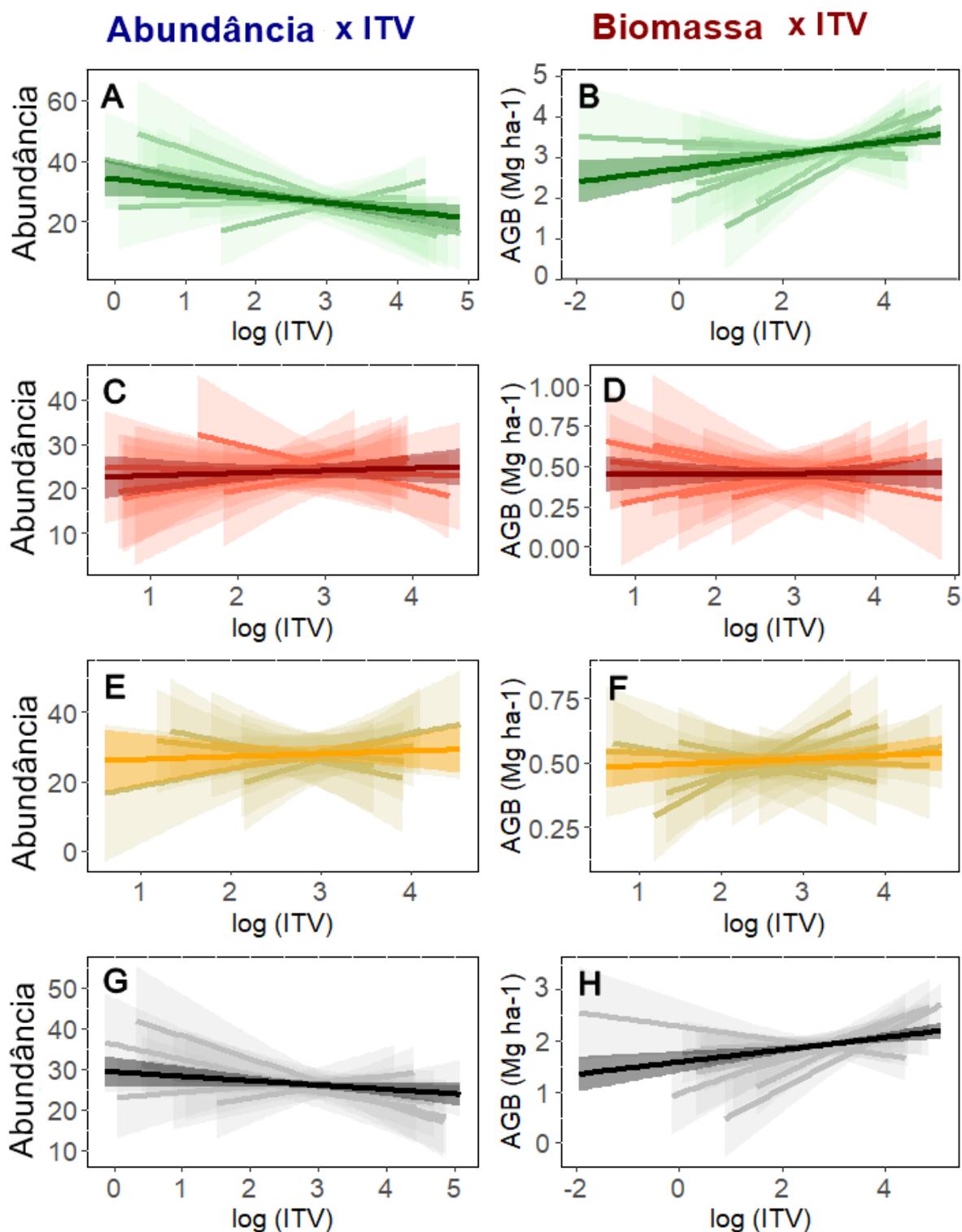
Para testar se a estrutura funcional difere entre as espécies utilizamos uma PERMANOVA (Anderson, 2001) para verificar com todos os atributos funcionais a magnitude da variabilidade intraespecífica entre as populações. Aplicamos PERMDISP (Anderson, 2006) para verificar se existe diferença na dispersão de características dentro de cada grupo (generalista, florestal ou savânicas), ou seja, qual espécie ou grupo é mais heterogêneo. Também utilizamos o PERMDISP para medir a distância das populações em relação ao centroide referente a espécie, em que, quanto maior a distância maior a diferença na estrutura funcional da espécie (Anderson, 2006). Para estas análises utilizamos o pacote `vegan` (Oksanen et al., 2019). Usamos ainda a distância média do centroide de cada população como variável resposta e uma ANOVA para testar em cada grupo de espécies a magnitude da variabilidade intraespecífica dos atributos funcionais. Consideramos o nível de significância a 5% para todas as análises.

### 3. Resultados

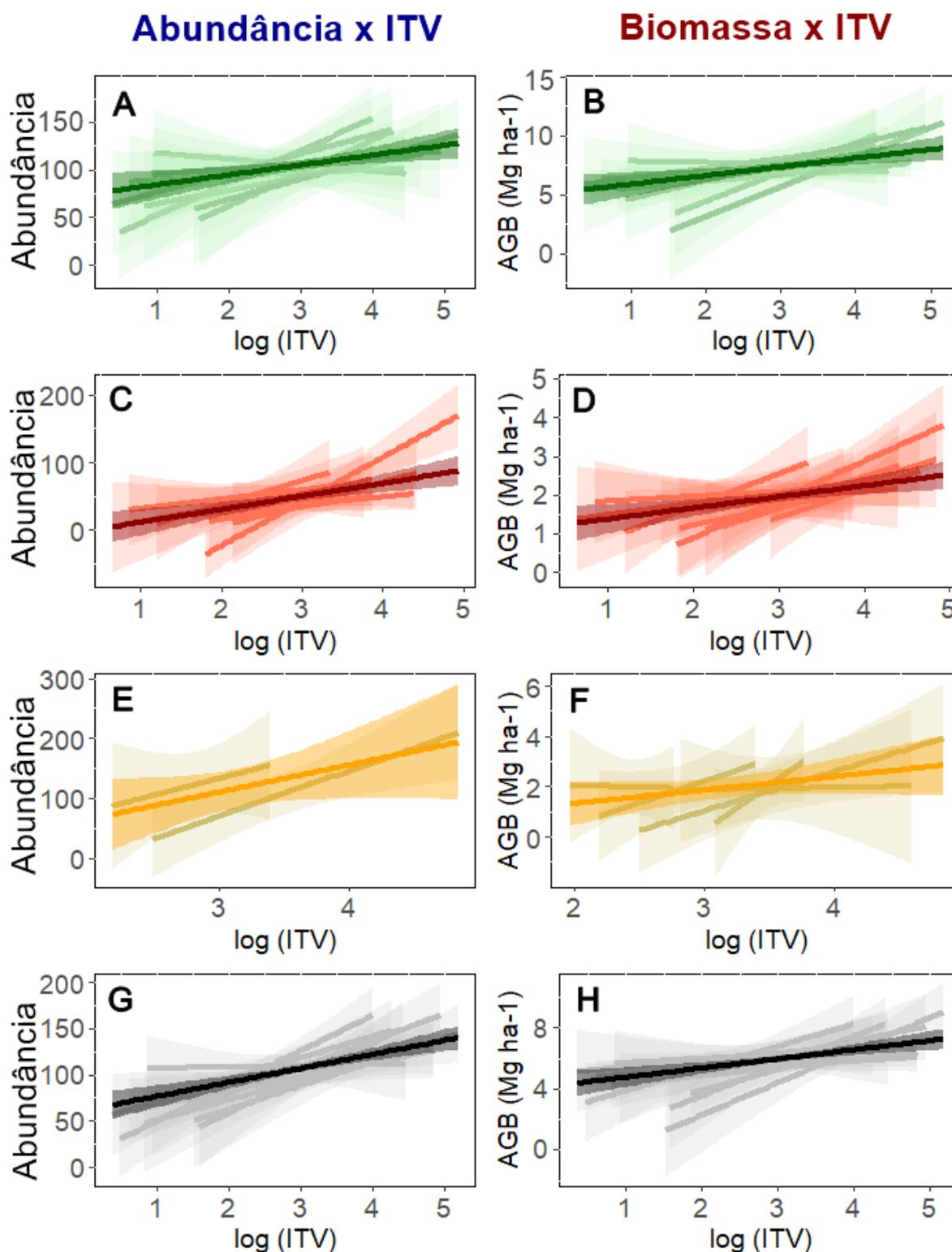
De um total de 184 espécies, determinamos a variabilidade intraespecífica dos atributos funcionais para 124 espécies florestais, 50 savânicas e 10 generalistas. Em escala local as espécies florestais e as generalistas apresentaram maior variabilidade na espessura da casca externa do tronco (ECE), enquanto as savânicas na área foliar (AF). Em escala regional, as espécies florestais detêm maior variabilidade na OBT, e as savânicas e generalistas maior variabilidade nas alturas (H) dos indivíduos (Fig. Sup. 1 e 2).

Em escala local o padrão para todo o conjunto de espécies foi de relação negativa entre a variabilidade intraespecífica de atributos (ITV) e a abundância ( $P < 0,001$ ), enquanto a relação com a biomassa aérea (AGB) foi positiva ( $P < 0,001$ ). Para as espécies florestais o padrão foi o mesmo do obtido para todo o conjunto de espécies ( $P < 0,001$  para a relação com a abundância e AGB).

Entretanto, para as espécies savânicas e generalistas encontramos relações positivas da ITV com a abundância ( $P < 0,001$ ) e a biomassa ( $P = 0,877$  e  $P = 0,761$ ), simultaneamente (Fig. 2; Tab. Sup. 1 e 3). Em escala regional, todos os grupos apresentaram uma tendência de relação positiva da ITV com a abundância ( $P < 0,001$ ) e com a biomassa ( $P < 0,05$ ), sugerindo que espécies com alta variabilidade de atributos também são mais abundantes e mais produtivas em escala regional, tanto em floresta quanto em savana (Fig. 3; Tab. Sup. 2 e 4).

