

Estratégias funcionais de *Byrsonima crassifolia* (malpighiaceae) em diferentes fitofisionomias na savana do estado do Amapá, Brasil

Functional strategies of *Byrsonima crassifolia* (malpighiaceae) in different phytophysiognomies in the savannah of the state of Amapá, Brazil.

Eduarda Coelho¹, Darley Matos², Salustiano Costa Neto³

DOI: <https://doi.org/10.24979/bolmirr.v16i1.1225>

Resumo: As savanas do estado do Amapá apresentam espécies arbóreas com grande potencial econômico e são amplamente distribuídas num mosaico formado por diferentes fitofisionomias. Para compreender diferentes combinações de atributos funcionais exibidas por indivíduos arbóreo-arbustivos no gradiente de condições ambientais na savana amapaense, este estudo analisou as diferenças nas estratégias funcionais entre indivíduos da espécie *Byrsonima crassifolia*. Foram mensurados quatro atributos funcionais foliares e a altura máxima de cada indivíduo com diâmetro acima do solo ≥ 5 cm, em 24 parcelas de 500 m² distribuídas em três fitofisionomias (sensu stricto, campo sujo e savana rupestre). Foram amostrados atributos funcionais de 198 indivíduos da espécie *B. crassifolia*. Houve diferença significativa do conjunto de atributos funcionais entre as três fitofisionomias. Foi demonstrado que indivíduos da savana rupestre exibiram uma estratégia de maior produtividade foliar, enquanto os de sensu stricto e campo sujo exibiram uma estratégia de maior conservação de recursos. Além disso, houve uma estratégia secundária relacionada ao tamanho da folha, com indivíduos mais conservativos e folhas maiores, predominantemente no campo sujo, em relação a indivíduos com folhas maiores e fisiologicamente mais ativas, em sua maioria na savana rupestre. Conclui-se que, a savana rupestre pode ser considerada área estratégica para manejo sustentável da espécie.

Palavras-chaves: Amazônia oriental. Atributos funcionais. Estratégia de plantas. Variação intraespecífica.

Abstract: The savannahs of the state of Amapá have tree species with great economic potential, widely distributed in a mosaic formed by different phytophysiognomies. In this study, differences in functional strategies among individuals of the species *Byrsonima crassifolia* were analyzed in order to understand the different combinations of functional traits exhibited by tree-shrub individual across the environmental gradient present in a savannah of the state of Amapá. Four leaf functional traits and the maximum height were measured in each individual with diameter above the ground ≥ 5 cm within 24 500-m² plots distributed in three phytophysiognomies: savannah sensu stricto, 'campo sujo' (shrub-savannah), and rupestrian savannah. Functional traits of 198 individuals were sampled. Significant differences in the set of functional traits were found among the three phytophysiognomies. Individuals from the rupestrian savannah exhibited a strategy of greater leaf productivity, while those in savannah sensu stricto and 'campo sujo' exhibited a strategy of greater conservation of resources. Furthermore, there was a secondary strategy related to leaf size, with more conservative individuals with larger leaves predominating in 'campo sujo', and more photosynthetically productive individuals with larger leaves predominating in the rupestrian savannah. It is concluded that the rupestrian savannah can be considered a strategic area for the sustainable management of the studied species.

Keywords: Eastern Amazon. Functional traits. Intraspecific variation. Plant strategy.

1 Universidade Federal do Amapá <https://orcid.org/0009-0007-7822-5540>

2 Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Amapá <https://orcid.org/0000-0003-0888-8246>

3 Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá <https://orcid.org/0000-0002-1459-3658>

INTRODUÇÃO

As savanas são formações tropicais e subtropicais recobertas por vegetação graminoide contínua, geralmente, com uma cobertura esparsa de arbustos, as quais variam de pastagens densas a florestas quase fechadas com altura de 12 – 15 m de copa (IPCC/OECD, 1994; RATTER; RIBEIRO, BRIDGEWATER, 1997). Na América do Sul, a savana é o segundo maior tipo de vegetação em extensão, atrás apenas da floresta tropical úmida (floresta Amazônica e Atlântica) (AQUINO; PINTO; RIBEIRO, 2009). No Brasil, as savanas estão concentradas no grande planalto central, sendo denominadas como cerrado, cobrindo aproximadamente 24% da extensão territorial do país, com uma vegetação de características xeromórficas por ocorrer em áreas sujeitas a longos períodos de seca (EITEB, 1972; RODRIGUES, 2014).

Na Amazônia, as savanas são encontradas em várias áreas encravadas na vegetação florestal com, aproximadamente, 150 mil km² (MENDONÇA *et al.*, 2008). Nas savanas disjuntas existentes na Amazônia, conhecidas como savanas amazônicas, o mosaico de diferentes fisionomias é reconhecido e está relacionado com fatores edáficos (COSTA NETO, 2014).

No estado do Amapá, ocorre a segunda maior área contínua de savana (ZEE, 2008), com a maior riqueza de espécies em comparação às demais áreas de savanas disjuntas na Amazônia (COSTA NETO *et al.*, 2017). As savanas do Amapá são constituídas por cinco tipos de fitofisionomias as quais são: savana sentido restrito (*sensu stricto*), campo cerrado, savana rupestre, campo sujo e campo limpo (COSTA NETO *et al.*, 2017). As variáveis edáficas (textura, fertilidade e umidade), topografia e a sazonalidade climática são importantes para explicar a heterogeneidade ambiental verificada em savanas (MIRANDA *et al.*, 2006). Outros fatores como fogo, herbivoria e perturbações antrópicas, também desempenham papéis diferenciados e importantes em cada região, sendo considerados como determinantes secundários (GIANOTTI *et al.*, 2013). Todavia, a distribuição de árvores e arbustos nas fitofisionomias estão relacionados primariamente a granulometria do solo (COSTA NETO *et al.*, 2017).

Dentre as espécies do estrato arbóreo-arbustivo, amplamente distribuídas na savana amapaense, destaca-se *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth., vulgarmente conhecida como “murici”. A espécie possui enorme potencial para gerar renda, com frutos comestíveis e muito apreciados pelas populações locais, podendo ser consumidos *in natura* ou comercializados na forma de polpas, sucos, doces, geleias, sorvetes e licores. Além disso, as cascas e folhas são medicinais, o tronco fornece madeira e a planta inteira pode ser utilizada como ornamental (ARAÚJO *et al.*, 2018).

Por se tratar de uma espécie de uso múltiplo, dotada de importância ecológica e econômica, estudos sobre estratégias ecológicas e distribuição espacial dos indivíduos se tornam necessários. Uma forma de analisar quais estratégias de plantas, as quais são respostas morfofisiológicas de indivíduos às condições do ambiente que podem aumentar o crescimento, sobrevivência, reprodução e

adaptação direta ou indiretamente, e também influenciam na distribuição de indivíduos dentro e entre fitofisionomias, sem necessariamente utilizar dados ambientais para análises, é compreender como os atributos funcionais variam entre os indivíduos da espécie.

Atributos funcionais são características mensuráveis dos organismos (morfológicas, fisiológicas, fenológicas, etc.) (PODGAISKI *et al.*, 2011) que influenciam, fortemente, no seu desempenho no ambiente (MCGILL *et al.*, 2006), pois respondem às condições ambientais locais ou possuem relação com os processos e serviços ecossistêmicos (PODGAISKI *et al.*, 2011). Características funcionais podem responder a diferentes padrões de topografia, declividade, disponibilidade de umidade do solo e fertilidade do solo na savana (SILVA, 2019), e quando combinados podem mostrar uma dimensão de estratégia ecológica de plantas (WESTOBY *et al.*, 2002). Estão relacionados com variáveis do ambiente que determinam a ocupação do nicho das espécies, ou seja, os limites de condições e recursos necessários para que um indivíduo possa cumprir seu modo de vida e coexistir com outros indivíduos (ADLER *et al.*, 2013).

Quando o nicho é um fator determinístico para a distribuição de plantas, um fator importante para coexistência entre indivíduos são os *trade-offs* ou compensações, que é uma correlação negativa entre atributos de uma planta, isto é, a planta pode investir mais recursos em um determinado atributo do que em outro. Este diferencial no uso dos recursos permite que indivíduos de uma espécie exibam diferentes estratégias ecológicas para sobreviver, multiplicar e coexistir com outras espécies no ambiente (FERNANDES, 2018; GILLISON, 2013; WESTOBY *et al.*, 2002; WRIGTH *et al.*, 2004). O *trade-off* representa a vantagem de uma espécie sobre a outra, as quais são contrabalançadas por desvantagens em outras funções relacionadas ao uso dos recursos e respostas ao ambiente (CHESSON, 2000).

De acordo com Bello (2006), diferentes estratégias funcionais de plantas podem ser desenvolvidas por indivíduos de uma mesma espécie, dependendo das condições ambientais e disponibilidade de recursos em que esses indivíduos se situam. Essa habilidade favorece a coexistência de indivíduos da mesma espécie em locais distintos.

As plantas apresentam respostas plásticas à ampla diversidade do meio biótico, e os indivíduos de uma mesma espécie podem diversificar suas características (crescimento, alocação de recursos para diferentes órgãos, reprodução, etc.) de acordo com essas variações (CALLAWAY; PENNINGS; RICHARDS, 2003). Do mesmo modo, variações observadas nos atributos funcionais dentro de espécies podem refletir diferentes capacidades de resposta das plantas às variações ambientais (plasticidade fenotípica) (CHATURVEDI; RAGHUBANSHI; SINGH, 2014; FERNANDES, 2018). A plasticidade fenotípica é relatada por Valladares, Sanchez-Gomez e Zavala (2006) como principal mecanismo de colonização de áreas ambientalmente heterogêneas.

