

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

IVAN PAPANI BASSO

VARIAÇÕES NOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES
LENHOSAS EM SAVANAS SUL-AMERICANAS: INFLUÊNCIAS DE
FATORES AMBIENTAIS E DISTÚRBIOS

Uberlândia

2024

IVAN PAPANI BASSO

VARIAÇÕES NOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES
LENHOSAS EM SAVANAS SUL-AMERICANAS: INFLUÊNCIAS DE
FATORES AMBIENTAIS E DISTÚRBIOS

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Instituto de Biologia da
Universidade Federal de Uberlândia
como requisito parcial para obtenção do
título de bacharel em Ciências
Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Vinícius de Lima
Dantas

Uberlândia

2024

IVAN PAPANI BASSO

VARIAÇÕES NOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES
LENHOSAS EM SAVANAS SUL-AMERICANAS: INFLUÊNCIAS DE
FATORES AMBIENTAIS E DISTÚRBIOS

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Instituto de Biologia da
Universidade Federal de Uberlândia
como requisito parcial para obtenção do
título de bacharel em Ciências
Biológicas.

Uberlândia, 18 de novembro de 2024.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Vinícius de Lima Dantas
Universidade Federal de Uberlândia

Ma. Waleska Barbosa Ferreira Manzan
Universidade Federal de Uberlândia

Me. Pablo Rutierry Rodrigues Silva
Universidade Federal de Uberlândia

RESUMO

As savanas ocupam cerca de 20% da superfície terrestre, apresentando uma rica diversidade de espécies. Apesar de sua importância no continente, os fatores que determinam a ocorrência dessas savanas em diferentes regiões ainda foram pouco estudados. Este estudo analisou os atributos funcionais das espécies de plantas lenhosas, como altura relativa, espessura da casca relativa e presença de espinhos, para entender as a importância relativa de pressões ambientais, como estresse hídrico, herbivoria e fogo, sobre as comunidades. Para tal, foram elaboradas listas de espécies lenhosas comuns nas savanas sul-americanas e seus atributos funcionais. Os atributos foram comparados entre as savanas usando testes de Kruskal-Wallis (atributos quantitativos) e testes exatos de Fisher para dados qualitativos. Não foram encontradas diferenças significativas na altura relativa, espessura da casca e densidade da madeira. No entanto, as savanas do Chaco se destacaram por uma maior proporção de espécies com espinhos. Esse fenômeno sugere adaptações às pressões de herbivoria, especialmente devido à megafauna histórica da região, agora extinta. Apesar das variações nos regimes de precipitação, atributos como densidade da madeira e espessura da casca não foram determinantes para a diferenciação ecológica entre as savanas, indicando pressões ecológicas semelhantes sobre esses atributos. A pesquisa sugere a importância de considerar a variação intraespecífica nos atributos funcionais, já que pode influenciar as interações ecológicas e a dinâmica das comunidades.

Palavras-chave: Cerrado; atributos funcionais; herbivoria; megafauna; savanas sul-americanas.

ABSTRACT

Savannas cover about 20% of the terrestrial surface and exhibit a rich diversity of species. Despite of their importance, the factors regulating their occurrences have been little studied. This study analyzed the functional traits of woody plant species, such as relative height, bark thickness, and presence of thorns to understand adaptations to environmental pressures, including water stress, herbivory, and fire. Common woody species in South American savannas were listed, and their functional traits were compiled. We used Kruskal-Wallis test to test for differences in quantitative traits and Fisher's Exact test for differences in qualitative traits. We did not find significant differences among savannas in traits such as relative height, bark thickness, and wood density, although the Chaco savannas stood out by presenting the highest proportion of species with thorns. This phenomenon suggests adaptations to herbivory pressures, likely due to the region's historical megafauna, now extinct. Despite variations in rainfall regimes, traits like wood density and bark thickness did not differentiate the savannas, indicating similar ecological pressures on these traits. The research also suggests that considering intraspecific variation in functional traits might be important, as it can influence ecological interactions and community dynamics.

Keywords: Cerrado; functional traits; herbivory; megafauna; South American savannas.

1. INTRODUÇÃO

As savanas ocupam uma parcela significativa da cobertura vegetal e da diversidade global, compreendendo cerca de 20% da superfície terrestre, sendo encontrado em quatro continentes: América, África, Ásia e Oceania (Nunes, 2023). Na América do Sul, as savanas são a segunda maior vegetação, após as florestas tropicais, se destacando pela maior diversidade de espécies vegetais entre as savanas do mundo (Borghetti *et al.*, 2023).