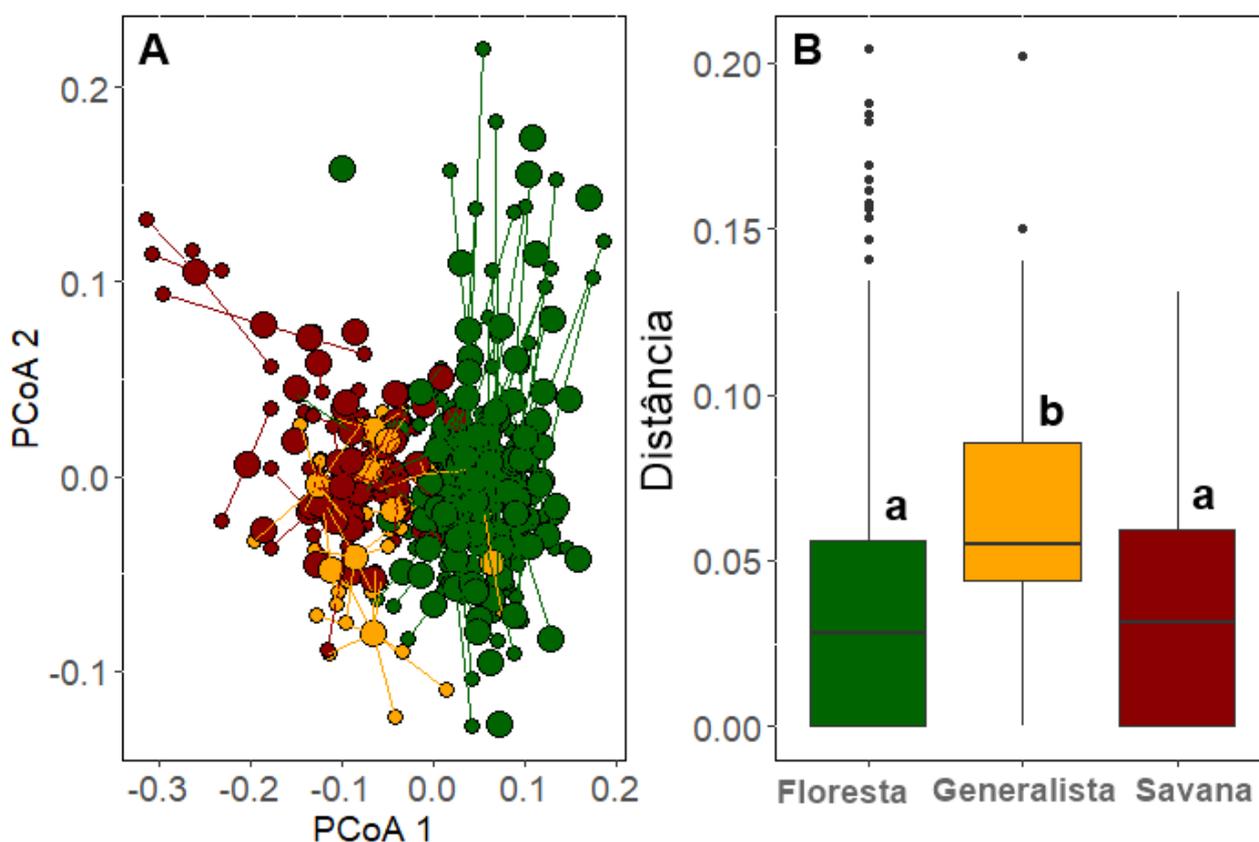


**Fig. 2.** Relação bivariada entre variabilidade intraespecífica de atributos funcionais (ITV), abundância e biomassa aérea (AGB) em escala local de: **A-B:** espécies florestais (verde), **C-D:** savânicas (vermelho), **E-F:** generalistas (amarelo) e **G-H:** todas as espécies juntas (preto). As linhas em tonalidades mais claras (verde, vermelha, marrom e cinza) representam a regressão para cada atributo em separado. As linhas escuras em destaque representam o padrão geral, incluindo todos os atributos juntos. As faixas transparentes indicam o intervalo de confiança das retas (95%). As regressões de atributos que não apresentaram relação significativa foram removidas. Os detalhes dos modelos e resultado das análises estão nas Tabelas Suplementares 1 e 3.

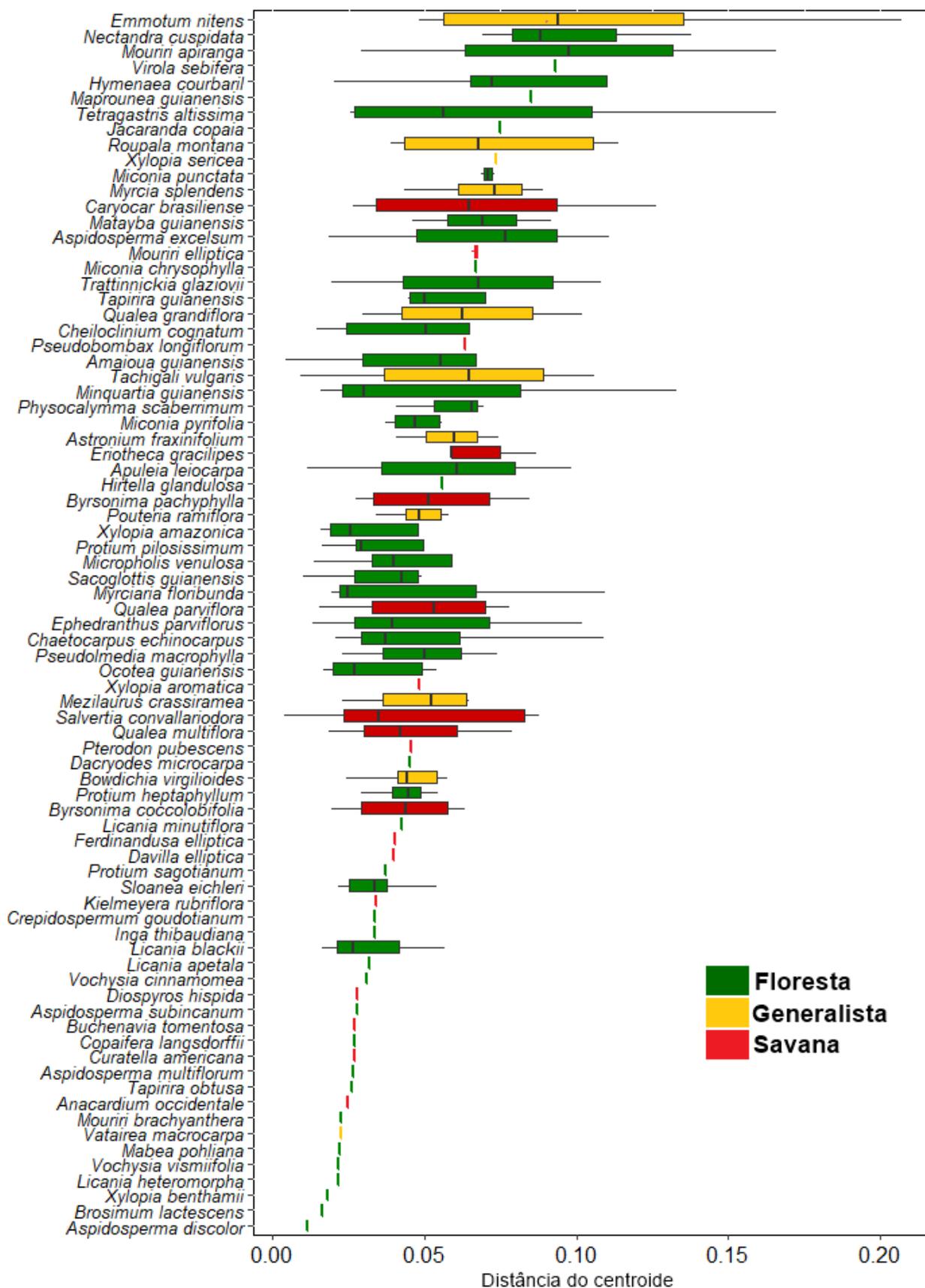


**Fig. 3.** Relação bivariada entre variabilidade intraespecífica de atributos funcionais (ITV), abundância e biomassa aérea (AGB) em escala regional de: **A-B:** espécies florestais (verde), **C-D:** savânicas (vermelho), **E-F:** generalistas (amarelo) e **G-H:** todas as espécies juntas (preto). As linhas mais claras (verde, vermelha, marrom e cinza) representam a regressão para cada atributo em separado. As linhas escuras em destaque representam o padrão geral, incluindo todos os atributos juntos. As faixas transparentes indicam o intervalo de confiança das retas (95%). As regressões de atributos que não apresentaram relação significativa foram removidas. Os detalhes dos modelos e resultado das análises estão nas Tabelas Suplementares 2 e 4.

A separação entre espécies florestais e savânicas foi estruturada, em sua grande parte, pelos eixos 1 (49% da variação) e 2 (15%) da PCoA. (Fig. 4A). As populações foram caracterizadas por composição funcional altamente dissimilar (PERMANOVA,  $F=4,94$ ;  $P<0,001$ ). Contudo, a dispersão de grupos dentro de cada população pode ser considerada homogênea (PERMDISP,  $F=1,11$ ;  $P=0,2026$ ) (Fig. 4A). As espécies generalistas apresentaram populações com maior distância média dos centroides (ANOVA,  $P<0,001$ ), ou seja, esse grupo apresentou maior magnitude de variabilidade intraespecífica, considerando todas as parcelas deste estudo (Fig. 4B), sendo que as espécies florestais e as savânicas não diferiram quanto a magnitude da variabilidade intraespecífica de atributos funcionais (Fig. 4B). *Emmotum nitens* (Benth.) Miers, uma espécie generalista, apresentou o maior valor de variabilidade intraespecífica entre todas as espécies e os atributos funcionais aqui avaliados. Dentro do grupo das espécies florestais e savânicas, *Nectandra cuspidata* Nees e *Caryocar brasiliense* Cambess., respectivamente, foram as de maior variabilidade (Fig.5).



**Fig. 4.** A) Dispersão de populações no espaço formado por atributos funcionais. Cada população é representada pelos círculos pequenos e os círculos grandes representam o centroide de cada espécie. B) Distribuição da distância do centroide em cada grupo de espécies: florestais (verde), savânicas (vermelho) e generalistas (amarelo).



