



REPÚBLICA FEDERATIVA DO BRASIL MINISTÉRIO DE CIÊNCIA,  
TECNOLOGIA E INOVAÇÃO - MCTI  
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISA NA AMAZÔNIA – INPA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS  
TROPICAIS – PPG CFT

VARIAÇÃO FUNCIONAL DE ESPÉCIES ARBÓREAS AO LONGO DE UM  
GRADIENTE HIDRO-EDÁFICO DE CAMPINARANA NA RESERVA DE  
DESENVOLVIMENTO SUSTENTÁVEL DO UATUMÃ

Manaus- AM

2024

GLÓRIA VIEIRA RODRIGUES

VARIAÇÃO FUNCIONAL DE ESPÉCIES ARBÓREAS AO LONGO DE UM  
GRADIENTE HIDRO-EDÁFICO DE CAMPINARANA NA RESERVA DE  
DESENVOLVIMENTO SUSTENTÁVEL DO UATUMÃ

Orientador: Dr. Jochen Schöngart

Coorientadores: Dr<sup>a</sup>. Gisele Biem Mori; Dr. Layon Oreste Demarchi

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

Manaus- AM

2024



MINISTÉRIO DA  
CIÊNCIA, TECNOLOGIA  
E INOVAÇÃO



## PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

### ATA DE DEFESA PÚBLICA DE DISSERTAÇÃO - MESTRADO

Ata da Defesa remota de **GLÓRIA VIEIRA RODRIGUES**, ocorrida no dia 28/02/2024, via plataforma de videoconferência Google Meet.

Aos 28 dias de fevereiro de 2024, às 13h00 (horário de Manaus/AM), realizou-se a Defesa Pública de Dissertação de **GLÓRIA VIEIRA RODRIGUES**, aluna do Programa de Pós-Graduação *Stricto sensu* em Ciências de Florestas Tropicais, intitulada "**Variação funcional de espécies arbóreas ao longo de um gradiente hidro-edáfico de campinarana na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã**", sob a orientação do Dr. Jochen Schongart (INPA), e coorientação do Dr. Layon Oreste Demarchi (INPA), e da Dra. Gisele Biem Mori (INPA), em conformidade com o Art. 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI/INPA) e Art. 67 do Regimento Interno do Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, como parte das atividades para conclusão e obtenção do Título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais. A **Banca Examinadora** foi constituída pelos seguintes membros: Julia Valentim Tavares (UPPSALA UNIVERSITY), Grazielle Sales Teodoro (UFPA), Bruno Henrique Pimentel Rosado (UERJ), e tendo como suplentes os seguintes membros: Florian Karl Wittmann (KIT), Veridiana Vizoni Scudeller (UFAM). O Presidente da Banca Examinadora deu início à sessão e informou os procedimentos do exame. A aluna fez uma exposição do seu estudo e ao término foi arguida oralmente pelos membros da Comissão. Após as arguições os membros da banca se reuniram para avaliação e chegaram ao seguinte parecer:

Nome	Parecer	Assinaturas
Julia Valentim Tavares	(X) Aprovou ( ) Reprovou	
Grazielle Sales Teodoro	(X) Aprovou ( ) Reprovou	
Bruno Henrique Pimentel Rosado	(X) Aprovou ( ) Reprovou	 Documento assinado digitalmente BRUNO HENRIQUE PIMENTEL ROSADO Data: 28/02/2024 17:03:16 -0300 Verifique em <a href="https://validar.br.gov.br">https://validar.br.gov.br</a>
<b>Menção:</b>	( ) "Com Distinção" ( ) "Com Louvor" ( ) "Com Distinção e Louvor"	

Nada mais havendo a tratar, foi lavrada a presente Ata que, após lida e aprovada, foi assinada pela Coordenação.

**Jochen Schongart**  
Presidente da Banca / Orientador

**Adriano José Nogueira Lima**  
Coord. do Programa de Pós-Graduação  
em Ciências de Florestas Tropicais/INPA  
PO, nº 392/2023  
  
**Adriano José Nogueira Lima**  
Coordenador do PPG-CFT  
PO. Nº 392/2023



R696v Rodrigues, Gloria Vieira

Varição funcional de espécies arbóreas ao longo de um gradiente hidro-edáfico de campinarana na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã / Gloria Vieira Rodrigues; orientador Jochen Schöngart; coorientadores Gisele Biem Mori, Layon Oreste Demarchi. - Manaus: [s.l.], 2024.

2,29 MB

40p. : il. color.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2024.

1. Campinaranas. 2. Traços funcionais. 3. Gradientes ambientais. I. Schöngart, Jochen. II. Mori, Gisele Biem. III. Demarchi, Layon Oreste. IV. Título

CDD 577.309 13

**Sinopse:** Ao longo de um gradiente de campinarana, na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã, avaliamos como a disponibilidade de água e nutrientes do solo influenciam na variação funcional das comunidades arbóreas, a partir da coleta de traços funcionais da folha, madeira e cascas, investigamos quais as estratégias dessas espécies ao longo do gradiente hidro-edáfico, também analisamos se existe coordenação entre esses traços.

**Palavras chave:** Ecossistemas de areia branca, traços funcionais, gradientes ambientais, ecossistemas oligotróficos, lençol freático.

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradecer a Deus, Ele é a força que me move. Nele eu vivo, movo e existo.

Agradeço a minha família, meu pai Alexandre, minha mãe Lara, minha irmã Priscila e meu cunhado Mayco, também ao nosso neném Israel, que trouxe mais alegria para os nossos dias, vocês foram e sempre serão meu apoio e minha base, maior do motivo do meu esforço. Aos meus amigos Carla e Álvaro que são minha família também.

Agradeço ao INPA, ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais PPG/CFT e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil CAPES, pela oportunidade de estudo e bolsa, por todo financiamento e apoio nesta pesquisa, também a Fundação de Amparo à Pesquisa no Amazonas - FAPEAM.

Agradeço ao grupo de pesquisa MAUA, do qual faço parte, por todo apoio de estrutura e financiamento, e a coordenadora Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade. Ao meu orientador Dr. Jochen Schöngart, que admiro muito, obrigada por acreditar em mim, por todas as reuniões e conversas esclarecedoras, por todo direcionamento e apoio em campo, correções da dissertação, pela paciência e a todas as oportunidades a mim oferecidas.

Agradeço aos meus dois coorientadores, Dra. Gisele Biem Mori e Dr. Layon Oreste Demarchi, por toda orientação, apoio em campo, correções da dissertação, sempre solícitos e pacientes, por sempre me incentivarem, eu os admiro muito, vocês são uns queridos!

Agradeço aos amigos que fiz no MAUA, em especial Dra. Fernanda minha querida amiga, ao Kelvin, Gildo e Priscila, grata pelas conversas, apoio, incentivos e abraços. Também a todos os funcionários, alunos e pesquisadores do MAUA que contribuíram de maneira direta ou indireta neste trabalho, por todo apoio em campo e logística as queridas Betinha, Dr. Flávia Durgante, Hilana, Carol, Carol Vasconcelos, aos queridos Valdeney, Gigante, Junior, Jackson, Sant Clear.

Ao projeto “Sítios demonstrativos de ecossistemas de áreas úmidas oligotróficos prístinos e impactados na Amazônia Central: encontrando tendências e preenchendo lacunas”, do Programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração – PELD, executado pelo grupo MAUA (Ecologia, Monitoramento e Uso Sustentável de Áreas Úmidas) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). E a Fundação de Amparo a Pesquisas no Amazonas – FAPEAM, pelo financiamento.

Ao projeto “Diversidade dos atributos hidráulicos-funcionais em ecossistemas Amazônicos ao longo de gradientes hidro-climáticos” do Amazon Tall Tower Observatory – ATTO (CNPq-BMBF), German Federal Ministry of Education and Research. Agradeço ao apoio e estrutura fornecida para a realização desta pesquisa, aos queridos André, Antônio, Valmir, Chico.

## RESUMO

Entender a variação das características funcionais das comunidades vegetais, nos fornece melhor compreensão dos fatores que contribuem para mudanças futuras na composição dessa vegetação. Sendo uma importante ferramenta para estudos em ecossistemas de campinaranas, caracterizados por uma vegetação distinta, que possuem adaptações e características morfológicas e fisiológicas específicas, que as permitem se desenvolver nestes locais, que possuem diferentes fitofisionomias e estão sob constante ameaça. Nesta dissertação, investigamos como o gradiente hidro-edáfico atua na composição dos traços funcionais de espécies arbóreas de campinarana da Reserva de Desenvolvimento Sustentável (RDS) do Uatumã na Amazônia Central. Buscamos responder as seguintes questões: Como o gradiente hidro-edáfico de campinaranas influencia na variação funcional dos traços das comunidades arbóreas? Quais as estratégias das comunidades arbóreas adotadas ao longo do gradiente? Como se coordenam as características das folhas, tronco e casca entre si? Para isso, onze parcelas de 50 x 50 metros foram utilizadas, instaladas ao longo de um gradiente hidro-edáfico de campinarana. Do inventário, as cinco espécies arbóreas mais abundantes com diâmetro à altura do peito (DAP a 1,30 cm do solo)  $\geq 10$  cm foram selecionadas em cada parcela, totalizando 30 espécies. Os traços foliares (massa foliar específica, espessura foliar, área foliar, densidade da folha), e os traços da madeira (altura, DAP, densidade da madeira, espessura da casca, densidade da casca) dos indivíduos foram medidos e relacionados com a disponibilidade de água e nutrientes do solo. Encontramos que ambientes com maior encharcamento do solo impulsionam a convergência funcional nos traços foliares das comunidades. Já a fertilidade impulsiona a divergência funcional nos traços de folhas e cascas. Também encontramos que disponibilidade hídrica é o principal preditor da média funcional das comunidades, direcionando as estratégias das espécies arbóreas, sendo estas aquisitivas em ambientes mais encharcados, conservativas em ambientes com o lençol freático mais profundo. Identificamos também uma coordenação dos traços de folhas, caule e cascas variando em um único eixo, correspondendo ao espectro de economia global da folha e da madeira integrados a casca. Relatamos que apesar das campinaranas serem conhecidas por serem ecossistemas oligotróficos que selecionam conjuntos de traços principalmente relacionados a conservação de recursos, os ambientes de campinarana com lençol freático superficial, selecionam conjuntos traços mais relacionados a aquisição de recursos, como árvores de maiores alturas, menor densidade da madeira, cascas menos densas e espessas, maior massa foliar por unidade de área.

**Palavras-chave:** Ecossistemas de areia branca, características funcionais, gradientes ambientais, lençol freático, trade-off.

## ABSTRACT

By understanding the variation in the functional characteristics of plant communities, we provide a better understanding of the factors that affect future changes in the composition of this planning. It is an important tool for studies in Campinarana ecosystems, characterized by a distinct terrain, which have adaptations and specific morphological and physiological characteristics, which allow them to develop in these locations, which have different phytophysiognomes and are under constant threat. In this dissertation, we investigated how the hydro-edaphic gradient acts on the composition of the functional characteristics of campinarana tree species from the Uatumã Sustainable Development Reserve (RDS) in the Central Amazon. We seek to answer the following questions: How does the hydro-edaphic gradient of Campinaranas influence the functional variation in the characteristics of tree communities? What strategies do tree communities adopt along the gradient? How are the characteristics of the leaves, trunk and bark coordinated with each other? For this, eleven plots measuring 50 x 50 meters were used, installed along a hydro-edaphic gradient in Campinarana. From the inventory, the five most abundant tree species with a diameter at breast height (DBH at 1.30 cm from the ground)  $\geq 10$  cm were selected in each plot, totaling 30 species. Leaf traits (specific leaf mass, leaf thickness, leaf area, leaf density), and wood traits (height, DBH, wood density, bark thickness, bark density) of the dominant tree species were measured and related to the availability of water and nutrients in the soil. We found that environments with greater soil charm drive functional convergence in leaf traits across communities. Fertility, on the other hand, drove functional divergence in leaf traits and cascades. We also found that water availability is the main predictor of the functional media of communities, directing the strategies of tree species, which are acquisitive in more charming environments, conservative in environments with deeper water tables. We also identified a coordination of leaf, stem and cascade traits varying along a single axis, corresponding to the spectrum of global leaf and wood economy integrated into the cascade. We report that, although Campinaranas are known to be oligotrophic ecosystems, we selected sets of traits mainly related to resource conservation, Campinarana environments with shallow water tables, we selected sets of traits more related to resource acquisition, such as taller trees, lower wood density, less dense and thick bark, greater leaf mass per unit area.

**Keywords:** White sand ecosystems, functional characteristics, environmental gradients, water table, trade-off.

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	9
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	10
<b>OBJETIVOS</b> .....	13
<b>Objetivo geral</b> .....	13
<b>Objetivos específicos</b> .....	13
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	14
<b>CAPÍTULO ÚNICO: VARIAÇÃO FUNCIONAL DE COMUNIDADES ARBÓREAS AO LONGO DE UM GRADIENTE HIDRO-EDÁFICO EM ECOSISTEMA DE CAMPINARANA</b> .....	17
<b>RESUMO</b> .....	18
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	19
<b>MÉTODOS</b> .....	22
<i>Área de estudos e delineamento amostral</i> .....	22
<i>Variáveis hidro-edáficas</i> .....	23
<i>Escolha das espécies</i> .....	24
<i>Traços funcionais</i> .....	25
<i>Análises dos dados</i> .....	26
<b>RESULTADOS</b> .....	28
<b>DISCUSSÃO</b> .....	32
<i>O encharcamento do solo direciona a média funcional da comunidade</i> .....	33
<i>A variação dos traços ao longo do gradiente hidro-edáfico</i> .....	34
<i>Os traços de folha, tronco e casca estão coordenados entre si</i> .....	36
<b>CONCLUSÃO</b> .....	37
<b>AGRADECIMENTOS</b> .....	38
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	39
<b>MATERIAL SUPLEMENTAR</b> .....	44



## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1:** Representação esquemática do gradiente de condições hidro-edáficas das campinaranas deste estudo e suas fitofisionomias

**Figura 2.** A. Localização geográfica da área de estudo. A. O cinza destaca o Estado do Amazonas. B. Limites da RDSU-Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã, com manchas de campinarana destacadas em branco. C. Localização das parcelas de amostragem dentro de um fragmento de campinarana, onde os quadrados rosas representam as onze parcelas (adaptado de Demarchi *et al.* (2022); Klein *et al.* (2022)). D. Desenho esquemático de uma parcela e sub-parcelas. No centro a bolinha azul representa a localização da coleta de dados do lençol freático.

**Figura 3:** Análise de componentes principais (PCA) dos valores médios das 13 variáveis de solo e a porcentagem de encharcamento do solo dos ambientes de campinarana. Os quadrados em azul indicam as onze parcelas, com n=11. O gradiente de coloração azul indica a % de encharcamento do solo, tons de azul mais escuro indicam áreas com menor encharcamento do solo, tons de azul mais claro indicam áreas com maior encharcamento do solo. Argila (Clay), silte (Silt), areia (Sand), alumínio (Al), saturação por alumínio (m), cálcio (Ca), magnésio (Mg), potássio (K), soma de bases trocáveis (SB), capacidade de trocas catiônicas (T), pH e a porcentagem % encharcamento do solo (Waterlogging - WL).

**Figura 4.** Regressão simples e regressões parciais derivadas de regressões múltiplas com a média dos traços funcionais (razão altura: diâmetro - H: D, densidade da madeira - WD, densidade da casca - BD, magnésio foliar - LMg) de cada plot, com as variáveis ambientais selecionadas nos modelos (soma de bases - SB, capacidade de trocas catiônicas - T, encharcamento do solo - WL, saturação por alumínio - m, porcentagem % de argila). Os pontos representam as parcelas, com n=11.

**Figura 5.** Regressões simples com o coeficiente de variação (CV) da média dos traços funcionais, espessura da casca (BT), espessura foliar (LT), Fósforo foliar (LP), nitrogênio foliar (LN), razão carbono: nitrogênio foliar (LC: N) de cada parcela, e as variáveis ambientais selecionadas nos modelos (soma de bases - SB, capacidade de trocas catiônicas - T, porcentagem % de encharcamento do solo - WL, saturação por alumínio (m), argila (Clay)). Os pontos representam as parcelas, com n=11.

**Figura 6.** Regressões parciais derivadas de regressão múltiplas com coeficiente de variação - CV da média do teor de matéria seca foliar com  $R^2 = 0.74$ , p-value = 0.001, do modelo múltiplo, com o CV (%) da média do LK, sendo  $R^2 = 0.58$ , p-value = 0.01, do modelo múltiplo, com CV (%) da média do BD, sendo  $R^2 = 0.77$ , p-value = 0.001, do modelo múltiplo. As variáveis ambientais selecionadas nos modelos (soma de bases - SB, capacidade de trocas catiônicas - T, encharcamento do solo - WL, saturação por alumínio - m, % de argila). Os pontos representam as parcelas, com n=11.

**Figura 7:** Análise de componentes principais (PCA) dos valores médios dos 16 traços funcionais das espécies mais abundantes de campinarana. As bolinhas azuis indicam as onze parcelas, com n=11. O gradiente de coloração azul indica a profundidade do lençol freático em cada parcela, tons de azul mais escuro indicam lençol freático com maior profundidade, tons de azul mais claro indicam lençol freático mais raso. Massa foliar por área (LMA), área foliar (LA), teor de matéria seca foliar (LDMC), densidade foliar (LD), espessura foliar (LT), fósforo foliar (LP), carbono foliar (CL), nitrogênio foliar (LN), relação carbono e nitrogênio foliar (C:N), potássio foliar (LP), cálcio foliar (LCa), magnésio foliar (LMg), densidade da madeira (WD), densidade da casca (BD), espessura da casca (BT), altura : relação de diâmetro (H:D).

## INTRODUÇÃO GERAL

A região amazônica possui grande heterogeneidade espacial sendo caracterizada por um mosaico de ecossistemas, variando em fertilidade do solo, retenção de água e disponibilidade de luz (Vleminckx *et al.*, 2021). Dentre os ecossistemas que ocorrem na Amazônia, estão as campinaranas, que formam enormes complexos na região noroeste (bacia do Rio Negro) variando ao longo de contínuos, ou em áreas pequenas e de forma insular com uma distribuição fragmentada.

