

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E BIODIVERSIDADE

**Atributos funcionais vegetativos e fatores ambientais em savanas sul-americanas:
legados históricos da megafauna extinta e pressões atuais de clima, solo e fogo**

Daniela Cristina de Cario Calaça

Uberlândia

2025

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E BIODIVERSIDADE

**Atributos funcionais vegetativos e fatores ambientais em savanas sul-americanas:
legados históricos da megafauna extinta e pressões atuais de clima, solo e fogo**

Daniela Cristina de Cario Calaça

Orientador: Prof. Dr. Vinícius de Lima Dantas

Tese de doutorado apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Federal de
Uberlândia como requisito para obtenção de
título de doutora em Ecologia, Conservação de
Biodiversidade

Uberlândia

2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

- C141a
2025
- Calaça, Daniela Cristina de Cario, 1993-
Atributos funcionais vegetativos e fatores ambientais em savanas sul-americanas [recurso eletrônico]: legados históricos da megafauna extinta e pressões atuais de clima, solo e fogo / Daniela Cristina de Cario Calaça. - 2025.
- Orientador: Vinícius de Lima Dantas.
Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade.
Modo de acesso: Internet.
Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.te.2025.5517>
Inclui bibliografia.
Inclui ilustrações.
1. Ecologia. 2. Savanas - América do Sul. 3. Cerrados. 4. Biodiversidade. I. Dantas, Vinícius de Lima, 1982-, (Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade. III. Título.

CDU: 574

Rejane Maria da Silva
Bibliotecária-Documentalista – CRB6/1925



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia,
Conservação e Biodiversidade

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320
Telefone: (34) 3225-8641 - www.ppgeco.ib.ufu.br - ecologia@umuarama.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia, Conservação e Biodiversidade				
Defesa de:	Tese, número 104, PPGEGB				
Data:	vinte e quatro de setembro de dois mil e vinte e cinco	Hora de início:	08:00	Hora de encerramento:	11:15
Matrícula do Discente:	12023ECR002				
Nome do Discente:	Daniela Cristina de Cario Calaça				
Título do Trabalho:	Atributos funcionais vegetativos e fatores ambientais em savanas sulamericanas: legados históricos da megafauna extinta e pressões atuais de clima, solo e fogo				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia de comunidades e biodiversidade				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Fitogeografia de biomas tropicais: ecologia funcional, origem e dinâmica espaciotemporal				

Reuniu-se por videoconferência a Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade assim composta pelos doutores: Alan Nilo da Costa - INBIO/UFU; Fátima Aparecida Arcanjo - INBIO/UFU; Paulo Negri Bernardino - UNICAMP; Inácio José de Melo Teles e Gomes - UFMG e Vinicius de Lima Dantas - IGESC-UFU, orientador(a) do(a) candidato(a).

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr(a). Vinicius de Lima Dantas, apresentou a Comissão Examinadora e o(a) candidato(a), agradeceu a presença do público e concedeu ao(à) Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do(a) Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o(a) senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as) que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):
Aprovado(a).

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor. O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por Vinicius de Lima Dantas, Professor(a) do Magistério Superior, em 24/09/2025, às 11:56, conforme [horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015.](#)



Documento assinado eletronicamente por Paulo Negri Bernardino, Usuário Externo, em 24/09/2025, às 13:04, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015.](#)



Documento assinado eletronicamente por Fátima Aparecida Arcanjo, Professor(a) do Magistério Superior, em 24/09/2025, às 14:22, conforme [horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015.](#)



Documento assinado eletronicamente por Alan Nilo da Costa, Professor(a) do Magistério Superior, em 24/09/2025, às 14:27, conforme horário oficial de [Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015.](#)



Documento assinado eletronicamente por Inácio José de Melo Teles e Gomes, Usuário Externo, em 24/09/2025, às 17:41, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015.](#)



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador 6665818 e o código CRC BF45CC55.

Agradecimentos

À Universidade Federal de Uberlândia (UFU), ao Instituto de Biologia (INBIO) e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade (PPGECB), pela oportunidade de realizar esta tese.

Ao Programa "Apoio à Formação de Doutores em Áreas Estratégicas" do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de doutorado, que tornou possível a dedicação a este trabalho.

À Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) e ao Centro de Síntese Ecológica e Conservação (CSEC), pela recepção no período de mobilidade acadêmica. Ao professor Fernando Augusto de Oliveira e Silveira, agradeço por me receber em Belo Horizonte, abrindo as portas de seu laboratório e contribuindo com ensinamentos e apoio em momentos importantes.

Ao meu orientador, professor Vinícius de Lima Dantas, por aceitar me orientar em um momento em que eu quase desisti do doutorado, após uma mudança de orientação e projeto, e por topar o desafio de construir comigo esta tese em apenas um ano. Sua orientação foi essencial para que eu chegasse até aqui, e sou profundamente grata por todo o aprendizado e pela paciência ao longo desse processo. Estendo esse agradecimento ao Laboratório de Macroecologia e Saúde Ambiental (MASA), que me acolheu juntamente com meu orientador.

Ao professor e coordenador Alan Nilo da Costa, por compreender minha necessidade de dilação de prazo e levar minha situação ao colegiado. Seu apoio durante esse período de mudanças foi essencial para que eu encontrasse força e resiliência para continuar e concluir esta tese.

À banca examinadora, titulares e suplentes, pela disponibilidade e por aceitarem contribuir com este trabalho.

À minha família, pelo apoio incondicional, paciência e compreensão diante da minha ausência em tantos momentos, que foi necessária para que eu pudesse estudar em outra cidade.

Aos meus amigos de Uberlândia, que se tornaram uma verdadeira família e foram rede de apoio fundamental em toda a minha trajetória acadêmica e pessoal.

A todos vocês, meus sinceros agradecimentos!

Sumário

Resumo	1
Abstract.....	2
Introdução geral.....	3
Referências.....	5
A megafauna extinta e a formação das Savanas Amazônicas e do Cerrado.....	9
Resumo	9
Abstract.....	10
Introdução.....	11
Materiais e Métodos.....	14
Resultados	16
Discussão	17
Considerações finais.....	20
Referências.....	21
Apêndices	29
Tabela A1.	29
Tabela A2.	34
Relação entre atributos funcionais de espécies lenhosas e variáveis ambientais em diferentes tipos de savanas da América do Sul.....	55
Resumo	55
Abstract.....	56
Introdução.....	57
Materiais e Métodos.....	63
Resultados	66
Discussão	69
Considerações finais.....	73
Referências.....	74
Apêndices	83
Figura S1.	83
Tabela A1.	83
Tabela A2.	85

Resumo

As savanas sul-americanas representam um dos ecossistemas mais biodiversos do planeta, resultado da interação entre fatores históricos, ambientais e funcionais. Tradicionalmente, sua origem e manutenção têm sido atribuídas a solos pobres, clima sazonal e regimes recorrentes de fogo, mas evidências recentes indicam um possível papel da megafauna extinta na estruturação de savanas da região amazônica. Esta tese buscou integrar legados evolutivos e pressões ambientais atuais para compreender os processos que moldam a diversidade funcional das savanas neotropicais. No primeiro capítulo, investigamos o legado da megafauna extinta em savanas amazônicas e no Cerrado, comparando atributos funcionais associados à defesa contra herbivoria, como densidade da madeira, tamanho foliar, espinhos e nectários extraflorais, observando que as savanas amazônicas apresentam espécies com maior densidade da madeira e maior proporção de espinhos, enquanto não foram detectadas diferenças significativas para tamanho foliar e presença de nectários extraflorais. Esses resultados corroboraram a hipótese de que grandes herbívoros tiveram papel relevante na estruturação das savanas amazônicas durante o Pleistoceno, deixando legados funcionais que diferenciam essas áreas do Cerrado, onde o fogo parece ter sido a principal força seletiva. No segundo capítulo, estudamos como fatores ecológicos atuais influenciam a existência de diferentes tipos de savanas sul-americanas, avaliando seis atributos vegetativos (área foliar, densidade da madeira, espessura da casca relativa, altura relativa, espinhos e látex) em sete tipos de savana sul-americana, além de avaliar a relação da variação nos atributos com gradientes de solo, clima e fogo. Três grupos principais de savanas foram observados: (i) Cerrado, savanas da Guiana e de Alter do Chão, com cascas grossas e baixo investimento em altura, em climas mais frios e solos distróficos; (ii) savanas rochosas e de areia branca, com cascas finas e maior investimento em altura, associadas a climas úmidos e solos ácidos; e (iii) savanas hiperestacionais e pantanosas da Amazônia, com cascas intermediárias, baixo crescimento em altura e baixa densidade da madeira, em climas quentes e úmidos e solos ácidos e alagáveis; a presença de espinhos e látex não variou significativamente entre os tipos de savanas. Em conjunto, os resultados mostram que a diversidade funcional das savanas sul-americanas reflete legados históricos e pressões ambientais atuais, enquanto o passado da megafauna pode ter deixado sinais nos traços defensivos das savanas amazônicas, variações em clima, solo e fogo continuam a moldar estratégias ecológicas distintas entre diferentes formações.

Palavras-chaves: Savanas; Cerrado; fogo; Atributos vegetativos; Megafauna

Abstract

South American savannas represent one of the most biodiverse ecosystems on the planet, resulting from the interaction of historical, environmental, and functional factors. Traditionally, their origin and maintenance have been attributed to poor soils, seasonal climate, and recurrent fire regimes, but recent evidence points out to a potential role of extinct megafauna in shaping some South American savannas. In this thesis, I aimed to integrate evolutionary legacies and current environmental pressures to understand the functional ecology of Neotropical savannas. In the first chapter, we investigated the legacy of extinct megafauna in Amazonian savannas and the Cerrado by comparing functional traits associated with defense against herbivory, such as wood density, leaf size, spines, and extrafloral nectaries. We observed that Amazonian savannas contain species with higher wood density and a greater proportion of spines, while no significant differences were detected in leaf size or the presence of extrafloral nectaries, supporting the hypothesis that large herbivores played a relevant role in structuring Amazonian savannas during the Pleistocene, leaving functional legacies that distinguish these areas from the Cerrado, where fire appears to have been the main selective force. In the second chapter, we evaluated how present environmental conditions (soil, climate, flooding, rockiness, and fire) influence functional trait variation in South American savannas, evaluating six vegetative traits (leaf area, wood density, bark thickness, height, spines, and latex) and seven types of savannas. This analysis revealed three main groups of physiognomies: (i) Cerrado, Guiana savannas, and Alter do Chão savannas, characterized by thick bark and low investment in height, in cooler climates and dystrophic soils; (ii) rocky and white-sand savannas, with thin bark and higher investment in height, associated with humid climates and acidic soils; and (iii) hyperseasonal and swampy Amazonian savannas, with intermediate bark, low height growth, and low wood density, occurring in warm, humid climates and acidic, waterlogged soils; the presence of spines and latex did not vary significantly among the physiognomies. Overall, the results show that the functional diversity of South American savannas reflects both historical legacies and current environmental pressures; while the legacy of megafauna may have left traces in the defensive traits of Amazonian savannas, variations in climate, soil, and fire continue to shape distinct ecological strategies across different formations.

Keywords: Savannas; Cerrado; Fire; Vegetative attributes; Megafauna

Introdução geral

As savanas abrangem uma parcela significativa da cobertura vegetal e da diversidade global, ocupando cerca de um quinto da superfície terrestre e abrigando importante biodiversidade (Olson et al., 2001; Baudena et al., 2015; Nakanyala et al., 2017). O termo “savana” tem origem sul-americana e foi registrado em 1526 pelo espanhol Gonzalo Fernández Oviedo y Valdéz para designar terras com poucas árvores, mas cobertas por ervas altas e baixas, derivando do vocábulo “sabana” usado por populações nativas da Venezuela. Na América do Sul, essas formações ocupam cerca de 2,29 milhões de km² e são atualmente definidas como vegetações não florestais que combinam um estrato arbóreo-arbustivo com um estrato subarbustivo-herbáceo, contínuo ou descontínuo. Assim, as savanas representam uma forma intermediária entre florestas, dominadas por árvores, e campos, dominados por herbáceas e gramíneas (Borghetti et al., 2023).

As savanas sul-americanas ocorrem em solos que variam de rasos e arenosos a profundos e argilosos, apresentando diferentes níveis de drenagem e fertilidade, o que influencia diretamente a sobrevivência, crescimento e distribuição das espécies vegetais (Ratnam et al., 2011; Borghetti et al., 2023). Essa diversidade edáfica, aliada à variação climática entre as savanas (que podem ocorrer em climas sazonais ou hipersazonais, com temperaturas médias anuais entre 18° e 29°C e precipitação de menos de 850 a até 2.750 mm) e aos regimes de fogo frequentes, gera elevada heterogeneidade estrutural e funcional, permitindo a coexistência de espécies com distintos conjuntos de traços adaptativos (Borghetti et al., 2023; Beerling & Osborne, 2006; Dantas et al., 2015; Dantas et al., 2013). Essa complexidade é um provável determinante da riqueza florística e da diversidade estrutural dos tipos savânicos sul-americanos (Borghetti et al., 2023). Características como área foliar, densidade da madeira, altura relativa, espessura da casca, presença de espinhos e látex refletem estratégias adaptativas das espécies frente as variações ambientais, a ocorrência periódica de fogo e condições passadas que deixara legado na vegetação presente (isto é, anacronismos), moldando a composição, a estrutura e o funcionamento dessas comunidades vegetais (Carrijo et al., 2021; Dantas e Pausas, 2022).

A origem e manutenção dessas savanas têm sido tradicionalmente atribuídas a fatores abióticos, incluindo clima sazonal, solos pobres em nutrientes, profundidade do lençol freático e regimes de fogo recorrentes (Borghetti et al., 2023; Lehmann, 2011, 2014). Entretanto, evidências paleoecológicas indicam que fatores históricos, como a presença de grandes herbívoros, a megafauna do Pleistoceno (grandes herbívoros extintos com mais de 45 kg), podem ter desempenhado papel fundamental na modelagem de

algumas savanas. A extinção desses herbívoros, associada a mudanças climáticas e pressões antrópicas, alterou a dinâmica vegetacional, pode ter levado à expansão florestal em algumas áreas previamente savânicas, ao passo que, em outros casos, o fogo tem sido o fator permitindo a consolidação de savanas (Dantas & Pausas, 2020; Dantas & Pausas, 2022). Durante o estabelecimento das savanas tropicais modernas, ocorreram expansões e retrações florestais alternadas com retrações e expansões de savanas e campos (Behling & Hooghiemstra, 2001), como observado no ecótono floresta-savana do sul e sudeste da Amazônia (Baker et al., 2020). Os eventos climáticos de glaciações e interglaciais do Quaternário, nos últimos 1,6 milhões de anos, foram sugeridos como tendo relação direta com a existências de grandes áreas savânicas no passado em regiões atualmente florestais, das quais apenas restam atualmente apenas fragmentos isolados em meio a biomas florestais, particularmente na Amazônia (Baker et al., 2020). Dados biológicos e paleoclimáticos sugerem que essas variações climáticas contribuíram para a diversificação evolucionária da América do Sul, e que os grandes tipos de cobertura vegetal do final do Pleistoceno são essencialmente os mesmos observados hoje (Ledru, 2002; Bigarella et al., 1994).

Pressões ecológicas atuais e históricas modelando as savanas se refletem diretamente na composição e na diversidade de sua flora, que se adaptou às condições sazonais do clima. Tanto fatores bióticos, como diversidade e atributos (Beerling & Osborne, 2006; Simpson et al., 2022), quanto fatores abióticos, como regime de queimadas e precipitação (Accatino et al., 2010; Lehmann et al., 2014), moldam a estrutura vegetal. Em comparação a outras savanas do mundo, as sul-americanas apresentam a mais alta diversidade de espécies vegetais e ocorrem majoritariamente em ambientes méxicos ou mesofíticos, que não são essencialmente secos nem excessivamente úmidos, embora existam savanas em áreas xéricas e em muitas regiões úmidas do continente (Borghetti et al., 2023). Nesse sentido, representam o espectro mais úmido e biodiverso das savanas globais (Lehmann et al., 2011; Silva & Bates, 2002). Além de seu valor ecológico e histórico, essas savanas fornecem serviços essenciais, incluindo recarga de lençóis freáticos, proteção do solo, armazenamento de carbono e manutenção da biodiversidade, contribuindo para o equilíbrio climático regional e o bem-estar humano (Oliveira et al., 2005; Grace et al., 2006; Overbeck et al., 2015). Contudo, pressões antrópicas recentes, como pecuária, agricultura e expansão urbana, têm impactado esses ecossistemas (Mittermeier et al., 1998; Guilherme et al., 2022), reforçando a necessidade de compreender a interação entre fatores históricos, ambientais e funcionais para orientar estratégias de conservação em escala regional e global (Overbeck et al., 2022; Mustin et al., 2017).

Diante desse contexto, nosso trabalho busca avançar na compreensão dos fatores

históricos e ambientais que estruturam as savanas sul-americanas, integrando diferentes escalas temporais e funcionais. No Capítulo 1, investigamos o legado da megafauna extinta nas savanas amazônicas e no Cerrado, comparando atributos funcionais associados à defesa contra herbivoria, como densidade da madeira, tamanho foliar, espinhos e nectários extraflorais. Partimos da hipótese de que as savanas amazônicas preservam sinais funcionais mais relacionados à pressão histórica de grandes herbívoros, enquanto no Cerrado o fogo teria desempenhado papel mais determinante. Nessa abordagem usamos tanto espécies comuns como raras, dentro da perspectiva que espécies raras podem ser boas indicadoras de legados históricos. No Capítulo 2, ampliamos a análise para um conjunto diversificado de savanas sul-americanas, examinando como atributos vegetativos, incluindo área foliar, densidade da madeira, espessura da casca, altura, espinhos e látex, variam em resposta a gradientes ambientais associados ao clima, ao solo e ao regime de fogo. Nessa segunda abordagem usamos apenas espécies que são indicadoras de cada ambiente, as quais esperávamos apresentar relações mais fortes com as condições presentes. Ao integrar legados evolutivos e pressões ambientais atuais, esta tese busca avançar na compreensão dos processos que moldam a diversidade funcional das savanas sul-americanas, destacando a importância de considerar diferentes escalas temporais no estudo desses ecossistemas. Além disso, esperamos que os resultados possam oferecer novas bases para reflexões sobre o tema e fomentar futuras pesquisas na área.

Referências

ACCATINO, Francesco et al. Tree–grass co-existence in savanna: interactions of rain and fire. **Journal of theoretical biology**, v. 267, n. 2, p. 235-242, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.08.012>

BAUDENA, Mara et al. Forests, savannas, and grasslands: bridging the knowledge gap between ecology and Dynamic Global Vegetation Models. **Biogeosciences**, v. 12, n. 6, p. 1833-1848, 2015. <https://doi.org/10.5194/bg-12-1833-2015>

BEERLING, David J.; OSBORNE, Colin P. The origin of the savanna biome. **Global change biology**, v. 12, n. 11, p. 2023-2031, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01239.x>

BEHLING, Hermann; HOOGHIEEMSTRA, Henry. Late Quaternary palaeoecology and palaeoclimatology from pollen records of the savannas of the Llanos Orientales in Colombia. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 139, n. 3-4, p. 251-267, 1998.

[https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(97\)00139-9](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(97)00139-9)

BIGARELLA, João José et al. Estrutura e origem das paisagens tropicais e subtropicais. 1994.

BORGHETTI, Fabian et al. Fitogeografia das savanas sul-americanas. **Heringeriana**, v. 17, n. 1, p. e918014, 2023., 2023.

<https://doi.org/10.17648/heringeriana.v17i1.918014>

CARDOSO DA SILVA, José Maria; BATES, John M. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot: the Cerrado, which includes both forest and savanna habitats, is the second largest South American biome, and among the most threatened on the continent. **BioScience**, v. 52, n. 3, p. 225-234, 2002.

[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0225:BPACIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0225:BPACIT]2.0.CO;2)

CARRIJO, Josiene N. et al. Functional traits as indicators of ecological strategies of savanna woody species under contrasting substrate conditions. **Flora**, v. 284, p. 151925, 2021.

<https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151925>

DANTAS, Vinícius de L. et al. The role of fire in structuring trait variability in Neotropical savannas. **Oecologia**, v. 171, n. 2, p. 487-494, 2013.

<https://doi.org/10.1007/s00442-012-2431-8>

DANTAS, Vinicius de L. et al. Resource availability shapes fire-filtered savannas. **Journal of Vegetation Science**, v. 26, n. 2, p. 395-403, 2015.

<https://doi.org/10.1111/jvs.12247>

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

<https://doi.org/10.1038/s41467-021-27749-9>

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

<https://doi.org/10.1111/geb.13111>

GUILHERME, Frederico Augusto Guimaraes et al. Disturbances and environmental gradients influence the dynamics of individuals and basal area in the Cerrado complex. **Trees, Forests and People**, v. 9, p. 100298, 2022.

<https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100298>

GRACE, John et al. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 387-400, 2006.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01448.x>

LEDRU, Marie-Pierre. Late Quaternary history and evolution of the cerrados as revealed by palynological records. In: **The Cerrados of Brazil: ecology and natural**

history of a Neotropical savanna. Columbia University Press, 2002. p. 33-50.

<https://doi.org/10.7312/oliv12042-004>

LEHMANN, Caroline ER et al. Deciphering the distribution of the savanna biome. **New Phytologist**, v. 191, n. 1, p. 197-209, 2011.

<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03689.x>

LEHMANN, Caroline ER et al. Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. **Science**, v. 343, n. 6170, p. 548-552, 2014.

<https://doi.org/10.1126/science.1247355>

MITTERMEIER, Russell A. et al. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. **Conservation biology**, p. 516-520, 1998.

<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.012003516.x>

MUSTIN, Karen et al. Biodiversity, threats and conservation challenges in the Cerrado of Amapá, an Amazonian savanna. **Nature Conservation**, v. 22, p. 107-127, 2017.

<https://doi.org/10.3897/natureconservation.22.13823>

NAKANYALA, Jesaya; KOSMAS, S.; HIPONDOKA, Martin. The Savannas: An integrated synthesis of three major competing paradigms. 2017.

OLIVEIRA, R. S. et al. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. **Functional Ecology**, v. 19, n. 4, p. 574-581, 2005.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01003.x>

OLSON, David M. et al. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. **BioScience**, v. 51, n. 11, p. 933-938, 2001.

OVERBECK, Gerhard E. et al. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. **Diversity and distributions**, v. 21, n. 12, p. 1455-1460, 2015.

<https://doi.org/10.1111/ddi.12380>

OVERBECK, Gerhard Ernst et al. Placing Brazil's grasslands and savannas on the map of science and conservation. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 56, p. 125687, 2022.

<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2022.125687>

RATNAM, Jayashree et al. When is a 'forest' a savanna, and why does it matter?. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 5, p. 653-660, 2011.

<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00634.x>

SIMPSON, Kimberley J.; ARCHIBALD, Sally; OSBORNE, Colin P. Savanna fire regimes depend on grass trait diversity. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 37, n. 9, p. 749-758, 2022.

<https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.04.010>

Capítulo 1

A megafauna extinta e a formação das Savanas Amazônicas e do Cerrado

A megafauna extinta e a formação das Savanas Amazônicas e do Cerrado

Resumo

Grandes mamíferos herbívoros influenciam a distribuição de diferentes tipos de vegetação, favorecendo a existência de savanas e limitando a expansão de florestas. A extinção desses animais em muitas regiões do planeta pode ter causado mudanças significativas na composição e estrutura dos ecossistemas, incluindo a América do Sul, onde se acredita que esses animais tenham tido um papel importante na manutenção de savanas em regiões dominadas por florestas, como a Amazônia. Nesse sentido, o presente estudo propôs explorar se a megafauna (i.e., herbívoros mamíferos com 45 kg ou mais) extinta da América do Sul pode ter tido um papel maior na estruturação de savanas amazônicas em comparação às savanas do Cerrado, estas mantidas pelo fogo. Embora as savanas amazônicas ocorram na forma de pequenos fragmentos, essas savanas podem ser remanescentes de savanas muito maiores, mantidas por grandes herbívoros no passado. Para testar essa hipótese, compilamos listas de espécies e dados sobre atributos funcionais com função de defesa contra grandes herbívoros para Savanas Amazônicas e o Cerrado, como densidade da madeira, tamanho da folha, presença de espinhos e nectários extraflorais. Observamos que as savanas amazônicas apresentam espécies com maiores densidades de madeira e uma maior proporção de espécies com espinhos. Não encontramos diferenças significativas para o tamanho da folha e presença de nectários extraflorais. O estudo revelou que as plantas das Savanas Amazônicas e do Cerrado apresentam diferenças em atributos funcionais de defesa contra a megafauna, corroborando a hipótese de que grandes herbívoros extintos desempenhavam um papel mais importante na estruturação dessas savanas durante o Pleistoceno. Assim, esse estudo ajuda a entender o legado da megafauna extinta da América do Sul sobre os padrões de vegetação atualmente observados.

Palavras-chaves: Megafauna; Árvores; Atributos funcionais; Densidade da madeira; Espinhos.

Abstract

Large herbivorous mammals influence the distribution of different types of vegetation, favoring the existence of savannas and limiting the expansion of forests. The extinction of these animals in many regions of the planet may have caused significant changes in the composition and structure of ecosystems, including South America, where they are believed to have played an important role in maintaining savannas in regions dominated by forests, such as the Amazon. In this sense, the present study proposed to explore whether the extinct megafauna (i.e., mammalian herbivores weighing 45 kg or more) of South America may have played a greater role in the structuring of Amazonian savannas compared to Cerrado savannas. Although Amazonian savannas occur in the form of small fragments, these savannas may be remnants of much larger savannas, maintained by large herbivores in the past. To test this hypothesis, we compiled species lists and data on functional traits with a defensive role against large herbivores for Amazonian savannas and the Cerrado, such as wood density, leaf size, presence of spines, and extrafloral nectaries. We observed that Amazonian savannas present species with higher wood densities and a greater proportion of species with spines. We did not find significant differences for leaf size and presence of extrafloral nectaries. The study revealed that plants from Amazonian savannas and the Cerrado present differences in functional traits of defense against megafauna, corroborating the hypothesis that extinct large herbivores played an important role in the structuring of these savannas during the Pleistocene. Thus, this study helps to understand the legacy of extinct South American megafauna on the vegetation patterns currently observed.