As estratégias de plantas são apresentadas por um eixo amplamente aceito e referenciado pelo espectro econômico da folha (WRIGHT *et al.*, 2004). Essas estratégias variam de espécies com rápido e lento retorno fotossintético (estratégias aquisitivas e conservativas, respectivamente) (WRIGHT *et al.*, 2004; REICH, 2014; APAZA- QUEVEDO *et al.*, 2015). No geral, plantas que apresentam estratégia aquisitiva desenvolvem características que aperfeiçoam e maximizam a captura de recursos (crescimento rápido, alta taxa fotossintética, folhas maiores e menos longevas, menor densidade da madeira, baixo investimento em massa seca por área foliar) em locais que apresentam condições ambientais favoráveis. Plantas com estratégias conservativas apresentam características antagônicas (crescimento lento, baixa taxa fotossintética, folhas resistentes e de vida longa, alto investimento em massa seca por área foliar), ocorrendo em locais com baixa disponibilidade de recursos (DÍAZ *et al.*, 2004; WRIGHT *et al.*, 2004; REICH, 2014; APAZA-QUEVEDO *et al.*, 2015; SOBOLESKI *et al.*, 2017).

Vários estudos sobre estratégias funcionais de plantas na savana já foram realizados, especialmente no cerrado do Planalto Central. Contudo, nenhum estudo com esta abordagem foi feito, até o momento, na savana amazônica do Amapá. Estudos sobre estratégias ecológicas são importantes para compreender como atributos funcionais de plantas respondem às condições ambientais locais, visto que grupos de indivíduos mostram uma resposta similar em atributos funcionais para um determinado fator ambiental (disponibilidade de recursos, perturbação, CO₂, entre outros) (LAVOREL; GARNIER, 2002). Isto serve de base para planejar e responder questões sobre manejo, conservação e restauração de ecossistemas.

Neste contexto, pretendeu-se responder as seguintes questões: a) existe um padrão de atributos funcionais da espécie considerando a sua distribuição em diferentes fitofisionomias? b) *trade-offs* no uso dos recursos são exibidos por indivíduos da espécie em cada fitofisionomia? c) existe diferença em valores de atributos funcionais de indivíduos da espécie *Byrsonima crassifolia* entre as fitofisionomias da savana?

Diante disso, a hipótese principal deste estudo é a de que a espécie do gênero *Byrsonima* Rich. ex Kunth apresenta diferentes estratégias funcionais na aquisição de recursos formando *trade-offs* entre indivíduos da espécie em diferentes fitofisionomias. Supôs-se também que existe um padrão de atributos funcionais da espécie nas fitofisionomias de savana, dessa forma, espera-se que indivíduos da espécie que estejam em fitofisionomias com solos mais ácidos ou pobres em nutrientes ou com maior restrição de água, como a savana rupestre e campo sujo, respectivamente, apresentem valores maiores de atributos de conservação (maior quantidade de massa seca e maior espessura foliar), e o oposto se espera encontrar em fitofisionomias menos restritivas em relação à disponibilidade de recursos, como savana *sensu stricto*.

MATERIAIS E MÉTODOS

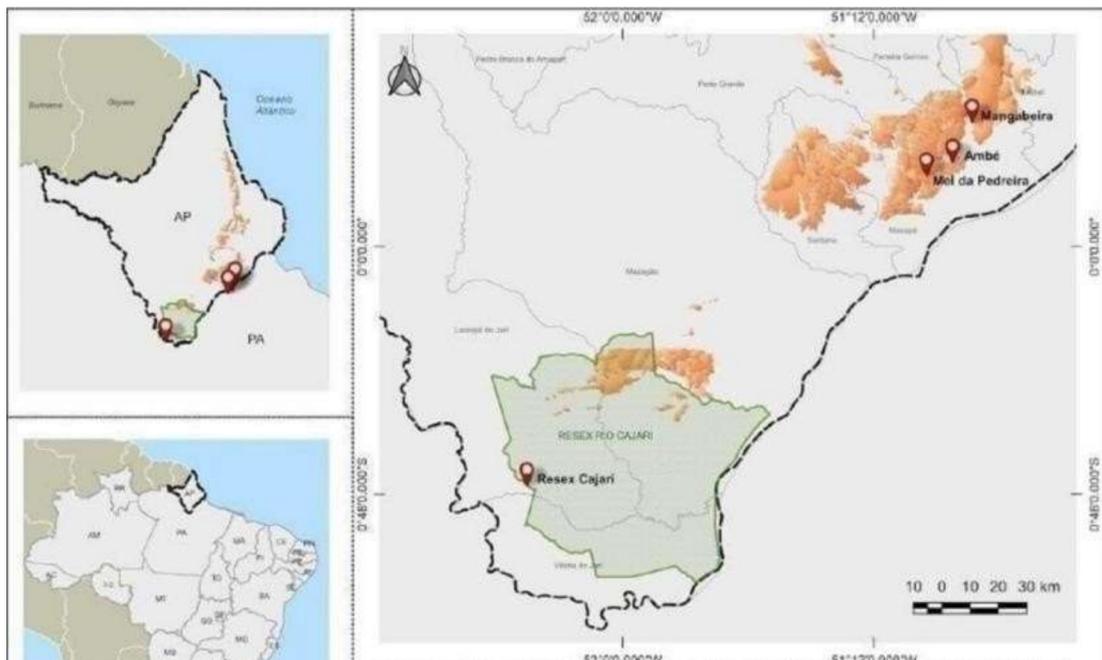
Área de estudo

O estudo foi realizado na vegetação de savana do estado do Amapá, em quatro áreas de ocorrência da espécie *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth.: Comunidade do Ambé (00° 20' 23.23" N e 50° 57' 03.02" W), Quilombo do Mel da Pedreira (Km 35 – AP 70) (00° 17' 45.92" N e 51° 02' 01.73" W) e Comunidade da Mangabeira (Km 63 – AP 70) (00° 28' 08.23" N e 50° 53' 19.19" 8 W) localizadas no município de Macapá, e na Reserva Extrativista do Cajari (RESEX Cajari), em áreas do entorno do município de Laranjal do Jari, ao sul do Estado do Amapá (Figura 1).

O estado do Amapá, em geral, apresenta duas estações distintas: uma estação chuvosa ocorrendo mais intensamente no outono (março a maio) e uma estação seca de pequena duração que ocorre na primavera (setembro a novembro) (SOUZA; CUNHA, 2010; ZEE, 2008). O clima do município de Macapá pode ser classificado como tropical quente, a umidade relativa média é de 85% e a temperatura média anual varia entre 26°C e 28°C (TAVARES *et al.*, 2014; ZEE, 2008).

O clima de Laranjal do Jari é classificado como tropical (SOBRINHO *et al.* (2012). A região apresenta baixa amplitude térmica, com variação entre 24,4°C a 28,2°C. A pluviometria é elevada, a média do total acumulado corresponde a 2.158,8 mm, a umidade relativa varia de 65% a 85% (NEVES, 2012; SOBRINHO *et al.*, 2012).

Figura 1 – Localização das quatro áreas de estudo que apresentam a ocorrência da espécie *Byrsonima crassifolia* na savana do Estado do Amapá.



Fonte: Elaborado pelos autores (2020).

Amostragem

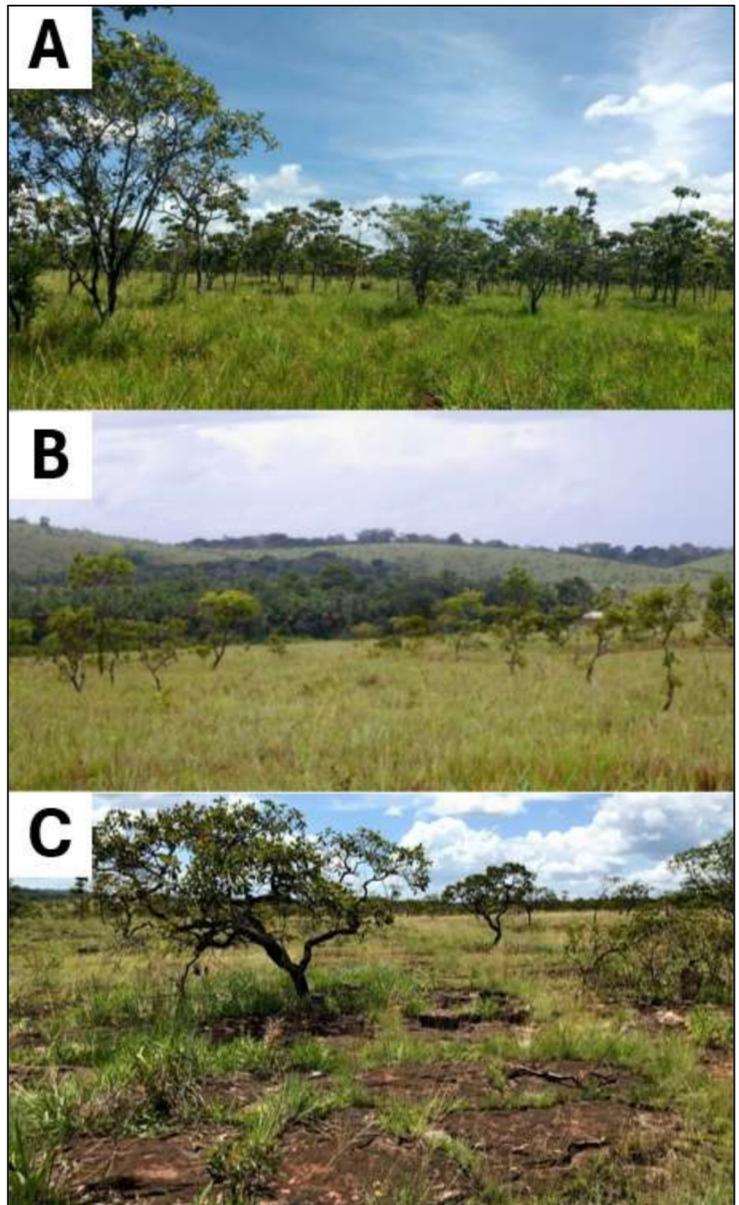
As áreas amostradas abrangeram três fitofisionomias: savana do tipo *sensu stricto*, campo sujo e savana rupestre (Figura 2). As fitofisionomias *sensu stricto* e campo sujo foram encontrados nas áreas das comunidades Ambé, Mangabeira e o Quilombo do Mel da Pedreira, enquanto que a área da savana rupestre se encontra na Reserva Extrativista (RESEX) Rio Cajari a 80 km da cidade de Laranjal do Jari.