Campinaranas apresentam uma heterogeneidade que resulta de diferentes processos biogeoquímicos, tipos de solo, regimes de inundação e distúrbios causados por incêndios e alterações do uso de terra (Prance, 1996; Adeney *et al.*, 2016). Comparativamente com outros ecossistemas da Amazônia são caracterizadas pela baixa diversidade de espécies arbóreas, de baixa estatura, presença de folhas escleromórficas e alto grau de endemismos, que ressalta seu valor ecológico (Anderson, 1981; Silveira, 2003; Luizão *et al.*, 2007; Adeney *et al.*, 2016). E representam uma área de aproximadamente 7% da Amazônia Legal e 5% da Amazônia, correspondendo aproximadamente 335.000 km<sup>2</sup> (Anderson, 1981; Adeney *et al.*, 2016).

Os principais perfis dos solos de campinarana são Espodosolos e Neossolos, para as regiões do alto Rio Negro (Mendonça *et al.*, 2015) Os Espodosolos são ácidos, ricos em ferro e alumínio, formados através da acidólise dos Latossolos, onde ocorre o aumento de CTC, P assimilável e saturação por alumínio, já os Neossolos, são mais jovens com baixa fertilidade, alagados na maior parte do ano e sofrem secas severas de poucos meses, com o aprofundamento do lençol freático, sendo suscetíveis ao fogo (Mendonça *et al.*, 2014; Mendonça *et al.*, 2015).

A baixa retenção da água do solo arenoso e as altas taxas de evapotranspiração podem resultar em um déficit hídrico elevado (Franco; Dezzeo, 1994). Portanto, durante o período de um ano, a comunidade vegetal de campinaranas pode experimentar dois fatores considerados extremos ambientais. A seca fisiológica, ocasionada pela descida elevada do lençol freático, contribuindo para a perda do contato da franja capilar com a zona de enraizamento, ou também sofrer uma saturação hídrica, relacionada ao afloramento do lençol freático com saturação prolongada durante o período chuvoso, onde a vegetação pode se encontrar sob condições hipóxicas ou até mesmo anóxicas, por vários dias ou meses (Franco; Dezzeo, 1994; Vicentini, 2004; Demarchi *et al.*, 2022).

Os extremos dos gradientes ambientais nesses ecossistemas contribuem para as adaptações específicas das plantas, como desenvolver mecanismo de controle da transpiração, por exemplo, folhas coriáceas, cutículas espessas, estômatos crípticos e lenho duro, tornando estes ambientes filtros ambientais para muitas espécies arbóreas (Franco; Dezzeo, 1994; Mendonça *et al.*, 2015; Fine; Baraloto, 2016; Guimarães; Bueno, 2016;).

Os filtros ambientais são um dos principais processos envolvidos no desenvolvimento das comunidades vegetais, pois selecionam as espécies que possuem características que permitem a sua sobrevivência, crescimento e reprodução em determinados habitats (Keddy, 1992; Reich, 2014). Essas características podem ser denominadas traços funcionais, que são definidos como qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável no nível individual, da célula ao nível do organismo como um todo, que afete indiretamente a aptidão por meio de seus efeitos no crescimento, reprodução e sobrevivência (Violle *et al.*, 2007).

Os traços funcionais estão relacionados aos processos de aquisição e alocação de recursos, se distribuindo ao longo do gradiente ambiental e estrutural da vegetação (Grime, 2006). As diferentes estratégias ecológicas entre as espécies e diferentes aptidões às condições de ambientes distintos, levam à adaptação aos filtros ambientais a que estão sujeitas. Por meio da seleção natural pode resultar na coexistência das espécies adaptadas (Westoby, 1998; Violle *et al.*, 2007).

Os *trade-off* entre características de aquisição-conservação de recursos, apontam para um contínuo de estratégias das plantas. Em um extremo do gradiente as espécies arbóreas com estratégias aquisitivas investem em tecidos com baixo custo de produção, eficiente aquisição de recursos, que condicionam um crescimento rápido, e velocidade no ganho de biomassa, no outro extremo, espécies com estratégias conservativas e de construção de tecidos persistentes, porém, pode resultar em um crescimento lento (Grime, 1977; Díaz *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2016). Essa relação entre aquisição versus conservação de recursos é reconhecida em escala global, para diferentes regiões e tipos de vegetação (Wright *et al.*, 2004), porém em ecossistemas de campinarana tais estudos são escassos (Fine *et al.*, 2006).

Diversos traços funcionais vêm sendo utilizado em estudos do desempenho adaptativo das plantas, por estarem relacionadas com mecanismos de estrutura, defesa e

captação de recursos (Wright *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2009; Fortunel *et al.*, 2012; 2014; Vleminckx *et al.*, 2021). Estudos com foco em traços funcionais e gradientes ambientes contribuem para a identificação de padrões gerais e entendimento do funcionamento dos ecossistemas, permitindo previsões, incluindo o entendimento da estrutura das comunidades e evolução de características (McGill *et al.*, 2006).

Estudos realizados na Amazônia, comparando as variações de características funcionais de comunidades arbóreas e a influência da filtragem ambiental, de diferentes ecossistemas, incluindo campinaranas, evidenciam que esse ecossistema, em comparação com florestas de terra firme ou florestas sazonalmente alagáveis, representam ambientes estressantes em termos de seca e inundação (Fortunel *et al.*, 2012; 2014; Targhetta *et al.*, 2015), respectivamente, as campinaranas também tem disponibilidade de nutrientes muito menor do que os solos desses outros ecossistemas (Coomes; Grubb, 1996; Baraloto *et al.*, 2010). Evidenciando que o regime hídrico e a fertilidade podem ser fortes preditores da composição funcional das comunidades arbóreas de campinaranas (Fontes *et al.*, 2020). Mas ainda não se sabe, como essas variáveis ambientais influenciam a composição funcional das comunidades arbóreas, nos ecossistemas de campinarana.

Portanto, neste capítulo único desta dissertação medimos os traços funcionais da folha, do tronco e da casca das espécies arbóreas mais abundantes nas campinaranas da Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã. Relacionamos o total de 15 traços funcionais, com a disponibilidade de água e nutrientes do solo desses ambientes, ao longo de um gradiente hidro-edáfico de condições secas as úmidas (encharcamento do solo). Analisamos o coeficiente de variação e a média funcional dos traços, para entender se, existe uma tendência de convergência funcional nos ambientes com menor disponibilidade de recursos e divergência nos ambientes com maior disponibilidade de recursos (extremos do gradiente). Também investigamos as estratégias das espécies ao longo deste gradiente de disponibilidade de recursos, se aquisitivas ou conservativas. Analisamos também se os traços de madeira do tronco, casca e foliares se coordenam entre si ou se ajustam de maneira independente.

## **OBJETIVOS**

### Objetivo geral

Investigar os efeitos do gradiente hidro-edáfico na composição dos traços funcionais de espécies arbóreas dominantes de uma campinarana na Amazônia Central.

### Objetivos específicos:

- i. Avaliar como a disponibilidade de água e nutrientes do solo influenciam na variação e na média dos traços funcionais de espécie arbóreas dominantes;
- ii. Avaliar quais são as estratégias das espécies arbóreas dominantes nos ambientes mais extremos do gradiente hidro-edáfico;
- iii. Analisar como os traços de folha, caule e casca estão coordenados entre si.

## REFERÊNCIAS

- ADENEY, J. Marion *et al.* White-sand ecosystems in Amazonia. **Biotropica**, v. 48, n. 1, p. 7-23, 2016.
- ALMEIDA, Marllus R. N. *et al.*, Ameaças à conservação do ecossistema das campinaranas no extremo oeste do estado do acre. *In:* (DE ATHAYDES LIESENFELD) Marcus Vinicius *et al* (Org). **Ciências Ambientais na Amazônia**. Rio Branco: Stricto Sensu editora. 2022. p. 11-25.
- ANDERSON, A.B. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. **Biotropica**, v. 13, p. 199-210, 1981.
- CHAVE, J. *et al.* Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, Oxford, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.
- BARALOTO, Christopher *et al.* Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology letters*, v. 13, n. 11, p. 1338-1347, 2010.
- DAMASCO, Gabriel *et al.* Disentangling the role of edaphic variability, flooding regime and topography of Amazonian white-sand vegetation. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 2, p. 384-394, 2013.
- DE MENDONÇA, Bruno A. F. *et al.* Os solos das campinaranas na amazônia brasileira: ecossistemas arenícolas oligotróficos1. **Ciência Florestal**, v. 25, p. 827-839, 2015.
- DE MENDONÇA, Bruno A. F. *et al.* Use of geophysical methods for the study of sandy soils under Campinarana at the National Park of Viruá, Roraima state, Brazilian Amazonia. **Journal of soils and sediments**, v. 14, p. 525-537, 2014.
- DEMARCHI, Layon Oreste *et al.* A flora especializada de areia branca da Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã, Amazônia central, Brasil. **Check List**, v. 18, n. 1, pág. 187-217, 2022.
- DIAZ, S., HODGSON, J. G., THOMPSON, K., CABIDO, M., CORNELISSEN, J. H., JALILI, A & ZAK, M. R. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. **Journal of vegetation science**, 15(3), 295-304, 2004.
- DÍAZ, Sandra *et al.* The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167-171, 2022.
- FINE, Paul VA; BARALOTO, Christopher. Habitat endemism in white-sand forests: insights into the mechanisms of lineage diversification and community assembly of the Neotropical flora. **Biotropica**, v. 48, n. 1, p. 24-33, 2016.
- FONTES, Clarissa G. *et al.* Convergent evolution of tree hydraulic traits in Amazonian habitats: implications for community assemblage and vulnerability to drought. *New Phytologist*, v. 228, n. 1, p. 106-120, 2020.
- FORTUNEL, C.; PAINE, C. E. T.; FINE, P. V. A. *et al.* Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. *Journal of Ecology*, vol.102, p. 145–155, 2014.

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

FRANCO, Wilfredo; DEZZEO, Nelda. Soils and soil water regime in the terra firme-caatinga forest complex near San Carlos de Río Negro, state of Amazonas, Venezuela. **Interciencia-caracas-**, v. 19, p. 305-305, 1994.

GRIME, J. Philip. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. **Journal of vegetation science**, v. 17, n. 2, p. 255-260, 2006.

GUIMARÃES, Felipe Silva; BUENO, Guilherme Taitson. As campinaranas e campinaranas amazônicas/The amazonian campinas and campinaranas. **Caderno de Geografia**, v. 26, n. 45, p. 113-133, 2016.

IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Manual técnico da vegetação brasileira. Segunda edição. **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**, Rio de Janeiro, Brasil, 275pp. 2012.

KEDDY, Paul A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of vegetation science**, v. 3, n. 2, p. 157-164, 1992.

LUIZÃO, Flávio J.; LUIZÃO, Regina CC; PROCTOR, John. Soil acidity and nutrient deficiency in central Amazonian heath forest soils. **Plant Ecology**, v. 192, n. 2, p. 209-224, 2007.

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

NOBRE, Paola Arielle Ferreira. O papel da variação intraespecífica de atributos funcionais na estruturação de comunidades ecológicas. 2021.

PAROLIN, Pia *et al.* Drought responses of flood-tolerant trees in Amazonian floodplains. **Annals of botany**, v. 105, n. 1, p. 129-139, 2010.

POORTER, Hendrik et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New phytologist**, v. 182, n. 3, p. 565-588, 2009.

POORTER, Lourens; BONGERS, Frans. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1733-1743, 2006.

PRANCE, Ghilleen Tolmie. Islands in Amazonia. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 351, n. 1341, p. 823-833, 1996.

REICH, Peter B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of ecology**, v. 102, n. 2, p. 275-301, 2014.

SILVEIRA, M. Vegetação e Flora das Campinaranas do Sudoeste Amazônico (JU-008). **Relatório de Defesa Técnica, Associação S.O.S. Amazônia, Rio Branco**, 2003.28 p.

VELOSO, Henrique Pimenta; RANGEL-FILHO, Antonio Lourenço Rosa; LIMA, Jorge Carlos Alves. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. IBGE, 1991.

VICENTINI, Alberto. A vegetação ao longo de um gradiente edáfico no Parque Nacional do Jaú. **Janelas para a biodiversidade no Parque Nacional do Jaú: uma estratégia para o estudo da biodiversidade na Amazônia**, p. 117-143, 2004.

VIOLLE, Cyrille et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.

WESTOBY, Mark et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual review of ecology and systematics**, p. 125-159, 2002.

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

WRIGHT, Ian J. *et al.* O espectro mundial da economia da folha. **Natureza**, v. 428, n. 6985, pág. 821-827, 2004.



CAPÍTULO ÚNICO

**VARIAÇÃO FUNCIONAL DE COMUNIDADES ARBÓREAS AO LONGO DE UM GRADIENTE  
HIDRO-EDÁFICO EM ECOSISTEMA DE CAMPINARANA**

RODRIGUES, G. V., MORI, G. B., DEMARCHI, L. O., DURGANTE, F. M., WITTMANN, F.,  
PIEIDADE, M. T. F., SCHÖNGART, J.

Manuscrito em preparação para submissão na revista *New Phytologist*

## RESUMO

- As campinaranas são caracterizados por serem ecossistemas de condições extremas como altas temperaturas, solos predominantemente arenosos, ácidos, atuando fortemente como filtros ambientais sobre as espécies arbóreas, que desenvolveram adaptações e características específicas para se adaptar as condições adversas nesse ecossistema.
- Investigamos a influência do gradiente hidro-edáfico na composição dos traços de folhas, tronco e cascas das comunidades arbóreas de campinarana, identificamos as estratégias das espécies, ao longo do gradiente e as coordenações entre os traços.
- Encontramos relações consistentes da influência da fertilidade, impulsionando a variação nos conjuntos de traços de folhas e casca. O encharcamento do solo, impulsiona a convergência funcional de determinados traços foliares. Sendo este também, o principal preditor da média funcional dos traços relacionados à aquisição de magnésio foliar, crescimento, densidade da madeira e da casca. Os traços foliares, do tronco e da casca indicaram coordenação, variando em um único eixo, correspondendo ao espectro de economia da folha, madeira e casca.
- Nossos resultados evidenciam que os ambientes de campinarana com lençol freático superficial, selecionam conjuntos traços mais relacionados a aquisição de recursos, como árvores de maiores alturas, menor densidade da madeira, cascas menos densas e espessas, maior massa foliar por unidade de área, algo ainda não relatado para as campinaranas.

**Palavras-chave:** Ecologia funcional, Ecossistemas de areia branca, traços funcionais, gradientes ambientais, lençol freático.

## INTRODUÇÃO

Os gradientes ambientais, apontam para diferentes padrões espaciais na distribuição das espécies, de acordo com suas necessidades ambientais (Morin, 2009). As comunidades biológicas terrestres se distribuem ao longo de diferentes gradientes ambientais, como temperatura, umidade e química do solo, sendo influenciadas também pela interação entre as espécies (McGill *et al.*, 2006; Cornwell; Ackerly, 2009). Assim para que possamos realizar previsões de mudanças futuras nas comunidades precisamos investigar a variação ao longo desses diferentes gradientes. Tais questões são de extrema relevância para a Amazônia, composta por diferentes ecossistemas.

Muitos desses ambientes são áreas úmidas que ocorrem na transição entre os ecossistemas aquáticos e terrestres (Junk *et al.*, 1989) apresentando uma alta heterogeneidade de regimes de inundação e condições edáficas de solos (Junk *et al.*, 2011). Um dos ecossistemas de áreas úmidas na Amazônia são as campinaranas que se desenvolvem em solos arenosos e oligotróficos, com alto teor de alumínio e acidez. Esses ambientes são caracterizados pelas flutuações do nível do lençol freático, ocasionando determinados períodos de encharcamento do sistema radicular (Anderson, 1981; Vicentini, 2004; Luizão *et al.*, 2007; Adeney *et al.*, 2016; Demarchi *et al.*, 2022). Por outro lado, os solos arenosos com baixa capacidade de retenção da água podem ocasionar altos déficits hídricos durante a estação seca.

Os gradientes ambientais nas campinaranas, podem gerar uma flora especializada com vários táxons endêmicos, com adaptações específicas que as permitem ocupar e se reproduzir nos habitats desse ecossistema, configurados por diferentes filtros ambientais que resultam em diferentes fitofisionomias (Targhetta *et al.*, 2015; Guimarães; Bueno, 2016; Fine; Baraloto, 2016; Campos, 2017; Demarchi *et al.*, 2022). Com isso, pode-se esperar que pequenas variações de nutrientes disponíveis e disponibilidade de água as plantas sejam cruciais para o estabelecimento, crescimento e desenvolvimento das espécies, colaborando para a distribuição da comunidade vegetal em escala local e resultando em fitofisionomias distintas e alta diversidade (Silveira, 2003; Campos, 2017).

Os diferentes processos que moldam uma comunidade podem restringir a gama de características em um determinado local. Esses processos foram descritos como “filtros ambientais” (Keddy, 1992; Díaz *et al.*, 1998). Durante a seleção de uma comunidade, filtros com efeitos diversificadores e convergentes podem operar simultaneamente no recrutamento do conjunto de espécies locais e nos valores de características das espécies que ali coexistem (Keddy, 1992; Grime, 2006). Quando temos um filtro ambiental forte esperamos maior convergência funcional, enquanto uma maior divergência é esperada em ambientes mais produtivos e competitivos (Grime, 2006). Essas características ou “traços funcionais” foram definidas por Violle *et al.* (2009) como qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável no nível individual, da célula ou ao nível do organismo como um todo, afetando o crescimento, reprodução e sobrevivência deste indivíduo.

Portanto diversos estudos com traços funcionais das plantas buscam identificar as principais estratégias de plantas, ao integrarem conjuntos de dados globais de traços de folhas e madeira e de outras características da planta, descrevendo o desempenho e distribuição de espécies através de gradientes ambientais. Por meio

dessas meta-análises esses estudos demonstraram a importância da filtragem ambiental, contribuindo significativamente para a previsão de mudanças ecossistêmicas e globais (Reich, 2014; Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004; Westoby; Wright 2006; Poorter *et al.*, 2008; Chave *et al.*, 2009; Fortunel *et al.*, 2014; Diaz *et al.*, 2016). Estudos em plantas lenhosas em escala global, incluindo florestas tropicais amazônicas, identificaram dois eixos de compensações funcionais de traços, conhecido como “eixo ou espectro de economia foliar”. Em um extremo as plantas apresentam a alocação de recursos para otimizar o retorno fotossintético, correspondendo a folhas de construção “barata” com alta área foliar específica e altas concentrações de nutrientes, no extremo oposto do eixo plantas produzem folhas “caras” sendo densas, espessas e resistentes, com retorno lento no investimento de recursos, sendo conservativas e duradouras (Wright *et al.*, 2004; Reich, 2014). Paralelamente, o “espectro de economia da madeira” aborda traços de espécies com madeira densa, menor crescimento em altura, que tendem a ter altas taxas de sobrevivência em condições desafiadoras, se opondo a traços de espécies com caules menos densos, rápido crescimento, porém menor sobrevivência (Chave *et al.*, 2009).

