



**UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

**TESE DE DOUTORADO**

**ESTRUTURA FILOGENÉTICA, DIVERSIDADE FUNCIONAL E  
INFLAMABILIDADE EM FOLHAS DE ESPÉCIES CAMPESTRE DO CERRADO**

**DANIELA INÁCIO JUNQUEIRA**

**Brasília - DF**

**Setembro de 2017**

**Daniela Inácio Junqueira**

**Estrutura filogenética, diversidade funcional e inflamabilidade em folhas de espécies  
campestre do Cerrado**

Tese apresentada ao programa de Pós-Graduação em Botânica  
como parte dos requisitos para a obtenção do título de doutor em  
Botânica da Universidade de Brasília

**Orientadora:** Dr.<sup>a</sup> Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz

**Brasília, DF**

**Setembro de 2017**

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

Tese de Doutorado

**DANIELA INÁCIO JUNQUEIRA**

**Título: “Estrutura filogenética, diversidade funcional e inflamabilidade em folhas de espécies campestre do Cerrado”**

Tese aprovada junto ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília  
como requisito parcial para obtenção do Título de Doutor em Botânica

**Banca Examinadora**

Profa. Dr<sup>a</sup>. Cássia Beatriz R. Munhoz  
Presidente/Orientador  
PPG-Botânica/UnB

Dr. Marcelo Fragomeni Simon  
Membro Titular  
Embrapa-Cenargen

Profa. Dr<sup>a</sup>. Heloisa Sinatora Miranda  
Membro Titular  
PPG-Ecologia/UnB

Dr. Marcelo Brilhante de Medeiros  
Membro Titular  
Embrapa-Cenargen

Prof. Dr. Eduardo Rogério Moribe Barbosa  
Membro titular  
PPG-Botânica/UnB

Dr. Bruno Machado Teles Walter  
Membro Suplente  
Embrapa-Cenargen

Brasília 21 de setembro de 2017

**Dedico esta tese principalmente à Deus, que sempre me deu forças e apoiou esta jornada, onde a caminhada foi longa e cheia de obstáculos, mas ele sempre me guiou pelos melhores caminhos...**

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço aos meus pais João Divino Junqueira e Maria Helena Inácio Junqueira por sempre estarem ao meu lado e acompanhando durante toda jornada.

Ao meu esposo Ivan Alves, pelo incentivo desde o início deste trabalho, compreensão e apoio incondicional sempre que pensei em desistir.

Obrigada a minha amada filha Alice, pelas alegrias e cada momento especial que compartilhamos, sempre proporcionando a força e a paz de espírito para finalizar esta caminhada.

A minha querida irmã Raquel Junqueira, que se disponibilizou a cuidar de minha filha, como se fosse sua, para que eu pudesse me ausentar durante a realização deste trabalho

As minhas tias e mães de coração, Maria Moraes e Maria Ozídia, que me deram abrigo, amor, carinho e desde o início me acolheram e me incentivaram a estudar.

A minha excelente orientadora Cássia Beatriz, pela confiança, carinho, paciência, dedicação e todo apoio para o desenvolvimento e finalização da tese.

Aos membros da banca examinadora, pela disponibilidade em participar e contribuir para a conclusão deste trabalho.

Aos amigos e colegas pelo companheirismo, discussões de ideias, sugestões e todo apoio.

A Gabriella Ferreira, que além das coletas de campo sempre me ajudou nos experimentos.

Aos amigos e colegas que participaram dos trabalhos de campo. Obrigada pela paciência e dedicação

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado.



## SUMÁRIO

<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	IX
<b>ÍNDICE DE TABELAS</b> .....	XII
<b>RESUMO</b> .....	14
<b>ABSTRACT</b> .....	16
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	18
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	22
<b>CAPÍTULO 1</b>	
Características foliares determinam diferenças na inflamabilidade entre espécies herbáceo-arbustivo de Cerrado?.....	27
<i>Resumo</i> .....	27
<i>Introdução</i> .....	29
<i>Material e Métodos</i> .....	32
<i>Resultados</i> .....	35
<i>Discussão</i> .....	48
<i>Referências</i> .....	53
<i>Material Suplementar</i> .....	61
<b>CAPÍTULO 2</b>	
Contribuições do ambiente edáfico e do clima na estruturação filogenética de comunidades herbáceo-subarbustivas em Veredas .....	71
<i>Resumo</i> .....	71
<i>Introdução</i> .....	73

<i>Material e Métodos</i> .....	76
<i>Resultados</i> .....	81
<i>Discussão</i> .....	86
<i>Referências</i> .....	90
<i>Material Suplementar</i> .....	97

## Lista de Figuras

### Capítulo 1

**Figura 1.** Relações evolutivas entre as espécies (Tree R20080147; Webb & Donoghue, 2005). Os traços são representados pelos valores médios das características das plantas e de inflamabilidade das folhas frescas e secas. Os valores das características são indicados pela proporção do tamanho dos círculos. Um sinal filogenético diferente de zero foi encontrado para inflamabilidade das folhas frescas (FLF), inflamabilidade da folha seca (DLF), conteúdo de água (Water), comprimento (Length), área foliar específica (SLA) e espessura (Thickness).....36

**Figura 2.** Inflamabilidade da folha fresca com interação das características foliares. a) conteúdo de água na folha (Water-%) em relação a largura da folha (Width – cm) que está dividida em três categorias de largura. b) Espessura da folha (Thickness – mm) com o comprimento da folha (Length -cm), dividido em três categorias de comprimento.....39

**Figura 3.** Interação entre a inflamabilidade da folha fresca com as características foliares conteúdo de água (water-%) e espessura da folha (Thickness–mm) e largura da folha (Width-cm). a) folhas estreias e b) folhas largas. A espessura da folha foi subdividida em três categorias para melhor visualizar os efeitos das interações.....40

**Figura 4.** Diferenças na ignição de folhas frescas de plantas graminóides e não graminóides entre folhas estreitas (a) e largas (b) em relação ao comprimento da folha.....40

**Figura 5.** Interação entre a inflamabilidade da folha fresca (Log(FLF)- tempo em segundos) entre a quantidade de água nas folhas (Water-%) com interação da área foliar específica (SLA-cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>), dividida em três categorias de áreas foliar, e largura da folha. a) folhas estreitas e b) folhas largas.....41

**Figura 6.** Interação entre as variáveis que influenciam a inflamabilidade da folha fresca (Log (FLF)-tempo em segundos) em relação quantidade de água nas folhas com interação da área foliar específica (SLA) dividida em três categorias de áreas foliar. a) folhas estreitas e b) folhas largas.....42

**Figura 7.** Comparação entre as variáveis que influenciam a inflamabilidade da folha seca (Log (DLF)-tempo em segundos) de plantas graminóides e não graminóides. a) comparando com a largura da folha (Width-cm) e b) área foliar específica (SLA –  $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$ ).....42

**Figura 8.** Interação entre a inflamabilidade da folha seca (Log (DLF)-tempo em segundos) de plantas graminóides e não graminóides e a interação com espessura (Thickness-mm) e largura da folha (Length-cm), em a) folhas pequenas e b) folhas compridas.....43

**Figura 9.** Inflamabilidade da folha seca (Log (DLF) - tempo em segundos) e interação entre o comprimento da folha (Length-cm), espessura (Thickness-mm) e largura (Width-cm). Espessura foi dividida em três categorias. Em a) folhas estreitas e b) folhas largas referentes a largura (Width-cm).....44

**Figura 10.** Interação entre a inflamabilidade da folha seca (Log(DLF)-tempo em segundos) comparado plantas graminóides e não graminóides com interação do comprimento da folha (Length-cm) com a largura da folha (Width-cm). a) folhas estreitas e b) folhas largas .....44

**Figura 11.** Inflamabilidade das folhas frescas (Log (FLF) -tempo em segundos) em campo seco comparando a plantas graminóides e não graminóides em relação ao a) comprimento da folha (Length-cm) e b) largura da folha (Width-cm).....46

**Figura 12.** Inflamabilidade das folhas secas (log(DLF) - tempo em segundos) em plantas graminóides e não graminóides, comparando com a) espessura da folha

(Thickness-mm), b) comprimento da folha (length-cm) e c) largura da folha (width-cm).....46

**Figura 13.** Inflamabilidade das folhas secas ( $\log(\text{DLF})$  - tempo em segundos) em plantas graminóides e não graminóides com interação com o comprimento da folha (Length-cm) e área foliar específica ( $\text{SLA-cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ ). a) SLA baixo e b) SLA alto.....47

**Figura 14.** Inflamabilidade das folhas secas ( $\log(\text{DLF})$ -tempo em segundos) com interação com o comprimento da folha (Length-cm) área foliar específica ( $\text{SLA-cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ ) e largura da folha (Width-cm), a) folhas estreitas e b) direita folhas largas.....48

## Capítulo 2

**Figura 1.** Localização dos 13 sítios de Veredas utilizadas para compor o pool de espécies herbáceo-arbustivo. Distrito Federal (DF1, DF2, DF3 e DF4), Goiás (GO1, GO2, GO3 e GO4), Minas Gerais (MG1) e Tocantins (TO1, TO2, TO3 e TO4), no Brasil (Fonte: Bijos 2017).....81

**Figura 2.** Diagrama de Venn mostrando a proporção de variância explicada por cada um dos fatores e as contribuições de cada fator. Onde X1 representa as variáveis edáficas, X2 as variáveis climáticas o X3 o espaço (latitude e longitude).....85

## Lista de Tabelas

### Capítulo 1

**Tabela 1.** Inflamabilidade das folhas frescas e secas em campo úmido e as interações entre as características foliares em relação ao tempo de ignição. Todos valores apresentados na tabela são significativos na análise de modelos lineares. Form(Ngram)-Plantas não graminóides, Water – Conteúdo de água na folha, Thickness – espessura da folha, Width – largura da folha, Length -comprimento da folha, SLA – área foliar específica. Pr(>F): Valor de *P* estimado pela ANOVA, Estimate: interação, t value: valor da análise de lm.....82

**Tabela 2.** Inflamabilidade das folhas frescas e secas em campo seco, e as interações entre as características foliares em relação ao tempo de ignição. Todos valores apresentados na tabela são significativos na análise de modelos lineares.. Form(Ngram)-Plantas não graminóides, Water – Conteúdo de água na folha, Thickness – espessura da folha, Width – largura da folha, Length -comprimento da folha, SLA – área foliar específica. Pr(>F): Valor de *P* estimado pela ANOVA, Estimate: direção da interação, t value: valor da análise de lm.....83

### Capítulo 2

**Tabela 1.** Índice de diversidade beta filogenética (índice de dissimilaridade PhyloSor) entre comunidades herbáceo-arbustivas de Veredas no Brasil Central. Abaixo da diagonal, índice PhyloSor da diversidade beta filogenética. Acima na diagonal, referente a diversidade beta taxonômica. Em negrito dissimilaridade > 60%.....82

**Tabela 2.** Valores da diversidade filogenética e da estrutura filogenética das comunidades herbáceo-arbustivas em Veredas no Brasil Central. Onde PD é a

diversidade filogenética de Fhait, MNTD é a distância média do taxon mais próximo e MPD é distância média par-apar.....83

**Tabela 3.** Medidas da diversidade filogenética das plantas herbáceo-arbustivas de 13 Veredas (Unidade de Conservação/estado): Índice de taxon mais próximo (NTI) e índice de relacionamento líquido (NRI). Os valores em negrito são aqueles que indicam agrupamento significativo ( $> 1.96$ ) ou sobredispersão significativa ( $< -1.96$ ).....84

**Tabela 4.** Parâmetros de análises de variância (ANOVA) entre o índice do táxon mais próximo (NTI) e o índice de parentesco líquido (NRI) das espécies com as variáveis edáficas e climáticas das 13 Veredas. Os valores de coeficientes significativos em  $\alpha = 0,05$  estão em negrito.....85

## RESUMO

A flora do bioma Cerrado possui um estrato herbáceo-arbustivo que representa 85% de sua riqueza florística, com muitas espécies típicas e exclusivas. É possível diferenciar em meio ao Cerrado, formações campestres tipicamente úmidas e secas com diferenças no gradiente de umidade do solo, onde em porções mais alagadas se encontram as Veredas, caracterizadas pela presença da palmeira *Mauritia flexuosa* L. f. Nesta fitofisionomia ocorre o predomínio do estrato herbáceo-subarbustivo com elevado número de espécies graminóides, se tornando ambientes propícios ao fogo, que exerce importante papel sobre a vegetação do cerrado, e tende a diversificar e manter as características deste ambiente através da filtragem ambiental. Além do fogo, fatores abióticos, como a disponibilidade de nutrientes do solo e disponibilidade de água, agem como limitações que atuam na seleção e evolução das comunidades. Apesar da sua importância, o componente herbáceo-arbustivo do Cerrado carece de estudos que levem em consideração a inflamabilidade e estrutura filogenética. Assim analisamos este componente em diferentes aspectos. No primeiro capítulo abordamos características foliares relacionadas a inflamabilidade de espécies herbáceo-arbustivas. Medimos características foliares e de inflamabilidade e testamos a presença de sinal filogenético de *Pagel* sob os traços. Testamos diferenças na inflamabilidade entre espécies graminóides e não graminóides por ANOVA e as interações das variáveis sobre a inflamabilidade por modelos lineares. Um sinal filogenético foi encontrado para inflamabilidade e características foliares. As folhas secas das plantas graminóides entram em de ignição antes das plantas não graminóides, e várias características foliares apresentaram interações que se relacionaram com diferenças na inflamabilidade. O sinal pode estar relacionado a características de sazonalidade dos ambientes que as espécies ocorrem, assim como adaptação das espécies ao fogo. Reforçamos a necessidade de se prevenir incêndios que possam se alastrar pela vegetação vizinha sensível e tomar grandes proporções. Já no segundo capítulo estudamos a estrutura filogenética das Veredas, partindo do pressuposto que a composição de espécies é conduzida pela heterogeneidade ambiental regida por diferenças espaciais, edáficas e climáticas. Compilamos uma lista de 373 espécies para 13 sítios de Veredas. A filobeta-diversidade foi medida pela dissimilaridade de *Pylosor*, e a estrutura filogenética avaliada pela diversidade filogenética de Faith, índice de parentesco líquido e índice do táxon mais próximo. Para determinar se a variação nas características edáficas e climáticas se relacionam à variação da diversidade filogenética fizemos uma ANOVA, e para investigar a contribuição de cada componente uma com a diversidade

filogenética fizemos a partição da variância. A dissimilaridade filogenética entre as Veredas foi alta, mas menor que a diversidade taxonômica. Encontramos agrupamento filogenético apenas para três Veredas de Tocantins e uma de Minas Gerais e dispersão em uma do Distrito Federal. A estrutura filogenética das Veredas é conduzida pela heterogeneidade ambiental regida por diferenças espaciais, edáficas e climáticas na diversificação de plantas. Eventos históricos relacionados a filtragem ambiental se mostraram importantes para a diversificação das espécies, já que as Veredas são ambientes que surgiram a partir de flutuações climáticas.

**Palavras-chaves:** Comunidade vegetal, Veredas, filobeta-diversidade, heterogeneidade ambiental, fogo no Cerrado, traços foliares.

## Abstract

The Cerrado flora herb-shrub represents 85% of floristic richness, with many typical and exclusive species. It is possible to differentiate in the middle of the Cerrado typical dry and wet formations with different soil moisture gradients, where in the most flooded portion they are palm swamp, characterized by presence of palm *Mauritia flexuosa* L. f. In these phytophysionomies, the herb-shrub flora predominates with a high number of grass species, making the environment conducive to fire, which exerts an important role on the vegetation of the Cerrado, diversifying and maintaining the characteristics of environments through the environmental filter. In addition to fire, abiotic forces such as availability of soil nutrients and availability of water act as limitations that affect the selection and evolution of communities. Although its importance of the herb-shrub component of the Cerrado requires studies account the flammability and phylogenetic structure, we analyzed this component in different aspects. In the first chapter, we studied leaf traits relatedness to flammability of herb-shrub species. We measured foliar and flammability traits and tested the presence of Pagel 's phylogenetic signal under the traits. We then tested relationships among flammability between grass and non-grass species by ANOVA and the interactions of variables flammability by linear models. A phylogenetic signal was found for flammability and leaf traits. The dry leaves of the grass ignited before the non-grass plants, and several leaf characteristics showed interactions that related to differences in flammability. The signal can be related to seasonal characteristics of the environments that species occur, as well the adaptation of the species to fire. We emphasize the need prevent fires that may spread through the nearby vegetation sensitive to fire. In the second chapter, we study the phylogenetic structure of the palm swamp, starting from the assumption that the species composition is driven by the environmental heterogeneity governed by spatial, edaphic and climatic factors. We compiled a list of 373 species present on 13 palm swamp sites. Phylobetadiversity was measured by the dissimilarity of Pylosor, and the phylogenetic structure evaluated by the phylogenetic diversity of Faith's, nearest relative index and nearest taxon index. To determine the variation in edaphic and climatic characteristics are related to the variation of the phylogenetic diversity we did a ANOVA, and for the contribution each component of with the phylogenetic diversity we made the partition of the variance. The phylogenetic dissimilarity between the palm swamp was high, but lower the taxonomic diversity. We found phylogenetic clustering only for three palm swamp of Tocantins and one of Minas Gerais and dispersion in one of the Federal District. The

phylogenetic structure of the palm swamp is driven by environmental heterogeneity governed by spatial, edaphic and climatic differences in plant diversification. Historical events related to environmental filters proved to be important for the diversification of species, since the palm swamp are environments that have emerged from climatic fluctuations.

**Key words:** Plant community, palm swamp, phylobetadiversity, environmental heterogeneity, fire in the Cerrado, leaf traits.

## INTRODUÇÃO GERAL

O bioma Cerrado abrange cerca de 23% do território nacional (Oliveira-Filho & Ratter 2002). O clima da região é do tipo Tropical de Savana com grande sazonalidade (Aw de acordo com a classificação de Köppen), com dois períodos climáticos bem definidos: um período chuvoso, onde a precipitação ocorre predominantemente de outubro a abril, e uma estação seca, nos meses de maio a setembro (Eiten 1979; Silva *et al.* 2008).

Sua flora abriga entre 20 e 50% da biodiversidade brasileira, sendo considerado um bioma prioritário para conservação no planeta (Myers *et al.* 2000; Mendonça *et al.* 2008). É caracterizado como savana por características de sua vegetação herbácea contínua, com descontinuidades de arbustos e árvores (Sarmiento 1983; Walter *et al.* 2008). Segundo Eiten (1994) a paisagem do Cerrado varia com extensas formações savânicas, interceptadas por matas de galeria ao longo dos cursos d'água, onde se distinguem fitofisionomias que variam desde campestres até florestais (Ribeiro & Walter 2008).

Neste mosaico intercalado de formações campestres, savânicas e florestais a flora herbácea-arbustiva do Cerrado representa 85% da riqueza florística, com cerca de 10.600 espécies (Mendonça *et al.* 2008). Entre as formações campestres e savânicas situadas sob solos bem drenados um elevado compartilhamento de espécies é observado, porém nas fitofisionomias campestres sob solo saturado de água a flora é típica com muitas espécies exclusivas (Amaral *et al.* 2017; Silva *et al. in press*). Estas formações campestres, tipicamente úmidas ou secas apresentam floras predominantemente distintas (Tannus & Assis 2004; Munhoz & Felfili 2006; Munhoz *et al.* 2008) e dinâmicas em resposta ao fogo (Amaral *et al.* 2013).

Um tipo de comunidade que se destaca neste componente herbácea-arbustivo são as Veredas. Estas comunidades ocorrem em áreas de nascentes em meio a formações savânicas, comumente em transição com matas de galeria em solos bem drenados (Eiten 1979, 1994). A principal característica destes ambientes é a presença da palmeira *Mauritia flexuosa* L.f. (buriti), que normalmente ocorre na porção alagada e rodeada por vegetação composta por uma densa cobertura herbácea-subarbustiva, com predominância de espécies graminóides (Ramos *et al.* 2006; Ribeiro & Walter 2008).

Estas fitofisionomias tipicamente campestres e as Veredas são comunidades que se caracterizam pelo predomínio do estrato herbácea-subarbustivo e de pequenos arbustos, com elevado número de espécies graminóides (Eiten 1979; Ribeiro & Walter 2008), e são reguladas pelos efeitos do fogo, pastagem e baixa precipitação anual (White *et al.* 2000;

Gibson 2009). A passagem do fogo exerce importante papel sobre a vegetação do Cerrado, e tende a diversificar e manter as características deste ambiente, agindo como um filtro ambiental (Gottsberger & Silberbauer-gottsberger 2006; Medeiros & Miranda 2008;), sendo assim, as espécies de cerrado, assim como as outras de savanas, evoluíram com o fogo (Simon *et al.* 2009).

O fogo tem desempenhado papel importante na formação de comunidades e no funcionamento dos ecossistemas, exercendo uma pressão importante em muitos biomas mundiais (Reich *et al.* 2001; Schwilk & Ackerly 2001; Pausas & Keeley 2009). Ele atua na evolução das espécies, modelando as comunidades locais (Anderson & Anderson 2010; Keeley *et al.* 2011), estruturando as comunidades através do seu papel de filtragem, de forma a selecionar as espécies de plantas que podem sobreviver ou regeneram após um incêndio (Verdú & Pausas 2007; Pausas & Verdú 2008). No processo de filtragem ambiental, além do fogo, as forças abióticas como a disponibilidade de nutrientes do solo e a disponibilidade de água, agem como pressão nas comunidades vegetais, e características que lhes dão a capacidade de superar as limitações impostas pelo ambiente acabam sendo selecionadas na evolução das espécies (Keddy 1992; Weiher & Keddy 1995; Dantas *et al.* 2013).

Nas áreas campestres, dominadas por gramíneas, durante a estação chuvosa há grande produção de biomassa verde, e na estação seca, a maior parte de sua biomassa aérea produzida fica seca e morre (Klink & Solbrig 1996), o que torna a vegetação destes ambientes altamente suscetíveis a queimadas (Sato & Miranda 1996; Miranda *et al.* 2002; Miranda & Sato 2005). Essa vegetação acaba fornecendo a fonte de combustível para incêndios, e sua propagação depende em grande parte da inflamabilidade das plantas, que varia muito de acordo com as características das espécies (Fonda 2001; Murray *et al.* 2013; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

Muitos estudos tem examinado as características relacionadas a inflamabilidade das plantas como adaptação ao fogo, sendo frequentemente associadas a composição e arquitetura dos seus tecidos, ao teor de umidade e principalmente, a habilidade de queimar das folhas (Cornelissen *et al.* 2003; Scarff & Westoby 2006; Pausas *et al.* 2012; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Características que aumentam a inflamabilidade são importantes contribuintes para regimes de fogo, deste modo identificar as características das plantas que determinam sua inflamabilidade melhoraria a compreensão do por quê algumas plantas queimam mais que outras e isto poderia esclarecer como a inflamabilidade está relacionada com outras características que influenciam onde as espécies ocorrem e como elas afetam as propriedades do ecossistema (Murray *et al.* 2013).

Estudos sobre a estrutura filogenética podem produzir informações adicionais sobre os processos ecológicos, que atuam na composição das espécies (Webb *et al.* 2002; Cavender-Bares *et al.* 2009; Cadotte *et al.* 2013). A inclusão de uma perspectiva filogenética na ecologia de comunidades nos possibilita compreender há quanto tempo as espécies coexistem, quais processos ecológicos moldaram a forma de organização da comunidade ao longo do tempo, e de que forma esses processos se relacionam com a história evolutiva dos táxons (Webb 2000; Larkin *et al.* 2015).

Apesar da sua importância, pela riqueza de espécies reconhecida, estudos que levem em consideração a inflamabilidade e estrutura filogenética são ausentes para o componente herbáceo-arbustivo do Cerrado. Este componente, do ponto de vista ecológico, mostra elevada relação com o ambiente e com o espaço, de maneira que as variações ambientais e espaciais podem influenciar na composição e distribuição das espécies (Munhoz & Felfili 2008; Munhoz *et al.* 2008; Amaral *et al.* 2017). Neste estudo analisamos o componente herbáceo-arbustivo do Cerrado em diferentes aspectos. Primeiro, abordamos características relacionadas a inflamabilidade de espécies herbáceo-arbustivas típicas do Cerrado, devido a importância do fogo sobre este componente. Em seguida estudamos a estrutura filogenética das Veredas, partindo do pressuposto que sua composição em espécies vegetais é conduzida pela heterogeneidade ambiental, regida por diferenças espaciais, edáficas e climáticas na diversificação de plantas.

Assim a tese foi dividida em dois capítulos:

- Capítulo I: Características foliares determinam diferenças na inflamabilidade entre espécies herbáceo-arbustivo de Cerrado? Onde abordamos: (1) se existe um sinal filogenético nas características foliares e de inflamabilidade, (2) se espécies de Cerrado filogeneticamente mais próximas compartilham tempos de ignição semelhantes, (3) se existem diferenças no tempo de ignição das folhas queimadas frescas e secas entre espécies de plantas graminóides e não graminóides, e (4) como as características foliares medidas se relacionam com a inflamabilidade e se apresentam de formas diferente em relação ao ambiente que estas plantas habitam.
- Capítulo II: Contribuições do ambiente edáfico e do clima na Estruturação Filogenética de Comunidades Herbáceo-Subarbustivas em Veredas. Procurando responder as seguintes perguntas: (1) A diversidade beta filogenética se mostra diferente da diversidade taxonômica? (2) há variação na diversidade filogenética entre as comunidades de Veredas (3) as comunidades foram estruturadas sob a ação de filtros ambientais (umidade do solo) apresentando agrupamento filogenético? (4) Como variações entre o ambiente edáfico, o clima e o espaço se relacionam com a estrutura filogenética das comunidades de Veredas?

\* Ambos capítulos formatados segundo as normas do periódico *Journal of Ecology*.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amaral, A. G., Munhoz, C. B. R., Eugênio, C. U. O. & Felfili, J. M. (2013) Vascular flora in dry-shrub and wet grassland Cerrado seven years after a fire, Federal District, Brazil. *Check List*, **9**, 487–503.
- Amaral, A. G., Munhoz, C. B., Walter, B. M., Aguirre-Gutiérrez, J., & Raes, N. (2017) Richness pattern and phytogeography of the Cerrado's herb-shrub flora and implications for conservation. *Journal of Vegetation Science*, **28**, 848–858.
- Anderson, S. & Anderson, W. (2010) Ignition and fire spread thresholds in gorse (*Ulex europaeus*). *International Journal of Wildland Fire*, **19**, 589-598
- Cadotte, M., Albert, C. H., & Walker, S. C. (2013) The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. *Ecology Letters*, **16**, 1234-1244.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V., & Kembel, S. W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters*, **12**, 693-715.
- Cornelissen, J. H. C, Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P. B, Steege, H., Morgan, H. D., Heijden, M. G. A., Pausas, J.G. & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335-380.
- Dantas, V. L. Batalha, M. A. & Pausas, J. G. (2013) Fire drives functional thresholds on the savanna - forest transition. *Ecology*, **94**, 2454–2463.
- Eiten, G. (1972) The Cerrado Vegetation of Brazil. *The Botanical Review*, **38**.
- Eiten, G. (1979) Formas fisionômicas do Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, **2**, 139-148.
- Eiten, G. (1992) Natural Brazilian vegetation types and their causes. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, **64**, 35-65.
- Eiten, G. (1994) Vegetação do cerrado. *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas*, **2**, 17-73
- Fonda, R.W. (2001) Burning characteristics of needles from eight pine species. *Forest Science*, **47**, 390-396.
- Gibson, D. J. (2009) *Grasses and grassland ecology*. New York: Published in the United States by Oxford University Press. 299 p.
- Gottsberger, G., & Silberbauer-Gottsberger, I. (2006) *Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem*. Reta Verlag, Germany. 659 p.

- Keddy, P. A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157-164.
- Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J. & Bradstock, R. A. (2011) Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, **16**, 406-411.
- Klink, C. A. & Solbrig, O. T. (1996) Efeito do fogo na biodiversidade de plantas do Cerrado. In *Biodiversidad y funcionamiento de pastizales y sabanas en América Latina*. (eds. Sarmiento, G. & Cabido, M. ) Cytel y Cielat. p.231-244.
- Larkin, D. J., Hipp, A. L., Kattge, J., Prescott, W., Tonietto, R. K., Jacobi, S. K., & Bowles, M. L (2015) Phylogenetic measures of plant communities show long-term change and impacts of fire management in tallgrass prairie remnants. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 1638-1648.
- Medeiros, M. B. & Miranda, H. S. 2008. Post-fire resprouting and mortality in Cerrado woody plant specie. *Edinburgh Journal of Botany*, **65**, 1-16.
- Mendonça, R. C. Felfili, J. M., Walter, B. M. T. & Silva-Junior, M. C. (2008) *Flora vascular do Bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies*. Cerrado: ecologia e flora, 423-1279.
- Miranda H.S., Bustamante, M.M.C. & Miranda, A.C. (2002) The fire factor. In *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (eds. P. S. Olivera and R.J. Marquis). pp.51-68. Columbia University Press, New York, New York, USA.
- Miranda, H. S. & Sato, M. N. (2005). Efeitos do fogo na vegetação lenhosa do Cerrado. In *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. (eds. Scariot, A., Sousa-Silva, J. C., Felfili, J. M.). p.95-103. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Munhoz, C.B. R., Felfili, J.M.& Rodrigues, C. (2008) Species-environment relationship in the herb-subshrub layer of a moist Savanna site, Federal District, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **68**, 25-35.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. (2004). Composição florística do estrato herbáceo-subarbustivo em uma área de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer*, **13**, 85-113.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. (2008) Florística do estrato herbáceo-subarbustivo de um campo limpo úmido em Brasília, Brasil. *Biota Neotropica*.
- Murray, B. R., Hardstaff, L. K. &Phillips, M. L. (2013) Differences in Leaf Flammability, Leaf Traits and Flammability-Trait Relationships between Native and Exotic Plant Species of Dry Sclerophyll Forest. *PloS one*, **8**, e79205.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.

- Oliveira Filho, A.T.& Ratter, J.A. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In *The cerrados of Brazil*. (eds. Oliveira P.S.e Marquis) R.J. pp.91-120. Columbia University Press, New York.
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2009) A burning story: the role of fire in the history of life. *BioScience*, **59**, 593-601.
- Pausas, J. G., & Verdú, M. (2008) Fire reduces morphospace occupation in plant communities. *Ecology*, **89**, 2181-2186.
- Pausas, J. G., Alessio, G. A., Moreira, B. & Corcobado, G. (2012) Fire enhances flammability in *Ulex parviflorus*. *New Phytologist*, **193**, 18-23.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P.&Urcelay, C. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, **61**, 167-234.
- Ramos, M.V.V., Curi, N., Motta, P.E.F., Vitorino, A.C.T., Ferreira, M.M. & Silva, M.L.N. (2006) Veredas do Triângulo Mineiro: solos, água e uso. *Ciência e Agrotecnologia Lavras*, **30**, 283-293.
- Reich, P. B., Peterson, D. W., Wedin, D. A., & Wrage, K. (2001) Fire and vegetation effects on productivity and nitrogen cycling across a forest-grassland continuum. *Ecology*, **82**, 1703–1719.
- Ribeiro, J.F.& Walter, B.M.T. (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In *Cerrado: Ecologia e flora* (eds. S. M. Sano; S.P. Almeidae J.F. Ribeiro) pp. 151-199. EMBRAPA-CPAC, Brasília.
- Sarmiento, G. (1983). *The savannas of tropical America*. Ecosystems of the world.
- Sato, M. N. Garda, A. A. & Miranda, H.S. (1998) Fire effects in the mortality rate of woody vegetation in Central Brazil. *Proceedings of the 3rd International Conference on Forest Fires Research*. Coimbra.
- Scarff, F.R. & Westoby, M. (2006.) Leaf litter flammability in some semi-arid Australian woodlands. *Functional Ecology*, **20**, 745–752.
- Schwilk, D. W.& Ackerly, D. D. (2001) Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos*, **94**, 326–336.
- Silva, D. P. D. *em preparação* (2017). Composição, estrutura e diversidade da vegetação herbáceo-arbustiva em Veredas no Jalapão, Tocantins. Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília.

- Silva, F. A. M., Assad, E. D. & Evangelista, B. A. (2008) Caracterização climática do bioma Cerrado. In *Cerrado: ecologia e flora* (eds. S.M. Sano; S.P. Almeida & J.F. Ribeiro). Pp69-88. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília.
- Simon, M.F., R. Grether, L.P. Queiroz, C. Skema, R.T. Pennington, & C.E. Hughes. (2009) Recent assembly of the cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Science*, **106**, 20359-20364.
- Tannus, J. L., & Assis, M. A. (2004). Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de cerrado, Itirapina-SP, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*, **3**, 489-506.
- Verdú, M. & Pausas, J. G. (2007) Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. *Journal of Ecology*, **95**, 1316-1323.
- Walter, B. M. T., Carvalho, A. M., & Ribeiro, J. F. (2008) O conceito de savana e de seu componente Cerrado. In *Cerrado: ecologia e flora*. (eds. Sano, SM; Almeida, SP; Ribeiro, JF Cerrado)pp. 21-45. Embrapa, Brasília.
- Webb, C. O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, **156**, 145-155.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, **1**, 475-505.
- Weiher, E. & Keddy, P. A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, **74**, 159-164.
- White, R. Murray S. & Rohweder M. (2000) *Pilot analysis of global ecosystems: grassland ecosystems technical report*. Washington: World Resources Institute. 69p.