Keywords: Megafauna; Trees; Functional traits; Wood density; Spines.

Introdução

Grandes mamíferos herbívoros atuam como engenheiros ecossistêmicos nas savanas, moldando a estrutura e a dinâmica da vegetação. Ao se alimentar da vegetação lenhosa, eles controlam a densidade de árvores e arbustos, favorecendo paisagens abertas (Daskin et al., 2016; Sinclair, 2003). Além disso, grandes herbívoros influenciam a composição vegetal ao beneficiar espécies adaptadas à herbivoria (Owen-Smith, 1988). Dessa forma, ao moldarem a paisagem e a composição vegetal, os grandes herbívoros favorecem a presença de espécies com diferentes defesas contra a herbivoria por grandes mamíferos em savanas abertas, o que contribui para a diversidade e a funcionalidade desses ecossistemas (Daskin et al., 2016; Sinclair, 2003; Owen-Smith, 1988).

Atualmente, uma grande diversidade de grandes mamíferos herbívoros é encontrada sobretudo na África e na Ásia. No entanto, esses animais eram comuns em outras regiões do mundo durante o Pleistoceno, sendo sua extinção relacionada a fatores como predação por humanos e mudanças climáticas (Prates & Perez, 2021; Villavicencio et al., 2016; Bird et al., 2013; Barnosky & Lindsey, 2010). A extinção da megafauna no final do Pleistoceno e início do Holoceno teve consequências significativas para os ecossistemas em diferentes regiões do planeta (Prates & Perez, 2021). A megafauna é frequentemente definida como espécies com massa corporal igual ou superior a 45 kg (Martin, 1973; mas veja também, por exemplo, Owen-Smith, 1988, para outras definições). A perda desses animais modificou a composição das paisagens e os regimes de perturbação que mantêm os ecossistemas abertos (Dantas & Pausas, 2020; Doughty et al., 2016; Scogings & Sankaran, 2019). Estudos relatam que grandes herbívoros africanos, ao se alimentar da biomassa vegetal, podem transformar florestas e savanas em campos e as manter nesse estado (Dantas, et al., 2016; Staver & Bond, 2014), além de influenciar na frequência de fogo e na fertilidade do solo a longo prazo (Staver & Bond, 2014; Doughty, 2017). Isso sugere que a extinção de grandes herbívoros provavelmente resultou na substituição de savanas mantidas por herbivoria por florestas e bosques, ou por savanas mantidas por fogo, em vários ambientes do planeta (Dantas & Pausas, 2020; Doughty et al., 2016).

Se, por um lado, a extinção da megafauna promoveu mudanças rápidas em certas características do ecossistema, como a cobertura arbórea, por outro, os atributos funcionais das espécies podem permanecer por muito mais tempo, como anacronismos (Jansen & Martin 1982, Bond et al 2004). Assim, esses atributos podem oferecer uma oportunidade para investigar a influência da megafauna extinta sobre as plantas e biomas. A densidade da madeira, por exemplo, é um indicador de resistência mecânica, sendo importante em ambientes onde grandes herbívoros causam intensos danos (Dantas & Pausas 2020). Plantas

com madeira mais densa são menos propensas a quebras e suportam melhores distúrbios físicos, como os que são frequentemente causados pela megafauna ao se alimentar (Mori et al., 2024; Chave et al., 2009). Espinhos, por sua vez, atuam como barreiras físicas que dificultam o acesso dos herbívoros aos tecidos nutritivos da planta, diminuindo o consumo de folhas e caules (Lefebvre, 2022; Charles-Dominique et al., 2016; Hanley et al., 2007). Já folhas de pequeno tamanho podem dificultar o acesso à biomassa foliar, aumentando o custo da obtenção do alimento. Em ambientes com intensa herbivoria, as plantas apresentam folhas menores, que são menos detectáveis e mais simples de substituir após danos (Zhu et al., 2024; Brown & Lawton, 1991). Outro atributo com o potencial de auxiliar contra grandes herbívoros são os nectários extraflorais. Embora frequentemente associados a uma proteção contra insetos herbívoros, evidências sugerem que os nectários extraflorais oferecem uma defesa indireta contra grandes herbívoros ao atrair formigas e outros insetos que protegem as plantas desses animais, como ocorre com formigas e elefantes nas savanas da África (Goheen & Palmer, 2010; Palmer & Brody, 2013). Assim, a combinação desses atributos pode oferecer insights sobre os legados ecológicos deixados pela interação histórica entre plantas e grandes herbívoros.

Ecorregiões da América do Sul oferecem um contexto único para explorar o impacto da extinção da megafauna (Borguetti et al., 2023). A região abrigou uma diversidade de grandes herbívoros, como preguiças gigantes e mastodontes. A combinação de mudanças climáticas no final do Pleistoceno e a crescente pressão de caça exercida pelos primeiros humanos levou ao declínio e, por fim, à extinção dessas espécies, alterando consequentemente as paisagens sul-americanas (Barnosky & Lindsey, 2010; Doughty et al., 2016). Estudos apontam que espécies de plantas lenhosas em ecossistemas sul-americanos historicamente habitados por grandes herbívoros desenvolveram adaptações para resistir ao ataque desses grandes animais (Dantas & Pausas, 2020; Tomlinson et al., 2016). Mesmo que muitos desses herbívoros tenham sido extintos, plantas de diversos biomas ainda carregam atributos adaptativos dessa antiga interação, apresentando características que se tornaram anacrônicas (Janzen & Martin, 1982; Galetti et al., 2018).

Uma das regiões potencialmente impactadas pela extinção da megafauna é a Amazônia. Atualmente, as savanas amazônicas são fragmentadas e ocupam áreas relativamente pequenas (Carvalho & Mustin, 2017), mas há evidências de que sejam remanescentes de uma savana ampla que ocupou grande parte da região conectando as diferentes regiões savânicas da América do Sul (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Dantas & Pausas 2022). Tal padrão foi originalmente atribuído a mudanças climáticas durante o Pleistoceno, mas evidências mais recentes não apontam para o clima como causa da ocorrência de savanas na região (e.g., Bush et al., 2007; Arruda et al., 2018). Uma hipótese recente sugeriu que a existência de uma grande savana na Amazônia no passado

pode ter sido resultado da atividade de grandes herbívoros (Dantas & Pausas, 2022). Esses animais podem ter desempenhado um papel importante na modelagem da paisagem, regulando a densidade de árvores e arbustos e promovendo a abertura de áreas naturais. Com sua extinção, a dinâmica ecológica desses ambientes pode ter sido alterada, permitindo o avanço de formações florestais (Devecchi et al., 2020), exceto em áreas cujas condições do ambiente são muito extremas para o desenvolvimento arbóreo. Evidências em favor dessa ideia incluem a presença de grandes herbívoros, incluindo pastadores, nessa região durante o Pleistoceno e a dominância de árvores com grande densidade da madeira nas florestas amazônicas ocidentais (Dantas & Pausas 2022). Em que medida as savanas amazônicas seriam remanescentes de savanas estruturadas por megafauna, ou correspondem a vegetação mantida por condições ecológicas atuais, ainda permanece desconhecido. Atualmente, a visão que prevalece sobre essas savanas é esta última, em que são vistas como determinadas por fatores como solo, clima, alagamento e fogo (Hirota et al., 2010; Valadão et al., 2021). Uma das formas de abordar essas hipóteses seria por meio de atributos funcionais que funcionam como defesas contra a megafauna. Se a megafauna foi um fator mais importante nessas savanas que em outras savanas da América do Sul, como o Cerrado, se esperaria uma maior presença de espécies com atributos funcionais com função defensiva.

As savanas amazônicas apresentam uma diversidade de tipos de vegetação, que incluem desde formações localizadas em chapadas, descritas por solos mais drenados e vegetação arbustiva, até campinaranas situadas em áreas mais baixas, frequentemente associadas a solos hidromórficos e espécies herbáceas dominantes (Ribeiro & Walter, 1998). Para este estudo as Savanas da Guiana, Savanas de Canga e Campinaranas, foram consideradas sob o termo genérico “savanas amazônicas”. Apesar desses ecossistemas serem heterogêneos entre si (Borguetti et al., 2023), nosso objetivo é focar em possíveis aspectos compartilhados, possivelmente relacionadas a sua história comum com a megafauna.

O Cerrado, a maior e mais biodiversa região savânica da América do Sul, em contrapartida, não parece ter sido amplamente influenciado pela megafauna. Evidências sugerem que o Cerrado, que já existia durante o Pleistoceno, se manteve estável após a extinção da megafauna (Dantas & Pausas 2022). Além disso, os atributos funcionais das espécies do Cerrado não sugerem adaptação à herbivoria por grandes herbívoros e sim uma especialização para sobreviver ao fogo (Dantas & Pausas 2020). Nesse tipo de vegetação, adaptações específicas, como casca espessa, madeira de baixa densidade e plantas geoxílicas, são amplamente observadas, ao passo que adaptações para sobreviver à herbivoria, como alta densidade da madeira e espinhos, são menos comuns (Pausas et al., 2018; Dantas & Pausas, 2013; Maurin et al., 2014). A ausência de uma forte pressão da

megafauna sobre o Cerrado pode ter contribuído para a prevalência do fogo como principal força modeladora do ecossistema, uma vez que, a herbivoria intensa por grandes animais era capaz de controlar a densidade de árvores e reduzir a biomassa inflamável (Devecchi et al., 2020). Esse contraste entre savanas dominadas pelo fogo e aquelas historicamente influenciadas por herbívoros é fundamental para compreender as diferenças estruturais e funcionais entre as savanas e pode ser importante para entender as diferenças entre o Cerrado e as savanas amazônicas (Pausas et al., 2018; Dantas & Pausas, 2020).

No presente estudo, nós comparamos características funcionais com função de defesa entre plantas lenhosas savânicas de duas regiões do Brasil: Amazônia e Cerrado. Nosso objetivo foi testar a hipótese de que grandes herbívoros extintos tinham um papel mais importante na estruturação de savanas amazônicas que nas do Cerrado. Portanto, esperávamos que as primeiras apresentassem evidências mais fortes de uma influência histórica da megafauna, como uma maior densidade de madeira, um menor tamanho da folha, uma maior proporção de espécies com espinhos e nectários extraflorais. Ao explorar essas relações, preenchemos lacunas críticas sobre a influência da megafauna nos ecossistemas sul-americanos e contribuimos para a compreensão dos processos que moldaram as paisagens atuais.

Materiais e Métodos

Áreas de estudo

Para comparar atributos funcionais entre as savanas do Cerrado e amazônicas, compilamos estudos florísticos desenvolvidos nesses ecossistemas no Brasil. Para o Cerrado foram incluídos apenas estudos em áreas de cerrado sensu stricto, incluindo cerrado rupestre, ao passo que para as savanas amazônicas foram incluídas áreas com vegetação savânica localizadas na Amazônia. As savanas amazônicas incluídas foram: savana de areia branca no Parque Nacional do Viruá, Roraima; savana de areia branca na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã, Amazônia Central; campinarana, matagal costeiro (restinga), canga e campos rupestres amazônicos no Parque Estadual de Monte Alegre (PEMA) e na Serra do Itauajuri, Pará; savana de Alter do Chão, Município de Santarém, Pará; savanas das Guianas, Roraima; e cangas na Floresta Nacional de Carajás (FLONA) e no Parque Nacional dos Campos Ferruginosos (PNCF). Os nomes das espécies foram atualizados usando o pacote “rgbif” do R, o qual utiliza a base de dados do Global Biodiversity Information Facility (GBIF) contendo informações sobre nomes antigos (“backbone”) utilizados na classificação de espécies de plantas.

Atributos Funcionais

Foram compilados dados de atributos funcionais com função defensiva contra grandes herbívoros para espécies savânicas da América do Sul, como densidade da madeira, tamanho da folha, presença de espinhos e de nectários extraflorais. A madeira densa funciona como uma barreira física, dificultando a quebra de ramos e troncos por animais de grande porte (Mori et al., 2024; Chave et al., 2009). Folhas menores tendem a ser menos atrativas para herbívoros, pois oferecem uma recompensa energética reduzida em relação ao esforço exigido para consumi-las, além de serem mais difíceis de localizar e capturar. Assim, a área foliar tende a ser mais elevada em ambientes de savana (Zhu et al., 2024; Brown & Lawton, 1991). Espinhos são estruturas pontiagudas que atuam como um mecanismo de defesa física, dificultando a ingestão de partes vegetais (Lefebvre, 2022; Hanley et al., 2007; Tomlinson et al. 2016). Ao causar dor e danos, os espinhos tendem a desencorajar os herbívoros a se alimentarem da planta (Charles-Dominique et al., 2016; Hanley et al., 2007). Por fim, nectários extraflorais produzem néctar fora das flores, atraindo espécies mutualistas, como formigas. Esses insetos, ao se alimentarem do néctar, podem proteger a planta contra grandes herbívoros, atacando-os e afastando-os (Goheen & Palmer, 2010; Palmer & Brody, 2013).

Os dados de densidade da madeira foram obtidos a partir Abe et al. (2018), Balch et al. (2011), Barbosa & Fearnside (2004), Bernardino et al (2022), Borchert (1994), Bucci et al. (2006), Hao et al. (2008), Markesteijn et al. (2011), Miato (2011), Poorter (2010), Ribeiro et al. (2011), Santiago et al. (2004), Zanne et al. (2009). Os dados de tamanho da folha foram obtidos de Wright et al. (2017), e os dados de espinescência a partir de Dantas & Pausas (2020, 2022). Os dados de nectários extraflorais foram obtidos a partir de consultas na base de dados re flora (REFlora, 2024). Em seguida, a média por espécie foi calculada para os atributos quantitativos e o valor máximo (1: presença; 0: ausência) foi atribuído para os atributos qualitativos.

Análises estatísticas

As tabelas de espécies por sítio e de atributos por espécie foram então unidas, atribuindo os valores médios do atributo para cada espécie às ocorrências da espécie em cada sítio. Para comparar as médias de densidade da madeira e de tamanho das folhas entre Cerrado e savanas amazônicas foram utilizados modelos de efeito misto, incluindo a região savânica como efeito fixo (Cerrado vs. savanas amazônicas) e gênero agrupado dentro de família como efeito aleatório. Efeitos fixos e aleatórios foram selecionados de forma iterativa com base no Critério de Informação de Akaike. Foram utilizados também testes de Kruskal-Wallis, mas como os resultados foram os mesmos, esses resultados não são apresentados. Para comparar a proporção de espécies com espinhos e com nectário extrafloral entre as duas regiões savânicas foram utilizados testes de Fisher para dados de

contagem e testes de qui-quadrado. Como ambos apresentaram os mesmos resultados, apenas os resultados do primeiro são mostrados. Todas as análises foram feitas no programa *r* v.4.4.1 (R Core Team, 2023) usando os pacotes “*rgbif*” (para a padronização no nome das espécies) e “*lmerTest*” (para os modelos mistos).

Resultados

Foram encontrados dados de 52 estudos, sendo 6 desenvolvidos em savanas amazônicas e 47 em Cerrado (Apêndice 1). No total, foram analisados dados de 892 espécies arbustivo-arbóreas, sendo 499 de savanas amazônicas e 393 de Cerrado (Apêndice 2). As características funcionais das plantas nas savanas amazônicas (SAM) e no Cerrado (CER) sugerem que cada grupo possui um conjunto único de adaptações ecológicas, moldadas por diferentes pressões seletivas por grandes herbívoros. A densidade da madeira foi significativamente maior nas savanas amazônicas em comparação ao Cerrado (Tabela 1; Figura 1). Para a área foliar, as médias foram semelhantes entre as regiões (Tabela 1; Figura 1). A proporção de espécies com espinhos foi significativamente maior nas savanas amazônicas em relação ao Cerrado (Tabela 1; Figura 1). Já a presença de nectários extraflorais, embora ocorrendo em mais espécies nas savanas amazônicas em relação ao Cerrado, não foi estatisticamente diferente entre as regiões (Tabela 1; Figura 1).

Tabela 1: Comparação de atributos funcionais entre Cerrado (CER) e savanas amazônicas (SAM)

	CER		SAM		P
	N _{sp}	Valor*	N _{sp}	Valor*	
Densidade da Madeira (g.cm ³)	169	0.59±0.16	223	0.67±0.16	<0.001
Área Foliar (cm ²)	79	53.11±51.56	108	58.56±59.11	0.626
Espinhas (% com)	171	2	169	8	0.016
Nectários Extra Florais (% com)	192	40	17	70	1

N_{sp}: número de espécies; * para atributos quantitativos, valores são médias ± desvios padrões e porcentagem de positivos para atributos qualitativos. Valores de P para atributos quantitativos são baseados em modelos de efeito mistos, com a região savânica como efeito fixo (CER: Cerrado; SAM: savanas amazônicas) e com gênero e família como efeito aleatório. Para atributos qualitativos são baseados em testes de Fisher para dados de contagem.

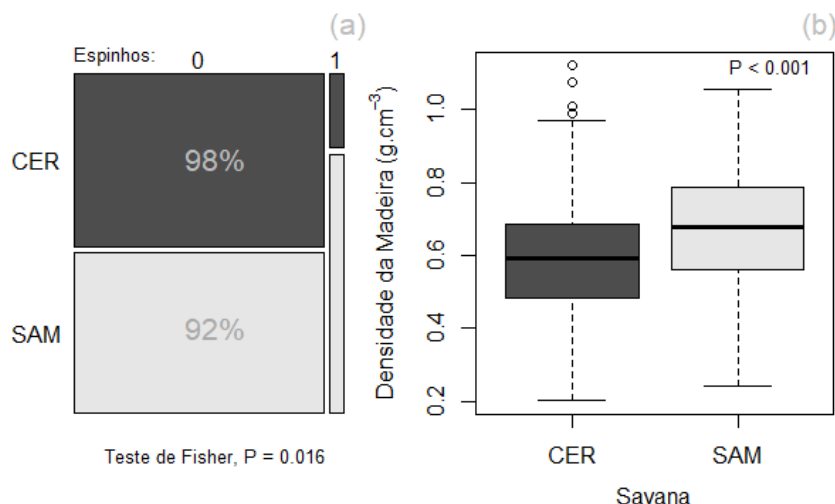


Figura 1: Comparação de atributos funcionais entre Cerrado (CER) e savanas amazônicas (SAM). (a) Proporção de espécies com espinhos; (b) Densidade da madeira. Resultados são para teste de Fisher em (a) e modelo de efeito misto em (b). Os valores de porcentagens mostrados em (a) são para espécies sem espinhos. Apenas atributos com diferenças significativas são mostrados (ver Tabela 1 para resultados completos).

Discussão

Os resultados deste estudo revelam diferenças nas características funcionais das plantas entre as savanas amazônicas e o Cerrado, destacando adaptações que podem ter sido moldadas por processos históricos. A densidade da madeira e a proporção de espécies com espinhos foram significativamente maiores nas savanas amazônicas, apoiando a hipótese de que a megafauna extinta teve um papel mais relevante na estruturação desses ambientes, selecionando plantas com defesas físicas mais efetivas. Por outro lado, atributos como tamanho das folhas e a presença de nectários extraflorais pode refletir adaptações influenciadas por outros fatores ecológicos, como clima e tipo de solo, os quais devem estruturar as savanas de uma forma geral, já que esses atributos não diferiram entre os grupos. Esses resultados sugerem que, embora a megafauna tenha desempenhado um papel importante em diferenciar essas savanas no passado, fatores ecológicos comuns a essas savanas, também são importantes para moldar sua funcionalidade. Assim, o estudo reforça a ideia de legados ecológicos da interação histórica com a megafauna, ao mesmo tempo que destaca a complexidade dos processos que influenciam as savanas sul-americanas.

A maior densidade de madeira nas savanas amazônicas em comparação com as savanas de Cerrado indica uma estratégia adaptativa distinta entre os dois ecossistemas. Madeiras mais densas estão associadas a maior resistência mecânica e durabilidade, o que pode ser vantajoso em ambientes historicamente sujeitos a interações com grandes herbívoros (Berzaghi et al., 2023; Landman, 2019). Plantas com madeira densa são mais

difíceis de serem mastigadas ou quebradas, oferecendo uma defesa física contra o consumo por grandes herbívoros. Isso ocorre porque a densidade da madeira está frequentemente associada a um maior teor de lignina, menor proporção de água e menor área de lúmen no xilema secundário, tornando-a mais difícil de digerir e mais resistente ao desgaste causado pela mastigação (Cabral et al., 2022, Dantas et al. 2024). Em ecossistemas historicamente expostos a grandes herbívoros, como nas savanas, essa adaptação evolutiva proporciona uma vantagem, permitindo que as plantas sobrevivam por mais tempo e suportem maiores taxas de herbivoria. Por outro lado, no Cerrado, onde o fogo é um distúrbio frequente, o bioma tende a selecionar plantas com capacidade de rebrota ou proteção do meristema apical, o que depende de madeiras menos densas, seja para um crescimento mais rápido do broto, seja para que uma maior fração do carbono seja direcionado para estruturas subterrâneas e cascas grossas (Dantas & Pausas 2020). Esses padrões refletem histórias evolutivas distintas, com as savanas amazônicas possivelmente carregando maior influência da megafauna extinta, enquanto o cerrado pode ser mais fortemente moldado pelo regime de fogo (Faleiro et al., 2025; Zupo et al., 2021).

Apesar dos resultados para densidade da madeira serem condizentes com nossa hipótese, é importante destacar que a densidade da madeira é um atributo que possui outras funções ecológicas em comunidades vegetais. Por exemplo, madeiras mais densas têm maior capacidade de armazenamento de carbono, o que também pode contribuir para a resiliência das plantas em ambientes de savana, onde os recursos são limitados (Mori et al., 2024; Pellegrini et al., 2016). Além disso, alta densidade da madeira é um atributo importante garantindo a tolerância a sombra e a sobrevivência à seca em ambientes florestais (Esquivel-Muelbert et al. 2020, Reis et al. 2022, Dantas et al. 2024). Estudos também apontam para uma grande importância desse atributo em áreas submetidas a furacões (Dantas & Pausas 2022). Evidências também sugerem que, em florestas, a densidade da madeira tende a ser menor em áreas alagáveis do que em áreas não-alagáveis (Mori et al. 2024). Finalmente, evidências recentes apontam para a variação de temperatura como um importante determinante desse atributo a escala global, uma vez que, as savanas amazônicas são mais próximas do equador e potencialmente mais quentes que as do Cerrado (Mo et al. 2024). No entanto, nenhum desses fatores é capaz de explicar as diferenças encontradas aqui, uma vez que as diferenças de temperatura entre o Cerrado e as savanas amazônicas não é muito grande, as savanas não são estruturadas por competição por luz, e furacões são incomuns na região. Além disso, savanas amazônicas são, em geral, mais propensas ao alagamento que as do Cerrado (Adeney et al., 2016; Demarchi et al., 2023; Mendonça et al., 2017; Anderson, 1981). No contexto das Américas do Sul e Central, a riqueza de espécies da megafauna foi encontrada como sendo o principal determinante da densidade da madeira (Dantas & Pausas 2022).

Embora tenha sido identificada uma diferença significativa na proporção de espécies com espinhos (8% nas savanas amazônicas e 2 % no Cerrado), essa diferença foi pequena. Espinhos são características fenotipicamente plásticas que respondem muito rapidamente a mudanças nas pressões de herbivoria (Dantas e Pausas, 2022). Isso poderia explicar a diferença menor observada, quando comparado às diferenças reportadas entre o Cerrado e savanas Africanas (34% das espécies), onde grandes herbívoros ainda atuam (Dantas & Pausas 2020). Outra observação que poderia explicar a menor diferença é o entendimento de que os espinhos nas savanas são mais comuns em ambientes áridos e com solos ricos em nutrientes (Dantas e Pausas, 2022), ao passo que as savanas amazônicas frequentemente ocorrem em solos ácidos e pobres em nutrientes (Schaefer et al., 2023). As savanas Afrotropicais possuem uma maior diversidade e abundância de grandes herbívoros, tanto atuais quanto históricos, o que exerce uma pressão seletiva mais intensa para o desenvolvimento de defesas físicas, como espinhos e alta densidade da madeira. Em contraste, as savanas Neotropicais incluíram pressões seletivas menos intensas por herbivoria, resultando em uma proporção menor de espécies espinhosas (Dantas & Pausas, 2020). Espinhos são estruturas defensivas eficazes, pois dificultam o acesso de grandes herbívoros a tecidos nutritivos, como folhas e ramos jovens, reduzindo os danos causados pela herbivoria (Cooper & Owen-Smith, 1991; Belovsky et al., 1991; Gowda, 1996; Milewski et al., 1991). Esse atributo é relevante em ambientes onde a pressão de herbívoros é elevada, como acreditamos ter ocorrido nas savanas amazônicas durante o Pleistoceno (Lefebvre, 2022; Hanley, 2007), mas a eficácia desse atributo depende da fertilidade do solo. Assim, embora nesse período a presença de megafauna herbívora provavelmente tenha exercido uma pressão de seleção natural sobre as plantas, essa pressão favoreceu principalmente plantas com densidade de madeira alta, conforme reportando anteriormente (Dantas & Pausas 2022).