É relevante notar que a palavra "savana" tem suas raízes na América do Sul e foi mencionada pela primeira vez em 1526 pelo cronista espanhol Gonzalo Fernández Oviedo y Valdéz para descrever regiões sem árvores, mas com vegetação rasteira abundante, dando origem ao termo "sabana". "Sabana" é uma palavra derivada do termo caribenho antigo "Habana", cuja etimologia ainda é objeto de controvérsias (Walter *et al.*, 2008) e é extremamente alto o número de definições encontradas na literatura mundial. O termo savana é atribuído, atualmente, a ecossistemas nos quais árvores e arbustos ocorrem de forma dispersa sobre um estrato herbáceo, sem a presença de um dossel arbóreo contínuo, sendo comuns em áreas com padrões sazonais distintos de seca e chuva. Assim, as savanas representam ecossistemas notáveis pela coexistência significativa de dois estratos de vegetação: herbáceo e lenhoso (Medeiros, 2011). Diversos fatores influenciam as savanas, incluindo as propriedades físico-químicas do solo, o fogo, a herbivoria, a profundidade do lençol freático e as atividades humanas, como a criação de gado e a agricultura. Esses elementos são essenciais para compreender e caracterizar a dinâmica ecológica desses ecossistemas.

A vegetação savânica foi submetida a pressões seletivas que resultaram na seleção de plantas capazes de tolerar e se adaptar às pressões exercidas por solos pobres em nutrientes, inundações, herbívoros e incêndios. Na savana, o fogo desempenha um papel crucial como agente regulador e condicionante do ambiente, uma vez que várias espécies de plantas dependem dos efeitos do fogo em diferentes aspectos de seus ciclos de vida (Dantas *et al.*, 2024). Em muitos casos, o fogo é essencial para a manutenção e conservação desse bioma, pois influencia diretamente na dinâmica e na diversidade das comunidades vegetais presentes (Nunes, 2023). Algumas savanas, como as africanas, estão sujeitas à pressão herbívora por grandes mamíferos, que abrange efeitos diretos nos indivíduos e efeitos indiretos que impactam as populações, resultando em consequências para toda a comunidade vegetal (Ribeiro *et al.*, 2009).

As savanas da América do Sul (Tabela 1) exemplificam como as adaptações ao fogo geraram uma alta diversidade de espécies tropicais (Borghetti *et al.*, 2019). Estudos filogenéticos revelaram que muitas espécies lenhosas de savanas evoluíram a partir de linhagens de biomas florestais por meio da evolução de adaptações ao fogo, como cascas espessas e corticosas, mudanças nos padrões de crescimento, além da capacidade de rebrota a partir das raízes (Simon *et al.*, 2009).

Ao longo de sua história, no Plioceno e no Pleistoceno, essas savanas sofreram uma série de mudanças, como mudanças climáticas, com variações na temperatura e precipitação e a extinção de grandes mamíferos herbívoros (chamados, daqui em diante, de “megafauna”), levando à expansão e retração de savanas e florestas (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 2006; Simon *et al.*, 2009; Dantas e Pausas, 2022). Alguns autores argumentam que, em períodos secos e frios, as savanas se expandiram para a Amazônia, enquanto as florestas úmidas diminuíram, ao passo que, em épocas úmidas e quentes, as florestas úmidas avançaram novamente, e as savanas recuaram para áreas próximas às atuais (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 2006). Essas oscilações climáticas podem ter sido cruciais para a formação da diversidade de espécies nas savanas tropicais (Borghetti *et al.*, 2019). Outros autores argumentam que as savanas ocuparam a maior parte de bioma florestais modernos durante o Pleistoceno devido a presença de uma, agora extinta, megafauna (Dantas e Pausas, 2022). Esse argumento se baseia no fato de que grandes mamíferos são capazes de manter a vegetação aberta em regiões cujas condições favoreciam o desenvolvimento de florestas (Dantas e Pausas, 2022). Outros ainda argumentam que diversos fatores influenciam a transição entre áreas florestais e vegetações abertas, incluindo clima, regime de fogo, disponibilidade hídrica no solo, herbivoria, além de influências paleoambientais e características do solo. (Santos, 2013). Apesar da existência de estudos sobre a ocorrência das savanas na América do Sul, ainda há muitas incertezas associadas às suas causas regionais, principalmente devido à carência de estudos empíricos sobre o assunto (isto é, explicações frequentemente são aceitas sem uma análise mais aprofundada).

Tabela 1 - Características ambientais das savanas sul-americanas.