## **Capítulo 1:**

**Características foliares determinam diferenças na inflamabilidade entre espécies herbáceo-arbustivo de Cerrado?**

## Capítulo 1:

### **Características foliares determinam diferenças na inflamabilidade entre espécies herbáceo-arbustivo de Cerrado?**

#### **RESUMO**

1. O fogo atua na modelagem e ecologia das comunidades de plantas em todo o mundo, atuando na evolução das espécies e na modelagem das comunidades locais. O Cerrado é um bioma com histórico de incêndios frequentes, e suas características como a sazonalidade climática, e vegetação aberta dominada favorecem a ocorrência de incêndio, que junto a outros fatores agem como filtros ambientais selecionando características agrupadas e exibindo conservadorismo de traços com presença de sinal filogenético.
2. Como a vegetação herbáceo-arbustivo do Cerrado é dominada por gramíneas altamente inflamável, esperamos que suas plantas conservem características foliares e de inflamabilidade através da presença de sinal filogenético. Verificamos (1) se existe um sinal filogenético nas características foliares e de inflamabilidade, (2) se espécies de Cerrado filogeneticamente mais próximas compartilham tempos de ignição semelhantes, (3) se existem diferenças no tempo de ignição das folhas queimadas frescas e secas entre espécies de plantas graminóides e não graminóides, e (4) como as características foliares medidas se relacionam com a inflamabilidade e se apresentam de formas diferente em relação ao ambiente que estas plantas habitam.
3. Selecionamos 85 espécies de plantas herbáceo arbustiva típicas do cerrado para medirmos características foliares e de inflamabilidade e testarmos a presença de sinal filogenético de *Pagel*. O tempo de ignição das espécies foi simulado em Mufla, e registrado como o tempo em segundo. Então testamos as diferenças na inflamabilidade entre espécies graminóides e não graminóides por ANOVA e as interações das variáveis sobre a inflamabilidade por modelos lineares.
4. Um sinal filogenético foi encontrado para de inflamabilidade e características foliares medidas. As plantas graminóides quando secas apresentam menores tempo de ignição que as plantas não graminóides. As características foliares das espécies graminóides e não graminóides tanto secas como frescas, apresentaram interações que se relacionaram com diferenças na inflamabilidade.

5. O sinal pode estar relacionado a características de sazonalidade dos ambientes que as espécies ocorrem, assim como adaptação das espécies ao fogo, onde espécies filogeneticamente relacionadas tendem a responder a ação dos filtros ambientais que atuam na comunidade. As espécies graminóides apresentaram tempos de ignição menores que as não graminóides, uma vez que gramíneas são caracterizadas pela alta inflamabilidade. Para as folhas frescas uma variável determinante nas diferenças no tempo de ignição é o conteúdo de água associada a espessura e largura da folha, uma vez que a água tem que ser vaporizada para que o tecido se inflame, onde as folhas secas pela falta de umidade acelera o tempo de ignição, reforçando a necessidade de se prevenir incêndios que podem se alastrar pela vegetação vizinha tomar grandes proporções, onde fornecemos informações úteis para o planejamento e implementação do gerenciamento de incêndio.

**Palavras chave:** Sinal filogenético, ignição, fogo no Cerrado, traços foliares.

## INTRODUÇÃO

Os incêndios moldam a ecologia das comunidades de plantas em todo o mundo (Anderson 1970; Anderson & Anderson 2010), atuando na evolução das espécies e na modelagem das comunidades locais (Anderson & Anderson 2010; Keeley *et al.* 2011) e no funcionamento dos ecossistemas (Schwilk & Ackerly 2001). O fogo é capaz de estruturar as comunidades agindo como filtro ambiental, de forma a selecionar as espécies de plantas com características que possibilitam a sobrevivência ou regeneração após um incêndio (Pausas & Verdú 2007; Pausas & Keeley 2009).

As savanas são ecossistemas com histórico de incêndios frequentes e se tornaram ambientes dependentes do fogo, que interfere fortemente para manutenção de seus processos ecológicos (Bond *et al.* 2005; Bond & Keeley 2005; Pivello 2011). Características das savanas como a sazonalidade climática, com grandes períodos de estiagem, e vegetação predominantemente aberta dominada por gramíneas altamente inflamáveis favorecem a ocorrência de incêndios (Scholes & Archer 1997; Bond & Keeley 2005; Lehmann *et al.* 2014). Porém, queimadas frequentes em sistemas savânicos provocam alterações na estrutura e na composição da comunidade vegetal, resultando no aumento do estrato herbáceo e a morte local de espécies lenhosas que não possuem adaptações para suportar o fogo (Hoffmann *et al.* 2009; Hoffmann *et al.* 2012). Na savana brasileira (Cerrado) os primeiros registros de fogo são datados de 32.000 anos atrás (Salgado-Labouriau & Ferraz-Vicentini 1994; Ledru 2002), embora suas plantas com adaptações para o fogo são de linhagens que datam de milhões de anos atrás (Simon & Pennington 2012; Souza-Neto *et al.* 2016) As comunidades de plantas do Cerrado evoluíram sob ação contínua de fogo e apresentam características morfológicas (Pivello 2011; Simon *et al.* 2009, Dantas *et al.* 2016; Fidelis *et al.* 2013) e reprodutivas adaptativas ao mesmo (Ramos *et al.* 2016).

A capacidade do fogo se propagar pela vegetação depende em grande parte de sua inflamabilidade, que é a capacidade das plantas de entrarem em ignição, ou seja, a facilidade de iniciarem uma chama (Gill & Zylstra 2005; Saura-Mas *et al.* 2010; Murray *et al.* 2013). As espécies vegetais variam em níveis de inflamabilidade, de acordo com suas características morfológicas, fisiológicas e estruturais (Van Wilgen *et al.* 1990; Fonda 2001). Além da ignição, representada pelo início da chama, a inflamabilidade, pode ser avaliada também pela sustentabilidade da chama, medida através da sua capacidade de prosseguir com a chama, e pela combustibilidade, isto é, a velocidade ou intensidade de combustão do material combustível (Anderson 1970, Gill & Zylstra 2005). No geral, a avaliação da inflamabilidade das plantas via ignição tem sido a forma mais utilizada para medir seu desempenho durante

um incêndio, pois indica a facilidade (ou velocidade) com que o material combustível inicia a queima, dando início a propagação de incêndios (Pickett *et al.* 2009).

A inflamabilidade das plantas pode ser experimentalmente avaliada pela queima de combustíveis em laboratório, sob a forma de partes do vegetal ou da planta inteira (Anderson 1970; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Todas as partes de uma planta podem ser consumidas durante um incêndio, mas as folhas são consideradas a parte mais inflamável (Gill & Moore 1996; Etlinger & Beall 2004). Vários estudos têm examinado as características das plantas que influenciam sua capacidade de queima, relacionando-as com a composição de seus tecidos, arquitetura e teor de umidade (e.g. Cornelissen *et al.* 2003; Scarff & Westoby 2006; Pausas *et al.* 2012). Apesar das diferenças nas abordagens destas características, a morfologia da folha tem se mostrado bastante relacionada à inflamabilidade (Murray *et al.* 2013; Kauf *et al.* 2014). Determinar quais traços foliares influencia na inflamabilidade pode contribuir para elucidar porque algumas plantas queimam com mais facilidade que outras além de relacioná-las ao ambiente em que as espécies ocorrem (Scarff & Westboy 2006; Pausas *et al.* 2012).

No mosaico de vegetações savânicas, campestres e florestais no domínio do Cerrado a flora herbáceo-arbustiva, com cerca de 10.600 espécies, representa 85% da riqueza de florística (Mendonça *et al.* 2008). Entre as formações campestres e savânicas sob solo bem drenado o compartilhamento de espécies é elevado, porém nas fitofisionomias sob alagamento no solo apresentam floras típicas (Silva *et al. in press*). As formações campestres úmidas e secas apresentam floras predominantemente distintas (Tannus & Assis 2004; Munhoz & Felfili 2006; Munhoz *et al.* 2008) e dinâmicas em resposta ao fogo (Amaral *et al.* 2013). O clima sazonal do Cerrado apresenta verão chuvoso de outubro a abril, e inverno seco de maio a setembro (Eiten 1972; Silva *et al.* 2008). Durante a estação chuvosa há grande produção de biomassa verde que seca e morre na estação seca seguinte, tornando a vegetação altamente suscetível a queimadas (Kauffman *et al.* 1994; Klink & Solbrig 1996). A frequente ocorrência de queimadas no Cerrado tende a resultar em mudanças florísticas e estruturais da vegetação (Miranda *et al.* 2009; Amaral *et al.* 2013).

O Cerrado é um ecossistema propenso ao fogo (Kauffman *et al.* 1994), sendo caracterizado por uma estratégia de rápida inflamabilidade. Suas queimadas são tipicamente rápidas e de superfície, pois consomem principalmente a biomassa do estrato rasteiro, denominado de combustível fino, composta por serapilheira, espécies graminóides e ramos de até 6 mm de diâmetro (Miranda *et al.* 2002; Miranda *et al.* 2010). Essas queimadas podem consumir até 100% da vegetação em fitofisionomias mais abertas, onde predominam

gramíneas (Miranda *et al.* 2002). Normalmente, plantas típicas de vegetação savânica possuem traços que as fazem inflamar facilmente e queimar rapidamente, gerando incêndios com alta taxa de propagação, mas com liberação de calor relativamente baixa (Pausas *et al.* 2017). A passagem do fogo exerce importante papel sobre a vegetação do Cerrado, e tende a diversificar e manter as características deste ambiente, agindo como um filtro ambiental sob a seleção de espécies (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Medeiros & Miranda 2008; Gibson 2009).

As espécies de Cerrado, assim como em outras savanas, evoluíram características morfológicas e fisiológicas de adaptação ao fogo (Bond & Keeley 2005; Simon *et al.* 2009; Simon & Pennington 2012). Em regiões sujeitas a queimadas frequentes, o fogo pode selecionar as espécies que ocorrem na comunidade, promovendo a aglomeração de características funcionais nas espécies (Verdú & Pausas 2007; Cianciaruso *et al.* 2012), permitindo a sobrevivência apenas daquelas com características de resistência ao fogo (Hoffmann *et al.* 2012; Dantas *et al.* 2013). Estas comunidades sobre efeito de filtros ambientais acabam selecionando características agrupadas nas espécies onde os traços tendem a ser conservados com presença de sinal filogenético exibindo um conservadorismo de nicho evolutivo (Verdú & Pausas 2007; Losos 2008; Pavoine *et al.* 2011).

Os sistemas savânicos apresentam vegetação altamente inflamável, principalmente o componente herbáceo-arbustivo dominado por gramíneas (Bond e Keeley 2005; Hoffmann *et al.* 2012), onde o fogo age como preditor de traços funcionais conservados nas plantas em sistemas propensos a incêndios, sendo influenciados pela história evolutiva conservando sinal filogenético nas características das espécies (Silva & Batalha 2009; 2010; Cianciaruso *et al.* 2012). A inflamabilidade pode ser um traço adaptativo para gramíneas típicas de ecossistemas propensos ao fogo (Simpson *et al.* 2016). Porém estes dados ainda são escassos para a vegetação herbácea-subarbusiva do Cerrado e inexistentes em relação a inflamabilidade das espécies. Como a vegetação do Cerrado possui diversas adaptações aos regimes de fogo (Hoffmann *et al.* 2009; Simon *et al.* 2009; De Moraes *et al.* 2016), esperamos que as plantas deste bioma conservem características foliares e de inflamabilidade através da presença de sinal filogenético. Também, como esta vegetação é altamente inflamável, e ambientes com gramíneas se enquadram em ambientes com estratégia de rápida inflamabilidade (Pausas *et al.* 2017), testamos a hipótese de que espécies graminóides são mais inflamáveis de que as espécies não graminóides. Assim, verificamos (1) se existe um sinal filogenético nas características foliares e de inflamabilidade; (2) se espécies de Cerrado filogeneticamente mais próximas compartilham tempos de ignição semelhantes; (3)

se existem diferenças no tempo de ignição das folhas queimadas frescas e secas entre espécies de plantas graminóides e não graminóides; e (4) investigamos como as características foliares medidas se relacionam com a inflamabilidade e se apresentam de formas diferentes em relação ao ambiente em que estas plantas habitam.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Área de estudo**

A coleta das espécies foi realizada na Fazenda Água Limpa (15°56' - 15°59'S e 47°55' - 47°58'W), no Distrito Federal, Brasil, onde há grandes áreas de campo úmido e campo seco (Felfili *et al.* 2000). A altitude média na região é de 1100 m e o clima é do tipo Aw de Köppen (1948), sendo caracterizado por duas estações bem definidas, uma quente e chuvosa, que ocorre de outubro a abril, e outra fria e seca de maio a setembro. Na área de estudo a temperatura média anual máxima é de 28.5°C com a média anual mínima de 12.0°C, e a precipitação média anual de 1175 mm (Amaral *et al.* 2013).

As duas áreas de estudo são adjacentes, sendo que o campo seco (campo sujo) é composto por uma densa cobertura de gramíneas, alguns arbustos e poucas árvores, com menos de 5% de cobertura. O campo úmido (campo limpo úmido) é caracterizado por ser temporariamente alagado na estação chuvosa, com vegetação predominantemente graminóide. As duas áreas fazem parte de experimentos anteriores, onde parcelas permanentes foram instaladas (Munhoz & Felfili 2004; 2007; 2008; Amaral *et al.* 2013) e são acompanhadas periodicamente.

### **Coleta de dados**

Foram selecionadas espécies que ocorrem tipicamente em ambientes campo úmido e campo seco. Embora ambas as áreas sejam adjacentes, para as análises as espécies das duas áreas foram tratadas separadamente quanto aos componentes de inflamabilidade, por apresentarem características muito distintas tanto referentes ao ambiente quanto à composição em espécies. Então apresentamos os resultados referentes a inflamabilidade separados por área. Para amostragem das características foliares as espécies com maior cobertura e frequência, que representam o *pool* principal de espécies do componente herbáceo-arbustivo das espécies típicas das áreas foram selecionadas (Munhoz & Felfili 2004; 2007; 2008; Amaral

*et al.* 2013). No total, 425 indivíduos de 85 espécies foram amostrados, sendo 26 espécies típicas do campo úmido e 59 do campo seco (Table S1 - Material Suplementar).

Para os testes de inflamabilidade, para cada espécie foram selecionados cinco indivíduos e coletadas 10 folhas saudáveis no mesmo estágio de desenvolvimento, sendo descartadas folhas jovens e doentes. No campo, as folhas coletadas foram colocadas dentro de sacos plásticos (zip-lock) etiquetados, vedados e armazenados em caixa térmica portátil contendo gelo e papel-toalha umedecido. Estes sacos foram então levados ao laboratório no prazo máximo de duas horas após a coleta, onde eram armazenadas em câmara fria, em temperatura entre 2 e 4°C. Assim que os dados das características foliares eram coletados, cinco folhas eram separadas e levadas à estufa a 60°C, por 72h para que secassem e perdessem a umidade. Estas foram consideradas como as folhas secas e representaram a matéria seca que se acumula durante os longos períodos de estiagem. Então cinco folhas de cada espécie foram queimadas frescas e cinco folhas queimadas secas. Os testes de inflamabilidade das folhas frescas foram realizados até 48 horas após a coleta do material, tempo em que as folhas frescas mantêm suas características quando resfriadas e armazenadas (Viegas *et al.* 2001; Murray *et al.* 2013). Para as análises foram consideradas as réplicas de cada espécie.

As características foliares medidas foram: comprimento da folha (cm); largura da folha (cm); espessura da folha (mm); teor de água na folha (%), calculada como  $100 \times [\text{Massa fresca-massa seca} / \text{massa seca}]$ ; área foliar (cm<sup>2</sup>); área foliar específica, considerada como a área foliar dividida pela massa seca da folha (cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>); e razão de superfície da folha por volume (SA/V), medida como 1/espessura da folha. As medidas foram registradas com scanner de área foliar (Area Meter, Mod. CI-202, CID Inc.), balança de precisão (0.0001g), régua e paquímetro digital (Material suplementar S 2).

A inflamabilidade das folhas secas e frescas foi associada ao tempo decorrido (em segundos) até o início da ignição, quando a folha entrava em incandescência quando submetida ao calor radiante da mufla. A temperatura da mufla foi ajustada e estabilizada em 500°C com a porta aberta. Esta temperatura foi definida porque estudos com fogo no Cerrado mostram que os picos de calor em incêndios na vegetação variam entre 85°C a 884°C (Miranda *et al.* 1993; 1996). O tempo decorrido desde o momento de inserção na mufla até o momento da ignição de cinco folhas frescas e cinco folhas secas, de cada espécie, foi marcado utilizando um cronômetro. As folhas foram colocadas uma por vez dentro da mufla, mantida com a porta aberta, em uma superfície de alumínio para que o início da ignição das folhas pudessem ser observadas. Para registrar a variação de temperatura da folha até o início da

ignição, um termômetro tipo K foi inserido dentro da mufla em contato com a superfície da folha, e essa variação de temperatura foi registrada em um data-logger a cada segundo.

### **Relações Filogenéticas**

Para verificarmos se existe um sinal filogenético nas características foliares e de inflamabilidade e se espécies filogeneticamente mais próximas compartilham tempos de ignição semelhantes, produzimos uma árvore filogenética na plataforma on-line *Phyloomatic* (Webb & Donoghue 2005), a partir da árvore R20100701, disponível no site *phylodiversity.net*. Esta árvore produz uma aproximação da verdadeira árvore filogenética das angiospermas, e foi utilizada para análise da influência da história evolutiva sobre os traços das plantas e de inflamabilidade, testando a presença de sinal filogenético ao estimarmos o  $\lambda$  de Pagel através da função *pgls* do pacote *caper* (Orme *et al.* 2013) no ambiente de software R v. 3.4.1 (R Core Team 2017).

### **Análise dos dados**

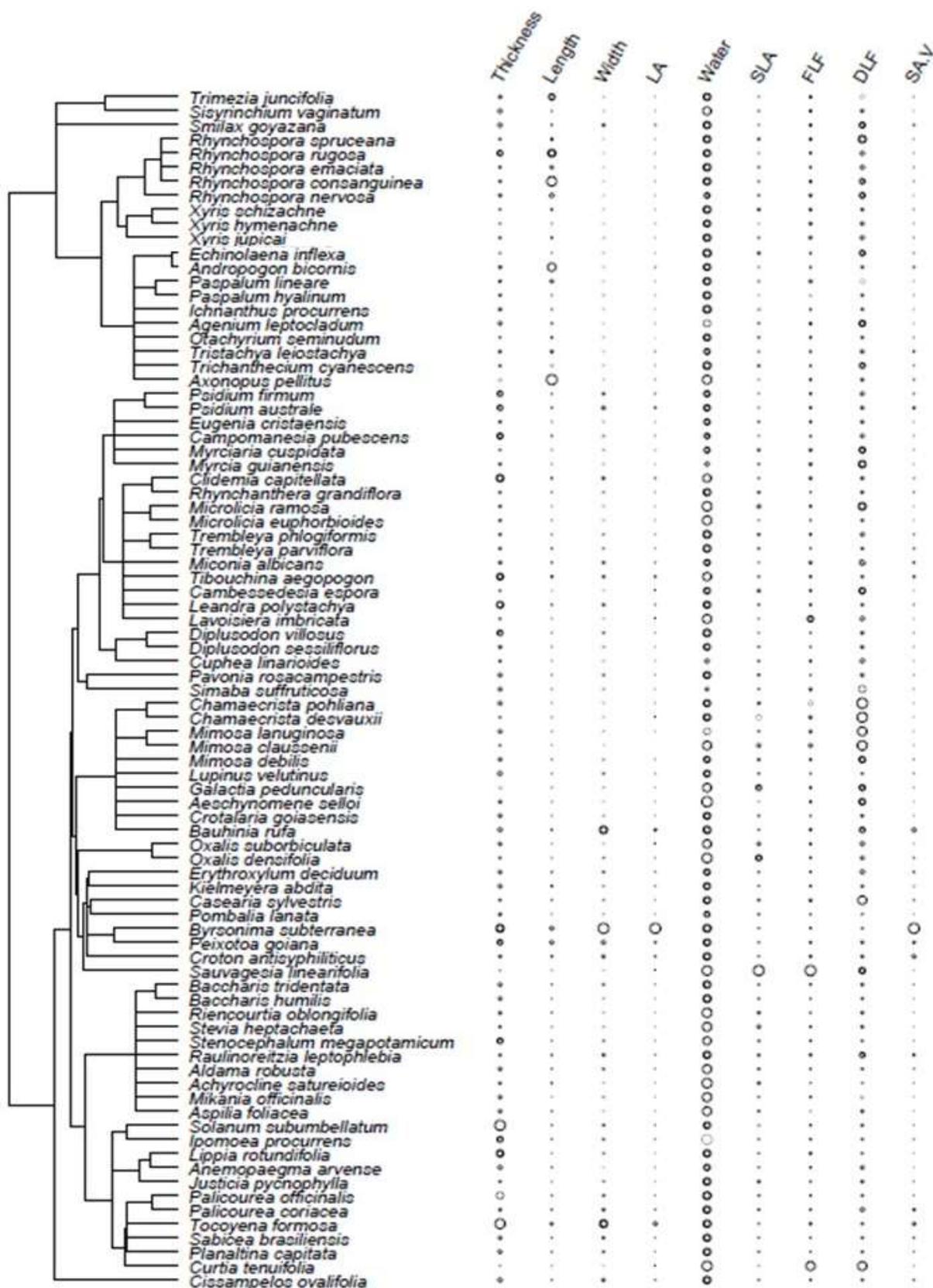
As variáveis (características foliares medidas) foram submetidas a uma análise de correlação de Pearson, para selecionar as variáveis com os menores valores de correlação ( $r \leq 0,7$ ), com o objetivo de reduzir a dimensionalidade e evitar multicolinearidade (Dormann *et al.* 2013). Foram características foliares SA/V e área foliar forma excluídas das análises seguintes por serem correlacionadas. A inflamabilidade foi log-transformada para atender aos pressupostos da normalidade necessários ao modelo. A análise de variância (ANOVA) foi utilizada para determinar se os traços de plantas e de inflamabilidade diferiram significativamente entre as espécies graminóides e não graminóides para os dois ambientes. Fizemos uma seleção de modelos por AICc para ver as interações entre as variáveis predictoras sobre a inflamabilidade, mas nenhuma das variáveis foi desconsiderada nos modelos. Então, realizamos uma análise por modelos lineares para ver as relações entre os traços foliares com a inflamabilidade (Zar 1999). A significância estatística dos efeitos e das interações foi determinada por ANOVA usando o pacote *car* 2.1-5 (Fox & Weisberg 2010). O pacote *visreg* versão 2.4-1 (Breheny & Burchett 2017) foi utilizado para visualizar os efeitos das interações ao inserir os valores previstos nos modelos. Todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente R 3.4.1 (R Core Team 2017).

## **RESULTADOS**

### Sinal filogenético

Um forte sinal filogenético (Fig. 1) de *Pagel* foi encontrado para características foliares de inflamabilidade das folhas frescas ( $\lambda = 1.0$ ;  $P < 0.001$ ), conteúdo de água ( $\lambda = 0.957$ ;  $P < 0.001$ ), inflamabilidade da folha seca ( $\lambda = 0.596$ ;  $P < 0.001$ ) e comprimento da folha ( $\lambda = 0.540$ ;  $P < 0.001$ ). Para área foliar específica e espessura foi encontrado um fraco sinal filogenético ( $\lambda = 0.133$ ;  $P < 0.001$  e  $\lambda = 0.098$ ;  $P < 0.001$ , respectivamente), e para as demais características foliares não foi encontrado sinal filogenético.

Podemos observar que as espécies filogeneticamente mais próximas apresentaram sinal filogenético semelhante quanto ao tempo de ignição e também nos traços que apresentam sinal filogenético (Fig. 1). Se destacam o grupo das gramíneas, com tempo de inflamabilidade semelhante, assim como características foliares conservadas, e entre a família Fabaceae, nos gêneros *Chamaecrista* e *Mimosa*, por apresentarem tempos de ignição semelhantes, com alta inflamabilidade, que se relaciona principalmente ao tamanho das folhas com folíolos reduzidos.



**Figura 1.** Relações evolutivas entre as espécies (Tree R20080147; Webb & Donoghue, 2005). Os traços são representados pelos valores médios das características das plantas e de inflamabilidade das folhas frescas e secas. Os valores das características são indicados pela

proporção do tamanho dos círculos. Um sinal filogenético diferente de zero foi encontrado para inflamabilidade das folhas frescas (FLF), inflamabilidade da folha seca (DLF), conteúdo de água (Water), comprimento (Length), área foliar específica (SLA) e espessura (Thickness).

### **Inflamabilidade nas folhas de campo úmido**

Houve diferença significativa entre a inflamabilidade das folhas secas ( $P < 0,005$ ). A duração média do tempo de ignição para as folhas secas entre as espécies graminóides foi de 29,7s e variou de 17s a 46s, e com média de 38,7s variando de 12s a 76s para as não graminóides. Entretanto, as folhas frescas não diferiram estatisticamente ( $P=0,146$ ), onde a duração média do tempo de ignição para as folhas frescas entre as espécies graminóides foi de 67,1s, e variou de 24s a 101s, com média de 79,8s variando de 30s a 142s para as não graminóides.

As características foliares das espécies graminóides e não graminóides de campo úmido, tanto secas como frescas, apresentaram interações que se relacionaram com diferenças na inflamabilidade (Tab. 1).

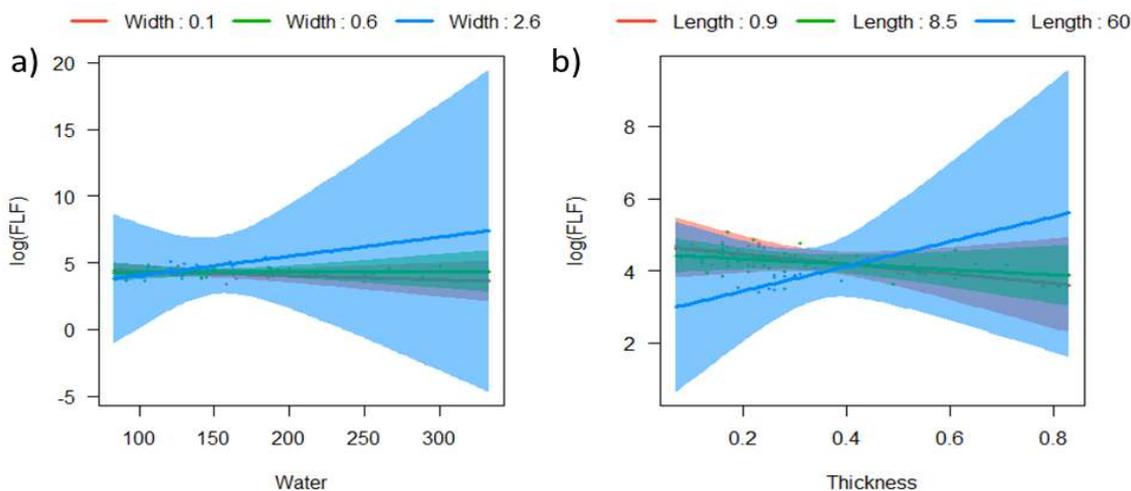
**Tabela 1.** Inflamabilidade das folhas frescas e secas em campo úmido e as interações entre as características foliares em relação ao tempo de ignição. Todos valores apresentados na tabela são significativos na análise de modelos lineares. Form(Ngram)-Plantas não graminóides, Water – Conteúdo de água na folha, Thickness – espessura da folha, Width – largura da folha, Length -comprimento da folha, SLA – área foliar específica. Pr(>F): Valor de *P* estimado pela ANOVA, Estimate: interação, t value: valor da análise de lm.

Folhas frescas	Pr (>F)	Estimate	t value
Form(Ngram)	0.027	-1.906	-0.263
Water	0.014	-0.003	-0.094
Thickness	0.000	-23.151	-0.859
Water:Width	0.045	0.034	0.267
Form(Ngra)m:Length	0.001	-0.016	-0.008
Thickness:Length	0.048	-0.164	-0.207
Water:Thickness:Width	0.015	-0.361	-0.857
factor(Form) Ngram:Width:Length	0.001	0.790	0.665
Water:Width:SLA	0.037	0.009	-0.444
Width:Length:SLA	0.026	0.018	0.094

Folhas secas	Pr (>F)	Estimate	t value
factor(Form) Ngram	0.000	-0.037	-0.048
Width	0.001	-1.824	-0.969
SLA	0.017	-0.015	-1.359
factor(Form) Ngram:Width	0.003	1.126	0.589
Width:Length	0.020	0.089	0.994
factor(Form) Ngram:SLA	0.013	0.016	1.340
factor(Form) Ngram:Thickness:Length	0.021	0.402	0.874
factor(Form) Ngram:Width:Length	0.000	-0.031	-0.317
Thickness:Width:Length	0.000	-0.238	-0.907

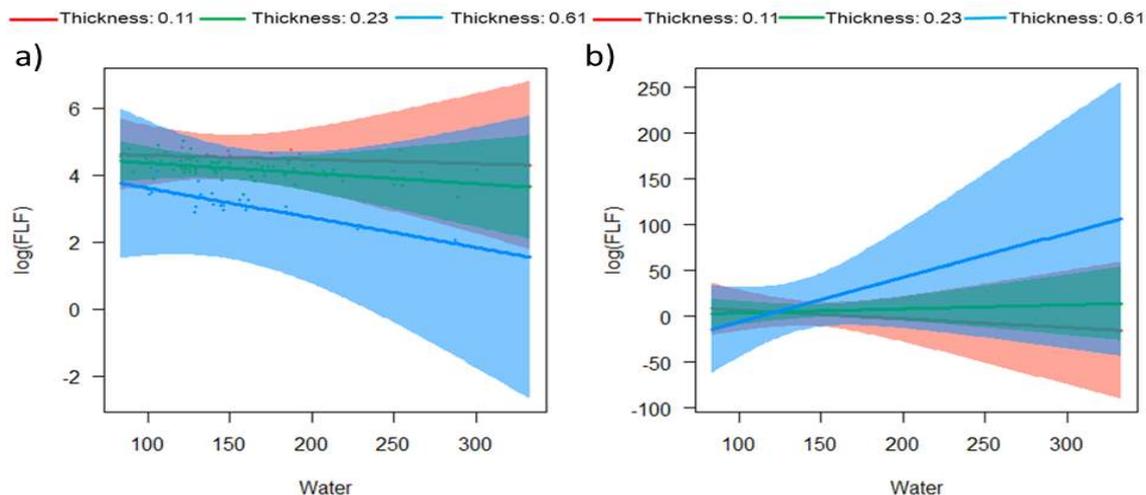
Para folhas frescas no ambiente campo úmido, na interação Water:Width, quando a folha é estreita e a quantidade de água aumenta há pouca variação no tempo de ignição, que tende a se manter estável. No entanto as folhas largas e com aumento da quantidade de água na folha, o tempo de ignição tende a aumentar, com grande variação entre as espécies (Fig. 2). Na interação Length:Thickness observamos que o tempo de ignição tem uma relação negativa quando as folhas são pequenas e mais espessas, e uma relação positiva quando as folhas são grandes e mais espessas, aumentando o tempo de ignição destas quando estas características foliares são combinadas (Fig. 2)



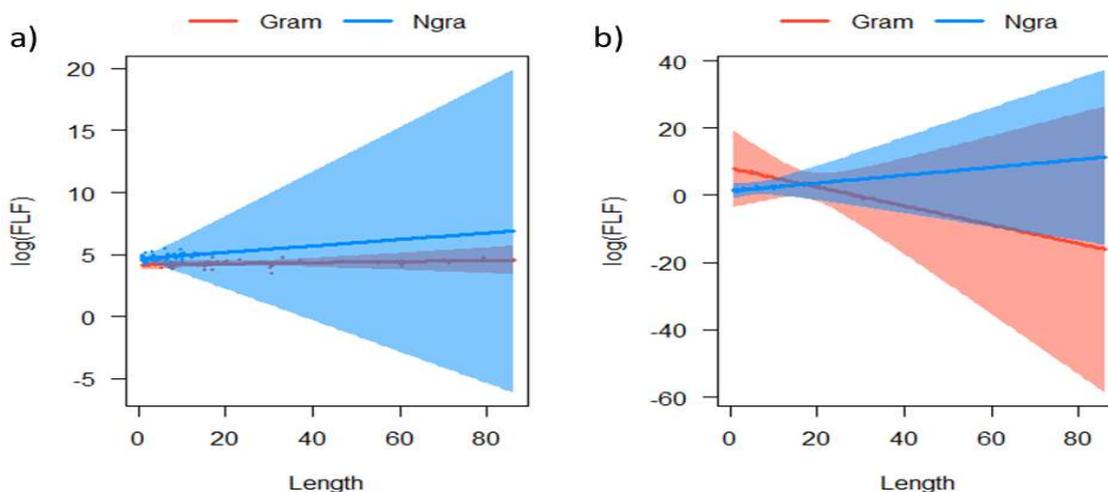
**Figura 2.** Inflamabilidade da folha fresca com interação das características foliares. a) conteúdo de água na folha (Water-%) em relação a largura da folha (Width – cm) que está dividida em três categorias de largura. b) Espessura da folha (Thickness – mm) com o comprimento da folha (Length -cm), dividido em três categorias de comprimento.