Um traço importante, porém, menos estudado em comparação com a folha e madeira, é a casca. Esse tecido é um componente crucial na composição funcional das comunidades vegetais, desempenhando um papel vital no transporte de fotossintatos, proteção e recuperação após fogo, ataque de patógenos, armazenamento de água e outros compostos (Rosell *et al.*, 2013; Paine *et al.*, 2010). Na mesma linha, traços foliares são bons preditores do desempenho das plantas como massa foliar específica (LMA) e o teor de matéria seca foliar (LDMC). Estes traços desempenham funções importantes na aquisição de recursos, regulação hídrica e taxas de crescimento (Poorter *et al.*, 2009). Os nutrientes foliares como a concentração de nitrogênio na folha (LN), tendem a estar intrinsecamente relacionados com a taxa fotossintética (Wright *et al.*, 2004).

Na Amazônia, em ecossistemas oligotróficos e alagáveis, as diferentes estratégias adotadas pelas espécies, em relação aos gradientes de recursos, convergem em estratégias conservativas, com árvores tolerantes às condições ambientais extremas (Mori *et al.*, 2021). Outros estudos abrangendo traços de espécies arbóreas em diferentes ecossistemas da Amazônia, mostram que a filtragem ambiental molda consistentemente a composição funcional, atuando fortemente em habitats considerados extremos, como florestas alagáveis de igapó e campinaranas, favorecendo espécies com estratégias conservativas, mas, as espécies podem também, realizar compensações independentes e dissociadas a nível de folha e caule (Baraloto *et al.*, 2010; Fortunel *et al.*, 2012; 2014; Targhetta *et al.*, 2015).

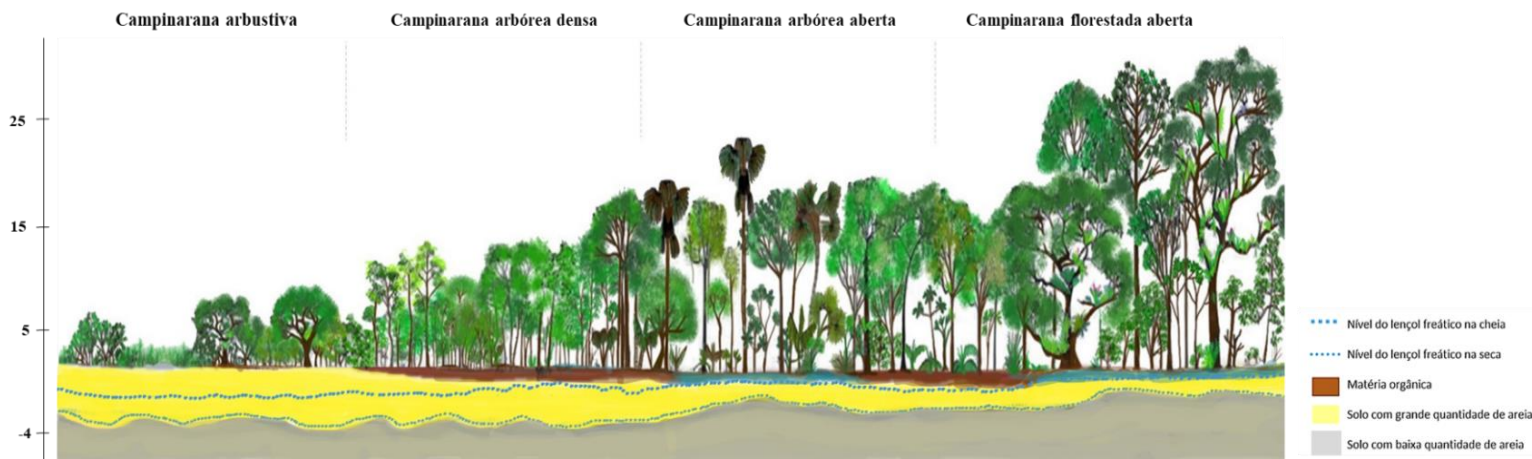
Em escala regional, estudos relacionando as variações da fertilidade e toxicidade do solo, bem como as flutuações do lençol freático explicam as variações da estrutura e composição florística em ecossistemas de campinarana (Tiessen *et al.*, 1994; Damasco *et al.*, 2013; Mendonça *et al.*, 2014; Adeney *et al.*, 2016; Campos, 2017; Demarchi *et al.*, 2018). Outros estudos realizados na Amazônia, comparando as variações de características funcionais de comunidades arbóreas e a influência da filtragem ambiental, de diferentes ecossistemas, incluindo campinaranas, evidenciam que esse ecossistema, representam ambientes estressantes em termos de seca e inundação (Fortunel *et al.*, 2012; 2014; Targhetta *et al.*, 2015). Evidenciando que o regime hídrico e a fertilidade podem ser fortes preditores da composição funcional das comunidades arbóreas de campinaranas (Coomes; Grubb, 1996; Baraloto *et al.*, 2010; Fontes *et al.*, 2020).

Porém, ainda não se sabe, sobre a relação de variáveis hidro-edáficas de campinarana e sua influência na variação funcional das comunidades arbóreas desse ecossistema.

Assim essa complexidade de traços destaca as adaptações sofisticadas das plantas às pressões ambientais, proporcionando informações para a compreensão da interação planta-ambiente. A relação entre as dimensões de traços funcionais depende se a seleção favorece a integração ou a independência das dimensões de características (Messier *et al.*, 2017). Alguns estudos propõem que existe uma forte integração dos traços de toda a planta (Fortunel *et al.*, 2012; Reich, 2014). Sendo assim, as combinações semelhantes entre os traços do espectro de economia foliar, espectro de economia da madeira serão favorecidas, levando a integração entre as dimensões das características (Messier *et al.*, 2017).

Compreender os traços funcionais de espécies arbóreas é fundamental para desenvolver estratégias de conservação das campinaranas, especialmente considerando as ameaças a esse ecossistema, provenientes das mudanças climáticas e ações antrópicas como queimadas, desmatamento principalmente para a retirada de areia. Assim, ao estudarmos as campinaranas, podemos entender e prever as mudanças futuras da composição, distribuição e abundância dessas plantas nesse ecossistema. Esclarecendo também a importância das campinaranas e a conservação da sua biodiversidade, uma vez que abrigam comunidades de árvores de muitas espécies endêmicas que possivelmente possuem uma maior resiliência à intensificação de episódios de secas e cheias que, junto com a temperatura da baixa atmosfera, aumentaram durante as últimas décadas na Amazônia (Marengo *et al.* 2021).

Neste estudo, buscamos entender a influência do gradiente de condições hidro-edáficas na variação dos traços funcionais de espécies arbóreas abundantes em áreas de campinaranas na Amazônia Central. Medimos os traços funcionais da folha, do tronco e casca das árvores dominantes e relacionamos com a disponibilidade de água e variáveis edáficas do solo, para responder as seguintes perguntas: Como o gradiente hidro-edáfico influencia na variação e na média dos traços funcionais das espécies arbóreas abundantes de campinarana? Quais são as estratégias das espécies arbóreas abundantes adotadas ao longo do gradiente? Como as características das folhas, tronco e casca estão coordenadas entre si? Nossa previsão é que encontraremos maior variabilidade nas comunidades arbóreas em ambientes com maior produtividade, ou seja, maior disponibilidade de água ou nutrientes do solo, resultando em maior divergência nos traços funcionais das comunidades arbóreas. Já em ambientes com menor disponibilidade de recursos a variabilidade será menor, com as espécies convergindo em estratégias semelhantes. Para a média funcional da comunidade, predizemos que o encharcamento do solo e a fertilidade impulsionam os traços relacionados ao crescimento e rápida aquisição de recursos. Esperamos encontrar correlações e compensações consistentes da coordenação entre os traços de caule e folhas, como já visto em outros estudos, porém agora com a integração de traços da casca.



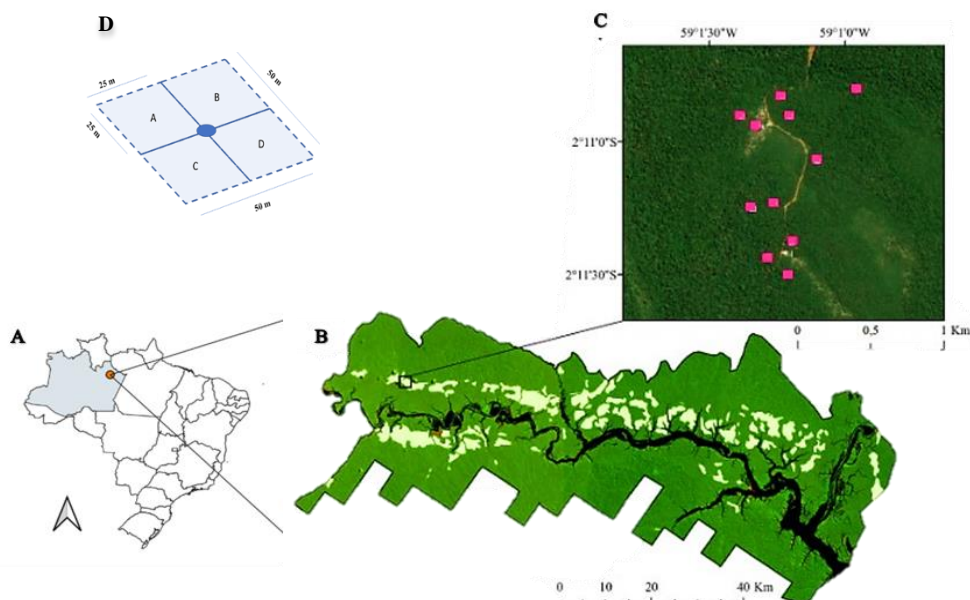
**Figura 1:** Representação esquemática do gradiente de condições hidro-edáficas das campinaranas deste estudo e suas fitofisionomias

## MÉTODOS

### Área de estudo e desenho amostral

Nosso estudo foi realizado na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (RDSU), localizada entre os municípios de São Sebastião do Uatumã e Itapiranga, ( $2^{\circ} 10' S$ ;  $59^{\circ} 01' W$ ), cobrindo uma área de cerca de  $4.244 \text{ km}^2$ , com clima equatorial pluvial e chuvas predominantes de novembro a abril, com precipitação média de  $2.376 \text{ mm}$ , temperatura anual média de  $28^{\circ}\text{C}$  (Idesam, 2009; Targhetta *et al.*, 2015).

As campinaranas na RDSU estão dispersas no meio de uma matriz de florestas de terra-firme, com pequenas manchas de vegetação diferenciada, ocupando uma área de aproximadamente  $34.800 \text{ ha}$  que equivale a cerca de 8% da unidade de conservação (Demarchi *et al.*, 2022). Neste trabalho foram utilizadas 11 parcelas (Figura 1) com uma distância de 100 metros entre elas, em cerca de 100 km de extensão, onde foram realizados levantamentos e identificações florísticas, que foram realizados no âmbito do projeto PELD-MAUA, em que foi possível coletar amostras férteis de quase todas as espécies registradas e incorporadas ao herbário INPA. Cada parcela possui uma área de  $50 \times 50 \text{ m}$  ( $0,25 \text{ ha}$ ), subdivididas em parcelas de  $25 \times 25 \text{ m}$  (Figura 1).



**Figura 2.** A. Localização geográfica da área de estudo. A. O cinza destaca o Estado do Amazonas. B. Limites da RDSU-Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã, com manchas de campinarana destacadas em branco. C. Localização das parcelas de amostragem dentro de um fragmento de campinarana, onde os quadrados rosas representam as onze parcelas (adaptado de Demarchi *et al.* (2022); Klein *et al.* (2022). D. Desenho esquemático de uma parcela e sub-parcelas. No centro a bolinha azul representa a localização da coleta de dados do lençol freático.

### *Variáveis hidro-edáficas*

Em cada parcela, foram instalados aparelhos Levelogger a 2,30 m de profundidade, que registram automaticamente e continuamente as flutuações no nível da água. Um Barologger também foi instalado ao longo das parcelas, onde atua em conjunto com o Levelogger para a calibração das flutuações na pressão atmosférica, realizando medidas de temperatura diárias (Demarchi *et al.*, 2022). A partir destas medidas, para o período de 2019 – 2020, obtivemos a soma dos dias em que o lençol freático permaneceu na região de 100 cm próximo da superfície do solo. Selecionamos essa profundidade pois, as campinaranas apresentam a presença de uma rede espessa, compacta e flexível de raízes sobre o solo, que em alguns casos pode apresentar até 100 cm de espessura, pois está é a principal camada do solo que contém a maioria dos nutrientes disponíveis para as plantas, segundo Tiessen *et al.*, (1994), Silveira (2003) e Villa Zegarra (2017). Posteriormente, calculamos a porcentagem (%) de encharcamento do solo (WL) em cada parcela para este mesmo período da seguinte forma:

$$\% \text{ Encharcamento do solo} = \frac{\text{Dias encharcado}}{\text{Dias do ano}} \times 100$$

Em que: Dias encharcado é a soma dos dias em que o lençol freático permaneceu na região de 100 cm próximo da superfície do solo, e dias do ano é a soma dos dias calendários para cada ano. Após obtermos a porcentagem de encharcamento anual para cada parcela no ano de 2019 e 2020, utilizamos a média da porcentagem de encharcamento do solo.

As medidas de textura do solo (areia, silte e argila), que estão relacionadas à retenção de água no solo e variáveis químicas do solo (macronutrientes) foram coletadas em três pontos de cada parcela em uma profundidade de 0-20 cm, no centro e em dois cantos opostos da parcela, excluindo a camada de serapilheira e misturados para formar uma amostra composta. As amostras foram enviadas ao laboratório de solos (DEAS/FCA) da Universidade Federal do Amazonas – UFAM. As análises do solo foram realizadas seguindo o protocolo da Empresa Brasileira de Agropecuária e Pesquisa – EMBRAPA. A granulometria foi obtida através do princípio da velocidade de queda das partículas que compõem o solo, com o uso do método da pipeta. O pH foi obtido através do princípio de medição potencial eletronicamente, por meio de eletrodo combinado imerso em suspensão solo:liquido (água, KCl). O alumínio trocável (Al) foi determinado pelo princípio de extração com solução KCl 1 mol L<sup>-1</sup> e determinação volumétrica com solução diluída de NaOH. O Cálcio (Ca) e o Magnésio (Mg) trocáveis, foram também obtidos pelo princípio de extração com solução KCl 1 mol L<sup>-1</sup>. O Potássio (K) trocável e o sódio trocável (Na) foram obtidos pelo princípio de extração com solução diluída de ácido clorídrico e posterior determinação por espectrofotometria de chama. A soma de bases trocáveis (SB) foi obtida pelo seguinte cálculo: Valor SB

( $\text{cmolc/kg}$ ) =  $\text{Ca} + \text{Mg} + \text{K} + \text{Na}$ . A Capacidade de trocas catiônicas (T) foi obtida pelo método do acetato de amônio a pH 7,0, sendo calculada da seguinte forma: Valor T ( $\text{cmolc/kg}$ ) = Valor SB+ ( $\text{H}^+ + \text{Al}^{+++}$ ). A porcentagem de saturação por alumínio (m) foi obtida pela seguinte expressão:  $m = 100 \text{Al}^{+++} / (\text{Valor SB} + \text{Al}^{+++})$  (Tabela S1) (Donagema *et al.*, 2011).

### *Escolha das espécies*

O critério utilizado para a escolha das espécies, foi a abundância relativa (ARi), que é a contagem de indivíduos de uma espécie dividido pelo somatório dos indivíduos de todas as espécies na parcela, multiplicado por cem, sendo esta medida mais prática. Portanto foram selecionadas as cinco espécies com maior ARi em cada parcela, sendo coletados características de 4-5 indivíduos por espécie. Os critérios de amostragem para a vegetação arbórea foram o diâmetro à altura do peito (DAP)  $\geq 10$  cm, para árvores menores o diâmetro à altura do solo (DAS)  $\geq 5$  cm. Foram registrados e amostrados todos os indivíduos de acordo com os critérios de inclusão e encontrados aleatoriamente nas parcelas. No total foram selecionadas 30 espécies, pertencentes a 28 gêneros e 17 famílias, totalizando 264 indivíduos (Tabela S2).

### *Traços funcionais*

Os traços funcionais foram medidos seguindo protocolos pré-estabelecidos (Cornelissen *et al.*, 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). O processamento e as medidas das amostras coletadas foram realizados em um laboratório in loco, que conta com a base de estudos do projeto ATTO (Amazon Tall Tower Observatory). Foram selecionados 15 traços funcionais relacionados à aquisição e utilização de recursos pelas plantas ao nível de folha, tronco (madeira e casca) e organismo como um todo. Os traços medidos são: Área foliar – LA ( $\text{cm}^2$ ), massa foliar específica - LMA ( $\text{g}^{-1} \text{cm}^2$ ), teor de matéria seca foliar – LDMC ( $\text{g g}^{-1}$ ), espessura da lâmina foliar – LT (mm), densidade da folha – LD ( $\text{g cm}^{-3}$ ), carbono foliar – LC ( $\text{g kg}^{-1}$ ), razão carbono e nitrogênio foliar – LC:N ( $\text{g kg}^{-1}$ ), nitrogênio foliar – LN ( $\text{g kg}^{-1}$ ), fósforo foliar – LP ( $\text{g kg}^{-1}$ ), potássio foliar – LK ( $\text{g kg}^{-1}$ ), magnésio foliar – LMg ( $\text{g kg}^{-1}$ ), densidade da madeira do tronco – WD ( $\text{g cm}^{-3}$ ), razão entre altura e diâmetro – HD ( $\text{m cm}^{-1}$ ), espessura da casca do tronco – BT (mm), e densidade da casca – BD ( $\text{g cm}^{-3}$ ) (Tabela 1).