**Fig. 5.** Distribuição da distância do centroide em espécies florestais, generalistas e savânicas utilizando todos os atributos funcionais. As espécies estão ordenadas, em ordem decrescente, desde a que apresenta maior variabilidade intraespecífica dos atributos funcionais até a de menor variabilidade. Para esta análise foram removidas as espécies com baixa frequência, registradas em menos de três parcelas.

#### 4. Discussão

Esse foi o primeiro estudo que avaliou a relação entre a variabilidade de atributos funcionais, abundância e biomassa aérea de espécies de árvores da extensa borda sul da Amazônia, na transição entre os dois maiores biomas sul-americanos, a Amazônia e o Cerrado. Ao contrário do que esperávamos, a relação entre variabilidade e abundância variou de acordo com o grupo de espécies e a escala considerada. Em escala regional, nossas hipóteses foram corroboradas, e a abundância e biomassa se relacionaram positivamente com variabilidade intraespecífica dos atributos funcionais. No entanto, em escala local, observamos que as espécies florestais com maior abundância apresentaram baixa variabilidade intraespecífica, enquanto, as espécies savânicas e as generalistas mais abundantes apresentaram alta variabilidade de atributos. Também em escala local, encontramos evidências que as espécies florestais com maior biomassa aérea (mais produtivas) possuem alta variabilidade.

Além disso, verificamos que as populações de espécies generalistas apresentaram maior variabilidade intraespecífica de atributos funcionais comparadas com as de floresta ou savana, as quais não diferiram entre si. Do conjunto de espécies avaliadas, *Emmotum nitens*, uma espécie generalista, apresentou a maior variabilidade intraespecífica de atributos.

##### 4.1 Variabilidade intraespecífica de atributos $x$ abundância

Observamos que, dentre as espécies florestais, aquelas muito abundantes apresentaram baixa variabilidade de atributos funcionais, principalmente aqueles que fazem parte do espectro foliar, indicando que a alta variabilidade intraespecífica não representa, necessariamente, uma condição para garantir a alta abundância em escala local. Nesse caso, outros fatores ligados ao nicho da espécie, como quantidade e tipo de recursos disponíveis, podem estar atuando sobre a amplitude de atributos da população (Gregory & Gaston, 2000; Marsden & Whiffin, 2003). Sabemos que a variabilidade intraespecífica dos atributos funcionais pode conferir às espécies a capacidade de colonizar diferentes ambientes, mas tal como observado no presente estudo para as espécies florestais, não garante a abundância em uma escala local (Boulangeat, Lavergne, Garraud & Thuiller, 2012). Alguns estudos registraram espécies de diferentes grupos com alta abundância e moderada variabilidade intraespecífica (Dostál, 2011; Siqueira et al., 2012; Shen et al., 2019) e/ou, uma relação negativa entre a variabilidade e a abundância (Umaña et al., 2015), sugerindo que as espécies mais abundantes possuem alto nível de especialização para as condições ambientais locais, se comparadas às mais raras.

Existem duas predições a respeito da relação entre a abundância e a variabilidade de atributos funcionais (Umaña et al., 2015). A primeira, sugere que em um ambiente altamente heterogêneo as espécies mais abundantes tendem a ser mais flexíveis e variáveis para explorar melhor os recursos

(Gaston et al., 1997). A segunda, sugere que em ambientes mais homogêneos as espécies abundantes apresentam um melhor fenótipo e estão sob efeito de seleção estabilizadora (Brown, 1984). Em ambas as situações as espécies mais abundantes sempre apresentarão melhor desempenho, mas apenas na primeira a variabilidade intraespecífica deve ser maior, como observado neste estudo. Com base nestas hipóteses, fundamentadas no tipo de ambiente, sugerimos que nas florestas, onde a variabilidade das espécies mais abundantes foi menor, o ambiente possa ser mais homogêneo e no caso das espécies savânicas e generalistas o ambiente seria mais heterogêneo.

Espécies com baixa variabilidade intraespecífica podem apresentar atributos adaptados para os recursos disponíveis, sendo estes recursos mais frequentes e bem distribuídos do que aqueles utilizados por outras espécies da comunidade (Marsden & Whiffin, 2003), resultando em espécies hiperdominantes e localmente muito especializadas, como seria o caso das florestais aqui analisadas. Sabemos que espécies hiperdominantes são especialistas de habitat, apresentam preferência por um certo tipo florestal ou região e alta abundância local com densidade superior a 60 árvores/ha (Ter Steege et al., 2013). Em nosso estudo amostramos 11 espécies florestais com mais de 100 árvores/ha, valores de abundância desproporcionais se comparados às espécies savânicas e generalistas (que normalmente foram menores que 60 árvores/ha). Assim, podemos sugerir que as espécies florestais aqui avaliadas possuem maior grau de especialização, investindo preferencialmente em estruturas funcionais voltadas para os recursos localmente disponíveis.

Um outro fator que pode explicar a baixa variabilidade dos atributos funcionais das espécies florestais mais abundantes é a hipótese de *trade-off* entre tolerância e dominância (Wisheu, 1998), a qual sugere que espécies com alta variabilidade intraespecífica, em escala local, apresentam baixa habilidade competitiva (Violle et al., 2012; Boulangeat et al., 2012). Assim, a baixa variabilidade intraespecífica dos atributos funcionais das espécies de florestas por nós avaliadas pode conferir a elas maior habilidade competitiva. Por outro lado, as espécies savânicas do presente estudo apresentaram elevada variabilidade dos atributos e, conseqüentemente, esperamos menor habilidade competitiva, visto que de acordo com Hoffmann, Franco, Moreira & Haridasan (2005), Reich (2014) e Diaz et al. (2016), espécies savânicas em comparação com as florestais, apresentam menor porte, menores valores de área foliar específica e menores concentrações foliares de N, que juntas reduzem a capacidade fotossintética das plantas.

Desse modo, em uma escala espacial regional, onde existe maior variação dos fatores ambientais, as espécies mais abundantes apresentarão maior capacidade de colonizar outros ambientes, os valores dos atributos serão diferentes e proporcionarão variação intraespecífica em uma escala espacial maior (Umaña et al., 2015). Verificamos esse padrão para as espécies florestais aqui avaliadas, onde a relação entre a variabilidade intraespecífica e a abundância variou de negativa, em escala local, para positiva, em escala regional.

Em escala regional, os três grupos de espécies aqui avaliados apresentaram relação positiva entre a abundância e a variabilidade de atributos. Já é amplamente aceito que a variabilidade intraespecífica favorece a colonização, possibilitando o estabelecimento em diferentes habitats, em resposta à mudanças no clima (Laforest-Lapointe, Martínez-Vilalta & Retana, 2014), topografia, elevação, umidade do solo (Lambrecht & Dawson, 2007) e radiação solar (Ackerly, Knight, Weiss, Barton & Starmer, 2002), que resultam em mudanças nos padrões demográficos de uma espécie em uma dada região (Bolnick et al., 2011) e permitem maior distribuição geográfica e amplitude do nicho (Hart, Schreiber & Levine, 2016; Shen et al., 2019).

#### **4.2 Variabilidade intraespecífica de atributos x biomassa**

Ao contrário do que verificamos para os dados de abundância, as espécies florestais com maior biomassa aérea e, portanto, mais produtivas foram aquelas que apresentaram a maior variabilidade de atributos funcionais. Norberg et al. (2001) observaram que, normalmente, há um balanço entre a produtividade em curto prazo em espécies com baixa variabilidade (fenótipo ótimo) e a produtividade a longo prazo em espécies com alta variabilidade. Neste caso, as espécies florestais podem ser caracterizadas como aquelas com fenótipo sub-ótimo e uma produtividade de longo prazo.

Esse é o primeiro estudo que demonstrou a influência da variabilidade intraespecífica de atributos funcionais sobre a biomassa aérea de árvores de espécies florestais e savânicas neotropicais. Ali & Yan (2018), em florestas subtropicais e boreais, registraram resultados divergentes, demonstrando relação negativa entre a variabilidade dos atributos e a biomassa das árvores. O padrão registrado em nosso estudo indica que o ganho de carbono em nível interespecífico pode ser garantido por poucas espécies de grande porte que ocupam um largo espaço de nicho dentro da comunidade (Siefert et al., 2015). Como exemplo destas espécies em nossas florestas, destacamos *Hymenaea courbaril*, *Copaifera langsdorffii* e *Pouteria torta*, as quais apresentam elevada biomassa, são pouco abundantes e apresentam alta variabilidade intraespecífica de atributos funcionais em nível local.

Nossos resultados também mostraram que, em escala local, as espécies mais abundantes não são necessariamente as mais produtivas, podendo ser considerados dois grupos distintos. Nesse caso, as espécies florestais mais abundantes são especialistas de habitat enquanto as mais produtivas possuem um fenótipo mais variável, abaixo do ideal (Norberg et al., 2001). Para as savânicas e generalistas encontramos espécies produtivas com elevada variabilidade em alguns atributos funcionais e baixa em outros, ou seja, elas se mostraram especialistas em certas funções ecológicas como, por exemplo, os atributos da casca, relacionados com defesa e resistência ao fogo (Rosell et al., 2014; Pellegrini et al., 2017; Scalon et al., 2020).

Em uma escala espacial regional, as espécies com maior biomassa aérea sempre foram aquelas que apresentaram a maior variabilidade intraespecífica de atributos funcionais. Esse padrão pode ser

explicado pelo fato das espécies de maior biomassa estarem melhor distribuídas geograficamente ao longo da transição Amazônia-Cerrado, ocorrendo em maior número de parcelas e em diferentes condições ambientais. Nesse caso, as plantas geralmente apresentam alta variabilidade em resposta a diversidade de filtros bióticos e abióticos (Violle et al., 2007), sendo esperado que em uma escala espacial regional a variabilidade intraespecífica seja alta. Além disso, é importante destacar que a relação entre a variabilidade intraespecífica dos atributos funcionais e a biomassa em nível regional também acaba sendo influenciada pelo mesmo padrão observado em escala local.

Tanto em escala local quanto regional, as espécies generalistas apresentaram biomassa maior do que as espécies savânicas, porém, foram similares às florestais em escala local (Fig. Sup.4 A e B). Nesse caso, em condições ótimas, as especialistas de habitat tendem a ser mais produtivas e apresentar melhor desempenho (Richmond, Breitburg & Rose, 2005). Isso indica que o ambiente é heterogêneo, favorecendo as espécies com maior plasticidade, de modo que a produtividade se assemelhe até mesmo com as especialistas de florestas.