Na interação Thickness:Water:Width houve uma relação levemente negativa para folhas estreitas (Fig. 3- a) com as diferentes categorias de espessura e aumento na quantidade de água nas folhas. Sendo que, quando as folhas são largas ocorre o inverso, uma relação positiva foi encontrada, aumentando o tempo de ignição (Fig. 3 - b).

As folhas estreitas (Fig. 4) apresentaram uma relação levemente positiva com aumento de seu comprimento, tanto em plantas graminóides quanto em não graminóides, mas com grande variação nas não graminóides. No entanto, as folhas mais largas e compridas possuem uma relação negativa para as plantas graminóides, diminuindo o tempo de ignição (Fig. 4).

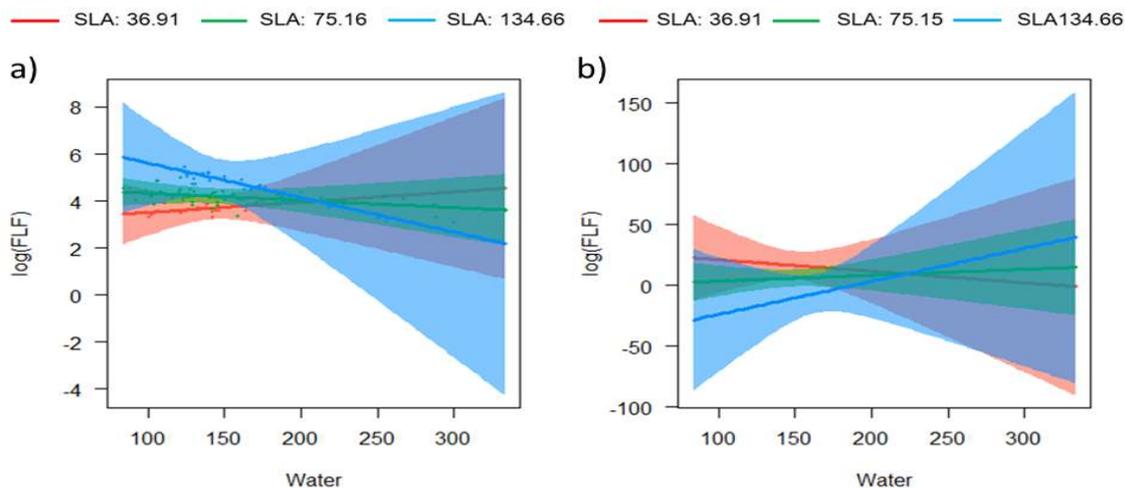


**Figura 3.** Interação entre a inflamabilidade da folha fresca com as características foliares conteúdo de água (water-%) e espessura da folha (Thickness–mm) e largura da folha (Width-cm). a) folhas estreias e b) folhas largas. A espessura da folha foi subdividida em três categorias para melhor visualizar os efeitos das interações.



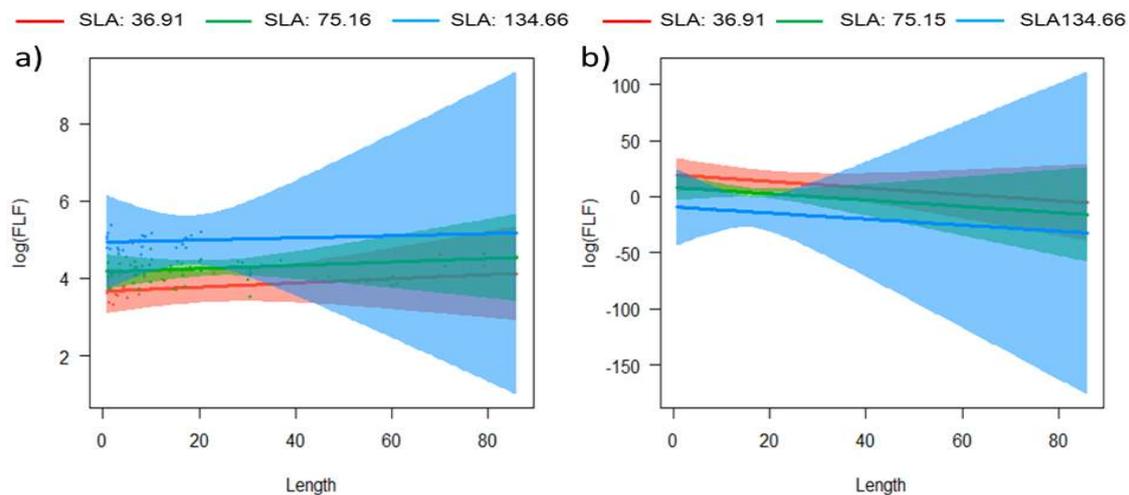
**Figura 4.** Diferenças na ignição de folhas frescas de plantas graminóides e não graminóides entre folhas estreitas (a) e largas (b) em relação ao comprimento da folha.

Comparando folhas estreitas com as largas em relação a área foliar específica e ao conteúdo de água observamos uma relação negativa com aumento da área foliar e conteúdo de água em folhas estreitas (Fig. 5-a), e uma relação positiva nas folhas largas (Fig. 5- b) com a maior área foliar específica associadas ao aumento do conteúdo de água nas folhas, aumentando o tempo de ignição na combinação destas características.

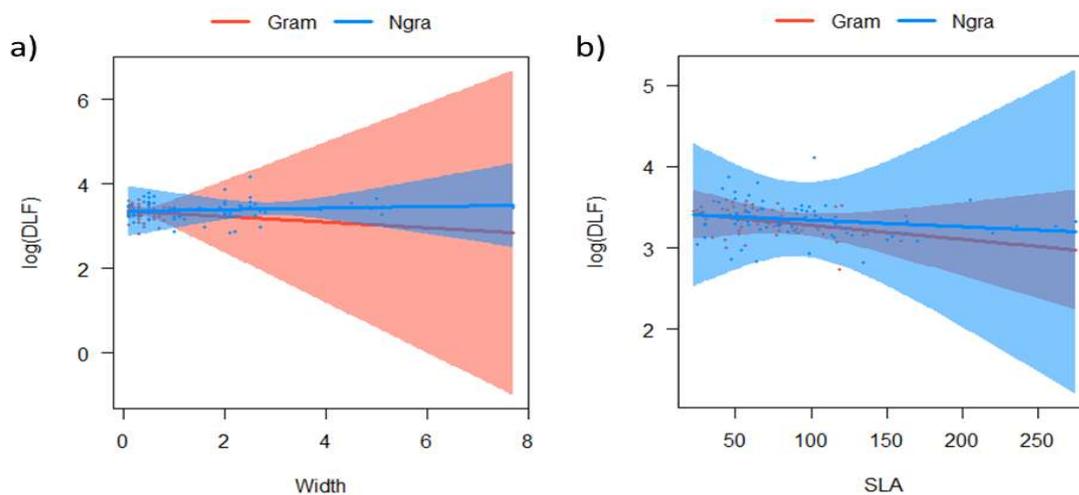


**Figura 5.** Interação entre a inflamabilidade da folha fresca (Log(FLF)- tempo em segundos) entre a quantidade de água nas folhas (Water-%) com interação da área foliar específica (SLA- $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ), dividida em três categorias de áreas foliar, e largura da folha. a) folhas estreitas e b) folhas largas.

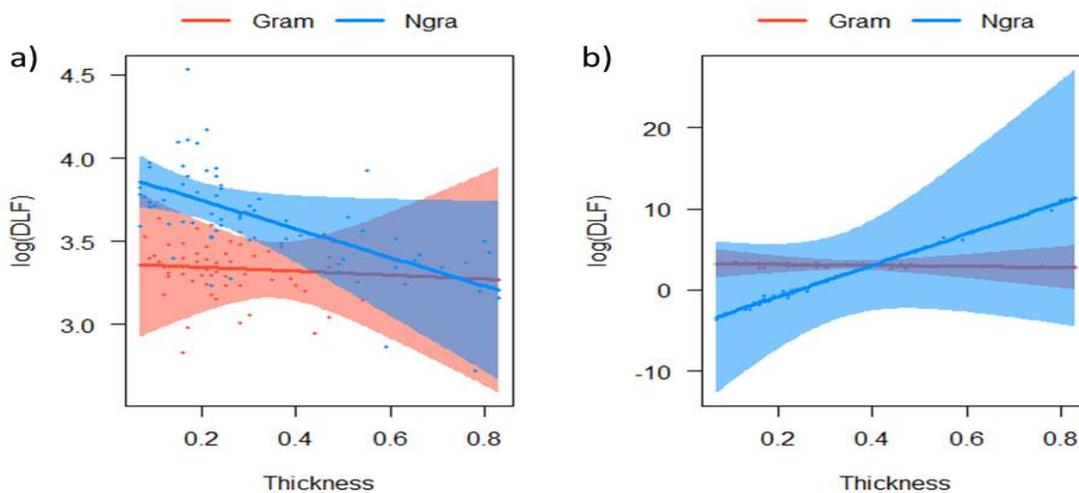
Nas folhas frescas e estreitas, o aumento da área foliar e comprimento da folha tendem a aumentar um pouco o tempo de ignição, enquanto nas folhas largas com aumento da área foliar específica e comprimento houve uma relação negativa, com tempos de ignição diminuindo, mas com grande variação entre folhas de área foliar maior (Fig. 6). Para as folhas secas de campo úmido o tempo de ignição se relacionou negativamente com o aumento da largura da folha e da área foliar específica (Fig.7). Comparando as plantas graminóides e não graminóides, em relação a largura da folha, nas não graminóides, quando estreitas e mais espessas elas possuem uma relação negativa, mas quando as folhas são largas e mais espessas as plantas não graminóides apresentam uma relação positiva com aumentado do tempo de ignição (Fig. 8).



**Figura 6.** Interação entre as variáveis que influenciam a inflamabilidade da folha fresca (Log(FLF)-tempo em segundos) em relação quantidade de água nas folhas com interação da área foliar específica (SLA) dividida em três categorias de áreas foliar. a) folhas estreitas e b) folhas largas.



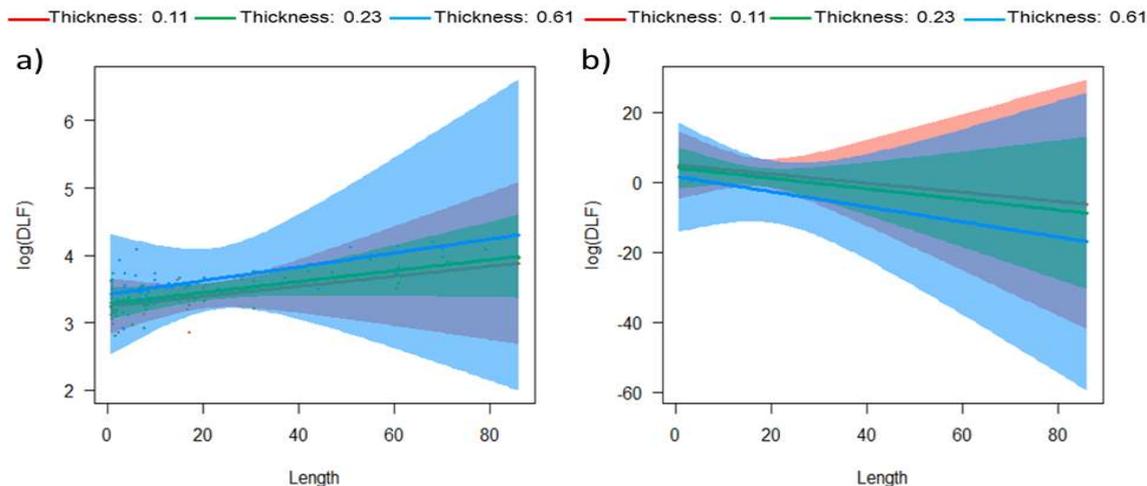
**Figura 7.** Comparação entre as variáveis que influenciam a inflamabilidade da folha seca (Log(DLF)-tempo em segundos) de plantas graminóides e não graminóides. a) comparando com a largura da folha (Width-cm) e b) área foliar específica (SLA –  $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ).



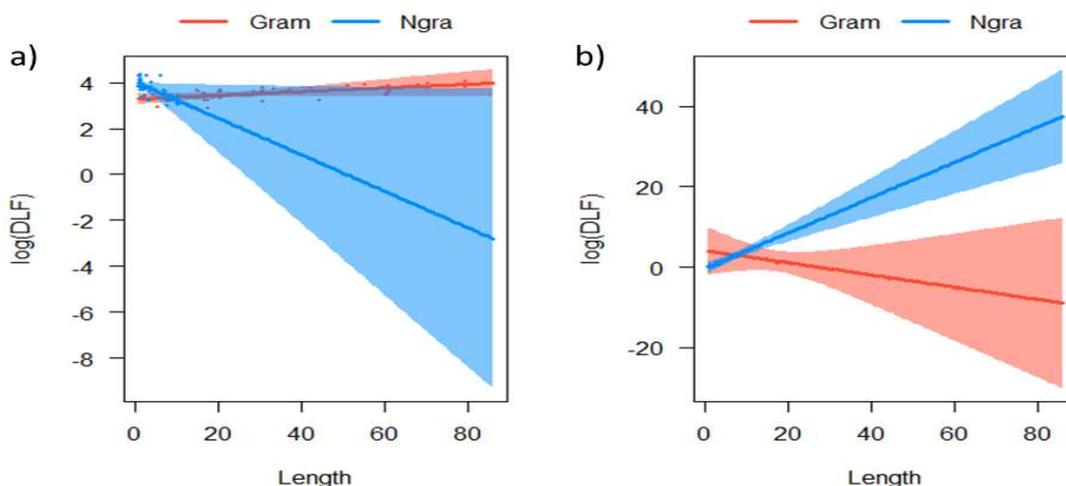
**Figura 8.** Interação entre a inflamabilidade da folha seca (Log(DLF)-tempo em segundos) de plantas graminóides e não graminóides e a interação com espessura (Thickness-mm) e largura da folha (Length-cm), em a) folhas pequenas e b) folhas compridas.

Na interação Length:Thickness:Width (Tab.1; Fig. 9) as folhas secas quando estreitas e com maiores comprimentos, independente da área foliar, possuem uma relação positiva com o tempo de ignição. Já para as folhas largas esta relação é negativa com diminuição do tempo de ignição.

Na interação form(Ngram):Length:Width as folhas estreitas das plantas graminóides possuem uma relação positiva com aumento do comprimento da folha, enquanto as plantas não graminóides apresentam uma interação negativa com aumento do comprimento das folhas. Já quando as folhas são largas há uma inversão das relações, onde folhas mais largas e maiores diminuem o tempo de ignição das plantas graminóides e aumenta o tempo de ignição das plantas não graminóides (Fig. 10)



**Figura 9.** Inflamabilidade da folha seca (Log (DLF) - tempo em segundos) e interação entre o comprimento da folha (Length-cm), espessura (Thickness-mm) e largura (Width-cm). Espessura foi dividida em três categorias. Em a) folhas estreitas e b) folhas largas referentes a largura (Width-cm).



**Figura 10.** Interação entre a inflamabilidade da folha seca (Log(DLF)-tempo em segundos) comparado plantas graminóides e não graminóides com interação do comprimento da folha (Length-cm) com a largura da folha (Width-cm). a) folhas estreitas e b) folhas largas.

### Inflamabilidade em campo seco

Houve diferença significativa entre a inflamabilidade das folhas secas ( $P=0,004$ ). A duração média do tempo de ignição para as folhas secas entre as espécies graminóides foi de 33,2s e variou de 14s a 55s. As espécies não graminóides o tempo médio de ignição foi de 38,7s

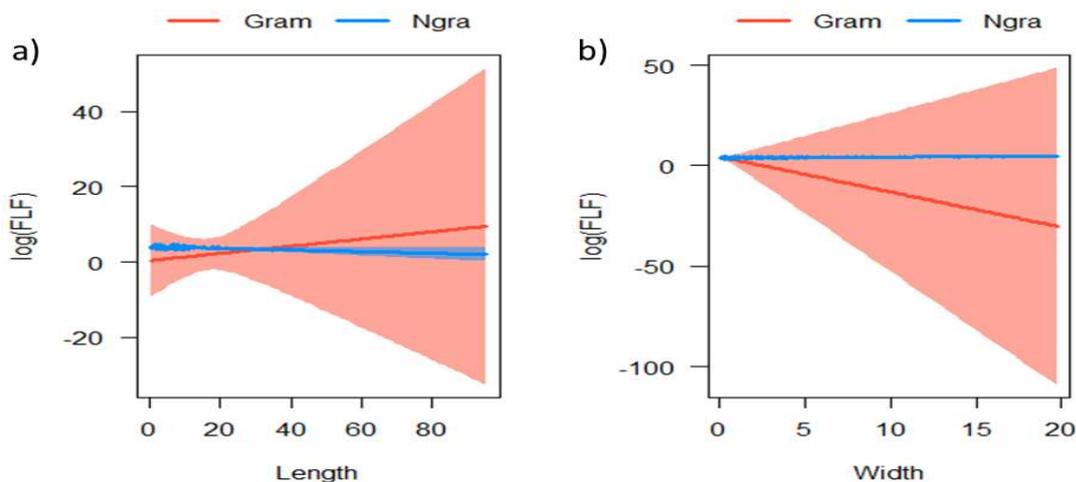
variando de 12s a 92s. As folhas frescas não diferiram estatisticamente ( $P=0,302$ ). Onde a duração média do tempo de ignição para as folhas secas entre as espécies graminóides foi de 58,6s e variou de 34s a 86s. Para as espécies não graminóides o tempo médio de ignição foi de 61,6s variando de 24s a 122s.

As características foliares das espécies graminóides e não graminóides de campo seco, tanto secas como frescas, apresentaram interações que se relacionaram com diferenças na inflamabilidade (Tabela 2).

**Tabela 2.** Inflamabilidade das folhas frescas e secas em campo seco, e as interações entre as características foliares em relação ao tempo de ignição. Todos valores apresentados na tabela são significativos na análise de modelos lineares.. Form(Ngram)-Plantas não graminóides, Water – Conteúdo de água na folha, Thickness – espessura da folha, Width – largura da folha, Length -comprimento da folha, SLA – área foliar específica. Pr(>F): Valor de P estimado pela ANOVA, Estimate: direção da interação, t value: valor da análise de lm.

Folhas frescas	Pr(>F)	Estimate	t value
factor(Form) Ngram	0.011	-2.206	-0.055
Width	0.010	-10.75	-0.161
Length	0.021	0.4396	0.338
Folhas secas	Pr(>F)	Estimate	t value
Thickness	0.000	-3.716	-0.314
Width	0.018	-2.112	-0.535
factor(Form) Ngram:Width	0.014	2.291	0.581
factor(Form) Ngram:Length	0.000	0.098	0.636
factor(Form)Ngram:Length:SLA	0.002	-0.003	-1.223
Width:Length:SLA	0.020	-0.004	-0.967

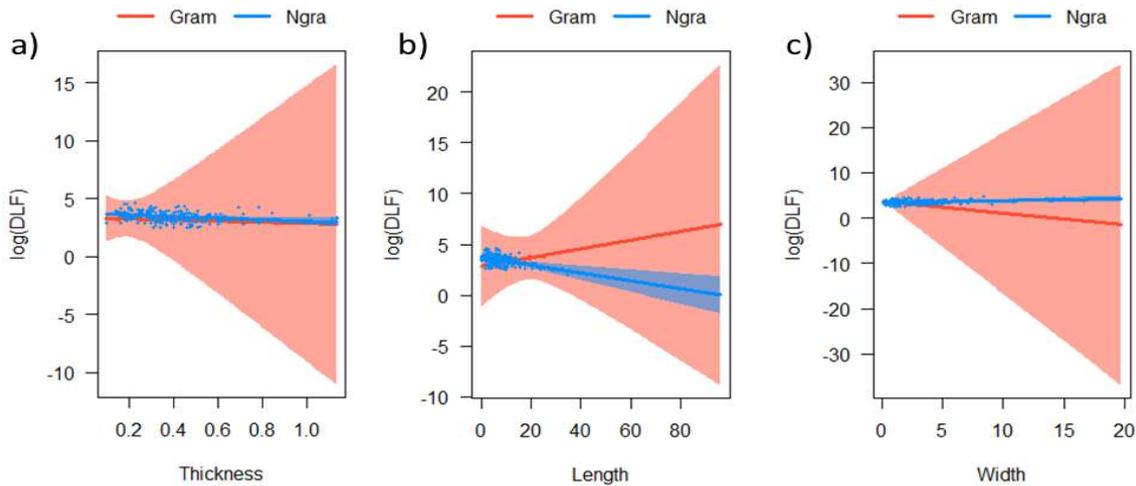
Para as folhas frescas de campo seco poucas características foliares interferiram na ignição das plantas. As plantas graminóides apresentam grande variação quanto ao tempo de ignição ligada ao comprimento e largura das folhas, enquanto as não graminóides houve uma relação com poucas variações (Fig.11).



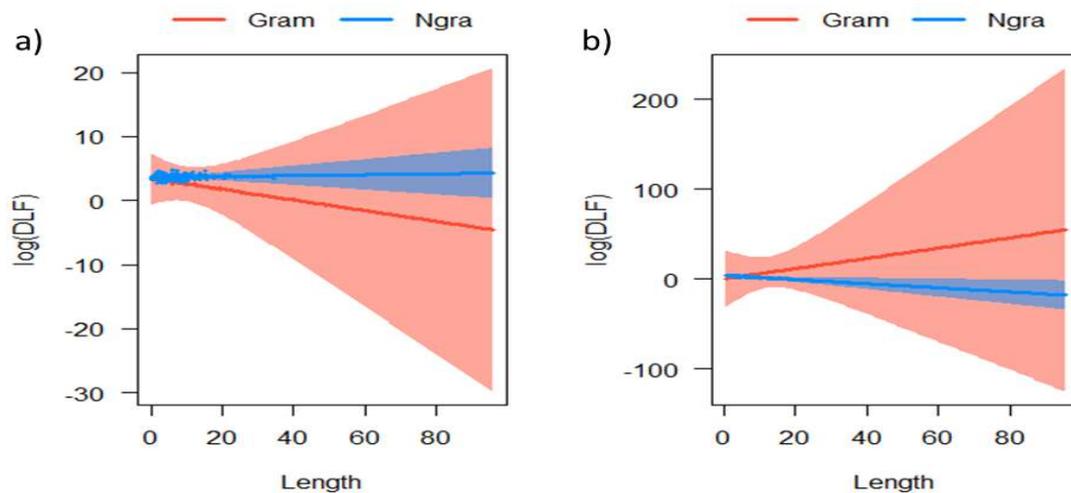
**Figura 11.** Inflamabilidade das folhas frescas (Log (FLF) -tempo em segundos) em campo seco comparando a plantas graminóides e não graminóides em relação ao a) comprimento da folha (Length-cm) e b) largura da folha (Width-cm).

Para a inflamabilidade das folhas secas em campo seco as variáveis espessura, comprimento e largura da folha interferem no tempo de ignição, sendo observada grande variação entre as plantas graminóides (Fig. 12).

Na interação fator(Ngram):length:SLA (Tab.2; Fig.13) as folhas quando possuem menor área foliar específica e maior comprimento apresentam uma relação negativa para as plantas graminóides e positiva para as não graminóides. No entanto, quando as folhas são largas esta relação se inverte, com interação negativa para as não graminóides e positiva para as graminóides.

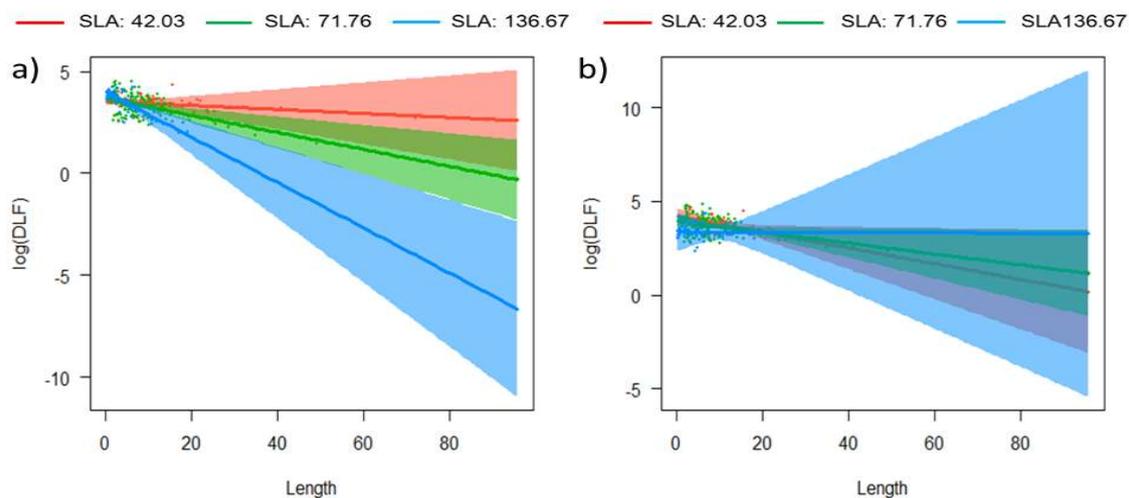


**Figura 12.** Inflamabilidade das folhas secas ( $\log(\text{DLF})$  - tempo em segundos) em plantas graminóides e não graminóides, comparando com a) espessura da folha (Thickness-mm), b) comprimento da folha (length-cm) e c) largura da folha (width-cm).



**Figura 13.** Inflamabilidade das folhas secas ( $\log(\text{DLF})$  - tempo em segundos) em plantas graminóides e não graminóides com interação com o comprimento da folha (Length-cm) e área foliar específica ( $\text{SLA-cm}^2.\text{g}^{-1}$ ). a) SLA baixo e b) SLA alto.

As folhas estreitas com maiores comprimentos tendem a ter tempos de ignição menores principalmente aquelas com maior área foliar específica, mas quando as folhas são largas e com uma maior área foliar a relação se torna mais linear, mas com grande variação entre as espécies (Fig. 14).



**Figura 14.** Inflamabilidade das folhas secas ( $\log(\text{DLF})$ -tempo em segundos) com interação com o comprimento da folha ( $\text{Length}$ -cm) área foliar específica ( $\text{SLA}$ - $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ) e largura da folha ( $\text{Width}$ -cm), a) folhas estreitas e b) direita folhas largas.

## DISCUSSÃO

As espécies filogeneticamente relacionadas mostraram tempos de ignição semelhantes, principalmente as espécies graminóides, o que provavelmente está associado às suas características foliares, as quais contribuem para a maior inflamabilidade. As espécies de Cerrado amostradas compartilharam forte sinal filogenético para características foliares medidas, sendo associados à inflamabilidade das folhas frescas e secas, ao conteúdo de água e ao comprimento da folha. Este sinal pode estar relacionado a característica de sazonalidade dos ambientes em que as espécies ocorrem, assim como adaptação das espécies ao fogo. Espécies filogeneticamente relacionadas tendem a responder a ação dos filtros ambientais que atuam na comunidade (Kraft *et al.* 2007; Losos 2008; Vamosi *et al.* 2009), assim a presença do sinal filogenético sugere que a maior parte da variação na inflamabilidade e nas características foliares medidas estão relacionadas à filogenia e foram conservadas nas espécies. Em comunidades de plantas do Cerrado também foi encontrada presença de sinal filogenético em resposta às diferentes formas de vida (Silva & Batalha 2010), e em traços foliares de espécies lenhosas para espécies filogeneticamente mais próximas (Silva & Batalha 2009; Cianciaruso *et al.* 2011) que estavam relacionados a tolerâncias ambientais e ao fogo.

Vários fatores podem ser responsáveis pela presença do sinal filogenético que encontramos, já que este pode ser observado em traços de plantas sujeitas a tolerâncias

ambientais, como por exemplo disponibilidade de luz, umidade do solo e pH (Prinzing 2001; Losos 2008), fatores que agem como filtros atuando na seleção de características agrupadas nas espécies com conservadorismo de nicho evolutivo (Verdú & Pausas 2007; Pavoine *et al.* 2011).

A ação do fogo pode ser ter contribuído com a presença do sinal filogenético que encontramos para os traços foliares medidos, já que o fogo age como filtro ambiental seletivo sobre traços das espécies de savana (Dominique *et al.* 2017). As plantas do Cerrado apresentam adaptações evolutivas aos regimes de fogo (Simon *et al.* 2009; Simon & Pennington 2012), principalmente devido a expansão ecológica de gramíneas C4 altamente inflamáveis (Higgins *et al.* 2000; Bond & Keeley 2005). Normalmente, fatores que atuam como filtros na seleção de características agrupadas nas espécies estão associados ao conservadorismo de nicho evolutivo (Verdú & Pausas 2007; Pavoine *et al.* 2011). No entanto, cautelas devem ser tomadas sobre o sinal filogenético, pois melhores conclusões poderiam ser obtidas de uma filogenia maior, abrangendo a comunidade como um todo.

As espécies graminóides apresentaram tempos de ignição muito menores que as não graminóides, indicando maior inflamabilidade. As folhas secas, em ambas as áreas, apresentaram diferenças entre o tempo de ignição de espécies graminóides e não graminóides, assim como relatado por Bond *et al.* (2003) e Hoffmann *et al.* (2012), que associaram que ervas graminóides em ambientes de savana são altamente inflamáveis devido a menores tempos de ignição. As comunidades campestres no Cerrado, dominadas pelo componente herbáceo-subarbustivo com elevada cobertura de gramíneas (Tannus e Assis 2004; Munhoz *et al.* 2008), provavelmente queimam com mais facilidade por possuírem maior quantidade de traços foliares conservados em relação ao fogo. As comunidades naturais ricas em gramíneas, e sob condições de baixa umidade, possuem taxas de propagação de incêndios mais altas do que em comunidades não dominadas por gramíneas (Castro & Kauffman 1998; Hoffmann *et al.* 2012; Simpson *et al.* 2016), principalmente por acumularem, nos períodos de estiagem, serapilheira seca no solo. Somado à isso, outras características foliares de gramíneas determinam a inflamabilidade e servem como boa fonte de ignição e propagação do fogo (Murray *et al.* 2013).

Quando secas as espécies das duas comunidades apresentaram características foliares de inflamabilidade semelhantes. Isso era esperado, visto que a falta de água nos tecidos vegetais implic em menor tempo para perder sua umidade por evaporação (Gill & Moore 1996), à medida que vai absorvendo calor de uma fonte (White & Zipperer 2010). Este resultado se associa a características morfológicas das folhas, já que a umidade considerada fundamental

na determinação do início da ignição é ausente (Grootemaat *et al.* 2015; Simpson *et al.* 2016), contribuindo assim para estas folhas fiquem propícias para iniciar um incêndio rapidamente.

As folhas das espécies graminóides quando frescas, tanto em campo úmido quanto em campo sujo, não diferiram em tempo de ignição das não graminóides, que pode ser explicado pela quantidade de água encontrada nos tecidos das plantas. A água presente nas folhas age como efeito tampão, havendo a necessidade de absorção de bastante calor antes que haja entrada de energia suficiente para vaporizar a água da folha e esta entrar em ignição (Murray *et al.* 2013). O teor de água nas folhas é uma característica que determina maiores tempos de ignição (Alessio *et al.* 2008; Pausas *et al.* 2012), pois levam mais tempo para entrar em ignição e principalmente se associadas a outras características foliares (Scarff & Westboy 2006; De Lillis *et al.* 2009). Como nas folhas frescas a quantidade de água é variável em plantas graminóides e não graminóides, esta não foi responsável por diferenças na ignição entre as duas assembleias de plantas, indicando que, em período chuvoso, quando há maior biomassa verde nas comunidades herbáceo-arbustivas do Cerrado o fogo tem menor probabilidade de ser iniciado e propagar na vegetação.

As espécies herbáceo-arbustivas de campo úmido e seco apresentaram tempos de ignição distintos em respostas às diferentes características foliares medidas. Para as folhas frescas de campo úmido uma variável determinante nas diferenças no tempo de ignição foi o conteúdo de água associada a espessura e largura da folha que, combinado com outras características foliares, foram responsáveis pela maior variação da inflamabilidade respondendo de forma diferente ao tempo de ignição das folhas. Saura-Mas *et al.* (2010) também constataram que a maior umidade associada a espessura aumenta o tempo de ignição, e que o aumento da razão entre superfície/volume da folha contribui para a realização da ignição em menos tempo.

Nos dois ambientes o tempo de ignição aumentou nas interações entre tamanho da folha, associadas a folhas com maiores larguras. Esse padrão foi relatado em outros estudos de inflamabilidade, onde a inflamabilidade foi menor com o aumento da espessura, comprimento, largura e SLA das folhas (Murray *et al.* 2013; Mason *et al.* 2016; Simpson *et al.* 2016). No entanto, nas folhas com menores larguras o efeito das outras variáveis não provocou muitas alterações na inflamabilidade, provavelmente porque como a superfície exposta a fonte calor já é muito pequena, poucas variações nas demais características relacionadas ao tamanho da folha não influenciaram na queima (Cornwell *et al.* 2015), já

que as folhas estreitas e com menores comprimentos se mostraram normalmente mais inflamáveis.