A savana *sensu stricto* é caracterizada por vegetações arbóreas e herbáceo-arbustivas bem definidas, o estrato arbóreo se distribui pela área de ocorrência de forma aleatória, sem formação de dossel contínuo (RIBEIRO; WALTER, 2008), sendo semelhante ao cerrado do Brasil central (CANDIDO, 2016) (Figura 2a). O campo sujo é uma savana do tipo aberta com indivíduos arbóreos espalhados e uma camada herbácea contínua e, eventualmente, ocorre em solos com formações rochosas de pouca extensão, podendo ocorrer ainda em solos profundos e de baixa fertilidade (RIBEIRO; WALTER, 1998; QUESADA *et al.*, 2002; RIBEIRO; WALTER, 2008) (Figura 2b). A savana rupestre tem como característica principal a presença de afloramentos rochosos e solos com baixa disponibilidade hídrica e de nutrientes (SANTOS, 2016), por conta disso os indivíduos arbóreos, geralmente, concentram-se nas fendas entre as rochas (RIBEIRO; WALTER, 2008) (Figura 2c).

As campanhas para amostragem ocorreram em dois períodos: a primeira em outubro de 2019, em áreas de savana do tipo *sensu stricto* e campo sujo. A segunda campanha foi realizada em janeiro de 2021, em área de savana rupestre na RESEX Cajari.

Foram estabelecidas seis parcelas de 500 m² (10 m x 50 m) em cada área com três repetições por fitofisionomia. A distância

Figura 2: Em (A) indivíduos de *B. crassifolia* localizado na savana *sensu stricto*; em (B) indivíduos de *B. crassifolia* localizado em campo sujo; em (C) indivíduos de *B. crassifolia* distribuídos na savana rupestre com afloramentos rochosos.



Fonte: Elaborado pelos autores (2024).

mínima entre parcelas foi ≥ 60 metros. Em cada parcela foram medidos com fita métrica a altura máxima (Hmax) de todos os indivíduos de *Byrsonima crassifolia* com diâmetro acima do solo (DAS) ≥ 5 cm.

Atributos funcionais

Amostras de cinco folhas sem sinais visíveis de doenças fitossanitárias foram coletadas dos indivíduos das parcelas, depositadas em sacos de papel e armazenadas numa bolsa térmica para conservação da umidade das folhas. Foram coletadas folhas maduras, expandidas e expostas ao sol de uma seção grande de galho localizada próxima ao ápice das árvores. As folhas ainda frescas de cada amostra foram pesadas em uma balança de precisão mínima 0,001g para obter a massa úmida foliar. Logo em seguida, as folhas, ainda úmidas, foram digitalizadas em scanner. As imagens digitalizadas foram usadas para medir a área foliar no *software* Image J. (SCHNEIDER; RASBAND; ELICEIRI, 2012).

Foram medidos cinco atributos funcionais relacionados aos recursos do solo, força competitiva e estoque de carbono segundo o protocolo de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013), os quais são: a) Altura máxima da planta (Hmax) que, em metros, indica a associação da capacidade competitiva, fecundidade, tempo de regeneração e taxa reprodutiva; b) área do limbo foliar (cm²) (LA) que está relacionada ao equilíbrio hídrico, captação de luz e trocas gasosas; c) área foliar específica (cm².g⁻¹) (SLA) que é dada pela área foliar por unidade de massa seca e está relacionada com a taxa de crescimento relativo, taxa fotossintética máxima e vida útil foliar; d) conteúdo de matéria seca das folhas (g.g⁻¹) (LDMC) que é a massa seca em função da massa úmida da folha e está relacionada a vida útil foliar, resistência a danos, conteúdo de água e produtividade; e) espessura foliar (mm) (LT) que está relacionado ao controle hídrico e resistência das folhas.

Análise de dados

Para analisar o padrão de atributos funcionais em diferentes fitofisionomias foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA), que é uma análise multivariada que verifica inter-relações de um grande número de variáveis com o intuito de condensar suas informações.

Para verificar a existência de *trade-offs* no uso de recursos foram feitas PCAs com valores de atributos de indivíduos amostrados em cada fitofisionomia separadamente. Correlações de Spearman foram feitas para verificar o grau de associação positiva ou negativa entre atributos funcionais em cada fitofisionomia.

Para testar se existem diferenças no conjunto de atributos funcionais entre fitofisionomias foi feita análise de ANOSIM, a qual corresponde a um teste não-paramétrico baseado em medidas de distância, que explica se há diferença significativa entre os grupos analisados. Os resultados apontam alta ou baixa dissimilaridade (R positivo até 1), com comparações significativas apresentando $P < 0,05$. Para melhor visualização dos resultados foi feito um gráfico de Escalonamento

Multidimensional Não-Métrico (NMDS), utilizando como método de distância o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. A adequabilidade de ordenação para interpretação foi avaliada por meio do valor de STRESS (Standard Residuals Sum of Squares). O ideal é encontrar uma representação gráfica dos objetos de modo que o STRESS seja o menor possível. Será considerado neste estudo valores de STRESS entre 0% (ajuste perfeito) a 15% (ajuste razoável) (FÁVERO *et al.*, 2009).

Todas as análises foram feitas no software de análises de dados *Paleontological Statistics* (PAST) versão 3.26 (HAMMER; HARPER; RYAN, 2001).

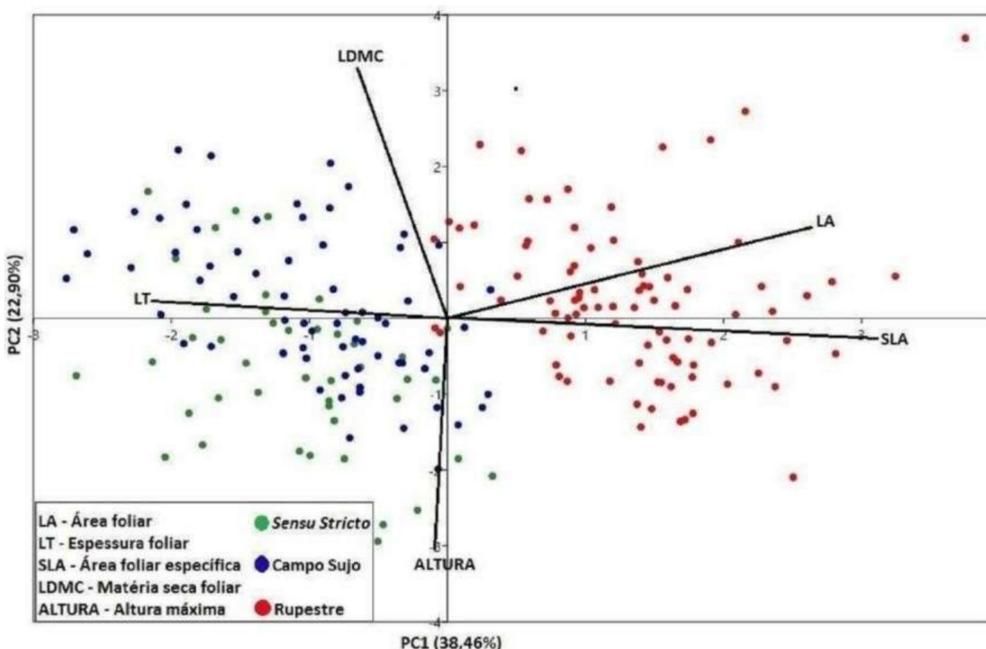
RESULTADOS

No total, foram medidos atributos funcionais de 198 indivíduos da espécie *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth em três diferentes fitofisionomias das savanas amostradas. Destes, 45 foram amostrados em área de savana do tipo *sensu stricto*, 67 em área de campo sujo e 86 foram amostrados na savana rupestre. A estatística descritiva das variáveis utilizadas neste estudo está no Apêndice A.

Os eixos 1 e 2 da Análise de Componentes Principais (PCA) (produzida com valores dos atributos funcionais dos indivíduos da espécie *B. crassifolia* ocorrentes nas fitofisionomias, capturaram 38,46% e 22,9% da variação total, respectivamente (Figura 3). O eixo 1 mostrou evidente separação de valores de atributos funcionais entre indivíduos da savana rupestre (lado direito positivo) caracterizados por maior área foliar (LA) e maior área foliar específica (SLA), e *sensu stricto*/campo sujo (lado esquerdo negativo) caracterizados por maior conteúdo de matéria seca foliar (LDMC), maior espessura foliar (LT) e maior altura máxima (Hmax).

O eixo 2 mostra uma separação entre indivíduos de maior área foliar (LA), conteúdo de

Figura 3: Análise de Componentes Principais (PCA) gerada com os valores de atributos funcionais de indivíduos da espécie *B. crassifolia* em três diferentes fitofisionomias de savana amazônica do estado do Amapá (*sensu stricto*, campo sujo e rupestre). O eixo 1 explicou 38,46% da variação total e mostrou uma clara separação de estratégias funcionais desenvolvidas pela espécie nas diferentes fitofisionomias. O eixo 2 explicou 22,90% da variação total e mostrou um gradiente dentro de cada população da espécie.