#### **4.3 Variabilidade entre especialistas e generalistas de habitat**

Considerando todos os atributos em um espaço funcional, as espécies generalistas apresentaram maior variabilidade intraespecífica se comparadas às espécies savânicas e florestais. Analisando os atributos separadamente, verificamos que a variabilidade das espécies generalistas foi maior do que as savânicas em relação à área foliar específica e a espessura das folhas em escala local e regional (Fig. Sup. 1 e 2). Isso mostra que o ambiente pode ter um forte efeito moldando a forma e as estratégias das espécies generalistas, permitindo que dentro desta variabilidade acentuada, em uma mesma espécie, ocorra populações com estratégias aquisitivas ou conservativas (Miner, Sultan, Morgan, Padilla & Relyea, 2005). Resultado semelhante foi encontrado em seis parcelas do Cerrado, onde espécies generalistas também apresentaram elevada variabilidade em alguns atributos considerados importantes dentro do espectro foliar e atributos-chave para a adaptação de espécies em florestas e savanas (Maracahipes et al., 2018).

Os atributos que selecionamos estão relacionados com diferentes aspectos da ecofisiologia das plantas (Perez-Harguindeguy et al., 2016), sendo esperadas diferentes repostas por atributo. Consideramos um dos méritos deste estudo a resposta da variabilidade de diferentes atributos funcionais em grupos de espécies que são importantes para a estrutura e a dinâmica da vegetação da transição entre a Amazônia e o Cerrado. A variabilidade intraespecífica, incluindo todos os atributos juntos, revelou um padrão ecológico mais consistente com a nossa hipótese de que, as espécies generalistas são o grupo com maior variabilidade. Isso indica que o uso de métricas incluindo vários atributos funcionais fornece uma resposta mais precisa com relação a magnitude da variabilidade intraespecífica. Diferenças funcionais entre espécies envolvem um complexo conjunto de atributos e

são melhores descritas por medidas multivariadas de atributos do que um atributo individual ou poucos atributos (Cadotte, Cavender-Bares, Tilman & Oakley, 2009).

A diferença observada na magnitude da variabilidade intraespecífica entre as espécies generalistas e os demais grupos sugere também diferenças no padrão de estabelecimento e permanência no *pool* regional de espécies (Magurran & Henderson, 2003). Este resultado é confirmado pela elevada abundância regional das espécies generalistas, confirmando o padrão ecológico de que alta variabilidade favorece espécies em gradientes ambientais e habitats heterogêneos (Brown, 1984). Sendo assim, tal como observado por Passos et al. (2018), as espécies generalistas, consideradas mais eficientes em áreas transicionais, podem ser vistas como fortes candidatas a iniciar a dinâmica do processo de adensamento de savanas em áreas de transição. Contudo, este efeito deverá ser diferente nas áreas *core* dos biomas Amazônia e Cerrado, onde o ambiente é mais homogêneo e o desempenho de espécies generalistas poderá ser inferior ao das especialistas (Richmond et al., 2005).

#### **4.4 Implicações para a conservação**

Neste estudo classificamos as espécies arbóreas utilizando o grau de variabilidade intraespecífica de atributos funcionais. Este *ranking* será útil para melhorar as atividades de colonização, translocação e reintrodução assistida de espécies arbóreas, metodologias utilizadas frequentemente na biologia da conservação para superar o risco de extinção, perda de habitats e fragmentação (Forsman, 2014). A transição entre a Amazônia e o Cerrado é fortemente marcada por eventos de secas extremas, como os registrados em 2007, 2010 e 2015-2016 (ver Esquivel-Muelbert et al., 2019; Wigneron et al., 2020), que podem gerar rápido declínio de populações de plantas, normalmente intensificado pelo desmatamento (Marimon et al., 2014). Nossos resultados sobre a variabilidade funcional fenotípica, tanto em nível local quanto regional, devem ser considerados para a seleção de espécies a serem utilizadas em iniciativas de conservação. Nesse caso, esperamos que espécies com maior amplitude em suas estratégias funcionais apresentarão melhor desempenho quando utilizadas em projetos de recuperação de áreas perturbadas (van Andel, 1998), principalmente se tais iniciativas forem realizadas na zona de transição dos dois maiores biomas brasileiros. Este sucesso adaptativo se deve pela maior probabilidade de fenótipos pré-adaptados (Gamfeldt & Källström, 2007), pela complementariedade de nichos, menor taxa de competição (Bolnick et al., 2003) e facilitação (Reusch, Ehlers, Hämmerli & Worm, 2005). Por outro lado, a escolha de espécies com baixa variabilidade pode trazer algumas vantagens para programas de produção de mudas em larga escala, visto que a menor variação nos parâmetros morfológicos facilita as operações de viveiro e reduz a necessidade de classificação de mudas (Reis, Lúcio, Binotto & Lopes, 2008). Com base em nossos resultados, recomendamos para plantios em áreas a serem recuperadas, o uso das espécies

*Emmotum nitens*, *Hymenaea courbaril*, *Roupala montana* e *Caryocar brasiliense*. Além da elevada variabilidade intraespecífica de atributos funcionais, são espécies que possuem sementes e frutos com alto potencial de dispersão (Pott, 2002) favorecendo a disseminação natural e criando um arcabouço inicial para outras espécies arbóreas. Além disso, a maioria das espécies citadas (exceto *R. montana*) tem frutos zoocóricos que são importantes para a fauna nativa e duas delas (*H. courbaril* e *C. brasiliense*) apresentam expressivo uso comercial da madeira e frutos (Lorenzi, 1992; Almeida, Proença, Sano & Ribeiro, 1998; Silva-Júnior & Santos, 2005).

Também fornecemos indicadores para a conservação de áreas naturais da Amazônia e do Cerrado, pois a preservação da natureza envolve a proteção da heterogeneidade ambiental entre e dentro de habitats. Conservar a variabilidade fenotípica contribui para o amortecimento dos extremos ambientais associados as mudanças do clima e uso da terra (Wellstein et al., 2013), apoiando medidas de conservação *in situ* (Beier & Brost, 2010). No entanto, sabemos que estabelecer um critério eficiente para a conservação será um desafio, pois de acordo com os nossos resultados, as espécies raras (menos abundantes) em áreas de savana possuem baixa variabilidade e são um grupo igualmente importante para estratégias de conservação no Bioma Cerrado (Klink & Machado, 2005). Neste caso, a diversidade e a variabilidade intraespecífica local, avaliadas em conjunto, podem ser critérios mais eficientes na tomada de decisão para a escolha de áreas prioritárias para a conservação da biodiversidade em áreas naturais na Amazônia, no Cerrado e na transição entre ambos.

## 5. Considerações finais

Com este estudo demonstramos que a variabilidade intraespecífica de atributos afeta a abundância e a biomassa aérea de espécies arbóreas florestais, savânicas e generalistas de diferentes formas, dependendo da escala (local ou regional). Com isso, indicamos que mudanças no grau de plasticidade destas espécies interferem no seu desempenho em termos de crescimento populacional e ganho de biomassa, e que o adensamento das savanas iniciado por espécies generalistas como *Emmotum nitens*, se deve também à sua variabilidade morfo-fisiológica, possibilitando a colonização e conseqüentemente o processo de facilitação. Mostramos que as espécies florestais localmente abundantes apresentam baixa a moderada variabilidade, padrão que não condiz com o pensamento de que variabilidade sempre influencia positivamente a abundância. A transição entre a Amazônia e o Cerrado foi uma região promissora para estabelecermos os limites da variabilidade intraespecífica de espécies arbóreas florestais e savânicas. Sugerimos que no futuro sejam realizados estudos nas áreas centrais dos dois biomas, para testar como a variabilidade influencia o desempenho de espécies em ambientes mais homogêneos. Nosso estudo também contribuiu para preencher lacunas em muitas linhas de pesquisa (Booth & Grime, 2003; Jung, Violle, Mondy, Hoffmann & Muller, 2010; Bolnick et al., 2011), afirmando o importante papel da variabilidade intraespecífica em diversos processos

ecológicos. Dessa forma, inserindo a variabilidade intraespecífica de atributos em estudos de ecologia funcional teremos um avanço do nosso conhecimento a respeito da organização das comunidades de plantas tropicais e o funcionamento ecossistêmico.

## 6. Referências bibliográficas

Ab'Saber, A. N. (1982). The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia: Biological diversification in the tropics. New York: Colombia University Press.

Ackerly, D., Knight, C., Weiss, S., Barton, K., & Starmer, K. (2002). Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130(3), 449-457. doi.org/10.1007/s004420100805

Adler, P. B., Hille Ris Lambers, J., & Levine, J. M. (2007). A niche for neutrality. *Ecology letters*, 10(2), 95-104. doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2006.00996.x

Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., & Lavorel, S. (2010). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98(3), 604-613. doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01651.x

Ali, A., & Yan, E. R. (2018). The mediation roles of intraspecific and interspecific functional trait diversity for linking the response of aboveground biomass to species richness across forest strata in a subtropical forest. *Ecological indicators*, 85, 493-501. doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.10.057

Almeida, S. D., Proença, C. E., Sano, S. M., & Ribeiro, J. F. (1998). Cerrado: espécies vegetais úteis. Planaltina: Embrapa-CPAC.

Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., de Moraes, G., Leonardo, J., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711-728. doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507

Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral ecology*, 26(1), 32-46. doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x

Anderson, M. J. (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62(1), 245-253. doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x

Beier, P., & Brost, B. (2010). Use of land facets to plan for climate change: conserving the arenas, not the actors. *Conserv. Biol.*, 24, 701-710. doi/abs/10.1111/j.1523-1739.2009.01422.x

Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., ... Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, 26(4), 183-192. doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009

- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulseay, C. D., & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161(1), 1-28. doi/abs/10.1086/343878
- Booth, R. E., & Grime, J. P. (2003). Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *Journal of Ecology*, 91(5), 721-730. doi/full/10.1046/j.1365-2745.2003.00804.x
- Boulangéat, I., Lavergne, S., Garraud, L., & Thuiller, W. (2012). Niche breadth, rarity and ecological characteristics within a regional for a spanning large environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 39, 204-214. doi/abs/10.1111/j.1365-2699.2011.02581.x
- Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The american naturalist*, 124(2), 255-279. doi/abs/10.1086/284267
- Cadotte, M. W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., & Oakley, T. H. (2009). Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PloS one*, 4(5), e5695. doi:10.1371/journal.pone.0005695
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B., ... Henry, M. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global change biology*, 20(10), 3177-3190. doi.org/10.1111/gcb.12629
- Cianciaruso, M. V., Batalha, M. A., Gaston, K. J., & Petchey, O. L. (2009). Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, 90(1), 81-89. doi/abs/10.1890/07-1864.1
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... Pausas, J. G. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380. doi.org/10.1071/BT02124
- Des Roches, S., Post, D. M., Turley, N. E., Bailey, J. K., Hendry, A. P., Kinnison, M. T., ... Palkovacs, E. P. (2018). The ecological importance of intraspecific variation. *Nature Ecology & Evolution*, 2(1), 57-64. doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 16(11), 646-655. doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... Garnier, E. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171. doi.org/10.1038/nature16489

- Dostál, P. (2011). Plant competitive interactions and invasiveness: searching for the effects of phylogenetic relatedness and origin on competition intensity. *The American Naturalist*, 177, 655-667. doi/abs/10.1086/659060
- Esquivel-Muelbert, A., Baker, T. R., Dexter, K. G., Lewis, S. L., Brienen, R. J., Feldpausch, T. R., ... Higuchi, N. (2019). Compositional response of Amazon forests to climate change. *Global change biology*, 25(1), 39-56. doi.org/10.1111/gcb.14413
- Forsman, A. (2014). Effects of genotypic and phenotypic variation on establishment are important for conservation, invasion, and infection biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(1), 302-307. doi.org/10.1073/pnas.1317745111
- Gamfeldt, L., & Källström, B. (2007). Increasing intraspecific diversity increases predictability in population survival in the face of perturbations. *Oikos*, 116(4), 700-705. doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15382.x
- Gaston, K. J., Blackburn, T. M., & Lawton, J. H. (1997). Interspecific abundance-range size relationships: an appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, 66, 579-601. doi: 10.2307/5951
- Gregory, R. D., & Gaston, K. J. (2000). Explanations of commonness and rarity in British breeding birds: separating resource use and resource availability. *Oikos*, 88, 515-526. doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880307.x
- Hart, S. P., Schreiber, S. J., & Levine, J. M. (2016). How variation between individuals affects species coexistence. *Ecology letters*, 19(8), 825-838. doi.org/10.1111/ele.12618
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965-1978. doi.org/10.1002/joc.1276
- Hoffmann, W. A., Franco, A. C., Moreira, M. Z., & Haridasan, M. (2005). Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 19(6), 932-940. doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x
- Hoffmann, W. A., Geiger, E. L., Gotsch, S. G., Rossatto, D. R., Silva, L. C., Lau, O. L., ... Franco, A. C. (2012). Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology letters*, 15(7), 759-768. doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x

- Hughes, A. R., Inouye, B. D., Johnson, M. T., Underwood, N., & Vellend, M. (2008). Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology letters*, 11(6), 609-623. doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01179.x
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of ecology*, 98(5), 1134-1140. doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x
- Khalil, M. I., Gibson, D. J., & Baer, S. G. (2019). Functional response of subordinate species to intraspecific trait variability within dominant species. *Journal of Ecology*, 107(5), 2040-2053. doi.org/10.1111/1365-2745.13249
- Kinzig, A. P., Levin, S. A., Dushoff, J., & Pacala, S. (1999). Limiting similarity, species packing, and system stability for hierarchical competition-colonization models. *The American Naturalist*, 153(4), 371-383. doi.org/10.1086/303182
- Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade*, 1(1), 147-155.
- Kotowska, A. M., Cahill Jr, J. F., & Keddie, B. A. (2010). Plant genetic diversity yields increased plant productivity and herbivore performance. *Journal of Ecology*, 98(1), 237-245. doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01606.x
- Kunin, W. E., & Gaston, K. J. (1993). The biology of rarity: patterns, causes and consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(8), 298-301. doi.org/10.1016/0169-5347(93)90259-R
- Laforest-Lapointe, I., Martínez-Vilalta, J., & Retana, J. (2014). Intraspecific variability in functional traits matters: case study of Scots pine. *Oecologia*, 175(4), 1337-1348. doi.org/10.1007/s00442-014-2967-x
- Lambrecht, S. C., & Dawson, T. E. (2007). Correlated variation of floral and leaf traits along a moisture availability gradient. *Oecologia*, 151(4), 574-583. doi.org/10.1007/s00442-006-0617-7
- Lopez-Gonzalez, G., Lewis, S. L., Burkitt, M., & Phillips, O. L. (2011). ForestPlots.net: a web application and research tool to manage and analyse tropical forest plot data. *Journal of Vegetation Science*, 22(4), 610-613. doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01312.x
- Lorenzi, H. (1992). *Arvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil (vol. 1)*. Nova Odessa: Plantarum.
- McArthur, R. H. (1957). On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 43(3), 293-295. doi:10.1073/pnas.43.3.293

- Magurran, A. E., & Henderson, P. A. (2003). Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, 422(6933), 714-716. doi.org/10.1038/nature01547
- Maracahipes, L., Carlucci, M. B., Lenza, E., Marimon, B. S., Marimon-Junior, B. H., Guimarães, F. A., & Cianciaruso, M. V. (2018). How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter-and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 17-25. doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006
- Marimon, B. S., Marimon-Junior, B. H., Feldpausch, T. R., Oliveira-Santos, C., Mews, H. A., Lopez-Gonzalez, G., ... Miguel, A. (2014). Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest-cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2), 281-292. doi.org/10.1080/17550874.2013.818072
- Marsden, S. J., & Whiffin, M. (2003). The relationship between population density, habitat position and habitat breadth within a neotropical forest bird community. *Ecography*, 26(4), 385-392. doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03465.x
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185. doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002
- Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K., & Relyea, R. A. (2005). Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol. (Amst.)*, 20, 685-692. doi.org/10.1016/j.tree.2005.08.002
- Norberg, J., Swaney, D. P., Dushoff, J., Lin, J., Casagrandi, R., & Levin, S. A. (2001). Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: a theoretical framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(20), 11376-11381. doi.org/10.1073/pnas.171315998
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., ... Wagner, H. (2019). *Vegan: Community Ecology Package. Version 2.4-5*. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html> [acessado em fevereiro de 2019].
- Oliveras, I., & Malhi, Y. (2016). Many shades of green: the dynamic tropical forest-savannah transition zones. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1703), 20150308. doi.org/10.1098/rstb.2015.0308
- Passos, F. B., Marimon, B. S., Phillips, O. L., Morandi, P. S., das Neves, E. C., Elias, F., ... Marimon-Júnior, B. H. (2018). Savanna turning into forest: concerted vegetation change at the ecotone between the Amazon and “Cerrado” biomes. *Brazilian Journal of Botany*, 41(3), 611-619. doi.org/10.1007/s40415-018-0470-z

- Pellegrini, A. F., Anderegg, W. R., Paine, C. T., Hoffmann, W. A., Kartzinel, T., Rabin, S. S., ... Pacala, S. W. (2017). Convergence of bark investment according to fire and climate structures ecosystem vulnerability to future change. *Ecology letters*, 20(3), 307-316. doi.org/10.1111/ele.12725
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Urcelay, C. (2016). Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, 64(8), 715-716. doi.org/10.1071/BT12225\_CO
- Phillips, O. L., Baker, T. R., Brien, R., & Feldspausch, T. R. (2010). Field manual for plot establishment and remeasurement. Disponível em <http://www.geog.leeds.ac.uk/projects/rainfor> [acessado em fevereiro de 2019].
- Phillips, O. L., Sullivan, M. J., Baker, T. R., Mendoza, A. M., Vargas, P. N., & Vásquez, R. (2019). Species matter: wood density influences tropical forest biomass at multiple scales. *Surveys in geophysics*, 40(4), 913-935. doi.org/10.1007/s10712-019-09540-0
- Pott, V. (2002). Plantas nativas para recuperação de áreas degradadas e reposição de vegetação em Mato Grosso do Sul. Campo Grande-MS: Embrapa Gado de Corte.
- Prance, G. T. (1982). Forest refuges: evidence from woody angiosperms: Biological diversification in the tropics. New York: Columbia University Press.
- R Core Team (2019). R: a language and environment for statistical computing, version 3.0. 2. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Disponível em: <https://www.r-project.org/> [acessado em fevereiro de 2019].
- Rasband, W. S. (1997). ImageJ. US National Institutes of Health, Bethesda. Disponível em: <http://rsb.info.nih.gov/ij/> [acessado em fevereiro de 2018].
- Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275-301. doi.org/10.1111/1365-2745.12211
- Reis, E. R., Lúcio, A. D. C., Binotto, A. F., & Lopes, S. J. (2008). Variabilidade dos parâmetros morfológicos em mudas de *Pinus elliottii* Engelm. *Cerne*, 14(2), 141-146.
- Reusch, T. B., Ehlers, A., Hämmerli, A., & Worm, B. (2005). Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(8), 2826-2831. doi.org/10.1073/pnas.0500008102
- Rezende, A.V., Vale, A.T., Sanquetta, C.R., Figueiredo Filho, A., & Felfli, J.M. (2006) Comparação de modelos matemáticos para estimativa do volume, biomassa e estoque de carbono da vegetação lenhosa de um cerrado sensu stricto em Brasília, DF. *Ciência Florestal*, 71, 65-76.