As espécies analisadas com folhas estreitas e com maiores valores de SLA apresentaram menores tempos de ignição, indicando que espécies com maior área foliar podem ser mais inflamáveis do que as com menor área foliar quando esta característica se interage com outras. Isso está dentro do previsto, pois folhas maiores podem atingir a temperatura e o tempo necessário para à ignição antes que a temperatura abaixe, devido a uma maior superfície exposta à fonte de calor e a maior ventilação (Davies & Legg 2011; Murray *et al.* 2013; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013), como encontrado para folhas secas. Assim como uma superfície foliar superior à proporção em volume pode ser associada a uma maior inflamabilidade (Scarff & Westoby 2006; Murray *et al.* 2013) devido a maior superfície indicando que o início da ignição (considerando a fase latente) depende muito das propriedades intrínsecas de plantas, tais como as características da morfologia da folha, enquanto o teor de água na folha, uma variável mais dependente das condições ambientais, representa um efeito maior sobre a produção de chama (fase flamejante) (Saura-Mas *et al.* 2010; Zylstra *et al.* 2016), isso justifica o porquê das diferenças nas interações encontradas para folhas secas e frescas em ambos ambientes, uma vez que as folhas frescas de campo úmido se relacionaram com o conteúdo de água e características relacionadas ao tamanho da folha, enquanto que no campo seco, onde a disponibilidade de água é menor, a inflamabilidade das folhas frescas não foi relacionada com o conteúdo de água.

Além das características morfológicas foliares, algumas plantas têm outras características que as tornam mais propensas a queimar, como a capacidade de armazenar compostos inflamáveis, tais como terpenos, que são altamente relacionados com maior inflamabilidade (Grootemaat *et al.* 2015; Pausas *et al.* 2016). Nossos dados simulam em parte os efeitos do fogo sobre a inflamabilidade das plantas do Cerrado. Porém, extrapolações a partir de experimentos feitos em laboratório para realidade em campo apresentam limitações. Por exemplo, na mufla se cria uma camada limite de ação da chama, enquanto que em campo outros fatores influenciam a queima, como, por exemplo, a ação do vento, além de vários fatores principalmente relacionados à escala de experimentação (Fernandes & Cruz 2012). Aqui fornecemos informações importantes sobre como se comportam as plantas de cerrado quando expostas a uma fonte de calor, dados até o momento não disponíveis para esse componente da vegetação do Cerrado.

Embora não tenhamos analisado diferenças entre a inflamabilidade das áreas, estudos mostram que a intensidades dos incêndios em campos úmidos são, normalmente, menores

do que as encontradas em outras fisionomias com carga de combustível similar (Schmidt *et al.* 2016), que pode estar associado a disponibilidade de água no solo em campo úmido, onde a água é acessível às plantas a maior parte do ano, as mantendo com alto teor de umidade e vivas mesmo durante a estação seca (Cianciaruso & Batalha 2008; Fidelis *et al.* 2013). Experimentos com fogo, mostram que em condições climáticas semelhantes, o comportamento do fogo em áreas campestres é mais destrutivo que em outros sistemas savânicos, devido à grande quantidade de gramíneas que dominam a comunidade (Castro & Kauffman 1998), como mostrado aqui que a maior inflamabilidade ocorre em espécies graminóides. Estes fatores sugerem que o campo sujo é mais propenso ao fogo, e, portanto, mais inflamável, pois nas espécies de campo úmido a variável quantidade de água na folha foi determinante para diferenças na inflamabilidade, enquanto no campo sujo o que mais se relacionou ao tempo de ignição foram características relacionadas ao tamanho das folhas.

Sob regimes de fogo natural no Cerrado os incêndios provocados por raios ocorrem na estação chuvosa (Ramos-Neto & Pivello 2000), e se apagam rapidamente com as chuvas. Mas com a forte ocupação humana o Cerrado se tornou alvo de incêndios não naturais que ocorrem principalmente no auge da estação seca, época em que comunidades herbáceo-arbustivas apresentaram alta capacidade de ignição e de propagação do fogo (Castro & Kauffman 1998; Hoffmann *et al.* 2012), visto que a falta de umidade acelera o tempo de ignição, reforçando a necessidade de se prevenir incêndios que podem se alastrar pela vegetação vizinha tomar grandes proporções.

Este estudo comparativo entre inflamabilidade de espécies graminóides e não graminóides de espécies herbáceo-arbustivas fornece um forte apoio para a hipótese de que as espécies variam significativamente em vários componentes foliares de inflamabilidade. Pesquisas futuras devem se concentrar em identificar mais características das plantas que influenciam a inflamabilidade de espécies do Cerrado e a sua importância evolutiva. Assim como, estudos envolvendo ramos e plantas inteiras são necessários para uma melhor compreensão dos efeitos de gramíneas sobre a inflamabilidade das outras plantas. Apesar de sabermos a tempos o papel benéfico do fogo sobre a vegetação do Cerrado (Coutinho 1990), informações sobre as características de inflamabilidade das espécies que dominam as comunidades de plantas são de grande importância para a gestão da prevenção de incêndios (Pausas *et al.* 2012) que podem ocorrer de forma destrutiva. Sendo este estudo de inflamabilidade útil para o planejamento e implementação do gerenciamento de incêndio, especialmente porque os incêndios normalmente se alastram devido ao aumento da densa

biomassa herbáceo-arbustiva, para evitar que os incêndios atinjam outros tipos de vegetação sensíveis ao fogo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alessio, G.A., Penuelas, J., Lusía, J., Ogaya, R. & Estiarte, M. (2008) Influence of water and terpenes on flammability in some dominant Mediterranean species. *International Journal of Wildland Fire*, **17**, 274–286.
- Amaral, A.G., Munhoz, C.B.R., Eugênio, C.U.O. & Felfili, J.M. (2013) Vascular flora in dry-shrub and wet grassland Cerrado seven years after a fire, Federal District, Brazil. *Check List*, **9**, 487-503.
- Anderson, H.E. (1970) Forest fuel ignitibility. *Fire Technology*, **6**, 312-319.
- Anderson, S. & Anderson, W. (2010) Ignition and fire spread thresholds in gorse (*Ulex europaeus*) *International Journal of Wildland Fire*, **19**, 589-598.
- Bond, W. J. (2008) What Limits Trees in C<sub>4</sub> Grasslands and Savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 641-659.
- Bond, W.J. & Keeley, J.E. (2005) Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 387-394.
- Bond, W.J. & Keeley, J.E. (2005) Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 387-394.
- Bond, W.J., Woodward, F.I. & Midgley, G.F. (2005) The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, **165**, 525-538.
- Breheny, P., & Burchett, W. (2017) *Visualization of regression models using visreg*. R Package, v. 2.4-1,1-15.
- Castro, E. A. D. & Kauffman, J. B. (1998) Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of tropical ecology*, **14**, 263-283.
- Castro, E.A., & Kauffman, J.B. (1998) Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of tropical ecology*, **14**, 263-283.
- Cianciaruso, M. V. & Batalha, M. A. (2008) A year in a Cerrado wet grassland: a non-seasonal island in a seasonal savanna environment. *Brazilian Journal of Biology*, **68**, 495-501.

- Ciencialaruso, M. V., Silva, I. A., Batalha, M. A., Gaston, K. J. & Petchey, O. L. (2012) The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **14**, 205-216.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... & Pausas, J. G. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, **51**, 335-380.
- Cornwell, W. K., Elvira, A., Kempen, L., Logtestijn, R. S., Aptroot, A., & Cornelissen, J. H. C. (2015) Flammability across the gymnosperm phylogeny: the importance of litter particle size. *New Phytologist*, **206**, 672-681.
- Coutinho LM (1990) Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. In 'Fire in the tropical biota.' Springer: Berlin, **84**, 82-105.
- Dantas, V. D L. Batalha, M. A. & Pausas, J. G. (2013) Fire drives functional thresholds on the savanna - forest transition. *Ecology*, **94**, 2454-2463.
- Dantas, V. D. L., Hirota, M., Oliveira, R. S., & Pausas, J. G. (2016). Disturbance maintains alternative biome states. *Ecology Letters*, **19**, 12-19.
- Davies, G.M. & Legg C.J. (2011) Fuel moisture thresholds in the flammability of *Calluna vulgaris*. *Fire Technology*, **47**, 421-436.
- De Lillis, M., Bianco, P.M. & Loreto, F. (2009) The influence of leaf water content and isoprenoids on flammability of some Mediterranean woody species. *International Journal of Wildland Fire*, **18**, 203-212.
- De Moraes, M. G., de Carvalho, M. A. M., Franco, A. C., Pollock, C. J., & Figueiredo-Ribeiro, R. D. C. L. (2016). Fire and drought: soluble carbohydrate storage and survival mechanisms in herbaceous plants from the Cerrado. *Bioscience*, **66**, 107-117.
- Dominique, C. T., Midgley, G. F., & Bond, W. J. (2017) Fire frequency filters species by bark traits in a savanna-forest mosaic. *Journal of Vegetation Science*, **28**, 728-735.
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Gudrun C, Carré G, Marquéz JRG, Gruber B, Lafourcade B, Leitão PJ, Münkemüller T, McClean C, Osborne PE, Reineking B, Schröder B, Skidmore AK, Zurell D, Lautenbach S. (2013) Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, **36**, 27-46.
- Eiten, G. (1972) The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review*, **38**, 201-341.
- Etlinger, M.G. & Beall, F.C. (2004) Development of a laboratory protocol for fire performance of landscape plants. *International Journal of Wildland Fire*, **13**, 479-488.

- Felfili, J.M., Rezende, A.V., Silva Júnior, M.C. & Silva, M.A. (2000) Changes in the floristic composition of Cerrado sensu stricto in Brazil over a nine-year period. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 579-590.
- Fernandes, P. M., & Cruz, M. G. (2012). Plant flammability experiments offer limited insight into vegetation–fire dynamics interactions. *New Phytologist*, **194**, 606-609.
- Fidelis, A., Lyra, M.F.D.S., & Pivello, V.R. (2013) Above and below ground biomass and carbon dynamics in Brazilian Cerrado wet grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 356-364.
- Fonda, R.W. (2001) Burning characteristics of needles from eight pine species. *Forest Science*, **47**, 390-396.
- Fox, J., Bates, D., Firth, D., Friendly, M., Gorjanc, G., Graves, S. & Ogle, D. (2010) *car: Companion to Applied Regression*. R package version 1.2-16. <http://cran.r-project.org/package=car>.
- Gibson, D.J. (2009) *Grasses and grassland ecology*. Oxford University Press, New York, NY, USA.
- Gill, A. M. & Moore, P. H. R. (1996) *Ignitability of leaves of Australian plants*. CSIRO Plant Industry, Canberra, Australia.
- Gill, A.M. & Zylstra, P. (2005) Flammability of Australian forests. *Australian Forestry*, **68**, 88-94.
- Gottsberger, G. & Silberbauer-Gottsberger, I. (2006) *Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem*. Reta Verlag, Ulm, Germany.v.1.
- Grootemaat, S., Wright, I.J., Bodegom, P.M., Cornelissen, J.H., & Cornwell, W.K. (2015) Burn or rot: leaf traits explain why flammability and decomposability are decoupled across species. *Functional Ecology*, **29**, 1486-1497.
- Higgins, S. I., Bond, W. J., & Trollope, W. S. (2000). Fire, resprouting and variability: a recipe for grass–tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, **88**, 213-229.
- Hoffmann, W. A., Adasme, R., Haridasan, M., T de Carvalho, M., Geiger, E. L., Pereira, M. A... & Franco, A. C. (2009). Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology*, **90**, 1326-1337.
- Hoffmann, W.A., Jaconis, S.Y., Mckinley, K.L., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., & Franco, A.C. (2012) Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna–forest boundaries. *Austral Ecology*, **37**, 634-643.

- Kauf, Z., Fangmeier, A., Rosavec, R., & Španjol, Ž. (2014) Testing vegetation flammability: the problem of extremely low ignition frequency and overall flammability score. *Journal of Combustion*.
- Kauffman, J.B., Cummings, D.L., & Ward, D.E. (1994). Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian cerrado. *Journal of Ecology*, **82**, 519-531.
- Keeley, J.E., Pausas, J.G., Rundel, P.W., Bond, W.J., & Bradstock, R.A. (2011) Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in plant science*, **16**, 406-411.
- Klink, C.A., Solbrig, O.T. (1996) Efeito do fogo na biodiversidade de plantas do cerrado. *Biodiversidad y funcionamiento de pastizales y sabanas en América Latina* (ed G. Sarmiento, M. Cabido), pp. 231-244. Cytel y Cielat, Mérida, Venezuela.
- Köppen, W. (1948) *Climatologia: com um Estudo de los Climas de la Tierra*. Trad. P.R. Hendrichs Pérez. Fondo de Cultura Economica, Mexico.
- Kraft, N. J., Cornwell, W. K., Webb, C. O., & Ackerly, D. D. (2007). Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, **170**, 271-283.
- Ledru, M. P. (2002) Late quaternary history and evolution of the Cerrados as revealed by palynological records. *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (eds. P.S. Oliveira & R.J. Marquis), pp. 33-50. Columbia University Press, New York, NY, USA.
- Ledru, M. P. (2002). Late Quaternary history and evolution of the cerrados as revealed by palynological records. *The cerrados of Brazil*, 33-50.
- Lehmann, C.E., Anderson, T.M., Sankaran, M., Higgins, S.I., Archibald, S., Hoffmann, W. A. & Hutley, L.B. (2014) Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science*, **343**, 548-552.
- Losos, J. B. (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, **11**, 995–1007
- Mason, N.W., Frazao, C., Buxton, R.P., & Richardson, S.J. (2016) Fire form and function: evidence for exaptive flammability in the New Zealand flora. *Plant Ecology*, **217**, 645-659.
- Medeiros, M.B. & Miranda, H.S. (2008). Post-fire resprouting and mortality in Cerrado woody plant species. *Edinburgh Journal of Botany*, **65**, 1-16.

- Mendonça, R. C. Felfili, J. M., Walter, B. M. T. & Silva-Junior, M. C. (2008) *Flora vascular do Bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies*. Cerrado: ecologia e flora, 423-1279.
- Miranda, A.C., Miranda, H.S., Dias, I.D.F.O., & de Souza Dias, B.F. (1993) Soil and air temperatures during prescribed cerated fires in Central Brazil. *Journal of tropical ecology*, **9**, 313-320.
- Miranda, H.S., Bustamante, M.M.C. & Miranda, A.C. (2002) The fire factor. *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (eds. P.S. Oliveira & R.J. Marquis), pp. 51-68. Columbia University Press, New York, NY, USA
- Miranda, H.S., Neto, W.N. & Neves, B.M.C. (2010) Caracterização das queimadas de Cerrado. *Efeitos do regime de fogo sobre a estrutura de comunidades de cerrado: Projeto Fogo* (eds H.S. Miranda). IBAMA, Brasília, DF, Brazil.
- Miranda, H.S., Rocha E Silva, E.P. & Miranda, A.C. (1996) Comportamento do fogo em queimadas de campo sujo (eds H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F. Dias). *Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga*, Departamento de Ecologia (ECL)/ Universidade de Brasília (UnB), Brasília, Brazil.
- Miranda, H.S., Sato, M.N., Neto, W.N. & Aires, F.S. (2009) Fires in the Cerrado, the Brazilian savanna. *Tropical fire ecology: climate change, land use, and ecosystem dynamics* (eds M.A. Cochrane). Springer-Praxis, New York, NY, USA.
- Munhoz, C. B. R & Felfili, J. M. (2004) Composição florística do estrato herbáceo-subarbustivo em área de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer*, **13**, 85-113.
- Munhoz, C. B. R. & Felfili, J. M. (2007) Florística do estrato herbáceo subarbustivo de um campo limpo úmido em Brasília, Brasil. *Biota Neotropica*, **7**, 205-215.
- Munhoz, C. B. R. & Felfili, J. M. (2008) Fitossociologia do estrato herbáceo-subarbustivo em campo limpo úmido no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **22**, 905-913.
- Munhoz, C.B.R., & Felfili, J.M. (2006). Fitossociologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma área de campo sujo no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **20**, 671-685.
- Munhoz, C.B.R., Felfili, J.M. & Rodrigues, C. (2008) Species environment relationship in the herb-subshrub layer of a moist savanna site, Federal District, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **68**, 25-35.

- Murray, B.R., Hardstaff, L.K. & Phillips, M.L. (2013) Differences in Leaf Flammability, Leaf Traits and Flammability-Trait Relationships between Native and Exotic Plant Species of Dry Sclerophyll Forest. *PloS one*, **8**, 79205.
- Orme, D. (2013) The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. *R package version*, **5**.
- Pausas, J. G., Keeley, J. E., & Schwilk, D. W. (2017). Flammability as an ecological and evolutionary driver. *Journal of Ecology*, **105**, 289-297.
- Pausas, J.G., & Keeley, J.E. (2009) A burning story: the role of fire in the history of life. *BioScience*, **59**, 593-601.
- Pausas, J.G., & Verdú, M. (2008) Fire reduces morphospace occupation in plant communities. *Ecology*, **89**, 2181-2186.
- Pausas, J.G., Alessio, G.A., Moreira, B. & Corcobado, G. (2012) Fires enhance flammability in *Ulex parviflorus*. *New Phytologist*, **193**, 18–23.
- Pausas, J.G., Alessio, G.A., Moreira, B., & Segarra-Moragues, J.G. (2016) Secondary compounds enhance flammability in a Mediterranean plant. *Oecologia*, **180**, 103-110.
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., De Bélair, G., & Bonsall, M. B. (2011) Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology*, **99**, 165-175.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P. & Urcelay, C. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, **61**, 167-234.
- Philpot, C.W. (1970) Influence of mineral content on the pyrolysis of plant materials. *Forest Science*, **16**, 461–471.
- Pickett, B.M., Isackson, C., Wunder, R., Fletcher, T.H. & Butler, B.W. (2009) Flame interactions and burning characteristics of two live leaf samples. *International Journal of Wildland Fire*, **18**, 865-874.
- Pivello, V.R. (2011) The use of fire in the Cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: past and present. *Fire ecology*, **7**, 24-39.
- Prinzing, A. (2001) The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **268**, 2383-2389.
- R Core Team (2017) *R: A language and environment for statistical computing*. v. 3.4.1 R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <https://www.R-project.org/>.

- Ramos-Neto, M.B. & Pivello, V.R. (2000) Lightning fires in a Brazilian savanna National Park: rethinking management strategies. *Environmental management*, **26**, 675-684.
- Salgado-Labouriau, M.L. & Ferraz-Vicentini, K.R. (1994) Fire in the Cerrado 32,000 years ago. *Current research in the Pleistocene*, **11**, 85-87.
- Saura-Mas, S., Paula, S., Pausas, J.P. & Loret, F. (2010) Fuel loading and flammability in the Mediterranean Basin woody species with different post-fire regenerative strategies. *International Journal of Wildland Fire*, **19**, 783-794.
- Scarff, F.R. & Westoby, M. (2006) Leaf litter flammability in some semi-arid Australian woodlands. *Functional Ecology*, **20**, 745-752.
- Schmidt, I. B., Fidelis, A., Miranda, H. S., & Ticktin, T. (2016). How do the wets burn? Fire behavior and intensity in wet grasslands in the Brazilian savanna. *Brazilian Journal of Botany*, **40**, 167-175.
- Scholes, R.J. & Archer, S.R. (1997) Tree-grass interactions in savannas. *Annual review of Ecology and Systematics*, **1**, 517-544.
- Schwilk, D.W. & Ackerly, D. D. (2001) Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos*, **94**, 326-336.
- Silva, D. P. D. *em preparação* (2017). Composição, estrutura e diversidade da vegetação herbáceo-arbustiva em Veredas no Jalapão, Tocantins. Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília.
- Silva, F.A.M., Assad, E.D. & Evangelista, B.A. (2008) Caracterização climática do bioma Cerrado. *Cerrado: ecologia e flora* (eds. S.M. Sano, S.P. Almeida & J. F. Ribeiro). Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, Brazil.
- Silva, I. A., & Batalha, M. A. (2009) Woody plant species co-occurrence in Brazilian savannas under different fire frequencies. *Acta Oecologica*, **36**, 85-91.
- Silva, I. A., & Batalha, M. A. (2010) Phylogenetic structure of Brazilian savannas under different fire regimes. *Journal of Vegetation Science*, **21**, 1003-1013.
- Simon, M.F., & Pennington, T. (2012) Evidence for adaptation to fire regimes in the tropical savannas of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Plant Sciences*, **173**, 711-723.
- Simon, M.F., Grether, R., de Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T., & Hughes, C.E. (2009) 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*, **106**, 20359-20364.

- Simpson, K.J., Ripley, B.S., Christin, P.A., Belcher, C.M., Lehmann, C.E., Thomas, G.H., & Osborne, C.P. (2016) Determinants of flammability in savanna grass species. *Journal of Ecology*, **104**, 138-148.
- Souza-Neto, A. C., Cianciaruso, M. V. & Collevatti, R. G. (2016) Habitat shifts shaping the diversity of a biodiversity hotspot through time: insights from the phylogenetic structure of Caesalpinioideae in the Brazilian Cerrado. *Journal of biogeography*, **43**, 340-350.
- Tannus, J.L., & Assis, M.A. (2004) Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de cerrado, Itirapina–SP, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, **27**, 489-506.
- Vamosi S. M, Heard S. B, Vamosi J. C, Webb C. O. (2009) Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*. **18**, 572-92.
- Van Wilgen, B.W., Higgins, K.B., & Bellstedt, D.U. (1990) The role of vegetation structure and fuel chemistry in excluding fire from forest patches in the fire-prone fynbos shrublands of South Africa. *Journal of Ecology*, **78**, 210-222.
- Verdú, M. & Pausas, J. G. (2007). Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. *Journal of Ecology*, **95**, 1316-1323.
- Viegas, D.X, Piñol, J., Viegas, M.T. & Ogaya, R. (2001) Estimating live fine fuels moisture content using meteorologically-based indices. *International Journal of Wildland Fire*, **10**, 223-240.
- Webb, C.O., & Donoghue, M.J. (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, **5(1)**, 181-183.
- White, R.H. & Zipperer, W.C. (2010) Testing and classification of individual plants for fire behaviour: plant selection for the wildland–urban interface. *International Journal of Wildland Fire*, **19**, 213–227.
- Zar, J. H. (1999) *Biostatistical Analysis: Pearson New International Edition*. Pearson Higher. India. ed. 5. 994p.
- Zylstra, P., Bradstock, R.A., Bedward, M., Penman, T.D., Doherty, M.D., Weber, R.O. & Cary, G.J. (2016) Biophysical mechanistic modelling quantifies the effects of plant traits on fire severity: species, not surface fuel loads, determine flame dimensions in eucalypt forests. *PloS one*, **11**, e0160715.

**Material Suplementar S1.** Lista das espécies amostradas representadas por família e espécie.

Família	Espécie
Acanthaceae	<i>Justicia pycnophylla</i> Lindau
Asteraceae	<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.
Asteraceae	<i>Aldama robusta</i> (Gardner) E.E.Schill. & Panero
Asteraceae	<i>Aspilia foliacea</i> (Spreng.) Baker
Asteraceae	<i>Baccharis humilis</i> Sch.Bip. ex Baker
Asteraceae	<i>Baccharis tridentata</i> Vahl
Asteraceae	<i>Mikania officinalis</i> Mart.
Asteraceae	<i>Raulinoreitzia leptophlebia</i> (B.L.Rob.) R.M.King & H.Rob.
Asteraceae	<i>Riencourtia oblongifolia</i> Gardner
Asteraceae	<i>Stenocephalum megapotamicum</i> (Spreng.) Sch.Bip.
Asteraceae	<i>Stevia heptachaeta</i> DC.
Bignoniaceae	<i>Anemopaegma arvense</i> (Vell.) Stellfeld ex de Souza
Calophyllaceae	<i>Kielmeyera abdita</i> Saddi
Convolvulaceae	<i>Ipomoea procurrens</i> Meisn.
Cyperaceae	<i>Rhynchospora consanguinea</i> (Kunth) Boeckeler
Cyperaceae	<i>Rhynchospora emaciata</i> (Nees) Boeckeler
Cyperaceae	<i>Rhynchospora nervosa</i> (Vahl) Boeckeler
Cyperaceae	<i>Rhynchospora rugosa</i> (Vahl) Gale
Cyperaceae	<i>Rhynchospora spruceana</i> C.B.Clarke
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.
Euphorbiaceae	<i>Croton antisyphiliticus</i> Mart.
Fabaceae	<i>Aeschynomene selloi</i> Vogel
Fabaceae	<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.
Fabaceae	<i>Chamaecrista desvauxii</i> (Collad.) Killip
Fabaceae	<i>Chamaecrista pohliana</i> (Benth.) H.S.Irwin & Barneby
Fabaceae	<i>Crotalaria goiasensis</i> Windler & S.G.Skinner
Fabaceae	<i>Galactia peduncularis</i> (Benth.) Taub.
Fabaceae	<i>Lupinus velutinus</i> Benth.
Fabaceae	<i>Mimosa clausenii</i> Benth.
Fabaceae	<i>Mimosa debilis</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. var. <i>debilis</i>
Fabaceae	<i>Mimosa lanuginosa</i> Glaz. ex Burkart
Gentianaceae	<i>Curtia tenuifolia</i> (Aubl.) Knobl.
Iridaceae	<i>Sisyrinchium vaginatum</i> Spreng.
Iridaceae	<i>Trimezia juncifolia</i> (Klatt) Benth. & Hook.
Lythraceae	<i>Cuphea linarioides</i> Cham. & Schtdl.
Lythraceae	<i>Diplusodon sessiliflorus</i> Koehne
Lythraceae	<i>Diplusodon villosus</i> Pohl
Malpighiaceae	<i>Byrsonima subterranea</i> Brade & Markgr.
Malpighiaceae	<i>Peixotoa goiana</i> C.E.Anderson
Malvaceae	<i>Pavonia rosa-campestris</i> A.St.-Hil.
Melastomataceae	<i>Cambessedesia espora</i> (A.St.-Hil. ex Bonpl.) DC.
Melastomataceae	<i>Clidemia capitellata</i> (Bonpl.) D.Don
Melastomataceae	<i>Lavoisiera imbricata</i> (Thunb.) DC.
Melastomataceae	<i>Leandra polystachya</i> (Naudin) Cogn.
Melastomataceae	<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana

Melastomataceae	<i>Microlicia euphorbioides</i> Mart.
Melastomataceae	<i>Microlicia ramosa</i> Pilg.
Melastomataceae	<i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Aubl.) DC.
Melastomataceae	<i>Tibouchina aegopogon</i> (Naudin) Cogn.
Melastomataceae	<i>Trembleya parviflora</i> (D.Don) Cogn.
Melastomataceae	<i>Trembleya phlogiformis</i> DC.
Menispermaceae	<i>Cissampelos ovalifolia</i> DC.
Myrtaceae	<i>Campomanesia pubescens</i> (Mart. ex DC.) O.Berg
Myrtaceae	<i>Eugenia cristaensis</i> O.Berg
Myrtaceae	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.
Myrtaceae	<i>Myrciaria cuspidata</i> O.Berg
Myrtaceae	<i>Psidium australe</i> Cambess.
Myrtaceae	<i>Psidium firmum</i> O.Berg
Ochnaceae	<i>Sauvagesia linearifolia</i> A.St.-Hil.
Oxalidaceae	<i>Oxalis densifolia</i> Mart. & Zucc. ex Zucc.
Oxalidaceae	<i>Oxalis suborbiculata</i> Lourteig
Poaceae	<i>Agenium leptocladum</i> (Hack.) Clayton
Poaceae	<i>Andropogon bicornis</i> L.
Poaceae	<i>Axonopus pellitus</i> (Nees ex Trin.) Hitchc. & Chase
Poaceae	<i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase
Poaceae	<i>Ichnanthus procurrens</i> (Nees ex Trin.) Swallen
Poaceae	<i>Otachyrium seminudum</i> Hack. ex Send. & Soderstr.
Poaceae	<i>Paspalum hyalinum</i> Nees ex Trin.
Poaceae	<i>Paspalum lineare</i> Trin.
Poaceae	<i>Trichantheicum cyanescens</i> (Nees ex Trin.) Zuloaga & Morrone
Poaceae	<i>Tristachya leiostachya</i> Nees
Rubiaceae	<i>Palicourea coriacea</i> (Cham.) K.Schum.
Rubiaceae	<i>Palicourea officinalis</i> Mart.
Rubiaceae	<i>Planaltina capitata</i> (K.Schum.) R.M. Salas & E.L. Cabral
Rubiaceae	<i>Sabicea brasiliensis</i> Wernham
Rubiaceae	<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schldl.) K.Schum.
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.
Simaroubaceae	<i>Simaba suffruticosa</i> Engl.
Smilacaceae	<i>Smilax goyazana</i> A.DC.
Solanaceae	<i>Solanum subumbellatum</i> Vell.
Verbenaceae	<i>Lippia rotundifolia</i> Cham.
Violaceae	<i>Pombalia lanata</i> (A.St.-Hil.) Paula-Souza
Xyridaceae	<i>Xyris hymenachne</i> Mart.
Xyridaceae	<i>Xyris jupicai</i> Rich.
Xyridaceae	<i>Xyris schizachne</i> Mart.

---

**Material Suplementar S2** – Valores das réplicas das características foliares medidas para as espécies amostradas. Site: DG - campo seco, Site:WG - campo úmido, Form Nram – plantas não graminóides, Form Gram – planta graminóides, Thickness – espessura, Length – comprimento, width -largura, LA- área foliar ( $\text{cm}^2$ ), SLA- área foliar específica ( $\text{cm}^2\text{-g}^{-1}$ ), SA/V- razão entre superfícies foliar e espessura( $1/\text{espessura}$ ), FLF- Inflamabilidade da folha fresca; DLF- Inflamabilidade da folha seca (em segundos).