Região	Precipitação média anual (mm) - min	Temperatura média anual (°C) - max
Llanos do Orinoco (Norte da Venezuela)	850	28
Llanos Orientais	1500	27
Grande Savana (Sudeste da Venezuela)	1600	22
Savanas do Rio Branco/Lavrado (Norte do Brasil)	1200	29
Savanas do Rupununi (Sudeste da Guiana)	1500	27,5
Savanas do Amapá e savanas do Pará (Norte do Brasil)	2500	27
Savanas de Humaitá (Sudeste Estado do Amazonas, Brasil)	2250	26
Savanas do Pará (Norte do Brasil)	1950	28
Llanos de Mojos (Centro-Sul da Bolívia)	1300	27
Savanas do Subandino boliviano	947	21,8
Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil)	950	26
Chaco	450	24

Cerrado	1453	23,8
----------------	------	------

Fonte: Cerrado: base de dados WorldClim2; Savanas do Subandino boliviano: SEGARRA, 2017; Outras savanas: BORGHETTI ET AL, 2023.

Atributos funcionais são características morfológicas, ecofisiológicas, bioquímicas e fenológicas que desempenham um papel fundamental no estabelecimento, sobrevivência e adaptação das plantas ao ambiente em que estão inseridas (Reis, 2022). As plantas se adaptaram a uma variedade de ambientes e órgãos especializados, como espinhos e cascas grossas, representam exemplos de adaptação evolutiva às condições adversas e aos desafios de sobrevivência. Em termos funcionais, os espinhos se desenvolveram principalmente como uma estratégia de defesa contra herbívoros (Dantas & Pausas, 2022). No entanto, alguns autores acreditam que certos tipos de espinhos podem ser eficazes na adaptação a condições de aridez, intensa radiação ultravioleta ou baixas temperaturas (Bagella, 2019; Pei, 2024). Outros atributos funcionais das plantas incluem a densidade da madeira, que é crucial para diversos processos ecofisiológicos e evolutivos, influenciando o crescimento das plantas, a resistência à seca, o transporte de água e minerais, a mortalidade e a composição das comunidades vegetais (Borghetti *et al.*, 2023). Assim, atributos funcionais podem ser usados para compreender os principais determinantes das savanas em diferentes regiões da América do Sul.

O objetivo deste estudo é aprofundar a compreensão das diferenças ecológicas entre savanas da América do Sul, especialmente no que diz respeito aos principais distúrbios e fatores estressantes que são responsáveis pela ocorrência desse bioma em diferentes regiões do continente. Este trabalho propõe uma abordagem focada nos atributos funcionais das principais espécies vegetais das savanas sul-americanas para alcançar esse objetivo. Nossa hipótese é que as diferenças nos atributos funcionais das espécies vegetais entre as savanas do continente sul-americano são determinadas pelas variações nos distúrbios atuais (fogo) e passados (presença de megafauna) e estresses ambientais predominantes em cada região (estresse hídrico). Especificamente, propomos que atributos funcionais como altura relativa, presença de espinhos, espessura da casca e densidade da madeira variam significativamente entre as savanas, em resposta às condições distintas de distúrbio e estresse, como a precipitação média anual, a capacidade de alagamento das áreas e a presença de megafauna no passado.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 *Lista de Espécies*

Para testar nossa hipótese, compilamos listas com as espécies mais comuns encontradas nas savanas sul-americanas usando informações de Borghetti *et al.* (2023). Este trabalho oferece uma revisão abrangente de informações referentes às savanas encontradas no continente sul-americano, examinando conceitos desde suas características climáticas predominantes até particularidades relacionadas à vegetação e flora, incluindo espécies mais frequentes e atributos funcionais das plantas. Para as savanas da região do Chaco, apenas os gêneros dominantes foram fornecidos pela referência acima. Assim, para as savanas do Chaco, buscamos artigos de pesquisas realizadas nessas savanas (Cabral *et al.*, 2003; Bucher, 1982) e utilizamos a lista de espécies contidas nesses artigos. Além disso, o Cerrado, a maior região de savana da América do Sul, não foi incluída no estudo de Borghetti *et al.* (2023). Assim, a compilação das espécies comuns do Cerrado foi baseada no estudo de Ratter, Bridgewater e Ribeiro (2003), que fornece uma análise detalhada da composição florística dessa formação, permitindo a inclusão precisa das espécies mais representativas. Especificamente, incluímos as espécies listadas por esses autores como sendo as 20 mais comuns. Borghetti *et al.* (2023) também forneceu informações limitadas sobre as espécies presentes nas savanas do subandino boliviano. Para preencher essa lacuna, foi utilizada a tese de Segarra (2017), intitulada *Campos e savanas do subandino boliviano*, que apresenta uma lista detalhada das espécies predominantes nesta região. Entretanto, devido à insuficiência de informações sobre as espécies vegetais, o Cerrado de Beni (norte da Bolívia) e o Cerrado do centro-leste da Bolívia foram excluídos da presente análise.