A área foliar foi igual nas savanas amazônicas em comparação ao Cerrado. A ausência de diferenças significativas para o tamanho da folha pode estar relacionada a fatores ecológicos e evolutivos que afetam de maneira distinta esse atributo funcional nos dois grupos. O tamanho da folha pode ser mais influenciado por variáveis ambientais, como disponibilidade de água, luz e nutrientes, além de pressões seletivas relacionadas ao microclima e à eficiência fotossintética (Wright et al., 2017). Entretanto, pesquisadores sugerem que folhas resistentes e menores são menos suscetíveis à herbivoria (Zhu, 2024). Essas folhas, combinadas com espinhos, possivelmente fornecem a estratégia defensiva mais eficaz contra herbívoros mamíferos de grande porte (Shipley, 2007). Estudos demonstram que esse atributo pode estar mais ligado às savanas áridas e com solos ricos em nutrientes, onde predominam defesas físicas, como folhas pequenas, espinhos e ramificações densas, em resposta à pressão de grandes herbívoros. Em contraste, as savanas

mais úmidas e pobres em nutrientes apresentam plantas com folhas maiores e defesas químicas. Esses padrões, conhecidos como "antiherbiomas", refletem a interação histórica entre megafauna extinta, condições ambientais e características do solo, influenciando as estratégias de defesa e a configuração atual dos ecossistemas (Dantas & Pausas 2022).

Por fim, também analisamos a porcentagem de nectários extraflorais nas Savanas Amazônicas em comparação ao Cerrado. Embora não tenha sido identificada uma diferença estatisticamente significativa, foi observada uma tendência a que Savanas Amazônicas apresentem uma maior proporção de plantas com essas estruturas. Nectários extraflorais são estruturas que mediam interações mutualísticas entre plantas e organismos protetores, como formigas, fornecendo néctar em troca de defesa contra herbívoros. As formigas atraídas por esses nectários podem afastar herbívoros, inclusive grandes herbívoros, pela sua agressividade e comportamento defensivo (Pereira et al., 2020; Palmer & Brody, 2013; Goheen & Palmer, 2010). Essa interação pode ter desempenhado um papel importante durante o período de convivência com a megafauna extinta, contribuindo para a proteção das plantas contra danos causados por grandes herbívoros. No entanto, a compreensão da função dos nectários extraflorais é complexa e pode ser influenciada por outros fatores, incluindo a herbivoria por insetos (Pemberton & Lee, 1996) e a proximidade com florestas (Da Silva Pinheiro et al., 2023). A proximidade com florestas, por exemplo, pode alterar a dinâmica das interações ecológicas, afetando a eficácia das defesas das plantas e a pressão de herbivoria (Morante-Filho et al., 2024). Assim, a hipótese de que grandes herbívoros tenham sido agentes seletivos para esse atributo é intrigante, mas a complexidade das interações ecológicas e a carência de estudos direcionados a essa questão dificultam uma conclusão definitiva.

Considerações finais

De maneira geral, as savanas amazônicas apresentam um conjunto de características funcionais que reforçam as hipóteses de uma história evolutiva marcada pela influência da megafauna, enquanto o Cerrado, reconhecido como um ecossistema pirofítico, parece ter suas características funcionais moldadas principalmente pela pressão do fogo e pela sazonalidade climática (Costa et al., 2023). Nossos resultados sugerem que a megafauna extinta pode ter desempenhado um papel relevante na estruturação das savanas amazônicas, deixando legados funcionais ainda observáveis na flora atual, como maior densidade da madeira e maior proporção de espécies com espinhos em comparação ao Cerrado, que por sua vez apresenta adaptações associadas à resistência e resiliência a queimadas. Embora não tenham sido detectadas diferenças significativas para tamanho das folhas e presença de

nectários extraflorais, esses atributos podem estar relacionados a outras variáveis ambientais, como disponibilidade de água, luz e nutrientes, além de pressões bióticas, como herbivoria por insetos, e fatores espaciais, como proximidade com florestas, evidenciando a complexidade dos processos que moldam as savanas sul-americanas (Pemberton & Lee, 1996; Da Silva Pinheiro et al., 2023; Morante-Filho et al., 2024). Esses achados contribuem para uma melhor compreensão das diferenças ecológicas e funcionais entre as savanas, destacando a importância de integrar múltiplos atributos específicos, contextos históricos e pressões seletivas passadas para explicar a funcionalidade atual das plantas, com implicações relevantes para o manejo e conservação dessas regiões, especialmente diante das mudanças climáticas e alterações nos regimes de fogo e herbivoria.

Referências

- ABE, Natalia; MIATTO, Raquel Carolina; BATALHA, Marco Antonio. Relationships among functional traits define primary strategies in woody species of the Brazilian “cerrado”. **Brazilian Journal of Botany**, v. 41, p. 351-360, 2018.
<https://doi.org/10.1007/s40415-018-0448-x>
- ADENEY, J. Marion et al. White-sand ecosystems in Amazonia. **Biotropica**, v. 48, n. 1, p. 7-23, 2016.
<https://doi.org/10.1111/btp.12293>
- ANDERSON, Anthony B. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. **Biotropica**, p. 199-210, 1981.
<https://doi.org/10.2307/2388125>
- ARRUDA, Daniel M. et al. Vegetation cover of Brazil in the last 21 ka: New insights into the Amazonian refugia and Pleistocenic arc hypotheses. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 1, p. 47-56, 2018.
<https://doi.org/10.1111/geb.12646>
- BALCH, Jennifer K. et al. Size, species, and fire behavior predict tree and liana mortality from experimental burns in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 1, p. 68-77, 2011.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.09.029>
- BARBOSA, Reinaldo Imbrozio; FEARNSIDE, Philip Martin. Wood density of trees in open savannas of the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 199, n. 1, p. 115-123, 2004.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.035>
- BARNOSKY, Anthony D.; LINDSEY, Emily L. Timing of Quaternary megafaunal

- extinction in South America in relation to human arrival and climate change. **Quaternary International**, v. 217, n. 1-2, p. 10-29, 2010.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2009.11.017>
- BELOVSKY, Gary E. et al. Effects of spines and thorns on Australian arid zone herbivores of different body masses. **Oecologia**, v. 88, p. 521-528, 1991.
<https://doi.org/10.1007/BF00317715>
- BERNARDINO, Paulo N. et al. Savanna-forest coexistence across a fire gradient. **Ecosystems**, v. 25, n. 2, p. 279-290, 2022.
<https://doi.org/10.1007/s10021-021-00654-4>
- BERZAGHI, Fabio. Modelling plant-animal interactions and the role of megafauna in tropical forests. 2018.
<http://hdl.handle.net/2067/42717>
- BERZAGHI, Fabio et al. Megaherbivores modify forest structure and increase carbon stocks through multiple pathways. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 120, n. 5, p. e2201832120, 2023.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2201832120>
- BIRD, Michael I. et al. Humans, megafauna and environmental change in tropical Australia. **Journal of Quaternary Science**, v. 28, n. 5, p. 439-452, 2013.
<https://doi.org/10.1002/jqs.2639>
- BROWN, V. K.; LAWTON, John Hartley. Herbivory and the evolution of leaf size and shape. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 333, n. 1267, p. 265-272, 1991.
<https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0076>
- BOND, William J.; LEE, William G.; CRAINE, Joseph M. Plant structural defences against browsing birds: a legacy of New Zealand's extinct moas. **Oikos**, v. 104, n. 3, p. 500-508, 2004.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12720.x>
- BORCHERT, Rolf. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, v. 75, n. 5, p. 1437-1449, 1994.
<https://doi.org/10.2307/1937467>
- BORGHETTI, Fabian et al. Fitogeografia das savanas sul-americanas. **Heringeriana**, v. 17, n. 1, p. e918014, 2023., 2023.
<https://doi.org/10.17648/heringeriana.v17i1.918014>
- BUCCI, Sandra J. et al. Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 29, n. 12, p. 2153-2167, 2006.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01591.x>
- BUSH, Mark B. et al. Climate change in the lowlands of the Amazon basin. **Tropical**

rainforest responses to climatic change, p. 55-76, 2007.

https://doi.org/10.1007/978-3-540-48842-2_3

CABRAL, John Paul et al. Densification of timber: a review on the process, material properties, and application. **Journal of wood science**, v. 68, n. 1, p. 20, 2022.

<https://doi.org/10.1186/s10086-022-02028-3>

CHARLES-DOMINIQUE, Tristan et al. Spiny plants, mammal browsers, and the origin of African savannas. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 38, p. E5572-E5579, 2016.

<https://doi.org/10.1073/pnas.1607493113>

CHAVE, Jerome et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.

<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>

COOPER, Susan M.; OWEN-SMITH, Norman. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. **Oecologia**, v. 68, p. 446-455, 1986.

<https://doi.org/10.1007/BF01036753>

COSTA, João Paulo et al. Efeito do regime de fogo nas espécies arbóreas de Cerrado sensu stricto. **Revista GeTeC**, v. 12, n. 41, 2023.

<https://revistas.fucamp.edu.br/index.php/getec/article/view/2843>

DA SILVA PINHEIRO, Lázaro Vinicius et al. Efeito de borda sobre interações formiga-planta mediadas por nectários extraflorais (NEFs) em fragmento florestal localizado no Sudoeste da Amazônia Brasileira. **Entomology Beginners**, v. 4, p. e063-e063, 2023.

<https://doi.org/10.12741/2675-9276.v4.e063>

DANTAS, Vinicius L. et al. Coordination of bark and wood traits underlies forest-to-savanna evolutionary transitions. **Journal of Biogeography**, 2024.

<https://doi.org/10.1111/jbi.14850>

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

<https://doi.org/10.1038/s41467-021-27749-9>

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

<https://doi.org/10.1111/geb.13111>

DANTAS, Vinicius de L.; PAUSAS, Juli G. The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 5, p. 1265-1272, 2013.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12118>

DASKIN, Joshua H.; STALMANS, Marc; PRINGLE, Robert M. Ecological legacies of civil war: 35-year increase in savanna tree cover following wholesale large-mammal declines. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 1, p. 79-89, 2016.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12483>

DE CARVALHO, William Douglas; MUSTIN, Karen. The highly threatened and little known Amazonian savannas. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, n. 4, p. 0100, 2017.

<https://doi.org/10.1038/s41559-017-0100>

DEMARCHI, Layon Oreste et al. New records and range extension of a Brazilian Amazon white-sand endemic species: *Roraimaea aurantiaca* Struwe, S. Nilsson & VA Albert (Gentianaceae). **Check List**, v. 19, n. 4, p. 573-580, 2023.

<https://doi.org/10.15560/19.4.573>

DEVECCHI, Marcelo F. et al. Beyond forests in the Amazon: biogeography and floristic relationships of the Amazonian savannas. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 193, n. 4, p. 478-503, 2020.

<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa025>

DOUGHTY, Christopher E.; FAURBY, Søren; SVENNING, Jens-Christian. The impact of the megafauna extinctions on savanna woody cover in South America. **Ecography**, v. 39, n. 2, p. 213-222, 2016.

<https://doi.org/10.1111/ecog.01593>

ESQUIVEL-MUELBERT, Adriane et al. Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. **Nature communications**, v. 11, n. 1, p. 5515, 2020.

<https://doi.org/10.1038/s41467-020-18996-3>

FALEIRO, Rodrigo; DA SILVA, Gabriela Santos; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, Beatriz. Environmental Stressors Can Alter Aboveground Bud Protection Strategies in a Shrub Cerrado Species. **International Journal of Plant Sciences**, v. 186, n. 1, p. 000-000, 2025.

<https://doi.org/10.1086/732819>

GALETTI, Mauro et al. Ecological and evolutionary legacy of megafauna extinctions. **Biological Reviews**, v. 93, n. 2, p. 845-862, 2018.

<https://doi.org/10.1111/brv.12374>

GOTTSBERGER, Gerhard; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, Ilse. **Life in the Cerrado: pollination and seed dispersal**. Reta Verlag, 2006.

GOHEEN, Jacob R.; PALMER, Todd M. Defensive plant-ants stabilize megaherbivore-driven landscape change in an African savanna. **Current Biology**, v. 20, n. 19, p. 1768-1772, 2010.

<https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.08.015>

GOWDA, Juan Haridas. Spines of *Acacia tortilis*: what do they defend and how?. **Oikos**, p. 279-284, 1996.

<https://doi.org/10.2307/3546066>

HANLEY, Mick E. et al. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 8, n. 4, p. 157-178, 2007.

<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.01.001>

HAO, Guang-You et al. Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. **Oecologia**, v. 155, p. 405-415, 2008.

<https://doi.org/10.1007/s00442-007-0918-5>

HIROTA, Marina et al. The climatic sensitivity of the forest, savanna and forest–savanna transition in tropical South America. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 707-719, 2010.

<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03352.x>

JANZEN, Daniel H.; MARTIN, Paul S. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. **Science**, v. 215, n. 4528, p. 19-27, 1982.

<https://doi.org/10.1126/science.215.4528.19>

LANDMAN, Marietjie et al. Elephant effects on treefall and logfall highlight the absence of megaherbivores in coarse woody debris conceptual frameworks. **Forest Ecology and Management**, v. 438, p. 57-62, 2019.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.015>

LEFEBVRE, Théodore; CHARLES-DOMINIQUE, Tristan; TOMLINSON, Kyle W. Trunk spines of trees: a physical defence against bark removal and climbing by mammals?. **Annals of Botany**, v. 129, n. 5, p. 541-554, 2022.

<https://doi.org/10.1093/aob/mcac025>

MARKESTEIJN, Lars et al. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. **New phytologist**, v. 191, n. 2, p. 480-495, 2011.

<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03708.x>

MARTIN, Paul S. The Discovery of America: The first Americans may have swept the Western Hemisphere and decimated its fauna within 1000 years. **Science**, v. 179, n. 4077, p. 969-974, 1973.

<https://doi.org/10.1126/science.179.4077.969>

MASSAD, Tara Joy. Plant defences as functional traits: A comparison across savannas differing in herbivore specialization. **Journal of Ecology**, v. 111, n. 12, p. 2552-2567, 2023.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.14196>

MAURIN, Olivier et al. Savanna fire and the origins of the ‘underground forests’ of Africa. **New Phytologist**, v. 204, n. 1, p. 201-214, 2014.

<https://doi.org/10.1111/nph.12936>

MENDONÇA, Bruno AF de et al. Soil-vegetation relationships and community structure in a "terra-firme"-white-sand vegetation gradient in Virua National Park, northern Amazon, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, n. 02, p. 1269-1293, 2017.

<https://doi.org/10.1590/0001-3765201720160666>

MIATTO, Raquel Carolina. A inclusão da abundância na diversidade funcional aumenta o seu poder de previsão?: teste em uma comunidade de cerrado. 2011.

MILEWSKI, Antoni V.; YOUNG, Truman P.; MADDEN, Derek. Thorns as induced defenses: experimental evidence. **Oecologia**, v. 86, p. 70-75, 1991.

<https://doi.org/10.1007/BF00317391>

MO, Lidong et al. The global distribution and drivers of wood density and their impact on forest carbon stocks. **Nature Ecology & Evolution**, p. 1-18, 2024.

<https://doi.org/10.1038/s41559-024-02564-9>

MORANTE-FILHO, José Carlos et al. Linking changes in landscape structure to insect herbivory in forest edges and interiors of Atlantic Forest remnants. **Ecological Applications**, v. 34, n. 7, p. e3026, 2024.

<https://doi.org/10.1002/eap.3026>

MORI, Gisele Biem et al. Ecosystem type affects how Amazonian tree species invest in stem and twig wood. **Functional Ecology**, 2024.

<https://doi.org/10.1111/1365-2435.14572>

OWEN-SMITH, R. Norman. **Megaherbivores: the influence of very large body size on ecology**. Cambridge university press, 1988.

<https://doi.org/10.1017/CBO9780511565441>

PALMER, Todd M.; BRODY, Alison K. Enough is enough: the effects of symbiotic ant abundance on herbivory, growth, and reproduction in an African acacia. **Ecology**, v. 94, n. 3, p. 683-691, 2013.

<https://doi.org/10.1890/12-1413.1>

PAUSAS, Juli G. et al. Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. **New Phytologist**, v. 217, n. 4, p. 1435-1448, 2018.

<https://doi.org/10.1111/nph.14982>

PELLEGRINI, Adam FA et al. Trade-offs between savanna woody plant diversity and carbon storage in the Brazilian Cerrado. **Global change biology**, v. 22, n. 10, p. 3373-3382, 2016.

<https://doi.org/10.1111/gcb.13259>

PEMBERTON, Robert W.; LEE, Jang-Hoon. The influence of extrafloral nectaries on parasitism of an insect herbivore. **American Journal of Botany**, v. 83, n. 9, p. 1187-1194, 1996.

<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb13900.x>

PEREIRA, Cássio Cardoso et al. Are extrafloral nectaries efficient against herbivores? Herbivory and plant defenses in contrasting tropical species. **Journal of Plant Ecology**, v. 13, n. 4, p. 423-430, 2020.

<https://doi.org/10.1093/jpe/rtaa029>

POORTER, Lourens et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New phytologist**, v. 185, n. 2, p. 481-492, 2010.

<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>

PRATES, Luciano; PEREZ, S. 2025. Late Pleistocene South American megafaunal extinctions associated with rise of Fishtail points and human population. **Nature communications**, v. 12, n. 1, p. 2175, 2021.

<https://doi.org/10.1038/s41467-021-22506-4>

REFlora. Base de Dados da Flora Brasileira. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2024. Disponível em: <https://reflora.jbrj.gov.br/>. Acesso em: 01/09/2024.

REIS, Simone M. et al. Climate and crown damage drive tree mortality in southern Amazonian edge forests. **Journal of Ecology**, v. 110, n. 4, p. 876-888, 2022.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13849>

RIBEIRO, Sabina Cerruto et al. Above-and belowground biomass in a Brazilian Cerrado. **Forest Ecology and Management**, v. 262, n. 3, p. 491-499, 2011.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.017>

R Core Team (2023). R: Uma linguagem e ambiente para computação estatística. Viena, Áustria: R Foundation for Statistical Computação. Disponível em: <https://www.R-project.org/>

REYDTE, A. C.; GRANT, C. C.; JELTSCH, F. Tree size and herbivory determine below-canopy grass quality and species composition in savannahs. **Biodiversity and Conservation**, v. 18, p. 3989-4002, 2009.

<https://doi.org/10.1007/s10531-009-9694-3>

SANTIAGO, Louis S. et al. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v. 140, p. 543-550, 2004.

<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1624-1>

Schaefer, C.E., Lima, H.N., Teixeira, W.G., do Vale, J.F., Corrêa, G.R., de Mendonça, B.A.F., Melo, V.F., Amaral, E.F., Campos, M.C.C. and Ruivo, M.D.L.P., 2023. Soils from Brazilian Amazonia. In *The soils of Brazil* (pp. 85-128). Cham: Springer International Publishing.

https://doi.org/10.1007/978-3-031-19949-3_4

SCOGINGS, Peter Frank; SANKARAN, Mahesh (Ed.). **Savanna woody plants and large herbivores**. John Wiley & Sons, 2019.

<https://doi.org/10.1002/9781119081111>

SHIPLEY, Lisa A. The influence of bite size on foraging at larger spatial and temporal scales by mammalian herbivores. **Oikos**, v. 116, n. 12, p. 1964-1974, 2007.

<https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15974.x>

SINCLAIR, A. R. E. The role of mammals as ecosystem landscapers. **Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose**, v. 39, p. 161-176, 2003.

<https://www.alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/475>

STAYER, Ann Carla; BOND, William J. Is there a 'browse trap'? Dynamics of herbivore impacts on trees and grasses in an African savanna. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 3, p. 595-602, 2014.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12230>

TOMLINSON, Kyle W. et al. Defence against vertebrate herbivores trades off into architectural and low nutrient strategies amongst savanna Fabaceae species. **Oikos**, v. 125, n. 1, p. 126-136, 2016.

<https://doi.org/10.1111/oik.02325>

VALADÃO, Marco Bruno Xavier et al. Savannas can functionally turn into forests in the Amazonia/Cerrado transition. **Biodiversidade Brasileira**, v. 11, n. 3, 2021.

<https://doi.org/10.37002/biobrasil.v11i3.1764>

VILLAVICENCIO, Natalia A. et al. Combination of humans, climate, and vegetation change triggered Late Quaternary megafauna extinction in the Última Esperanza region, southern Patagonia, Chile. **Ecography**, v. 39, n. 2, p. 125-140, 2016.

<https://doi.org/10.1111/ecog.01606>

WRIGHT, Ian J. et al. Global climatic drivers of leaf size. **Science**, v. 357, n. 6354, p. 917-921, 2017

<https://doi.org/10.1126/science.aal4760>

ZANNE, Amy E. et al. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. 2020.

ZHU, Jiangling et al. Large and thin leaves are compromised more by chewers. **Ecosphere**, v. 15, n. 1, p. e4748, 2024.

<https://doi.org/10.1002/ecs2.4748>

ZUPO, Talita et al. Post-fire regeneration strategies in a frequently burned Cerrado community. **Journal of Vegetation Science**, v. 32, n. 1, p. e12968, 2021.

<https://doi.org/10.1111/jvs.12968>

Apêndices

Tabela A1. Estudos florísticos das Savanas Amazônicas e Cerrado. SAM = Savanas Amazônicas; CER (Cerrado).

Ano	Autor(es)	Título	Revista	Tipo de savana
2012	Damasco, Gabriel et al.	Disentangling the role of edaphic variability, flooding regime and topography of Amazonian white-sand vegetation	Journal of Vegetation Science	SAM
2022	DEMARCHI, Layon Oreste et al.	The specialized white-sand flora of the Uatumã Sustainable Development Reserve, central Amazon, Brazil.	Check List	SAM
2020	DEVECCHI, Marcelo F. et al.	Beyond forests in the Amazon: biogeography and floristic relationships of the Amazonian savannas.	Botanical Journal of the Linnean Society	SAM
2008	MAGNUSSON, William E. et al.	Composição florística e cobertura vegetal das savanas na região de Alter do Chão, Santarém-PA.	Brazilian Journal of Botany	SAM
2003	MIRANDA, Izildinha Souza; ABSY, Maria Lúcia; REBÊLO, George Henrique	Community structure of woody plants of Roraima savannahs, Brazil	Plant Ecology	SAM
2018	MOTA, Nara Furtado de Oliveira et al	Cangas da Amazônia: a vegetação única de Carajás evidenciada pela lista de fanerógamas.	Rodriguésia	SAM

2012	ABREU, Mariângela Fernandes et al.	Influence of edaphic variables on the floristic composition and structure of the tree-shrub vegetation in typical and rocky outcrop cerrado areas in Serra Negra, Goiás State, Brazil	Brazilian Journal of Botany	CER
2012	ABREU, Thiago Ayres Lazzarotti et al.	Composição florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em cerrado sentido restrito na serra de Jaraguá, Goiás, Brasil	Heringeriana	CER
2014	AQUINO, F. de G. et al	Composição florística e estrutural de um Cerrado sentido restrito na área de proteção de manancial Mestre D'Armas, Distrito Federal	Bioscience Journal	CER
2014	ASSUNÇÃO, Sérgio Lelis; FELFILI, Jeanine Maria	Fitossociologia de um fragmento de cerrado sensu stricto na APA do Paranoá, DF, Brasil	Acta Bot. Brasilica	CER
2004	BALDUINO, Alexander Paulo do Carmo et al.	Fitossociologia e análise comparativa da composição florística do cerrado da flora de Paraopeba-MG	Revista Árvore	CER
2005	GODINHO- PEREIRA, Bárbara	Dados coletados não publicados		CER
	Boletim de pesquisa			CER
2012	Borges L. M., Rezende A. V., Nogueira G. S.	Avaliação da amostragem aleatória de ramos para quantificar a produção de frutos de Caryocar brasiliense Camb. (Caryocaraceae)	Ciência Florest.	CER
2012	Brant H. S. C.	A fitossociologia do Cerrado sentido restrito no Parque Recreativo do Gama (Prainha)– DF		CER
2016	Cardoso Á., Lemos D. C. S., Mesak C., Ramos M. V. V., dos Santos M. L.	Solos, Florística e Fitossociologia em Áreas de Reserva sob Vegetação de Cerrado Sensu Stricto em Propriedades Rurais de Urutaí, GO	Journal of Social, Technological and Environmental Science	CER

2012	Carielo P., de Araújo Ferreira R., Fior P. M., Giuli J. W., Reis M.	Levantamentos florístico e fitossociológico de um trecho de cerrado da Fazenda Boa Aguada, município de Ribas do Rio Pardo—MS	Colloquium Agrariae	CER
2014	Casella F. M., Júnior M. C. da S.	Florística, diversidade e estrutura da vegetação arbórea de cerrado sentido restrito e cerradão adjacentes, parque ecológico dos pequizeiros, Distrito Federal	Heringeriana	CER
2017	Cerqueira C. L., Lisboa G. dos S., Stepka T. F., et al.	Florística, fitossociologia e distribuição diamétrica em um remanescente de Cerrado sensu stricto, Brasil	Espacios	CER
2010	Costa Cândida Pereira da, Cunha C. N. da, Costa S. C.	Caracterização da flora e estrutura do estrato arbustivo- arbóreo de um cerrado no Pantanal de Poconé, MT	Biota Neotropica	CER
2014	DA COSTA, Reginaldo Brito; SILVEIRA, Ediléia Patrícia; DE SOUZA, Thaianne Rodrigues	Estrutura da vegetação de cerrado sensu stricto em terra indígena no noroeste do estado de Mato Grosso.	Multitemas	CER
1994	Durigan G., de Freitas Leitao Filho H., Ribeiro Rodrigues R.	Phytosociology and structure of a frequently burnt cerrado vegetation in SE-Brazil	Flora	CER
2002	Durigan G., Nishikawa D. L. L., Rocha E., et al.	Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de cerrado no município de Brotas, SP, Brasil	Acta Botanica Brasilica	CER
2003	Fidelis A. T. & de Godoy S. A. P.	Estrutura de um Cerrado strico sensu na Gleba Cerrado Pé-de- Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP	Acta Botanica Brasilica	CER
2014	OESTREICH FILHO, Evaldo	Fitossociologia, diversidade e similaridade entre fragmentos de cerrado stricto sensu sobre neossolos quartzarênicos órticos, nos municípios de Cuiabá e Chapada dos Guimarães, estado de Mato Grosso, Brasil		CER