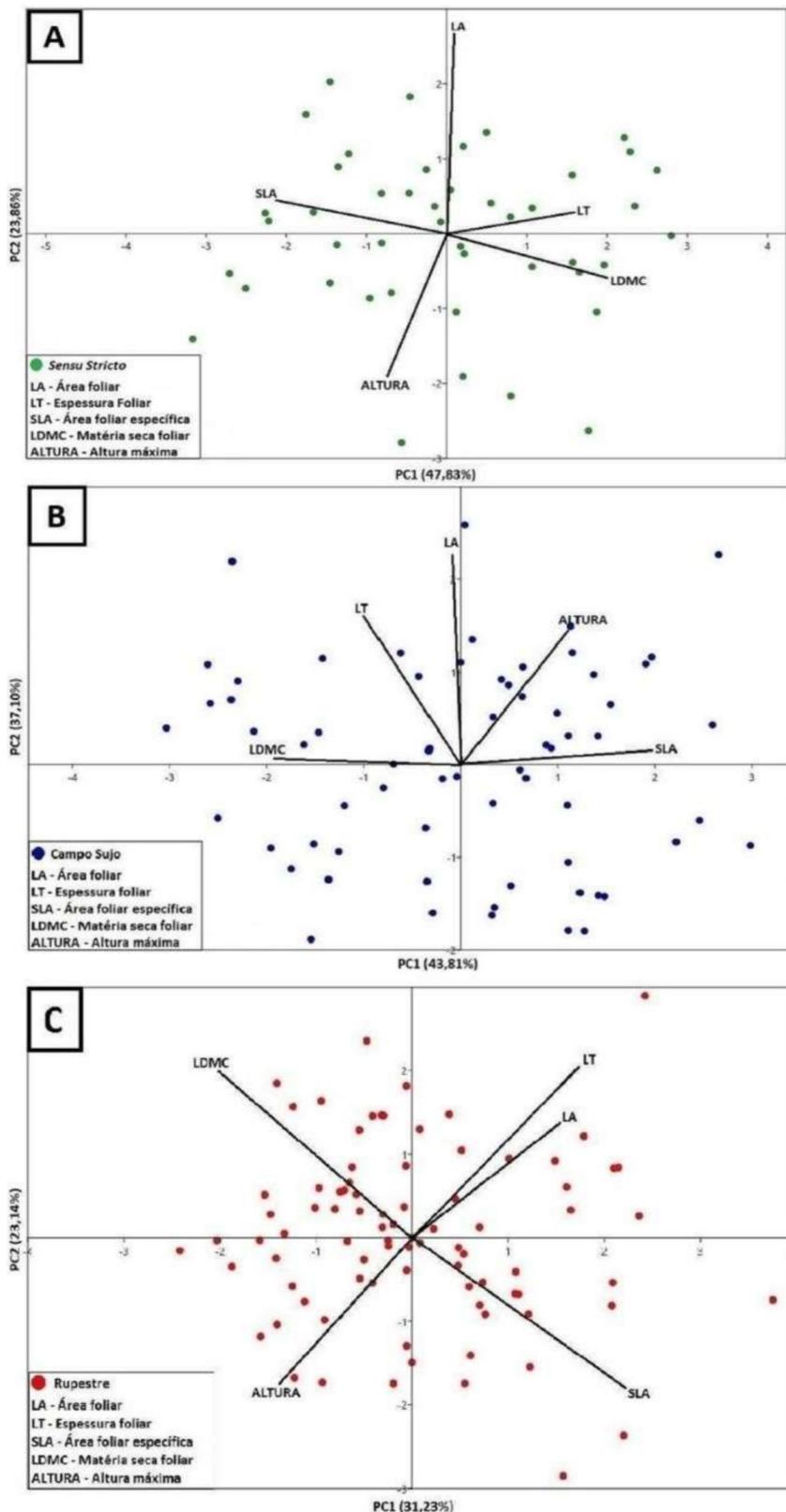


Fonte: Elaborado pelos autores (2024).

matéria seca foliar (LDMC) e espessura foliar (LT) (lado superior positivo do eixo 2), em relação a indivíduos de maior área foliar específica (SLA) e altura (lado inferior negativo do eixo 2).

A Figura 4a representa as correlações entre indivíduos baseada nos atributos na savana *sensu stricto*. Os eixos 1 e 2 explicaram 47,83% e 23,86% da variação total, respectivamente. O eixo 1 explicou diferenças entre padrões de atributos funcionais desenvolvidos pelos indivíduos de savana do tipo *sensu stricto*, indivíduos do lado direito e positivo do eixo 1 apresentam maiores valores de espessura foliar (LT) e conteúdo de matéria seca foliar (LDMC), enquanto que indivíduos do lado esquerdo e negativo apresentaram maior área foliar específica (SLA) e altura máxima (Hmax). O eixo 2 mostra uma separação entre indivíduos de maior área foliar específica (SLA), área foliar (LA) e espessura foliar (LT) (lado superior positivo do eixo 2), em relação a indivíduos de maior altura e conteúdo de matéria seca (lado inferior negativo do eixo 2).

Figura 4: Em (A) Análise de Componentes Principais (PCA) gerada com valores de atributos funcionais de indivíduos B. *Crassifolia* localizados na savana *sensu stricto* (eixo 1 – 49,3%; eixo 2 – 32,8%); em (B) PCA gerada com valores de atributos de indivíduos de B. *Crassifolia* localizados no campo sujo (eixo 1 – 43,58%; eixo 2 – 37,1%); em (C) PCA gerada com valores de atributos funcionais de indivíduos de B. *Crassifolia* localizados na savana rupestre (eixo 1 – 60,8%; eixo 2 – 24,8%).



Fonte: Elaborado pelos autores (2024).

A Figura 4b representa as correlações entre indivíduos baseada nos atributos no campo sujo. Os eixos 1 e 2 explicaram 43,81% e 37,10% da variação, respectivamente, descrevendo a separação de características entre os indivíduos da fitofisionomia de savana campo sujo. O eixo 1 mostrou uma separação de valores de atributos funcionais, sendo que o lado direito e positivo do eixo 1 mostrou indivíduos com maior altura máxima (Hmax) e área foliar específica (SLA), em contrapartida do lado esquerdo e negativo do eixo 1 mostrou indivíduos de maior espessura (LT) e maior quantidade de matéria seca foliar (LDMC). O eixo 2 mostrou um gradiente de tamanho da folha, o lado positivo do eixo 2 apresentou indivíduos com folhas maiores e lado negativo do eixo 2, indivíduos com folhas menores.

A Figura 4c representa as correlações entre indivíduos baseada nos atributos na savana rupestre. Os eixos 1 e 2 explicaram 31,23% e 23,14% da variação total dos organismos localizados em savana rupestre, respectivamente. O eixo 1 mostra uma separação entre os indivíduos de maior área foliar específica (SLA), área foliar (LA) e de maior espessura foliar (LT) no lado direito e positivo do eixo 1, e maiores valores de conteúdo de matéria seca foliar (LDMC) e altura máxima no lado esquerdo e negativo do eixo 1. O eixo 2 descreve um gradiente de indivíduos de maior área foliar (LA) (lado superior positivo do eixo 2) para indivíduos de maior altura máxima (Hmax) e área foliar específica (SLA) (lado inferior negativo do eixo 2).

Houve forte correlação negativa entre área foliar específica (SLA) e conteúdo de matéria seca foliar (LDMC) dos indivíduos nas três fitofisionomias. Na savana do tipo *sensu stricto*, houve forte correlação negativa entre espessura foliar (LT) e área foliar específica (SLA), e também forte correlação positiva entre espessura foliar (LT) e conteúdo de matéria seca foliar (LDMC) dos indivíduos. No campo sujo e na savana rupestre houve forte e substancial correlação negativa, entre área foliar específica e conteúdo de matéria seca foliar, respectivamente. Todas as correlações entre os atributos estão listadas na Tabela 1.

Houve diferença significativa no conjunto de atributos funcionais entre as três fitofisionomias de savana estudadas. A savana rupestre se distinguiu fortemente da savana *sensu stricto* ($F = 0,999$; $P < 0,001$) e do campo sujo ($F = 0,978$; $P < 0,001$). *Sensu stricto* e campo sujo apresentaram baixa dissimilaridade, porém foram diferentes significativamente ($F = 0,238$; $P < 0,05$) (Tabela 2 e Figura 5).

DISCUSSÃO

Padrão de atributos da espécie nas savanas

A espécie *Byrsonima crassifolia* L. (Kunth.) apresentou uma variação no padrão de atributos funcionais, com o predomínio de indivíduos com estratégias de maior resistência (maior conteúdo de massa seca e espessura foliar) na savana *sensu stricto* e campo sujo, a indivíduos com estratégias de maior aquisição de recursos (maior área foliar específica e área foliar) na savana rupestre (Figura 3). Este padrão pode ser confirmado também pela alta dissimilaridade encontrada entre savana

Tabela 1: Valores dos coeficientes de correlação de Spearman (r) resultantes das associações entre atributos funcionais da espécie *Byrsonima crassifolia* em cada fitofisionomia de savana amazônica. Correlações significativas ($P \leq 0,05$) estão marcados com asterisco e negrito (*).