Com bases nessas referências, foi montada uma planilha com as espécies mais comuns em cada uma das seguintes savanas da América do Sul: Llanos do Orinoco (Norte da Venezuela), Llanos Orientais, Grande Savana (Sudeste da Venezuela), Savanas do Rio Branco/Lavrado (Norte do Brasil), Savanas do Rupununi (Sudeste da Guiana), Savanas de Humaitá/Rio Madeira (Sudeste Estado do Amazonas, Brasil), Savanas do Amapá e savanas setentrionais do Pará (Norte do Brasil), Llanos de Mojos (Centro-Sul da Bolívia), Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil), savanas do subandino boliviano, Chaco e Cerrado.

2.2 Atributos Funcionais

Com base na lista de espécies compiladas, buscamos na literatura informações de atributos funcionais relacionados a distúrbios. Os atributos funcionais das espécies principais foram categorizados em quantitativos e qualitativos para fins de análise. Foram obtidos dados de três traços funcionais quantitativos (altura relativa, espessura da casca relativa e densidade da madeira) e um qualitativo (presença ou ausência de espinhos). Os valores dos atributos funcionais quantitativos de cada espécie foram obtidos de fontes citadas por Dantas e Pausas (2013), Dantas e Pausas (2020) e Bernardino *et al.* (2022). Para espécies cujo valor do atributo não foi encontrado, usamos a média para o gênero ou para a família (caso dados a nível de gênero não estivessem disponíveis).

Também compilamos um atributo funcional qualitativo, a presença ou ausência de espinhos, atributo relacionado a herbivoria por grandes herbívoros (Coutinho *et al.*, 2023). Para isso foi utilizado como fonte a Flora e Funga do Brasil, herbário virtual online e World Flora Online, onde os nomes das espécies foram consultados um a um. Também foram utilizados dados de Dantas & Pausas (2020).

2.3 Análises Estatísticas

Para comparar os valores dos atributos funcionais quantitativos entre savanas sul-americanas, nós usamos um teste de Kruskal-Wallis. Para comparar a proporção de espécies com espinhos entre as savanas, usamos um teste exato de Fisher para dados de contagem. Todas as análises foram conduzidas no programa R v. 4.4.1.

3. RESULTADOS

Os valores médios de atributos quantitativos e a proporção de espécies com espinho por savana, são mostrados na Tabela 2. Já as medianas e outros quartis podem ser observados nos gráficos de caixa, na Figura 1.

Tabela 2: Médias da Altura Relativa, Espessura Relativa da Casca e Densidade da Madeira, e proporção de espécies com espinhos em savanas Sul-americanas,

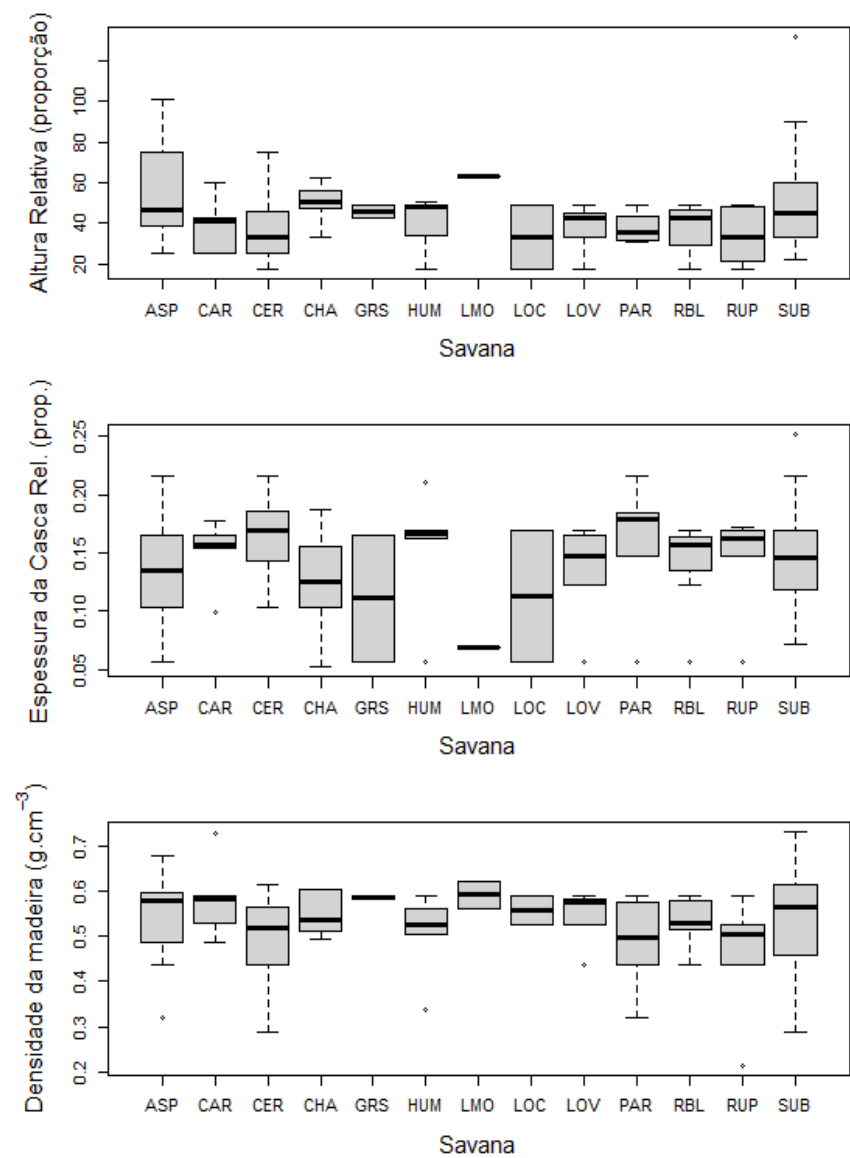
considerando apenas as espécies mais abundantes. Os códigos atribuídos a cada savana e o número de espécies consideradas também são mostrados.