Specie	Site	Form	Thickness	Length	Width	LA	Water	SLA	SAV	DLF	FLF
Ach_sat	DG	Ngra	0,25	11,60	0,60	5,30	194,59	143,24	4,00	13,0	30,0
Ach_sat	DG	Ngra	0,21	10,60	0,50	4,10	205,13	105,13	4,76	15,0	25,0
Ach_sat	DG	Ngra	0,25	10,70	0,60	4,67	208,57	133,43	4,00	15,0	31,0
Ach_sat	DG	Ngra	0,39	10,20	0,50	4,07	229,27	99,27	2,56	14,0	33,0
Ach_sat	DG	Ngra	0,20	11,40	0,60	5,44	333,33	151,11	5,00	15,0	27,0
Aes_sel	DG	Ngra	0,26	3,00	0,30	0,72	118,46	11,08	3,85	46,0	68,0
Aes_sel	DG	Ngra	0,36	2,30	0,20	0,34	125,09	19,10	2,78	39,0	55,0
Aes_sel	DG	Ngra	0,36	2,20	0,30	0,33	145,96	31,43	2,78	48,0	66,0
Aes_sel	DG	Ngra	0,37	3,00	0,30	0,62	167,68	16,26	2,70	55,0	68,0
Aes_sel	DG	Ngra	0,31	2,80	0,30	0,49	201,93	30,43	3,23	69,0	92,0
And_bic	WG	Gram	0,34	70,00	0,50	34,84	83,41	56,10	2,94	31,0	54,0
And_bic	WG	Gram	0,47	68,00	0,50	18,35	99,85	26,91	2,13	30,0	54,0
And_bic	WG	Gram	0,30	60,30	0,40	26,17	137,79	43,18	3,33	22,0	56,0
And_bic	WG	Gram	0,23	60,82	0,50	31,99	141,65	51,85	4,35	24,0	38,0
And_bic	WG	Gram	0,39	60,30	0,60	30,90	145,00	64,38	2,56	23,0	41,0
Ane_arv	DG	Ngra	0,37	8,00	0,30	2,06	77,59	35,52	2,70	51,0	58,0
Ane_arv	DG	Ngra	0,55	8,10	0,33	2,34	84,13	37,14	1,82	38,0	48,0
Ane_arv	DG	Ngra	0,37	8,80	0,31	2,48	88,14	42,03	2,70	33,0	47,0
Ane_arv	DG	Ngra	0,45	8,40	0,30	2,53	96,67	42,17	2,22	32,0	57,0
Ane_arv	DG	Ngra	0,44	6,50	0,30	1,76	137,50	55,00	2,27	35,0	55,0
Asp_fol	DG	Ngra	0,45	7,80	0,30	2,32	131,76	68,24	2,22	21,0	25,0
Asp_fol	DG	Ngra	0,37	8,70	0,30	2,85	143,89	79,17	2,70	13,0	26,0
Asp_fol	DG	Ngra	0,32	11,20	0,30	2,97	186,84	78,16	3,13	20,0	28,0
Asp_fol	DG	Ngra	0,42	10,80	0,40	3,61	187,50	90,25	2,38	24,0	27,0
Asp_fol	DG	Ngra	0,33	9,60	0,40	3,31	192,86	78,81	3,03	17,0	24,0
Axo_sic	DG	Gram	0,39	88,40	0,50	17,32	214,13	32,19	2,56	40,0	77,0
Axo_sic	DG	Gram	0,26	73,50	0,30	13,17	304,92	29,46	3,85	39,0	47,0
Axo_sic	DG	Gram	0,32	95,60	0,40	31,44	315,94	84,06	3,13	31,0	56,0
Axo_sic	DG	Gram	0,18	71,80	0,40	13,34	316,27	31,91	5,56	27,0	78,0
Axo_sic	DG	Gram	0,31	73,60	0,60	18,49	343,32	46,57	3,23	35,0	61,0
Bac_hum	DG	Ngra	0,37	3,60	1,00	3,40	121,82	61,82	2,70	16,0	41,0
Bac_hum	DG	Ngra	0,40	3,90	1,10	3,90	123,53	57,35	2,50	29,0	39,0
Bac_hum	DG	Ngra	0,46	4,50	1,80	5,63	132,88	77,12	2,17	30,0	32,0
Bac_hum	DG	Ngra	0,40	4,30	1,50	5,66	209,26	104,81	2,50	12,0	35,0
Bac_hum	DG	Ngra	0,37	4,50	1,80	5,00	244,83	86,21	2,70	25,0	36,0
Bac_tri	DG	Ngra	0,56	7,00	3,00	11,89	125,41	65,69	1,79	42,0	43,0
Bac_tri	DG	Ngra	0,34	6,20	3,00	11,97	134,90	80,34	2,94	38,0	49,0
Bac_tri	DG	Ngra	0,31	7,30	3,80	17,70	139,21	77,97	3,23	26,0	49,0
Bac_tri	DG	Ngra	0,60	7,50	3,90	18,05	140,76	75,84	1,67	16,0	64,0
Bac_tri	DG	Ngra	0,35	6,50	3,50	11,66	146,99	70,24	2,86	40,0	73,0
Bau_ruf	DG	Ngra	0,45	10,70	10,80	87,10	148,29	37,97	2,22	55,0	95,0
Bau_ruf	DG	Ngra	0,47	13,58	13,50	92,15	151,81	60,74	2,13	55,0	86,0
Bau_ruf	DG	Ngra	0,46	15,00	15,00	174,73	156,61	72,20	2,17	59,0	71,0
Bau_ruf	DG	Ngra	0,44	13,50	15,50	137,55	172,18	57,77	2,27	54,0	93,0
Bau_ruf	DG	Ngra	0,48	11,00	11,70	92,78	201,04	48,07	2,08	45,0	65,0
Byr_sub	DG	Ngra	0,88	35,60	19,00	490,42	117,33	53,02	1,14	15,0	68,0
Byr_sub	DG	Ngra	0,53	34,60	16,60	400,85	137,11	62,34	1,89	16,0	67,0
Byr_sub	DG	Ngra	0,85	40,60	17,60	368,09	158,14	54,29	1,18	18,0	66,0
Byr_sub	DG	Ngra	0,65	28,50	15,90	288,38	189,08	75,89	1,54	22,0	51,0
Byr_sub	DG	Ngra	0,78	32,40	19,70	405,10	213,79	68,89	1,28	20,0	49,0
Cam_esp	DG	Ngra	0,14	0,60	0,50	0,20	70,00	100,00	7,14	60,0	89,0
Cam_esp	DG	Ngra	0,18	0,40	0,20	0,15	80,00	150,00	5,56	61,0	77,0
Cam_esp	DG	Ngra	0,16	0,60	0,40	0,17	86,67	70,83	6,25	55,0	66,0
Cam_esp	DG	Ngra	0,16	0,60	0,60	0,21	96,67	175,00	6,25	62,0	72,0
Cam_esp	DG	Ngra	0,19	0,50	0,40	0,15	110,00	150,00	5,26	50,0	66,0

Cam_pub	DG	Ngra	0,37	10,80	2,40	18,57	66,93	36,77	2,70	30,0	46,0
Cam_pub	DG	Ngra	0,61	9,90	1,90	13,21	68,55	41,54	1,64	46,0	60,0
Cam_pub	DG	Ngra	0,51	7,00	1,30	7,62	73,53	56,03	1,96	29,0	50,0
Cam_pub	DG	Ngra	0,43	11,40	2,90	21,71	75,78	42,07	2,33	43,0	56,0
Cam_pub	DG	Ngra	0,77	8,50	1,70	11,62	84,06	46,29	1,30	28,0	53,0
Cas_sil	DG	Ngra	0,20	6,00	2,40	7,90	93,88	80,61	5,00	76,0	98,0
Cas_sil	DG	Ngra	0,20	9,40	2,80	16,40	100,00	71,93	5,00	55,0	101,0
Cas_sil	DG	Ngra	0,18	7,70	2,10	10,17	123,42	91,62	5,56	82,0	112,0
Cas_sil	DG	Ngra	0,19	6,20	2,20	9,60	142,22	106,67	5,26	91,0	109,0
Cas_sil	DG	Ngra	0,23	6,80	1,80	9,20	152,37	121,05	4,35	87,0	104,0
Cha_des	DG	Ngra	0,18	1,60	0,40	0,49	75,00	122,50	5,56	63,0	87,0
Cha_des	DG	Ngra	0,16	1,80	0,30	0,47	100,00	156,67	6,25	66,0	98,0
Cha_des	DG	Ngra	0,14	1,90	0,40	0,55	100,00	183,33	7,14	78,0	99,0
Cha_des	DG	Ngra	0,17	1,80	0,40	0,50	133,33	166,67	5,88	51,0	82,0
Cha_des	DG	Ngra	0,15	1,90	0,40	0,80	133,33	266,67	6,67	68,0	85,0
Cha_pol	DG	Ngra	0,71	1,40	0,40	0,54	100,00	108,00	1,41	45,0	91,0
Cha_pol	DG	Ngra	0,26	1,10	0,40	0,48	125,00	120,00	3,85	51,0	79,0
Cha_pol	DG	Ngra	0,22	1,80	0,50	0,54	125,00	135,00	4,48	39,0	78,0
Cha_pol	DG	Ngra	0,21	1,80	0,50	0,54	140,00	67,50	4,76	44,0	82,0
Cha_pol	DG	Ngra	0,69	1,90	0,50	0,58	266,67	193,33	1,45	38,0	78,0
Cis_ova	DG	Ngra	0,48	6,50	4,20	17,15	126,82	65,71	2,08	17,0	46,0
Cis_ova	DG	Ngra	0,53	5,90	3,90	14,12	128,19	75,11	1,89	27,0	52,0
Cis_ova	DG	Ngra	0,46	7,10	7,20	34,67	130,35	63,38	2,17	28,0	46,0
Cis_ova	DG	Ngra	0,40	6,90	6,10	26,60	140,53	64,56	2,50	33,0	66,0
Cis_ova	DG	Ngra	0,51	10,00	9,10	65,62	142,74	78,12	1,96	13,0	59,0
Cli_cap	WG	Ngra	0,49	15,20	7,10	45,10	116,22	40,63	2,04	49,0	78,0
Cli_cap	WG	Ngra	0,83	17,10	7,70	49,80	130,23	57,91	1,20	42,0	91,0
Cli_cap	WG	Ngra	0,71	12,80	4,80	39,70	138,64	50,13	1,41	43,0	86,0
Cli_cap	WG	Ngra	0,61	12,30	3,90	46,70	145,64	58,23	1,64	45,0	82,0
Cli_cap	WG	Ngra	0,79	13,50	4,90	41,10	188,22	51,50	1,27	42,0	94,0
Cro_ant	DG	Ngra	0,27	7,90	3,90	22,80	112,26	62,13	3,70	41,0	46,0
Cro_ant	DG	Ngra	0,20	13,00	6,30	60,79	121,40	54,67	5,00	40,0	96,0
Cro_ant	DG	Ngra	0,30	13,90	6,50	62,79	132,04	67,73	3,33	22,0	74,0
Cro_ant	DG	Ngra	0,29	18,90	10,50	127,43	132,73	59,32	3,45	34,0	88,0
Cro_ant	DG	Ngra	0,35	12,60	5,50	47,54	155,18	70,33	2,86	23,0	70,0
Cro_goy	DG	Ngra	0,37	3,80	1,60	4,11	56,52	44,67	2,70	29,0	33,0
Cro_goy	DG	Ngra	0,39	3,80	1,40	4,22	62,20	51,46	2,56	28,0	40,0
Cro_goy	DG	Ngra	0,45	4,30	1,80	5,80	95,41	53,21	2,22	33,0	40,0
Cro_goy	DG	Ngra	0,37	5,10	1,80	7,20	212,00	160,00	2,70	29,0	40,0
Cro_goy	DG	Ngra	0,35	3,20	1,20	2,91	219,23	111,92	2,86	20,0	38,0
Cup_lin	DG	Ngra	0,21	1,30	0,80	0,76	70,00	76,00	4,76	64,0	78,0
Cup_lin	DG	Ngra	0,21	1,10	0,70	0,52	72,50	65,00	4,76	37,0	78,0
Cup_lin	DG	Ngra	0,23	1,20	0,80	0,73	84,44	81,11	4,35	44,0	49,0
Cup_lin	DG	Ngra	0,25	1,10	0,70	0,61	92,00	76,25	4,00	51,0	68,0
Cup_lin	DG	Ngra	0,21	1,20	0,80	0,80	100,00	88,89	4,76	48,0	56,0
Cur_ten	WG	Ngra	0,09	1,10	0,10	0,12	125,00	30,00	11,11	49,0	107,0
Cur_ten	WG	Ngra	0,10	1,00	0,20	0,12	175,00	30,00	10,00	46,0	141,0
Cur_ten	WG	Ngra	0,07	1,00	0,20	0,12	200,00	30,00	14,29	41,0	128,0
Cur_ten	WG	Ngra	0,07	1,00	0,20	0,16	216,67	80,00	14,29	53,0	125,0
Cur_ten	WG	Ngra	0,08	1,20	0,20	0,10	250,00	50,00	12,50	49,0	115,0
Dip_ses	DG	Ngra	0,37	4,00	1,80	4,13	95,12	50,37	2,70	32,0	44,0
Dip_ses	DG	Ngra	0,31	3,20	1,70	2,46	98,11	46,42	3,23	32,0	42,0
Dip_ses	DG	Ngra	0,33	3,70	1,50	3,92	98,51	58,51	3,03	33,0	38,0
Dip_ses	DG	Ngra	0,35	3,70	1,80	5,10	103,85	65,38	2,86	40,0	45,0
Dip_ses	DG	Ngra	0,37	3,80	1,80	5,26	111,11	73,06	2,70	36,0	39,0
Dip_vil	DG	Ngra	0,50	4,30	2,80	8,97	73,40	47,71	2,00	36,0	43,0

Dip_vil	DG	Ngra	0,40	5,90	3,90	12,21	79,45	48,26	2,50	34,0	44,0
Dip_vil	DG	Ngra	0,40	5,70	2,50	11,36	82,04	46,37	2,50	28,0	47,0
Dip_vil	DG	Ngra	0,61	6,20	3,00	12,89	85,71	57,54	1,64	21,0	47,0
Dip_vil	DG	Ngra	0,60	4,90	2,90	8,25	187,35	47,41	1,67	35,0	46,0
Ech_inf	DG	Gram	0,14	3,50	0,60	3,60	96,31	39,09	7,14	27,0	59,0
Ech_inf	DG	Gram	0,10	4,50	0,80	6,68	101,92	128,46	10,00	30,0	50,0
Ech_inf	DG	Gram	0,15	5,50	0,60	3,99	127,93	64,04	6,67	25,0	39,0
Ech_inf	DG	Gram	0,14	5,00	0,80	5,27	134,18	51,62	7,14	30,0	49,0
Ech_inf	DG	Gram	0,10	4,50	0,80	4,09	147,10	131,94	10,00	24,0	43,0
Ery_dec	DG	Ngra	0,25	11,50	4,00	34,87	74,27	53,73	4,00	42,0	50,0
Ery_dec	DG	Ngra	0,40	8,60	3,50	23,60	82,13	62,93	2,50	45,0	50,0
Ery_dec	DG	Ngra	0,57	9,20	3,50	20,49	87,54	60,80	1,75	30,0	41,0
Ery_dec	DG	Ngra	0,35	9,10	3,20	22,57	90,82	76,77	2,86	39,0	49,0
Ery_dec	DG	Ngra	0,21	11,80	4,00	38,12	122,67	77,17	4,76	51,0	62,0
Gal_pen	DG	Ngra	0,28	4,50	0,70	5,08	148,00	203,20	3,57	29,0	38,0
Gal_pen	DG	Ngra	0,29	4,10	0,80	5,45	191,67	227,08	3,45	60,0	70,0
Gal_pen	DG	Ngra	0,24	5,00	1,50	10,81	195,74	230,00	4,17	35,0	48,0
Gal_pen	DG	Ngra	0,24	4,00	1,00	3,27	214,29	155,71	4,17	60,0	75,0
Gal_pen	DG	Ngra	0,31	4,20	0,90	5,58	218,18	253,64	3,23	60,0	82,0
Hyb_lan	DG	Ngra	0,31	3,00	0,70	2,35	67,86	83,93	3,23	14,0	31,0
Hyb_lan	DG	Ngra	0,47	3,00	1,00	2,75	72,22	76,39	2,13	13,0	38,0
Hyb_lan	DG	Ngra	0,32	3,00	1,00	2,58	80,65	83,23	3,13	21,0	43,0
Hyb_lan	DG	Ngra	0,34	3,00	1,20	2,72	84,85	82,42	2,94	14,0	38,0
Hyb_lan	DG	Ngra	0,16	2,00	1,00	1,72	87,50	71,67	6,25	22,0	36,0
Ich_pro	WG	Gram	0,40	8,50	0,70	3,39	125,00	94,17	2,50	22,0	34,0
Ich_pro	WG	Gram	0,62	8,00	0,50	3,20	140,00	106,67	1,61	27,0	40,0
Ich_pro	WG	Gram	0,25	8,80	0,70	3,98	173,29	123,60	4,00	23,0	66,0
Ich_pro	WG	Gram	0,20	8,50	0,70	3,72	176,75	137,27	5,00	24,0	41,0
Ich_pro	WG	Gram	0,21	7,90	0,60	3,12	189,66	107,59	4,76	24,0	40,0
Ipo_pro	DG	Ngra	0,48	7,00	2,30	11,66	158,65	56,06	2,08	16,0	58,0
Ipo_pro	DG	Ngra	0,54	9,30	5,00	30,34	274,62	65,81	1,85	20,0	70,0
Ipo_pro	DG	Ngra	0,43	6,80	2,80	12,27	300,83	101,40	2,33	28,0	51,0
Ipo_pro	DG	Ngra	0,55	5,70	2,50	10,46	333,33	99,62	1,82	22,0	55,0
Ipo_pro	DG	Ngra	0,66	7,80	5,00	30,59	366,92	76,67	1,52	24,0	43,0
Jus_pyc	DG	Ngra	0,19	5,10	2,20	7,23	82,86	86,07	5,26	25,0	34,0
Jus_pyc	DG	Ngra	0,23	3,70	1,80	4,88	90,29	71,76	4,35	32,0	42,0
Jus_pyc	DG	Ngra	0,35	4,50	1,50	4,86	114,00	97,20	2,86	30,0	40,0
Jus_pyc	DG	Ngra	0,18	5,20	2,50	9,73	164,71	95,39	5,56	28,0	55,0
Jus_pyc	DG	Ngra	0,10	4,60	2,30	8,14	270,00	203,50	10,00	18,0	27,0
Kie_abd	DG	Ngra	0,39	19,90	2,40	38,49	103,43	48,85	2,56	29,0	59,0
Kie_abd	DG	Ngra	0,40	20,30	1,20	27,85	106,87	53,15	2,50	18,0	48,0
Kie_abd	DG	Ngra	0,43	17,70	2,50	30,78	107,43	53,16	2,33	34,0	76,0
Kie_abd	DG	Ngra	0,43	10,80	2,10	29,91	109,09	53,32	2,33	26,0	45,0
Kie_abd	DG	Ngra	0,44	12,80	1,10	10,97	117,95	56,26	2,27	25,0	49,0
Lav_ber	WG	Ngra	0,19	0,80	0,40	0,25	183,33	41,67	5,26	62,0	102,0
Lav_ber	WG	Ngra	0,23	0,90	0,50	0,35	185,71	50,00	4,35	51,0	138,0
Lav_ber	WG	Ngra	0,16	0,90	0,50	0,31	187,50	38,75	6,25	51,0	131,0
Lav_ber	WG	Ngra	0,15	0,90	0,50	0,35	242,86	50,00	6,67	60,0	98,0
Lav_ber	WG	Ngra	0,21	1,00	0,50	0,39	266,67	65,00	4,76	66,0	116,0
Lea_pol	WG	Ngra	0,61	9,80	4,50	30,54	105,56	89,30	1,64	38,0	557,0
Lea_pol	WG	Ngra	0,49	10,00	5,10	34,89	128,66	113,65	2,04	44,0	59,0
Lea_pol	WG	Ngra	0,81	9,90	5,00	31,03	129,04	67,75	1,23	32,0	61,0
Lea_pol	WG	Ngra	0,65	10,20	5,10	34,14	160,87	106,02	1,54	39,0	66,0
Lea_pol	WG	Ngra	0,66	10,10	5,00	14,47	164,54	36,91	1,52	26,0	51,0
Lip_rot	WG	Ngra	0,59	3,20	2,10	6,48	130,39	63,53	1,69	12,0	80,0
Lip_rot	WG	Ngra	0,78	3,00	2,20	5,37	144,69	47,52	1,28	13,0	48,0

Lip_rot	WG	Ngra	0,66	3,50	2,50	6,96	184,30	57,52	1,52	21,0	67,0
Lip_rot	WG	Ngra	0,80	3,60	2,50	7,42	184,92	58,89	1,25	26,0	68,0
Lip_rot	WG	Ngra	0,54	3,50	2,60	7,90	227,97	66,95	1,85	20,0	62,0
Lup_vel	DG	Ngra	0,47	6,90	3,00	14,23	98,80	85,21	2,13	20,0	49,0
Lup_vel	DG	Ngra	0,45	9,50	3,80	21,61	101,63	50,37	2,22	30,0	33,0
Lup_vel	DG	Ngra	0,54	9,00	3,50	23,80	106,91	60,87	1,85	20,0	45,0
Lup_vel	DG	Ngra	0,48	7,50	3,00	15,18	110,82	78,25	2,08	25,0	39,0
Lup_vel	DG	Ngra	0,47	6,00	3,00	11,59	114,88	95,79	2,13	15,0	35,0
Mic_alb	DG	Ngra	0,41	10,90	3,80	25,64	76,91	41,69	2,44	52,0	93,0
Mic_alb	DG	Ngra	0,36	9,80	4,80	34,75	84,71	47,02	2,78	46,0	100,0
Mic_alb	DG	Ngra	0,34	10,90	5,10	39,86	87,50	47,91	2,94	54,0	88,0
Mic_alb	DG	Ngra	0,30	9,90	4,80	33,24	88,57	45,22	3,33	53,0	81,0
Mic_alb	DG	Ngra	0,35	10,90	5,30	37,54	100,52	49,07	2,86	46,0	83,0
Mic_eup	WG	Ngra	0,22	1,50	1,00	1,21	255,56	134,44	4,55	22,0	35,0
Mic_eup	WG	Ngra	0,24	1,50	1,10	1,30	275,00	162,50	4,17	31,0	38,0
Mic_eup	WG	Ngra	0,30	1,50	1,00	1,20	288,89	66,67	3,33	27,0	42,0
Mic_eup	WG	Ngra	0,22	1,70	1,20	1,38	300,00	115,00	4,55	26,0	40,0
Mic_eup	WG	Ngra	0,16	1,40	1,00	1,06	333,33	58,89	6,25	36,0	39,0
Mic_ram	WG	Ngra	0,17	0,70	0,60	0,41	150,00	205,00	5,88	76,0	86,0
Mic_ram	WG	Ngra	0,51	0,90	0,60	0,47	160,00	94,00	1,96	40,0	54,0
Mic_ram	WG	Ngra	0,13	0,80	0,50	0,51	166,67	170,00	7,69	45,0	67,0
Mic_ram	WG	Ngra	0,24	1,00	0,50	0,55	200,00	275,00	4,17	69,0	70,0
Mic_ram	WG	Ngra	0,22	0,70	0,50	0,44	250,00	220,00	4,55	54,0	56,0
Mik_off	WG	Ngra	0,55	2,50	2,00	2,34	101,96	45,88	1,82	35,0	55,0
Mik_off	WG	Ngra	0,50	2,00	2,00	2,36	102,50	59,00	2,00	18,0	39,0
Mik_off	WG	Ngra	0,38	2,00	1,60	1,93	140,00	96,50	2,63	24,0	51,0
Mik_off	WG	Ngra	0,14	2,10	1,60	1,56	141,38	53,79	7,14	17,0	37,0
Mik_off	WG	Ngra	0,37	2,00	2,00	2,26	146,88	70,63	2,70	18,0	49,0
Mim_cla	DG	Ngra	0,17	0,70	0,10	0,13	157,50	162,50	5,88	80,0	95,0
Mim_cla	DG	Ngra	0,16	0,80	0,20	0,12	200,00	120,00	6,25	50,0	69,0
Mim_cla	DG	Ngra	0,15	0,70	0,10	0,12	233,33	200,00	6,67	88,0	115,0
Mim_cla	DG	Ngra	0,15	0,80	0,10	0,13	238,98	220,34	6,67	75,0	101,0
Mim_cla	DG	Ngra	0,15	0,70	0,10	0,12	239,62	226,42	6,67	92,0	98,0
Mim_lan	DG	Ngra	0,41	2,30	1,10	2,11	65,52	72,76	2,44	76,0	90,0
Mim_lan	DG	Ngra	0,42	1,90	0,80	1,42	77,27	94,55	2,38	88,0	98,0
Mim_lan	DG	Ngra	0,45	2,30	1,20	2,22	84,38	99,38	2,22	46,0	74,0
Mim_lan	DG	Ngra	0,45	2,20	1,10	2,09	86,36	95,00	2,22	90,0	99,0
Mim_lan	DG	Ngra	0,32	1,90	0,90	1,34	143,75	83,75	3,13	82,0	108,0
Mim_nud	DG	Ngra	0,31	6,00	3,00	13,40	87,50	93,06	3,23	55,0	70,0
Mim_nud	DG	Ngra	0,26	6,00	2,80	13,18	91,67	99,85	3,85	60,0	76,0
Mim_nud	DG	Ngra	0,78	6,00	3,00	13,19	100,73	96,28	1,28	60,0	69,0
Mim_nud	DG	Ngra	0,25	6,00	3,00	12,55	103,31	103,72	4,00	48,0	67,0
Mim_nud	DG	Ngra	0,28	5,10	2,50	10,57	106,86	103,63	3,57	50,0	57,0
Myr_cus	DG	Ngra	0,16	2,80	1,90	2,63	64,00	105,20	6,25	78,0	98,0
Myr_cus	DG	Ngra	0,14	2,80	1,90	2,74	75,00	97,86	7,14	60,0	66,0
Myr_cus	DG	Ngra	0,19	2,90	1,10	2,19	78,95	115,26	5,26	48,0	100,0
Myr_cus	DG	Ngra	0,15	2,70	1,90	2,71	85,19	100,37	6,67	63,0	84,0
Myr_cus	DG	Ngra	0,15	2,10	1,80	2,50	100,00	125,00	6,67	50,0	122,0
Myr_gui	DG	Ngra	0,30	2,40	0,70	1,43	54,55	65,00	3,33	70,0	82,0
Myr_gui	DG	Ngra	0,26	2,30	0,70	1,23	57,14	58,57	3,85	60,0	104,0
Myr_gui	DG	Ngra	0,29	1,70	0,70	0,91	69,23	70,00	3,45	48,0	102,0
Myr_gui	DG	Ngra	0,28	2,40	0,70	1,46	73,91	63,48	3,57	60,0	76,0
Myr_gui	DG	Ngra	0,25	2,40	0,80	1,52	73,91	66,09	4,00	55,0	83,0
Myr_sp.	DG	Ngra	0,24	3,40	1,20	2,81	72,73	63,86	4,17	21,0	74,0
Myr_sp.	DG	Ngra	0,30	2,70	1,30	2,60	81,58	68,42	3,33	20,0	64,0
Myr_sp.	DG	Ngra	0,27	2,50	1,30	2,47	82,86	70,57	3,70	21,0	69,0

Myr_sp.	DG	Ngra	0,31	1,60	1,00	1,29	86,67	86,00	3,23	15,0	37,0
Myr_sp.	DG	Ngra	0,28	2,80	1,20	2,52	100,00	72,00	3,57	49,0	39,0
Ota_sem	WG	Gram	0,22	15,10	0,50	4,53	125,30	116,15	4,55	34,0	47,0
Ota_sem	WG	Gram	0,13	17,00	0,60	5,51	128,57	87,46	7,69	26,0	39,0
Ota_sem	WG	Gram	0,16	15,00	0,60	5,00	141,67	104,17	6,25	25,0	32,0
Ota_sem	WG	Gram	0,10	16,50	0,60	5,50	145,16	88,71	10,00	29,0	56,0
Ota_sem	WG	Gram	0,16	15,50	0,60	4,93	149,02	96,67	6,25	28,0	68,0
Oxa_den	DG	Ngra	0,17	2,40	1,80	3,74	218,42	98,42	5,88	44,0	58,0
Oxa_den	DG	Ngra	0,20	2,40	2,30	8,71	242,22	193,56	5,00	33,0	48,0
Oxa_den	DG	Ngra	0,20	3,30	3,00	15,40	303,51	270,18	5,00	38,0	52,0
Oxa_den	DG	Ngra	0,18	2,90	2,10	9,12	316,90	314,48	5,56	42,0	80,0
Oxa_den	DG	Ngra	0,19	2,50	2,40	9,80	326,55	337,93	5,26	51,0	61,0
Oxa_sub	DG	Ngra	0,37	0,30	0,50	0,21	172,60	116,67	2,70	50,0	58,0
Oxa_sub	DG	Ngra	0,37	0,30	0,60	0,22	175,00	155,00	2,70	40,0	63,0
Oxa_sub	DG	Ngra	0,34	0,30	0,50	0,22	190,00	136,67	2,94	44,0	55,0
Oxa_sub	DG	Ngra	0,37	0,30	0,50	0,23	200,00	230,00	2,70	60,0	97,0
Oxa_sub	DG	Ngra	0,34	0,30	0,60	0,25	200,00	250,00	2,94	56,0	62,0
Pal_cor	DG	Ngra	0,31	11,30	6,30	47,52	103,62	123,75	3,23	48,0	69,0
Pal_cor	DG	Ngra	0,29	9,80	3,50	21,00	113,70	71,92	3,45	33,0	84,0
Pal_cor	DG	Ngra	0,30	7,50	5,20	28,68	128,50	71,70	3,33	59,0	76,0
Pal_cor	DG	Ngra	0,34	11,50	5,70	43,32	133,60	69,98	2,94	40,0	62,0
Pal_cor	DG	Ngra	0,29	10,20	7,40	58,82	198,87	94,72	3,45	60,0	69,0
Pal_off	DG	Ngra	0,60	7,00	3,80	17,89	143,70	75,17	1,67	19,0	62,0
Pal_off	DG	Ngra	0,46	6,90	3,00	14,86	152,81	83,48	2,17	38,0	61,0
Pal_off	DG	Ngra	0,70	7,20	4,00	21,83	157,19	74,76	1,43	21,0	68,0
Pal_off	DG	Ngra	0,70	5,50	3,00	11,62	157,23	70,00	1,43	28,0	44,0
Pal_off	DG	Ngra	0,61	7,00	4,00	20,79	157,86	74,25	1,64	21,0	65,0
Pan_cya	DG	Gram	0,21	12,10	0,70	4,71	89,23	96,23	4,76	38,0	41,0
Pan_cya	DG	Gram	0,18	19,00	1,00	11,74	104,76	111,81	5,56	23,0	45,0
Pan_cya	DG	Gram	0,25	13,20	0,60	4,94	122,22	109,78	4,00	27,0	40,0
Pan_cya	DG	Gram	0,19	17,00	0,40	8,84	142,86	114,81	5,26	28,0	42,0
Pan_cya	DG	Gram	0,15	19,50	1,00	14,49	147,59	99,93	6,67	14,0	34,0
Pas_hya	DG	Gram	0,32	6,20	1,00	4,45	120,77	10,75	3,13	27,0	55,0
Pas_hya	DG	Gram	0,28	5,70	1,00	4,30	127,66	8,04	3,57	32,0	57,0
Pas_hya	DG	Gram	0,21	5,50	1,20	4,78	131,75	14,18	4,76	26,0	49,0
Pas_hya	DG	Gram	0,28	6,30	1,00	4,32	136,56	8,54	3,57	29,0	60,0
Pas_hya	DG	Gram	0,27	5,90	0,90	4,09	159,05	9,74	3,70	20,0	42,0
Pas_lin	WG	Gram	0,23	23,00	0,10	4,35	110,64	46,28	4,35	29,0	77,0
Pas_lin	WG	Gram	0,31	33,00	0,17	4,27	125,84	47,98	3,23	35,0	85,0
Pas_lin	WG	Gram	0,19	37,00	0,17	8,22	129,80	80,59	5,26	38,0	82,0
Pas_lin	WG	Gram	0,29	29,00	0,10	4,98	142,03	72,17	3,45	33,0	76,0
Pas_lin	WG	Gram	0,37	28,00	0,17	5,92	143,75	61,67	2,70	36,0	61,0
Pav_ros	DG	Ngra	0,37	7,00	3,20	14,45	105,36	86,01	2,70	22,0	35,0
Pav_ros	DG	Ngra	0,50	6,10	3,00	13,46	107,95	76,48	2,00	35,0	55,0
Pav_ros	DG	Ngra	0,35	4,50	1,50	5,35	119,64	95,54	2,86	33,0	30,0
Pav_ros	DG	Ngra	0,35	4,60	3,50	8,82	120,99	108,89	2,86	38,0	46,0
Pav_ros	DG	Ngra	0,59	6,50	3,60	15,96	132,02	89,66	1,69	36,0	43,0
Pei_goi	DG	Ngra	0,43	10,10	5,40	36,08	90,11	55,77	2,33	37,0	65,0
Pei_goi	DG	Ngra	0,49	12,30	8,00	63,83	101,05	51,64	2,04	46,0	89,0
Pei_goi	DG	Ngra	0,62	11,40	7,30	56,36	101,24	46,62	1,61	41,0	65,0
Pei_goi	DG	Ngra	0,51	15,00	8,90	90,08	117,96	74,20	1,96	25,0	56,0
Pei_goi	DG	Ngra	0,40	15,50	10,80	109,20	162,49	97,76	2,50	24,0	66,0
Psi_aus	DG	Ngra	0,49	12,10	7,10	62,23	87,30	39,51	2,04	24,0	61,0
Psi_aus	DG	Ngra	0,45	11,00	6,50	52,63	88,66	38,50	2,22	37,0	77,0
Psi_aus	DG	Ngra	0,52	13,50	8,20	80,41	89,35	42,39	1,92	37,0	72,0
Psi_aus	DG	Ngra	0,54	14,80	8,90	92,56	112,78	43,97	1,85	32,0	96,0