2008	Fina B. G. & Monteiro R.	Análise da estrutura arbustivo-arbórea de uma área de cerrado sensu stricto, município de Aquidauana-Mato Grosso do Sul	Revista Árvore	CER
2013	Finger Z. & Finger F. A.	Fitossociologia em comunidades arbóreas remanescentes de cerrado Sensu Stricto no Brasil central	Floresta	CER
2004	Fonseca M. S. da & Silva Júnior M. C. da	Fitossociologia e similaridade florística entre trechos de Cerrado sentido restrito em interflúvio e em vale no Jardim Botânico de Brasília, DF	Acta Botanica Brasilica	CER
2013	Giácomo R. G., de Carvalho D. C., Pereira M. G., de Souza A. B. & Gaui T. D.	Florística e fitossociologia em áreas de campo sujo e cerrado sensu stricto na Estação Ecológica de Pirapitinga-MG	Ciência Florestal	CER
2011	Gomes L., Lenza E., Maracahipes L., Marimon B. S. & de Oliveira E. A.	Comparações florísticas e estruturais entre duas comunidades lenhosas de cerrado típico e cerrado rupestre, Mato Grosso, Brasil	Acta Botanica Brasilica	CER
1994	NETO, Germano Guarim; GUARIM, Vera Lucia MS; PRANCE, Ghilleen T	Structure and floristic composition of the trees of an area of cerrado near Cuiabá, Mato Grosso, Brazil	Kew Bulletin	CER
2003	SAPORETTI JR, Amilcar Walter; MEIRA NETO, João Augusto Alves; ALMADO, Roosevelt de Paula	Fitossociologia de cerrado sensu stricto no município de Abaeté-MG	Revista Árvore	CER
2013	Lemos, H. L.	Vegetação arbustivo-arbórea em áreas de cerrado típico e cerrado rupestre no estado de Tocantins		CER
2015	LEAL, Thiago de Souza	Florística e fitossociologia de Cerrado Sentido Restrito em regeneração natural no município de Pirassununga, estado de São Paulo		CER

2008	Lehn C. R., Alves F. M. & Damasceno- Júnior G. A.	Florística e fitossociologia de uma área de cerrado sensu stricto na região da borda oeste do Pantanal, Corumbá, MS, Brasil	Pesquisas, Botânica	CER
2009	Lopes S. de F., do Vale V. S. & Schiavini I.	Efeito de queimadas sobre a estrutura e composição da comunidade vegetal lenhosa do Cerrado sentido restrito em Caldas Novas, GO	Revista Árvore	CER
2012	de Medeiros M. B. & Walter B. M. T.	Composição e estrutura de comunidades arbóreas de Cerrado stricto sensu no norte do Tocantins e sul do Maranhão	Revista Árvore	CER
2008	de Medeiros M. B., Walter B. M. T. & Silva G. Locimar P.	Fitossociologia do cerrado stricto sensu no município de Carolina, MA, Brasil	Cerne	CER
2002	Meira Neto J. A. A. & Saporetti Júnior A. W.	Parâmetros fitossociológicos de um cerrado no Parque Nacional Da Serra Do Cipó, MG	Revista Árvore	CER
2003	Mesquita, M. R.	Florística e fitossociologia de uma área de cerrado marginal (cerrado baixo) do Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí	Master's thesis, Universidade Federal de Pernambuco	CER
2008	MIRANDA, Sabrina do Couto de	Comunidades lenhosas de cerrado sentido restrito na Serra Dourada em dois substratos		CER
2013	MORAIS, Rodrigo Ferreira de et al	Composição florística e estrutura da comunidade vegetal em diferentes fitofisionomias do Pantanal de Poconé, Mato Grosso	Rodriguésia	CER
2011	Moro M. F., Castro A. S. F. & De Araújo F. S.	Composição florística e estrutura de um fragmento de vegetação savânica sobre os tabuleiros pré-litorâneos na zona urbana de Fortaleza, Ceará	Rodriguesia	CER
2014	MOTA, Sílvia da Luz Lima et al	Influência dos Afloramentos Rochosos sobre a Comunidade Lenhosa no Cerrado stricto sensu	Floresta e Ambiente	CER
2010	MOURA, Iona'i Ossami de	Fitogeografia do cerrado rupestre: relações florístico- estruturais e ecológicas de espécies lenhosas		CER

2007	Neri A. V., Neto J. A. A. M., Da Silva A. F., Martins S. V. & Batista M. L.	Análise da estrutura de uma comunidade lenhosa em área de cerrado sensu stricto no município de Senador Modestino Gonçalves, norte de Minas Gerais, Brasil	Revista Árvore	CER
2010	Nettesheim F. C., Carvalho D. C. de, Fonseca C. C. da et al.	Estrutura e florística do estrato arbóreo no cerrado sensu stricto de Buritis, Minas Gerais, Brasil	Rodriguésia	CER
2015	Oliveira C. P., Francelino M. R., Cysneiros V. C., de Andrade F. C. & Booth M. C.	Composição florística e estrutura de um cerrado sensu stricto no oeste da Bahia	Cerne	CER
2015	Ribeiro, G. B.	Florística e fitossociologia de uma área de cerrado sensu stricto no município de Araguari, MG	Acta Botanica Brasilica	CER
2007	Silva, M. C.	Estrutura e dinâmica de uma área de cerrado sensu stricto no Parque Nacional de Brasília	Acta Botanica Brasilica	CER
2016	Teixeira, A.	Florística e estrutura da vegetação em Cerrado sentido restrito no Parque Estadual de Terra Ronca, Goiás: método RAPELD	Rev. Brasil. Bot.	CER
2012	Umetsu, R. K., Alves, M., Neto, M.	Florística e fitossociologia de uma área de cerrado sensu stricto, Mirassol D'Oeste, MT.	Interdisciplinar: Revista Eletrônica da Univar	CER

Tabela A2. Espécies arbustivo-arbóreas encontradas no estudo. SAM = Savanas Amazônicas; CER = Cerrado.

Espécie	Família	Tipo de Savana
<i>Abarema cochleata</i>	Fabaceae	SAM
<i>Abuta grandifolia</i>	Menispermaceae	SAM
<i>Acmanthera minima</i>	Malpighiaceae	SAM
<i>Acosmium dasycarpum</i>	Fabaceae	CER
<i>Acosmium subelegans</i>	Fabaceae	CER
<i>Acrocomia aculeata</i>	Arecaceae	CER
<i>Aegiphila integrifolia</i>	Lamiaceae	SAM
<i>Aegiphila lhotzkiana</i>	Lamiaceae	CER
<i>Aegiphila sellowiana</i>	Lamiaceae	CER
<i>Aegiphila verticillata</i>	Lamiaceae	SAM

<i>Agonandra brasiliensis</i>	Opiliaceae	CER
<i>Aiouea trinervis</i>	Lauraceae	CER
<i>Albizia lebbek</i>	Fabaceae	CER
<i>Albizia niopoides</i>	Fabaceae	CER
<i>Alchornea discolor</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Alchornea triplinervia</i>	Euphorbiaceae	CER
<i>Aldina heterophylla</i>	Fabaceae	SAM
<i>Alibertia edulis</i>	Rubiaceae	CER
<i>Alibertia myrciifolia</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Alibertia verrucosa</i>	Rubiaceae	CER
<i>Allophylus racemosus</i>	Sapindaceae	SAM
<i>Allophylus semidentatus</i>	Sapindaceae	CER
<i>Allophylus strictus</i>	Sapindaceae	SAM
<i>Amanoa gracillima</i>	Phyllanthaceae	SAM
<i>Amanoa guianensis</i>	Phyllanthaceae	SAM
<i>Amasonia arborea</i>	Lamiaceae	SAM
<i>Anacardium giganteum</i>	Anacardiaceae	SAM
<i>Anacardium humile</i>	Anacardiaceae	CER
<i>Anacardium occidentale</i>	Anacardiaceae	CER
<i>Anacardium othonianum</i>	Anacardiaceae	CER
<i>Anadenanthera colubrina</i>	Fabaceae	CER
<i>Anadenanthera falcata</i>	Fabaceae	CER
<i>Anadenanthera peregrina</i>	Fabaceae	SAM
<i>Andira anthelmia</i>	Fabaceae	CER
<i>Andira cujabensis</i>	Fabaceae	CER
<i>Andira fraxinifolia</i>	Fabaceae	CER
<i>Andira humilis</i>	Fabaceae	CER
<i>Andira inermis</i>	Fabaceae	CER
<i>Andira nitida</i>	Fabaceae	CER
<i>Andira paniculata</i>	Fabaceae	CER
<i>Andira trifoliolata</i>	Fabaceae	SAM
<i>Andira vermifuga</i>	Fabaceae	CER
<i>Anemopaegma carajasense</i>	Bignoniaceae	SAM
<i>Aniba megaphylla</i>	Lauraceae	SAM
<i>Aniba parviflora</i>	Lauraceae	SAM
<i>Annona angustifolia</i>	Annonaceae	SAM
<i>Annona coriacea</i>	Annonaceae	CER
<i>Annona crassiflora</i>	Annonaceae	CER
<i>Annona crassifolia</i>	Annonaceae	CER
<i>Annona densicoma</i>	Annonaceae	SAM
<i>Annona jahnii</i>	Annonaceae	SAM
<i>Antonia ovata</i>	Loganiaceae	SAM
<i>Aptandra tubicina</i>	Aptandraceae	SAM
<i>Aspidosperma aracanga</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Aspidosperma australe</i>	Apocynaceae	CER
<i>Aspidosperma brasiliense</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i>	Apocynaceae	CER
<i>Aspidosperma discolor</i>	Apocynaceae	CER

<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	Apocynaceae	CER
<i>Aspidosperma multiflorum</i>	Apocynaceae	CER
<i>Aspidosperma nobile</i>	Apocynaceae	CER
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	Apocynaceae	CER
<i>Aspidosperma pyriformis</i>	Apocynaceae	CER
<i>Aspidosperma schultesii</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Aspidosperma subincanum</i>	Apocynaceae	CER
<i>Aspidosperma tomentosum</i>	Apocynaceae	CER
<i>Aspilia attenuata</i>	Asteraceae	SAM
<i>Astronium fraxinifolium</i>	Anacardiaceae	CER
<i>Astronium gracile</i>	Anacardiaceae	SAM
<i>Astronium graveolens</i>	Anacardiaceae	CER
<i>Astronium urundeuva</i>	Anacardiaceae	CER
<i>Attalea microcarpa</i>	Arecaceae	SAM
<i>Attalea phalerata</i>	Arecaceae	SAM
<i>Attalea spectabilis</i>	Arecaceae	SAM
<i>Austroplenckia populnea</i>	Celastraceae	CER
<i>Bactris campestris</i>	Arecaceae	SAM
<i>Bactris glaucescens</i>	Arecaceae	CER
<i>Bactris simplicifrons</i>	Arecaceae	SAM
<i>Banisteriopsis latifolia</i>	Malpighiaceae	CER
<i>Bauhinia burchellii</i>	Fabaceae	SAM
<i>Bauhinia longicuspis</i>	Fabaceae	SAM
<i>Bauhinia longifolia</i>	Fabaceae	CER
<i>Bauhinia longipedicellata</i>	Fabaceae	SAM
<i>Bauhinia platypetala</i>	Fabaceae	SAM
<i>Bauhinia pulchella</i>	Fabaceae	SAM
<i>Bauhinia rufa</i>	Fabaceae	CER
<i>Bauhinia unguolata</i>	Fabaceae	SAM
<i>Begonia guaduensis</i>	Begoniaceae	SAM
<i>Begonia saxicola</i>	Begoniaceae	SAM
<i>Bellucia dichotoma</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Bixa orellana</i>	Bixaceae	SAM
<i>Blepharandra intermedia</i>	Malpighiaceae	SAM
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	Myrtaceae	CER
<i>Bocageopsis mattogrossensis</i>	Annonaceae	CER
<i>Bombacopsis macrocalyx</i>	Malvaceae	SAM
<i>Borreria verticillata</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Bowdichia major</i>	Fabaceae	CER
<i>Bowdichia virgilioides</i>	Fabaceae	CER
<i>Bredemeyera floribunda</i>	Polygalaceae	CER
<i>Bredemeyera myrtifolia</i>	Polygalaceae	SAM
<i>Brosimum gaudichaudii</i>	Moraceae	CER
<i>Brosimum guianense</i>	Moraceae	SAM
<i>Brosimum utile</i>	Moraceae	SAM
<i>Buchenavia grandis</i>	Combretaceae	SAM
<i>Buchenavia suaveolens</i>	Combretaceae	SAM

<i>Buchenavia tomentosa</i>	Combretaceae	CER
<i>Byrsonima basiloba</i>	Malpighiaceae	CER
<i>Byrsonima chrysophylla</i>	Malpighiaceae	SAM
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Malpighiaceae	CER
<i>Byrsonima crassa</i>	Malpighiaceae	CER
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpighiaceae	CER
<i>Byrsonima crispa</i>	Malpighiaceae	SAM
<i>Byrsonima eugeniifolia</i>	Malpighiaceae	SAM
<i>Byrsonima fagifolia</i>	Malpighiaceae	CER
<i>Byrsonima lancifolia</i>	Malpighiaceae	SAM
<i>Byrsonima leucophlebia</i>	Malpighiaceae	SAM
<i>Byrsonima orbignyana</i>	Malpighiaceae	CER
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Malpighiaceae	CER
<i>Byrsonima salzmänniana</i>	Malpighiaceae	CER
<i>Byrsonima schomburgkiana</i>	Malpighiaceae	SAM
<i>Byrsonima sericea</i>	Malpighiaceae	CER
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Malpighiaceae	CER
<i>Cabralea canjerana</i>	Meliaceae	CER
<i>Calea caleoides</i>	Asteraceae	SAM
<i>Calliandra surinamensis</i>	Fabaceae	SAM
<i>Callisthene fasciculata</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Callisthene major</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Callisthene minor</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Calophyllaceae	SAM
<i>Calycolpus goetheanus</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Calyptanthus concinna</i>	Myrtaceae	CER
<i>Campomanesia aromatica</i>	Myrtaceae	CER
<i>Campomanesia grandiflora</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Campomanesia guazumifolia</i>	Myrtaceae	CER
<i>Campomanesia pubescens</i>	Myrtaceae	CER
<i>Caraipa densifolia</i>	Calophyllaceae	CER
<i>Caraipa savannarum</i>	Calophyllaceae	SAM
<i>Cardiopetalum calophyllum</i>	Annonaceae	CER
<i>Caryocar brasiliense</i>	Caryocaraceae	CER
<i>Caryocar coriaceum</i>	Caryocaraceae	CER
<i>Caryocar cuneatum</i>	Caryocaraceae	CER
<i>Caryocar glabrum</i>	Caryocaraceae	SAM
<i>Caryocar microcarpum</i>	Caryocaraceae	SAM
<i>Casearia arborea</i>	Salicaceae	SAM
<i>Casearia commersoniana</i>	Salicaceae	SAM
<i>Casearia gossypiosperma</i>	Salicaceae	CER
<i>Casearia grandiflora</i>	Salicaceae	SAM
<i>Casearia javitensis</i>	Salicaceae	SAM
<i>Casearia pitumba</i>	Salicaceae	SAM
<i>Casearia sylvestris</i>	Salicaceae	CER
<i>Casearia ulmifolia</i>	Salicaceae	SAM
<i>Cathedra acuminata</i>	Aptandraceae	SAM
<i>Catostemma pubistylum</i>	Malvaceae	SAM

<i>Catostemma sclerophyllum</i>	Malvaceae	SAM
<i>Cecropia pachystachya</i>	Urticaceae	CER
<i>Cenostigma gardnerianum</i>	Fabaceae	CER
<i>Cenostigma macrophyllum</i>	Fabaceae	CER
<i>Cenostigma tocanthinum</i>	Fabaceae	CER
<i>Cereus hexagonus</i>	Cactaceae	SAM
<i>Cestrum latifolium</i>	Solanaceae	SAM
<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i>	Peraceae	SAM
<i>Chamaecrista bahiae</i>	Fabaceae	SAM
<i>Chamaecrista desvauxii</i>	Fabaceae	SAM
<i>Chamaecrista flexuosa</i>	Fabaceae	SAM
<i>Chamaecrista viscosa</i>	Fabaceae	SAM
<i>Chaunochiton angustifolium</i>	Aptandraceae	SAM
<i>Chaunochiton loranthoides</i>	Aptandraceae	SAM
<i>Chiococca alba</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Chloroleucon acacioides</i>	Fabaceae	CER
<i>Chomelia malaneoides</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Chomelia obtusa</i>	Rubiaceae	CER
<i>Chomelia ribesioides</i>	Rubiaceae	CER
<i>Chomelia tenuiflora</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Chromolaena odorata</i>	Asteraceae	SAM
<i>Chrysophyllum argenteum</i>	Sapotaceae	SAM
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	Sapotaceae	CER
<i>Clerodendrum aculeatum</i>	Lamiaceae	SAM
<i>Clidemia hirta</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Clusia burchellii</i>	Clusiaceae	CER
<i>Clusia columnaris</i>	Clusiaceae	SAM
<i>Clusia nascentojuniorii</i>	Clusiaceae	SAM
<i>Clusia nemorosa</i>	Clusiaceae	SAM
<i>Clusia nitida</i>	Clusiaceae	SAM
<i>Clusia renggerioides</i>	Clusiaceae	SAM
<i>Cnidoscolus cnicodendron</i>	Euphorbiaceae	CER
<i>Cnidoscolus urens</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Coccoloba latifolia</i>	Polygonaceae	CER
<i>Coccoloba mollis</i>	Polygonaceae	CER
<i>Coccoloba parimensis</i>	Polygonaceae	SAM
<i>Cochlospermum regium</i>	Cochlospermaceae	SAM
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	CER
<i>Combretum lanceolatum</i>	Combretaceae	CER
<i>Combretum leprosum</i>	Combretaceae	CER
<i>Combretum mellifluum</i>	Combretaceae	CER
<i>Connarus deterrentus</i>	Connaraceae	SAM
<i>Connarus erianthus</i>	Connaraceae	SAM
<i>Connarus favosus</i>	Connaraceae	SAM
<i>Connarus perrottetii</i>	Connaraceae	CER
<i>Connarus suberosus</i>	Connaraceae	CER
<i>Copaifera coriacea</i>	Fabaceae	CER
<i>Copaifera langsdorffii</i>	Fabaceae	CER

<i>Copaifera martii</i>	Fabaceae	CER
<i>Cordia exaltata</i>	Cordiaceae	SAM
<i>Cordia glabrata</i>	Cordiaceae	CER
<i>Cordia naidophila</i>	Cordiaceae	SAM
<i>Cordia nodosa</i>	Cordiaceae	SAM
<i>Cordia superba</i>	Cordiaceae	CER
<i>Cordia tetrandra</i>	Cordiaceae	SAM
<i>Cordia myrciifolia</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Couepia grandiflora</i>	Chrysobalanaceae	CER
<i>Couepia guianensis</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Couma utilis</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Couratari tenuicarpa</i>	Lecythidaceae	SAM
<i>Coussarea hydrangeifolia</i>	Rubiaceae	CER
<i>Coutarea hexandra</i>	Rubiaceae	CER
<i>Croton blanchetianus</i>	Euphorbiaceae	CER
<i>Croton cajucara</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Croton subferrugineus</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Cupania diphylla</i>	Sapindaceae	SAM
<i>Cupania racemosa</i>	Sapindaceae	CER
<i>Cupania vernalis</i>	Sapindaceae	CER
<i>Curatella americana</i>	Dilleniaceae	CER
<i>Cybianthus detergens</i>	Primulaceae	SAM
<i>Cybianthus fulvopulverulentus</i>	Primulaceae	SAM
<i>Cybianthus penduliflorus</i>	Primulaceae	SAM
<i>Cybianthus reticulatus</i>	Primulaceae	SAM
<i>Cybistax antisiphilitica</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Cyclolobium vecchii</i>	Fabaceae	CER
<i>Cynophalla flexuosa</i>	Capparaceae	SAM
<i>Dacryodes glabra</i>	Burseraceae	SAM
<i>Dalbergia brasiliensis</i>	Fabaceae	CER
<i>Dalbergia miscolobium</i>	Fabaceae	CER
<i>Davilla aspera</i>	Dilleniaceae	SAM
<i>Davilla elliptica</i>	Dilleniaceae	CER
<i>Didymopanax macrocarpus</i>	Araliaceae	CER
<i>Didymopanax morototoni</i>	Araliaceae	CER
<i>Dilodendron bipinnatum</i>	Sapindaceae	CER
<i>Dimorphandra campinarum</i>	Fabaceae	SAM
<i>Dimorphandra gardneriana</i>	Fabaceae	CER
<i>Dimorphandra mollis</i>	Fabaceae	CER
<i>Diospyros brasiliensis</i>	Ebenaceae	CER
<i>Diospyros burchellii</i>	Ebenaceae	CER
<i>Diospyros coccolobifolia</i>	Ebenaceae	CER
<i>Diospyros guianensis</i>	Ebenaceae	SAM
<i>Diospyros hispida</i>	Ebenaceae	CER
<i>Diospyros sericea</i>	Ebenaceae	CER
<i>Dipteryx alata</i>	Fabaceae	CER
<i>Diptychandra aurantiaca</i>	Fabaceae	CER
<i>Duguetia furfuracea</i>	Annonaceae	CER

<i>Duguetia lanceolata</i>	Annonaceae	CER
<i>Dulacia candida</i>	Olacaceae	SAM
<i>Duroia eriopila</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Duroia nitida</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Duroia paraensis</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Ecclinusa ramiflora</i>	Sapotaceae	CER
<i>Elaeoluma schomburgkiana</i>	Sapotaceae	SAM
<i>Elvasia canescens</i>	Ochnaceae	SAM
<i>Emmotum nitens</i>	Metteniusaceae	CER
<i>Emmotum orbiculatum</i>	Metteniusaceae	SAM
<i>Endlicheria arenosa</i>	Lauraceae	SAM
<i>Enterolobium gummiferum</i>	Fabaceae	CER
<i>Enterolobium schomburgkii</i>	Fabaceae	SAM
<i>Ephedranthus pisocarpus</i>	Annonaceae	CER
<i>Eremanthus erythropappus</i>	Asteraceae	CER
<i>Eremanthus glomerulatus</i>	Asteraceae	CER
<i>Eremanthus goyazensis</i>	Asteraceae	CER
<i>Eriotheca globosa</i>	Malvaceae	SAM
<i>Eriotheca gracilipes</i>	Malvaceae	CER
<i>Eriotheca pentaphylla</i>	Malvaceae	CER
<i>Eriotheca pubescens</i>	Malvaceae	CER
<i>Erythroxylum anguifugum</i>	Erythroxylaceae	CER
<i>Erythroxylum buxus</i>	Erythroxylaceae	CER
<i>Erythroxylum campestre</i>	Erythroxylaceae	CER
<i>Erythroxylum carajasense</i>	Erythroxylaceae	SAM
<i>Erythroxylum citrifolium</i>	Erythroxylaceae	SAM
<i>Erythroxylum daphnites</i>	Erythroxylaceae	CER
<i>Erythroxylum deciduum</i>	Erythroxylaceae	CER
<i>Erythroxylum engleri</i>	Erythroxylaceae	CER
<i>Erythroxylum foetidum</i>	Erythroxylaceae	SAM
<i>Erythroxylum impressum</i>	Erythroxylaceae	SAM
<i>Erythroxylum mucronatum</i>	Erythroxylaceae	SAM
<i>Erythroxylum nelson-rosae</i>	Erythroxylaceae	SAM
<i>Erythroxylum pelleterianum</i>	Erythroxylaceae	CER
<i>Erythroxylum rufum</i>	Erythroxylaceae	SAM
<i>Erythroxylum spruceanum</i>	Erythroxylaceae	SAM
<i>Erythroxylum squamatum</i>	Erythroxylaceae	SAM
<i>Erythroxylum suberosum</i>	Erythroxylaceae	CER
<i>Erythroxylum subracemosum</i>	Erythroxylaceae	SAM
<i>Erythroxylum testaceum</i>	Erythroxylaceae	CER
<i>Erythroxylum tortuosum</i>	Erythroxylaceae	CER
<i>Eschweilera coriacea</i>	Lecythidaceae	CER
<i>Eschweilera nana</i>	Lecythidaceae	CER
<i>Eschweilera ovata</i>	Lecythidaceae	SAM
<i>Eschweilera pedicellata</i>	Lecythidaceae	SAM
<i>Esenbeckia cowanii</i>	Rutaceae	SAM
<i>Esenbeckia grandiflora</i>	Rutaceae	CER
<i>Eugenia aurata</i>	Myrtaceae	CER

<i>Eugenia biflora</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Eugenia citrifolia</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Eugenia dysenterica</i>	Myrtaceae	CER
<i>Eugenia ferreiraeana</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Eugenia flavescens</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Eugenia florida</i>	Myrtaceae	CER
<i>Eugenia inundata</i>	Myrtaceae	CER
<i>Eugenia moschata</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Eugenia protenta</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Eugenia pseudopsidium</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Eugenia puniceifolia</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Eugenia pyriformis</i>	Myrtaceae	CER
<i>Eugenia stictopetala</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Euphronia guianensis</i>	Euphroniaceae	SAM
<i>Euterpe precatoria</i>	Arecaceae	SAM
<i>Exellodendron barbatum</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Exellodendron cordatum</i>	Chrysobalanaceae	CER
<i>Exellodendron coriaceum</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Faramea corymbosa</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Faramea torquata</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Ferdinandusa elliptica</i>	Rubiaceae	CER
<i>Ferdinandusa rudgeoides</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Ficus americana</i>	Moraceae	SAM
<i>Ficus citrifolia</i>	Moraceae	CER
<i>Ficus gomelleira</i>	Moraceae	SAM
<i>Ficus guianensis</i>	Moraceae	CER
<i>Ficus insipida</i>	Moraceae	CER
<i>Ficus matiziana</i>	Moraceae	SAM
<i>Ficus pakkensis</i>	Moraceae	SAM
<i>Ficus paludica</i>	Moraceae	SAM
<i>Fridericia craterophora</i>	Bignoniaceae	SAM
<i>Garcinia madruno</i>	Clusiaceae	SAM
<i>Gaulettia racemosa</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Genipa americana</i>	Rubiaceae	CER
<i>Glycydendron amazonicum</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Gochnatia lucida</i>	Asteraceae	CER
<i>Gochnatia polymorpha</i>	Asteraceae	CER
<i>Gomidesia affinis</i>	Myrtaceae	CER
<i>Gomidesia lindeniana</i>	Myrtaceae	CER
<i>Gomidesia palustris</i>	Myrtaceae	CER
<i>Gongylolepis martiana</i>	Asteraceae	SAM
<i>Goupia glabra</i>	Goupiaceae	SAM
<i>Guapira ferruginea</i>	Nyctaginaceae	CER
<i>Guapira graciliflora</i>	Nyctaginaceae	CER
<i>Guapira noxia</i>	Nyctaginaceae	CER
<i>Guarea guidonia</i>	Meliaceae	SAM
<i>Guarea kunthiana</i>	Meliaceae	CER
<i>Guarea pubescens</i>	Meliaceae	SAM