Savana	Código	Nº espécies	Média AR	Média ECR	Média DM	Proporção espécies com espinhos
Cerrado	CER	19	38,04	0,16	0,49	0
Chaco	CHA	8	50,40	0,13	0,55	75%
Chapada do Araripe	CAR	5	38,95	0,15	0,58	0
Grande Savana	GRS	3	46,01	0,11	0,59	0
Llanos de Mojos	LMO	2	62,85	0,07	0,59	0
Llanos do Orinoco (Venezuela)	LOC	2	33,28	0,11	0,56	0
Llanos Orientais	LOV	5	37,66	0,13	0,54	0
Savanas de Humaitá	HUM	5	39,92	0,15	0,50	0
Savanas de Rio Branco/Lavrado	RBL	7	37,36	0,14	0,53	0
Savanas do Amapá e savanas setentrionais do Pará	ASP	10	53,87	0,13	0,54	0
Savanas do Pará	PAR	6	37,94	0,16	0,49	0
Savanas do Rupununi	RUP	5	33,84	0,14	0,45	0
Savanas do Subandino boliviano	SUB	22	51,16	0,14	0,55	0

Fonte: Autor, 2024.

Figura 1: Gráficos de caixas mostrando os atributos funcionais das espécies comuns encontradas em savanas sul-americanas. Não houve diferença significativa entre elas no

teste de Kruskal-Wallis. As abreviações usadas para cada savana estão descritas na Tabela 2.



Fonte: Elaborado pelo autor, 2024.

Não houve diferença significativa entre as savanas para os atributos funcionais quantitativos no teste de Kruskal-Wallis (Figura 1), seja para altura relativa (χ^2 de Kruskal-Wallis = 14.659, graus de liberdade = 12, P = 0.261), espessura da casca relativa (χ^2 de Kruskal-Wallis = 11.464, graus de liberdade = 12, P = 0.490) e densidade da madeira (χ^2 de Kruskal-Wallis = 12.763, graus de liberdade = 12, P = 0.387). No entanto, houve diferença na proporção de espécies com espinhos no teste de Fisher

($P \leq 0.0001$), havendo uma maior proporção de espécies comuns do Chaco (75%) com espinhos comparado ao Cerrado (0%; $P = 0.0037$) e as Savanas do Subandino Boliviano (0%; $P = 0.0037$).

4. DISCUSSÃO

Os resultados desta pesquisa trouxeram importantes percepções sobre os atributos funcionais das plantas nas savanas da América do Sul. Embora não tenhamos identificado diferenças significativas nas variáveis de altura relativa, espessura da casca e densidade da madeira entre as diferentes savanas, observamos diferença significativa em relação à proporção de espécies com espinhos. Esses resultados mostram que as savanas do Chaco se destacam por uma grande proporção de espécies com espinhos entre suas espécies mais abundantes. No Chaco, 75% das espécies mais comuns apresentaram espinhos, uma proporção consideravelmente maior em comparação com outras savanas. O Gran Chaco é o segundo domínio fitogeográfico da América do Sul, superado apenas pela Amazônia. Esta ecorregião abrange aproximadamente um milhão de quilômetros quadrados, distribuídos entre a Argentina (61%), Bolívia (11%), Paraguai (28%) e uma pequena fração do território brasileiro (0,12%) (Nakasone; De Araújo, 2023). Embora sua vegetação seja predominantemente de florestas e escrubes, manchas de savana são muito comuns. Segundo Borghetti *et al.* (2023) estima-se que cerca de 130.000 km² dessa área sejam cobertos por fitofisionomias savânicas. No Chaco Central, identificam-se dois tipos principais de savanas: uma de baixa altitude, cuja dinâmica é influenciada predominantemente por fatores edáficos, e outra controlada pelas queimadas periódicas. No Chaco Oeste, a vegetação predominante é uma floresta xerófila subtropical, com uma estação seca que dura entre 6 e 7 meses.