<i>sensu stricto</i>					
Atributos	LA	LT	SLA	LDMC	Hmax
Área foliar (LA)	1,00				
Espessura foliar (LT)	0,180	1,00			
Área foliar específica (SLA)	0,062	-0,690*	1,00		
Conteúdo de matéria seca foliar (LDMC)	-0,022	0,639*	-0,918*	1,00	
Altura máxima (Hmax)	-0,233	-0,013	0,278	-0,165	1,00
Campo sujo					
Atributos	LA	LT	SLA	LDMC	Hmax
Área foliar (LA)	1,00				
Espessura foliar (LT)	0,139	1,00			
Área foliar específica (SLA)	0,005	-0,350*	1,00		
Conteúdo de matéria seca foliar (LDMC)	0,079	0,327*	-0,884*	1,00	
Altura máxima (Hmax)	0,138	-0,118	0,390*	-0,299	1,00
Rupestre					
Atributos	LA	LT	SLA	LDMC	Hmax
Área foliar (LA)	1,00				
Espessura foliar (LT)	0,216*	1,00			
Área foliar específica (SLA)	0,279*	0,077	1,00		
Conteúdo de matéria seca foliar (LDMC)	-0,220*	-0,190	-0,497*	1,00	
Altura máxima (Hmax)	-0,066	-0,127	-0,016	0,085	1,00

Fonte: Elaborado pelos autores (2020).

Tabela 2: Tabela com os valores da estatística R resultantes das dissimilaridades entre valores médios de atributos (ANOSIM) da *Byrsonima crassifolia* entre fitofisionomias. Valores de R variam de 0 (baixa dissimilaridade) a 1 (alta dissimilaridade) entre grupos (fitofisionomias). Comparações significativas ($< 0,05$) são mostradas em negrito e asterisco (*).

	<i>Sensu stricto</i>	Campo sujo	Rupestre
<i>Sensu stricto</i>	0,00		
Campo sujo	0,238*	0,00	
Rupestre	0,999*	0,978*	0,00

Fonte: Elaborado pelos autores (2020).

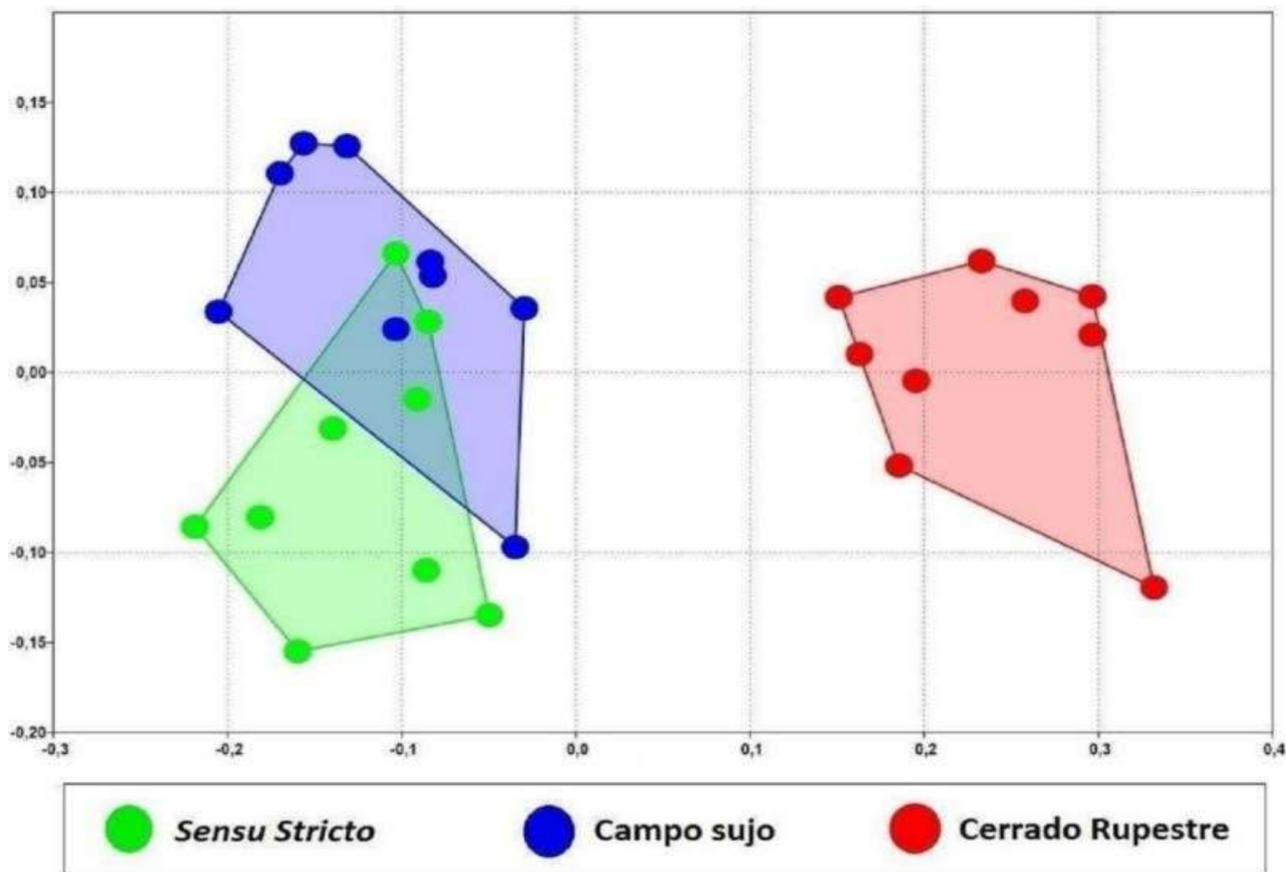
rupestre e *sensu stricto*/campo sujo, com relação às médias de atributos funcionais de parcelas entre fitofisionomias (Tabela 2 e Figura 5).

Estes resultados não corroboraram com a hipótese inicial deste estudo de que estratégias de maior crescimento e produtividade foliar (aquisitivas) seriam exibidas na savana *sensu stricto*, que apresenta, relativamente, maior quantidade de argila e areia, sobre relevo levemente ondulado e solos bem drenados (COSTA NETO, 2014). Maior área foliar específica (SLA) e área foliar (LA) encontradas em indivíduos da savana rupestre apontam para uma estratégia de rápido crescimento devido a maior produtividade fotossintética foliar (WESTOBY, 1998; WESTOBY et al., 2002). Essa estratégia encontrada pode estar relacionada a um melhor aproveitamento de recursos locais (água e nutrientes), apesar do solo rochoso na savana rupestre.

Segundo Amaral, Pereira e Munhoz (2006), afloramentos rochosos podem limitar o desenvolvimento do estrato arbóreo na savana rupestre, pois a densidade, área basal e altura dos indivíduos são menores do que as encontradas em áreas de savana *sensu stricto*. Porém, em virtude de sua peculiaridade topográfica, de quase ausência de substrato, em alguns casos, da escassez de água e da severidade climática, os

ambientes rochosos proporcionam diversos micro-habitat e, portanto, diferentes possibilidades para o estabelecimento de plantas (MOURA, 2011). Embora este tipo de solo, aparentemente, não apresente grande capacidade de reter umidade, algumas espécies florestais, normalmente tolerantes à sombra e exigentes quanto

Figura 5: Escalonamento Multidimensional Não-métrico (NMDS) feito a partir do índice de dissimilaridade de Bray-Curtis entre valores médios de atributos funcionais *B. crassifolia* de cada parcela de fitofisionomias (Eixo 1 – 88%; Eixo 2 – 4,7%; Stress – 8%).



Fonte: Elaborado pelos autores (2020).

à oferta hídrica, também conseguem colonizar estes ambientes rochosos (FELFILI; FAGG, 2007; PINTO; LENZA; PINTO, 2009; MOURA *et al.* 2010).

Moura (2011) comparou a vegetação e variáveis ambientais de áreas de savana rupestre e *sensu stricto* dos estados de Goiás, Piauí, Minas Gerais, Mato Grosso e Bahia e verificou que nem sempre os afloramentos rochosos limitam o estabelecimento de algumas espécies lenhosas, dado o porte da vegetação encontrada em algumas das áreas avaliadas.

Santos (2016) comparou atributos funcionais (altura total, diâmetro do caule, espessura da casca, projeção da copa, densidade da madeira, área foliar específica e concentração de nutrientes foliares) de populações de espécies lenhosas nativas de áreas de savana rupestre e savana típica (*sensu stricto* sobre solos profundos) dos estados de Goiás e Mato Grosso às propriedades edáficas dos ambientes, e concluiu que as condições restritivas do ambiente rupestre não refletem em ajustes adaptativos nos atributos funcionais das populações, ou seja, as populações não apresentaram diferenças significativas entre as duas fitofisionomias, com base nos atributos funcionais, os quais mostraram-se sobrepostos entre savana rupestre e savana típica. Contudo, o fato de não haver mudanças morfológicas nas populações para o estabelecimento na savana rupestre, não significa que essas populações não possuam capacidades plásticas (SANTOS, 2016).

As plantas são capazes de responder e se adaptar a diferentes condições ambientais. Tais respostas são impulsionadas pela variação de seus atributos funcionais, o que pode permitir que as espécies superassem filtros ecológicos (SULTAN, 2003; OLIVEIRA *et al.*, 2021). Cássia-Silva *et al.* (2017) estudaram como ocorre variação intraespecífica de estratégias ecológicas em habitats distintos de savana neotropical no centro-oeste do Brasil. Os autores verificaram que indivíduos de savanas rochosas exibiram uma estratégia de maior eficiência no uso da água corroborada pela menor altura dos indivíduos. Abreu *et al.* (2012) sugerem que características físico-químicas atuam como facilitadoras ou mantenedoras do crescimento das espécies de savana rupestre, já que encontraram maior disponibilidade de macronutrientes no solo.

Outra explicação para a estratégia aquisitiva encontrada na savana rupestre (predomínio de indivíduos com maior área foliar específica e área foliar) pode estar relacionada à sua proximidade com corpos hídricos. Costa Neto (2014) verificou que áreas de maior altitude, com relevo ondulado, são favorecidas com melhor escoamento da água, assim sendo colonizadas, preferencialmente por espécies adaptadas a áreas bem drenadas. O mesmo autor afirma que a savana rupestre ocupa parte dos afloramentos rochosos da RESEX Cajari que apresenta altitudes de aproximadamente 80 metros e lençol freático superficial.