<i>Guatteria alata</i>	Annonaceae	SAM
<i>Guatteria australis</i>	Annonaceae	CER
<i>Guatteria foliosa</i>	Annonaceae	SAM
<i>Guatteria schomburgkiana</i>	Annonaceae	SAM
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Malvaceae	CER
<i>Guettarda angelica</i>	Rubiaceae	CER
<i>Guettarda spruceana</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Guettarda viburnoides</i>	Rubiaceae	CER
<i>Gustavia augusta</i>	Lecythidaceae	SAM
<i>Hancornia speciosa</i>	Apocynaceae	CER
<i>Handroanthus albus</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Handroanthus aureus</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Handroanthus chrysotrichus</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Handroanthus ochraceus</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Handroanthus roseoalbus</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Handroanthus serratifolius</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Handroanthus vellosi</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Havetiopsis flexilis</i>	Clusiaceae	SAM
<i>Hebeptalum humiriifolium</i>	Linaceae	SAM
<i>Heisteria citrifolia</i>	Erythropalaceae	CER
<i>Heisteria densifrons</i>	Erythropalaceae	SAM
<i>Heisteria laxiflora</i>	Erythropalaceae	SAM
<i>Heisteria ovata</i>	Erythropalaceae	CER
<i>Helicostylis scabra</i>	Moraceae	SAM
<i>Helicostylis tomentosa</i>	Moraceae	SAM
<i>Helicteres brevispira</i>	Malvaceae	SAM
<i>Helicteres eitenii</i>	Malvaceae	SAM
<i>Helicteres guazumifolia</i>	Malvaceae	SAM
<i>Helicteres pentandra</i>	Malvaceae	SAM
<i>Henriettea granulata</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Henriettea horridula</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Henriettella ovata</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Heteropteris byrsonimifolia</i>	Malpighiaceae	CER
<i>Heteropterys byrsonimifolia</i>	Malpighiaceae	CER
<i>Hevea benthamiana</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Hevea guianensis</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Hibiscus peruvianus</i>	Malvaceae	SAM
<i>Himatanthus articulatus</i>	Apocynaceae	CER
<i>Himatanthus bracteatus</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Himatanthus drasticus</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Himatanthus obovatus</i>	Apocynaceae	CER
<i>Hirtella ciliata</i>	Chrysobalanaceae	CER
<i>Hirtella glandulosa</i>	Chrysobalanaceae	CER
<i>Hirtella gracilipes</i>	Chrysobalanaceae	CER
<i>Hirtella hispidula</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Hirtella physophora</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Hirtella racemosa</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Hirtella schultesii</i>	Chrysobalanaceae	SAM

<i>Homalolepis pohliana</i>	Simaroubaceae	SAM
<i>Humiria balsamifera</i>	Humiriaceae	SAM
<i>Humiria floribunda</i>	Humiriaceae	SAM
<i>Hymenaea courbaril</i>	Fabaceae	CER
<i>Hymenaea courbaril longifolia</i>	Fabaceae	CER
<i>Hymenaea parvifolia</i>	Fabaceae	SAM
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	Fabaceae	CER
<i>Hymenolobium modestum</i>	Fabaceae	SAM
<i>Hymenolobium petraeum</i>	Fabaceae	SAM
<i>Hyptis cana</i>	Lamiaceae	CER
<i>Ichthyothere cunabi</i>	Asteraceae	SAM
<i>Ilex conocarpa</i>	Aquifoliaceae	CER
<i>Ilex divaricata</i>	Aquifoliaceae	SAM
<i>Inga alba</i>	Fabaceae	SAM
<i>Inga heterophylla</i>	Fabaceae	SAM
<i>Inga laurina</i>	Fabaceae	SAM
<i>Inga obidensis</i>	Fabaceae	SAM
<i>Inga paraensis</i>	Fabaceae	SAM
<i>Inga punctata</i>	Fabaceae	SAM
<i>Inga splendens</i>	Fabaceae	SAM
<i>Inga thibaudiana</i>	Fabaceae	SAM
<i>Isertia parviflora</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Isertia rosea</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Ixora intensa</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Ixora martinsii</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Jacaranda copaia</i>	Bignoniaceae	SAM
<i>Jacaranda cuspidifolia</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Jacaranda duckei</i>	Bignoniaceae	SAM
<i>Jacaranda micrantha</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Jacaranda mutabilis</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Jacaranda ulei</i>	Bignoniaceae	SAM
<i>Jatropha gossypifolia</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Kielmeyera coriacea</i>	Calophyllaceae	CER
<i>Kielmeyera grandiflora</i>	Calophyllaceae	CER
<i>Kielmeyera lathrophyton</i>	Calophyllaceae	CER
<i>Kielmeyera petiolaris</i>	Calophyllaceae	CER
<i>Kielmeyera rubriflora</i>	Calophyllaceae	CER
<i>Kielmeyera speciosa</i>	Calophyllaceae	CER
<i>Krameria tomentosa</i>	Krameriaceae	SAM
<i>Kutchubaea insignis</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Kutchubaea oocarpa</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Lacistema aggregatum</i>	Lacistemataceae	SAM
<i>Lacistema hasslerianum</i>	Lacistemataceae	CER
<i>Lacmellea arborescens</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Lafoensia densiflora</i>	Lythraceae	CER
<i>Lafoensia pacari</i>	Lythraceae	SAM
<i>Lafoensia replicata</i>	Lythraceae	CER
<i>Lafoensia vandelliana</i>	Lythraceae	SAM

<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	SAM
<i>Lecythis corrugata</i>	Lecythidaceae	SAM
<i>Lecythis lurida</i>	Lecythidaceae	SAM
<i>Lepidaploa arenaria</i>	Asteraceae	SAM
<i>Lepidaploa remotiflora</i>	Asteraceae	SAM
<i>Lepidaploa silvae</i>	Asteraceae	SAM
<i>Leptolobium dasycarpum</i>	Fabaceae	CER
<i>Leptolobium elegans</i>	Fabaceae	CER
<i>Leptolobium nitens</i>	Fabaceae	SAM
<i>Lessingianthus monocephalus</i>	Asteraceae	SAM
<i>Licania canescens</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Licania cymosa</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Licania heteromorpha</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Licania humilis</i>	Chrysobalanaceae	CER
<i>Licania hypoleuca</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Licania kunthiana</i>	Chrysobalanaceae	CER
<i>Licania longipetala</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Licania micrantha</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Licania mollis</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Licania parvifolia</i>	Chrysobalanaceae	CER
<i>Licania sclerophylla</i>	Chrysobalanaceae	CER
<i>Licaria martiniana</i>	Lauraceae	SAM
<i>Lippia grata</i>	Verbenaceae	SAM
<i>Lippia origanoides</i>	Verbenaceae	SAM
<i>Lithraea molleoides</i>	Anacardiaceae	CER
<i>Luehea candicans</i>	Malvaceae	CER
<i>Luehea divaricata</i>	Malvaceae	CER
<i>Luehea grandiflora</i>	Malvaceae	CER
<i>Luehea paniculata</i>	Malvaceae	SAM
<i>Lychnophora salicifolia</i>	Asteraceae	CER
<i>Mabea angustifolia</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Mabea fistulifera</i>	Euphorbiaceae	CER
<i>Mabea speciosa</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Mabea uleana</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Macairea radula</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Macairea theresiae</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Machaerium acutifolium</i>	Fabaceae	CER
<i>Machaerium hirtum</i>	Fabaceae	CER
<i>Machaerium opacum</i>	Fabaceae	CER
<i>Machaerium villosum</i>	Fabaceae	CER
<i>Macrolobium acaciifolium</i>	Fabaceae	SAM
<i>Macrolobium punctatum</i>	Fabaceae	SAM
<i>Macrosamanea pubiramea</i>	Fabaceae	SAM
<i>Magonia pubescens</i>	Sapindaceae	CER
<i>Malanea gabrielensis</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Manihot caerulea</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Manihot quinquepartita</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Manilkara bidentata</i>	Sapotaceae	SAM

<i>Maprounea guianensis</i>	Euphorbiaceae	SAM
<i>Maquira coriacea</i>	Moraceae	SAM
<i>Martiodendron mediterraneum</i>	Fabaceae	CER
<i>Matayba guianensis</i>	Sapindaceae	CER
<i>Matayba inelegans</i>	Sapindaceae	SAM
<i>Matayba opaca</i>	Sapindaceae	SAM
<i>Mauritia flexuosa</i>	Arecaceae	SAM
<i>Mauritiella aculeata</i>	Arecaceae	SAM
<i>Maytenus guyanensis</i>	Celastraceae	SAM
<i>Melochia arenosa</i>	Malvaceae	SAM
<i>Melochia melissifolia</i>	Malvaceae	SAM
<i>Melochia villosa</i>	Malvaceae	SAM
<i>Meriania urceolata</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Mezilaurus crassiramea</i>	Lauraceae	CER
<i>Mezilaurus itauba</i>	Lauraceae	SAM
<i>Miconia affinis</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia alata</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia albicans</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia alborufescens</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia argyrophylla</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia chrysophylla</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia ciliata</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia cuspidata</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia elata</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia fallax</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia ferruginata</i>	Melastomataceae	CER
<i>Miconia ferruginea</i>	Melastomataceae	CER
<i>Miconia holosericea</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia lepidota</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia ligustroides</i>	Melastomataceae	CER
<i>Miconia manauara</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia nervosa</i>	Melastomataceae	CER
<i>Miconia pepericarpa</i>	Melastomataceae	CER
<i>Miconia prasina</i>	Melastomataceae	CER
<i>Miconia rubiginosa</i>	Melastomataceae	CER
<i>Miconia rufescens</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia secundiflora</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia subsimplex</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Miconia tomentosa</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Micropholis cylindrocarpa</i>	Sapotaceae	SAM
<i>Mimosa acutistipula</i>	Fabaceae	SAM
<i>Mimosa clausenii</i>	Fabaceae	CER
<i>Mimosa laticifera</i>	Fabaceae	CER
<i>Mimosa microcephala</i>	Fabaceae	SAM
<i>Mimosa piresii</i>	Fabaceae	SAM
<i>Mimosa pudica</i>	Fabaceae	SAM
<i>Mimosa sensitiva</i>	Fabaceae	SAM
<i>Mimosa setosa</i>	Fabaceae	SAM

<i>Mimosa somnians</i>	Fabaceae	SAM
<i>Mimosa xanthocentra</i>	Fabaceae	SAM
<i>Morinda tenuiflora</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Mouriri brachyanthera</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Mouriri cearensis</i>	Melastomataceae	CER
<i>Mouriri densifoliata</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Mouriri elliptica</i>	Melastomataceae	CER
<i>Mouriri guianensis</i>	Melastomataceae	CER
<i>Mouriri pusa</i>	Melastomataceae	CER
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	Anacardiaceae	CER
<i>Myrcia amazonica</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Myrcia bracteata</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Myrcia crassifolia</i>	Myrtaceae	CER
<i>Myrcia cuprea</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Myrcia eximia</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Myrcia fallax</i>	Myrtaceae	CER
<i>Myrcia glabra</i>	Myrtaceae	CER
<i>Myrcia grandis</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Myrcia guianensis</i>	Myrtaceae	CER
<i>Myrcia lingua</i>	Myrtaceae	CER
<i>Myrcia multiflora</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Myrcia ochroides</i>	Myrtaceae	CER
<i>Myrcia rostrata</i>	Myrtaceae	CER
<i>Myrcia saxatilis</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Myrcia splendens</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Myrcia sylvatica</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Myrcia tomentosa</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Myrcia umbraticola</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Myrcia variabilis</i>	Myrtaceae	CER
<i>Myrciaria cuspidata</i>	Myrtaceae	CER
<i>Myrciaria floribunda</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Myrocarpus fastigiatus</i>	Fabaceae	CER
<i>Myrsine coriacea</i>	Primulaceae	CER
<i>Myrsine guianensis</i>	Primulaceae	CER
<i>Myrsine umbellata</i>	Primulaceae	CER
<i>Nectandra amazonum</i>	Lauraceae	SAM
<i>Nectandra membranacea</i>	Lauraceae	CER
<i>Neea hermaphrodita</i>	Nyctaginaceae	CER
<i>Neea macrophylla</i>	Nyctaginaceae	SAM
<i>Neea obovata</i>	Nyctaginaceae	SAM
<i>Neea oppositifolia</i>	Nyctaginaceae	SAM
<i>Neea ovalifolia</i>	Nyctaginaceae	SAM
<i>Neea theifera</i>	Nyctaginaceae	CER
<i>Norantea adamantium</i>	Marcgraviaceae	CER
<i>Ocotea caudata</i>	Lauraceae	SAM
<i>Ocotea debilis</i>	Lauraceae	SAM
<i>Ocotea esmeraldana</i>	Lauraceae	SAM
<i>Ocotea fasciculata</i>	Lauraceae	SAM

<i>Ocotea felix</i>	Lauraceae	CER
<i>Ocotea gracilis</i>	Lauraceae	SAM
<i>Ocotea lancifolia</i>	Lauraceae	CER
<i>Ocotea nutans</i>	Lauraceae	CER
<i>Ocotea pomaderroides</i>	Lauraceae	CER
<i>Ocotea pulchella</i>	Lauraceae	CER
<i>Ocotea spixiana</i>	Lauraceae	CER
<i>Odontadenia lutea</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Oenocarpus bacaba</i>	Arecaceae	SAM
<i>Oenocarpus bataua</i>	Arecaceae	SAM
<i>Ormosia discolor</i>	Fabaceae	SAM
<i>Ormosia smithii</i>	Fabaceae	SAM
<i>Ormosia trifoliolata</i>	Fabaceae	SAM
<i>Oryctanthus florulentus</i>	Loranthaceae	SAM
<i>Ouratea acuminata</i>	Ochnaceae	SAM
<i>Ouratea attenuata</i>	Ochnaceae	SAM
<i>Ouratea castaneaefolia</i>	Ochnaceae	CER
<i>Ouratea discophora</i>	Ochnaceae	SAM
<i>Ouratea hexasperma</i>	Ochnaceae	CER
<i>Ouratea odora</i>	Ochnaceae	SAM
<i>Ouratea schomburgkii</i>	Ochnaceae	SAM
<i>Ouratea spectabilis</i>	Ochnaceae	CER
<i>Ouratea spruceana</i>	Ochnaceae	SAM
<i>Oxandra sessiliflora</i>	Annonaceae	CER
<i>Pagamea coriacea</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Pagamea guianensis</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Palicourea anisoloba</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Palicourea aurata</i>	Rubiaceae	CER
<i>Palicourea blakei</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Palicourea guianensis</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Palicourea hoffmannseggiana</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Palicourea huberi</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Palicourea nitidella</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Palicourea rigida</i>	Rubiaceae	CER
<i>Panopsis rubescens</i>	Proteaceae	SAM
<i>Parinari campestris</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Parinari sprucei</i>	Chrysobalanaceae	SAM
<i>Parkia discolor</i>	Fabaceae	SAM
<i>Parkia igneiflora</i>	Fabaceae	SAM
<i>Parkia platycephala</i>	Fabaceae	CER
<i>Parkia ulei</i>	Fabaceae	SAM
<i>Pavonia malacophylla</i>	Malvaceae	SAM
<i>Peixotoa reticulata</i>	Malpighiaceae	SAM
<i>Peltaea surumuensis</i>	Malvaceae	SAM
<i>Peltogyne campestris</i>	Fabaceae	SAM
<i>Peltogyne confertiflora</i>	Fabaceae	CER
<i>Peltogyne paradoxa</i>	Fabaceae	SAM
<i>Pera bicolor</i>	Peraceae	SAM

<i>Pera decipiens</i>	Peraceae	SAM
<i>Pera distichophylla</i>	Peraceae	SAM
<i>Pera glabrata</i>	Peraceae	CER
<i>Pera obovata</i>	Peraceae	CER
<i>Periandra mediterranea</i>	Fabaceae	SAM
<i>Physocalymma scaberrimum</i>	Lythraceae	CER
<i>Picramnia ferrea</i>	Picramniaceae	SAM
<i>Pilocarpus carajaensis</i>	Rutaceae	SAM
<i>Piper aduncum</i>	Piperaceae	SAM
<i>Piper aequale</i>	Piperaceae	SAM
<i>Piper aleyreanum</i>	Piperaceae	SAM
<i>Piper arboreum</i>	Piperaceae	SAM
<i>Piper carniconnectivum</i>	Piperaceae	SAM
<i>Piper krukoffi</i>	Piperaceae	SAM
<i>Piptadenia moniliformis</i>	Fabaceae	CER
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	Asteraceae	CER
<i>Plathymenia reticulata</i>	Fabaceae	CER
<i>Platonia insignis</i>	Clusiaceae	CER
<i>Platycarpum egleri</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Platymiscium trinitatis</i>	Fabaceae	SAM
<i>Platypodium elegans</i>	Fabaceae	CER
<i>Plenckia populnea</i>	Celastraceae	CER
<i>Pleroma carajasense</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Podocalyx loranthoides</i>	Picrodendraceae	SAM
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	Peraceae	SAM
<i>Pouteria caimito</i>	Sapotaceae	SAM
<i>Pouteria cuspidata</i>	Sapotaceae	SAM
<i>Pouteria macrophylla</i>	Sapotaceae	SAM
<i>Pouteria ramiflora</i>	Sapotaceae	CER
<i>Pouteria torta</i>	Sapotaceae	CER
<i>Pradosia schomburgkiana</i>	Sapotaceae	SAM
<i>Protium divaricatum</i>	Burseraceae	SAM
<i>Protium giganteum</i>	Burseraceae	SAM
<i>Protium heptaphyllum</i>	Burseraceae	CER
<i>Protium spruceanum</i>	Burseraceae	CER
<i>Protium tenuifolium</i>	Burseraceae	SAM
<i>Protium trifoliolatum</i>	Burseraceae	SAM
<i>Protium unifoliolatum</i>	Burseraceae	SAM
<i>Pseudima frutescens</i>	Sapindaceae	SAM
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	Malvaceae	CER
<i>Pseudobombax longiflorum</i>	Malvaceae	SAM
<i>Pseudobombax marginatum</i>	Malvaceae	SAM
<i>Pseudobombax tomentosum</i>	Malvaceae	CER
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	Moraceae	SAM
<i>Pseudolmedia laevis</i>	Moraceae	SAM
<i>Psidium acutangulum</i>	Myrtaceae	SAM
<i>Psidium araca</i>	Myrtaceae	CER
<i>Psidium cattleianum</i>	Myrtaceae	CER

<i>Psidium guineense</i>	Myrtaceae	CER
<i>Psidium guyanense</i>	Myrtaceae	CER
<i>Psidium myrsinites</i>	Myrtaceae	CER
<i>Psidium myrtoides</i>	Myrtaceae	CER
<i>Psidium pohlianum</i>	Myrtaceae	CER
<i>Psittacanthus biternatus</i>	Loranthaceae	SAM
<i>Psittacanthus plagiophyllus</i>	Loranthaceae	SAM
<i>Psychotria bracteocardia</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Psychotria capitata</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Pterocarpus amazonicus</i>	Fabaceae	SAM
<i>Pterocarpus michelii</i>	Fabaceae	CER
<i>Pterocarpus rotundifolius</i>	Fabaceae	CER
<i>Pterocarpus villosus</i>	Fabaceae	CER
<i>Pterodon emarginatus</i>	Fabaceae	CER
<i>Pterodon pubescens</i>	Fabaceae	CER
<i>Qualea cordata</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Qualea cryptantha</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Qualea dichotoma</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Qualea grandiflora</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Qualea multiflora</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Qualea parviflora</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Qualea verruculosa</i>	Vochysiaceae	SAM
<i>Quiina tinifolia</i>	Quiinaceae	SAM
<i>Randia armata</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Randia formosa</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Randia hebecarpa</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Rapanea guianensis</i>	Primulaceae	CER
<i>Rapanea umbellata</i>	Primulaceae	CER
<i>Remijia amazonica</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Remijia firmula</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Retiniphyllum schomburgkii</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Rhabdodendron amazonicum</i>	Rhabdodendraceae	SAM
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i>	Rhamnaceae	CER
<i>Rhodognaphalopsis duckei</i>	Malvaceae	SAM
<i>Rhodognaphalopsis faroensis</i>	Malvaceae	SAM
<i>Rhynchanthera grandiflora</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Rhynchanthera hispida</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Richeria grandis</i>	Phyllanthaceae	SAM
<i>Rinorea guianensis</i>	Violaceae	SAM
<i>Roucheria calophylla</i>	Linaceae	SAM
<i>Roupala brasiliensis</i>	Proteaceae	CER
<i>Roupala montana</i>	Proteaceae	CER
<i>Rourea induta</i>	Connaraceae	CER
<i>Rudgea viburnoides</i>	Rubiaceae	CER
<i>Ruellia anamariae</i>	Acanthaceae	SAM
<i>Ruellia inflata</i>	Acanthaceae	SAM
<i>Ruizterania retusa</i>	Vochysiaceae	SAM

<i>Sacoglottis guianensis</i>	Humiriaceae	SAM
<i>Sacoglottis mattogrossensis</i>	Humiriaceae	SAM
<i>Salacia crassifolia</i>	Celastraceae	CER
<i>Salacia elliptica</i>	Celastraceae	CER
<i>Salvertia convallariaeodora</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Salvertia convallariodora</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Samanea tubulosa</i>	Fabaceae	CER
<i>Sapium argutum</i>	Euphorbiaceae	CER
<i>Sapium glandulatum</i>	Euphorbiaceae	CER
<i>Schefflera macrocarpa</i>	Araliaceae	CER
<i>Schefflera morototoni</i>	Araliaceae	SAM
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	Anacardiaceae	CER
<i>Schinus terebinthifolia</i>	Anacardiaceae	CER
<i>Schizocalyx cuspidatus</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Schwartzia adamantium</i>	Marcgraviaceae	CER
<i>Sclerolobium aureum</i>	Fabaceae	CER
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	Fabaceae	CER
<i>Sclerolobium paniculatum</i> <i>subvelutinum</i>	Fabaceae	CER
<i>Senna latifolia</i>	Fabaceae	SAM
<i>Senna macranthera</i>	Fabaceae	SAM
<i>Senna multijuga</i>	Fabaceae	SAM
<i>Senna silvestris</i>	Fabaceae	SAM
<i>Senna spectabilis</i>	Fabaceae	SAM
<i>Simaba guianensis</i>	Simaroubaceae	SAM
<i>Simarouba amara</i>	Simaroubaceae	SAM
<i>Simarouba versicolor</i>	Simaroubaceae	CER
<i>Siparuna guianensis</i>	Siparunaceae	CER
<i>Siphoneugena densiflora</i>	Myrtaceae	CER
<i>Sloanea eichleri</i>	Elaeocarpaceae	SAM
<i>Sloanea guianensis</i>	Elaeocarpaceae	CER
<i>Solanum campaniforme</i>	Solanaceae	SAM
<i>Solanum crinitum</i>	Solanaceae	SAM
<i>Solanum incarceratum</i>	Solanaceae	SAM
<i>Solanum lycocarpum</i>	Solanaceae	CER
<i>Solanum paniculatum</i>	Solanaceae	SAM
<i>Solanum rugosum</i>	Solanaceae	SAM
<i>Solanum schlechtendalianum</i>	Solanaceae	SAM
<i>Solanum sisymbriifolium</i>	Solanaceae	SAM
<i>Solanum subinerme</i>	Solanaceae	SAM
<i>Solanum torvum</i>	Solanaceae	SAM
<i>Solanum velutinum</i>	Solanaceae	SAM
<i>Sterculia striata</i>	Malvaceae	CER
<i>Sterigmatopetalum plumbeum</i>	Rhizophoraceae	SAM
<i>Strychnos guianensis</i>	Loganiaceae	SAM
<i>Strychnos pseudoquina</i>	Loganiaceae	CER
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	Fabaceae	CER
<i>Stryphnodendron coriaceum</i>	Fabaceae	CER