Psi_aus	DG	Ngra	0,43	8,80	6,50	32,30	119,47	47,64	2,33	20,0	52,0
Psi_fir	DG	Ngra	0,32	8,50	5,00	31,80	78,62	39,31	3,13	56,0	80,0
Psi_fir	DG	Ngra	0,55	8,00	4,50	25,51	83,72	39,55	1,82	39,0	69,0
Psi_fir	DG	Ngra	0,63	8,30	4,00	22,29	84,94	35,32	1,59	42,0	70,0
Psi_fir	DG	Ngra	0,50	9,00	4,20	27,09	95,37	59,67	2,00	44,0	70,0
Psi_fir	DG	Ngra	0,44	10,20	5,80	40,23	100,55	55,26	2,27	39,0	65,0
Rau_lep	DG	Ngra	0,26	11,00	7,61	20,54	115,87	61,50	3,85	45,0	63,0
Rau_lep	DG	Ngra	0,25	10,50	5,26	20,32	124,75	68,88	4,00	55,0	61,0
Rau_lep	DG	Ngra	0,23	10,30	3,97	25,03	130,50	62,58	4,35	38,0	73,0
Rau_lep	DG	Ngra	0,20	9,70	4,15	44,05	154,08	94,40	5,00	60,0	82,0
Rau_lep	DG	Ngra	0,29	12,00	6,03	41,91	168,94	101,60	3,45	67,0	70,0
Rhy_con	WG	Gram	0,26	71,10	0,30	10,12	115,60	71,77	3,85	37,0	49,0
Rhy_con	WG	Gram	0,25	61,20	0,10	3,32	120,97	53,55	4,00	29,0	76,0
Rhy_con	WG	Gram	0,26	79,00	0,15	7,11	162,99	55,98	3,85	41,0	76,0
Rhy_con	WG	Gram	0,23	86,00	0,30	10,79	166,13	87,02	4,35	42,0	73,0
Rhy_con	WG	Gram	0,28	79,00	0,30	7,15	213,19	78,57	3,57	35,0	90,0
Rhy_ema	WG	Gram	0,25	30,60	0,10	4,00	122,54	56,34	4,00	33,0	50,0
Rhy_ema	WG	Gram	0,19	30,50	0,10	8,61	144,55	78,27	5,26	43,0	72,0
Rhy_ema	WG	Gram	0,28	30,50	0,10	5,10	158,24	56,04	3,57	22,0	24,0
Rhy_ema	WG	Gram	0,35	30,10	0,10	9,22	164,71	90,39	2,86	39,0	52,0
Rhy_ema	WG	Gram	0,12	30,70	0,20	5,85	185,71	75,97	8,33	31,0	70,0
Rhy_gra	WG	Ngra	0,28	6,40	1,80	7,92	91,09	78,42	3,57	27,0	48,0
Rhy_gra	WG	Ngra	0,16	7,50	2,10	9,52	124,00	126,93	6,25	31,0	33,0
Rhy_gra	WG	Ngra	0,21	7,20	2,00	10,75	137,76	109,69	4,76	38,0	50,0
Rhy_gra	WG	Ngra	0,17	6,80	2,00	9,55	140,20	93,63	5,88	33,0	51,0
Rhy_gra	WG	Ngra	0,24	7,60	2,10	10,68	188,51	122,76	4,17	31,0	49,0
Rhy_ner	DG	Gram	0,55	40,50	0,10	2,21	51,11	49,11	1,25	45,0	71,0
Rhy_ner	DG	Gram	0,21	40,20	0,10	1,72	70,83	71,67	4,76	55,0	76,0
Rhy_ner	DG	Gram	0,18	40,40	0,10	2,32	73,17	56,59	5,56	46,0	78,0
Rhy_ner	DG	Gram	0,25	49,00	0,10	1,84	95,45	83,64	4,00	42,0	69,0
Rhy_ner	DG	Gram	0,25	31,00	0,10	1,13	125,00	94,17	4,00	42,0	92,0
Rhy_rug	WG	Gram	0,63	70,00	0,30	9,77	98,75	30,44	1,59	33,0	62,0
Rhy_rug	WG	Gram	0,47	60,00	0,30	8,01	100,43	34,53	2,13	23,0	50,0
Rhy_rug	WG	Gram	0,21	60,90	0,30	5,71	103,95	25,04	4,76	26,0	70,0
Rhy_rug	WG	Gram	0,48	50,80	0,30	8,44	120,92	35,31	2,08	35,0	49,0
Rhy_rug	WG	Gram	0,76	60,50	0,30	9,60	132,47	41,56	1,32	39,0	77,0
Rhy_spr	WG	Gram	0,13	20,00	0,30	4,27	88,23	90,08	7,69	33,0	85,0
Rhy_spr	WG	Gram	0,08	20,30	0,30	6,19	101,32	81,45	12,50	34,0	69,0
Rhy_spr	WG	Gram	0,13	20,20	0,30	6,76	119,98	134,66	7,69	27,0	72,0
Rhy_spr	WG	Gram	0,28	20,20	0,40	4,83	124,00	162,63	3,57	37,0	90,0
Rhy_spr	WG	Gram	0,42	20,20	0,30	4,13	127,37	91,17	2,38	29,0	93,0
Rie_obl	DG	Ngra	0,34	6,30	1,00	4,32	219,15	91,91	2,94	44,0	35,0
Rie_obl	DG	Ngra	0,38	5,70	1,00	4,30	235,48	138,71	2,63	24,0	38,0
Rie_obl	DG	Ngra	0,30	5,90	0,90	4,09	258,97	104,87	3,33	51,0	53,0
Rie_obl	DG	Ngra	0,32	5,50	1,20	4,78	265,79	125,79	3,13	30,0	41,0
Rie_obl	DG	Ngra	0,34	6,20	1,00	4,45	314,29	127,14	2,94	17,0	44,0
Sab_bra	DG	Ngra	0,39	6,80	3,90	17,17	104,26	66,55	2,56	25,0	32,0
Sab_bra	DG	Ngra	0,34	7,40	3,80	20,73	120,93	80,35	2,94	18,0	48,0
Sab_bra	DG	Ngra	0,39	9,20	5,00	27,26	126,43	64,90	2,56	23,0	37,0
Sab_bra	DG	Ngra	0,32	9,70	4,60	26,16	130,42	65,24	3,13	20,0	44,0
Sab_bra	DG	Ngra	0,43	10,60	5,00	29,54	139,96	64,50	2,33	18,0	28,0
Sau_lin	WG	Ngra	0,07	0,80	0,10	0,09	150,00	116,20	14,29	62,0	142,0
Sau_lin	WG	Ngra	0,12	0,90	0,10	0,09	150,00	87,50	8,33	55,0	122,0
Sau_lin	WG	Ngra	0,09	0,90	0,10	0,08	150,00	96,70	11,11	68,0	107,0
Sau_lin	WG	Ngra	0,09	0,70	0,10	0,07	200,00	88,70	11,11	54,0	131,0
Sau_lin	WG	Ngra	0,09	0,80	0,10	0,09	200,00	90,00	11,11	70,0	135,0

Sim_suf	DG	Ngra	0,34	3,80	1,60	5,12	63,01	55,05	2,94	58,0	96,0
Sim_suf	DG	Ngra	0,51	3,70	1,40	4,05	67,14	57,86	1,96	56,0	67,0
Sim_suf	DG	Ngra	0,30	3,20	1,30	3,31	76,30	61,30	3,33	90,0	89,0
Sim_suf	DG	Ngra	0,38	4,60	1,30	4,56	78,00	60,80	2,63	57,0	59,0
Sim_suf	DG	Ngra	0,46	3,80	1,40	4,20	92,17	60,87	2,17	61,0	90,0
Sis_vag	WG	Gram	0,54	7,50	0,60	2,70	146,15	51,92	1,85	25,0	54,0
Sis_vag	WG	Gram	0,46	5,70	0,60	2,36	156,10	57,56	2,17	36,0	81,0
Sis_vag	WG	Gram	0,38	7,00	0,50	2,56	183,33	60,95	2,63	34,0	62,0
Sis_vag	WG	Gram	0,49	7,40	0,60	2,65	255,77	50,96	2,04	31,0	78,0
Sis_vag	WG	Gram	0,53	7,00	0,30	2,33	287,10	75,16	1,89	28,0	70,0
Smi_goy	DG	Ngra	0,42	8,10	3,80	21,36	96,63	21,80	2,38	65,0	88,0
Smi_goy	DG	Ngra	0,40	9,90	3,80	25,14	101,14	28,57	2,50	35,0	48,0
Smi_goy	DG	Ngra	0,69	15,40	8,40	79,24	144,14	52,13	1,45	81,0	116,0
Smi_goy	DG	Ngra	0,43	13,50	7,30	62,64	196,36	58,54	2,33	59,0	69,0
Smi_goy	DG	Ngra	0,48	10,00	4,60	25,52	205,19	49,08	2,08	45,0	87,0
Sol_sub	DG	Ngra	1,13	8,10	3,00	16,65	99,12	73,67	0,88	27,0	52,0
Sol_sub	DG	Ngra	1,13	10,00	4,00	26,38	106,43	84,82	0,88	21,0	49,0
Sol_sub	DG	Ngra	0,84	7,50	3,10	14,99	113,17	89,76	1,19	35,0	45,0
Sol_sub	DG	Ngra	1,01	9,50	3,50	21,93	114,29	84,67	0,99	30,0	50,0
Sol_sub	DG	Ngra	0,70	10,20	4,50	29,35	132,36	85,57	1,43	20,0	50,0
Ste_hep	WG	Ngra	0,22	4,10	1,00	2,56	129,41	150,59	4,55	28,0	58,0
Ste_hep	WG	Ngra	0,19	3,30	1,90	2,62	162,50	163,75	5,26	30,0	46,0
Ste_hep	WG	Ngra	0,23	4,50	1,50	4,71	172,22	261,67	4,35	39,0	53,0
Ste_hep	WG	Ngra	0,23	3,10	1,10	1,69	218,18	153,64	4,35	29,0	59,0
Ste_hep	WG	Ngra	0,31	3,30	1,30	2,12	277,78	235,56	3,23	31,0	67,0
Ste_meg	DG	Ngra	0,46	3,90	1,90	5,96	102,56	50,94	2,17	13,0	50,0
Ste_meg	DG	Ngra	0,56	5,90	2,60	9,12	121,79	58,46	1,79	17,0	57,0
Ste_meg	DG	Ngra	0,52	4,10	3,10	9,23	127,42	74,44	1,92	14,0	70,0
Ste_meg	DG	Ngra	0,56	4,40	3,30	11,13	196,30	103,06	1,79	32,0	45,0
Ste_meg	DG	Ngra	0,50	5,20	2,70	10,44	196,84	109,89	2,00	18,0	54,0
Tib_gra	DG	Ngra	0,71	17,80	4,40	54,29	171,14	58,69	1,41	20,0	57,0
Tib_gra	DG	Ngra	0,65	17,70	5,80	69,24	171,21	56,16	1,54	28,0	78,0
Tib_gra	DG	Ngra	0,44	21,20	4,30	74,24	171,48	52,28	2,27	37,0	52,0
Tib_gra	DG	Ngra	0,69	20,90	5,80	81,82	175,67	56,54	1,45	32,0	80,0
Tib_gra	DG	Ngra	0,55	19,10	5,10	68,89	198,72	67,61	1,82	25,0	84,0
Toc_for	DG	Ngra	0,78	23,70	13,90	178,57	82,34	48,22	1,28	19,0	60,0
Toc_for	DG	Ngra	0,77	25,10	13,70	199,41	140,02	44,73	1,30	21,0	70,0
Toc_for	DG	Ngra	1,11	21,80	14,10	178,89	162,19	55,76	0,90	24,0	69,0
Toc_for	DG	Ngra	0,96	28,90	12,30	148,24	170,18	50,99	1,04	30,0	66,0
Toc_for	DG	Ngra	0,99	23,30	14,00	173,41	177,79	44,37	1,01	22,0	64,0
Tra_sp.	DG	Gram	0,49	10,20	0,10	0,70	70,00	70,00	2,04	41,0	70,0
Tra_sp.	DG	Gram	0,50	10,80	0,10	0,96	87,50	60,00	2,00	38,0	83,0
Tra_sp.	DG	Gram	0,10	13,60	0,10	0,97	106,25	60,63	10,00	38,0	81,0
Tra_sp.	DG	Gram	0,60	12,30	0,10	0,83	107,14	59,29	1,67	41,0	51,0
Tra_sp.	DG	Gram	0,35	12,90	0,10	1,06	107,14	75,71	2,86	37,0	79,0
Tre_par	WG	Ngra	0,24	9,70	2,80	19,49	98,41	77,65	4,17	32,0	47,0
Tre_par	WG	Ngra	0,24	8,50	2,30	13,99	101,46	68,24	4,17	32,0	47,0
Tre_par	WG	Ngra	0,18	8,00	2,60	12,79	119,87	84,70	5,56	26,0	45,0
Tre_par	WG	Ngra	0,28	9,00	2,70	12,63	133,54	78,45	3,57	31,0	55,0
Tre_par	WG	Ngra	0,30	8,10	2,50	24,25	138,94	116,59	3,33	36,0	46,0
Tre_phl	WG	Ngra	0,26	7,50	2,70	14,85	103,31	98,34	3,85	20,0	30,0
Tre_phl	WG	Ngra	0,23	6,50	2,50	11,54	107,69	98,63	4,35	33,0	55,0
Tre_phl	WG	Ngra	0,16	6,60	2,30	10,31	121,00	103,10	6,25	32,0	57,0
Tre_phl	WG	Ngra	0,17	6,00	2,50	12,46	121,31	102,13	5,88	60,0	100,0
Tre_phl	WG	Ngra	0,32	6,60	2,60	13,42	122,90	102,44	3,13	30,0	48,0
Tri_jun	WG	Gram	0,44	44,00	0,70	7,95	132,04	43,92	2,27	18,0	78,0

Tri_jun	WG	Gram	0,28	42,00	0,90	8,47	158,96	48,96	3,57	32,0	74,0
Tri_jun	WG	Gram	0,31	47,00	0,60	7,94	206,70	44,36	3,23	31,0	89,0
Tri_jun	WG	Gram	0,41	55,00	0,60	8,82	208,96	43,88	2,44	33,0	62,0
Tri_jun	WG	Gram	0,47	55,00	0,90	11,47	229,72	54,10	2,13	19,0	85,0
Tri_lei	DG	Gram	0,19	35,00	0,70	28,50	74,31	65,97	5,26	29,0	57,0
Tri_lei	DG	Gram	0,24	19,50	0,70	24,14	86,70	55,37	4,17	35,0	56,0
Tri_lei	DG	Gram	0,35	32,00	0,70	25,87	100,58	40,11	2,86	33,0	60,0
Tri_lei	DG	Gram	0,40	25,50	0,60	32,23	117,88	83,28	2,50	31,0	48,0
Tri_lei	DG	Gram	0,20	13,00	0,80	15,31	121,75	34,33	5,00	37,0	57,0
Ver_fer	DG	Ngra	0,47	4,70	3,30	10,56	99,37	66,84	2,13	18,0	49,0
Ver_fer	DG	Ngra	0,40	4,40	3,00	9,22	109,40	78,80	2,50	24,0	38,0
Ver_fer	DG	Ngra	0,43	6,70	3,50	14,32	110,27	63,93	2,33	19,0	39,0
Ver_fer	DG	Ngra	0,42	7,50	3,10	15,94	124,88	73,46	2,38	24,0	29,0
Ver_fer	DG	Ngra	0,40	7,40	4,40	23,86	166,45	76,97	2,50	17,0	29,0
Vig_rob	DG	Ngra	0,41	6,20	3,60	17,44	189,18	75,50	2,44	20,0	34,0
Vig_rob	DG	Ngra	0,29	5,00	3,30	12,42	210,27	85,07	3,45	32,0	38,0
Vig_rob	DG	Ngra	0,43	8,00	3,70	23,27	221,77	93,83	2,33	27,0	51,0
Vig_rob	DG	Ngra	0,32	7,90	3,70	22,52	222,27	87,97	3,13	15,0	44,0
Vig_rob	DG	Ngra	0,48	7,80	3,70	21,77	225,45	98,95	2,08	12,0	39,0
Xyr_hym	WG	Gram	0,11	4,20	0,30	2,68	106,38	28,51	9,09	33,0	88,0
Xyr_hym	WG	Gram	0,17	5,10	0,40	2,98	163,11	24,43	5,88	21,0	71,0
Xyr_hym	WG	Gram	0,19	4,30	0,30	2,54	169,89	27,31	5,26	31,0	78,0
Xyr_hym	WG	Gram	0,09	3,80	0,20	2,01	234,83	22,58	11,11	37,0	94,0
Xyr_hym	WG	Gram	0,16	4,80	0,30	2,79	253,81	66,43	6,25	28,0	87,0
Xyr_jup	WG	Gram	0,22	17,10	0,80	6,01	106,41	77,05	4,55	22,0	91,0
Xyr_jup	WG	Gram	0,19	13,80	0,60	5,69	128,74	65,40	5,26	28,0	71,0
Xyr_jup	WG	Gram	0,21	16,50	0,80	4,73	171,23	64,79	4,76	31,0	69,0
Xyr_jup	WG	Gram	0,22	14,20	0,60	4,91	188,71	79,19	4,55	26,0	77,0
Xyr_jup	WG	Gram	0,16	16,20	0,80	5,92	192,41	74,94	6,25	31,0	72,0
Xyr_sch	WG	Gram	0,21	18,10	0,40	6,19	101,54	95,23	4,76	28,0	69,0
Xyr_sch	WG	Gram	0,12	16,50	0,30	4,11	125,71	117,43	8,33	23,0	72,0
Xyr_sch	WG	Gram	0,16	17,10	0,30	4,99	135,71	118,81	6,25	17,0	87,0
Xyr_sch	WG	Gram	0,18	18,20	0,35	6,06	139,47	159,47	5,56	26,0	85,0
Xyr_sch	WG	Gram	0,11	14,50	0,30	3,98	154,55	120,61	9,09	35,0	79,0

## Contribuições do ambiente edáfico e do clima na estruturação filogenética de comunidades herbáceo-subarbustivas em Veredas

### RESUMO

1. Estudos de diversidade filogenética têm confirmado a importância de filtros ambientais em comunidades ecológicas, permitindo entender relações evolutivas entre as espécies. A flora herbáceo-subarbustiva do Cerrado possui grande variedade de espécies relacionadas a alta heterogeneidade de características como a geomorfologia, a fertilidade do solo e as variações climáticas por todo bioma.

2. Como as Veredas ocorrem em manchas úmidas isoladas em meio ao Cerrado sob solo profundo em bem drenado com elevada riqueza de espécies, testamos a hipótese de que a umidade no solo restringiria a diversidade de espécies, causando agrupamento filogenético e baixa diversidade beta filogenética. Direcionamos as seguintes perguntas: (1) A diversidade beta filogenética se mostra diferente da diversidade taxonômica? (2) há variação na diversidade filogenética entre as comunidades de Veredas (3) as comunidades foram estruturadas sob a ação de filtros ambientais (umidade do solo) apresentando agrupamento filogenético? (4) Como variações entre o ambiente edáfico, o clima e o espaço se relacionam com a estrutura filogenética das comunidades de Veredas?

3. Compilamos uma lista com as espécies de 13 áreas de Veredas no Cerrado, totalizando 373 espécies. Obtivemos dados edáficos, climáticos e coordenadas espaciais para cada uma das áreas. A filobeta diversidade foi medida pela dissimilaridade de *Pylosor*. A estrutura filogenética avaliadas pela diversidade filogenética de Faith, e índice de parentesco líquido e índice do táxon mais próximo. Para determinar se a variação nas características edáficas e climáticas se relacionam à variação nos valores de diversidade filogenética da comunidade fizemos uma ANOVA, e para investigar a contribuição e cada uma com a diversidade filogenética fizemos a partição da variância.

4. A dissimilaridade filogenética entre as Veredas foi alta, mas menor que a diversidade taxonômica. Encontramos agrupamento filogenético apenas para três Veredas de Tocantins e uma de Minas Gerais e dispersão em uma do Distrito Federal. As características nutricionais do solo e temperatura média anual respondem a diferenças na composição de espécies.

5. A estrutura filogenética das Veredas é conduzida pela heterogeneidade ambiental regidas por diferenças espaciais, edáficas e climáticas na diversificação de plantas. Como

são áreas úmidas isoladas em meio ao Cerrado é indicando que a umidade restringe o aparecimento de certos clados. Eventos históricos relacionados a filtragem ambiental se mostraram importantes para a diversificação de suas espécies, já que as Veredas são ambientes que se surgiram a partir das flutuações climáticas do Quaternário a partir de áreas secas e se estabeleceram em solos bem drenados. Mostramos as relações entre heterogeneidade ambiental na modelagem de padrões de diversidade de espécies em uma paisagem homogênea, sendo um potencial para a compreensão dos padrões de biodiversidade em Veredas e podendo direcionar mais pesquisas futuras sobre a composição filogenéticas destas áreas úmidas isoladas.

**Palavras-chaves:** Estrutura filogenética, filobetadiversidade, heterogeneidade ambiental, áreas úmidas.

## INTRODUÇÃO

Os mecanismos para compreender padrões de distribuição de espécies e montagem de comunidades dependem do conhecimento ecológico e biogeográfico, levando em conta processos ecológicos que atuam sobre a distribuição das espécies dentro das comunidades (Ricklefs & Schluter 1993; Cavender-Bares *et al.* 2009). Geralmente processos evolutivos (Pavoine & Bonsall 2011) como a limitação da dispersão, a heterogeneidade ambiental, a competição interespecífica e interações entre os níveis tróficos influenciam a distribuição de espécies em diferentes escalas espaciais (Fine & Kembel 2011).

Os processos ecológicos considerados mais atuantes na montagem das comunidades levam em conta a similaridade fenotípica e a interação filogenética das espécies co-ocorrentes dentro das comunidades (Tofts & Silvertown 2000; Webb *et al.* 2002; Vamosi *et al.* 2009). Os dois principais processos são a filtragem ambiental, que pressupõe que as forças abióticas atuam para restringir certas características das espécies (Keddy 1992; Diaz *et al.* 1999), e as interações competitivas entre espécies, que limitam a sua coexistência a longo prazo, que assume que as forças bióticas (e.g. competição, mutualismo, facilitação) tendem a manter espécies semelhantes coexistindo (Pavoine *et al.* 2011). Neste contexto, as comunidades respondem de forma a apresentar padrões de agrupamento ou dispersão filogenética, ou aleatório (Vamosi *et al.* 2009), sustentando o papel dos processos ecológicos responsáveis pela estrutura das comunidades. No processo de filtragem ambiental, as forças abióticas, como a disponibilidade de nutrientes, disponibilidade de água e o clima, agem pressionando as comunidades vegetais (Weiher & Keddy 1995). As espécies melhores adaptadas acabam sendo filtradas, e certas características que lhes dão a capacidade de superar as limitações impostas pelo ambiente acabam sendo selecionadas, e tentem a serem fixadas durante a evolução (Schwilk & Ackerly 2001; Pausas & Verdú 2010).

Estudos de diversidade filogenética podem produzir informações adicionais sobre os processos de montagem das comunidades vegetais (Webb *et al.* 2002; Cadotte *et al.* 2010). A filogenia tem confirmado a importância de filtros ambientais em comunidades ecológicas (Cavender-Bares *et al.* 2009; Vamosi *et al.* 2009), permitindo entender as relações evolutivas entre as espécies, auxiliando na compreensão dos processos ecológicos determinísticos nas comunidades ecológicas (Webb 2000; Cavender-Bares *et al.* 2009). Na estrutura filogenética das comunidades, se espécies intimamente relacionadas compartilharem limitações fisiológicas semelhantes, e exibirem um

conservadorismo de nicho evolutivo, a filtragem ambiental favorece o aparecimento de espécies estreitamente relacionadas, promovendo o agrupamento filogenético (Webb *et al.* 2002). Ao contrário, se exclusão competitiva limitar a coexistência de espécies estreitamente relacionadas e se as espécies competirem pelos mesmos recursos limitantes, ocorrerá a dispersão filogenética (Kraft *et al.* 2007; Vamosi *et al.* 2010).

Uma outra abordagem que se tem mostrado complementar a diversidade tradicional é a diversidade beta filogenética (Phylobet diversity) que pode ser combinada com dados de riqueza local, juntada a metodologias de estrutura filogenética comunitária para avaliar, por exemplo, como a limitação da dispersão ou o conservadorismo de nicho combinam-se para causar variação na biodiversidade através do espaço (Graham & Fine 2008; Swenson 2011). Para a floresta Amazônica o uso desta abordagem revelou fortes diferenças regionais na estrutura da comunidade filogenética, além de uma alta dissimilaridade taxonômica com baixa dissimilaridade filogenética (Guevara *et al.* 2016), sugerindo uma recente diversificação desempenhado um papel importante na montagem desta floresta. E para comunidades arbóreas do Cerrado a estrutura filogenética forneceu evidências de que mudanças de habitat foram importantes na evolução de espécies típicas de savanas, assim como mostrou a importância de eventos históricos impulsionando filtros ambientais responsáveis pelo agrupamento filogenético, como por exemplo em clados de Caesalpinioideae (Souza-Neto *et al.* 2015).

O Cerrado brasileiro é formado por extensas formações savânicas, caracterizadas por solos ácidos e pobres em nutrientes, clima estacional seco e chuvoso, com incêndios frequentes (Eiten 1992; Silva *et al.* 2008), que atuam como filtros ambientais sobre suas comunidades vegetais (Ratter *et al.* 1997; Batalha *et al.* 2011). O bioma é floristicamente diversificado, com a composição de comunidades vegetais muito variáveis e distribuída em mosaicos descontínuos, onde correm formações florestais, savanas e habitats típicos de zonas úmidas (Oliveira-Filho & Ratter 1995; Ribeiro & Walter 2008). Este padrão de distribuição da vegetação ocorre pela alta heterogeneidade ambiental devido a padrões espaciais, pars características da geomorfologia e fertilidade do solo e variações climáticas por todo bioma (Sarmiento 1983; Furley & Ratter 1988).

Para a flora herbáceo-subarbusciva do Cerrado são encontradas distintas regiões florísticas com áreas com elevada riqueza, sustentadas por diferenças na altitude e clima, complementados pela influência da fertilidade do solo (Amaral *et al.* 2017). Além destes preditores, previstos por influenciarem a diversidade e a distribuição da vegetação no Cerrado, as flutuações climáticas durante o Quaternário (Bueno *et al.* 2016) também são

apontadas como explicativas para a diversificação de plantas. Apesar da importância dos fatores espaciais, devido à heterogeneidade ambiental, um gradiente relacionado ao clima, juntamente às variáveis edáficas, tem se mostrado mais importante do que estas variáveis individuais para descrever a diversificação e evolução da flora arbórea da América do Sul (Oliveira-Filho *et al.* 2006; Bueno *et al.* 2017).

Entre as fitofisionomias do Cerrado estão as Veredas, que possuem distribuição descontínua e ocorrem sobre solos saturados de água a maior parte do ano, em regiões de vales ou encostas, próximas a cursos d'água (Eiten 1994; Ribeiro e Walter 2008). A vereda apresenta comunidade vegetal tipicamente formada por estrato herbáceo-subarbustivo e caracterizam-se pela presença de uma linha de palmeira *Mauritia flexuosa* L. f. (buriti) (Ribeiro & Walter 2008).

As características climáticas e edáficas das Veredas, tais como diferenças na topografia e características do solo (Ramos *et al.* 2006), a profundidade do lençol freático (Guimarães *et al.* 2002; Oliveira *et al.* 2009) e a ação do fogo (Araújo *et al.* 2013; Rull e Montoya 2014) são fatores que atuam como filtros ambientais, os quais agem na composição das espécies destes ambientes. Provavelmente o clima e a umidade atuaram no aparecimento e no desenvolvimento da vegetação característica das Veredas ao longo da sua evolução, onde mudanças do clima seco para o clima semiúmido, com flutuações no nível de umidade durante o Quaternário foram determinantes no estabelecimento destas comunidades (Salgado-Labouriau 1997).

Os estudos sobre vegetação em Veredas no Brasil Central se concentram em medidas tradicionais de diversidade (e.g. Araújo *et al.* 2002; Ramos *et al.* 2006; Oliveira *et al.* 2009, Resende *et al.* 2013). A comparação florística entre vários sítios de Veredas, e destes com sítios de campo e de Cerrado típico revelou uma elevada variação florística entre as Veredas e, também um flora altamente exclusiva em comparação com as vegetações sob solo bem drenado (Silva *et al. in press*). No entanto, faltam informações sobre as relações filogenéticas entre as suas espécies. Avaliações sobre a diversidade filogenética é mais inclusiva do que medidas de diversidade tradicional, por trazerem informações evolutivas das comunidades incluindo mais conhecimentos as comunidades estudadas (Web *et al.* 2002).

Diferenças florísticas entre áreas de Veredas em resposta a filtros ambientais, representados por diferenças de clima e solo (Bijos *et al.* em preparação), também podem levar a distinção filogenética entre as comunidades de plantas entre diferentes sítios. A estrutura filogenética tem se mostrado dependente de escalas espaciais, taxonômicas e

ambientais, que sugerem interpretações sobre a importância relativa das interações bióticas e a filtragem ambiental na estruturação das comunidades de plantas (Cavender - Bares *et al.* 2006, Vamosi *et al.* 2009). Como a vegetação das Veredas é sujeita a fortes filtros ambientais, elas representam uma oportunidade de sistema experimental propício para investigar padrões de diversidade e estrutura filogenética, pois existem dimensões espaciais e temporais variáveis que podem ser exploradas.

Um estudo sobre como a estrutura filogenética age em relação à heterogeneidade ambiental em comunidades de Veredas pode contribuir de forma importante para a compreensão da adaptação das espécies a condições ambientais específicas em diferentes escalas temporais e espaciais. Como as Veredas ocorrem em manchas úmidas isoladas em meio ao Cerrado sob solo profundo, bem drenado (Ribeiro e Walter 2008), com elevada riqueza de espécies e endemismo, testamos a hipótese de que a umidade no solo seria responsável por restringir a diversidade de espécies, causando agrupamento filogeneticamente e com diversidade filogenética muito similar. Assim direcionamos as seguintes perguntas: (1) a diversidade beta filogenética se mostra diferente da diversidade taxonômica? (2) há variação na diversidade filogenética entre as comunidades de Vereda, (3) as comunidades foram estruturadas sob a ação de filtros ambientais (umidade do solo) apresentando agrupamento filogenético? (4) Como variações entre o ambiente edáfico, o clima e o espaço se relacionam com a estrutura filogenética das comunidades de Veredas?

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Dados Ecológicos**

Utilizamos dados de levantamentos florísticos de 13 comunidades de vereda na região do Cerrado no Brasil (Figura 1 e Tabela 1), com a amplitude latitudinal entre as áreas variando de 10°36' a 17°47' S e longitudinal de 43°37' a 48°04' W e elevação de 490 a 1244 m acima do nível do mar (Bijos *et al.* (*in press*); Silva *et al.* (*in press*)). O clima da região é do tipo Aw de Köppen, sazonal, com estação chuvosa no verão, de outubro a abril, e estação seca no inverno, de maio a setembro. As Veredas possuem solos caracterizados por serem hidromórficos classificados como Gleissolos de textura argilosa, com lençol freático superficial, principalmente na estação chuvosa (Embrapa 2006).

Preparamos uma matriz com as espécies herbáceas, subarborescentes e arbustivas que ocorreram nos 13 sítios de vereda no Cerrado. No total 373 espécies de angiospermas foram registradas para todas as áreas (material suplementar S1 e S2). Seguimos o sistema

de classificação APG IV (Chase *et al.* 2016) e confirmamos a ortografia usando o pacote *flora* v 0.2.7 (Carvalho, 2016) no R v. 3.3.1 (R Core Team 2016). Este pacote fornece todos os nomes botânicos aceitos para sinônimos usando a Flora Brasileira (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>, acessado em março de 2017).

Para os dados espaciais foram coletadas as coordenadas geográficas do ponto central de cada sítio em UTM (Universal Transversa de Mercator), registrados por GPS (Global Positioning System). Para amostra de solo das Veredas, foram coletados superficialmente (0 a 20 cm), e perpendicularmente na distância de 1 m do centro de cada linha de amostragem, amostras de solo para análise das propriedades edáficas físicas (argila, silte, areia e matéria orgânica) e químicas (Ca, Mg, Al, K, P e pHCaCl<sub>2</sub>), de acordo com o protocolo da Embrapa (1997) (material suplementar S3). Foram obtidas 14 variáveis climáticas (Material Suplementar S4), pré-selecionadas como afetando a estrutura da vegetação do Cerrado, por meio das informações das coordenadas geográficas dos sítios com a base de dados do WorldClim, a qual fornece dados com resolução espacial de 1.000 m (30 arc-seconds), através do programa DIVA-GIS v. 7.5 (Hijmans *et al.* 2012).

### **Dados Filogenéticos (Megatree)**

Todas as espécies de plantas herbáceo-arbustivas dos 13 sítios foram consideradas como pertencentes a uma metacomunidade para construir uma árvore filogenética (Material suplementar-S1) (megatree). A partir desta metacomunidade as espécies foram inseridas no programa *Phylomatic on-line*, que é software para a montagem de árvores, o qual possui um banco de dados filogenéticos entre as ordens do grupo de Angiospermas, a partir da árvore mod.new R20100701 usando a função *phylomatic* do pacote *Phylocom* 4.2 (Webb & Donoghue 2005). A partir do programa as relações filogenéticas entre as espécies de diferentes famílias são estimadas e uma árvore filogenética é construída. A calibração da filogenia da metacomunidade foi ajustada pelo algoritmo BLADJ de *Phylocom* 4.2 (Webb *et al.*, 2002), que reproduz uma nova filogenia com comprimentos de ramificação ajustados a partir das estimativas de idade de Wikström *et al.* (2001). As árvores geradas pelo *Phylomatic* destinam-se a representar uma aproximação pragmática da verdadeira filogenia das Angiospermas. As árvores geradas representam uma boa aproximação atual da árvore verdadeira de plantas superiores, sendo útil para análise da estrutura da comunidade filogenética (Webb & Donoghue 2005).

### **Análise da Filobeta-diversidade**

Para testarmos as diferenças filogenéticas entre as comunidades usamos o índice de filobeta-diversidade (índice PhyloSor, Bryant *et al.* 2008), utilizando a função *phylosor* no pacote *Picante* (Kembel *et al.* 2010). Este calcula o índice taxonômico de diversidade beta (índice de Sørensen) para determinar se os índices filogenéticos e taxonômicos diferem. Esses índices fornecem informações sobre a dissimilaridade entre a vegetação herbáceo-arbustiva entre os 13 sítios de Veredas. A análise foi realizada no *PhyloSor* (Bryant *et al.* 2008) em ambiente R (R Core Team. 2016) utilizando a função "phylo.beta.pair" do pacote *betapart* (Baselga & Orme, 2012), com índice de dissimilaridade PhyloSor calculado pela função 'phylosor.rnd', com a opção de 'riqueza' para o modelo nulo. A função "phylo.beta.pair" calcula 3 matrizes de distância representando o *Turnover* filogenético e componentes de aninhamento filogenético da diversidade beta, e a soma de ambos os valores. A dissimilaridade filogenética é baseada na diversidade filogenética de Faith (1992, PD - *Phylogenetic Diversity*). O índice de dissimilaridade PhyloSor varia de 0 (as comunidades são compostas pelos mesmo conjunto de espécies) a 1 (as comunidades são compostas por taxas diferentes).

### **Diversidade filogenética e Estrutura Filogenética das Comunidades**

Para estimar a diversidade filogenética entre as comunidades de Veredas foi utilizado o índice diversidade filogenética de Faith (1992). O índice PD (*Phylogenetic Diversity*), que é uma medida de diversidade filogenética baseada na idade da especiação, foi obtido pela soma dos comprimentos dos braços da árvore filogenética das espécies nas duas comunidades (Faith 1992; Webb 2000). Uma árvore com longos comprimentos dos braços corresponde a tempos evolutivos maiores e, ou seja, a grupos taxonômicos mais distintos. A PD é uma função do número de espécies e da diferença filogenética entre as comunidades (Faith 1992). A partir da filogenia construída foi calculada a diversidade filogenética (PD) no pacote '*Picante*' (Kambel *et al.* 2010) para o software R 3.2.1 (R Core Team 2016).