Os espinhos desempenham um papel crucial ao conferir resistência e dureza às plantas, funcionando como uma estratégia para reduzir o contato com herbívoros, protegendo suas partes mais vulneráveis ao ataque (Dourado *et al.*, 2016; Rindel *et al.*, 2024). As espécies de plantas lenhosas que habitam ecossistemas moldados pela herbívora costumam apresentar adaptações morfológicas e fisiológicas que minimizam os danos causados por grandes herbívoros. Embora características de defesa que não sejam mais vantajosas possam ter sido eliminadas após a extinção da megafauna, algumas adaptações, como a presença de espinhos, podem ter persistido como traços anacrônicos

(Dantas e Pausas, 2022). De fato, a região do Chaco foi reconhecida como uma das regiões que continha uma das maiores riquezas e densidades de grandes mamíferos herbívoros durante o pleistoceno (Dantas e Pausas, 2022). Esse mesmo estudo anterior mostrou que a proporção de espécies com espinhos no Chaco é uma das maiores da América Latina, sugerindo que os grandes herbívoros tiveram um papel importante na estrutura da região. No entanto, o nosso estudo é o primeiro a demonstrar que espinhos são comuns também nas savanas que persistiram na região, não apenas em florestas.

Conforme mencionado anteriormente, as savanas da América do Sul passaram e passam por pressões seletivas que promoveram a seleção de plantas capazes de tolerar e se adaptar às condições impostas por solos pobres, inundações, herbívoros e incêndios, resultando em uma alta diversidade de espécies tropicais. No entanto, em relação aos resultados obtidos para outros traços funcionais, como altura relativa, espessura da casca relativa e densidade da madeira, não foram observadas diferenças significativas nessas variáveis. Isso sugere que pressões ambientais agindo sobre tais atributos não são diferentes entre essas savanas. Por exemplo, a densidade da madeira é considerada um atributo importante para lidar com a variação no estresse hídrico. No entanto, apesar dessas savanas estarem submetidas a uma variedade de regimes de precipitação e inundação (Tabela 1; Borghetti *et al.*, 2023), esse atributo não foi importante em separar essas savanas, sugerindo que o estresse hídrico não é um fator tão importante diferenciando essas savanas. Da mesma forma, a espessura da casca relativa, um atributo associado à resistência ao fogo, não contribuiu para diferenciar as savanas, sugerindo regimes de fogo semelhantes entre elas.

A variabilidade de fatores e a ampla distribuição do bioma savana resultam em ecossistemas de savana em todo o mundo que estão sujeitos a diferentes regimes de distúrbios, abrigando floras lenhosas com distintas estratégias de resistência e resposta ao fogo (Dantas e Pausas, 2013). Em savanas em que o fogo representa o principal distúrbio, muitas plantas lenhosas desenvolveram mecanismos de isolamento térmico para seus caules e ramos, destacando-se a formação de cascas grossas e corticosas, que desempenham um papel crucial na proteção das árvores, proporcionando isolamento térmico e resguardando o caule contra ameaças externas, especialmente no contexto de incêndios (Dantas *et al.*, 2024).

As árvores ajustam seus processos fisiológicos em resposta às condições ambientais e a densidade da madeira é influenciada pela quantidade e distribuição dos

elementos anatômicos, que variam conforme as condições edafoclimáticas. Em geral, altos valores de densidade estão correlacionados com ambientes que apresentam deficiência hídrica e solos de baixa fertilidade (Oliveira *et al.*, 2012).

A coleta e análise de dados referentes a outros atributos funcionais, como a composição química das folhas, área foliar específica, nitrogênio foliar, tamanho do fruto, tamanho da semente e outros mecanismos de defesa contra herbívoros, por exemplo, poderiam revelar padrões adicionais e, possivelmente, evidenciar diferenças mais pronunciadas às respostas adaptativas das plantas frente às pressões seletivas em seus respectivos ecossistemas. Assim, estudos mais aprofundados e abrangentes, que integrem uma variedade mais ampla de traços funcionais, são fundamentais para elucidar as complexidades das interações ecológicas nas savanas e para entender as estratégias de resiliência das plantas em resposta a distúrbios ambientais.