<i>Stryphnodendron obovatum</i>	Fabaceae	CER
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i>	Fabaceae	CER
<i>Stryphnodendron rotundifolium</i>	Fabaceae	CER
<i>Styrax camporum</i>	Styracaceae	CER
<i>Styrax ferrugineus</i>	Styracaceae	CER
<i>Styrax griseus</i>	Styracaceae	SAM
<i>Swartzia anomala</i>	Fabaceae	SAM
<i>Swartzia corrugata</i>	Fabaceae	SAM
<i>Swartzia grandifolia</i>	Fabaceae	SAM
<i>Swartzia laurifolia</i>	Fabaceae	SAM
<i>Swartzia recurva</i>	Fabaceae	SAM
<i>Swartzia tomentifera</i>	Fabaceae	SAM
<i>Syagrus cocoides</i>	Arecaceae	SAM
<i>Syagrus comosa</i>	Arecaceae	CER
<i>Syagrus flexuosa</i>	Arecaceae	CER
<i>Symplocos mosenii</i>	Symplocaceae	CER
<i>Symplocos nitens</i>	Symplocaceae	CER
<i>Symplocos pubescens</i>	Symplocaceae	CER
<i>Symplocos rhamnifolia</i>	Symplocaceae	CER
<i>Syzygium cumini</i>	Myrtaceae	CER
<i>Tabebuia aurea</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Tabebuia caraiba</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Tabebuia insignis</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Tabebuia ochracea</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Tabebuia serratifolia</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Tabernaemontana angulata</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	Apocynaceae	CER
<i>Tabernaemontana coriacea</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Tabernaemontana flavicans</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Tabernaemontana heterophylla</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Tabernaemontana rupicola</i>	Apocynaceae	SAM
<i>Tachigali aurea</i>	Fabaceae	CER
<i>Tachigali guianensis</i>	Fabaceae	CER
<i>Tachigali paniculata</i>	Fabaceae	CER
<i>Tachigali subvelutina</i>	Fabaceae	CER
<i>Tachigali vulgaris</i>	Fabaceae	CER
<i>Tachigalia paniculata</i>	Fabaceae	CER
<i>Talisia cupularis</i>	Sapindaceae	SAM
<i>Talisia ghilleana</i>	Sapindaceae	SAM
<i>Tapirira guianensis</i>	Anacardiaceae	CER
<i>Tapirira obtusa</i>	Anacardiaceae	CER
<i>Taralea oppositifolia</i>	Fabaceae	SAM
<i>Terminalia argentea</i>	Combretaceae	CER
<i>Terminalia fagifolia</i>	Combretaceae	CER
<i>Terminalia glabrescens</i>	Combretaceae	CER
<i>Ternstroemia dentata</i>	Pentaphylacaceae	SAM
<i>Ternstroemia pungens</i>	Pentaphylacaceae	SAM
<i>Tetragastris panamensis</i>	Burseraceae	SAM

<i>Tetrameranthus laomae</i>	Annonaceae	SAM
<i>Thiloa glaucocarpa</i>	Combretaceae	CER
<i>Tibouchina aspera</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Tibouchina edmundoi</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Tibouchina papyrus</i>	Melastomataceae	CER
<i>Tibouchina stenocarpa</i>	Melastomataceae	CER
<i>Tilesia baccata</i>	Asteraceae	SAM
<i>Tococa guianensis</i>	Melastomataceae	SAM
<i>Tocoyena formosa</i>	Rubiaceae	CER
<i>Tocoyena formosa tomentosa</i>	Rubiaceae	CER
<i>Tocoyena hispidula</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Tocoyena longiflora</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Tocoyena neglecta</i>	Rubiaceae	SAM
<i>Tocoyena sellowiana</i>	Rubiaceae	CER
<i>Toulicia tomentosa</i>	Sapindaceae	CER
<i>Tovomita longifolia</i>	Clusiaceae	SAM
<i>Tovomita umbellata</i>	Clusiaceae	SAM
<i>Trembleya parviflora</i>	Melastomataceae	CER
<i>Trichilia catigua</i>	Meliaceae	CER
<i>Trichilia cipo</i>	Meliaceae	SAM
<i>Trichilia elegans</i>	Meliaceae	SAM
<i>Trichilia micrantha</i>	Meliaceae	SAM
<i>Trichilia quadrijuga</i>	Meliaceae	SAM
<i>Trichilia rubra</i>	Meliaceae	SAM
<i>Trigonia villosa</i>	Trigoniaceae	SAM
<i>Turnera coerulea</i>	Turneraceae	SAM
<i>Turnera glaziovii</i>	Turneraceae	SAM
<i>Unxia camphorata</i>	Asteraceae	SAM
<i>Vanillosmopsis erythropappa</i>	Asteraceae	CER
<i>Varronia multispicata</i>	Cordiaceae	SAM
<i>Vasconcellea microcarpa</i>	Caricaceae	SAM
<i>Vatairea macrocarpa</i>	Fabaceae	CER
<i>Virola sebifera</i>	Myristicaceae	CER
<i>Virola surinamensis</i>	Myristicaceae	SAM
<i>Vismia cayennensis</i>	Hypericaceae	SAM
<i>Vismia gracilis</i>	Hypericaceae	SAM
<i>Vismia guianensis</i>	Hypericaceae	CER
<i>Vitex duckei</i>	Lamiaceae	SAM
<i>Vitex flavens</i>	Lamiaceae	SAM
<i>Vitex polygama</i>	Lamiaceae	SAM
<i>Vitex triflora</i>	Lamiaceae	SAM
<i>Vochysia cinnamomea</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Vochysia divergens</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Vochysia elliptica</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Vochysia ferruginea</i>	Vochysiaceae	SAM
<i>Vochysia gardneri</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Vochysia glaberrima</i>	Vochysiaceae	SAM
<i>Vochysia haenkeana</i>	Vochysiaceae	CER

<i>Vochysia obscura</i>	Vochysiaceae	SAM
<i>Vochysia revoluta</i>	Vochysiaceae	SAM
<i>Vochysia rufa</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Vochysia thyrsoidea</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Vochysia tucanorum</i>	Vochysiaceae	CER
<i>Vochysia vismiaeifolia</i>	Vochysiaceae	SAM
<i>Wunderlichia mirabilis</i>	Asteraceae	CER
<i>Ximenia americana</i>	Ximeniaceae	SAM
<i>Xylopia amazonica</i>	Annonaceae	SAM
<i>Xylopia aromatica</i>	Annonaceae	SAM
<i>Xylopia barbata</i>	Annonaceae	SAM
<i>Xylopia emarginata</i>	Annonaceae	SAM
<i>Xylopia sericea</i>	Annonaceae	SAM
<i>Xylosma venosa</i>	Salicaceae	CER
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Rutaceae	CER
<i>Zanthoxylum rigidum</i>	Rutaceae	CER
<i>Zeyheria digitalis</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Zeyheria montana</i>	Bignoniaceae	CER
<i>Zygia ampla</i>	Fabaceae	SAM

Capítulo 2

Relação entre atributos funcionais de espécies lenhosas e variáveis ambientais em diferentes tipos de savanas da América do Sul

Relação entre atributos funcionais de espécies lenhosas e variáveis ambientais em diferentes tipos de savanas da América do Sul

Resumo

As savanas neotropicais da América do Sul, incluindo o Cerrado e as savanas amazônicas, constituem um mosaico ecológico caracterizado por grande diversidade ambiental e alta riqueza de espécies. Essas formações abertas, dominadas por vegetação lenhosa espaçada e gramíneas, são influenciadas por diversos fatores ambientais que podem moldar características funcionais das plantas. Neste estudo, analisamos como diferentes savanas sul-americanas (cerrado sensu stricto, cerrado rupestre, savana amazônica rochosa, savana amazônica hiperestacional, savana amazônica pantanosa, savanas de areia branca, savana da Guiana e savana de Alter do Chão) diferem em características vegetativas de espécies lenhosas, e como essas diferenças se relacionam a variações no solo, clima e regimes de fogo. Foram avaliados seis atributos funcionais: área foliar, densidade da madeira, espessura relativa da casca, altura relativa, presença de espinhos e presença de látex. Os dados foram obtidos de bases secundárias e por meio de medições diretas em material de herbário, como a área foliar, medida por imagens digitalizadas de exsicatas. Variáveis climáticas, de solo e de fogo foram extraídas de bases de dados públicas. As análises estatísticas evidenciaram diferenças significativas entre as fitofisionomias, evidenciando-se três grupos principais: um grupo formado pelas savanas da região do Cerrado, as savanas da Guiana e de Alter do Chão, com cascas grossas, baixo investimento em altura relativa, em climas mais frios e estacionais e solos distróficos; um segundo grupo formado por savanas rochosas e de areia branca, com plantas de casca fina e alto investimento em altura relativa em climas úmidos e solos ácidos; E um terceiro grupo formado pelas savanas hiperestacionais e pantanosas da Amazônia, com cascas intermediárias, baixo crescimento em altura e valores de densidade de madeira, crescendo em climas quentes e úmidos e solos alagáveis e ácidos. A presença de espinhos e látex não variou significativamente entre as fitofisionomias. Os resultados indicam que as variações ambientais moldam estratégias ecológicas distintas nas espécies lenhosas das savanas sul-americanas, refletindo adaptações a diferentes condições de solo, clima e fogo, o que é fundamental para orientar estudos ecológicos, conservação e manejo dessas formações.

Palavras-chaves: Savanas sul-americanas; Atributos funcionais; Clima, Solo, Fogo

Abstract

The Neotropical savannas of South America, including the Cerrado and Amazonian savannas, constitute an ecological mosaic characterized by great environmental diversity and high species richness. These open formations, dominated by sparse woody vegetation and grasses, are influenced by several environmental factors that can shape plant functional traits. In this study, we analyzed how different South American savannas (cerrado savannas, rocky cerrado savannas, Amazonian rocky savannas, hyperseasonal Amazonian savannas, swampy Amazonian savannas, white-sand savannas, Guiana savannas, and Alter do Chão savannas) differ in vegetative traits of woody species, and how these differences relate to variations in soil, climate, and fire regimes. Six functional traits were evaluated: leaf area, wood density, relative bark thickness, relative height, presence of spines, and presence of latex. Data were obtained from literature sources and through direct measurements of herbarium material, such as leaf area measured from digitized specimens. Climatic, soil, and fire variables were extracted from public databases. Statistical analyses revealed significant differences among the savannas, with three major groups: one formed by savannas of the Cerrado region, the Guiana savannas, and Alter do Chão savannas, with thick bark, low investment in relative height, occurring in colder and more seasonal climates and dystrophic soils; a second group formed by rocky savannas and white-sand savannas, with thin-barked plants and high investment in relative height, in humid climates and acidic soils; and a third group formed by hyperseasonal and swampy Amazonian savannas, with intermediate bark, low growth in height and wood density, occurring in hot and humid climates and in waterlogged and acidic soils. The presence of spines and latex did not vary significantly among phytophysiognomies. The results indicate that environmental variations shape distinct ecological strategies in woody species of South American savannas, reflecting adaptations to different conditions of soil, climate, and fire, which is fundamental to guide ecological studies, conservation, and management of these formations.

Keywords: South American savannas; Functional traits; Climate; Soil; Fire

Introdução

As savanas são o segundo maior bioma da região tropical. Na América do Sul, sua distribuição está concentrada no Brasil Central, na região do Cerrado, mas manchas menores de savanas ocorrem em quase todos os biomas tropicais sul-americanos, com destaque para a Amazônia, onde essas savanas ocorrem circuladas por uma matriz floresta (Dinerstein et al., 2017). As savanas sul-americanas correspondem a aproximadamente 8% a 10% da extensão total das savanas do planeta, cobrindo mais de 2,29 milhões de quilômetros quadrados. São reconhecidas como as mais úmidas e biodiversas entre as savanas globais, com altos níveis de endemismo (Borguetti et al., 2025). Essas formações vegetais ocorrem em diferentes faixas de altitude, desde áreas próximas ao nível do mar até regiões elevadas, e sobre uma ampla variedade de solos, que vão desde os mais arenosos até os mais argilosos (Borguetti et al., 2025). O fogo tem papel central na manutenção dessas paisagens, influenciando a estrutura da vegetação e a distribuição dos tipos funcionais ao longo do tempo (Beerling & Osborne, 2006; Simon et al., 2009; Kuhlmann & Ribeiro, 2016). Além disso, essas savanas estão sujeitas a variações sazonais, incluindo períodos de seca e, em algumas regiões, alagamentos, o que confere características ecológicas singulares a determinados ambientes (Borguetti et al., 2025). Apesar da diversidade ambiental, essas savanas compartilham uma estrutura comum, composta por um estrato herbáceo geralmente contínuo e por uma vegetação lenhosa com densidade variável, formada por arbustos e árvores (Ratnam et al., 2011).

O Cerrado compreende a maior extensão de savana contínua da América do Sul, ocupando mais de um milhão de quilômetros quadrados e abrangendo grande parte da região central do Brasil, além de áreas do Paraguai e da Bolívia (Cole, 1960, 1986; Furley, 2010; Villarroel et al., 2016; Villarroel, 2017). Seu domínio é composto principalmente por formações savânicas, embora também inclua, em menor proporção, fitofisionomias campestres e florestais (Ribeiro & Walter, 2008; Overbeck et al., 2022). Dentre as formações savânicas, estão o cerrado *sensu stricto* (Cerrado sensu stricto – CER) e o cerrado rupestre (Rocky Cerrado Savannas – RCS) (Tabela 1; Bueno et al., 2018). O primeiro é composto por vegetação com árvores e arbustos espaçados sobre um denso estrato herbáceo, ocorrendo geralmente em solos profundos e bem drenados, onde o fogo exerce papel essencial na estruturação da paisagem (Tabela 1; Da Silveira Lindoso, 2018; Bueno et al., 2018). Já o Cerrado rupestre ocorre em áreas montanhosas com afloramentos rochosos, principalmente acima de 800 metros de altitude, como na Serra do Espinhaço, no Planalto Central e na Serra dos Carajás (Tabela 1; Pereira & Fernandes, 2020). Seus solos são rasos, ácidos e pobres em nutrientes, e sua vegetação abriga espécies altamente adaptadas a condições edáficas e microambientais, como fendas, fissuras e rochas expostas, resultando em elevado

endemismo e presença de espécies ameaçadas (Ribeiro e Walter, 2008; Pereira & Fernandes, 2020). A região do Cerrado é reconhecida como um centro de biodiversidade entre as savanas neotropicais (Hughes et al., 2013), abrigando a savana mais rica em espécies do planeta (Silva & Bates, 2002; Klink & Machado, 2005; Borghetti et al., 2019), e integra a lista dos 35 hotspots globais prioritários para a conservação (Myers et al., 2000; Mittermeier et al., 1998, 2004, 2011).

Tabela 1: Savanas sul-americanas das regiões (Reg.) Amazônica (Ama) e do Cerrado (Cer). PMA: precipitação média anual (mm); FIN: Frequência de incêndios Naturais; Cód.: código.

Savana	Cód.	Reg.	PMA (mm/ano)	Solos	Drenagem	FIN	Localização
Savana de Areia branca (Campinarana)	WSS	Ama	2007	Ultra-arenoso e ácidos	Mal drenadas sazonais	Baixa	RR, norte do PA, Guiana, Rio Negro
Savana hipersazonal amazônica	HAS	Ama	2019	Arenosos e ácidos	Mal drenadas sazonais	Média	RR, alto Rio Negro
Savana pantanosa amazônica	SAS	Ama	2219	Argilosos e lateríticos	Mal drenadas	Média	Humaitá (AM), Beni (Bolívia)
Savanas de Alter do Chão	ACS	Ama	1936	Arenosos, de rasos a médios	Bem drenadas	Média	Baixo Tapajós (PA)
Savanas da Guiana	GUS	Ama	1730	Arenosos a intermediários, distróficos e ácidos	Mosaico: áreas bem e mal drenadas (baixadas)	Alta	Guiana, Suriname, Guiana Francesa, norte de RR
Savanas rochosas amazônicas	RAS	Ama	1959	Raso sobre rocha cristalina e ácidos	Bem drenadas	Baixa	RR, sul do PA; Canga: PA, TO
Savanas do cerrado	CER	Cer	1404	De argiloso a arenoso, profundos, ácidos e distróficos	Bem drenadas	Alta	No Brasil Central em relevos planalticos

Cerrado rupestre	RCS	Cer	1440	Solos rasos e distróficos	Bem drenadas	Média	No Brasil Central, em relevos acidentados
---------------------	-----	-----	------	---------------------------------	-----------------	-------	--

Na região Amazônica, que inclui além do território brasileiro países como Bolívia, Colômbia, Equador, Peru, Venezuela, Guiana e Suriname, ocorrem diversas formações savânicas disjuntas de pequena e média extensão, frequentemente referidas como “savanas amazônicas” (Tabela 1; Borguetti et al., 2025). Esses habitats abertos, que cobrem cerca de 267.000 km² principalmente no Brasil e na Bolívia, representam menos de 5% da área total da Amazônia. Essas savanas ocorrem de forma isolada em meio à floresta tropical, com flora distinta da vegetação florestal adjacente (Devecchi et al., 2020), mas similar à vegetação savânica do Cerrado no Brasil central (Lleras & Kirkbride Jr., 1978; Pires & Prance, 1985; Miranda & Carneiro-Filho, 1994; Miranda & Absy, 1997; Miranda et al., 2002, 2006; Amaral et al., 2019). Entre os diferentes tipos de savanas amazônicas, estão inclusas as savanas amazônicas rochosas, sobre afloramento de rocha cristalina, as savanas amazônicas sazonalmente inundáveis, as quais podem ser pantanosas (solo argiloso) ou hiperestacionais (solo arenoso), as savanas de areia branca, chamadas de campinaranas, as Savanas da Guiana e as savanas de Alter do Chão. Essas savanas amazônicas, embora compartilhem uma estrutura aberta de vegetação, solo geralmente pobre e climas úmidos, variam quanto ao regime hidrológico, com gradientes que vão de áreas sazonalmente alagadas a regiões secas, moldando a diversidade e a estrutura das comunidades vegetais (Tabela 1).

As savanas rochosas ocorrem sobre solos litólicos, ácidos e arenosos e pobres em nutrientes. Apresentam baixa diversidade florística, composição distinta de outras savanas e espécies indicadoras exclusivas (Pessoa et al., 2021). As inundáveis são savanas amazônicas que ocorrem em solos arenosos (hiperestacionais) ou argilosos e pobres em nutrientes, sujeitas a alagamentos sazonais devido à oscilação do lençol freático. Essas condições extremas sustentam uma vegetação adaptada. A vegetação apresenta baixa diversidade, mas alta especificidade, caracterizada por formações abertas e adaptações morfológicas para suportar tanto períodos de inundação quanto de déficit hídrico (Guimarães & Bueno, 2016). As de areia branca, chamadas de campinaranas, são savana distribuídas em manchas pela Amazônia, com vegetação que varia de campos abertos e matagais a florestas de copa fechada e troncos finos (Adeney et al., 2016). Ocorrem em solos extremamente arenosos (> 85% de areia), ácidos, pobres em nutrientes e com baixa retenção de água, sujeitos à alta lixiviação. Essas condições ambientais desafiadoras moldam uma vegetação adaptada, composta por espécies estenotópicas tolerantes ao estresse hídrico e à baixa fertilidade do solo (Demarchi et al., 2023; Mendonça et al., 2017; Anderson, 1981). Por fim, as savanas de

Alter do Chão e da Guiana são savanas bastante semelhantes ao Cerrado, embora as primeiras queimem com menos frequência. Esses ecossistemas socioecológicos, moldados por práticas humanas desde o período pré-colombiano, enfrentam ameaças como mudanças nos regimes de fogo e no uso do solo (por exemplo, agricultura), espécies invasoras e expansão de infraestrutura, sendo menos de 3% protegidos (Stier et al., 2020).

As diferentes fitofisionomias savânicas da América do Sul estão inseridas em um amplo gradiente ambiental, resultante de variações em clima, solo e regimes de fogo (Tabela 1; Borguetti et al., 2025). A temperatura média anual nas savanas sul-americanas varia entre 18° e 29°C, enquanto a precipitação média anual oscila entre 850 a 2.750 mm. Essas variações climáticas, associadas a diferentes padrões sazonais de distribuição da chuva, influenciam diretamente a estrutura e a composição da vegetação (Borghetti et al., 2023). As savanas mais secas, como o Cerrado *sensu stricto* e rupestre, apresentam uma estação seca bem definida, o que favorece a ocorrência de incêndios e causa fortes restrições hídricas à vegetação (Oliveira-Filho & Ratter, 2002). Por outro lado, savanas sazonalmente alagadas da Amazônia, enfrentam restrições opostas, com alagamentos periódicos que afetam a oxigenação do solo e o desenvolvimento radicular (Guimarães & Bueno, 2016). Tais condições tendem a favorecer plantas com densidade da madeira baixa, devido à maior presença de aerênquima e a necessidade de um tronco mais leve para a manutenção em um substrato menos estável. Além do clima, os solos dessas formações variam de arenosos e lixiviados, com baixa retenção de água e escassez de nutrientes, a solos mais argilosos ou pedregosos, frequentemente rasos e ácidos, levando a crescimento lento (Guimarães & Bueno, 2016; Pires-O'Brien, 1992).

O fogo, por sua vez, atua como um importante fator ecológico, moldando a fisionomia e a composição funcional das comunidades vegetais (Costa et al., 2023; Hoffmann, 1996). O fogo tende a ser mais intenso e frequente em regiões savânicas mais amplas e secas, como o Cerrado e a savana das Guianas (Tabela 1), promovendo a seleção de espécies com traços adaptativos ao fogo, como a suberização de troncos e galhos, que atua como isolante térmico e protege tecidos internos e gemas apicais; a presença de órgãos subterrâneos, como bulbos, ramos subterrâneos, rizomas e xilopódios (Medeiros & Miranda, 2008); frutos com estruturas protetoras das sementes (Cirne & Miranda, 2008); a capacidade de rebrota a partir da copa, caule, rizomas e demais estruturas subterrâneas (Sartorelli et al., 2007). Uma menor densidade da madeira também auxilia essas espécies ao permitir maiores taxas de rebrotamento pós-fogo (Dantas et al. 2024). Folhas grandes também poderiam ajudar nesses ambientes, já que reduzem a inflamabilidade (Pausas et al, 2017), o que poderia permitir que plantas reabsorvam nutrientes de folhas danificadas antes de perdê-las. No entanto, embora savanas que ocorrem como manchas pequenas em uma matriz florestal na Amazônia possam experimentar incêndios pouco frequentes no presente, há evidência de

que essas savanas já foram mais extensas no passado (Dantas & Pausas 2022), o que favoreceria uma maior ocorrência de fogo, proveniente de áreas abertas próximas. Nesse caso, não deveria haver diferenças funcionais em resistência ao fogo entre as savanas do Cerrado e as savanas menores da Amazônia.

A herbivoria é um outro fator que poderia influenciar os atributos funcionais. Por exemplo, estudos mostram que a herbivoria por pequenos mamíferos e insetos pode favorecer tanto a alocação de recursos para espinhos como a produção de compostos recalcitrantes (Dantas & Pausas (2022)). Látex também é um importante composto contra a herbivoria por insetos (Dantas & Batalha, 2012). Por estarem mais próximas a florestas, que são ambientes heterogêneos caracterizados por uma alta diversidade de espécies de mamíferos e insetos, espécies de savanas amazônicas, sobretudo as que ocorrem em manchas menores, poderiam apresentar maiores investimentos em defesas como látex e espinhos para se defender dos herbívoros. Esse padrão pode estar relacionado à maior presença de pequenos mamíferos e insetos na Amazônia, associada à proximidade com florestas heterogêneas, onde a riqueza de espécies tende a aumentar, e evidencia que herbívoros atuais moldam a presença de espinhos e látex (Dantas & Pausas, 2022). Além da herbivoria atual, a herbivoria exercida pela megafauna pleistocênica encontrada na região, mas atualmente extinta, pode ter exercido uma forte pressão seletiva para adaptações defensivas, como espinhos, folhas pequenas, alta densidade de madeira e alta relação entre altura e diâmetro (i.e., altura relativa), para escapar do alcance desses animais (Dantas & Pausas 2020). Evidências sugerem que savanas amazônicas podem ter sido mais influenciadas por grandes herbívoros extintos, o que pode haver deixado um legado de atributos anacrônicos (Dantas & Pausas, 2022).

Os atributos funcionais vegetativos oferecem insights importantes sobre as estratégias ecológicas das espécies em resposta a esses múltiplos fatores. O tamanho da folha, por exemplo, está associado à captura de luz, perda de água e eficiência fotossintética, sendo geralmente menor em ambientes mais secos, sujeitos a alta radiação (Parkhurst & Loucks, 1972; Wright et al., 2017) e alta pressão de herbivoria (Dantas & Pausas 2022). A densidade da madeira é um traço utilizado como indicador de estratégia de crescimento, resistência a distúrbios, como herbivoria e ciclones, e longevidade. Espécies com madeira densa crescem e rebrotam após um distúrbio mais lentamente, são mais resistentes à seca, ao fogo (em florestas), a estresses hídricos e a herbivoria por grandes mamíferos, e representam um maior custo de construção do tronco e ramos (Chave et al., 2009; Dantas & Pausas 2020). A espessura relativa da casca (espessura da casca dividida pelo diâmetro do tronco) é outro traço chave em savanas sujeitas ao fogo, pois a casca espessa protege o câmbio vascular e o meristema, aumentando a sobrevivência das plantas após incêndios (Hoffmann et al., 2003; Pausas, 2015; Pausas 2017). A altura relativa das espécies (altura

em relação ao diâmetro do caule) reflete estratégias de competição por luz e tolerância a distúrbios. Espécies com maior altura para um dado diâmetro conseguem tirar suas copas da altura do fogo e dos herbívoros mais rapidamente (Nixon et al., 2025; Carrijo et al., 2021, Dantas & Pausas 2013). Atributos de defesa, como a presença de espinhos e de látex, estão relacionados a estratégias contra herbivoria. Espinhos podem dissuadir herbívoros vertebrados, especialmente de grande porte, enquanto o látex atua como barreira química contra danos por insetos e patógenos (Hanley et al., 2007; Agrawal & Konno et al., 2009). A análise integrada desses atributos permite compreender melhor a ecologia das savanas sul-americanas e como as plantas respondem a diferentes pressões seletivas nos diversos tipos de savana.