A estrutura filogenética entre os 13 sítios de Veredas (comunidades) foi avaliada utilizando a abordagem de estrutura filogenética proposta por Pavoine & Bonsall (2011), onde MPD (mean pairwise distance) e MNTD (mean nearest taxon distance) foram calculados. Estes índices foram propostos por Webb *et al.* (2002) para analisar a estrutura filogenética das comunidades, onde o MPD é uma medida da distância filogenética entre as espécies de uma comunidade, sendo uma medida basal porque calcula a distância par-a-par entre cada uma das espécies de uma comunidade. MNTD é uma medida que

quantifica a distância entre cada uma das espécies e seus vizinhos mais próximos na árvore, na mesma comunidade, sendo considerada uma medida terminal, ou seja, é mais sensível a variações nas pontas (Webb 2000; Webb *et al.* 2002).

A comparação das medidas observadas com a hipótese nula foi estimada a partir dos índices extraídos de MPD e MNTD, o índice de parentesco líquido (NRI-“nearest relative index”) e o índice do táxon mais próximo (NTI-“nearest taxon index”) respectivamente (Webb 2000). Estas medidas foram estimadas com um modelo nulo no qual as espécies foram permutadas 999 vezes. Os índices foram computados com as funções "ses.mpd" e "ses.mntd" no pacote *Picante* v.1.6-2 (Kembel *et al.* 2010) e os resultados multiplicados por -1 para calcular NRI e NTI. Os valores destes índices representam o tamanho do efeito padronizado (SES) da média e do desvio padrão esperado para comunidades aleatórias nas distâncias filogenéticas e funcionais observadas. A hipótese nula prevê que a média SES é igual a zero, o que caracteriza comunidades que não são estruturadas de forma determinística (Webb *et al.* 2002; Vamosi *et al.* 2009). Quando os valores NRI ou NTI são significativos, maiores que zero, indica que as espécies são mais próximas filogeneticamente do que o esperado ao acaso (agrupamento). Quando os valores são negativos indica que as espécies são mais distantes filogeneticamente do que o esperado ao acaso (sobre-dispersão) (Webb *et al.* 2002; Kraft *et al.* 2007).

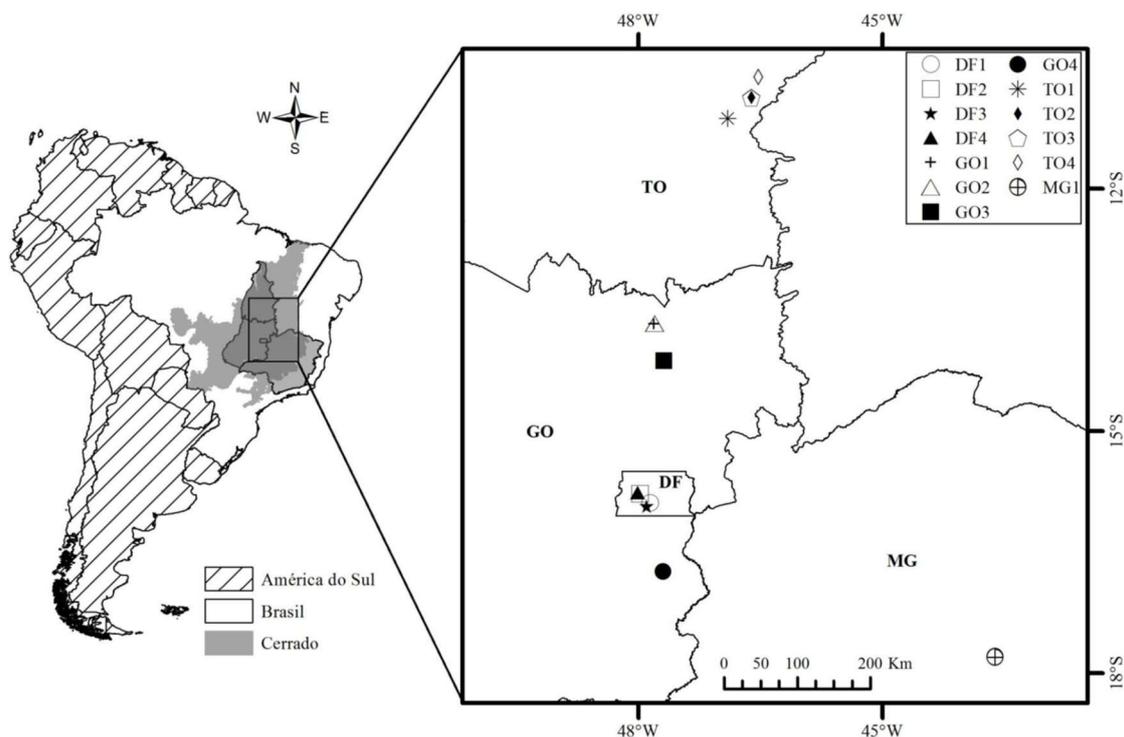
### **Análise dos dados**

As variáveis climáticas e edáficas foram submetidas a uma análise de correlação de Pearson, onde selecionamos as variáveis com os menores valores de correlação ( $r \leq 0,7$ ), objetivando reduzir a dimensionalidade e evitar a multicolinearidade entre as variáveis ambientais (Dormann *et al.* 2013). Em seguida, realizamos uma análise de redundância (RDA) exploratória, para medir a proporção pela qual a variância de um coeficiente de regressão é inflacionada na presença de outras variáveis explicativas, calculando o fator de inflação da variância (VIF) para as variáveis edáficas e para as variáveis climáticas. Verificamos que havia multicolinearidade entre algumas variáveis que apresentaram valores maiores que 10, de modo que estas foram retiradas. Quando obtivemos um valor máximo de 7,6 (Borcard *et al.* 2011) para as variáveis ambientais e climáticas estas foram mantidas indicando que não houve multicolinearidade. No total das variáveis testadas, foram mantidas como preditoras as espaciais, altitude e longitude (material suplementar S3), seis variáveis edáficas (Al, P, Mg, pHCaCl<sub>2</sub>, areia e matéria orgânica) e três variáveis climáticas (temperatura média anual, precipitação anual e precipitação sazonal).

Realizamos uma análise de variância (ANOVA - Zar 1999) para determinar se a variação nas características edáficas e características climáticas foram relacionadas à variação nos valores de diversidade filogenética da comunidade (NRI e NTI). Consideramos NRI e NTI como uma variável preditora e os dados edáficos e climáticos como variável resposta.

Para a partição da variância utilizamos a análise de redundância parcial (pRDA) para ver os efeitos das variáveis espaciais, climáticas e edáficas na variação da diversidade filogenética do componente herbáceo-arbustiva das Veredas. Então calculamos a partição da variância seguindo o protocolo de Borcard *et al.* (2011), para avaliar a contribuição de cada componente (espacial, climático e edáfico) considerando a diversidade filogenética (NTI e NRI) em relação a fração das variáveis ambientais somado a fração do conjunto de fatores espaciais na escala espacial regional. A porcentagem de variação atribuída a cada fração foi acessada pelo  $R^2$  ajustado e a significância de cada fração foi testada por permutações. Para averiguar a significância dos preditores ambientais e espaciais na escala espacial regional, realizamos a *forward selection*, aplicando o critério de *double-step*. O valor de significância foi mantido a 0,05 (Borcard *et al.* 2011). Um diagrama de *Venneuler* foi feito para plotar a partição da variância.

A análise de redundância parcial (VIF), a partição da variância e o teste por permutações foram realizados com pacote *vegan* v 2.4-1 (Oksanen *et al.* 2015). O pacote *packfor* v. 0.0-8 foi utilizado para o comando *forward selection* (Dray *et al.* 2007). O diagrama de *Venneuler* foi feito utilizando o pacote *venneuler* v. 1.1-0 (Wilkinson & Urbanek 2011). Todas as análises foram realizadas no programa R v 3.3.1 (R Core Team 2016).



**Figura 1.** Localização dos 13 sítios de Veredas utilizadas para compor o pool de espécies herbáceo-arbustivo. Distrito Federal (DF1, DF2, DF3 e DF4), Goiás (GO1, GO2, GO3 e GO4), Minas Gerais (MG1) e Tocantins (TO1, TO2, TO3 e TO4), no Brasil (Fonte: Bijos 2017).

## RESULTADOS

A Filobeta-diversidade, representada pelo índice de diversidade de Sorensen, entre as 13 Veredas foi alta, com cerca de 88% de dissimilaridade. A dissimilaridade taxonômica foi menor que diversidade beta filogenética entre os 13 sítios de Veredas (Tabela 1). As Veredas localizadas em Tocantins e em Minas Gerais foram as mais dissimilares, e encontramos uma menor dissimilaridade entre as Veredas mais próximas geograficamente, onde as Veredas do Distrito Federal apresentam maior similaridade entre si.

A diversidade filogenética (PD) de Fhait foi mais alta nas Veredas GO4, DF3 e DF4 e menor nas Veredas GO1 e TO (Tabela 3), refletindo o maior número de espécies nas primeiras e a menor riqueza registrada para as últimas. Considerando o *pool* de espécies das Veredas amostradas, a sobredispersão filogenética medida por NTI foi evidente para a Vereda DF1 (Floresta Nacional de Brasília) e o padrão de agrupamento filogenético de NRI para as Veredas TO1, TO2 e TO4 e a MG1).

A variáveis edáficas (Al, P, pH e Argila) foram responsáveis pelas diferenças na diversidade filogenética do índice do táxon mais próximo (NTI) ente as Veredas na análise de variância, e o índice de parentesco líquido (NRI) o se associou com as variáveis edáficas (K) e a variável climática temperatura média anual (Tab. 4)

**Tabela 1.** Índice de diversidade beta filogenética (índice de dissimilaridade PhyloSor) entre comunidades herbáceo-arbustivas de Veredas no Brasil Central. Abaixo da diagonal, índice PhyloSor da diversidade beta filogenética. Acima na diagonal, referente a diversidade beta taxonômica. Em negrito dissimilaridade > 60%.

	DF1	DF2	DF3	DF4	GO1	GO2	GO3	GO4	MG1	TO1	TO2	TO3	TO4
DF1	-	0,57	<b>0,65</b>	0,58	<b>0,80</b>	<b>0,73</b>	<b>0,71</b>	<b>0,70</b>	<b>0,69</b>	<b>0,76</b>	<b>0,77</b>	<b>0,72</b>	<b>0,77</b>
DF2	0,45	-	<b>0,61</b>	0,51	<b>0,82</b>	<b>0,74</b>	<b>0,69</b>	<b>0,61</b>	<b>0,74</b>	<b>0,72</b>	<b>0,75</b>	<b>0,68</b>	<b>0,70</b>
DF3	0,55	0,50	-	0,59	<b>0,82</b>	<b>0,81</b>	<b>0,77</b>	<b>0,67</b>	<b>0,79</b>	<b>0,78</b>	<b>0,81</b>	<b>0,78</b>	<b>0,81</b>
DF4	0,48	0,35	0,45	-	<b>0,88</b>	<b>0,84</b>	<b>0,76</b>	<b>0,61</b>	<b>0,74</b>	<b>0,70</b>	<b>0,79</b>	<b>0,69</b>	<b>0,69</b>
GO1	<b>0,60</b>	0,63	<b>0,68</b>	<b>0,69</b>	-	<b>0,62</b>	<b>0,81</b>	<b>0,80</b>	<b>0,85</b>	<b>0,87</b>	<b>0,92</b>	<b>0,88</b>	<b>0,82</b>
GO2	0,51	0,57	<b>0,60</b>	<b>0,61</b>	0,55	-	<b>0,70</b>	<b>0,77</b>	<b>0,86</b>	<b>0,81</b>	<b>0,81</b>	<b>0,76</b>	<b>0,79</b>
GO3	0,58	0,56	<b>0,65</b>	<b>0,61</b>	<b>0,63</b>	0,52	-	<b>0,61</b>	<b>0,73</b>	<b>0,79</b>	<b>0,75</b>	<b>0,74</b>	<b>0,68</b>
GO4	0,54	0,47	0,54	0,49	<b>0,64</b>	0,56	0,51	-	<b>0,71</b>	<b>0,79</b>	<b>0,75</b>	<b>0,71</b>	<b>0,74</b>
MG1	0,49	0,55	<b>0,65</b>	0,55	<b>0,65</b>	<b>0,61</b>	0,56	0,53	-	<b>0,67</b>	<b>0,64</b>	<b>0,68</b>	<b>0,68</b>
TO1	<b>0,60</b>	0,56	<b>0,65</b>	0,53	<b>0,63</b>	<b>0,61</b>	<b>0,65</b>	<b>0,62</b>	0,49	-	0,54	0,56	0,52
TO2	<b>0,60</b>	0,55	<b>0,65</b>	0,59	<b>0,67</b>	<b>0,60</b>	0,57	0,58	0,43	0,43	-	0,47	0,50
TO3	0,51	0,53	<b>0,61</b>	0,52	<b>0,62</b>	0,53	<b>0,61</b>	0,56	0,48	0,45	0,38	-	0,45
TO4	0,60	0,55	<b>0,63</b>	0,56	0,58	<b>0,61</b>	0,55	0,59	0,50	0,40	0,36	0,34	-

**Tabela 2.** Valores da diversidade filogenética e da estrutura filogenética das comunidades herbáceo-arbustivas em Veredas no Brasil Central. Onde PD é a diversidade filogenética de Fhait, MNTD é a distância média do taxón mais próximo e MPD é distância média par-a-par.

Local da Vereda	PD	MNTD	MPD
Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília/DF1	3088.94	91.201	276.12
Parque Nacional de Brasília/DF2	4539.04	83.80	277.29
Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística/DF3	6279.04	95.01	284.67
Floresta Nacional de Brasília/DF4	5018.09	101.84	286.39
RPPN Serra do Tombador (1)/GO1	2707.48	88.01	259.53
RPPN Serra do Tombador (2)/GO2	3856.40	98.91	282.97
Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros/GO3	4392.34	87.78	275.65
RPPN Linda Serra de Topázios/GO4	6508.19	79.86	278.01
Parque Nacional das Sempre Vivas/MG1	3151.32	78.87	243.61
Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (1)/TO1	2985.76	87.17	226.04
Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (2)/TO2	3427.26	87.87	229.01
Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (3)/TO3	4157.74	104.93	277.66
Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (4)/TO4	3119.32	99.05	246.39

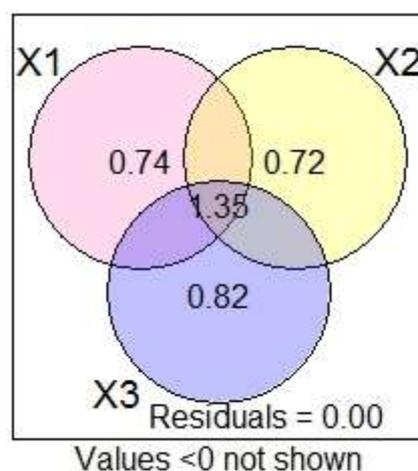
**Tabela 3.** Medidas da diversidade filogenética das plantas herbáceo-arbustivas de 13 Veredas (Unidade de Conservação/estado): Índice de taxon mais próximo (NTI) e índice de relacionamento líquido (NRI). Os valores em negrito são aqueles que indicam agrupamento significativo ( $> 1.96$ ) ou sobredispersão significativa ( $< -1.96$ ).

Local da Vereda	NTI	NRI
Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília/DF1	0.42	-0.57
Parque Nacional de Brasília/DF2	1.05	-0.32
Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística/DF3	-1.32	-1.25
Floresta Nacional de Brasília/DF4	<b>-1.96</b>	-1.72
RPPN Serra do Tombador (1)/GO	0.94	0.74
RPPN Serra do Tombador (2)/GO	-0.77	-1.23
Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros/GO3	0.45	-0.19
RPPN Linda Serra de Topázios/GO4	1.62	0.55
Parque Nacional das Sempre Vivas/MG	1.86	<b>2.91</b>
Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (1)/TO	0.82	<b>4.19</b>
Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (2)/TO	0.60	<b>4.60</b>
Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (3)/TO	-1.75	-0.55
Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (4)/TO	-0.48	<b>2.02</b>

**Tabela 4.** Parâmetros de análises de variância (ANOVA) entre o índice do táxon mais próximo (NTI) e o índice de parentesco líquido (NRI) das espécies com as variáveis edáficas e climáticas das 13 Veredas. Os valores de coeficientes significativos em  $\alpha = 0,05$  estão em negrito.

	NTI			NRI		
	Estimate	t value	Pr (F)	Estimate	t value	Pr (F)
Al	-0,208	-0,56	0,596	0,213	0,269	0,797
K	-24,588	-2,250	0,065	-44,687	-1,917	<b>0,024</b>
P	0,507	2,705	<b>0,035</b>	0,168	0,422	0,688
Mat_Org	-0,076	-0,992	0,359	0,067	0,407	0,698
pHCaCl2	-5,940	-3,629	<b>0,011</b>	-3,816	-1,093	0,316
Argila	0,138	3,637	<b>0,018</b>	0,004	0,051	0,961
Temperatura média anual	-0,197	-0,826	0,430	0,47	1,645	<b>0,021</b>
Precipitação anual	-0,002	-0,891	0,396	-0,004	-1,780	0,109
Precipitação sazonal	0,063	0,691	0,507	0,066	0,61	0,557

A partição da variância mostrou elevada contribuição do espaço e do ambiente para distinção da composição filogenética entre os 13 sítios de Veredas amostrados (Fig. 2).



**Figura 2.** Diagrama de Venn mostrando a proporção de variância explicada por cada um dos fatores e as contribuições de cada fator. Onde X1 representa as variáveis edáficas, X2 as variáveis climáticas o X3 o espaço (latitude e longitude).

## DISCUSSÃO

A filobetadiversidade representada pela dissimilaridade beta filogenética das espécies entre os 13 sítios de Veredas mostrou claramente que há uma forte diferença filogenética entre os mesmos, que pode ser devido às características impostas pela heterogeneidade ambiental. Diferentes fatores foram importantes na formação da diversidade e estrutura filogenética das Veredas. Assim, as escalas espaciais e temporais sobre as quais a estrutura filogenética das comunidades de plantas das Veredas foram moldadas variam dependendo da heterogeneidade de variáveis edáficas e climáticas, que atuam como condutores na formação destes ambientes.

A divergência filogenética e taxonômica entre as Veredas foi cerca de 88% de dissimilaridade, sendo maior do que o suposto, pois esperávamos maiores similaridades impostas pela característica da elevada umidade do solo desses ambientes. O agrupamento filogenético foi encontrado apenas entre as Veredas de Tocantins 1, 2 e 4 e MG1 (Tab. 3), onde as espécies que ocorrem nesses ambientes foram mais intimamente relacionadas do que o esperado pelo acaso. Por outro lado, espécies que ocorrem na DF4 foram menos intimamente relacionadas do que o esperado ao acaso (superdispersão), e as demais são ditas como moldadas ao acaso. A distância geográfica entre as áreas comparadas pode ser o principal fator que influenciou a heterogeneidade ambiental e implicou em diferenças na estrutura filogenética e filobetadiversidade no componente herbáceo-arbustivo das Veredas. Comparações tradicionais sobre a similaridade na composição de espécies de vereda encontraram baixo compartilhamento de espécies, a qual aumentam em menores distâncias geográficas (Silva *et al. in press*). Variações climáticas e edáficas entre diferentes regiões são responsáveis por especiação e mudanças na flora em uma ampla região de Cerrado (Ratter *et al.* 2003; Pennington *et al.* 2006). Uma vez que centros de alta riqueza da flora herbáceo-arbustiva, com alta diversidade de espécies, são localizadas em regiões de alta altitude com diferenças espaciais, na precipitação, temperatura e características do solo (Amaral *et al.* 2017).

O agrupamento filogenético das Veredas de TO1, TO2 e TO4 pode ser resultante de filtros ambientais que são responsáveis por agrupamento filogenético estruturando comunidades com espécies filogeneticamente próximas (Kraft *et al.* 2007; Vamosi *et al.* 2009). O não agrupamento filogenético da TO3 pode estar relacionado a diferenças na composição de espécie e características específicas do solo, em comparação com as demais Veredas de Tocantins, que são geograficamente muito próximas. Onde 16

espécies que foram amostradas em TO3 não ocorreram nas outras Veredas amostradas no estado de Tocantins, além de diferenças na textura do solo, como por exemplo TO3 apresenta mais teor de argila e Enxofre, e menor conteúdo de areia, comparada a TO1, TO2 e TO4. Além disso, a PD de TO3 (Tab.2) foi mais alta do que para as demais Veredas da região, justamente devido a diferenças na composição de espécies (ver material suplementar S1 e S2).

O teor de argila do solo, que está relacionado à capacidade de retenção de água do solo, aqui se mostrou um preditor importante na estrutura filogenética das Veredas, assim como relatado para árvores de Cerrado, onde a textura do solo molda aspectos funcionais, filogenéticos e florísticos das savanas, afetando tanto a composição como a variação intraespecífica (Dantas *et al.* 2015). No domínio dos Cerrados os tipos principais de solo são os latossolos e os neossolos quartizarênicos, sendo o primeiro mais rico em argila e o segundo arenoso (Ratter *et al.* 2003). As Veredas analisadas ocorrem em regiões com diferenças marcantes quanto a variáveis de textura do solo. Por isto encontramos diferenças em relação a estrutura filogenética destas Veredas, onde as Veredas sob Neossolos no Tocantins se mostraram agrupadas e com menor dissimilaridade beta filogenética, uma vez que associadas ao menor teor de areia.

Normalmente, as assembleias de plantas são compostas por espécies mais semelhantes em suas respostas à estrutura da vegetação local, ao solo, e ao estresse hídrico, promovendo a coexistência de espécies estreitamente relacionadas dentro da comunidade (Webb *et al.* 2002; Cianciaruso *et al.* 2009; Silva & Batalha 2009; 2010). Assim, é importante avaliar, além de dados espaciais, quais estados de traços e quais linhagens são filtradas pelo ambiente, e então descrever com mais precisão como as características das espécies evoluíram filogeneticamente (Pavoine *et al.* 2011).

Como a filobeta-diversidade apresentou alta dissimilaridade filogenética (88%) entre as Veredas, podemos dizer que estas são filogeneticamente distintas. Silva *et al.* (*in press*) descrevem as Veredas como ambientes isolados, como ilhas de savana úmida, onde o solo, úmido e com alto teor de matéria orgânica, atua como filtro ambiental ao longo da seleção de grande parte das espécies. Este isolamento, além de determinar uma flora fracamente compartilhada em termos taxonômicos, também implicou na divergência filogenética encontrada neste estudo. A baixa similaridade filogenética indica que a diversidade taxonômica dos clados que compõem as comunidades de Veredas, que apesar de serem compostas predominantemente por ervas graminóides (Silva *et al.* *in press*)

apresentam alto endemismo (Moreira *et al.* 2015). Distribuição geográfica restrita é um padrão comum para espécies herbáceo-subarbutiva no Cerrado (Proença *et al.* 2010).

Eventos históricos que se relacionam a filtragem ambiental no Cerrado se mostraram importantes para a diversificação de suas espécies, onde traços foliares e relacionados ao hábito da planta foram conservados ocasionado agrupamento nas comunidades de plantas filogeneticamente próximas (Batalha *et al.* 2011; Cianciaruso *et al.* 2012; Souza-Neto *et al.* 2015). A maioria das Veredas se encontram em altas altitudes, o que pode estar relacionado a sua flora com alto endemismo. Flutuações climáticas do Quaternário determinam a baixa adequação climática para espécies de Cerrado em altitudes (acima de 800m), com ventos fortes, exposição parcial ao solo e erosão aumentada concomitante (Bueno *et al.* 2016). Sendo que o retorno de condições mais quentes e úmidas no Holoceno favoreceram a expansão da vegetação típica de cerrado na área central (Bueno *et al.* 2016), confirmados pela presença de partículas de carvão, e surgimento das Veredas neste período (Salgado-Labouriau *et al.* 1997).

A ausência ou baixa riqueza de algumas famílias botânicas nas áreas de vereda, tal como Fabaceae, pode estar associada a sua origem no final do Mioceno, a partir de florestas tropicais, e diversificação no Cerrado a partir de florestas secas, se estabelecendo em ambientes com baixa umidade (Simon *et al.* 2009; Souza-Neto *et al.* 2015). Como as Veredas são datadas no quaternário, sua origem seria mais recente que os demais ambiente de Cerrado uma vez que surgiram a partir da modificação climática de semi-úmido com flutuações para níveis de umidade, onde um novo tipo de vegetação se instalou substituindo a vegetação seca que antes existia (Salgado-Labouriau *et al.* 1997). Talvez estes processos históricos e diferenças edáficas entre a Veredas podem ter favorecido o deslocamento de linhagens de plantas a partir destes ambientes úmidos, resultando na diferença filogenética observada entre estas comunidades, mas seria de grande importância avaliar amplamente o bioma Cerrado, considerando seus principais tipos de habitats em separado.

Para camada herbácea em formações campestres úmidas a riqueza de espécie se relaciona com um gradiente de umidade do solo, com maior número de espécies nas porções mais drenadas e menos espécies nas mais alagadas (Araújo *et al.* 2002; Munhoz & Felfili 2007), indicando que a umidade restringe o aparecimento de certos clados nestas áreas, com uma flora específica destes ambientes mais úmidos. Estudos indicam que o excesso de água atua como um filtro ambiental restringindo o número de espécies capazes de sobreviver nessas condições (Keddy 2000; Cianciaruso *et al.* 2005; Cherry & Gough

2006) e seleciona plantas com características funcionais relacionadas com a disponibilidade hídrica do ambiente (Cingolani *et al.* 2007), justificando nossas descobertas de que a vegetação das Veredas exibem baixa similaridade filogenética, e florísticamente são mais distintas ainda.

No entanto, nossas análises revelaram diferenças muito significativas no padrão filogenético entre as comunidades de Veredas em diferentes localidades. Mostramos que apesar do componente de umidade ser um fator limitante na composição de espécies das Veredas, elas apresentam muitas diferenças na composição beta filogenética, onde encontramos diferenças significativas na estrutura filogenético da comunidade Veredas como um todo em diferentes ambientes edáficos, sendo que essas diferenças parecem estar relacionadas a características exclusivas de cada ambiente. Porém, o agrupamento filogenético foi mais marcado em comunidades que compartilham características de solo mais semelhantes e maior proximidade geográfica. Sendo que a superdisperção filogenética foi menos marcada, mas ainda significativa na DF4, onde o solo contém menor nível de argila e maiores níveis de cálcio, CTC e alumínio (Al, H-Al e Sat\_Al) se comparada as demais Veredas do DF (ver material suplementar - S3). Resultados semelhantes aos encontrados por Bijoos *et al.* (*in press*), que encontraram uma associação das Veredas com estas variáveis edáficas, onde as Veredas GO1 e GO2, localizadas a Noroeste do Cerrado foram associadas ao teor de alumínio no solo e as Veredas do DF, na região central do Cerrado (DF1, DF2, DF3 e DF4), que estiveram mais associadas a pH e ao teor de fósforo no solo, aqui com exceção da DF4.

Este estudo fornece claras evidências de estruturação filogenética complexa e distinta entre comunidades de Veredas em diferentes escalas espaciais e temporais. Mostramos o impacto da interação entre heterogeneidade espacial e temporal em fatores ambientais na modelagem de padrões de diversidade de espécies em uma paisagem homogênea, mas florísticamente heterogênea (Silva *et al.* *in press*), sendo um potencial para a compreensão dos padrões de biodiversidade em Veredas e podendo direcionar mais pesquisas futuras sobre a composição filogenéticas destas áreas úmidas isoladas em meio ao Cerrado sob solo bem drenado.

Apesar das diferenças na estrutura filogenética comunitária encontrada nas Veredas, dados mais completos podem ser fornecidos se espécies, traços das espécies e a diversidade filogenética forem ligados e complementares, pois padrões de diversidade filogenética devem ser ligados com os padrões de diversidade de traços, e os padrões de diversidade de traços dependem de processos filogenéticos, estocásticos e históricos

(Pavoine & Bonsal 2011). Além disso estudos futuros devem incluir mais espécies do *pool* de espécies das Veredas, e também seria interessante relacionar a diversidade de traços e a filogenia das espécies com fatores ambientais como variáveis explicativas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amaral, A. G., Munhoz, C. B., Walter, B. M., Aguirre-Gutiérrez, J. & Raes, N. (2017) Richness pattern and phytogeography of the Cerrado's herb-shrub flora and implications for conservation. *Journal of Vegetation Science*, **28**, 848–858.
- Araújo, G. M., Barbosa, A. A. A., Arantes, A. A., & Amaral, A. F. (2002). Composição florística de Veredas no Município de Uberlândia, MG. *Revista brasileira de Botânica*, **25**, 475-493.
- Araújo, G.M., Amaral, A.F., Bruna, E.M. & Vasconcelos, H.L. (2013) Fire drives the reproductive responses of herbaceous plants in a Neotropical swamp. *Plant Ecology* **214**,1479-1484.
- Baselga, A. & Orme, C. D. L. (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 808-812.
- Batalha, M. A., Silva, I. A., Cianciaruso, M. V., Franca, H. & de Carvalho, G. H. (2011) Phylogeny, traits, environment, and space in cerrado plant communities at Emas National Park (Brazil). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **206**, 949-956.
- Bijos, N. R. *in press* (2017) Fatores modeladores da composição e da diversidade de espécies herbáceo-arbustivas em Veredas no Brasil. Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília.
- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. (2011) *Numerical ecology with R*. New York: Springer.
- Bryant, J.A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A.J., Enquist, B.J. & Green, J.L. (2008) Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **105**, 11505-11511.
- Bueno, M. L., Rezende, V. L., Pontara, V. & de Oliveira-Filho, A. T. (2017) Floristic distributional patterns in a diverse ecotonal area in South America. *Plant Ecology*, **218**, 1171-1186

- Bueno, M.L., Pennington, R.T., Dexter, K.G., Kamino, L.H.Y., Pontara, V., Neves, D.M., Ratter, J.A. & Oliveira-Filho, A.T. (2016) Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. *Ecography*, **40**, 403-414.
- Cadotte, M.W., Davies, T.J., Regetz, J., Kembel, S.W. & Cleland, E (2010) Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters* **13**, 96-105.
- Carvalho, G. (2017). *Tools for Interacting with the Brazilian Flora*. Package 'flora'. 2020
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. & Kembel, S. W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters*, **12**, 693-715.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. & Kembel, S. W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters*, **12**, 693-715.
- Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Byng, J. W., Judd, W. S., Soltis, D. E., & Stevens, P. F. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **181**, 1-20.
- Cherry, J.A. & Gough, L. 2006. Temporary floating island formation maintains wetland plant species richness: The role of the seed bank. *Aquatic Botany* **85**, 29-36.
- Cianciaruso, M. V., Batalha, M. A. & da Silva, I. A. (2005) Seasonal variation of a hyperseasonal cerrado in Emas National Park, central Brazil. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **200**, 345-353.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., Batalha, M. A., Gaston, K. J. & Petchey, O. L. (2012) The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: moving from species to individuals. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **14**, 205-216.
- Dantas, V. D. L., Batalha, M. A., França, H., & Pausas, J. G. (2015) Resource availability shapes fire-filtered savannas. *Journal of Vegetation Science*, **26**, 395-403.
- Diaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. (1999) Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats*, **10**, 338-362.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Gudrun, C., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K, Zurell, D. & Lautenbach S. (2013) Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, **36**, 27-46.

- Dray, S., Legendre, P. & Blanchet, F. G. (2007) *Packfor: forward selection with permutation*, R. package version 0.0-7.
- Eiten, G. (1972) The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review*, **38**, 201-341.
- EMBRAPA - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (2006) *Centro Nacional de Pesquisa de Solos*. Sistema brasileiro de classificação de solos. 2.ed. Rio de Janeiro.
- Etlinger, M.G. & Beall, F.C. (2004) Development of a laboratory protocol for fire performance of landscape plants. *International Journal of Wildland Fire*, **13**, 479-488.
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biology Conservation* **61**, 1-10.
- Fine, P. V. & Kembel, S. W. (2011) Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, **34**, 552-565.
- Furley, P. A. & Ratter, J. A. (1988) Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography*, **15**, 97-108.
- Graham, C. H., & Fine, P. V. (2008). Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology letters*, **11**, 1265-1277.
- Guevara, J. E., Damasco, G., Baraloto, C., Fine, P. V., Peñuela, M. C., Castilho, C., ... & Phillips, O. (2016). Low Phylogenetic Beta Diversity and Geographic Neo-endemism in Amazonian White-sand Forests. *Biotropica*, **48**, 34-46.
- Guimarães, A. J. M., de Araújo, G. M., & Corrêa, G. F. (2002). Estrutura fitossociológica em área natural e antropizada de uma vereda em Uberlândia, MG. *Acta botânica brasileira*, **16**, 317-329.
- Hijmans RJ, Guarino L, Bussink C, Mathur P, Cruz M, Barrentes I, Rojas E. (2012) *DIVA-GIS: A geographic information system for the analysis of species distribution data*. V. 7.5. Manual disponível em: <http://www.diva-gis.org>
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**(2), 157-164.
- Keddy, P.A. 2000. *Wetland ecology: principles and conservation*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Keeley, J.E., Pausas, J.G., Rundel, P.W., Bond, W.J., & Bradstock, R.A. (2011) Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in plant science*, **16**, 406-411.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., ... & Webb, C. O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463-1464.