Melo (2014) verificou que fatores como declividade e saturação hídrica do solo podem influenciar na composição e estruturação de comunidades vegetais de fitofisionomias da savana de Brasília (savana típica, campo sujo e campo limpo úmido). Felfili e Fagg (2007) encontraram em estudo realizado em áreas de savana rupestre no norte de Goiás e sul de Tocantins, a ocorrência de espécies de mata de galeria onde as rochas formam pequenas grotas, locais que, segundo os autores, apresentam acúmulo de água durante a estação chuvosa. Gioanotti *et al.* (2013) analisaram o microclima de duas fitofisionomias da savana de Minas Gerais (campo rupestre e savana rupestre), e afirmaram que é esperado características climáticas e embasamento geológico possam influenciar na distribuição arbórea, pois o clima e o solo têm uma estreita relação com a vegetação de uma determinada localidade.

Deve-se também levar em conta o período de amostragem deste estudo na savana rupestre que ocorreu no início da estação chuvosa. Sazonalidade é uma característica importante da região da savana. No Amapá, o período mais seco (chuva trimestral abaixo dos 200 mm) ocorre na primavera (setembro a novembro) e o mais chuvoso (chuva trimestral acima de 1.000 mm) ocorre no outono (março a maio) (QUESADA *et al.*, 2002; SOUZA; CUNHA, 2010). A distribuição espacial das espécies das savanas do Amapá também está fortemente relacionada à pluviosidade média anual, podendo ser considerada o fator primário (COSTA NETO, 2014).

Em termos de estratégias funcionais, plantas podem fazer ajustes morfofisiológicos para aproveitamento de recursos em diferentes períodos. A plasticidade fenotípica é um importante meio pelo qual as plantas lidam com a heterogeneidade ambiental (VALLADARES; GIANOLI; GÓMEZ, 2007). Franco *et al.*

(2005) encontraram diferenças nas características foliares de espécies perenes e decíduas entre períodos secos e chuvosos de área de savana neotropical. Assim como Bedetti *et al.* (2011) encontraram variações significativas nas características das folhas de *Miconia albicans* entre estações diferentes em uma savana neotropical em Minas Gerais, indicando que a produção de folhas específicas da estação é uma estratégia para lidar com forte sazonalidade.

A estratégia de conservação de recursos (maior conteúdo de matéria seca foliar associado a maior espessura foliar) na savana *sensu stricto* e campo sujo pode estar relacionado à exposição a condições ambientais estressantes como acidez no solo, pouca profundidade e disponibilidade de água e baixa fertilidade encontradas nessas fitofisionomias (XAVIER *et al.*, 2021). Em Rossatto (2011) indivíduos de savana *sensu stricto* apresentaram maior espessura foliar e menor área foliar específica, por estarem inseridas em ambiente de luminosidade intensa e longo período seco, apontando para uma estratégia de conservação de recursos, semelhante a este estudo.

Silva *et al.* (2018) apontou que o campo sujo de áreas de savana de Goiás, apresentou menor área foliar em comparação a savana *sensu stricto* da região, por ter vegetação mais esparsa, portanto mais exposta a luminosidade, apresentando também investimento em espessura da casca, possível estratégias para proteção contra incêndios. Apesar de estratégias ecológicas semelhantes (conservação de recursos), os indivíduos do campo sujo do Amapá apresentaram área foliar relativamente maior.

Estratégias funcionais e trade-offs nas fitofisionomias

Houve um *trade-off* primário de crescimento e conservação dentro de cada fitofisionomia analisada. Foi observado também um *trade-off* secundário relacionado ao tamanho da folha e produtividade foliar (Figura 4).

O *trade-off* principal observado em indivíduos de cada fitofisionomia foi de aquisição de recursos versus conservação de recursos, sendo também observado uma variação de tamanho foliar, na qual indivíduos mais conservativos das savanas do tipo *sensu stricto* e campo sujo apresentaram folhas maiores, por outro lado, a savana rupestre apresentou indivíduos com folhas maiores e espessas com maior produtividade fotossintética.

Tolentino (2015) concluiu em seu estudo que espécies da savana de Minas Gerais (FLONA de Paraopeba) também apresentaram um *trade-off* crescimento versus tolerância ao estresse, revelando comunidades funcionalmente distintas. Arcela (2019) apresentou em seu estudo que variações na exposição à radiação solar podem apresentar efeitos mais relevantes na composição funcional que variações de solo em comunidades da savana rupestre em Goiás, sendo que, indivíduos expostos à maior radiação solar apresentam características mais conservativas, diferente dos resultados apresentados nesse estudo, no qual indivíduos de savana rupestre, também expostas à intensa radiação solar, apresentaram estratégia

aquisitiva de recursos. Diferente também do encontrado por Cássia-Silva *et al.* (2017) no Centro-Oeste brasileiro, onde indivíduos de savana rupestre apresentaram menor área foliar específica (SLA), maior espessura (LT), maior quantidade de carbono nas folhas e menor estatura dos indivíduos, apontando para uma estratégia de utilização de recursos conservativa.

A área foliar individual é atributo facilmente mensurado e amplamente estudado, e que se adapta positivamente à qualidade do habitat (HODGSON *et al.*, 2017). O predomínio de indivíduos de folhas maiores e com maior área foliar específica na savana rupestre está relacionado a uma estratégia de crescimento aliada a uma maior disponibilidade hídrica. Segundo Adler *et al.* (2013) a maneira como as folhas estão estruturadas anatomicamente tende a maximizar os processos de produção de energia e captação de radiação fotossinteticamente ativa, como também minimizar a perda de água por evapotranspiração e os danos da radiação intensa (SOMAVILLA; GRACIANO-RIBEIRO, 2011). Assim, folhas maiores e produtivas mostram que de alguma forma indivíduos de *B. crassifolia* estão utilizando recursos (água e/ou nutrientes) de forma eficiente, apesar do ambiente rochoso.

O predomínio de indivíduos de folhas maiores e com maior massa seca e espessura foliar na savana *sensu stricto* e campo sujo é devido o estabelecimento dos indivíduos em áreas com solos bem drenados, porém expostos à intensa luminosidade e temperatura causada pelo período seco e ocorrência de incêndios.

Furquim *et al.* (2018) descrevem características peculiares de folhas de indivíduos de savana *sensu stricto* e campo sujo que podem explicar os maiores valores de área foliar encontrados nesse estudo, sendo essas características: estômatos pequenos e em grande quantidade, os quais ajudam a controlar a perda de água, e presença de tricomas tectores, responsáveis por auxiliar na manutenção de uma camada mais úmida ao redor da folha. Folhas com alta quantidade de massa seca (LDMC) tendem a ser relativamente resistentes a riscos físicos em comparação a folhas com valores baixos do atributo. A espessura foliar (LT) tem ligação com a resistência e também controle hídrico da planta, folhas espessas possuem mais camadas de parênquima paliçádico e epiderme pluriestratificada (COSTA *et al.*, 2008; PEREZ- HARGUINDEGUY *et al.*, 2013).

Araújo *et al.* (2021) constatou que indivíduos de savana do Mato Grosso, principalmente em áreas de transição Amazônia-savana, mudam suas características foliares visando aumentar a aquisição de recursos (por exemplo, luz) e geram maior produtividade (apresentando maior área foliar específica), quando era esperado que desenvolvessem características ligadas a competição por água e conservação de recursos. Para Palhares, Franco e Zaidan (2010), as espécies lenhosas de ambiente de savana variam quanto a sinais de déficit hídrico, enquanto algumas espécies mostram nítidos sinais de estresse, outras mantêm o desempenho fotossintético como se continuassem na estação chuvosa.

CONCLUSÃO

Os indivíduos da espécie *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth exibiram um padrão de atributos funcionais em diferentes fitofisionomias de savana do estado do Amapá, levando ao desenvolvimento de dois tipos de estratégias funcionais gerais de utilização de recursos (estratégia aquisitiva e conservativa).

Indivíduos da savana rupestre foram caracterizados por exibir uma estratégia de maior produtividade foliar (maior área foliar específica e área foliar), possivelmente relacionado a um melhor aproveitamento de recursos em solo rochoso e devido à proximidade de corpos hídricos, enquanto que *sensu stricto* e campo sujo exibiram uma estratégia de conservação e resistência (maior espessura, massa seca foliar e altura) relacionadas, provavelmente, a pouca profundidade e disponibilidade de água nessas fitofisionomias.

A espécie também exibiu uma estratégia de produtividade foliar e tamanho da folha entre indivíduos dentro de cada fitofisionomia, no qual, folhas maiores foram relacionadas a indivíduos mais conservativos do campo sujo e *sensu stricto*, e a indivíduos com maior produtividade foliar na savana rupestre. Estas variações de tamanho foliar e produtividade podem estar relacionadas a diferenças na disponibilidade hídrica e a pluviosidade média entre as fitofisionomias.

São necessários estudos sazonais para verificar se existem diferenças de atributos ou ajustes morfofisiológicos da espécie entre o período chuvoso e mais seco para conclusões mais precisas.

Este estudo reforça que a savana rupestre do estado do Amapá pode ser considerada área prioritária e estratégica para um possível planejamento de manejo e extrativismo sustentável do murici, por conta de a estratégia de utilização de recursos voltada à produtividade foliar e maior crescimento, exibida pelos indivíduos das áreas estudadas.

Apesar do solo rochoso da savana rupestre, a espécie parece se adaptar às condições locais, estando os indivíduos estabelecidos em áreas de solo localizadas entre as rochas, provavelmente, com maior disponibilidade de macronutrientes no solo, provenientes do escoamento superficial das águas pluviais, além da proximidade com corpos hídricos, que pode ser motivo da estratégia observada.