Para a densidade básica da madeira (WD), foram realizadas coletas no período de junho de 2021, em 4-5 indivíduos de cada espécie. Foram retiradas baguetas de cerca de 5 mm de diâmetro, através de um trado de incremento (Haglöf Sweden) próximo da região do DAP. O volume das amostras foi obtido a partir do método de deslocamento de água (princípio de Arquimedes). As amostras foram hidratadas separadamente, durante 72 horas, em seguida foram pesadas em uma balança analítica com precisão de 0,001 g. A amostra, fixada em uma agulha fina, foi completamente submersa em um recipiente com água. O peso da água deslocada correspondeu ao volume da amostra. Posteriormente, as amostras foram secas em estufa por 72 horas a  $105^\circ\text{C}$  para obtenção do peso seco. A densidade básica da madeira foi calculada pela razão entre o peso seco e o volume fresco (Foelkel *et al.*, 1971; Padua, 2009; Smith, 1954).

As coletas de cascas também foram realizadas também em junho de 2021, onde foi obtido três amostras de cascas por indivíduo, próximas à região do DAP a 1,30 m acima do solo, com o auxílio de um martelo e um formão. As amostras foram coletadas e armazenadas e posteriormente foram feitas quatro medições da espessura da casca (BT), uma em cada borda da casca com paquímetro digital (Mitutoyo 500-196-30B),



com precisão de 0,1 mm, onde obtemos a média de casca de cada árvore. A densidade da casca (BD) foi obtida posteriormente a partir do método de deslocamento de água, com os mesmos protocolos realizados para a obtenção de WD.

Para as medidas dos traços foliares foram coletadas cinco folhas do dossel (desenvolvidas e totalmente expandidas em bom estado fitossanitário) de cada indivíduo. As folhas foram armazenadas em sacos plásticos pretos, com bolas de algodão e lenços umedecidos, para evitar a perda de água durante o transporte até o laboratório. As amostras frescas (excluindo o pecíolo) foram escaneadas com o uso de um scanner portátil e pesadas em balança analítica para a obtenção do peso fresco. Posteriormente, as amostras foram acondicionadas em sacos de papel e colocadas em estufa a 70 C° por 72 horas e pesadas para obtenção do peso seco. A LA foi calculada através do software imageJ, e o LMA foi calculado pela razão entre peso seco e a área de cada folha. O LDMC foi calculado pela razão entre o peso seco e o peso fresco das folhas. Nas mesmas folhas, foi obtido a LT com o uso de um micrometro digital (Mitutoyo, Japão), realizando três medições para o cálculo da média de cada folha. A LD foi estimada com a razão entre LMA/LT (Cornelissen *et al.*, 2003). As concentrações foliares de nitrogênio (LN), fósforo (LP), potássio (LK) e magnésio foliar (LMg) foram realizadas pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa Ocidental, Manaus). Posteriormente, foi calculado a razão carbono e nitrogênio foliar (LC: N).

O diâmetro do tronco foi obtido com a utilização de uma fita diamétrica a uma altura de 1,30 m. A altura foi medida com o auxílio de um Hipsómetro vertex IV (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013) e, posteriormente, foi calculada a razão entre altura e diâmetro (H:D).

**Tabela 1:** Tabela de traços funcionais, com a abreviatura (em inglês), unidade de medida, função do traço e a referência bibliográfica.

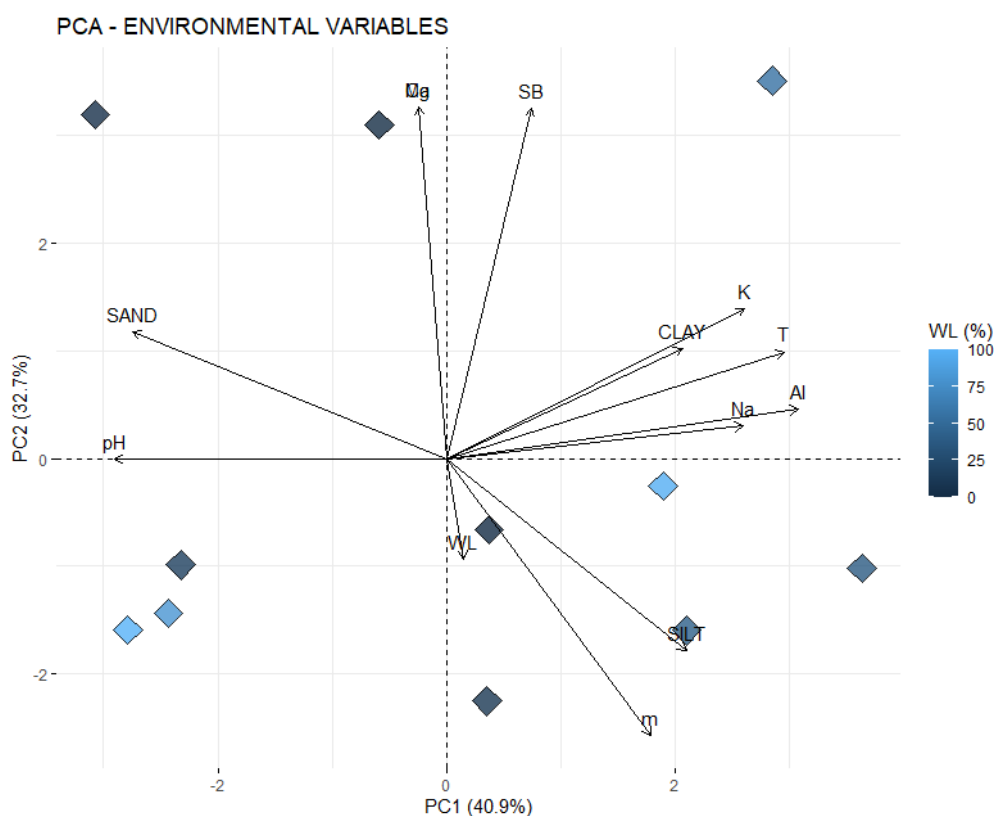
TRAÇO FUNCIONAL	SIGLA	UNIDADE	FUNÇÃO	REFERÊNCIA
Área Foliar	LA	cm <sup>2</sup>	Captura de recurso, fotossíntese, respiração.	Poorter <i>et al.</i> , 2006; Fortunel <i>et al.</i> , 2012.
Massa Foliar Específica	LMA	g <sup>-1</sup> cm <sup>3</sup>	Custos de interceptação de luz, fotossíntese, manutenção e investimento de tecidos.	Wright <i>et al.</i> , 2004; Poorter <i>et al.</i> , 2009.
Teor de Matéria Seca Foliar	LDMC	g g <sup>-1</sup>	Defesa, captura de recursos, resistência da folha.	Cornelissen <i>et al.</i> , 2003; Poorter <i>et al.</i> , 2009.
Espessura da Folha	LT	mm	Defesa, resistência à seca, resistência a herbivoría, relação com a difusão de gases no mesófilo da folha.	Cornelissen <i>et al.</i> , 2003; Poorter <i>et al.</i> , 2009.
Densidade da Folha	LD	g cm <sup>-3</sup>	Armazenamento de água, resistência a seca.	Poorter <i>et al.</i> , 2009.
Carbono Foliar	LC	g kg <sup>-1</sup>	Captura de recursos, reações metabólicas.	Wright <i>et al.</i> , 2004.
Nitrogênio Foliar	LN	g kg <sup>-1</sup>	Captura de recursos, reações metabólicas.	Wright <i>et al.</i> , 2004; Cornelissen <i>et al.</i> , 1997.
Razão Carbono e Nitrogênio Foliar	LC:N	g kg <sup>-1</sup>	Captura de recursos, reações metabólicas.	Wright <i>et al.</i> , 2004.
Fósforo Foliar	LP	g kg <sup>-1</sup>	Equilíbrio energético da célula, reações metabólicas.	Clarkson; Hanson 1980; Cornelissen <i>et al.</i> , 1997.

Potássio Foliar	LK	$\text{g kg}^{-1}$	Osmorregulação, reações metabólicas.	Cornelissen <i>et al.</i> , 1997.
Magnésio Foliar	LMg	$\text{g kg}^{-1}$	Molécula vital para a clorofila, reações metabólicas.	Clarkson; Hanson 1980; Mendes <i>et al.</i> , 2015.
Densidade da Madeira	WD	$\text{g cm}^{-3}$	Defesa, resistência e estabilidade mecânica, longevidade.	Worbes <i>et al.</i> , 1992; Chave <i>et al.</i> , 2009.
Espessura da Casca	BT	mm	Proteção dos tecidos, defesa a ataque de patógenos, herbívoros.	Paine <i>et al.</i> , 2010; Poorter <i>et al.</i> , 2014.
Densidade da Casca	BD	$\text{g cm}^{-3}$	Proteção dos tecidos, armazenamento de água.	Rosell <i>et al.</i> , 2013; Poorter <i>et al.</i> , 2014.
Razão Diâmetro e Altura	H:D	$\text{m cm}^{-1}$	Captura de recursos, longevidade, crescimento, dispersão de sementes.	Westoby, 1998.

### Análise dos dados

#### Variáveis hidro-edáficas

Para caracterizarmos o gradiente de condições ambientais realizamos uma análise de componentes principais (PCA) para o melhor ordenamento das variáveis ambientais. O eixo 1 da PCA descreveu um gradiente de textura, fertilidade e toxicidade. O eixo 2 da PCA descreveu um gradiente de textura, fertilidade encharcamento do solo (Figura 2). Portanto, em um extremo do gradiente, ambientes com solos predominantemente arenosos, onde o lençol freático é mais profundo, sendo mais pobres em nutrientes. Ao longo do gradiente hidro-edáfico os solos são argilo-arenosos, sendo mais férteis, ácidos, com alta saturação por alumínio, indo para um outro extremo do gradiente com ambientes, menos férteis, com maiores teores de silte e lençol freático raso (Figura 2).



**Figura 3:** Análise de componentes principais (PCA) dos valores médios das 13 variáveis de solo e a porcentagem de encharcamento do solo dos ambientes de campinarana. Os quadrados em azul indicam as onze parcelas, com  $n=11$ . O gradiente de coloração azul indica a % de encharcamento do solo, tons de azul mais escuro indicam áreas com menor encharcamento do solo, tons de azul mais claro indicam áreas com maior encharcamento do solo. Argila (Clay), silte (Silt), areia (Sand), alumínio (Al), saturação por alumínio (m), cálcio (Ca), magnésio (Mg), potássio (K), soma de bases trocáveis (SB), capacidade de trocas catiônicas (T), pH e a porcentagem % encharcamento do solo (Waterlogging - WL).

A partir da ordenação das variáveis de solo, selecionamos o teor de argila no solo, representando a granulometria, a soma de bases (SB) que representa a soma dos elementos  $K^+$   $Na^+$   $Ca^{2+}$  e  $Mg^{2+}$ , trocas catiônicas (CTC) que é a capacidade de troca de cátions, que tem implicações importantes para o funcionamento de plantas e ecossistemas (Prezotti, 2013; Quesada *et al.*, 2010). Como indicativo de toxicidade escolhemos a saturação por alumínio (m) que indica a proporção de alumínio solúvel em relação aos teores de bases trocáveis e alumínio na CTC do solo, sendo um elemento altamente concentrado nos solos amazônicos e relacionado à distribuição das plantas (Campos, 2017; Quesada *et al.*, 2010). Estas variáveis são comumente consideradas importantes para o crescimento das plantas (Rahman *et al.*, 2018)

#### *Traços funcionais*

Para cada traço funcional, calculamos a média funcional dos traços das comunidades arbóreas por parcela, também a variação da média dos traços das comunidades, onde obtivemos o Coeficiente de variação (CV), que indica a variabilidade dos traços funcionais dentro das parcelas (Garcia, 1989). Utilizamos o teste Levene nos dados, para testar a homocedasticidade. Testamos as variáveis ambientais para normalidade com o teste Shapiro-Wilk, onde todas as variáveis apresentaram normalidade.

Para identificarmos as estratégias das comunidades arbóreas se aquisitivas ou conservativas, realizamos modelos de regressões simples com a média ( $\mu$ ) funcional dos traços das comunidades e as variáveis preditoras selecionadas. Para encontrarmos os padrões de convergência e divergência dos traços funcionais das comunidades arbóreas, realizamos análises de regressões lineares simples, com o CV dos traços funcionais e as variáveis preditoras selecionadas.

Posteriormente queríamos entender o efeito combinado das variáveis preditoras na média ( $\mu$ ) funcional e no CV dos traços das comunidades. Assim, ajustamos modelos de regressões múltiplas de acordo com as relações significativas com cada traço nos modelos de regressões simples. Para a construção dos modelos múltiplos, definimos diferentes categorias de combinações, com até três tipos de variáveis preditoras nos modelos, para os traços que apresentaram relação com mais de duas variáveis ambientais.

Categorias de combinações = 1: Fertilidade (SB ou CTC) + Encharcamento do solo + m;

2: Fertilidade (SB ou CTC) + m + Argila;

3: Fertilidade (SB ou CTC) + Encharcamento do solo + Argila;

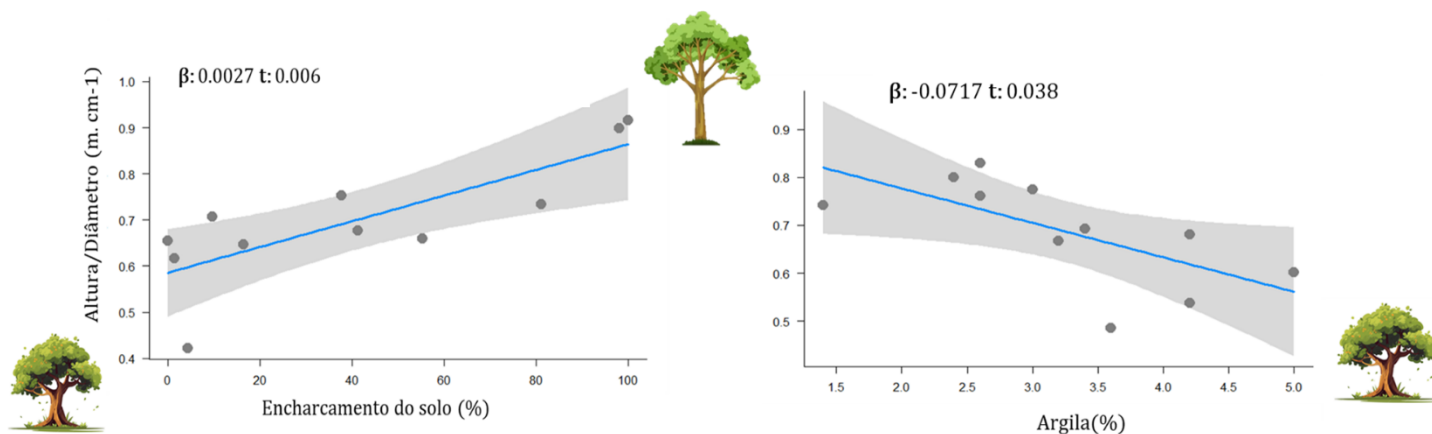
4: Toxicidade (SB ou CTC) + Encharcamento do solo + Argila;

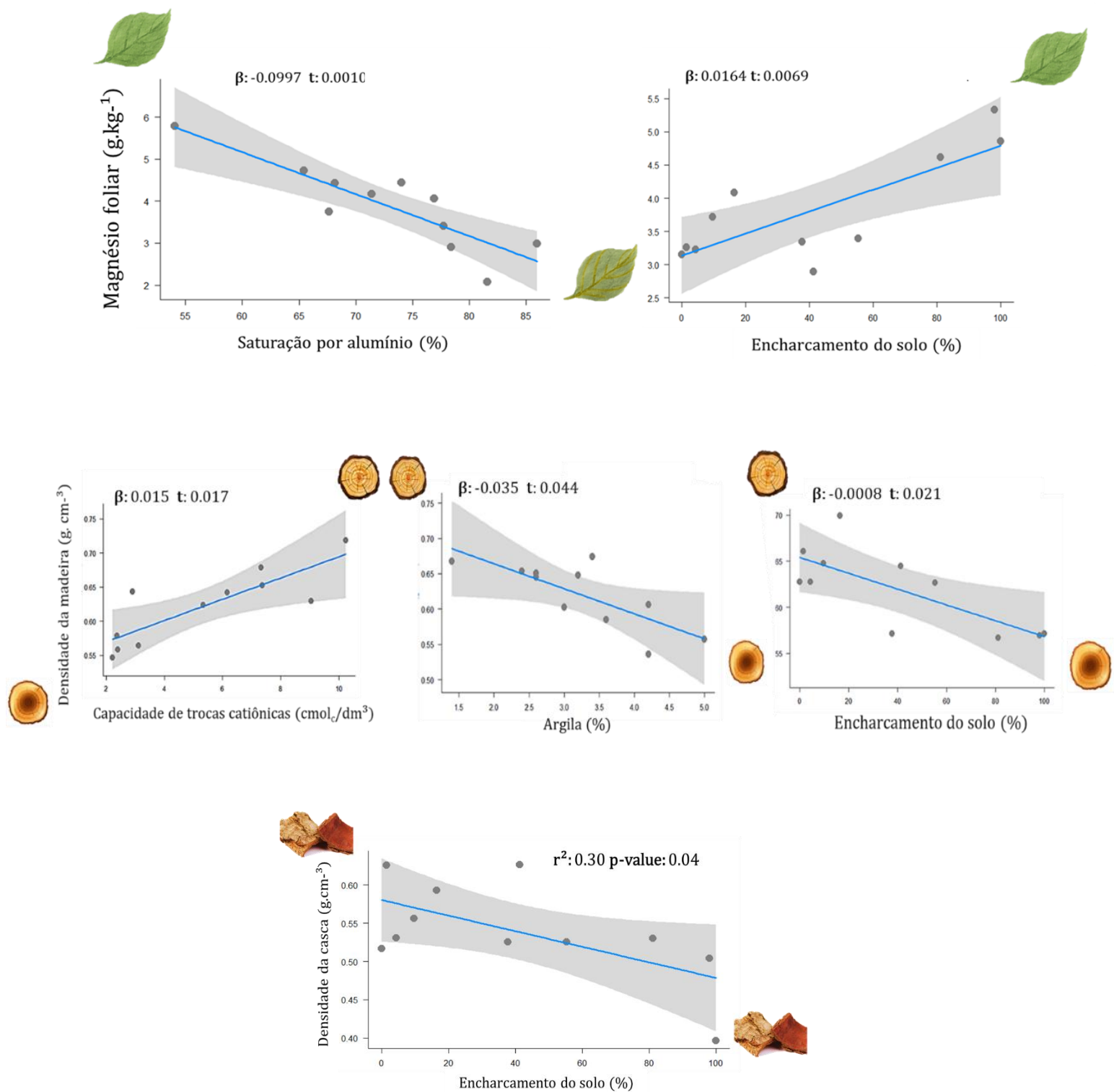
Para detectar se havia colinearidade entre as variáveis ambientais selecionadas para os modelos múltiplos, calculamos o fator de inflação de variância (VIF), para cada modelo. O VIF é uma medida do grau em que cada variável independente é explicada pelas demais variáveis independentes, ou seja, quanto maior for o fator de inflação de variância, mais alta será a multicolinearidade (Hair *et al.*,2005). Na construção de cada modelo múltiplo, nenhum deles apresentou variáveis ambientais colineares  $>2$ . Para cada traço selecionamos o melhor modelo com base no critério de informação de Akaike (AIC). Posteriormente plotamos os gráficos parciais dos modelos utilizando a média funcional da comunidade ( $\mu$ ) e da variabilidade das características (CV).