Apesar de sua importância ecológica e diversidade biológica, as savanas sul-americanas enfrentam crescentes ameaças decorrentes da ação antrópica (Jarvis et al., 2010). A conversão de terras para a agricultura em larga escala, especialmente no Cerrado, já resultou na perda de 47% da cobertura vegetal nativa (MapBiomas, 2025). A expansão da pecuária, o avanço da mineração, a grilagem de terras, a construção de infraestrutura (como estradas, ferrovias e hidrelétricas) e o uso descontrolado do fogo têm contribuído para a fragmentação e degradação dos habitats savânicos (Chaix et al., 2002; Hilário et al., 2017; Lambin et al., 2018; Mustin et al., 2017). Na Amazônia, onde as savanas ocorrem em manchas isoladas e frequentemente abrigam espécies endêmicas, os impactos podem ser ainda mais críticos. A escassez de estudos científicos sobre essas formações, somada à crescente pressão de atividades como a introdução de espécies exóticas e o desmatamento ilegal, ameaça diretamente sua integridade ecológica, especialmente por se tratar de ambientes muitas vezes não incluídos em políticas de conservação (Milliken et al., 2010). Para que estratégias eficazes de manejo e proteção dessas áreas sejam implementadas, é fundamental aprofundar o conhecimento sobre a distribuição geográfica, a composição funcional, as ameaças e a história de uso dessas formações. Assim como o Cerrado, essas savanas amazônicas são ecossistemas únicos que demandam esforços de conservação, os quais devem ser baseados em uma compreensão detalhada de seu funcionamento ecológico e dos fatores que moldam sua biodiversidade (Stier et al., 2020).

Diante desse cenário, o presente trabalho tem como objetivo principal investigar como diferentes fitofisionomias savânicas da América do Sul se distinguem quanto aos atributos funcionais vegetativos das espécies lenhosas que as compõem, e como essas variações estão associadas a fatores ambientais como clima, solo, topografia e regimes hidrológicos. Especificamente, buscamos responder às seguintes perguntas: (1) as fitofisionomias savânicas apresentam composições distintas de atributos funcionais? (2) as diferentes condições ambientais sob as quais estão submetidas ajudam a explicar a variação funcional observada entre essas formações? Com base na literatura e nos padrões ambientais

conhecidos, levantamos as seguintes hipóteses: (I) fitofisionomias amazônicas sujeitas à saturação hídrica, como as savanas Amazônicas sazonalmente inundáveis e de areia branca, podem abrigar espécies com folhas maiores, casca mais fina e densidade de madeira menor, adaptadas à troca gasosa e à economia estrutural; (II) savanas em solos pedregosos ou arenosos, como o Cerrado rupestre e as savanas amazônicas rochosas, podem predominar espécies com madeira densa e folhas menores, refletindo adaptações ao estresse hídrico e à baixa fertilidade do solo; (III) fitofisionomias submetidas a regimes frequentes de fogo, como o Cerrado *sensu stricto* e as savanas das Guianas, podem apresentar espécies com traços de resistência ao fogo, como casca espessa; (IV) as savanas amazônicas devem ser mais defendidas contra pequenos mamíferos e insetos, apresentando mais espécies com látex e espinhos; (V) a presença de defesas estruturais contra herbivoria por grandes herbívoros extintos deve ser mais comum em savanas amazônicas em solos mais ricos, possivelmente refletindo adaptações atuais e antigas à herbivoria de grandes mamíferos hoje extintos que se concentravam em solos mais eutróficos, sugerindo um legado funcional da megafauna sobre a vegetação atual. Assim, esperamos que a combinação de atributos funcionais observados nas diferentes fitofisionomias reflita respostas adaptativas complexas a múltiplos fatores ambientais, além de processos históricos e evolutivos que moldaram a vegetação savânica ao longo do tempo.

Materiais e Métodos

Atributos funcionais

Para investigar padrões de variação funcional entre diferentes tipos de savanas sul-americanas, compilamos da literatura dados de seis atributos funcionais vegetativos de espécies savânicas sul-americanas. Os atributos considerados foram: (a) tamanho da folha, (b) densidade da madeira, (c) espessura da casca relativa (i.e., espessura da casca dividida pelo diâmetro do tronco), (d) altura relativa (i.e., altura dividida pelo diâmetro do tronco), (e) espinescência (presença ou ausência) e (f) lactescência (presença ou ausência). O tamanho da folha, medido em cada espécie, reflete características morfofisiológicas como a capacidade de interceptação de luz, a troca gasosa e a regulação hídrica, e é influenciado por fatores ambientais como disponibilidade de água e nutrientes, radiação solar e condições do solo (Parkhurst & Loucks, 1972; Wright et al., 2004, 2017; Donovan et al., 2011). A densidade da madeira reflete estratégias adaptativas ligadas ao crescimento, longevidade, resistência mecânica e à seca. Madeiras densas aumentam a segurança hidráulica e reduzem o risco de embolia em períodos de déficit hídrico, enquanto madeiras menos densas favorecem crescimento rápido e maior condutividade hidráulica, mas menor resistência à seca (Hacke et al., 2001; Chave et al., 2009; Poorter et al., 2008). A espessura relativa da

casca atua como uma barreira protetora, influenciando a sobrevivência das plantas frente a distúrbios. Estudos recentes mostram que a espessura da casca externa está mais relacionada à proteção contra calor e fogo, enquanto a casca interna contribui para o armazenamento de recursos na casca, permitindo a regeneração após danos (Dantas et al., 2024). Essa característica é particularmente relevante em savanas, onde incêndios e estresses ambientais são frequentes e sazonais (Hoffmann et al., 2003; Alvarado et al., 2017; Bravo et al., 2010; Lehmann et al., 2011). A altura relativa das espécies reflete estratégias competitivas por luz e dominância no dossel. Em ecossistemas moldados por distúrbios, como as savanas, esse atributo também está associado às interações com fogo e herbivoria. O crescimento em altura pode favorecer o escape da zona de chamas em ambientes onde o fogo é menos severo, além de permitir a evasão da pressão de grandes herbívoros. Por outro lado, em savanas sujeitas a incêndios frequentes e mais intensos, como o Cerrado, predomina a estratégia alternativa de investir em casca espessa e alta capacidade de rebrota (Dantas & Pausas, 2013). A espinescência, enquanto defesa estrutural, reduz a palatabilidade e o dano causado por herbívoros, sendo especialmente relevante em ecossistemas com história de herbivoria intensa por grandes mamíferos, além de influenciar interações com pequenos vertebrados e insetos (Cooper & Owen-Smith, 1986; Wigley et al., 2019). A lactescência, representando a produção de látex ou substâncias lácteas, atua como defesa química contra herbívoros pequenos (insetos, pequenos mamíferos) e patógenos, podendo também desempenhar papel em respostas a estresses abióticos, incluindo danos mecânicos e variações ambientais (Ramos et al., 2019).

Para o atributo área foliar, os dados compilados foram complementados com valores mensurados a partir de exsicatas de herbários disponíveis na internet, considerando espécies para as quais dados de outros atributos estavam disponíveis. Para calcular o tamanho da folha, foram utilizadas três exsicatas por espécie de um total de 718 espécies das savanas sul-americanas, obtidas na plataforma SpeciesLink, com o objetivo de representar as variações entre indivíduos da mesma espécie e obter uma média representativa do traço. As exsicatas foram selecionadas preferencialmente em bom estado de conservação, com folhas adultas preservadas e não dobradas. As imagens digitalizadas das folhas foram analisadas no software ImageJ (versão 1.54g), utilizando a ferramenta de medição de área. A escala foi calibrada manualmente com base na régua presente nas exsicatas, considerando que 1 cm correspondia à distância conhecida. Para cada folha, o limbo foliar foi contornado manualmente (excluindo pecíolo e eventuais estruturas danificadas) e a área registrada em centímetros quadrados (cm²). Em seguida, foi calculada a média da área foliar de cada espécie a partir dos três exemplares analisados. Os demais atributos funcionais (densidade da madeira, espessura relativa da casca, altura relativa, espinescência e lactescência) foram descritos de acordo com o tipo de variável: contínuas (densidade da madeira, espessura

relativa da casca e altura relativa) e binárias (espinescência e lactescência, registrando a presença ou ausência dessas estruturas). A lista completa de referências utilizadas para a compilação desses atributos encontra-se no Apêndice (Tabela A1).

Análise de espécies indicadoras

Para identificar quais espécies estavam preferencialmente associadas a cada tipo de savana, compilamos dados florísticos de artigos da literatura e de bases de dados, como o Neotropetree, um repositório de inventários florísticos georreferenciados da região neotropical, em que os sítios correspondem a parcelas ou pontos de amostragem. No total, reunimos 458 sítios. Cada sítio foi classificado em uma das seguintes savanas: savanas do cerrado *sensu stricto*, savanas do cerrado rupestre, savanas amazônicas rochosas, savanas amazônicas hiperestacionais, savanas amazônicas pantanosas, savanas de areia branca, savanas das Guianas e savanas de Alter do Chão (Tabela 1). A partir desses dados, construímos uma matriz espécie por sítio e realizamos uma análise de espécies indicadoras utilizando a função “multipatt” e o índice de associação (IndVal) do pacote “indicspecies” para o programa R. Espécies foram consideradas indicadoras de um tipo de savana quando apresentaram associação significativa ou marginalmente significativa ($\alpha 0,10$) no teste do IndVal. Utilizamos o argumento `duleg = TRUE` para garantir que espécies indicadoras fossem associadas a apenas um dos tipos de savana (Tabela A2). As espécies indicadoras de cada savana foram usadas para classificar as espécies presentes nas matrizes de atributos funcionais, descartando-se dados de espécies que não puderam ser diretamente associadas a uma das savanas estudadas.

Variáveis ambientais

Para cada um dos sítios usados na análise de espécies indicadoras, foram obtidas suas coordenadas geográficas. Com base nessas coordenadas, foram extraídos dados de variáveis climáticas, edáficas e relacionadas ao regime de fogo a partir de bases de dados globais de acesso público. As variáveis climáticas foram obtidas da base de dados WorldClim versão 2.1 (Fick & Hijmans, 2017), baseada no intervalo entre o ano 1970 a 2000, com resolução espacial de 10 minutos de arco, incluindo a precipitação média anual (mm), a sazonalidade da precipitação (expressa como o coeficiente de variação da precipitação mensal) e a temperatura média anual (°C), que em conjunto refletem os padrões climáticos de longo prazo e sua variabilidade entre os sítios. As variáveis edáficas foram extraídas da base SoilGrids (5 km de resolução espacial) (Poggio et al., 2021), considerando a média entre o intervalo das profundidades mais superficiais (0–5 e 5–15cm), de modo a representar as condições do horizonte superficial do solo, relevantes para o estabelecimento das plantas e disponibilidade de nutrientes. Os atributos selecionados incluíram pH em H₂O, capacidade

de troca catiônica (cmol(+)/kg), teor de areia (%) e nitrogênio total (g/kg). Os dados de fogo (resolução espacial de 1 km) foram obtidos a partir de um buffer de 1 km em torno da coordenada central de cada área de estudo, com base no produto de focos ativos do sensor MODIS (MCD14ML, Coleção 6; Giglio et al., 2016), mediante a aplicação de um filtro espacial específico para cada área. Duas variáveis foram utilizadas: o número total de detecções de fogo e a média da Potência Radiativa do Fogo (FRP; MW), utilizada como indicador da intensidade dos incêndios. Essas variáveis ambientais foram extraídas para cada área utilizando scripts no software R. Dados sobre presença ou ausência de solo rochoso ou inundáveis foram obtidos diretamente das fontes bibliográficas.

Análises estatísticas

Para testar possíveis diferenças nos atributos funcionais entre os tipos de vegetação, utilizamos modelos hierárquicos bayesianos de regressão, implementados com o pacote “brms” (Bürkner, 2017) na linguagem R (R Core Team, 2024). Incluímos os atributos como variável resposta, o tipo de savana como variável explanatória e a referência bibliográfica e espécie aninhada em gênero e família como efeitos aleatórios cruzados nos modelos. Empregamos a distribuição beta para os atributos contínuos e a distribuição bernoulli para os dados binários. Como a distribuição beta exige valores estritamente entre 0 e 1, os atributos contínuos foram transformados previamente para esse intervalo aberto. As simulações MCMC (Markov Chain Monte Carlo) foram conduzidas com quatro cadeias, utilizando de 2000 a 4000 iterações por cadeia, conforme necessário para resolver transições divergentes ou ajustar o tamanho efetivo da amostra. A convergência dos modelos foi verificada por meio do fator de escala potencial ($R_{hat} < 1.01$) e pelo número efetivo de amostras (ESS), conforme as recomendações de Vehtari et al. (2021). Para comparar de forma pareada os tipos de savana, a diferença entre médias marginais estimadas e de seus respectivos intervalos de confiança de 95% com ajuda do pacote “emmeans” (Lenth, 2024). A significância estatística dos contrastes foi determinada pela inclusão ou exclusão do valor zero nesses intervalos. Em seguida, para examinar as variações nas condições ambientais entre os diferentes tipos de vegetação, realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA). A distinção entre os tipos foi avaliada visualmente com base na sobreposição dos intervalos de confiança de 95% das médias multivariadas correspondentes. Todas as análises foram realizadas no programa R v.4.4.1 (R Core Team, 2024).

Resultados

Foram observadas diferenças estatisticamente significativas nos atributos funcionais entre as formações savânicas analisadas (Figura 1). As espécies da Savanas amazônicas

rochosas apresentaram valores significativamente superior de densidade da madeira (média = 0,79 g/cm³) em relação aos dois tipos de savanas amazônicas sazonalmente inundáveis da Amazônia, as hiperestacionais (média = 0,36 g/cm³) e as pantanosas (média 0,47 g/cm³), e que as savanas do Cerrado (média = 0,49 g/cm³) e de Alter do Chão (média = 0,49 g/cm³). As espécies das savanas de areia branca também apresentaram densidade da madeira significativamente maiores (média = 0,62 g/cm³) do que as Savanas inundáveis.

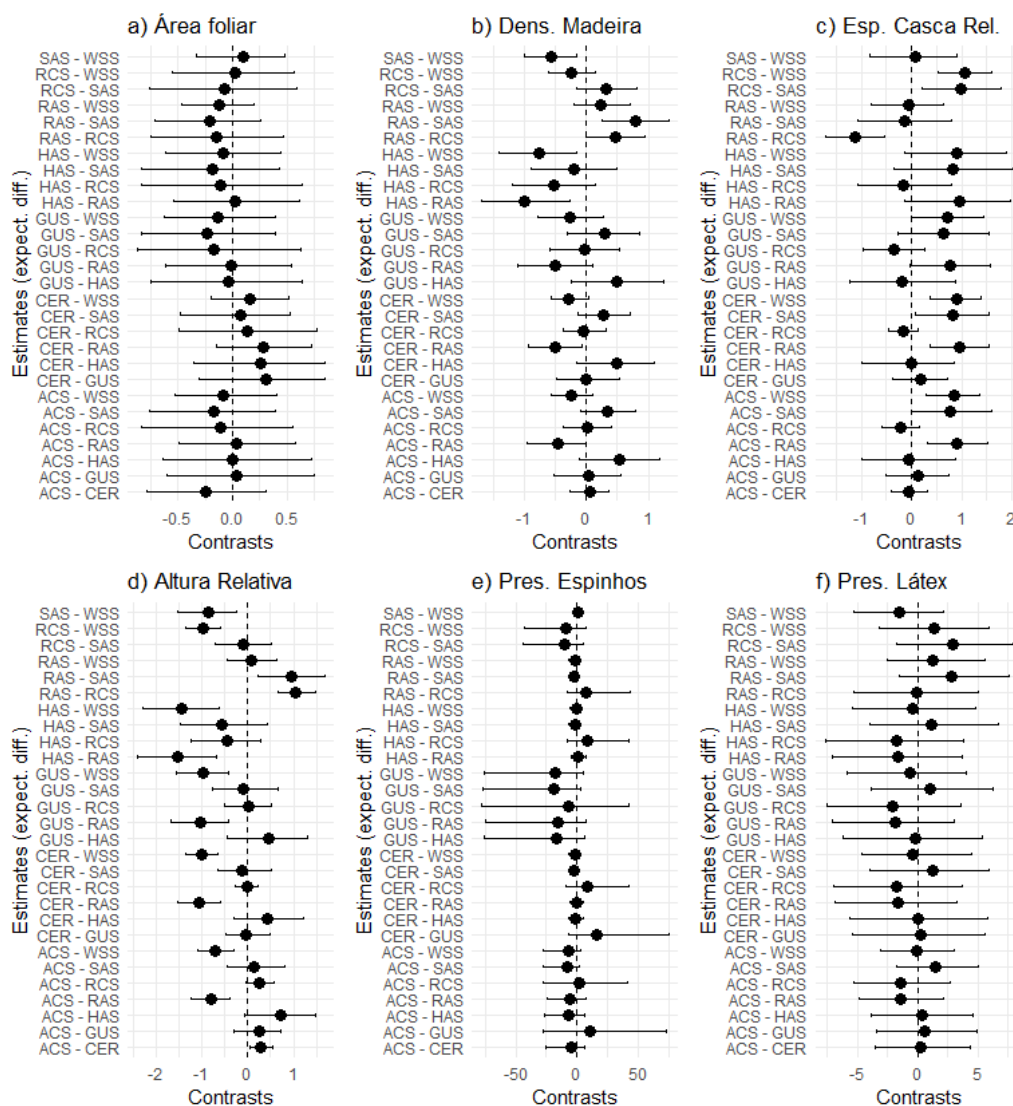


Figura 1. Comparação dos atributos funcionais de espécies lenhosas entre seis fitofisionomias de savanas neotropicais. Os gráficos mostram diferenças em médias marginais estimadas (círculos) bem como seus respectivos intervalos de confiança (barras). (a) tamanho da folha; (b) densidade da madeira; (c) espessura relativa da casca; (d) altura relativa; (e) presença de espinhos; e (f) presença de látex. Savanas são: Cerrado *sensu stricto* (CER), Cerrado rupestre (RCS), Savanas amazônicas rochosas (RAS), Savanas amazônicas hiperestacionais (HAS), savanas amazônicas pantanosas (SAS), savanas amazônicas de areia branca (WSS) e savana das guianas (GUS).

Em relação à espessura relativa da casca, as espécies das duas savanas da região do Cerrado (savanas do cerrado e cerrado rupestre) não diferiram entre si (médias = 0,16 mm e

0,15 mm) e apresentaram cascas mais grossas que as das savanas amazônicas rochosas (média = 0,06 mm), que as savanas de areia branca (média = 0,06 mm) e que as savanas pantanosas (média = 0,09 mm), mas não diferiram das savanas da Guiana (média = 0,14 mm) e de Alter do Chão (média = 0,16 mm). Estas, apresentaram padrão semelhante às da região do Cerrado em relação a outras savanas amazônicas, exceto pela ausência de diferença significativa entre as savanas de Alter do Chão e as savanas pantanosas da Amazônia. Savanas alagáveis, de areia branca, pantanosas e hiperestacionais tenderam a apresentar espessura de casca relativa fina e semelhante, embora as hiperestacionais também não tenham diferido de nenhuma outra savana.

Em relação à altura relativa, as espécies das Savanas amazônicas rochosas (média = 113,06 m) e de areia branca (média = 94,91 m) apresentaram altura relativa significativamente maior que todas as demais savanas. Além disso, as espécies associadas às savanas de Alter do Chão apresentaram maior altura relativa (média = 49,62 m) que as do cerrado *sensu stricto* (média = 34,89 m). Os atributos relacionados ao tamanho da folha, à presença de espinhos (espinescência) e à produção de látex (lactescência) não apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre as formações.

A análise de componentes principais (PCA) das variáveis ambientais revelou dois eixos principais que, juntos, explicaram 42,8 % da variação total (Figura 2). O primeiro eixo explicou 25,7 % da variação e apresentou relação positiva com a precipitação média anual, capacidade de troca catiônica, teor de nitrogênio e má drenagem, indicando condições de maior disponibilidade hídrica e de nutrientes, dado que a acidez inviabiliza a aquisição de nutrientes, ainda que presentes. Além disso, esse eixo mostrou relação negativa com a estacionalidade da precipitação, o pH do solo e indicando que valores negativos estão associados a maiores períodos de seca e ausência de nutrientes. Assim, chamamos esse eixo de Sazonal e distrófico vs. Úmido e Ácido.

O segundo eixo explicou 17,1 % da variação e teve associação positiva com a temperatura média anual, teor de areia no solo, má drenagem do solo, frequência e intensidade de queimadas, representando gradientes de estresse hídrico e térmico. Por isso, chamamos esse eixo de Frio e Rochoso vs. Quente e hipersazonal. A relação negativa com nitrogênio no solo também sugere a interpretação deste eixo como indicador de limitação nutricional, especialmente para savanas submetidas a regimes climáticos semelhantes. Quando considerados ambos os eixos, as savanas hiperestacionais, pantanosas e de areia branca (WSS) ocuparam posições opostas em relação às savanas da região do Cerrado, com as savanas da Guiana e de Alter do Chão ocupando posições intermediárias. As savanas rochosas diferiram das da região do Cerrado pelo clima mais úmido e solos mais ácidos (eixo 1), e das hiperestacionais, pantanosas e de areia branca por solos mais férteis, mais bem drenados e rochosos, além de climas mais frios (eixo 2). As savanas de Alter do Chão (apenas

um sítio) não puderam ser avaliadas por indisponibilidade de dados de solo.

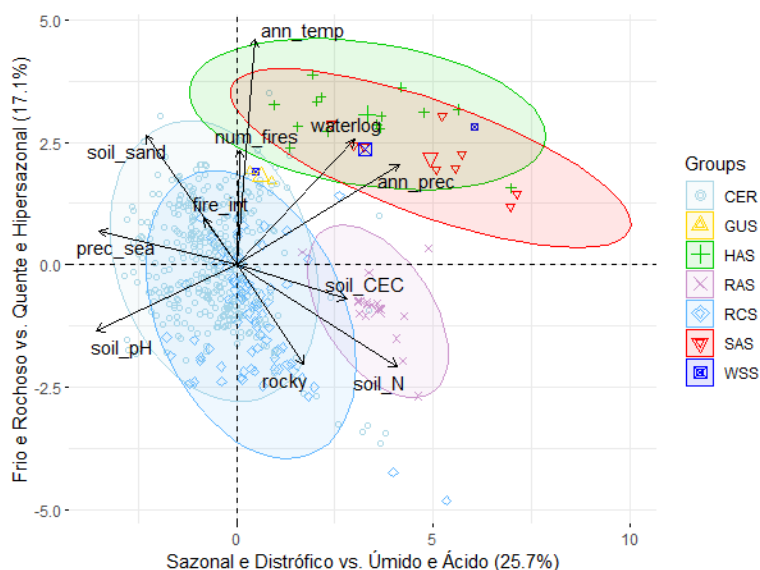


Figura 2. Análise de Componentes Principais das variáveis ambientais associadas a espécies lenhosas em sete dos oito tipos savânicos neotropicais focadas nesse estudo: cerrado *sensu stricto* (CER), cerrado rupestre (RCS), savanas amazônicas rochosas (RAS), savanas amazônicas hiperestacionais (HAS), savanas amazônicas pantanosas (SAS), savanas de areia branca (WSS) e savanas das Guianas (GUS). As elipses representam intervalos de confiança de 95%. Abreviações: Variáveis climáticas: ann_temp (temperatura média anual), ann_prec (precipitação média anual), perc_sea (sazonalidade da precipitação); variáveis edáficas: soil_sand (teor de areia no solo), soil_cec (capacidade de troca catiônica do solo), soil_n (concentração de nitrogênio no solo), soil_ph (pH do solo), rocky (presença de afloramentos rochosos); variáveis de distúrbio: num_fires (frequência de incêndios), fire_int (intensidade do fogo), waterlog (saturação hídrica do solo/alagamento sazonal).

Discussão

Neste estudo buscamos investigar como diferentes fitofisionomias de savanas sul-americanas se diferenciam em características vegetativas de espécies lenhosas e como essas variações se relacionam com fatores ambientais, como clima, solo e regimes de fogo. Foram analisados seis traços funcionais principais: área foliar, densidade da madeira, espessura relativa da casca, altura relativa, espinescência e presença de látex. Os resultados mostraram diferenças significativas entre as formações savânicas, indicando que gradientes ambientais e fatores históricos influenciam estratégias ecológicas adaptativas. Três grupos de savanas se destacaram: o primeiro inclui as savanas do Cerrado (rochosas e não-rochosas), das Guianas e de Alter do Chão, caracterizadas por plantas com cascas mais grossas, menor investimento em altura relativa e solos distróficos e secos; o segundo grupo inclui as savanas amazônicas rochosas e de areia branca, caracterizadas por plantas de casca fina e maior

crescimento em altura, ocorrendo em ambientes úmidos (chuvosos) e solos de baixa fertilidade; o terceiro grupo inclui as savanas amazônicas hiperestacionais e pantanosas, caracterizadas por cascas de espessura intermediária, baixo crescimento em altura e menor densidade da madeira, ocorrendo em ambientes quentes e úmidos sujeitos a inundação periódica. De forma geral, os padrões observados indicam que as savanas sul-americanas são ecologicamente distintas, tendo sido moldadas no passado e no presente por forças ecológicas contrastantes, resultando em combinações específicas de respostas adaptativas.