Recomendam-se estudos complementares sobre a relação entre estratégias funcionais e produtividade de frutos da espécie em áreas estratégicas, especialmente na savana rupestre, devido à peculiaridade do ambiente savânico rochoso, pouco estudado, para assim subsidiar a cadeia produtiva do murici no estado do Amapá.

AGRADECIMENTOS

Ao IEPA (Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá), ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) e ao IFAP (Instituto Federal do Amapá) pela concessão, financiamento da bolsa de iniciação científica e fornecimento de recursos e materiais que proporcionaram a oportunidade de realização desse estudo.

REFERÊNCIAS

- ABREU, M. F. *et al.* Influence of edaphic variables on the floristic composition and structure of the tree-shrub vegetation in typical and rocky outcrop cerrado areas in Serra Negra, Goiás State, Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, v. 35, n. 3, p. 259–272, 2012.
- ADLER, P. B. *et al.* Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters*, [s.l.], v. 16, n. 10, p. 1294–1306, 4 ago. 2013. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1111/ele.12157>. Acesso em: 12 Dez. 2021.
- AMARAL, A. G; PEREIRA, F. F. O.; MUNHOZ, C. B. R. Fitossociologia de uma área de cerrado rupestre na fazenda sucupira. *Cerne*, vol. 12, n. 4, 2006, p. 350–359. Disponível em: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=74412407>. Acesso em: 30 ago. 2021.
- APAZA-QUEVEDO, A. *et al.* Elevation, topography, and edge effects drive functional composition of woody plant species in tropical montane forests. *Biotropica*, v. 47, n. 4. 2015, p. 449–458. Disponível em: Acesso em: 5 jun. 2021.
- AQUINO, F. G.; PINTO, J. R. R.; RIBEIRO, J. F. Evolução histórica do conceito de savana e sua relação com o Cerrado brasileiro. *Com Ciência*, Campinas, n. 105, 2009. Disponível em: http://comciencia.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1519-76542009000100009&lng=en&nrm=iso. acesso em 02 de dezembro de 2021.
- ARAÚJO, I. *et al.* Intraspecific variation in leaf traits facilitates the occurrence of trees at the Amazonia–Cerrado transition. *Flora*, v. 279. 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151829>. Acesso em 20 Dez. 2021.
- ARAÚJO, R. R. *et al.* *Byrsonima crassifolia* e *Byrsonima verbascifolia*: murici. In: CORADIN, L.; CAMILLO, J.; PAREYN, F. G. C. (Ed.). *Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: plantas para o futuro: região Nordeste*. Brasília, DF: MMA, 2018.
- ARCELA, V. Explorando o cerrado rupestre: micro habitats, atributos funcionais e filtragem ambiental. 2019. 136 f. Tese (Doutorado) – Curso de Pós-graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, 2019. Disponível em: https://repositorio.unb.br/bitstream/10482/35188/1/2019_VicenteArcela.pdf. Acesso em: 30 ago. 2021.
- BEDETTI, C. S. *et al.* Abiotic factors modulate phenotypic plasticity in an apomictic

shrub [*Miconia albicans* (SW.) Triana] along a soil fertility gradient in a Neotropical savanna. *Australian Journal of Botany*, v. 59, n. 3, p. 274-282, 2011.

BELLO, F.; LEPS, J. A. N.; SEBASTIA, M. T. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*. v. 29. p. 801-810. 2006.

CALLAWAY, R. M.; PENNING, S. C.; RICHARDS, C. L. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, [S.I.], v. 84, n. 5, p. 1115-1128, maio 2003.

Disponível em: https://scholarcommons.usf.edu/bin_facpub/57. Acesso em: 3 jun. 2021.

CANDIDO, H. G. Gradientes ambientais implicam em gradientes vegetacionais nos cerrados amazônicos. 2016. 233 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em

Botânica, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2016.

CÁSSIA-SILVA, C. *et al.* When the same is not the same: phenotypic variation reveals different plant ecological strategies within species occurring in distinct neotropical savanna habitats. *Plant Ecology*, [S.L.], v. 218, n. 10, p. 1221-1231, 4 set. 2017.

Disponível em: <https://bit.ly/3CyaRbj>. Acesso em: 20 set. 2021.

CHATURVEDI R. K.; RAGHUBANSHI, A. S.; SINGH, J. S. Relative effects of different leaf attributes on sapling growth in tropical dry forest. *Journal of Plant Ecology*, v. 7, n. 6, p. 544-558. 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt053>.

Acesso em: 3 jun. 2021.

CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. v. 31. p. 343-366. 2000.

COSTA, A. C. *et al.* Variação de características morfofuncionais de espécies encontradas em fitofisionomias contrastantes de cerrado. [S.l.]. [2008] 18p.

Disponível em: <https://www2.ib.unicamp.br/profs/fsantos/ecocampo/2008/Relatorios/Ecofisiologia.pdf> Acesso em: 20 set. 2021.

COSTA NETO, S. V. Fitofisionomia e florística de savanas do Amapá. 2014. 86 f. Tese (Doutorado) - Curso de Ciências Agrárias: área de Concentração Agro ecossistemas da Amazônica, Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém, 2014.

COSTA NETO, S. V.; MIRANDA, I. S.; ROCHA, A. E. S. Flora das savanas do estado do Amapá. In: BASTOS, A. M.; JÚNIOR, J. P. M.; SILVA, R. B. L. (Eds.).

Conhecimento e manejo sustentável da flora Amapaense. São Paulo: Blucher. 2017.

DIAZ, S. *et al.* The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal Of Vegetation Science*, [S.L.]. 15, p. 295-304, fev. 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x>. Acesso em: 5 jun. 2021.

EITEN, G. The Cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review*. New York, v. 38, p.201- 341. 1972.

- FÁVERO, L. P.; BELFIORE, P.; DE SILVA, F. L.; CHAN, B. L. Análise de Dados: Modelagem Multivariada para Tomada de Decisões. Rio de Janeiro: Elsevier, 2009.
- FELFILI, J. M.; FAGG, C. W. Floristic composition, diversity and structure of the “cerrado” *sensu stricto* on rocky soils in northern Goiás and southern Tocantins, Brazil. *Revista Brasil. Bot.*, [S.I.], v. 30, n. 3, p. 375-385, jun. 2007. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/rbb/a/myGYy4gzB8YwNRgB6KxRV8D/?format=pdf&lang=en>. Acesso em: 4 set. 2021.
- FERNANDES, J. F. Variação de atributos funcionais e sua influência no desempenho de espécies arbóreas reintroduzidas em áreas degradadas. 2018. 114 f. Tese (Doutorado em Ciências Ambientais) - Curso de Ciências Ambientais, Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2018. Disponível em: <https://repositorio.ufscar.br/handle/ufscar/9966>. Acesso em: 3 jun. 2021.
- FRANCO, A. C. *et al.* Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, v. 19, n. 3, p. 326-335, 2005.
- FURQUIM, L. C. *et al.* Relação entre plantas nativas do cerrado e água. *Científica - Multidisciplinary Journal*, [S.I.], v. 5, n. 2, p. 146-156, jan. 2018.
- GIANOTTI, A. R. C. *et al.* Análise microclimática em duas fitofisionomias do cerrado no alto Vale do Jequitinhonha, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Meteorologia*. v. 28. 246-256. 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0102-77862013000300002>. Acesso em: 5 dez. 2021.
- GILLISON, A. N. Plant Functional Types and Traits at the Community, Ecosystem and World Level. In: MAAREL, E. D.; FRANKLIN, J. (ed.). *Vegetation Ecology*. 2. ed. [S.I.]. 2013. Cap. 12. p. 347-386. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/9781118452592.ch12>. Acesso em: 26 abr. 2021.
- HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, v. 4, n. 1, p. 9, 2001. Disponível em: https://paleo.carleton.ca/2001_1/past/past.pdf. Acesso em: 18 set. 2021.
- HODGSON, J. G. *et al.* Trade-offs between seed and leaf size (seed-phytomer-leaf theory): functional glue linking regenerative with life history strategies and taxonomy with ecology? *Annals Of Botany*, [S.I.], v. 120, n. 5, p. 633-652, Nov. 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/aob/mcx084>. Acesso em: 20 dez. 2021.
- IPCC/OECD. 1994. Greenhouse Gas Inventory Reporting Instructions (Final Draft). IPCC Draft Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories (Vol. 1). Genebra: IPCC/OECD Joint Programme.
- LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. v. 16. p. 545- 556. 2002.
- MCGILL, B. J. *et al.* Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in*

Ecology & Evolution, v. 21. p. 178-185. 2006.

MELO, M. D. Distribuição de espécies vegetais ao longo de um gradiente de saturação hídrica em três tipos fisionômicos do Bioma Cerrado, Brasil- Distrito Federa. 2014. 60 f. Dissertação (Doutorado) - Curso de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, 2014. Disponível em: <https://repositorio.unb.br/handle/10482/16189>. Acesso em: 19 set. 2021.

MENDONÇA, R. J. *et al.* Flora vascular do cerrado. In: SANO, S.; ALMEIDA, S. (ed). Cerrado, ambiente e flora. Planaltina: EMBRAPA-Cerrado. p. 288-556. 2008.

MIRANDA, I. S.; ALMEIDA, S. S.; DANTAS, P. J. Florística e estrutura de comunidades arbóreas em cerrado de Rondônia, Brasil. Acta Amazônica. Manaus. v. 36. n. 4. p. 419-430. 2006.

MOURA, I. O. *et al.* Diversidade e estrutura comunitária de cerrado *sensu stricto* em afloramentos rochosos no Parque Estadual dos Pireneus, Goiás. Revista Brasil. Bot., [S.I.], v. 33, n. 3, p. 455-467, set. 2010. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/rbb/a/KMzmZ7F97RGWjvNMtCSBzCM/?format=pdf&lang=pt>. Acesso em: 4 set. 2021.