Para entender como os traços estão coordenados entre si, realizamos correlações de Pearson pareadas entre a média dos traços funcionais de folha, caule e casca examinando as relações traço por traço dos 15 analisados e construímos uma matriz de correlações. Para testar as correlações entre os traços realizamos uma análise de componentes principais (PCA). Para facilitar a interpretação visual, classificamos as parcelas com base na porcentagem de encharcamento de cada parcela (Figura 5). Todas as análises foram feitas usando a plataforma R v 4.3. (R 2018).

## RESULTADOS

As médias funcionais da comunidade foram relacionadas as variáveis do solo e ao encharcamento. Encontramos que o encharcamento do solo é o principal preditor que direcionou a média funcional da comunidade (Tabela S6; Tabela S7; Figura 5). Ambientes com maior porcentagem de encharcamento do solo selecionaram um conjunto de traços relacionados a aquisição de recursos, apresentando maior crescimento em altura por um dado diâmetro H:D ( $m\ cm^{-1}$ ) e maior teor de magnésio foliar - LMg ( $g\ kg^{-1}$ ), porém com menor densidade da madeira - WD ( $g\ cm^{-3}$ ) e densidade da casca - BD ( $g\ cm^{-3}$ ). Já nos ambientes com o lençol freático mais profundo, as espécies apresentaram estratégias principalmente relacionadas a conservação de recursos, como menor H:D ( $m\ cm^{-1}$ ) e LMg ( $g\ kg^{-1}$ ), porém maiores WD e BD (Tabela S 6; Tabela S7; Figura 5). Os teores de argila no solo também mostraram influência na média de alguns traços, com uma relação negativa significativa em WD ( $g\ cm^{-3}$ ) e H:D ( $m\ cm^{-1}$ ). A saturação por alumínio influenciou negativamente o teor de LMg ( $g\ kg^{-1}$ ), já a capacidade de trocas catiônicas (CTC) no solo, apresentou uma relação positiva significativa com WD ( $g\ cm^{-3}$ ) (Tabela S7; Figura 5).

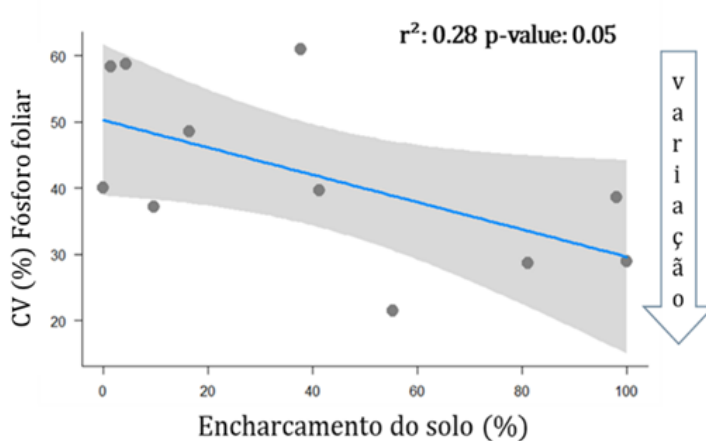
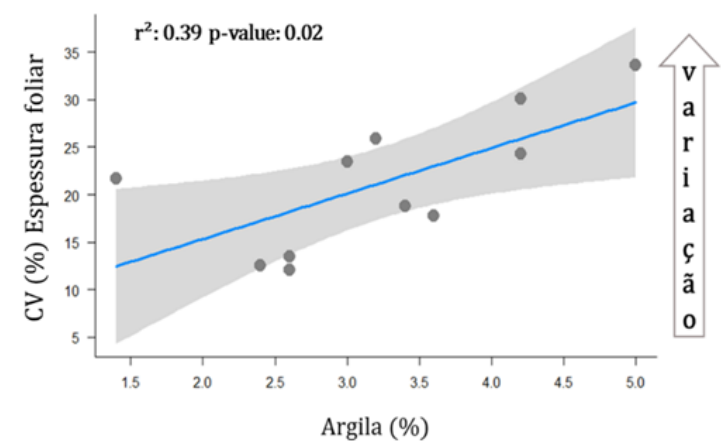
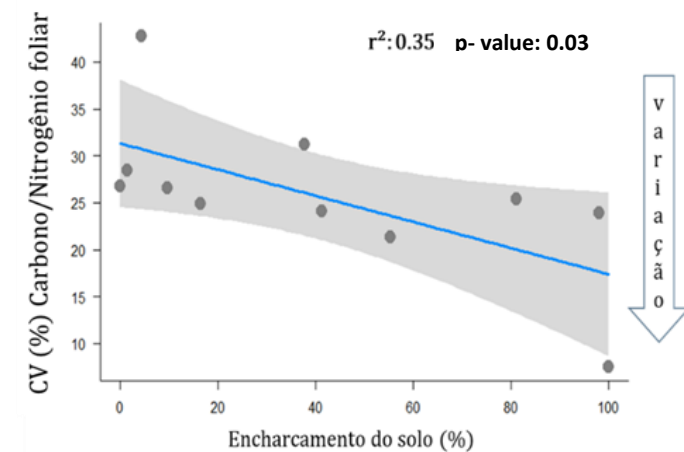
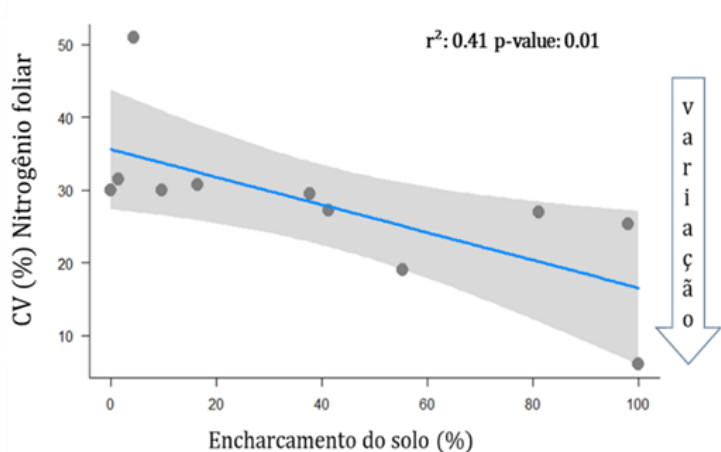


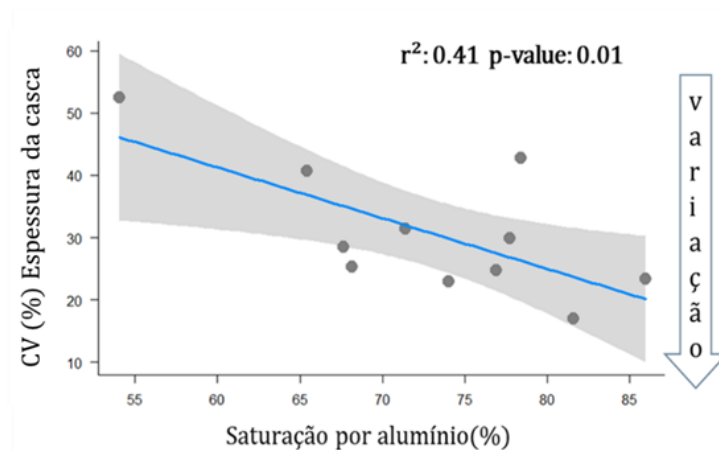


**Figura 4.** Regressão simples e regressões parciais derivadas de regressões múltiplas com a média dos traços funcionais (razão altura: diâmetro - H: D, densidade da madeira - WD, densidade da casca - BD, magnésio foliar - LMg) de cada plot, com as variáveis ambientais selecionadas nos modelos (soma de bases - SB, capacidade de trocas catiônicas - T, encharcamento do solo - WL, saturação por alumínio - m, porcentagem % de argila). Os pontos representam as parcelas, com n=11.

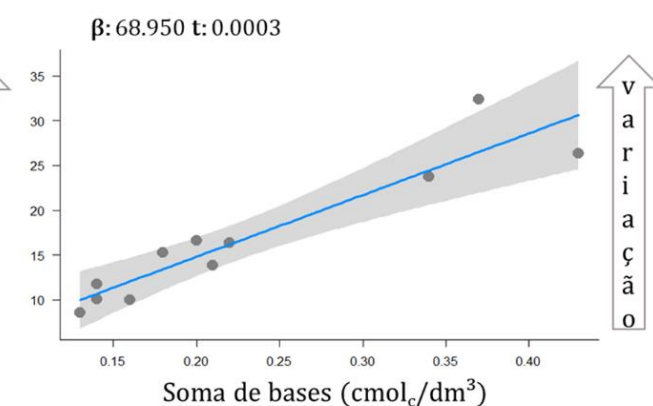
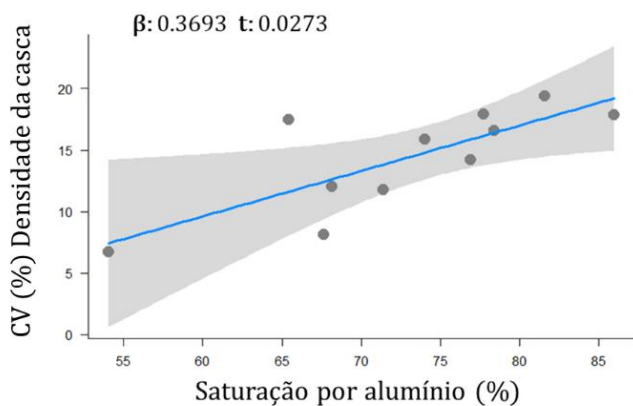
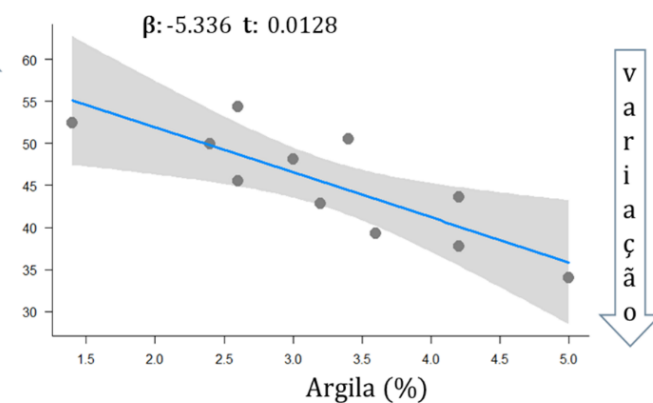
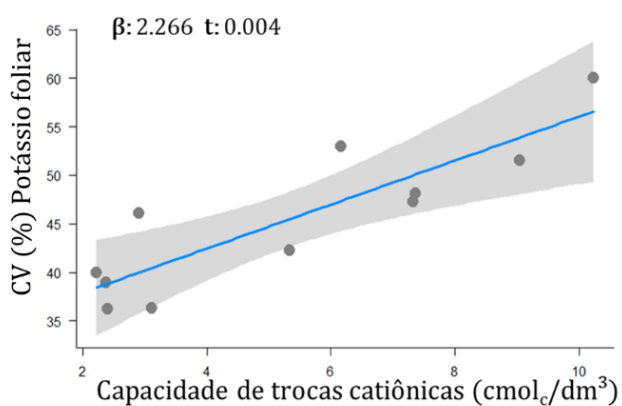
Os traços funcionais das comunidades arbóreas apresentaram alta variação ( $CV = 2,83\%$  a  $93,1\%$ ) (Tabela S3), e foram relacionadas as variáveis do solo e ao encharcamento. De maneira geral ambientes mais férteis impulsionam a divergência funcional em determinados traços, como os de cascas e folhas, já ambientes mais encharcados direcionam a convergência nos traços foliares (Tabela S4; Tabela S5; Figura 3; Figura 4). Os modelos de regressões simples e múltiplas mostraram que ambientes com maior SB e CTC, as espécies arbóreas apresentaram maior variação significativa nos traços de densidade da casca - BD ( $\text{g cm}^{-3}$ ), teor de matéria seca foliar - LDMC ( $\text{g g}^{-1}$ ) e potássio foliar - LK ( $\text{g kg}^{-1}$ ).

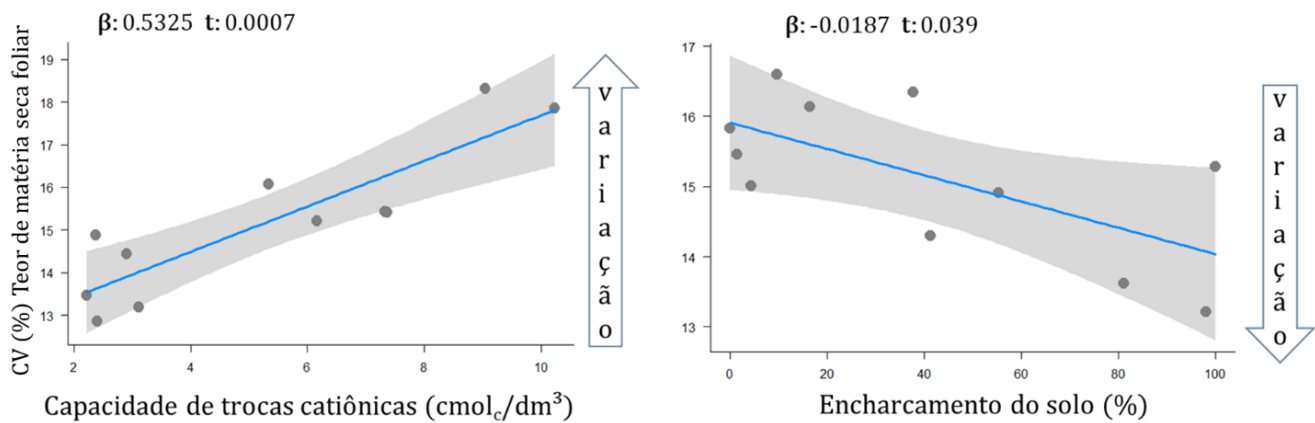
O encharcamento do solo apresentou relação negativa significativa com os traços, fósforo foliar - LP ( $\text{g kg}^{-1}$ ), nitrogênio foliar - LN ( $\text{g kg}^{-1}$ ), razão carbono/nitrogênio foliar - LN ( $\text{g kg}^{-1}$ ) e teor de matéria seca foliar - LDMC ( $\text{g g}^{-1}$ ), direcionando a convergência funcional nestes traços foliares. A saturação por alumínio - m (%) nos solos - também apresentou relações significativas com os traços de casca, onde ambientes com maior porcentagem de alumínio no solo direcionaram a divergência na densidade da casca - BD ( $\text{g cm}^{-3}$ ), porém a convergência na espessura da casca - BT (mm). Os teores de argila no solo também apresentaram relações significativas com os traços foliares. Ambientes com maior porcentagem de argila, impulsionaram a variação na espessura da folha LT (mm) e menor variação no potássio foliar - LK ( $\text{g kg}^{-1}$ ) (Tabela S4; Tabela S5; Figura 3; Figura 4).



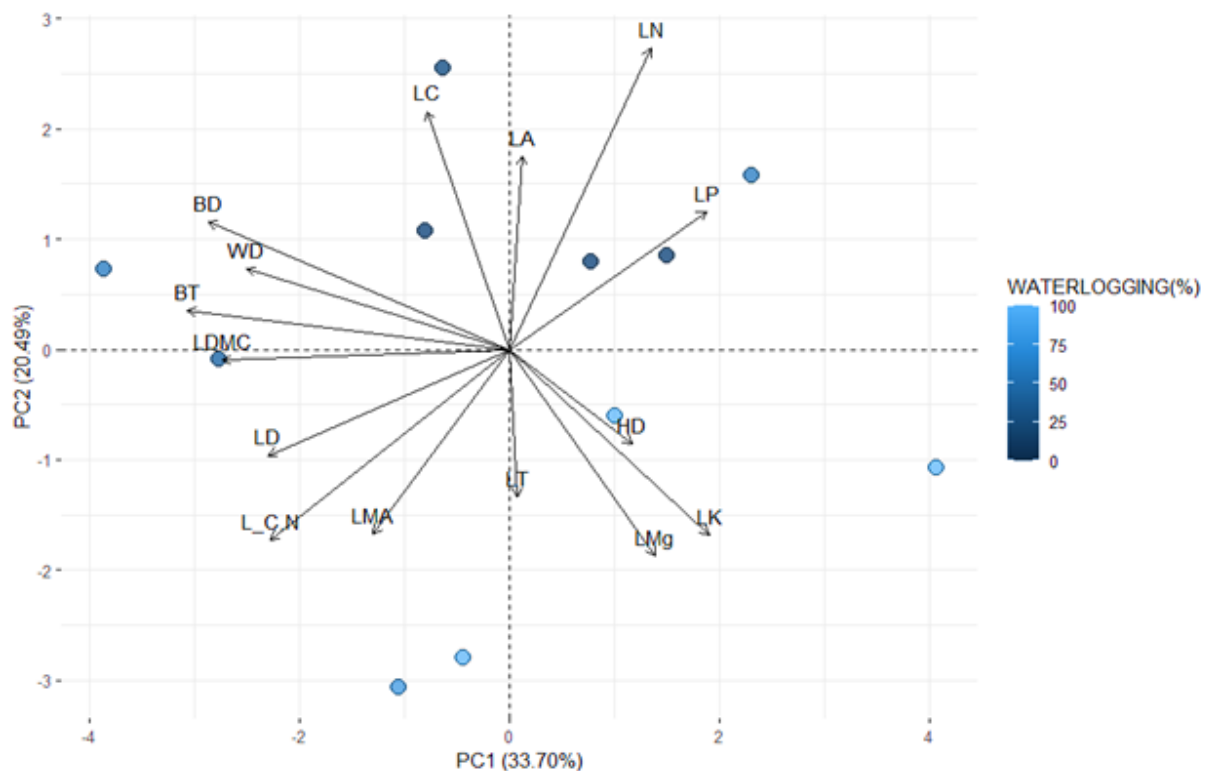


**Figura 5.** Regressões simples com o coeficiente de variação (CV) da média dos traços funcionais, espessura da casca (BT), espessura foliar (LT), Fósforo foliar (LP), nitrogênio foliar (LN), razão carbono: nitrogênio foliar (LC: N) de cada parcela, e as variáveis ambientais selecionadas nos modelos (soma de bases - SB, capacidade de trocas catiônicas - T, porcentagem % de encharcamento do solo - WL, saturação por alumínio (m), argila (Clay)). Os pontos representam as parcelas, com  $n=11$ .