- Richmond, C. E., Breitburg, D. L., & Rose, K. A. (2005). The role of environmental generalist species in ecosystem function. *Ecological modelling*, 188(2-4), 279-295. doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.002
- Rosell, J. A., Gleason, S., Méndez-Alonzo, R., Chang, Y., & Westoby, M. (2014). Bark functional ecology: evidence for trade-offs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist*, 201(2), 486-497. doi.org/10.1111/nph.12541
- Scalon, M. C., Domingos, F. M. C. B., Cruz, W. J. A, Marimon-Júnior, B. H., Marimon, B. S, & Oliveras, I. (2020). Diversity of functional trade-offs enhances survival after fire in Neotropical savanna species. *Journal of Vegetation Science*, 31(1), 139-150. doi: 10.1111/jvs.12823
- Schumacher, F. X., & Hall, F. D. S. (1933). Logarithmic expression of timber-tree volume. *J. Agric. Res.*, 47, 719-734.
- Shen, G., Yan, E. R., Bar-Massada, A., Zhang, J., Liu, H., Wang, X., & Xu, M. (2019). Species with moderate intraspecific trait variability are locally abundant within an environmentally heterogeneous subtropical forest. *Oecologia*, 190(3), 629-637. doi.org/10.1007/s00442-019-04437-6
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., ... Dantas, V. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology letters*, 18(12), 1406-1419. doi.org/10.1111/ele.12508
- Siqueira, T., Bini, L.M., Roque, F.O., Marques-Couceiro, S.R., Trivinho-Strixino, S., & Cottenie, K. (2012). Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography*, 35,183-192. doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06875.x
- Skene, D. S., & Balodis, V. (1968). A study of vessel length in *Eucalyptus obliqua* L'Herit. *Journal of Experimental Botany*, 19(4), 825-830. doi.org/10.1093/jxb/19.4.825
- Silva Júnior, M. C., & Santos, G. C. (2005). 100 árvores do cerrado: guia de campo. Brasília-DF: Rede de sementes do Cerrado.
- Souza, F. C., Dexter, K. G., Phillips, O. L., Pennington, R. T., Neves, D., Sullivan, M. J., ... Aragão, L. E. (2019). Evolutionary diversity is associated with wood productivity in Amazonian forests. *Nature ecology & evolution*, 3(12), 1754-1761. doi.org/10.1038/s41559-019-1007-y
- Ter Steege, H., Pitman, N. C., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., ... Monteagudo, A. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342(6156), 1243092. doi: 10.1126/science.1243092

- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300-1302. doi: 10.1126/science.277.5330.1300
- Torello-Raventos, M., Feldpausch, T. R., Veenendaal, E., Schrod, F., Saiz, G., Domingues, T. F., ... Marimon-Junior, B. (2013). On the delineation of tropical vegetation types with an emphasis on forest/savanna transitions. *Plant Ecology & Diversity*, 6(1), 101-137. doi.org/10.1080/17550874.2012.762812
- Turcotte, M. M., & Levine, J. M. (2016). Phenotypic plasticity and species coexistence. *Trends in ecology & evolution*, 31(10), 803-813. doi.org/10.1016/j.tree.2016.07.013
- Umaña, M. N., Zhang, C., Cao, M., Lin, L., & Swenson, N. G. (2015). Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecology letters*, 18(12), 1329-1337. doi.org/10.1111/ele.12527
- van Andel, J. (1998). Intraspecific variability in the context of ecological restoration projects. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(2), 221-237. doi.org/10.1078/1433-8319-00060
- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L. I. N., Albert, C. H., Hulshof, C., ... Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, 27(4), 244-252. doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892. doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Wellstein, C., Chelli, S., Campetella, G., Bartha, S., Galie, M., Spada, F., & Canullo, R. (2013). Intraspecific phenotypic variability of plant functional traits in contrasting mountain grasslands habitats. *Biodiversity and Conservation*, 22(10), 2353-2374. doi.org/10.1007/s10531-013-0484-6
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 125-159. doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452
- Wigneron, J. P., Fan, L., Ciais, P., Bastos, A., Brandt, M., Chave, J., ... Fensholt, R. (2020). Tropical forests did not recover from the strong 2015-2016 El Niño event. *Science advances*, 6(6), eaay4603. doi: 10.1126/sciadv.aay4603
- Wisheu, I. C. (1998). How organisms partition habitats: different types of community organization can produce identical patterns. *Oikos*, 83, 246-258. doi: 10.2307/3546836

Zhang, Y., & Chen, H. Y. (2015). Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *Journal of Ecology*, 103(5), 1245-1252. doi.org/10.1111/1365-2745.12425

Zhang, Z., & Yu, S. (2018). Potential trade-offs between intraspecific and interspecific trait variations along an environmental gradient in a subtropical forest. *Journal of Forestry Research*, 29(6), 1731-1740. doi.org/10.1007/s11676-018-0594-9

**Material suplementar**

**Tabela Sup. 1.** Modelos lineares generalizados entre a abundância local e a variabilidade intraespecífica de atributos funcionais (ITV). AFE (área foliar específica), TMSF (teor de matéria seca na folha), EF (espessura da folha), AF (área foliar), ECI (espessura da casca interna), ECE (espessura da casca externa), D (densidade da casca), CX (comprimento do xilema), AL (altura).

Atributos	Floresta		Generalista		Savana		Todas as espécies	
	Estimate	<i>P</i>	Estimate	<i>P</i>	Estimate	<i>P</i>	Estimate	<i>P</i>
<b>AFE</b>	-0,131	<b>&lt;0,001</b>	0,414	<b>&lt;0,001</b>	-0,166	<b>&lt;0,001</b>	-0,077	<b>&lt;0,001</b>
<b>TMSF</b>	-0,109	<b>&lt;0,001</b>	-0,131	0,145	0,197	<b>&lt;0,001</b>	-0,045	<b>0,010</b>
<b>EF</b>	0,108	<b>&lt;0,001</b>	-0,434	<b>&lt;0,001</b>	0,206	<b>&lt;0,001</b>	0,099	<b>&lt;0,001</b>
<b>AF</b>	-0,297	<b>&lt;0,001</b>	-0,065	<b>0,031</b>	0,059	0,246	-0,237	<b>&lt;0,001</b>
<b>ECI</b>	0,266	<b>&lt;0,001</b>	-0,131	<b>0,059</b>	-0,331	<b>&lt;0,001</b>	0,138	<b>&lt;0,001</b>
<b>ECE</b>	0,037	0,102	0,097	0,125	0,053	0,286	0,041	<b>0,033</b>
<b>D</b>	-0,031	0,071	-0,047	0,372	0,088	<b>0,021</b>	0,006	0,651
<b>CX</b>	-0,188	<b>&lt;0,001</b>	0,282	<b>&lt;0,001</b>	0,224	<b>&lt;0,001</b>	-0,059	<b>0,005</b>
<b>AL</b>	-0,152	<b>&lt;0,001</b>	-0,156	<b>0,011</b>	0,178	<b>&lt;0,001</b>	-0,142	<b>&lt;0,001</b>
<b>Intercept</b>	4,67	<b>&lt;0,001</b>	3,323	<b>&lt;0,001</b>	1,935	<b>&lt;0,001</b>	4,053	<b>&lt;0,001</b>

**Tabela Sup. 2.** Modelos lineares generalizados entre a abundância regional e a variabilidade intraespecífica de atributos funcionais (ITV). AFE (área foliar específica), TMSF (teor de matéria seca na folha), EF (espessura da folha), AF (área foliar), ECI (espessura da casca interna), ECE (espessura da casca externa), D (densidade da casca), CX (comprimento do xilema), AL (altura).

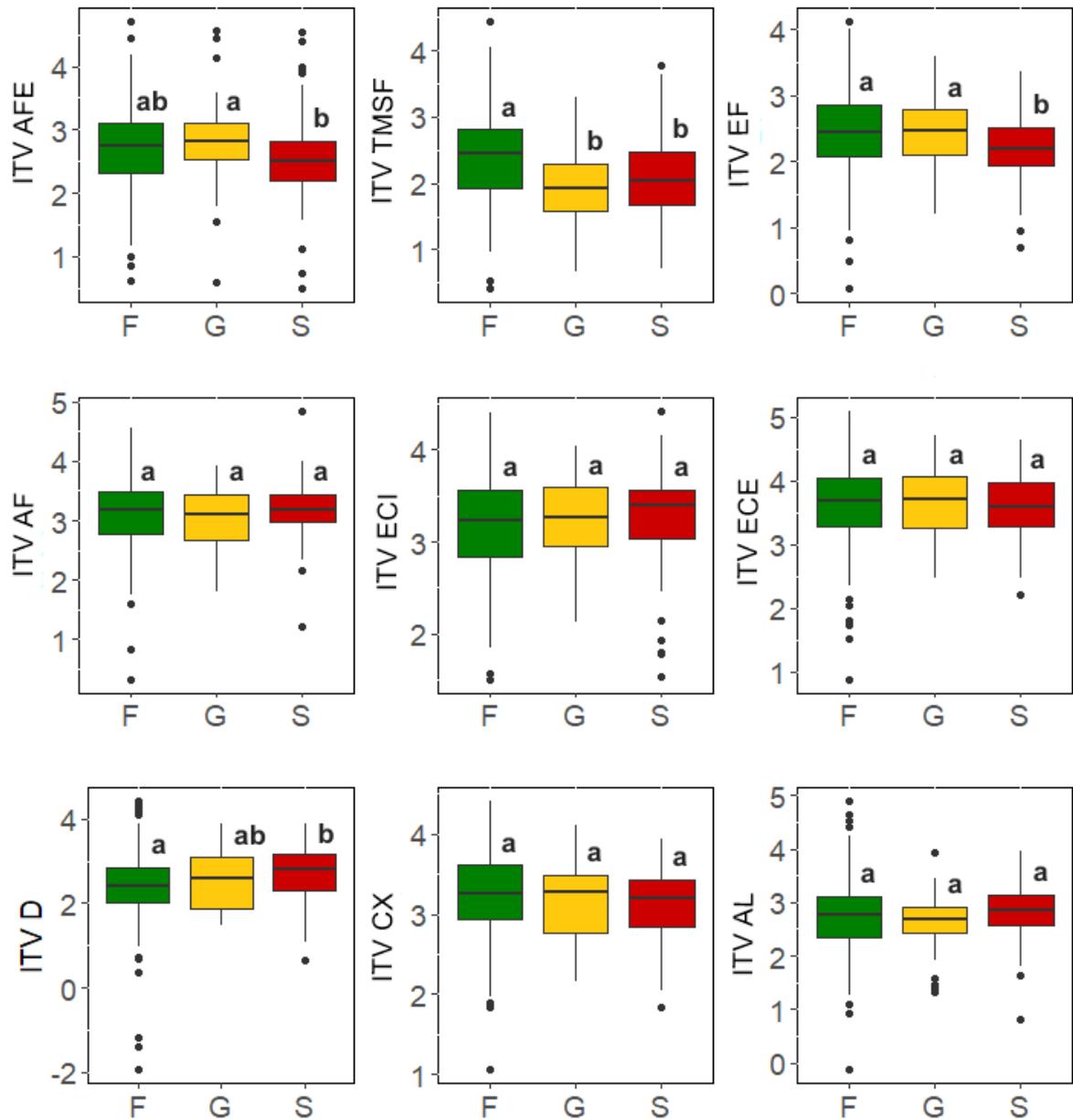
Atributos	Floresta		Generalista		Savana		Todas as espécies	
	Estimate	<i>P</i>	Estimate	<i>P</i>	Estimate	<i>P</i>	Estimate	<i>P</i>
<b>AFE</b>	0,169	<b>&lt;0,001</b>	0,962	<b>&lt;0,001</b>	-0,249	<b>0,002</b>	0,359	<b>&lt;0,001</b>
<b>TMSF</b>	-0,431	<b>&lt;0,001</b>	-1,263	0,653	-0,227	<b>0,002</b>	-0,547	<b>&lt;0,001</b>
<b>EF</b>	0,003	<b>0,033</b>	-1,053	<b>0,0280</b>	0,543	<b>&lt;0,001</b>	0,200	<b>&lt;0,001</b>
<b>AF</b>	0,667	<b>&lt;0,001</b>	-0,096	0,938	0,460	<b>&lt;0,001</b>	0,517	<b>&lt;0,001</b>
<b>ECI</b>	0,503	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,218</b>	0,891	0,776	<b>&lt;0,001</b>	0,560	<b>&lt;0,001</b>
<b>ECE</b>	0,096	<b>0,032</b>	-	-	0,427	<b>&lt;0,001</b>	0,147	<b>&lt;0,001</b>
<b>D</b>	-0,159	<b>&lt;0,001</b>	-	-	0,136	<b>&lt;0,001</b>	0,000	<b>&lt;0,001</b>
<b>CX</b>	0,085	0,103	-	-	0,136	0,068	0,238	0,981
<b>AL</b>	-0,024	<b>0,053</b>	-	-	0,211	<b>0,029</b>	-0,046	<b>&lt;0,001</b>
<b>Intercept</b>	0,148	<b>&lt;0,001</b>	6,749	<b>&lt;0,001</b>	-3,824	<b>&lt;0,001</b>	-1,358	<b>0,013</b>