- Kraft, N. J., Cornwell, W. K., Webb, C. O. & Ackerly, D. D. (2007) Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, **170**, 271-283.
- Moreira, S.N., Eisenlohr, P.V., Pott, A., Pott, V.J. & Oliveira-filho, A.T. (2015) Similar vegetation structure in protected and non-protected wetlands in Central Brazil: conservation significance. *Environmental Conservation*, **42**, 356-362.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J. M. (2008) Fitossociologia do estrato herbáceo-subarbustivo em campo limpo úmido no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **22**, 905-913.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. (2007) Florística do estrato herbáceo subarbustivo de um campo limpo úmido em Brasília, Brasil. *Biota Neotropica*, **7**, 205-215.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R. & O'Hara, R. B. (2015) Package 'vegan'. *Community ecology package, R. package version 2-4*.
- Oliveira, G. C., Araújo, G. M., & Barbosa, A. A. A. (2009). Florística e zonação de espécies vegetais em Veredas no Triângulo Mineiro, Brasil. *Rodriguésia*, **2**, 1077-1085.
- Oliveira-Filho, A. T. & Ratter, J. A. (1995) A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, **52**, 141-194.
- Orme, D. (2013) *The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R*. R package version, **5.2**.
- Pausas, J. G. & Verdú, M. (2010) The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience*, **60**, 614-625.
- Pavoine, S., & Bonsall, M. B. (2011). Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, **86**, 792-812.
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., De Bélair, G., & Bonsall, M. B. (2011). Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology*, **99**, 165-175.
- Pennington, R. T., Richardson, J.E., & Lavin, M. (2006) Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytol*, **172**, 605-616.

- R Core Team (2016) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. v 3.3.1 Available at: <https://www.R-project.org/>.
- Ramos, M.V.V., Curi, N., Motta, P.E.F., Vitorino, A.C.T., Ferreira, M.M. & Silva, M.L.N. (2006) Veredas do triângulo mineiro: solos, água e uso. *Ciência Agrotécnica* **30**, 283-293.
- Ratter, J. A., Bridgewater, S. & Ribeiro, J. F. (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh journal of botany*, **60**, 57-109.
- Ratter, J. A., Ribeiro, J. F. & Bridgewater, S. (1997) The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of botany*, **80**, 223-230.
- Resende, I.L.M., Chaves, L.J. & Rizzo, J.A. (2013) Floristic and phytosociological analysis of palm swamps in the central part of the Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasílica*, **27**, 205-225.
- Ricklefs, R. E. & Schluter, D. (1993) Species diversity: regional and historical influences. *Species diversity in ecological communities*, **1**, 350-363.
- Rull, V. & Montoya, E. (2014) *Mauritia flexuosa* palm swamp communities: natural or human-made? A palynological study of the Gran Sabana region (northern South America) within a neotropical context. *Quaternary Science Reviews*, **99**, 17-33.
- Salgado-Labouriau, M. L., Caseti, V., Ferraz-Vicentini, K. R., Martin, L., Soubiès, F., Suguio, K. & Turcq, B. (1997) Late Quaternary vegetational and climatic changes in cerrado and palm swamp from Central Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **128**, 215-226.
- Sarmiento, G. (1983) *The Savannas of tropical America*. pp. 245-288. Amsterdam, NL.
- Schwilk, D. W. & Ackerly, D. D. (2001) Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos*, **94**, 326-336.
- Silva, D. P. D. *in press* (2017) Composição, estrutura e diversidade da vegetação herbáceo-arbustiva em Veredas no Jalapão, Tocantins. Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília.
- Silva, F.A.M., Assad, E.D. & Evangelista, B.A. (2008) Caracterização climática do bioma Cerrado. *Cerrado: ecologia e flora* (eds. S.M. Sano, S.P. Almeida & J. F. Ribeiro). Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, Brazil.
- Silva, I. A., & Batalha, M. A. (2009). Woody plant species co-occurrence in Brazilian savannas under different fire frequencies. *Acta Oecologica*, **36**, 85-91.

- Silva, I. A., & Batalha, M. A. (2010). Phylogenetic structure of Brazilian savannas under different fire regimes. *Journal of Vegetation Science*, **21**, 1003-1013.
- Simon, M.F., & Pennington, T. (2012) Evidence for adaptation to fire regimes in the tropical savannas of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Plant Sciences*, **173**, 711-723.
- Simon, M.F., Grether, R., de Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T. & Hughes, C.E. (2009) 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*, **106**, 20359-20364.
- Souza-Neto, A. C., Cianciaruso, M. V. & Collevatti, R. G. (2015) Habitat shifts shaping the diversity of a biodiversity hotspot through time: insights from the phylogenetic structure of Caesalpinioideae in the Brazilian Cerrado. *Journal of biogeography*, **43**, 340-350.
- Swenson, N. G. (2011). Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PloS one*, **6**, e21264.
- Tofts, R. & Silvertown, J. (2000) A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **267**, 363-369.
- Vamosi, S.M., Heard, S.B., Vamosi, J.C. & Webb, C.O. (2009) Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*. **18**, 572-92.
- Walter, B. M. T., Carvalho, A. M., & Ribeiro, J. F. (2008). O conceito de savana e de seu componente Cerrado. *Cerrado: ecologia e flora*. (ed S.M Sano, S.P. Almeida, J.F. Ribeiro), pp. 21-45. Embrapa, Brasília, DF, Brasil.
- Webb, C. O. (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, **156**, 145-155.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A. & Donoghue, M. J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, **33**, 475-505.
- Webb, C.O., & Donoghue, M.J. (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, **5**, 181-183.
- Weiher, E. & Keddy, P. A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, **73**, 159-164.

- Wikström, N., Savolainen, V. & Chase, M. W. (2001) Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **26**, 2211-2220.
- Wilkinson, L. & Urbanek, S. (2011) *Venneuler: Venn and Euler Diagrams*. R package version 1.1-0.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis: Pearson New International Edition*. Ed.5. 994p. Pearson Higher. India.

**Material Suplementar S1-** Dados de presença das espécies das 13 Veredas amostradas no Brasil Central. Consideramos aqui apenas as espécies que ocorreram em mais de um sítio (onde espécies raras foram excluídas).

Família	Espécies	DF	DF	DF	DF	GO	GO	GO	GO	MG	TO	TO	TO	TO
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	1	2	3	4
Acanthaceae	<i>Justicia sericographis</i> V.A.W.Graham.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Acanthaceae	<i>Ruellia incomta</i> (Nees) Lindau	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria longistyla</i> Schenk	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Amaranthaceae	<i>Froelichiella grisea</i> R.E.Fr.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Amaranthaceae	<i>Pfaffia jubata</i> Mart.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Apiaceae	<i>Eryngium ebracteatum</i> Lam.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Apiaceae	<i>Eryngium juncifolium</i> (Urb.) Mathias & Constance	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Apocynaceae	<i>Ditassa cordata</i> (Turcz.) Fontella	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Apocynaceae	<i>Minaria cordata</i> (Turcz.) T.U.P.Konno & Rapini	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Apocynaceae	<i>Nephradenia acerosa</i> Decne.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Apocynaceae	<i>Oxypetalum appendiculatum</i> Mart.	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Apocynaceae	<i>Oxypetalum pachygynum</i> Decne.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Araceae	<i>Philodendron dardanianum</i> Mayo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Araceae	<i>Philodendron uliginosum</i> Mayo	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Araceae	<i>Urospatha sagittifolia</i> (Rudge) Schott	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Araceae	<i>Xanthosoma striatipes</i> (Kunth & Bouché) Madison	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arecaceae	<i>Mauritiella armata</i> (Mart.) Burret	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Asteraceae	<i>Achyrocline alata</i> (Kunth) DC.	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Aspilia foliacea</i> (Spreng.) Baker	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Aspilia montevidensis</i> (Spreng.) Kuntze	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Ayapana amygdalina</i> (Lam.) R.M.King & H.Rob.	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Baccharis reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Baccharis retusa</i> DC.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Baccharis tridentata</i> Vahl	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Calea elongata</i> (Gardner) Baker	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0

Asteraceae	<i>Calea gardneriana</i> Baker	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Calea hymenolepis</i> Baker	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Campuloclinium megacephalum</i> (Mart. ex Baker) R.M.King & H.Rob.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M.King & H.Rob.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Chromolaena vindex</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Erechtites hieracifolius</i> (L.) Raf. ex DC.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Grazielia intermedia</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Ichthyothere latifolia</i> Baker	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Ichthyothere terminalis</i> (Spreng.) S.F.Blake	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Lepidaploa aurea</i> (Mart. ex DC.) H.Rob.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Lepidaploa rufogrisea</i> (A.St.-Hil.) H.Rob.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Lessingianthus argyrophyllus</i> (Less.) H.Rob.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Lessingianthus cristalinae</i> (H.Rob.) H.Rob.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Lessingianthus psilophyllus</i> (DC.) H.Rob.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Mikania microcephala</i> DC.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Mikania officinalis</i> Mart.	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0
Asteraceae	<i>Raulinoreitzia leptophlebia</i> (B.L.Rob.) R.M.King & H.Rob.	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Riencourtia oblongifolia</i> Gardner	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Senecio adamantinus</i> Bong.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Stevia heptachaeta</i> DC.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Symphiopappus compressus</i> (Gardner) B.L.Rob.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Vernonanthura phosphorica</i> (Vell.) H.Rob.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Vernonia rubriramea</i> Mart. ex DC.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Wedelia bishopii</i> H.Rob.	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Campanulaceae	<i>Lobelia brasiliensis</i> A.O.S.Vieira & G.J.Sheph.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Campanulaceae	<i>Siphocampylus lauroanus</i> Handro & M.Kuhlm.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Celastraceae	<i>Peritassa campestris</i> (Cambess.) A.C.Sm.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Convolvulaceae	<i>Aniseia martinicensis</i> (Jacq.) Choisy	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Convolvulaceae	<i>Evolvulus lagopodioides</i> Meisn.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Convolvulaceae	<i>Ipomoea geophilifolia</i> K. Afzel.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Convolvulaceae	<i>Ipomoea procurrens</i> Meisn.	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Costaceae	<i>Costus spiralis</i> (Jacq.) Roscoe	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
Cucurbitaceae	<i>Cayaponia espelina</i> (Silva Manso) Cogn.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyperaceae	<i>Ascolepis brasiliensis</i> (Kunth) Benth. ex C.B.Clarke	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1
Cyperaceae	<i>Bisboeckelera</i> Kuntze	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Cyperaceae	<i>Bulbostylis conifera</i> (Kunth) C.B.Clarke	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Cyperaceae	<i>Bulbostylis consanguinea</i> (Kunth) C.B.Clarke	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Cyperaceae	<i>Bulbostylis edwalliana</i> (Boeckeler) Prata	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Cyperaceae	<i>Bulbostylis emmerichiae</i> T.Koyama	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Cyperaceae	<i>Bulbostylis fasciculata</i> Uittien	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Cyperaceae	<i>Bulbostylis hirtella</i> (Schrad.) Urb.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyperaceae	<i>Bulbostylis jacobinae</i> (Steud.) Lindm.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Cyperaceae	<i>Bulbostylis junciformis</i> (Kunth) C.B.Clarke	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
Cyperaceae	<i>Bulbostylis paradoxa</i> (Spreng.) Lindm.	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Cyperaceae	<i>Bulbostylis sellowiana</i> (Kunth) Palla	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0
Cyperaceae	<i>Bulbostylis vestita</i> (Kunth) C.B.Clarke	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Cyperaceae	<i>Calyptracarya glomerulata</i> (Brongn.) Urb.	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0
Cyperaceae	<i>Cryptangium verticillatum</i> (Spreng.) Vitta	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
Cyperaceae	<i>Cyperus haspan</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Cyperaceae	<i>Cyperus rigens</i> C.Presl	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Cyperaceae	<i>Eleocharis filiculmis</i> Kunth	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyperaceae	<i>Exochogyne amazonica</i> C.B.Clarke	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0
Cyperaceae	<i>Lagenocarpus rigidus</i> Nees	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
Cyperaceae	<i>Rhynchospora albiceps</i> Kunth	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0



Droseraceae	<i>Drosera communis</i> A.St.-Hil.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
Droseraceae	<i>Drosera montana</i> A.St.-Hil.	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Ericaceae	<i>Gaylussacia brasiliensis</i> (Spreng.) Meisn.	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eriocaulaceae	<i>Comanthera xeranthemoides</i> (Bong.) L.R.Parra & Giul.	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1
Eriocaulaceae	<i>Eriocaulon humboldtii</i> Kunth	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Eriocaulaceae	<i>Eriocaulon sellowianum</i> Kunth	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
Eriocaulaceae	<i>Leiothrix crassifolia</i> (Bong.) Ruhland	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Eriocaulaceae	<i>Leiothrix flavescens</i> (Bong.) Ruhland	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus chiquitensis</i> Herzog	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus distichophyllus</i> Mart.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus elongatulus</i> Ruhland	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus elongatus</i> (Bong.) Körn.	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus eriocauloides</i> Ruhland	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus flaccidus</i> (Bong.) Kunth	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus lundii</i> Körn.	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus polytrichoides</i> Kunth	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Eriocaulaceae	<i>Syngonanthus anthemiflorus</i> (Bong.) Ruhland	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Eriocaulaceae	<i>Syngonanthus caulescens</i> (Poir.) Ruhland	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Eriocaulaceae	<i>Syngonanthus densiflorus</i> (Körn.) Ruhland	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0
Eriocaulaceae	<i>Syngonanthus densus</i> (Körn.) Ruhland	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Eriocaulaceae	<i>Syngonanthus fischerianus</i> (Bong.) Ruhland	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Eriocaulaceae	<i>Syngonanthus gracilis</i> (Bong.) Ruhland	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0
Eriocaulaceae	<i>Syngonanthus humboldtii</i> (Kunth) Ruhland	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Eriocaulaceae	<i>Syngonanthus nitens</i> Ruhland	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Eriocaulaceae	<i>Syngonanthus verticillatus</i> (Bong.) Ruhland	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
Eriocaulaceae	<i>Syngonanthus xeranthemoides</i> (Bong.) Ruhland	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum campestre</i> A.St.-Hil.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0

Euphorbiaceae	<i>Croton antisiphiliticus</i> Mart.	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Euphorbiaceae	<i>Dalechampia linearis</i> Baill.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia elodes</i> Boiss.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia hypericifolia</i> L.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia potentilloides</i> Boiss.	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Euphorbiaceae	<i>Microstachys bidentata</i> (Mart.& Zucc.) Esser	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Fabaceae	<i>Aeschynomene genistoides</i> (Taub.) Rudd	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Aeschynomene paniculata</i> Willd. ex Vogel	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Fabaceae	<i>Bauhinia curvula</i> Benth.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Calliandra dysantha</i> Benth.	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Calopogonium mucunoides</i> Desv.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Chamaecrista brachyrachis</i> (Harms) H.S.Irwin & Barneby	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Chamaecrista conferta</i> (Benth.) H.S.Irwin & Barneby	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Chamaecrista cotinifolia</i> (G.Don) H.S.Irwin & Barneby	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Chamaecrista desvauxii</i> (Collad.) Killip	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1
Fabaceae	<i>Chamaecrista diphylla</i> (L.) Greene	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Collaea aschersoniana</i> (Taub.) Burkart	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Eriosema congestum</i> Benth.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Eriosema crinitum</i> (Kunth) G.Don	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Eriosema longifolium</i> Benth.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Galactia stereophylla</i> Harms	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Mimosa clausenii</i> Benth.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Mimosa pumilio</i> Barneby	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Stylosanthes scabra</i> Vogel	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Gentianaceae	<i>Chelonanthus alatus</i> (Aubl.) Pulle	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
Gentianaceae	<i>Curtia tenuifolia</i> (Aubl.) Knobl.	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0
Gentianaceae	<i>Schultesia guianensis</i> (Aubl.) Malme	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Gentianaceae	<i>Schultesia heterophylla</i> Miq.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Gentianaceae	<i>Schultesia pohliana</i> Progel	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Gesneriaceae	<i>Sinningia allagophylla</i> (Mart.) Wiehler	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Gesneriaceae	<i>Sinningia elatior</i> (Kunth) Chautems	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Iridaceae	<i>Sisyrinchium restioides</i> Spreng.	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Iridaceae	<i>Sisyrinchium vaginatum</i> Spreng.	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1
Iridaceae	<i>Trimezia cathartica</i> (Klatt) Niederl.	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Iridaceae	<i>Trimezia juncifolia</i> (Klatt) Benth. & Hook.	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1
Juncaceae	<i>Juncus effusus</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	<i>Cantinoa subrotunda</i> (Pohl ex Benth.) Harley & J.F.B.Pastore	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Lamiaceae	<i>Hyptis campestris</i> Harley & J.F.B. Pastore	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Lamiaceae	<i>Hyptis conferta</i> Pohl ex Benth.	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Lamiaceae	<i>Hyptis lanuginosa</i> Glaz. ex Epling	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Lamiaceae	<i>Hyptis linarioides</i> Pohl ex Benth.	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
Lamiaceae	<i>Hyptis nudicaulis</i> Benth.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Lamiaceae	<i>Hyptis rotundifolia</i> Benth.	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Lauraceae	<i>Cassytha filiformis</i> L.	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1
	<i>Utricularia amethystina</i> Salzm. ex A.St.-Hil. & Girard	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Lentibulariaceae	<i>Utricularia hispida</i> Lam.	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Lentibulariaceae	<i>Utricularia neottiioides</i> A. St.-Hil. & Girard	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lentibulariaceae	<i>Utricularia subulata</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Loganiaceae	<i>Spigelia riedeliana</i> (Progel) E.F.Guim. & Fontella	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Lythraceae	<i>Cuphea antisyphilitica</i> Kunth	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1

Lythraceae	<i>Cuphea linarioides</i> Cham. & Schltl.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lythraceae	<i>Cuphea pohlii</i> Lourteig	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Lythraceae	<i>Cuphea spermaceae</i> A.St.-Hil.	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Lythraceae	<i>Diplusodon argenteus</i> Lourteig	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Lythraceae	<i>Diplusodon ramosissimus</i> Pohl	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Malpighiaceae	<i>Byrsonima subterranea</i> Brade & Markgr.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Malpighiaceae	<i>Heteropterys pannosa</i> Griseb.	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Malpighiaceae	<i>Tetrapteryx ambigua</i> (A.Juss.) Nied.	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Malvaceae	<i>Byttneria melastomaefolia</i> A.St.-Hil.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Malvaceae	<i>Pavonia rosa-campestris</i> A.St.-Hil.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Malvaceae	<i>Peltaea lasiantha</i> Krapov. & Cristóbal	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Malvaceae	<i>Waltheria indica</i> L.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Acisanthera genliseoides</i> (Hoehne) Wurdack	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	<i>Acisanthera limnobios</i> (Schrank & Mart. ex DC.)													
Melastomataceae	<i>Triana</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Cambessedesia espora</i> (A.St.-Hil. ex Bonpl.) DC.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Cambessedesia hilariana</i> (Kunth) DC.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Comolia lanceiflora</i> (DC.) Triana	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Desmoscelis villosa</i> (Aubl.) Naudin	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1
Melastomataceae	<i>Lavoisiera imbricata</i> (Thunb.) DC.	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Leandra lacunosa</i> Cogn.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Leandra polystachya</i> (Naudin) Cogn.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Macairea radula</i> (Bonpl.) DC.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Miconia chamissois</i> Naudin	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1
Melastomataceae	<i>Microlicia confertiflora</i> Naudin	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Microlicia euphorbioides</i> Mart.	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Microlicia fasciculata</i> Mart. ex Naudin	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Microlicia insignis</i> Schltl.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0

Melastomataceae	<i>Microlicia psammophila</i> Wurdack	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Microlicia ramosa</i> Pilg.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Microlicia serpyllifolia</i> D.Don	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Microlicia viminalis</i> (DC.) Triana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Melastomataceae	<i>Ossaea congestiflora</i> (Naudin) Cogn.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Pterolepis repanda</i> (DC.) Triana	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Melastomataceae	<i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Aubl.) DC.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Siphanthera cordata</i> Pohl ex DC.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Siphanthera subtilis</i> Pohl ex DC.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Tibouchina aegopogon</i> (Naudin) Cogn.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Tibouchina gracilis</i> (Bonpl.) Cogn.	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Tibouchina stenocarpa</i> (Schrank & Mart. ex DC.) Cogn.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Tococa nitens</i> (Benth.) Triana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
Melastomataceae	<i>Trembleya parviflora</i> (D.Don) Cogn.	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Trembleya phlogiformis</i> DC.	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Menispermaceae	<i>Cissampelos ovalifolia</i> DC.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myrtaceae	<i>Eugenia involucrata</i> DC.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myrtaceae	<i>Myrcia linearifolia</i> Cambess.	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Myrtaceae	<i>Myrcia torta</i> DC.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myrtaceae	<i>Myrcia variabilis</i> DC.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myrtaceae	<i>Psidium firmum</i> O. Berg	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ochnaceae	<i>Ouratea lanceolata</i> (Pohl) Engl.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Ochnaceae	<i>Sauvagesia linearifolia</i> A.St.-Hil.	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0
Ochnaceae	<i>Sauvagesia racemosa</i> A.St.-Hil.	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Onagraceae	<i>Ludwigia nervosa</i> (Poir.) H.Hara	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0
Orchidaceae	<i>Cleistes</i> Rich. ex Lindl.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Orchidaceae	<i>Cyrtopodium fowliei</i> L.C.Menezes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0





Poaceae	<i>Paspalum trichostomum</i> Hack.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Rugoloa pilosa</i> (Sw.) Zuloaga	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Saccharum angustifolium</i> (Nees) Trin.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Saccharum asperum</i> (Nees) Steud.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Sacciolepis myuros</i> (Lam.) Chase	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Schizachyrium condensatum</i> (Kunth) Nees	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Schizachyrium tenerum</i> Nees	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Sporobolus pyramidatus</i> (Lam.) Hitchc.	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Trachypogon macroglossus</i> Trin.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1
Poaceae	<i>Trichantheium cyanescens</i> (Nees ex Trin.) Zuloaga & Morrone	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
Poaceae	<i>Trichantheium parvifolium</i> (Lam.) Zuloaga & Morrone	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Trichantheium wettsteinii</i> (Hack.) Zuloaga & Morrone	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Tristachya leiostachya</i> Nees	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Poaceae	<i>Urochloa decumbens</i> (Stapf) R.D.Webster	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Polygalaceae	<i>Asemeia hebeclada</i> (DC.) J.F.B.Pastore & J.R.Abbott	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polygalaceae	<i>Monnina stenophylla</i> A.St.-Hil. & Moq.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Polygalaceae	<i>Polygala abreui</i> Marques & J.F.B.Pastore	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Polygalaceae	<i>Polygala adenophora</i> DC.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Polygalaceae	<i>Polygala carphoides</i> Chodat	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Polygalaceae	<i>Polygala celosioides</i> Mart. ex A.W.Benn.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1
Polygalaceae	<i>Polygala fendleri</i> Chodat	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polygalaceae	<i>Polygala gracilis</i> Kunth	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0

Polygalaceae	<i>Polygala juncea</i> A.St.-Hil. & Moq.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Polygalaceae	<i>Polygala longicaulis</i> Kunth	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Polygalaceae	<i>Polygala poaya</i> Mart.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Polygalaceae	<i>Polygala sedoides</i> A.W.Benn.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Polygalaceae	<i>Polygala tenuis</i> DC.	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Polygalaceae	<i>Polygala timoutou</i> Aubl.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Primulaceae	<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rapateaceae	<i>Cephalostemon riedelianus</i> Körn.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Rosaceae	<i>Rubus urticifolius</i> Poir.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Borreria alata</i> (Aubl.) DC.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Borreria capitata</i> (Ruiz & Pav.) DC.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Borreria latifolia</i> (Aubl.) K.Schum.	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Borreria martirovettiana</i> E.L.Cabral	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Borreria suaveolens</i> G. Mey.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Borreria tenella</i> (Kunth) Cham. & Schtdl.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Coccocypselum lymansmithii</i> Standl.	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Declieuxia fruticosa</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Kuntze	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Perama hirsuta</i> Aubl.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
Sapindaceae	<i>Serjania obtusidentata</i> Radlk.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Siparunaceae	<i>Siparuna brasiliensis</i> (Spreng.) A.DC.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Solanaceae	<i>Brunfelsia obovata</i> Benth.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Solanaceae	<i>Cestrum tubulosum</i> Sendtn.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Solanaceae	<i>Solanum subumbellatum</i> Vell.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Theaceae	<i>Laplacea fruticosa</i> (Schrad.) Kobuski	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Velloziaceae	<i>Vellozia pumila</i> Goethart & Henrard	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0

Verbenaceae	<i>Lippia rotundifolia</i> Cham.	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Xyridaceae	<i>Abolboda poarchon</i> Seub.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Xyridaceae	<i>Abolboda pulchella</i> Humb.	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0
Xyridaceae	<i>Xyris asperula</i> Mart.	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris blanchetiana</i> Malme	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Xyridaceae	<i>Xyris</i> cf. <i>caroliniana</i> Walter	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris ciliata</i> Thunb.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris dawsonii</i> L.B.Sm. & Downs	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris diaphanobracteata</i> Kral & Wand.	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris fallax</i> Malme	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Xyridaceae	<i>Xyris goyazensis</i> Malme	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris guaranítica</i> Malme	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris hymenachne</i> Mart.	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1
Xyridaceae	<i>Xyris jupicai</i> Rich.	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris lacerata</i> Pohl ex Seub.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris macrocephala</i> Vahl	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0
Xyridaceae	<i>Xyris minarum</i> Seub.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris paraensis</i> Poepp. ex Kunth	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Xyridaceae	<i>Xyris pterygoblephara</i> Steud.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Xyridaceae	<i>Xyris roraimae</i> Malme	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris savanensis</i> Miq.	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0
Xyridaceae	<i>Xyris schizachne</i> Mart.	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris seubertii</i> L.A.Nilsson	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Xyridaceae	<i>Xyris tenella</i> Kunth	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris tortula</i> Mart.	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1
Xyridaceae	<i>Xyris trachyphylla</i> Mart.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Xyridaceae	<i>Xyris veruina</i> Malme	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Zingiberaceae	<i>Renealmia dermatopetala</i> K.Schum.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0



**Material Suplementar S2-** Dados das 13 Veredas amostradas para as análises. (Fonte: Bijos 2017)

Unidade de Conservação/Estado	Abreviação das áreas	Riqueza de espécies	Latitude (S) e Longitude (W) (UTM)	Ano de coleta	Alt. (m)	Prec. anual (mm)	TMed Mín/Máx (°C)
Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília/DF	DF1	48	-15.8916666 e -47.8569444	2009	1.127	1.650	15/26
Parque Nacional de Brasília/DF	DF2	79	-15.7802777 e -47.9772222	2009	1.114	1.567	15/26
Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística/DF	DF3	103	-15.9313888 e -47.8991666	2008	1.193	1.691	15/26
Floresta Nacional de Brasília/DF	DF4	77	-15.7622222 e -48.0094444	2008	1.164	1.540	15/26
RPPN Serra do Tombador (1)/GO	GO1	42	-13.6775 e -47.8125	2010	822	1.743	18/29
RPPN Serra do Tombador (2)/GO	GO2	57	-13.6672222 e -47.8011111	2010	822	1.743	18/29
Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros/GO	GO3	71	-14.1288888 e -47.6877777	2008	1.244	1.830	16/26
RPPN Linda Serra de Topázios/GO	GO4	125	-16.7375 e -47.69833333	2009	1.073	1.373	14/27
Parque Nacional das Sempre Vivas/MG	MG1	54	-17.7977777 e -43.6222222	2010	686	1.157	15/28
Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (1)/TO	TO1	50	-11.1277777 e -46.9055555	2014	490	1.700	23/30
Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (2)/TO	TO2	58	-10.8636111 e -46.615	2014	502	1.700	23/30
Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (3)/TO	TO3	60	-10.8675 e -46.61527778	2014	519	1.700	23/30
Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (4)/TO	TO4	46	-10.6136111 e -46.5280555	2014	495	1.700	23/30



**Material Suplementar S3-** Valores médios das variáveis edáficas das 13 Veredas. Ca - Cálcio do solo (cmolc.dm-3) (mE/100 ml), Al - Alumínio do solo (cmolc.dm-3) (mE/100 ml) , K - Potássio do solo (cmolc.dm-3) (mE/100 ml), P - Fósforo do solo (mg.dm-3) (ppm) , Mg - Magnésio do solo (cmolc.dm-3) (mE/100 ml), pH<sub>CaCl2</sub> - pH (CaCl<sub>2</sub>), Argila (%), Areia(%). (Fonte: Bijos 2017)

Variável de solo	13 Áreas de Veredas												
	DF1	DF2	DF3	DF4	GO1	GO2	GO3	GO4	MG1	TO1	TO2	TO3	TO4
Ca	0,11	0,32	0,11	0,33	0,19	0,21	0,29	0,57	0,15	0,26	0,25	0,33	0,31
Al	0,67	0,47	1,20	1,54	4,51	2,18	1,85	1,29	2,36	1,67	1,73	2,18	2,69
K	0,08	0,09	0,15	0,12	0,11	0,10	0,12	0,09	0,08	0,05	0,06	0,07	0,07
P_Mel	3,51	1,97	4,85	5,54	2,89	2,38	2,90	7,65	2,85	4,20	2,26	2,43	2,51
S	5,97	9,70	6,34	5,69	4,43	13,28	19,17	10,21	18,00	8,74	15,76	22,03	5,39
CTC	9,06	9,15	8,79	14,94	9,47	11,81	13,01	10,88	19,11	8,61	8,50	11,36	14,48
Sat_Bas	3,44	6,02	4,58	3,95	4,94	3,80	4,39	7,36	2,06	8,31	7,22	5,40	5,48
Sat_Al	68,66	49,02	66,89	73,24	76,99	83,40	79,77	65,26	85,92	74,19	77,22	79,53	80,10
Mg	0,10	0,09	0,10	0,16	0,10	0,11	0,08	0,20	0,09	0,13	0,12	0,14	0,15
H_Al	8,75	8,61	8,41	14,31	9,05	11,38	12,49	10,00	18,74	8,11	7,99	10,75	13,89
Cu	0,37	0,99	0,62	0,34	0,60	0,28	0,23	0,10	0,26	0,25	0,33	0,38	0,30
Mat_Org	14,95	19,01	14,70	16,32	3,43	4,65	9,54	8,49	16,08	10,35	8,53	10,00	10,65
Na	3,37	10,20	4,18	1,99	3,47	3,27	6,60	4,67	4,13	13,73	19,93	17,73	13,67
Zn	0,86	4,18	2,31	2,06	1,08	1,05	1,09	0,91	2,47	1,43	3,19	2,33	0,47
B	0,22	0,04	0,21	0,22	0,13	0,15	0,07	0,07	0,22	0,25	0,31	0,38	0,23
Fe	192,52	187,37	124,01	165,65	211,41	192,93	208,96	89,62	148,51	51,79	148,10	53,07	112,22
Mn	1,09	2,09	1,89	4,23	2,37	3,48	1,03	3,06	1,37	0,50	0,52	0,77	0,85
pH_CaCl2	4,27	4,17	4,20	4,33	3,85	3,88	3,76	3,91	3,57	3,79	3,91	3,91	3,71
Argila	25,40	44,07	25,40	18,60	21,87	10,20	16,73	9,00	12,13	6,93	9,27	10,47	6,93

Silte_Limo	6,73	10,13	7,13	5,60	6,07	4,40	5,27	4,00	4,73	3,60	3,93	4,40	3,67
Areia	67,87	45,80	67,47	75,80	72,07	85,40	78,00	87,00	83,13	89,47	86,80	85,13	89,40

---

**Material Suplementar S4** - Descrição das 19 climáticas utilizadas na análise. Variáveis climáticas estão de acordo com Hijmans et al. (2005)\*. (Fonte: Bijos 2017)

Abreviação da variável	Variável
Alt	Altitude acima do nível do mar (m)
TMA	Temperatura média anual - Annual Mean Temperature (°C)
TSa	Temperatura sazonal - Temperature Seasonality (standard deviation *100) (°C)
TMMQ	Temperatura máxima do mês mais quente - Max Temperature of Warmest Month (°C)
TMTU	Temperatura média do trimestre mais úmido - Mean Temperature of Wettest Quarter** (°C)
TMTS	Temperatura média do trimestre mais seco - Mean Temperature of Driest Quarter** (°C)
TMTQ	Temperatura média do trimestre mais quente - Mean Temperature of Warmest Quarter** (°C)
TMTF	Temperatura média do trimestre mais frio - Mean Temperature of Coldest Quarter** (°C)
PA	Precipitação anual - Annual Precipitation (mm)
PMS	Precipitação do mês mais seco - Precipitation of Driest Month (mm)
PSa	Precipitação sazonal - Precipitation Seasonality (mm)
PTU	Precipitação do trimestre mais úmido - Precipitation of Wettest Quarter** (mm)
PTS	Precipitação do trimestre mais seco - Precipitation of Driest Quarter** (mm)
PTQ	Precipitação do trimestre mais quente - Precipitation of Warmest Quarter** (mm)
PTF	Precipitação do trimestre mais frio - Precipitation of Coldest Quarter** (mm)

\*HIJMANS, R.J., S.E. CAMERON, J.L. PARRA, P.G. JONES AND A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25: 1965–1978. \*\*Quarter: três meses consecutivos.