**Figura 6.** Regressões parciais derivadas de regressão múltiplas com coeficiente de variação - CV da média do teor de matéria seca foliar com  $R^2 = 0.74$ , p-value = 0.001, do modelo múltiplo, com o CV (%) da média do LK, sendo  $R^2 = 0.58$ , p-value = 0.01, do modelo múltiplo, com CV (%) da média do BD, sendo  $R^2 = 0.77$ , p-value = 0.001, do modelo múltiplo. As variáveis ambientais selecionadas nos modelos (soma de bases - SB, capacidade de trocas catiônicas - T, encharcamento do solo - WL, saturação por alumínio - m, % de argila). Os pontos representam as parcelas, com  $n=11$ .



**Figura 7:** Análise de componentes principais (PCA) dos valores médios dos 16 traços funcionais das espécies mais abundantes de campinarana. As bolinhas azuis indicam as onze parcelas, com  $n=11$ . O gradiente de coloração azul indica a profundidade do lençol freático em cada parcela, tons de azul mais escuro indicam lençol freático com maior profundidade, tons de azul mais claro indicam lençol freático mais raso. Massa foliar por área (LMA), área foliar (LA), teor de matéria seca foliar (LDMC), densidade foliar (LD), espessura foliar (LT), fósforo foliar (LP), carbono foliar (CL), nitrogênio foliar (LN), relação



carbono e nitrogênio foliar (C:N), potássio foliar (LP), cálcio foliar (LCa), magnésio foliar (LMg), densidade da madeira (WD), densidade da casca (BD), espessura da casca (BT), altura : relação de diâmetro (H:D).

Na análise de componentes principais (PCA) entre os traços funcionais, o primeiro eixo (PC1) explicou 33,7% da variação, sendo positivamente correlacionado H:D, área foliar LA, LT, LP, LN, LK, LMg, e negativamente com WD, BD, BT, LD, LMA, LDMC, LC, L C:N (Figura 6). O segundo eixo (PC2) explicou 20,4% da variação dos traços funcionais, sendo definido por traços do tronco, casca e folhas correlacionados positivamente entre si, e traços de crescimento e folhas correlacionados negativamente com este eixo (Figura 6). Este eixo também separa visualmente o gradiente de encharcamento do solo, com parcelas mais secas e intermediárias (Figura 6). As análises de correlações de Pearson pareadas entre as médias dos traços, revelaram padrões de correlações par a par positivas ( $p < 0,05$ ) entre espessura da casca (BT), densidade da casca (BD), densidade da madeira do tronco (WD) e de construção de tecidos foliares persistentes, como densidade foliar (LD) e teor de matéria seca foliar (LDMC) (Tabela S8). A razão altura/diâmetro (H:D) apresentou correlações negativas significativas com os traços relacionados a conservação de recursos e tecidos persistentes, como densidade foliar (LD), massa foliar específica (LMA), carbono foliar (LC) e com a densidade da casca (BD) (Tabela S8). (Tabela S8).

## DISCUSSÃO

Nós avaliamos como o gradiente hidro-edáfico afeta a média e variação dos traços funcionais das comunidades arbóreas em campinaranas, quais são as estratégias destas espécies ao longo do gradiente e como os traços estudados estão coordenados entre si. Esperávamos que a fertilidade e o encharcamento do solo levassem a uma maior variação nos traços e que em ambientes com menor disponibilidade de recursos houvesse convergência funcional, selecionando traços mais conservativos. Nossas hipóteses foram parcialmente corroboradas, pois encontramos que a fertilidade impulsiona a variação funcional em determinados traços da comunidade, já o maior encharcamento do solo impulsiona a convergência funcional em na comunidade. Também encontramos que o encharcamento do solo direciona as estratégias das espécies arbóreas, podendo ser aquisitivas em ambientes mais encharcados, conservativas em ambientes com o lençol freático mais profundo. Identificamos também uma coordenação estrutural dos traços de folhas, caule e cascas variando em um único eixo, correspondendo ao espectro de economia global da folha e da madeira associados a casca.

### *O encharcamento do solo direciona a média funcional da comunidade*

Encontramos que, árvores mais altas e com madeira menos densa estão associadas a ambientes com maior encharcamento do solo, e árvores mais baixas e com maior densidade da madeira do tronco nos solos drenados. A altura das árvores aumenta acentuadamente com o diâmetro à altura do peito (DAP) e estabiliza quando as espécies começam a se reproduzir (Kitajima; Poorter, 2008). Portanto árvores com menores valores de densidade da madeira, indicam rápido crescimento, pois maximizam sua aptidão, realizando alocações que otimizam o crescimento (Chave *et al.*, 2009). Outros estudos também apontam que existe uma relação negativa entre as taxas de crescimento do caule e a densidade da madeira, onde árvores de crescimento rápido geralmente produzem madeira com uma pequena concentração de massa de matéria

seca, resultado em madeiras de baixa densidade (Chave *et al.*, 2009; Wright *et al.*, 2010; Poorter *et al.*, 2010; Schöngart *et al.*, 2010).

No outro extremo do gradiente, em ambientes com solos com menor disponibilidade de água, mais arenosos e pobre em nutrientes, as espécies arbóreas apresentam média funcional de H:D menor e alta WD indicando crescimento mais lento. Existem evidências de que estratégias de crescimento lento, estão associadas à tolerância à seca, pois as espécies que lidam bem com a seca tendem a crescer lentamente e possuem tecidos densos e persistentes. Alguns estudos mostram que a disponibilidade de água é um filtro importante, das estratégias ecológicas, pois as plantas não conseguem manter uma margem de segurança hidráulica, quando desidratadas, e acabam sendo filtradas para fora do ambiente (Cosme *et al.*, 2017; Oliveira *et al.*, 2021). Essas relações são consistentes com a economia da água, pois alta densidade de madeira tem a tendência de ter uma baixa condutância hidráulica (Chave *et al.*, 2009; Reich, 2014). A escassez de nutrientes dos solos onde as campinaranas se desenvolvem faz com que haja maior investimento em folhas em comparação ao caule, resultando em indivíduos de baixa estatura (Coomes; Grubb, 1996). A baixa estatura também evita rupturas da condução da água, causadas durante períodos de alto déficit hídrico que ocorre principalmente nos ambientes da campinarana com lençol freático profundo (Alves *et al.* 2023).

Também encontramos cascas mais densas em ambientes com o lençol freático mais profundo, e cascas menos densas em ambientes mais encharcados. Cascas mais densas estão associadas a estratégias mais conservativas em solos menos férteis, estando mais associadas a defesa contra o fogo e resistência (Poorter *et al.*, 2014; Jager *et al.*, 2015). Paine *et al.* (2010) observam que a espessura da casca varia principalmente com o diâmetro do caule para florestas tropicais, não encontrando evidências conclusivas de que a densidade e espessura da casca varia em função de defesa contra o fogo, patógenos ou limitação da respiração no tronco. As espécies dentro de uma comunidade têm diferenças funcionais nas suas cascas, mesmo estando em condições ambientais semelhantes, sendo também altamente variáveis dentro dos clados filogenéticos (Rosell *et al.*, 2013). Portanto, não está totalmente claro o que de fato influencia nas variações da espessura e densidade da casca, mas nossos achados evidenciam que a densidade da madeira e da casca, variam em conjunto, sendo influenciadas pelo encharcamento solo.

O teor de magnésio foliar, apresenta uma relação positiva com o encharcamento do solo e negativa com a saturação por alumínio. A aquisição deste nutriente também está relacionada com a água, que está envolvida no processo de transporte de nutrientes. Mas a toxicidade do Al induz a deficiência de magnésio na folha que leva a partição de carboidratos entre raízes e brotos, com redução severa no crescimento das plantas deficientes em magnésio (Rahman *et al.*, 2018).

Portanto, solos pobres com frequente estresse hídrico, como nas florestas de campinarana, favorecem espécies com estratégias de conservação de recursos (Grime, 1997; Wright *et al.*, 2004; Onoda *et al.*, 2011). No entanto, florestas de campinaranas com lençol freático raso, em que ocorre a saturação hídrica ou inundações, podem selecionar principalmente traços aquisitivos, como árvores de menor densidade por exemplo (Fortunel *et al.*, 2012; 2014; Targhetta *et al.*, 2015; Fontes *et al.*, 2020). Com bases nos nossos resultados, os ambientes mais encharcados podem favorecer principalmente espécies com um conjunto de

traços aquisitivos, como crescimento, densidade do tronco e traços foliares, já ambientes com o lençol freático mais profundo, selecionaram principalmente espécies com traços conservativos, resultando em uma convergência funcional. Tudo isso indica que a indisponibilidade de água tem sido o fator mais limitante para as campinaranas, visto que esses ecossistemas são caracterizados pela alta intensidade de luz, altas temperaturas e condições de seca severa devidos os solos serem predominantemente arenosos.

#### *A variação dos traços ao longo do gradiente hidro-edáfico*

A maior fertilidade contribui para a maior variação da média dos traços funcionais da comunidade, impulsionando a divergência funcional em um conjunto de traços foliares. Já o maior encharcamento do solo contribui para a menor variação dos traços funcionais, direcionando a convergência funcional dos traços da comunidade. A soma de bases (SB) influencia na maior variação nas médias da densidade da casca (BD). Diferenças na composição de espécies, em ambientes com variações na fertilidade, contribui para variações nas estratégias de armazenamento de nutrientes na casca, evidenciando diferentes estratégias das espécies na aquisição e armazenamento de nutrientes (Jones *et al.*, 2019). Portanto para as campinaranas deste estudo, a variação dos nutrientes do solo, influenciam nas múltiplas estratégias de armazenamento de nutrientes e formação de tecidos das plantas, contribuindo para altas variações na densidade da casca.

A saturação por alumínio, influencia positivamente a variação da densidade da casca e negativamente a variação da espessura da casca. Nas campinaranas deste estudo, os ambientes com solos mais férteis também apresentam altos teores de alumínio, o que pode explicar que a relação da fertilidade (SB) e toxicidade (m) influenciam a divergência na densidade da casca das espécies arbóreas. As plantas tolerantes ao alumínio, se distribuindo principalmente em solos ácidos, particularmente nos trópicos (Watanabe; Osaki, 2002). Masunaga *et al.* (2017), investigando as concentrações de Al nas folhas e cascas de várias espécies de árvores tropicais, observam que as concentrações de Al nas folhas são maiores do que nas cascas para a maioria das espécies, mas para alguns membros das famílias Euphorbiaceae, Melastomaceae a tendência é inversa. Podemos sugerir que uma maior variação da densidade da casca e menor variação da espessura, em relação ao alumínio, indica espécies com adaptações divergentes para tolerar a toxicidade por alumínio, que pode estar sendo depositado nos tecidos secundários do tronco, contribuindo também para a defesa contra patógenos. Porém, mais estudos são necessários para testar essa hipótese.

Encontramos maior variação do teor de matéria seca foliar (LDMC) e de potássio foliar (LK), relacionado ao aumento da CTC do solo. Maiores teores de argila no solo indicam maior capacidade de troca de cátions, que permitem maior retenção de nutrientes como o potássio e magnésio (Laurance *et al.*, 1999). Nas folhas, as paredes celulares constituem uma proporção considerável do LDMC (18 a 70%), em especial nas folhas com maior longevidade e resistência (Onoda *et al.*, 2017). O potássio foliar se reflete no tamanho da folha, vigor e sanidade da árvore, sendo um ativador de muitas enzimas envolvidas na respiração, fotossíntese, processos osmóticos, síntese de proteínas, abertura e fechamento dos estômatos e permeabilidade das membranas celulares (Malavolta *et al.*, 1997).

A resolução dos padrões contrastantes das relações traços-ambiente e a alta variação local das características é fundamental para o desenvolvimento de modelos preditivos em ecologia comunitária, sendo especialmente importante porque a diversidade funcional local, além da composição das espécies

dominantes, pode ser crucial em termos de respostas em nível de comunidade e ecossistema as mudanças ambientais (Muscarella *et al.*, 2016). Neste estudo, tanto a as variações na fertilidade do solo, quanto as variações do lençol freático, influenciam a variação nos traços de folhas e cascas das espécies, impulsionando a divergência ou convergência.

#### *Os traços de folha, tronco e casca estão coordenados entre si*

Através da análise de componentes principais (PCA) e das correlações de Pearson, realizadas com os valores médios dos traços funcionais mensurados, nos encontramos que os traços estruturais e de construção de tecidos foliares, se coordenam com o tronco e casca. Os traços relacionados aos nutrientes e crescimento, se coordenam ao longo do eixo 1 da PCA (Figura 6).

Portanto, traços conservativos e de construção de tecidos persistentes do tronco, casca e da folha se coordenam estruturalmente. Esta configuração se opõe fortemente a traços relacionados a aquisição de recursos, nutrientes foliares e rápido crescimento. Nesses ambientes as espécies arbóreas podem apresentar caules e cascas mais densas e espessas, também folhas de maior área e maior teor de nutrientes foliares. Já os ambientes mais encharcados apresentam espécies com troncos maiores e menos densos, e folhas que variam em maior massa, espessura e densidade foliar, porém, com menor área foliar.

Tais resultados evidenciam o espectro de economia da folha e da madeira coordenados com a casca, que resumem amplamente os trade-off entre aquisição-conservação de recursos (Wright *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2009; Rosell *et al.*, 2014; Diaz *et al.*, 2016; Reich *et al.*, 2014). Espécies arbóreas neotropicais, incluindo espécies de campinarana, apresentaram padrões consistentes de correlações entre folha e caule, com madeiras mais densa e folhas mais robustas com menor teor de nutrientes foliares, indicando coordenação entre esses traços (Fortunel *et al.*, 2012; 2014). Nossos resultados corroboraram com a teoria de que os traços das folhas e do caule são coordenados, pois segundo Grime *et al.*, (1997), e que um único eixo de variação explique a maioria das estratégias das plantas lenhosas, e as estratégias de alocação de tecidos baratos ou caros ocorrem ao nível da planta como um todo ordenados (Wright *et al.*, 2004; Diaz *et al.*, 2016; Reich *et al.*, 2014).

Para as florestas tropicais, maior espessura da casca representa principalmente defesa contra patógenos ou herbívoros, particularmente para espécies com baixa densidade de madeira, não sendo forte o suficiente nem rígido o suficiente para fornecer muito suporte biomecânico, porém estas relações ainda não estão totalmente claras (Paine *et al.*, 2010; Poorter *et al.*, 2014; Rosell *et al.*, 2014). Portanto, para os ecossistemas de campinaranas, podemos sugerir que a relação positiva dos traços de casca e madeira podem estar relacionados principalmente com resiliência após fogo, tolerância a toxicidade ou ataque de patógenos e danos de herbívoros. Porém, mais estudos são necessários para elucidar essas relações.

Ao analisarmos o eixo 2 da PCA, nossos resultados corroboram com o de Baraloto *et al.*, (2010) e Vleminckx *et al.*, (2021) que ao analisarem traços de diferentes ecossistemas Amazônicos, incluindo campinaranas, encontraram evidências de estratégias funcionais dissociadas entre características de folha, caule, evidenciando divergências na coordenação de alguns dos traços obtidos, mostrando que, os espectros

econômicos de folhas e caules eram independentes e ortogonais, sugerindo independência nos trade-off de folha e caule.

## CONCLUSÃO

De maneira geral, os ecossistemas de campinarana são considerados ambientes extremos, o que contribui para a convergência funcional, favorecendo principalmente espécies com estratégias conservativas. Ainda assim, para as campinaranas deste estudo, pequenas variações na fertilidade, toxicidade do solo, influenciam a divergência funcional e traços de folhas e cascas das espécies. Encontramos também que o encharcamento do solo atua como o principal filtro ambiental, para as campinaranas deste estudo, selecionando espécies com traços conservativos, como menor altura por um dado diâmetro, menor densidade da madeira, com folhas mais densas e resistentes, em ambientes com lençol freático mais profundo. Já ambientes com o lençol freático raso, selecionam um conjunto de traços aquisitivos, como maior crescimento, menor densidade da madeira e folhas menos densas com maiores teores de nutrientes.

Relatamos também coordenações e compensações dos traços de folha, caule e casca, associados a um único eixo, correspondendo ao espectro de economia da folha e da madeira integrado aos traços de casca, corroborando com os resultados encontrados para a média e variação dos traços para as campinaranas desse estudo. Nossos resultados enfatizam a importância da filtragem ambiental para composição funcional da comunidade nesses ambientes fornecendo uma estrutura preditiva robusta para modelagem e os impactos das mudanças globais na diversidade funcional das árvores de campinarana. Sugerimos, portanto, a integração de mais traços funcionais, como traços de raízes, por exemplo, que podem contribuir para o entendimento da aquisição de recursos dos solos das comunidades vegetais de campinarana, e também para o melhor entendimento da coordenação dos traços da planta como um todo, com folha, caule e raiz. A integração das relações filogenéticas das espécies também é fundamental para compreendermos as relações evolutivas entre as espécies e suas características, ampliando nosso conhecimento sobre os traços que podem ser mais conservados filogeneticamente para as espécies de campinarana.