MOURA, I. O. Fitogeografia do cerrado rupestre: relações florístico-estruturais e ecológicas de espécies lenhosas. 2011. 247 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, 2011. Disponível em: <https://repositorio.unb.br/handle/10482/7515>. Acesso em: 30 ago. 2021.

NEVES, D. G. Influência da vegetação na precipitação pluviométrica sazonal do Estado do Amapá: um estudo de sensibilidade climática. 2012. 145 f. Tese (Doutorado em Biodiversidade Tropical) - Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Tropical, Fundação Universidade Federal do Amapá, Macapá, 2012.

OLIVEIRA, B.H. *et al.* Variation in leaf functional traits of *Prosopis juliflora* (SW.) DC. (Fabaceae) in different environments in semiarid Brazil. Brazilian Journal of Development, [S.L.], v. 7, n. 3, p. 29581-29592, 2021.

PALHARES, D.; FRANCO, A. C.; ZAIDAN, L. B. P. Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa. Revista Brasileira de Biociências. Porto Alegre. v. 8, n. 2. p. 213-220, jun. 2010. Disponível em: <http://www.ufrgs.br/seerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/1399>. Acesso em: 21 jan. 2020

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. *et al.* New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany. v. 61. n. 3. p. 167-234. 2013.

PINTO, J. R. R.; LENZA, E.; PINTO, A. S. Composição florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em um cerrado rupestre, Cocalzinho de Goiás, Goiás. Revista Brasil. Bot., Brasília, v. 32, n. 1, p. 1-10, mar. 2009. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/rbb/a/vVSJGcqbdfmT76rckPcKPrv/?format=pdf&lang=pt>. Acesso em: 4 set. 2021.

PODGAISKI, L. R.; MENDONÇA JUNIOR, M. S.; PILLAR, V. D. O uso de atributos

funcionais de invertebrados terrestres na ecologia: o que, como e por quê?.

Oecologia Australis, [S.I.], v. 15, n. 4, p. 835-853, dez. 2011. Disponível em:

<http://dx.doi.org/10.4257/oeco.2011.1504.05>. Acesso em: 5 jun. 2021.

QUESADA, C. A. *et al.* Seasonal and depth variation of soil moisture in a burned open savanna (campo sujo) in central Brazil. *Ecological Applications*, v. 14, n. 4, p. 33-41, out. 2002. Disponível em: <https://doi.org/10.1890/01-6017>. Acesso em: 4 set. 2021.

RATTER, J; RIBEIRO, J. F.; BRIDGEWATER, A. The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. *Annals of Botany*, [S.L.], v. 80, n. 3, p. 223-230, set.

1997. Oxford University Press (OUP).

REICH, P. B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal Of Ecology*. [S.L.], v. 102, n. 2, p. 275-301. fev. 2014. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.12211>. Acesso em: 5 jun. 2021.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As Principais Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P. de; RIBEIRO, J. F. (Ed.). *Cerrado: ecologia e flora v. 2*. Brasília: EMBRAPA-CERRADOS, 2008. 876 p.

RIBEIRO, J.F.; WALTER, B.M.T. Fitofisionomia do bioma Cerrado. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S.P. (Coords.). *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina. DF: EMBRAPA, 1998. p.47-86. Disponível em: <https://www.alice.cnptia.embrapa.br/handle/doc/554094>. Acesso em: 12 abr. 2024

RODRIGUES, T. R. Análise de parâmetros biofísicos que controlam o fluxo de calor latente em área de cerrado campo sujo. 2014. 94 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós graduação em Física Ambiental, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, 2014.

ROSSATTO, D. R. Grupos funcionais em plantas do cerrado *sensu stricto*: utilização de recursos hídricos, variabilidade em parâmetros estruturais e funcionais foliares e efeito filogenético. 2011. 137 f. Tese (Doutorado) - Curso de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, 2011. Disponível em: <https://repositorio.unb.br/handle/10482/10193>. Acesso em: 27 jan. 2022.

SANTOS, T. R. R.. Atributos funcionais e genética de populações de quatro espécies lenhosas em áreas de cerrado rupestre e cerrado típico. 2016. 80 p. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade de Brasília, Brasília, 2016. Disponível em: <https://repositorio.unb.br/handle/10482/22214>. Acesso em: 5 set. 2021.

SCHNEIDER, C. A., RASBAND, W. S.; ELICEIRI, K. W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 anos de análise de imagens. *Métodos da Natureza*, 9 (7), 671-675. Disponível em: [doi:10.1038/nmeth.2089](https://doi.org/10.1038/nmeth.2089). Acesso em: 13 abr. 2024.

SILVA, H. J. A. Estratégias ecológicas e atributos funcionais de espécies lenhosas de floresta de restinga. 2019. 55 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Ciências Biológicas/Botânica Tropical, Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém,

2019. Disponível em: repositorio.ufra.edu.br/jspui/handle/123456789/707. Acesso em: 26 abr. 2021.

SILVA, M. N. F. *et al.* Estratégias de plantas para sobreviver ao fogo em diferentes fitofisionomias do cerrado. In: BARÔNIO, G. J. *Et al.* (org.). Curso de ecologia de campo 2017. Uberlândia: Regência e Arte Editora, 2018. p. 270.

SOBOLESKI, V. F. *et al.* Variação de atributos funcionais do componente arbóreo em função de gradientes edáficos em uma floresta nebulosa no sul do Brasil. *Rodriguésia*, [S.I.], v. 68, n. 2, p. 291-300, jun. 2017.

SOBRINHO, T. R. G. *et al.* Classificação climática conforme a metodologia Köppen do município de Laranjal do Jari/Amapá/Brasil. In: Congresso de pesquisa e inovação da rede Norte e Nordeste de educação tecnológica, n. 7, 2012, 7 p.

SOMAVILLA, N. S.; GRACIANO-RIBEIRO, E. D. Análise comparativa da anatomia foliar de Melastomataceae em ambiente de vereda e cerrado *sensu stricto*. *Acta Botânica Brasílica*, [online], v. 25, n. 4, p. 764-775, ago. 2011. Disponível em:

<https://doi.org/10.1590/S0102-33062011000400004>. Acesso em: 25 jan. 2022.

SOUZA, E. B.; CUNHA, A. C. Climatologia de precipitação no Amapá e mecanismos climáticos de grande escala. In: CUNHA, A. C.; SOUZA, E. B.; CUNHA, H. F. A. (org.). Tempo, clima e recursos hídricos: resultados do projeto REMETAP no estado do Amapá. Macapá: IEPA, 2010. p. 216.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development*, [S.L.], v. 5, n. 1, p. 25-33, fev. 2003.

TAVARES, J. P. N. *et al.* Características da climatologia de Macapá-AP. *Caminhos de Geografia*, Uberlândia, v. 15, n. 50, p. 138-151, jun. 2014.

TOLENTINO, G. S. Grupos funcionais, uso dos recursos e diversidade funcional de plantas lenhosas no Cerrado. 2015. 69 f. Tese (Doutorado) - Curso de Botânica, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2015. Disponível em: <https://locus.ufv.br/handle/123456789/7534>. Acesso em: 20 dez. 2021.

VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J. M.. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, [S.I.], v. 176, n. 4, p. 749-763, dez. 2007.

Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x>. Acesso em: 27 jan. 2022.

VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; ZAVALA, M. A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal Of Ecology*, [S.I.], 94, p. 1103-1116, set. 2006.

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

WESTOBY, M. *et al.* Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*. v. 33. p. 125-

59. 2002.

WRIGHT, I. J. *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 498: 821-827. 2004.

XAVIER, M. V. B. *et al.* Capacidade de uso e manejo conservacionista do solo de um fragmento de cerrado *sensu stricto*, Montes Claros-MG. *Research, Society and Development*, [S. l.], v. 10, n. 7, p. 10, 2021. Disponível em: <https://rsdjournal.org/index.php/rsd/article/view/16697>. Acesso em: 25 jan. 2022.

ZEE. 2008. Macro diagnóstico do Estado do Amapá primeira aproximação do ZEE. 3ª. edição. Macapá: IEPA. 139 pp.

APÊNDICE

Apêndice A: Estatística descritiva das variáveis contínuas (atributos foliares e altura máxima) para a espécie *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth em cada fitofisionomia analisada neste estudo.

<i>Sensu stricto</i>						
	Sigla	Parcelas	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
Área foliar específica (cm ² /g)	SLA		28,11	19,32	38,76	5,5
Conteúdo de matéria seca foliar (g/g)	LDMC		0,48	0,34	0,59	0,07
Área foliar (cm ²)	LA	9	19,8	8,6	31,74	5,17
Espessura foliar (mm)	LT		0,32	0,13	0,4	0,05
Altura (m)	Hmax		3,78	1,59	5,78	1,32
<i>Campo Sujo</i>						
	Sigla	Parcelas	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
Área foliar específica (cm ² /g)	SLA		26,92	17,22	44,69	5,5
Conteúdo de matéria seca foliar (g/g)	LDMC		0,49	0,35	0,62	0,07
Área foliar (cm ²)	LA	9	18,99	9,59	32,88	5,04
Espessura foliar (mm)	LT		0,29	0,15	0,43	0,08
Altura (m)	Hmax		2,52	1,12	5,69	0,83
<i>Savana Rupestre</i>						
	Sigla	Parcelas	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
Área foliar específica (cm ² /g)	SLA		71,39	39,54	278,87	29,5
Conteúdo de matéria seca foliar (g/g)	LDMC		0,5	0,29	0,77	0,1
Área foliar (cm ²)	LA	9	41,82	16,95	295,45	32,95
Espessura foliar (mm)	LT		0,24	0,09	0,34	0,05
Altura (m)	Hmax		2,81	1,4	5,35	0,79