Outra questão importante que não foi levado em consideração é a variação nos valores dos atributos funcionais referentes a indivíduos da mesma espécie. Siefert *et al.* (2015) evidencia que os traços funcionais variam no nível individual, e essa variação exerce influência nas interações entre organismos, bem como nas relações destes com o ambiente, fatores que, em última instância, direcionam a montagem e o funcionamento das comunidades. A variação intraespecífica é decorrente tanto da genética herdável quanto da plasticidade fenotípica. A altura das plantas é um atributo que apresenta uma grande variação intraespecífica; em contrapartida, traços como a densidade da madeira demonstram uma variação intraespecífica menor (Siefert *et al.*, 2015). Assim, é fundamental que futuros trabalhos considerem a variação dos atributos funcionais intraespecíficos para alcançar resultados mais precisos e representativos nas investigações sobre a dinâmica das comunidades. Além disso, embora tenhamos usado médias de traço ao nível de gênero e família para alguns gêneros e famílias, espécies podem apresentar atributos funcionais muito diferentes, principalmente quando habitam biomas diferentes (Dantas *et al.*, 2024). Finalmente, o fato de considerarmos apenas as espécies mais comuns de cada savana implicou num número muito reduzido de espécies, o que pode ter reduzido o poder dos testes estatísticos.

5. CONCLUSÃO

Nesse estudo, utilizamos atributos funcionais para testar a existência de possíveis diferenças ecológicas entre as savanas sul-americanas. Para a maioria deles, não houve diferença significativa. Essa ausência de variação é provavelmente atribuída às respostas adaptativas semelhantes que as plantas desenvolveram diante das pressões seletivas enfrentadas nos diversos tipos de savanas. As plantas parecem ter convergido em relação aos valores constatados pelos atributos estudados, independentemente de diferenças ecológicas entre os ambientes em termos de clima e profundidade do lençol freático. A falta de variação significativa pode, portanto, refletir uma resposta adaptativa comum a pressões ecológicas similares, como herbivoria e regimes de distúrbios ambientais. Uma exceção parece estar associada às savanas do Chaco, que por haverem evoluído em uma região com grande abundância de megafauna, apresenta um percentual muito maior de espécies com espinhos. De uma forma geral, esses resultados ajudam a compreender as relações ecológicas existentes entre as savanas sul-americanas.

6. REFERÊNCIA

ABE, Natália. **Relações entre traços funcionais ecologicamente importantes de espécies arbustivo-arbóreas de cerrado**. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) - Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2016.

BAGELLA, S; FILIGHEDDU, R; BENESPERI, R; GIORDANI, P; MINUTO, L; VICIANI, D; CARIA, M. C; PISANUA, S; CASAZZA, G. Thorn, spine and prickle patterns in the Italian flora. **Plant Biosystems**, v. 153, n. 1, p. 118-133, 2019.

BORGHETTI, Fabian; BARBOSA, Eduardo; RIBEIRO, Leandro; RIBEIRO, José Felipe; MACIEL, Everton; WALTER, Bruno Machado Teles. Fitogeografia das savanas sul-americanas. **Heringeriana**, [S. l.], v. 17, n. 1, p. e918014, 2023.

BORGHETTI, F.; BARBOSA, E.; RIBEIRO, L.; RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. South american savannas. In: SCOGINGS, P. F.; SANKARAN, M., eds. **Savanna Woody Plants and Large Herbivores**. Hoboken, NJ: Wiley, 2020. p. 77-122

BUCHER, E.H. Chaco and Caatinga — South American Arid Savannas, Woodlands and Thickets. In: HUNTLEY, B.J., WALKER, B.H., eds **Ecology of Tropical Savannas. Ecological Studies**, vol 42. Springer, Berlin, Heidelberg. 1982. p. 48–79

CABRAL, A. C. et al. Shrub encroachment in Argentinean savannas. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 2, p. 145-152, 2003.

COUTINHO, Jucelino da Silva. **Efeitos das mudanças no uso da terra sobre os atributos funcionais de plantas em florestas neotropicais**. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal Rural Da Amazônia, Belém, 2023.

DANTAS, V. L.; OLIVEIRA, L. C. S.; MARCATI, C. R.; SONSIN-OLIVEIRA, J. Coordination of bark and wood traits underlies forest-to-savanna evolutionary transitions. **Journal of Biogeography**, v. 51, 2024.