## AGRADECIMENTOS

Este estudo foi integrado ao projeto “Sítios demonstrativos de ecossistemas de áreas úmidas oligotróficas pristinas e impactadas na Amazônia Central: encontrando tendências e preenchendo lacunas”, Nº Processo: 441811/2020-5 (CNPq); 01.02.016301.02630/2022-76 (FAPEAM) do Programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração – PELD-MAUA (Fase 3) (<https://peld-maua.inpa.gov.br/index.html>) executado pelo grupo MAUA (Ecologia, Monitoramento e Uso Sustentável de Áreas Úmidas) (<http://maua.inpa.gov.br/>) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Também foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, e pela Fundação de Amparo a Pesquisas no Amazonas – FAPEAM. Também foi integrado ao projeto ATTO+ Hydrotraits (BMBF/CNPq) “Diversity of hydraulic-functional traits of Amazonian forest types in times of hydrological climate change/Diversidade dos atributos hidráulicos-funcionais em ecossistemas Amazônicos ao longo de gradientes hidro-climáticos” do Amazon Tall Tower

Observatory (CNPq-BMBF), German Federal Ministry of Education and Research (BMBF contract 01LK1602F and 01LK21011D), N° Processo: 440166/2022-5 (Chamada CNPq/MCTI N° 01/2022 APOIO A ATIVIDADES NA TORRE ATTO 2022). Agradecer também a todos que contribuíram gentilmente em campo e em conversas úteis para a construção deste trabalho, ao Jochen, Layon, Gisele, Flávia Durgante, Florian, Flávia Costa, Carol Vasconcelos, Carol, Hilana, Fernanda, Gildo, Kelvin, Priscila, Bethinha, Valdeney, Gigante, Junior, San Clear. Agradeço ao Amazon Tall Tower observatory – ATTO, por todo apoio em campo e estrutura fornecida para a realização deste estudo, ao Valmir, Antonio, Chico e André.

## REFERÊNCIAS

- ADENEY, J. Marion et al. White-sand ecosystems in Amazonia. **Biotropica**, v. 48, n. 1, p. 7-23, 2016.
- ALMEIDA, Marllus R. N. *et al.*, Ameaças à conservação do ecossistema das campinaranas no extremo oeste do estado do acre. *In*: (DE ATHAYDES LIESENFELD) Marcus Vinicius *et al* (Org). **Ciências Ambientais na Amazônia**. Rio Branco: Stricto Sensu editora. 2022. p. 11-25.
- ALVES, Y.L.A., DURGANTE, F.M., PIEDADE, M.T.F., WITTMANN, F., SCHÖNGART, J. Tree growth performance and xylem functional arrangements of *Macrolobium* Schreb. (Fabaceae) in different wetland forests in the Central Amazon basin. **Trees**. 2023.
- ANDERSON, A.B. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. **Biotropica**, v. 13, p. 199-210, 1981.
- BARALOTO, Christopher et al. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. **Ecology letters**, v. 13, n. 11, p. 1338-1347, 2010.
- BOJÓRQUEZ-QUINTAL, Emanuel *et al.* Aluminum, a friend or foe of higher plants in acid soils. *Frontiers in plant science*, v. 8, p. 1767, 2017.
- CAMPOS, Peterson. Pequenas variações na fertilidade em solos oligotróficos melhor explicam a estrutura e composição florística em campinaranas florestadas na amazônia central. 2017.
- CHAVE, J. *et al.* Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, Oxford, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.
- CLARKSON, David T.; HANSON, John B. The mineral nutrition of higher plants. **Annual review of plant physiology**, v. 31, n. 1, p. 239-298, 1980.
- COOMES, David A. Nutrient status of Amazonian caatinga forests in a seasonally dry area: nutrient fluxes in litter fall and analyses of soils. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 27, n. 6, p. 831-839, 1997.
- COOMES, David A.; GRUBB, Peter J. Amazonian caatinga and related communities at La Esmeralda, Venezuela: forest structure, physiognomy and floristics, and control by soil factors. **Vegetation**, v. 122, p. 167-191, 1996.
- COSME, Luiza HM et al. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. **New Phytologist**, v. 215, n. 1, p. 113-125, 2017.
- CORNELISSEN, JHC *et al.* Nutrientes foliares em relação ao crescimento, alocação e características foliares em mudas de uma ampla variedade de espécies e tipos de plantas lenhosas. **Oecologia**, v. 111, p. 460-469, 1997.
- CORNELISSEN, Johannes HC *et al.* A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335-380, 2003.
- CORNWELL, William K.; ACKERLY, David D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. **Ecological monographs**, v. 79, n. 1, p. 109-126, 2009.
- DE MENDONÇA, Bruno Araujo Furtado et al. Use of geophysical methods for the study of sandy soils under Campinarana at the National Park of Viruá, Roraima state, Brazilian Amazonia. **Journal of soils and sediments**, v. 14, p. 525-537, 2014.
- DE OLIVEIRA, Alexandre A. et al. Habitat specialization and phylogenetic structure of tree species in a coastal Brazilian white-sand forest. **Journal of Plant Ecology**, v. 7, n. 2, p. 134-144, 2014.

- DEMARCHI, Layon Oreste et al. The specialized white-sand flora of the Uatumã Sustainable Development Reserve, central Amazon, Brazil. **Check List**, v. 18, n. 1, p. 187-217, 2022.
- DIAS, Janderson Brasil; HUSZAR, Vera LM. O papel dos traços funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. **Oecologia Australis**, v. 15, n. 4, p. 799-834, 2011.
- DÍAZ, Sandra et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167-171, 2016.
- DÍAZ, Sandra et al. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. **Journal of vegetation science**, v. 15, n. 3, p. 295-304, 2004.
- DÍAZ, Sandra; CABIDO, Marcelo; CASANOVES, Fernando. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. **Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats**, p. 338-362, 1998.
- Donagema *et al.* Manual de métodos de análise de solos. Brasília, DF: **Embrapa Solos**, ISSN 1517-2627; 1325. 2011
- FINE, Paul VA; BARALOTO, Christopher. Habitat endemism in white-sand forests: insights into the mechanisms of lineage diversification and community assembly of the Neotropical flora. **Biotropica**, v. 48, n. 1, p. 24-33, 2016.
- FOELKEL, Celso Edmundo Bochetti; BRASIL, Maria Aparecida Mourão; BARRICHELO, Luiz Ernesto George. Métodos para determinação da densidade básica de cavacos para coníferas e folhosas. IPEF, Piracicaba, v. 2, n. 3, p. 65-74, 1971.
- FONTES, Clarissa G. *et al.* Convergent evolution of tree hydraulic traits in Amazonian habitats: implications for community assemblage and vulnerability to drought. *New Phytologist*, v. 228, n. 1, p. 106-120, 2020.
- FORTUNEL, C.; PAINE, C. E. T.; FINE, P. V. A. et al. Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. *Journal of Ecology*, vol.102, p. 145–155, 2014.
- FORTUNEL, Claire; FINE, Paul VA; BARALOTO, Christopher. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. **Functional ecology**, v. 26, n. 5, p. 1153-1161, 2012.
- GARCIA, Carlos Henrique. **Tabelas para classificação do coeficiente de variação**. IPEF, 1989. 11 p., 1989.
- GRIME, J. P. *et al.* Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. **Oikos**, p. 259-281, 1997.
- GRIME, J. Philip. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. **Journal of vegetation science**, v. 17, n. 2, p. 255-260, 2006.
- GUEVARA, Juan Ernesto *et al.* baixa diversidade beta filogenética e neoendemismo geográfico nas florestas de areia branca da amazônia. **biotropica**, v. 48, n. 1, pág. 34-46, 2016.
- GUIMARÃES, Felipe Silva; BUENO, Guilherme Taitson. As campinas e campinaranas amazônicas/The amazonian campinas and campinaranas. **Caderno de Geografia**, v. 26, n. 45, p. 113-133, 2016.
- HAIR, Jr., J. H.; ANDERSON, R. E.; TATHAM, R. L.; BLACK, W. C. **Análise Multivariada de Dados**. 5 eds. Porto Alegre: Bookman. 2005.
- IDESAM. 2009. Série Técnica Planos de Gestão: Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã. Volume 1 e 2. Itapiranga, São Sebastião do Uatumã - Amazonas. Manaus, IDESAM - Conservação e Desenvolvimento Sustentável.
- JAGER, Melissa M. *et al.* Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 2, p. 374-385, 2015.



- JONES, Jennifer M.; HEINEMAN, Katherine D.; DALLING, James W. Soil and species effects on bark nutrient storage in a premontane tropical forest. **Plant and Soil**, v. 438, p. 347-360, 2019.
- KEDDY, Paul A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of vegetation science**, v. 3, n. 2, p. 157-164, 1992.
- KITAJIMA, Kaoru; POORTER, Lourens. Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. **Tropical forest community ecology**, v. 1936, p. 160-181, 2008. Malavolta e (2006) manual de nutrição mineral de plantas. São Paulo, agronômica ceres. 638p.
- KLEIN, Viviane Pagnussat *et al.* The vascular epiphyte flora in a white-sand ecosystem of the Uatumã Sustainable Development Reserve, Central Amazon. **Check List**, v. 18, n. 1, p. 157-186, 2022.
- LARCHER W. (2000) Ecofisiologia vegetal. São Carlos, RiMa. 531p.
- LAURANCE, William F. *et al.* Relação entre solos e biomassa florestal amazônica: um estudo em escala paisagística. **Ecologia e manejo florestal**, v. 118, n. 1-3, pág. 127-138, 1999.
- LUIZÃO, Flávio J.; LUIZÃO, Regina CC; PROCTOR, John. Soil acidity and nutrient deficiency in central Amazonian heath forest soils. **Plant Ecology**, v. 192, n. 2, p. 209-224, 2007.
- MALAVOLTA, Eurípedes; VITTI, Godofredo César; OLIVEIRA, Sebastião Alberto de. Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações. 1997.
- MARQUES, Ana Paula Pires. Alumínio: elemento benéfico ou essencial para a espécie de cerrado *Borreria latifolia* (Rubiaceae). 2021.
- MARENGO JA, ESPINOZA JC, FU R *et al* (2021) Chapter 22: Long-term variability, extremes and changes in temperature and hydrometeorology in the Amazon region. In: NOBRE C, ENCALADA A, ANDERSON E *et al* (eds) **Amazon Assessment Report 2021**. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York.
- MASUNAGA, Tsugiyuki *et al.* Mineral composition of leaves and bark in aluminum accumulators in a tropical rain forest in Indonesia. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 44, n. 3, p. 347-358, 1998.
- MCGILL, Brian J. *et al.* Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006.
- MENDES, Keila Rêgo; MARENCO, Ricardo Antonio. Características fotossintéticas de espécies arbóreas em resposta ao conteúdo de nutrientes foliares na Amazônia central. **Fisiologia Vegetal Teórica e Experimental**, v. 27, p. 51-59, 2015.
- MESSIER, Julie *et al.* Interspecific integration of trait dimensions at local scales: the plant phenotype as an integrated network. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 6, p. 1775-1790, 2017.
- MORI, Gisele Biem *et al.* Edaphic characteristics drive functional traits distribution in Amazonian floodplain forests. **Plant Ecology**, v. 222, n. 3, p. 349-360, 2021.
- MORIN, Peter J. *Ecologia comunitária*. John Wiley e Filhos, 2009.
- MUSCARELLA, Robert; URIARTE, María. Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 283, n. 1827, p. 20152434, 2016.
- NASCIMENTO, Márcia da Silva. *Ecologia funcional e padrões de alocação de alumínio e nutrientes em plantas lenhosas do Cerrado*. 2011.
- NOBRE, Paola Arielle Ferreira. *O papel da variação intraespecífica de atributos funcionais na estruturação de comunidades ecológicas*. 2021.

- ONODA, y.; hikosaka, k.; hirose, t. allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. **functional ecology**, p. 419-425, 2004.
- ONODA, yusuke *et al.* global patterns of leaf mechanical properties. **ecology letters**, v. 14, n. 3, p. 301-312, 2011.
- ONODA, Yusuke *et al.* Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. **New Phytologist**, v. 214, n. 4, p. 1447-1463, 2017.
- PADUA, FA de. **Amostragem para a avaliação da densidade básica da madeira de um híbrido de Eucalyptus grandisW. Hill ex Maiden x Eucalyptus urophylla ST Blake. 2009, 87f.** 2009. Tese de Doutorado. Tese (Doutorado em Ciências Florestais)-Universidade Federal de Lavras.
- PAINE, Charles Eliot Timothy *et al.* functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. **functional ecology**, v. 24, n. 6, p. 1202-1210, 2010.
- PAROLIN, Pia *et al.* Drought responses of flood-tolerant trees in Amazonian floodplains. **Annals of botany**, v. 105, n. 1, p. 129-139, 2010.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. *et al.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Aust. Bot.** 61, 167–234. 2013.
- POORTER, Hendrik *et al.* Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New phytologist**, v. 182, n. 3, p. 565-588, 2009.
- POORTER, Lourens *et al.* Bark traits and life-history strategies of tropical dry-and moist forest trees. **Functional Ecology**, v. 28, n. 1, p. 232-242, 2014.
- POORTER, Lourens. *et al.* Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology**, v. 89, n. 7, p. 1908-1920, 2008.
- POORTER, Lourens; BONGERS, Frans. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1733-1743, 2006.
- PRANCE, Ghilleen Tolmie. Islands in Amazonia. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 351, n. 1341, p. 823-833, 1996.
- PREZOTTI, Luiz Carlos; GUARÇONI, A. M. Guia de interpretações de análise de solo e foliar. 2013.
- QUESADA, C. A. *et al.* Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. **Biogeosciences**, v. 7, n. 5, p. 1515-1541, 2010.
- RAHMAN, Md Atikur *et al.* Importance of mineral nutrition for mitigating aluminum toxicity in plants on acidic soils: current status and opportunities. *International journal of molecular sciences*, v. 19, n. 10, p. 3073, 2018.
- REICH, Peter B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of ecology**, v. 102, n. 2, p. 275-301, 2014.
- RODERICK, m. l. on the measurement of growth with applications to the modelling and analysis of plant growth. **functional ecology**, v. 14, n. 2, p. 244-251, 2000.
- ROSELL, julieta a. *et al.* functional shell ecology: evidence for trade-offs, functional coordination, and the environment that produces shell diversity. *new phytologist*, v. 201, no. 2, p. 486-497, 2014.
- SILVEIRA, M. Vegetação e Flora das Campinaranas do Sudoeste Amazônico (JU-008). **Relatório de Defesa Técnica, Associação S.O.S. Amazônia, Rio Branco, 2003.** 28 p.
- SMITH, Diana M. *et al.* Maximum moisture content method for determining specific gravity of small wood samples. 1954.

- SCHÖNGART J, WITTMANN F, WORBES M (2010) Biomass and net primary production of Central Amazonian floodplain forests. In: JUNK WJ, PIEDADE MTF, WITTMANN F, SCHÖNGART J, PAROLIN P (eds) Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management. **Springer Verlag**, Berlin, pp 347–388
- TAIZ, Lincoln et al. **Fundamentos de Fisiologia Vegetal-6**. Artmed Editora, 2021.
- TARGHETTA, Natália; Kesselmeier, Jürgen; Wittmann, Florian. efeitos do gradiente hidroedáfico na composição de espécies arbóreas e na biomassa lenhosa aérea de ecossistemas florestais oligotróficos na bacia amazônica central. **folia geobotanica** , v. 50, pág. 185-205, 2015.
- TIESSSEN, H., CUEVAS, E. & CHACON, P. O papel da matéria orgânica do solo na manutenção da fertilidade do solo. *Natureza* 371, 783–785 (1994).
- VICENTINI, Alberto. A vegetação ao longo de um gradiente edáfico no Parque Nacional do Jaú. **Janelas para a biodiversidade no Parque Nacional do Jaú: uma estratégia para o estudo da biodiversidade na Amazônia**, p. 117-143, 2004.
- VILLA ZEGARRA, Boris Eduardo. Biomassa florestal e equações alométricas para estimar carbono em uma floresta de campinarana na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Uatumã, Amazônia Central. 2017.
- VIOLLE, Cyrille *et al.* Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.
- VITOUSEK, Peter M.; SANFORD JR, Robert L. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual review of Ecology and Systematics*, v. 17, n. 1, p. 137-167, 1986.
- VLEMINCKX, Jason et al. resolving whole-plant economics from leaf, stem and root traits of 1467 amazonian tree species. **oikos**, v. 130, n. 7, p. 1193-1208, 2021.
- WATANABE, Toshihiro; OSAKI, Mitsuru. Mechanisms of adaptation to high aluminum condition in native plant species growing in acid soils: a review. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 33, n. 7-8, p. 1247-1260, 2002.
- WESTOBY, Mark et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual review of ecology and systematics**, p. 125-159, 2002.
- WESTOBY, Mark. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant and soil**, v. 199, n. 2, p. 213-227, 1998.
- WESTOBY, Mark; WRIGHT, Ian J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 5, p. 261-268, 2006.
- WRIGHT, Ian J. *et al.* O espectro mundial da economia da folha. **Natureza**, v. 428, n. 6985, pág. 821-827, 2004.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

**Tabela S1:** Diferenças dos valores médios de cada parcela, das variáveis físicas e químicas do solo e suas respectivas unidade de medida de. Em cada parcela obtemos dados de: granulometria, sand - areia, clay - argila, silt - silte, pH em água, m- saturação por alumínio, Al - alumínio, Ca -cálcio, Mg - magnésio, K - potásio, P - fósforo, Na - sódio, SB - soma de bases, CTC - capacidade de trocas catiônicas. Sendo WL - waterlogging que representa a % de encharcamento do solo.

PARCELA	SAND	CLAY	SILT	pH	m	Al	Ca	Mg	K	P	Na	SB	CTC	WL
	%			H <sub>2</sub> O	%	(cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )			(mg/dm <sup>3</sup> )			(cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )		%
1	94,5	2,4	3,1	3,3	68,2	0,3	0,1	0,0	10,0	4,0	4,0	0,1	2,4	100,0
2	92,9	4,2	2,9	3,0	67,7	0,9	0,2	0,1	30,0	6,0	12,0	0,4	10,2	55,3
3	95,8	1,4	2,8	3,2	71,4	0,4	0,1	0,0	14,0	3,0	5,0	0,2	2,4	81,1
4	94,7	3,0	2,3	3,0	77,8	0,7	0,1	0,0	20,0	6,0	12,0	0,2	2,2	0,0
5	91,0	3,2	5,8	3,0	81,6	0,8	0,1	0,0	16,0	5,0	10,0	0,2	7,3	41,3
6	95,8	3,4	0,8	3,2	74,1	0,4	0,1	0,0	8,0	3,0	5,0	0,1	2,9	16,4
7	88,7	4,2	7,1	3,0	78,4	0,8	0,1	0,0	28,0	7,0	10,0	0,2	9,1	37,8
8	96,4	2,6	1,0	3,0	65,4	0,7	0,2	0,1	18,0	6,0	6,0	0,4	6,2	1,4
9	93,3	5,0	1,7	3,0	76,9	0,7	0,1	0,0	26,0	4,0	10,0	0,2	7,4	97,9
10	92,2	2,6	5,2	3,0	86,0	0,8	0,1	0,0	8,0	3,0	2,0	0,1	5,3	9,7
11	95,8	3,6	0,6	3,3	54,1	0,4	0,2	0,1	14,0	3,0	2,0	0,3	3,1	4,4

**Tabela S2:** Árvores, arvoretas e arbustos mais abundantes escolhidos de cada parcela da campinaranas da RDSU indicando família, gênero e espécie e a ocorrência das espécies em cada parcela.