**Tabela Sup. 3.** Modelos lineares generalizados entre a biomassa (AGB) local e a variabilidade intraespecífica de atributos funcionais (ITV). AFE (área foliar específica), TMSF (teor de matéria seca na folha), EF (espessura da folha), AF (área foliar), ECI (espessura da casca interna), ECE (espessura da casca externa), D (densidade da casca), CX (comprimento do xilema), AL (altura).

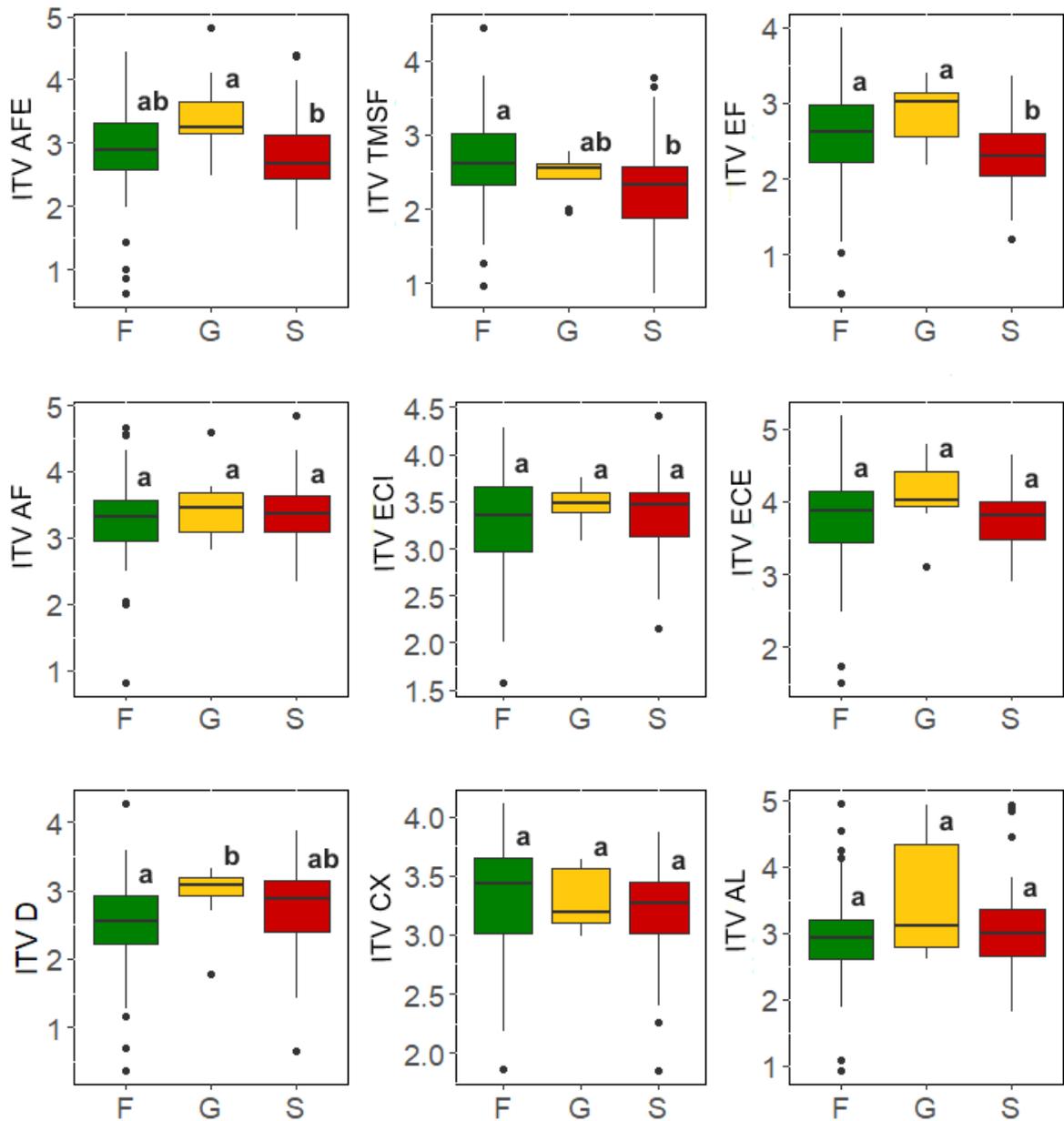
Atributos	Floresta		Generalista		Savana		Todas as espécies	
	Estimate	<i>P</i>	Estimate	<i>P</i>	Estimate	<i>P</i>	Estimate	<i>P</i>
<b>AFE</b>	0,230	<b>&lt;0,001</b>	-0,234	<b>&lt;0,001</b>	0,011	<b>0,202</b>	0,137	<b>&lt;0,001</b>
<b>TMSF</b>	-0,320	<b>&lt;0,001</b>	0,053	<b>0,012</b>	0,159	<b>&lt;0,001</b>	-0,125	<b>&lt;0,001</b>
<b>EF</b>	-0,170	<b>&lt;0,001</b>	0,595	<b>&lt;0,001</b>	-0,301	<b>&lt;0,001</b>	-0,123	<b>&lt;0,001</b>
<b>AF</b>	0,123	<b>&lt;0,001</b>	-0,039	<b>0,008</b>	-0,130	<b>&lt;0,001</b>	0,139	<b>&lt;0,001</b>
<b>ECI</b>	0,425	<b>&lt;0,001</b>	0,257	<b>&lt;0,001</b>	0,058	<b>&lt;0,001</b>	0,392	<b>&lt;0,001</b>
<b>ECE</b>	0,468	<b>&lt;0,001</b>	-0,076	<b>&lt;0,001</b>	0,233	<b>&lt;0,001</b>	0,460	<b>&lt;0,001</b>
<b>D</b>	-0,102	<b>&lt;0,001</b>	-0,200	<b>&lt;0,001</b>	-0,345	<b>&lt;0,001</b>	-0,194	<b>&lt;0,001</b>
<b>CX</b>	0,216	<b>&lt;0,001</b>	-0,029	0,090	0,140	<b>&lt;0,001</b>	0,204	<b>&lt;0,001</b>
<b>AL</b>	0,338	<b>&lt;0,001</b>	0,194	<b>&lt;0,001</b>	0,325	<b>&lt;0,001</b>	0,377	<b>&lt;0,001</b>
<b>Intercept</b>	2,700	<b>&lt;0,001</b>	4,966	<b>&lt;0,001</b>	5,337	<b>&lt;0,001</b>	2,370	<b>&lt;0,001</b>

**Tabela Sup. 4.** Modelos lineares generalizados entre a biomassa (AGB) regional e a variabilidade intraespecífica de atributos funcionais (ITV). AFE (área foliar específica), TMSF (conteúdo de matéria seca na folha), EF (espessura da folha), AF (área foliar), ECI (espessura da casca interna), ECE (espessura da casca externa), D (densidade da casca), CX (comprimento do xilema), AL (altura).