DANTAS, Vinicius L.; PAUSAS, Juli G. Megafauna biogeography explains plant functional trait variability in the tropics. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 8, p. 1288-1298, 2020.

DANTAS, Vinicius L.; PAUSAS, Juli G. The legacy of the extinct Neotropical megafauna on plants and biomes. **Nature Communications**, v. 13, n. 1, p. 129, 2022.

DANTAS, Vinicius L.; BATALHA, Marco A.; PAUSAS, Juli G. Fire drives functional thresholds on the savanna–forest transition. **Ecology**, v. 94, n. 11, p. 2454-2463, 2013.

DOURADO, A. C. P.; SÁ-NETO, R. J.; GUALBERTO, S. A.; CORRÊA, M. M. Herbivoria e características foliares em seis espécies de plantas da Caatinga do nordeste brasileiro. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 14, n. 3, 2016.

FLORA E FUNGA DO BRASIL. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/>. Acesso em: 24 abr. 2024.

GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. Life in the Cerrado - A South American Tropical Seasonal Ecosystem, Vol. I - Origin, Structure, Dynamics and Plant Use. Cham: Springer, 2006.

KALLARACKAL, Jose Ramirez. Wood Density: Functional Trait in Plants. Springer Nature, 2024.

MEDEIROS, Marcelo Brilhante de; FIEDLER, Nilton Cesar. **Heterogeneidade de ecossistemas, modelos de desequilíbrio e distúrbios. Biodiversidade Brasileira**, v. 1, n. 2, p. 4-11, 2011.

NAKASONE, Maria Claudia Mayumi; DE ARAÚJO, Janusa Soares. **Análise da destruição do bioma Gran Chaco: Impactos ambientais, sociais e perspectivas de conservação**. 2023. 9 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Engenharia Civil) — Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, 2023.

NUNES, Bárbara Beatriz da Silva. O Fogo nas Savanas e seu Impacto na Avifauna: Considerações para uma Melhor Conservação Ambiental. **Sociedade & Natureza**, v. 35, e68045, 2023.

OLIVEIRA, Gabriel Marcos Vieira et al. Efeito do ambiente sobre a densidade da madeira em diferentes fitofisionomias do Estado de Minas Gerais. **Cerne**, v. 18, p. 345-352, 2012.

PEI, Huiyan et al. A review of the types, functions and regulatory mechanisms of plant spines. **Plant Science**, v. 341 p. 112010, 2024.

RATTER, James Alexander; BRIDGEWATER, Sam; RIBEIRO, José Felipe. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. **Edinburgh journal of botany**, v. 60, n. 1, p. 57-109, 2003.

REIS, Laryssa et al. Atributos funcionais de espécies vegetais do Cerrado—importância, aspectos metodológicos e ecológicos. **Enciclopédia Biosfera**, v. 19, n. 40, 2022.

RIBEIRO, Fabiane Moreira Mundim. **Efeito da herbivoria por saúvas sobre a fenologia, sobrevivência, crescimento e conteúdo nutricional de árvores do Cerrado.**

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais) – Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2009.

Rindel, D. D., Moscardi, B. F., Cobos, V. A., & Gordón, F. Central Argentina vegetation characteristics linked to extinct megafauna and some implications on human populations. **The Holocene**, v.34(6), p. 744-758, 2024.

ROSNER, Sabine; MORRIS, Hugh. Breathing life into trees: the physiological and biomechanical functions of lenticels. **IAWA Journal**, v. 43, n. 3, p. 234-262, 2022.

SANTOS, Fabiana Rita do Couto. **Dinâmica dos limites floresta-savana ao norte da Amazônia e suas implicações no acúmulo de biomassa e no estoque de carbono.** Tese (Doutorado em Geociências) – Universidade do Estado do Amazonas – Manaus, 2013.

SIEFERT, Andrew et al. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. **Ecology letters**, v. 18, n. 12, p. 1406-1419, 2015.

SIMON, Marcelo F. et al. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 48, p. 20359-20364, 2009.

VILLARROEL SEGARRA, Daniel. **Campos e savanas do subandino boliviano: flora, diversidade e fitogeografia.** Tese (Doutorado em Botânica) – Universidade de Brasília – Brasília, 2017.

WALTER, Bruno Machado Teles; CARVALHO, A. M. de; RIBEIRO, José F. O conceito de savana e de seu componente Cerrado. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P.; RIBEIRO, J. F. (orgs.). **Cerrado: ecologia e flora**. v. 1. Brasília: Embrapa, 2008. p. 21-45

WORLD FLORA ONLINE. Disponível em: <https://www.worldfloraonline.org/>. Acesso em: 24 abr. 2024.