FAMÍLIA	ESPÉCIE	PARCELA
Malphigiaceae	<i>Acanthera minima</i>	10
Fabaceae	<i>Aldina heterophylla</i>	1 - 2 - 3 - 4 - 5 - 6 - 7 - 8 - 9 - 10 - 11
Malvaceae	<i>Castostemma sclerophyllum</i>	3- 9
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum pomiferum</i>	1
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	10
Primulaceae	<i>Cybianthus fulvopulverulentus</i>	2 - 3 - 4 - 5 - 6 - 7 - 9 - 10 - 11
Fabaceae	<i>Eperua glabriflora</i>	10
Rubiaceae	<i>Ferdinandusa guainiae</i>	4
Chrysobalanaceae	<i>Gaulettia racemosa</i>	5
Euphorbiaceae	<i>Hevea rigidifolia</i>	3- 9
Chrysobalanaceae	<i>Hymenopus reticulatus</i>	10
Myristicaceae	<i>Iryanthera laevis</i>	1
Apocynaceae	<i>Lacmellea arborescens</i>	1
Chrysobalanaceae	<i>Leptobalanus latus</i>	1- 8
Chrysobalanaceae	<i>Licania hypoleuca</i>	2- 5- 7
Fabaceae	<i>Macrobium duckeanum</i>	3
Fabaceae	<i>Macrobium punctatum</i>	3 - 7- 11
Sapotaceae	<i>Manilkara bidentata</i>	2- 3- 8
Nyctaginaceae	<i>Neea obovata</i>	7-11
Fabaceae	<i>Ormosia trifoliolata</i>	6
Ochnaceae	<i>Ouratea spruceana</i>	4
Malvaceae	<i>Pachira faroensis</i>	9
Rubiaceae	<i>Pagamea coriacea</i>	2
Sapotaceae	<i>Pradosia schomburgkiana</i>	2 - 4 - 7 - 11
Humiriaceae	<i>Sacoglottis mattogrossensis</i>	5 - 6 - 8 - 10
Malvaceae	<i>Scleronema micranthum</i>	10
Simaroubaceae	<i>Simaba guianensis</i>	4- 5- 7
Rhizophoraceae	<i>Sterigmapetalum plumbeum</i>	6
Dichapetalaceae	<i>Tapura lanceolata</i>	1
Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia dentata</i>	6; 8

**Tabela S3:** Média ( $\mu$ ) desvio padrão ( $\sigma$ ) dos traços funcionais da comunidade e coeficiente de variação (CV) da média funcional da comunidade, com a indicação do número de cada parcela. Os traços funcionais são relação altura: diâmetro (HD), densidade da madeira (WD), densidade da casca (BD), espessura da casca (BT), teor de matéria seca foliar (LDMC), massa foliar específica (LMA), densidade foliar (LD), área foliar (LA), espessura foliar (LT), carbono foliar (LC), nitrogênio foliar (LN), relação carbono e nitrogênio foliar (LC:N), fósforo foliar (LP), potássio foliar (LK), folha magnésio (LMg).

PARCELA	WD (g cm <sup>-3</sup> )			HD (m cm <sup>-1</sup> )			BD (g cm <sup>-3</sup> )			BT (mm)		
	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV
1	0,6	0,1	12,7	1,0	0,3	29,0	0,4	0,0	7,9	5,0	1,3	25,3
2	0,7	0,1	21,8	0,6	0,2	27,1	0,5	0,1	23,9	7,0	2,0	28,5
3	0,6	0,1	20,5	0,9	0,3	32,3	0,5	0,0	9,0	6,5	2,0	31,4
4	0,6	0,1	11,8	0,7	0,2	36,6	0,5	0,1	17,9	6,5	1,9	29,8
5	0,7	0,1	13,6	0,7	0,2	36,9	0,6	0,1	18,0	7,3	1,2	16,9
6	0,7	0,1	13,3	0,6	0,1	21,9	0,6	0,1	11,8	7,1	1,6	22,9
7	0,6	0,1	17,7	0,7	0,3	39,7	0,5	0,1	18,0	6,0	2,6	42,7
8	0,7	0,1	13,8	0,7	0,3	38,7	0,6	0,2	29,2	6,7	2,7	40,7
9	0,5	0,1	14,3	0,8	0,3	43,5	0,5	0,1	14,9	6,1	1,5	24,7
10	0,7	0,1	15,8	0,8	0,2	23,6	0,6	0,1	13,0	7,0	1,6	23,4
11	0,6	0,1	11,8	0,4	0,1	30,6	0,5	0,1	16,3	5,9	3,1	52,5
PARCELA	LA (cm <sup>2</sup> )			LMA (g <sup>-1</sup> cm <sup>-1</sup> )			LDMC (g g <sup>-1</sup> )			LT (mm)		
	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV
1	211,1	122,7	58,1	0,01	0,003	24,7	0,4	0,1	13,7	0,2	0,0	12,5
2	162,2	77,9	48,0	0,02	0,003	17,2	0,4	0,1	17,5	0,3	0,1	30,1
3	376,6	220,1	58,5	0,02	0,004	23,2	0,5	0,1	12,1	0,3	0,1	21,7
4	425,7	247,2	58,1	0,02	0,004	29,2	0,4	0,1	14,2	0,3	0,1	23,5
5	275,7	256,7	93,1	0,02	0,004	23,3	0,5	0,1	15,4	0,3	0,1	25,9
6	260,6	194,2	74,5	0,02	0,003	21,8	0,5	0,1	14,8	0,3	0,1	18,8
7	292,1	219,9	75,3	0,01	0,004	25,4	0,4	0,1	18,3	0,3	0,1	24,3
8	319,8	247,9	77,5	0,01	0,002	18,8	0,4	0,1	15,9	0,3	0,0	13,5
9	446,4	163,4	36,6	0,02	0,004	21,4	0,4	0,1	14,3	0,4	0,1	33,6
10	601,7	441,5	73,4	0,01	0,004	28,9	0,4	0,1	16,6	0,2	0,0	12,1
11	346,0	177,4	51,3	0,02	0,005	28,0	0,4	0,1	13,8	0,3	0,1	17,8
PARCELA	LD (g cm <sup>-3</sup> )			LC (g kg <sup>-1</sup> )			LP (g kg <sup>-1</sup> )			LN (g kg <sup>-1</sup> )		
	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV
1	0,5	0,1	26,7	56,0	2,5	4,5	0,6	0,2	28,9	13,4	0,8	6,1
2	0,6	0,1	21,2	55,8	2,8	5,1	0,6	0,1	21,5	11,1	2,1	19,0
3	0,6	0,1	22,9	57,1	3,2	5,6	0,6	0,2	28,6	10,8	2,9	26,9
4	0,5	0,1	21,5	58,8	4,1	6,9	0,8	0,3	40,0	14,0	4,2	29,9
5	0,6	0,1	22,3	62,0	3,9	6,3	0,5	0,2	39,6	12,9	3,5	27,2
6	0,6	0,2	27,2	64,3	1,8	2,8	0,6	0,3	48,5	12,4	3,8	30,7
7	0,5	0,1	16,5	63,5	2,7	4,2	0,9	0,6	60,9	15,7	4,6	29,4
8	0,5	0,1	15,4	60,8	3,6	6,0	0,6	0,4	58,3	13,8	4,3	31,4
9	0,5	0,1	25,2	65,0	2,7	4,2	0,6	0,3	38,6	13,0	3,3	25,3
10	0,5	0,1	25,2	62,7	2,3	3,7	0,7	0,2	37,1	14,6	4,4	29,9
11	0,6	0,1	20,0	63,6	2,7	4,2	1,0	0,6	58,7	16,2	8,2	50,9
PARCELA	LK (g kg <sup>-1</sup> )			LMg (g kg <sup>-1</sup> )			LC:N (g kg <sup>-1</sup> )					
	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV	( $\mu$ )	( $\sigma$ )	CV			
1	5,1	2,2	43,2	5,6	1,9	34,1	4,2	0,3	7,5			
2	6,4	3,5	54,7	4,0	1,6	40,1	5,2	1,1	21,3			
3	4,8	2,2	45,8	4,9	1,9	39,8	5,6	1,4	25,3			
4	4,3	1,8	41,0	2,8	1,2	42,9	4,5	1,2	26,7			
5	2,1	1,0	47,3	2,1	0,9	40,7	5,1	1,2	24,1			
6	2,5	1,1	45,0	4,1	2,1	50,8	5,6	1,4	24,9			
7	5,3	2,5	46,2	2,9	0,9	31,4	4,4	1,4	31,2			
8	3,9	2,2	56,2	4,1	1,4	33,6	4,8	1,4	28,4			
9	3,7	1,4	38,5	5,0	2,3	45,5	5,3	1,3	23,9			
10	3,5	1,6	45,5	2,5	0,7	27,2	4,6	1,2	26,5			
11	3,5	1,2	34,2	5,2	1,6	31,0	4,9	2,1	42,7			

**Tabela S4:** Modelos lineares simples combinando gradientes de recursos com coeficiente de variação (CV) da média dos traços funcionais das espécies abundantes de campinarana. Os traços funcionais que apresentaram relações significativas com as variáveis ambientais foram espessura da casca (BT), espessura foliar (LT), fósforo foliar (LT), densidade foliar (LD), nitrogênio foliar (LN) razão carbono e nitrogênio foliar (LC:N). Níveis de significância: 0 ‘\*\*\*\*’ 0,001 ‘\*\*\*’ 0,01 ‘\*\*’ 0,05 ‘.’. As colunas apresentam a regressão padronizada, coeficiente ( $\beta$ ), coeficiente de determinação ajustado ( $r^2$ ), significância do modelo ( $p$ ).

Traços funcionais	Variável ambiental	$\beta$	$r^2$	$p$
BT	Saturação por alumínio	-0.8140	0.41	0.01*
LT	Argila	4.788	0.39	0.02*
LP	Encharcamento do solo	-0.2064	0.28	0.05.
LN	Encharcamento do solo	-0.19019	0.41	0.01*
L C:N	Encharcamento do solo	-0.1393	0.35	0.03*

**Tabela S5:** Modelos lineares múltiplos combinando variáveis ambientais com coeficiente de variação (CV) da média dos traços funcionais das espécies abundantes de campinarana. Os traços funcionais que apresentaram relações significativas com as variáveis ambientais foram: densidade da casca (BD), teor de matéria seca foliar (LDMC) e potássio foliar (LK). Níveis de significância: 0 ‘\*\*\*\*’ 0,001 ‘\*\*\*’ 0,01 ‘\*\*’ 0,05 ‘.’. As colunas apresentam a regressão padronizada, coeficiente ( $\beta$ ), significância ( $t$ ), coeficiente de determinação ajustado ( $R^2$ ), significância do modelo ( $p$ ) e critério de informação do modelo Akaike (AIC).

Traços funcionais	Variáveis ambiental	$\beta$	$t$	$R^2$	$p$	AIC
BD	Soma de bases	68.950	0.000374 ***	0.77	0.001**	59.693
	Saturação por alumínio	0.3693	0.027325 *			
LDMC	Encharcamento solo	-0.018743	0.039617 *	0.74	0.001**	33.904
	Capacidade de troca de cátions	0.532506	0.000742 ***			
LK	Capacidade de troca de cátions	22.666	0.00441 **	0.58	0.01*	66.660
	Argila	-53.369	0.01287 *			

**Tabela S6:** Modelo linear simples combinando gradientes de recursos com a média dos traços funcionais das espécies abundantes de campinarana. Os traços funcionais que apresentaram relações significativas com as variáveis ambientais foram: espessura da casca (BT), espessura foliar (LT), fósforo foliar (LT), densidade foliar (LD), nitrogênio foliar (LN) razão carbono e nitrogênio foliar (LC:N). Níveis de significância: 0 ‘\*\*\*\*’ 0,001 ‘\*\*\*’ 0,01 ‘\*\*’ 0,05 ‘.’. As colunas apresentam a regressão padronizada, coeficiente ( $\beta$ ), coeficiente de determinação ajustado ( $r^2$ ), significância do modelo ( $p$ ).

Traços funcionais	Variável ambiental	$\beta$	$r^2$	$p$
BD	Encharcamento do solo	-0.8140	0.41	0.01*

**Tabela S7:** Modelos lineares múltiplos combinando variáveis ambientais com as médias dos traços funcionais das espécies abundantes de campinarana. As características funcionais que apresentaram relações com os modelos foram: densidade da casca (BD), teor de matéria seca foliar (LDMC) e potássio foliar (LK). Níveis de significância: 0 ‘\*\*\*\*’ 0,001 ‘\*\*\*’ 0,01 ‘\*\*’ 0,05 ‘.’. As colunas apresentam a regressão padronizada, coeficiente ( $\beta$ ), significância ( $t$ ), coeficiente de determinação ajustado ( $R^2$ ), significância do modelo ( $p$ ) e critério de informação do modelo Akaike (AIC).

Traços funcionais	Variáveis ambiental	$\beta$	$t$	$R^2$	$p$	AIC
WD	Capacidade de troca de cátions	0.0156038	0.0170 *	0.59	0.02*	-37.321
	Encharcamento solo	-0.0008588	0.0219 *			
	Argila	-0.0354508	0.0442 *			
H:D	Encharcamento solo	0.0027886	0.00619 **	0.62	0.008**	-16.857
	Argila	-0.0717786	0.03818 *			
LMg	Saturação por alumínio	-0.099793	0.00102 **	0.77	0.001**	22.756
	Encharcamento solo	0.016498	0.00694 **			



**Tabela S8:** Correlações pareadas entre a médias dos traços funcionais de folha, caule e casca. Os coeficientes de correlação de Pearson são mostrados em negrito quando significativos ( $p < 0,05$ ).

	<b>WD</b>	<b>BD</b>	<b>HD</b>	<b>BT</b>	<b>LT</b>	<b>LD</b>	<b>LMA</b>	<b>L_C.N</b>	<b>LA</b>	<b>LDMC</b>	<b>LC</b>	<b>LP</b>	<b>LN</b>	<b>LK</b>	<b>LMg</b>
<b>WD</b>		<b>0.91</b>	-0.34	<b>0.93</b>	-0.46	<b>0.69</b>	0.10	0.46	-0.10	<b>0.83</b>	0.18	<b>-0.64</b>	-0.32	<b>-0.63</b>	<b>-0.77</b>
<b>BD</b>	<b>0.91</b>		<b>-0.55</b>	<b>0.95</b>	-0.23	<b>0.70</b>	0.26	<b>0.57</b>	0.09	<b>0.84</b>	<b>0.50</b>	<b>-0.51</b>	-0.20	<b>-0.81</b>	<b>-0.78</b>
<b>HD</b>	-0.34	<b>-0.55</b>		-0.40	-0.29	-0.50	<b>-0.57</b>	-0.27	0.01	-0.14	<b>-0.57</b>	-0.31	-0.29	0.34	0.31
<b>BT</b>	<b>0.93</b>	<b>0.95</b>	-0.40		-0.16	<b>0.76</b>	0.35	<b>0.69</b>	-0.04	0.89	0.27	<b>-0.67</b>	-0.44	<b>-0.69</b>	<b>-0.73</b>
<b>LT</b>	-0.46	-0.23	-0.29	-0.16		0.02	<b>0.75</b>	0.36	-0.16	-0.31	-0.06	0.32	-0.17	0.39	0.42
<b>LD</b>	<b>0.69</b>	<b>0.70</b>	<b>-0.50</b>	<b>0.76</b>	0.02		<b>0.67</b>	<b>0.83</b>	-0.45	<b>0.77</b>	0.03	<b>-0.58</b>	<b>-0.57</b>	-0.46	-0.21
<b>LMA</b>	0.10	0.26	<b>-0.57</b>	0.35	<b>0.75</b>	<b>0.67</b>		<b>0.77</b>	-0.44	0.23	-0.05	-0.09	-0.46	0.03	0.19
<b>L_C.N</b>	0.46	<b>0.57</b>	-0.27	<b>0.69</b>	0.36	<b>0.83</b>	<b>0.77</b>		-0.37	0.71	-0.01	<b>-0.66</b>	<b>-0.77</b>	-0.37	-0.03
<b>LA</b>	-0.10	0.09	0.01	-0.04	-0.16	-0.45	-0.44	-0.37		-0.14	<b>0.64</b>	0.31	<b>0.58</b>	-0.38	-0.39
<b>LDMC</b>	<b>0.83</b>	<b>0.84</b>	-0.14	<b>0.89</b>	-0.31	<b>0.77</b>	0.23	<b>0.71</b>	-0.14		0.19	<b>-0.85</b>	<b>-0.56</b>	<b>-0.76</b>	<b>-0.54</b>
<b>LC</b>	0.18	0.50	<b>-0.57</b>	0.27	-0.06	0.03	-0.05	-0.01	<b>0.64</b>	0.19		0.26	<b>0.58</b>	<b>-0.74</b>	-0.46
<b>LP</b>	<b>-0.64</b>	-0.51	-0.31	<b>-0.67</b>	0.32	<b>-0.58</b>	-0.09	<b>-0.66</b>	0.31	<b>-0.85</b>	0.26		<b>0.82</b>	0.41	0.26
<b>LN</b>	-0.32	-0.20	-0.29	-0.44	-0.17	<b>-0.57</b>	-0.46	<b>-0.77</b>	<b>0.58</b>	<b>-0.56</b>	<b>0.58</b>	<b>0.82</b>		-0.05	-0.13
<b>LK</b>	<b>-0.63</b>	<b>-0.81</b>	0.34	<b>-0.69</b>	0.39	-0.46	0.03	-0.37	-0.38	<b>-0.76</b>	<b>-0.74</b>	0.41	-0.05		<b>0.63</b>
<b>LMg</b>	<b>-0.77</b>	<b>-0.78</b>	0.31	-0.73	0.42	-0.21	0.19	-0.03	-0.39	<b>-0.54</b>	-0.46	0.26	-0.13	<b>0.63</b>	