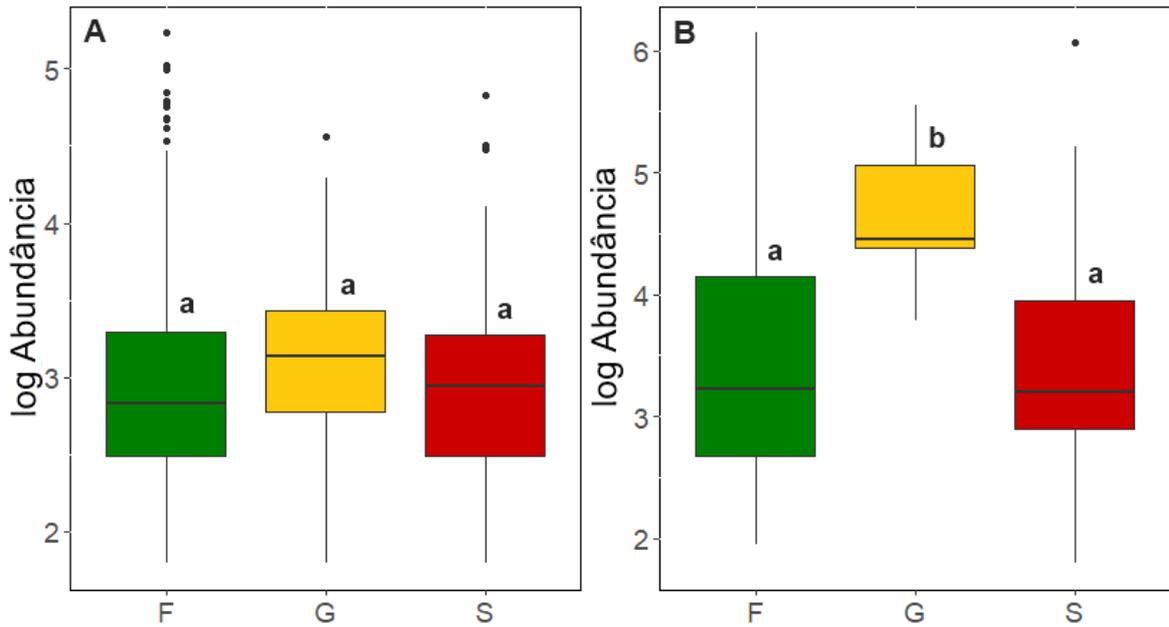
Atributos	Floresta		Generalista		Savana		Todas as espécies	
	Estimate	P	Estimate	P	Estimate	P	Estimate	P
<b>AFE</b>	0,028	<b>&lt;0,001</b>	0,397	<b>&lt;0,001</b>	0,049	<b>0,002</b>	0,096	<b>&lt;0,001</b>
<b>TMSF</b>	-0,466	<b>&lt;0,001</b>	0,901	<b>&lt;0,001</b>	-0,683	<b>&lt;0,001</b>	-0,351	<b>&lt;0,001</b>
<b>EF</b>	0,005	0,343	4,667	<b>&lt;0,001</b>	0,981	<b>&lt;0,001</b>	0,231	<b>&lt;0,001</b>
<b>AF</b>	0,415	<b>&lt;0,001</b>	2,500	<b>&lt;0,001</b>	0,669	<b>&lt;0,001</b>	0,382	<b>&lt;0,001</b>
<b>ECI</b>	0,039	<b>&lt;0,001</b>	-2,144	<b>&lt;0,001</b>	0,318	<b>&lt;0,001</b>	0,057	<b>&lt;0,001</b>
<b>ECE</b>	0,606	<b>&lt;0,001</b>	-	-	0,766	<b>&lt;0,001</b>	0,399	<b>&lt;0,001</b>
<b>D</b>	-0,125	<b>&lt;0,001</b>	-	-	-0,166	<b>&lt;0,001</b>	-0,112	<b>&lt;0,001</b>
<b>CX</b>	0,597	<b>&lt;0,001</b>	-	-	0,745	<b>&lt;0,001</b>	0,831	<b>&lt;0,001</b>
<b>AL</b>	0,008	0,184	-	-	1,208	<b>&lt;0,001</b>	0,050	<b>&lt;0,001</b>
<b>Intercept</b>	2,990	<b>&lt;0,001</b>	-10,99	<b>&lt;0,001</b>	-6,123	<b>&lt;0,001</b>	1,602	<b>&lt;0,001</b>



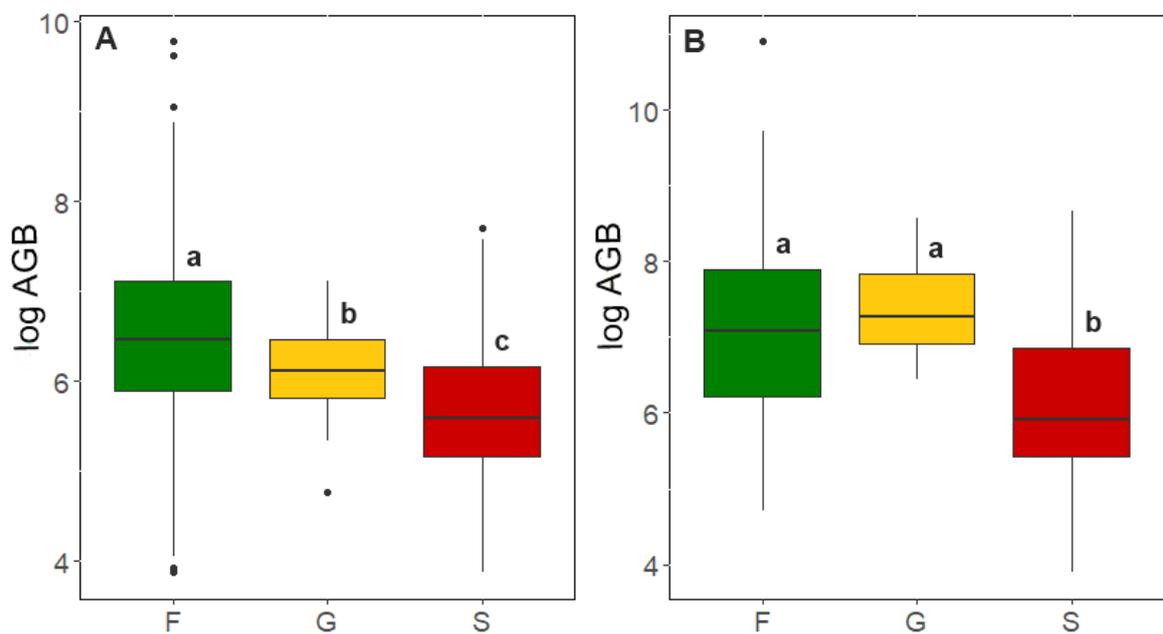
**Fig. Sup. 1.** Diferença na variabilidade intraespecífica de atributos funcionais (ITV) em escala local (na parcela) entre espécies florestais (F), generalistas (G) e savânicas (S) ocorrentes na transição entre a Amazônia e o Cerado. O ITV foi transformado utilizando o log para padronizar a distribuição dos dados. AFE = área foliar específica, TMSF = teor de matéria seca na folha, EF = espessura da folha, AF = área foliar, ECI = espessura da casca interna, ECE = espessura da casca externa, D = densidade total da casca, CX = comprimento do xilema e AL = altura.



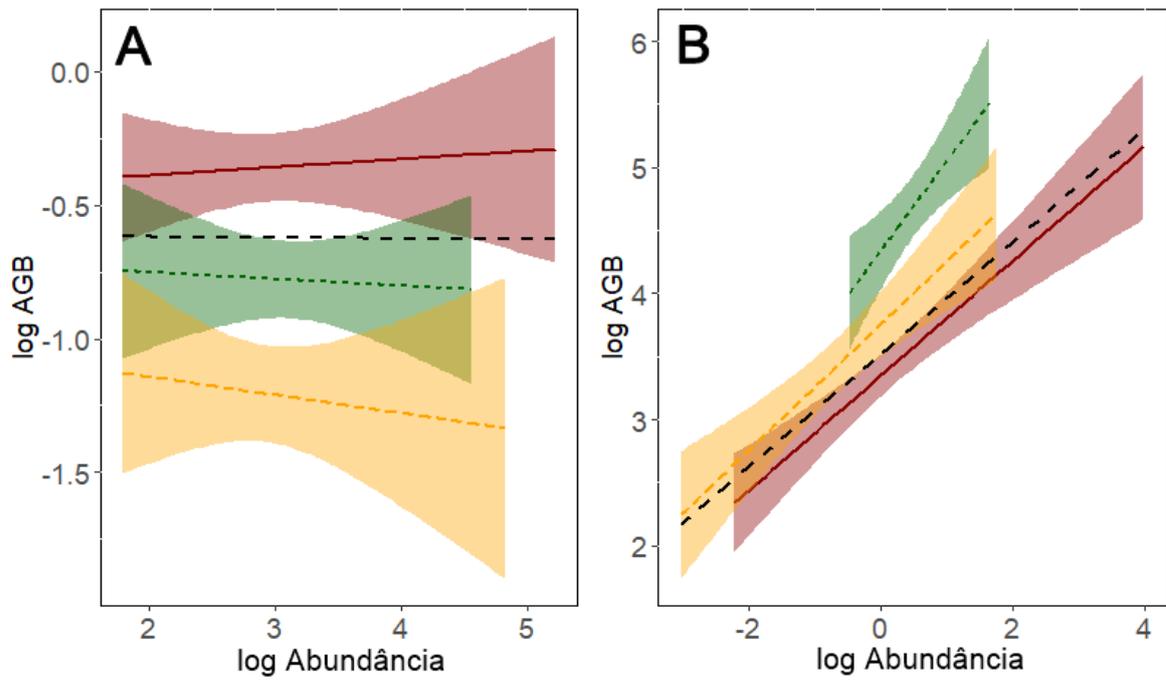
**Fig. Sup. 2.** Diferença na variabilidade intraespecífica de atributos funcionais (ITV) em escala regional (todas as parcelas) entre espécies florestais (F), generalistas (G) e savânicas (S) ocorrentes na transição entre a Amazônia e o Cerado. O ITV foi transformado utilizando o log para padronizar a distribuição dos dados. AFE = área foliar específica, TMSF = teor de matéria seca na folha, EF = espessura da folha, AF = área foliar, ECI = espessura da casca interna, ECE = espessura da casca externa, D = densidade total da casca, CX = comprimento do xilema e AL = altura.



**Fig. Sup. 3.** Diferenças entre as abundâncias de espécies florestais (F) generalistas (G) e savânicas (S) em A) escala local (na parcela) e B) escala regional (entre todas as parcelas). A abundância foi transformada utilizando o log para padronizar a distribuição dos dados.



**Fig. Sup. 4.** Diferenças entre a biomassa (AGB) de espécies florestais (F) generalistas (G) e savânicas (S) em A) escala local (na parcela) e B) escala regional (entre todas as parcelas). A abundância foi transformada utilizando o log para padronizar a distribuição dos dados.



**Fig. Sup. 5.** Relação bivariada entre a abundância e biomassa (AGB) em escala local (A) e regional (B) de espécies florestais (verde), savânicas (vermelho), generalistas (amarelo) e todas as espécies juntas (preto).