O primeiro grupo, composto pelas savanas rochosas e não-rochosas do Cerrado, das Guianas e de Alter do Chão, apresentou um conjunto de atributos que indica uma estratégia de resistência ao fogo. A maior espessura relativa da casca, associada ao baixo investimento em altura, indica que as plantas alocam mais recursos em tecidos de proteção do que em crescimento vertical, aumentando a tolerância a danos frequentes à parte aérea (Lawes et al., 2013). Esse padrão reflete um trade-off entre crescimento vertical e proteção, no qual espécies de menor porte investem menos na competição por luz e mais na persistência frente a incêndios, adotando estratégias de resiliência que incluem manutenção de gemas protegidas e capacidade de regeneração rápida (Hoffmann et al., 2012). Esses padrões estão dentro do esperado para a flora do Cerrado, altamente adaptada ao fogo frequente e intenso, em contraste com savanas amazônicas mais úmidas (Pivello et al., 2025), e sugerem que as savanas da Guiana e de Alter do Chão funcionam como manchas de Cerrado dentro da Amazônia, mostrando convergência funcional em resposta ao fogo recorrente. As diferenças em regime de fogo entre as savanas não ficaram evidentes na PCA, uma vez que as variáveis climáticas e edáficas não se relacionaram a elas. No entanto, uma comparação direta dessas variáveis revelou uma tendência de maior recorrência nas savanas do Cerrado e no grupo das savanas inundáveis (Fig. S1), reforçando a interpretação de que a casca espessa é, de fato, um traço selecionado pela persistência frente a queimadas (Lawes et al., 2013). As savanas de Alter do Chão, das Guianas e de areia branca não foram incluídas na comparação devido à baixa quantidade de sítios (menos do que três) para a comparação. Esse conjunto de traços está alinhado ao quadro conceitual BPR (gemas–proteção–recursos), que descreve como a persistência em savanas de fogo frequente depende da proteção das gemas, da espessura da casca e da alocação eficiente de recursos para tecidos críticos (Clarke et al., 2013). Além disso, os solos distróficos e secos presentes nesse grupo provavelmente limitam a disponibilidade de nutrientes e água, reforçando a necessidade de priorizar investimentos em tecidos de proteção e reduzindo a palatabilidade das folhas, o que diminui a herbivoria atual e histórica.

O segundo grupo, formado pelas savanas rochosas e de areia branca, apresentou um padrão caracterizado por plantas de casca fina, maior alocação em altura e elevada densidade da madeira. A similaridade entre as duas formações, apesar de diferenças em solos (presença

de rochas e profundidade do lençol freático) e na sazonalidade, sugere que fatores ambientais atuais podem não ser a causa dessa semelhança. É possível que pressões históricas, como herbivoria por grandes mamíferos extintos, tenham contribuído para a manutenção desses traços, criando um legado estrutural que persiste mesmo após a extinção desses herbívoros. Uma maior alocação para altura, maior densidade da madeira e cascas mais finas poderiam ser adaptações para lidar com a megafauna extinta da América do Sul (Dantas & Pausas 2020). Um maior investimento em altura ajuda que a copa escape mais rapidamente da altura desses animais (Dantas & Pausas 2013). Além disso, uma madeira mais densa proporciona maior resistência mecânica à quebra de galhos (Dantas & Pausas 2020). Finalmente, cascas mais finas diminuem a oferta de casca para esses animais, que muitas vezes se alimentam delas. Assim, tais traços podem representar um legado da megafauna, ainda que, do ponto de vista ecológico, não fique claro o que tais savanas tinham em comum para serem estruturadas por megafauna. O fato de atributos como espinho não terem aparecido nesse grupo, não invalida essa interpretação, uma vez que espinhos estão tipicamente relacionados a savanas em solos ricos em nutrientes (Dantas & Pausas 2022), enquanto os solos rochosos e de areia branca, mesmo com algum nitrogênio, são ácidos e pobres em fósforo, limitando o desenvolvimento dessas defesas.

O terceiro grupo, composto pelas savanas hiperestacionais e pantanosas, apresenta atributos funcionais que refletem adaptações específicas às condições ambientais predominantes, como inundações periódicas e incêndios esporádicos. A menor densidade da madeira, que pode estar associada à presença de aerênquima, indica uma adaptação à flutuabilidade e à oxigenação em solos saturados, comuns nesses ecossistemas (Yamauchi et al., 2018). Além disso, a menor altura das plantas pode ser uma estratégia para reduzir o peso estrutural em solos instáveis e sujeitos a alagamentos frequentes (Jia et al., 2021). A espessura intermediária da casca sugere uma defesa moderada contra incêndios, que, embora menos frequentes, ainda representam um risco, especialmente durante períodos de seca prolongada, quando o nível da água diminui e a vegetação se torna mais suscetível ao fogo (Da Silva et al., 2021). Estudos em florestas ripárias indicam que a maior frequência de incêndios em áreas baixas se deve à proximidade com campos temporariamente alagados que acumulam biomassa seca de campos e macrófitas aquáticas, servindo de combustível para o fogo. Nesses ambientes, eventos de incêndio podem reduzir a abundância de indivíduos e restringir certas espécies lenhosas a áreas mais altas, enquanto outras espécies tolerantes ao fogo mantêm sua abundância e continuam a crescer (Arruda et al., 2016). Essas características funcionais ilustram como as savanas hiperestacionais e pantanosas equilibram as pressões seletivas impostas por inundações e incêndios, resultando em estratégias adaptativas que favorecem a sobrevivência e a reprodução em ambientes dinâmicos (Da Silva et al., 2021). Assim, enquanto o fogo atua como principal fator seletivo no primeiro

grupo de savanas e o segundo grupo reflete adaptações ligadas ao histórico de herbivoria da megafauna, no terceiro grupo de savanas hiperestacionais e pantanosas a sazonalidade hídrica e as inundações periódicas, em combinação com o fogo, parecem ser as forças determinantes que moldam a configuração funcional das espécies, favorecendo estratégias de sobrevivência em solos instáveis e sujeitos a variações sazonais de água e fogo.

Embora tenhamos proposto a divisão das savanas em três grupos funcionais distintos, algumas formações apresentaram características que as aproximam de outros grupos, o que indica que nem sempre os limites entre eles são tão claros. Em alguns casos, isso pode refletir a sobreposição de pressões seletivas, ou seja, a ação simultânea de diferentes fatores ambientais sobre uma mesma comunidade. Por exemplo, certas savanas amazônicas hiperestacionais, além de estarem sujeitas à alta pluviosidade que favorece plantas altas, também podem experimentar queimadas ocasionais, o que favorece indivíduos com cascas mais espessas, aproximando-as do padrão observado no Cerrado (Sarmiento, 2012). Estudos em matas ciliares do Pantanal mostram que mesmo espécies de ambientes úmidos podem desenvolver resistência ao fogo através de características da casca como alta concentração de fenóis e taninos, presença de esclerênquima e isolamento térmico do câmbio, mesmo que a espessura ou densidade da casca não variem significativamente entre espécies (da Silva et al., 2021). Já as combinações intermediárias ou convergentes ocorrem quando formações diferentes acabam apresentando traços semelhantes por razões distintas. É o caso de algumas savanas pantanosas, que, apesar de estarem associadas a ambientes inundáveis (Borguetti et al., 2023), podem ter espécies com densidade da madeira próxima à observada nas savanas de areia branca, sugerindo que tanto a saturação hídrica como a necessidade de rebrotar após o fogo exigem soluções funcionais parecidas.

Diferentemente dos demais traços, a presença de látex e espinhos não apresentou diferenças significativas entre os tipos de savanas analisados. Essa ausência de variação sugere que tais características podem estar relativamente independentes das condições ambientais, refletindo pressões seletivas homogêneas de herbivoria. A falta de diferenças significativas pode decorrer de três fatores: (i) a herbivoria pode atuar como força seletiva estável ao longo das diferentes savanas (Massad, 2023), mantendo a frequência dessas defesas em níveis semelhantes; (ii) látex e espinhos podem ser traços generalistas e evolutivamente conservados (Agrawal & Konno, 2009; Hanley et al., 2007), de modo que sua perda acarretaria custos elevados para as espécies, resultando em pouca variação desses traços entre savanas, independentemente das condições ambientais; e (iii) a história evolutiva compartilhada entre as savanas sul-americanas, possivelmente influenciada pela pressão da megafauna herbívora do Pleistoceno, pode ter contribuído para a manutenção desses mecanismos ao longo do tempo (Dantas & Pausas 2020, 2022). No entanto, um problema na interpretação de qualquer tipo de defesa anti-herbívoro é que essas defesas

podem ter evoluído em resposta a estresses fisiológicos e não diretamente à herbivoria – a chamada "resistência neutra" (Edwards, 1989). Embora Strauss e Agrawal (1999) argumentem que "uma característica pode ser vista como defensiva mesmo que a defesa não seja sua função primária", é importante reconhecer que características defensivas podem ter múltiplos significados adaptativos (Hanley et al., 2007). Portanto, consideramos brevemente explicações adaptativas alternativas para as defesas estruturais, destacando a necessidade de avaliar a defesa vegetal não como uma característica isolada, mas como um conjunto de traços interligados que formam complexos coadaptados (Coley, 1983; Agrawal & Fishbein, 2006). Assim, enquanto atributos como altura, densidade da madeira e espessura da casca variam em resposta a gradientes ambientais de solo, clima e fogo, defesas como látex e espinhos parecem refletir pressões bióticas persistentes, atuando como traços estabilizados que transcendem as diferenças ambientais entre savanas. Esses resultados ressaltam a complexidade dos mecanismos que estruturam as savanas, indicando que a diversidade funcional pode resultar da interação entre forças seletivas ambientais e históricas.

Considerações finais

De maneira geral, os resultados deste capítulo mostram que as estratégias funcionais das espécies lenhosas nas savanas sul-americanas estão associadas a pressões ambientais atuais, como clima, solo e regimes de fogo, e pressões históricas, como herbivoria por megafauna. A análise das espécies indicadoras permitiu identificar padrões consistentes de tolerância a distúrbios e estratégias estruturais adaptativas em diferentes tipos de savanas. Aqui, pudemos verificar que as savanas estudadas se agrupam em três grupos: savanas estruturadas pelo fogo, savanas anacrônicas, refletindo o legado da megafauna extinta da América do Sul, e savanas inundáveis. Enquanto algumas características, como densidade da madeira, altura relativa e espessura da casca, diferiram entre os grupos, outros atributos, como a presença de espinhos e látex, não apresentaram variação significativa, sugerindo que podem estar mais relacionados a pressões históricas ou a funções que não variam fortemente entre os tipos de savanas atualmente. Os resultados indicam, portanto, que as savanas sul-americanas não formam um grupo homogêneo, mas apresentam diferenças estruturais e funcionais, moldadas por fatores ambientais contrastantes, como fogo, sazonalidade hídrica e características edáficas. A principal contribuição deste estudo é evidenciar como diferentes forças seletivas (passadas e presentes) interagem para moldar a diversidade funcional das savanas sul-americanas, oferecendo subsídios para a compreensão de sua complexidade ecológica e fornecendo bases para estratégias de manejo e conservação diante de mudanças ambientais globais.

Referências

- ADENEY, J. Marion et al. White-sand ecosystems in Amazonia. **Biotropica**, v. 48, n. 1, p. 7-23, 2016.
<https://doi.org/10.1111/btp.12293>
- AGRAWAL, Anurag A.; KONNO, Kotaro. Latex: a model for understanding mechanisms, ecology, and evolution of plant defense against herbivory. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 40, p. 311-331, 2009.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120307>
- AGRAWAL, Anurag A.; FISHBEIN, Mark. Plant defense syndromes. **Ecology**, v. 87, n. sp7, p. S132-S149, 2006.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[132:PDS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[132:PDS]2.0.CO;2)
- ALVARADO, Swanni T. et al. Drivers of fire occurrence in a mountainous Brazilian cerrado savanna: Tracking long-term fire regimes using remote sensing. **Ecological Indicators**, v. 78, p. 270-281, 2017.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.02.037>
- ANDERSON, Anthony B. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. **Biotropica**, p. 199-210, 1981.
<https://doi.org/10.2307/2388125>
- AMARAL, Dário Dantas do et al. Identificação dos subtipos de savanas na Amazônia oriental (Pará e Amapá, Brasil) com uma chave dicotômica de individualização. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais**, 2019.
- BEERLING, David J.; OSBORNE, Colin P. The origin of the savanna biome. **Global change biology**, v. 12, n. 11, p. 2023-2031, 2006.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01239.x>
- BORGHETTI, Fabian et al. Fitogeografia das savanas sul-americanas. **Heringeriana**, v. 17, n. 1, p. e918014, 2023., 2023.
<https://doi.org/10.17648/heringeriana.v17i1.918014>
- BORGHETTI, Fabian et al. South American Savannas. **Savanna woody plants and large herbivores**, p. 77-122, 2019.
<https://doi.org/10.1002/9781119081111.ch4>
- BRAVO, Sandra et al. Fire–rainfall relationships in Argentine Chaco savannas. **Journal of Arid Environments**, v. 74, n. 10, p. 1319-1323, 2010.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.04.010>
- BUENO, Marcelo Leandro et al. The environmental triangle of the Cerrado Domain:

Ecological factors driving shifts in tree species composition between forests and savannas. **Journal of Ecology**, v. 106, n. 5, p. 2109-2120, 2018.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12969>

BÜRKNER, P.-C. (2017). brms: An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. **Journal of Statistical Software**, 80(1), 1–28.

<https://doi.org/10.18637/jss.v080.i01>

CARDOSO DA SILVA, José Maria; BATES, John M. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot: the Cerrado, which includes both forest and savanna habitats, is the second largest South American biome, and among the most threatened on the continent. **BioScience**, v. 52, n. 3, p. 225-234, 2002.

[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0225:BPACIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0225:BPACIT]2.0.CO;2)

CARRIJO, Josiene N. et al. Functional traits as indicators of ecological strategies of savanna woody species under contrasting substrate conditions. **Flora**, v. 284, p. 151925, 2021.

<https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151925>

CHAIX, Marie; HEQUET, Vanessa; BLANC, Michel. **Connaissance et conservation des savanes de Guyane**. 2002. Tese de Doutorado. WWF; Institut de Formation et de Recherche pour le Développement-IFRD.

CHAVE, Jerome et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.

<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>

CIRNE, Paulo; MIRANDA, Heloisa Sinátora. Effects of prescribed fires on the survival and release of seeds of *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart.(Clusiaceae) in savannas of Central Brazil. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, p. 197-204, 2008.

<https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000300004>

CLARKE, Peter J. et al. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. **New phytologist**, v. 197, n. 1, p. 19-35, 2013.

<https://doi.org/10.1111/nph.12001>

COLE, M.M. (1960) Cerrado, Caatinga and Pantanal: the distribution and origin of the savanna vegetation of Brazil. *The Geographical Journal* 136 (2): 168-179.

<https://doi.org/10.2307/1793957>

Cole, M. M., 19880713815, English, Book, UK, 9780121795207, London, The savannas, biogeography and geobotany., (438 pp.), Academic Press, The savannas, biogeography and geobotany., (1986)

COLEY, Phyllis D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. **Ecological monographs**, v. 53, n. 2, p. 209-234, 1983.

<https://doi.org/10.2307/1942495>

COOPER, Susan M.; OWEN-SMITH, Norman. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. **Oecologia**, v. 68, n. 3, p. 446-455, 1986.

<https://doi.org/10.1007/BF01036753>

COSTA, João Paulo et al. Efeito do regime de fogo nas espécies arbóreas de Cerrado sensu stricto. **Revista GeTeC**, v. 12, n. 41, 2023.

DA SILVA, Jane Rodrigues et al. Fire tolerance strategies in woody species from Pantanal riparian forests involve phenolic compounds and structure of the inner bark. **Flora**, v. 281, p. 151865, 2021.

<https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151865>

DA SILVEIRA LINDOSO, Galiana et al. Diversidade e estrutura do cerrado sensu stricto sobre areia (Neossolo Quartzarênico) na Chapada Grande Meridional, Piauí. **Revista de Biologia Neotropical/Journal of Neotropical Biology**, v. 6, n. 2, p. 45-61, 2009.

<https://doi.org/10.5216/rbn.v6i2.12854>

DANTAS, Vinicius de Lima; BATALLA, Marco Antônio. Can antiherbivory resistance explain the abundance of woody species in a Neotropical savanna?. **Botany**, v. 90, n. 2, p. 93-99, 2012.

<https://doi.org/10.1139/b11-087>

DANTAS, Vinicius de L.; PAUSAS, Juli G. The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 5, p. 1265-1272, 2013.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12118>

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

<https://doi.org/10.1038/s41467-021-27749-9>

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

<https://doi.org/10.1111/geb.13111>

DEMARCHI, Layon Oreste et al. New records and range extension of a Brazilian Amazon white-sand endemic species: *Roraimaea aurantiaca* Struwe, S. Nilsson & VA Albert (Gentianaceae). **Check List**, v. 19, n. 4, p. 573-580, 2023.

<https://doi.org/10.15560/19.4.573>

DEVECCHI, Marcelo F. et al. Beyond forests in the Amazon: biogeography and floristic relationships of the Amazonian savannas. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 193, n. 4, p. 478-503, 2020.

<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa025>

DINERSTEIN, Eric et al. An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. **BioScience**, v. 67, n. 6, p. 534-545, 2017.

<https://doi.org/10.1093/biosci/bix014>

DONOVAN, Lisa A. et al. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 2, p. 88-95, 2011.

<https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.11.011>

EDWARDS, P. J. 12. INSECT HERBIVORY AND PLANT DEFENCE THEORY. In: **Toward a More Exact Ecology: 30th Symposium of the British Ecological Society**. Cambridge University Press, 1989. p. 275.

FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302–4315, 2017.

<https://doi.org/10.1002/joc.5086>

FRANCO, Augusto Cesar et al. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees**, v. 19, n. 3, p. 326-335, 2005.

<https://doi.org/10.1007/s00468-004-0394-z>

FURLEY, Peter. Tropical savannas: Biomass, plant ecology, and the role of fire and soil on vegetation. **Progress in Physical Geography**, v. 34, n. 4, p. 563-585, 2010.

<https://doi.org/10.1177/0309133310364934>

GIGLIO, L. et al. Collection 6 MODIS Active Fire Product User's Guide Revision B. University of Maryland, Department of Geographical Sciences, 2016. Disponível em: https://modis-fire.umd.edu/files/MODIS_C6_Fire_User_Guide_B.pdf. Acesso em: jul. 2025.

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

<https://doi.org/10.5752/P.2318-2962.2016v26n45p113>

HACKE, Uwe G. et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, v. 126, n. 4, p. 457-461, 2001.

<https://doi.org/10.1007/s004420100628>

HANLEY, Mick E. et al. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 8, n. 4, p. 157-178, 2007.

<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.01.001>

HILÁRIO, Renato R. et al. The fate of an Amazonian savanna: government land-use planning endangers sustainable development in Amapá, the most protected Brazilian state. **Tropical Conservation Science**, v. 10, p. 1940082917735416, 2017.

<https://doi.org/10.1177/1940082917735416>

HOFFMANN, William A. The effects of fire and cover on seedling establishment in a

neotropical savanna. **Journal of ecology**, p. 383-393, 1996.

<https://doi.org/10.2307/2261200>

HOFFMANN, William A.; ORTHEN, Birgit; DO NASCIMENTO, Paula Kielse Vargas.

Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. **Functional Ecology**, p. 720-726, 2003.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2003.00796.x>

HOFFMANN, William A. et al. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology letters**, v. 15, n. 7, p. 759-768, 2012.

<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x>

HUGHES, Colin E.; PENNINGTON, R. Toby; ANTONELLI, Alexandre. Neotropical plant evolution: assembling the big picture. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 171, n. 1, p. 1-18, 2013.

<https://doi.org/10.1111/boj.12006>

JARVIS, Andy et al. Assessment of threats to ecosystems in South America. **Journal for Nature Conservation**, v. 18, n. 3, p. 180-188, 2010.

<https://doi.org/10.1016/j.jnc.2009.08.003>

JIA, Weitao et al. Plant morphological, physiological and anatomical adaption to flooding stress and the underlying molecular mechanisms. **International journal of molecular sciences**, v. 22, n. 3, p. 1088, 2021.

<https://doi.org/10.3390/ijms22031088>

KLINK, Carlos A.; MACHADO, Ricardo B. Conservation of the Brazilian cerrado. **Conservation biology**, v. 19, n. 3, p. 707-713, 2005.

<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>

KUHLMANN, Marcelo; RIBEIRO, José Felipe. Evolução da dispersão de sementes no bioma Cerrado: considerações ecológicas e filogenéticas. **Acta Botânica Brasileira**, v. 30, p. 271-282, 2016.

<https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0331>

LAMBIN, Eric F. et al. The role of supply-chain initiatives in reducing deforestation. **Nature Climate Change**, v. 8, n. 2, p. 109-116, 2018.

<https://doi.org/10.1038/s41558-017-0061-1>

LAWES, Michael J.; MIDGLEY, Jeremy J.; CLARKE, Peter J. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: a savanna/forest contrast. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 2, p. 517-524, 2013.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12035>

LEHMANN, Caroline ER et al. Deciphering the distribution of the savanna biome. **New Phytologist**, v. 191, n. 1, p. 197-209, 2011.

<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03689.x>

LEHMANN, Caroline ER et al. Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. **Science**, v. 343, n. 6170, p. 548-552, 2014.

<https://doi.org/10.1126/science.1247355>

LENTH, R. (2024). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.10.0.

LLERAS, Eduardo; KIRKBRIDE JR, Joseph H. Alguns aspectos da vegetação da Serra do Cachimbo. **Acta Amazonica**, v. 8, n. 1, p. 51-65, 1978.

<https://doi.org/10.1590/1809-43921978081051>

MASSAD, Tara Joy. Plant defences as functional traits: A comparison across savannas differing in herbivore specialization. **Journal of Ecology**, v. 111, n. 12, p. 2552-2567, 2023.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.14196>

MEDEIROS, M. B.; MIRANDA, H. S. Post-fire resprouting and mortality in cerrado woody plant species over a three-year period. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 65, n. 1, p. 53-68, 2008.

<https://doi.org/10.1017/S0960428608004708>

MENDONÇA, Bruno AF de et al. Soil-vegetation relationships and community structure in a "terra-firme"-white-sand vegetation gradient in Virua National Park, northern Amazon, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, n. 02, p. 1269-1293, 2017.

<https://doi.org/10.1590/0001-3765201720160666>

MILLIKEN, William et al. Vegetação amazônica: o quanto não sabemos e o quanto isso importa?. **Kew Bulletin**, v. 65, n. 4, p. 691-709, 2010.

<https://doi.org/10.1007/s12225-010-9236-x>

MIRANDA, I. S.; CARNEIRO FILHO, A. Similaridade florística de algumas savanas amazônicas. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, série Botânica**, v. 10, p. 249-267, 1994.

MIRANDA, I. S.; ABSY, M. L. A flora fanerogâmica das savanas de Roraima. **Homem, ambiente e ecologia no Estado de Roraima. INPA, Manaus**, p. 445-462, 1997.

MIRANDA, I.S., Absy, M.L. & Rebêlo, G.H. (2002) Community structure of woody plants of Roraima savannahs, Brazil. *Plant Ecology* 164: 109–123.

<https://doi.org/10.1023/A:1021298328048>

MIRANDA, I.S., Almeida, S.S. & Dantas, P.J. (2006) Florística e estrutura de comunidades arbóreas em cerrados de Rondônia, Brasil. *Acta Amazonica* 36 (4): 419-430

<https://doi.org/10.1590/S0044-59672006000400004>

MITTERMEIER, R.A., Gil, P.R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier C.G., Lamourex, J. & Fonseca, G.A.B. (2004) *Hotspots revisited: Earth's biologically richest*

and most endangered terrestrial ecoregions. **Conservation International**, Mexico, 392 pp.

MITTERMEIER, R.A., Turner, W.R., Larsen, F.W., Brooks, T.M. & Gascon, C. (2011) Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In: Zachos, F.E. & Habel, J.C. (Eds.) *Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas*. **Springer**, Heidelberg, pp. 3-22.

https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_1

MITTERMEIER, R.A., Myers, N., Thomsen, J.B., Fonseca, G.A.B. & Olivieri, S. (1998) Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* 12: 516-520.

<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.012003516.x>

MUSTIN, Karen et al. Biodiversity, threats and conservation challenges in the Cerrado of Amapá, an Amazonian savanna. **Volume 22, Pags. 107-127**, 2017.

<https://doi.org/10.3897/natureconservation.22.13823>

MYERS, Norman et al. Pontos críticos de biodiversidade para prioridades de conservação. *Nature*, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

<https://doi.org/10.1038/35002501>

NIXON, Bradley et al. Stronger tree size-mortality association with increasing droughts and basal areas: A meta-analysis. *Ecological Indicators*, v. 172, p. 113326, 2025.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2025.113326>

OLIVEIRA-FILHO, Ary T.; RATTER, James A. 6. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: **The cerrados of Brazil**. Columbia University Press, 2002. p. 91-120.

<https://doi.org/10.7312/oliv12042-005>

OVERBECK, Gerhard Ernst et al. Placing Brazil's grasslands and savannas on the map of science and conservation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 56, p. 125687, 2022.

<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2022.125687>

PARKHURST, David Frank; LOUCKS, OL Tamanho ideal da folha em relação ao ambiente. *The Journal of Ecology*, p. 505-537, 1972.

<https://doi.org/10.2307/2258359>

PAUSAS, Juli G. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology*, v. 29, n. 3, p. 315-327, 2015.

<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12372>

PAUSAS, Juli G. Bark thickness and fire regime: another twist. 2017.

<https://doi.org/10.1111/nph.14277>

PAUSAS, Juli G.; KEELEY, Jon E.; SCHWILK, Dylan W. Flammability as an ecological

- and evolutionary driver. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 2, p. 289-297, 2017.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12691>
- PAUSAS, Juli G. et al. Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. **New Phytologist**, v. 217, n. 4, p. 1435-1448, 2018.
<https://doi.org/10.1111/nph.14982>
- PEREIRA, Cássio Cardoso; FERNANDES, Geraldo Wilson. Cerrado Rupestre is not Campo Rupestre: The unknown and threatened savannah on rocky outcrops. **Nature Conservation**, v. 49, p. 131-136, 2022.
<https://doi.org/10.3897/natureconservation.49.89237>
- PESSOA, Marcos José Gomes et al. Composição florística, diversidade e efeitos edáficos em duas comunidades de savanas rochosas na Amazônia e no Cerrado, Brasil. **Ciência Florestal**, v. 31, pág. 1383-1406, 2021.
<https://doi.org/10.5902/1980509841937>
- PIRES-O'BRIEN, MARIA JOAQUINA. Report on a remote swampy rock savanna, at the mid-Jari river basin, Lower Amazon. **Botanical journal of the Linnean Society**, v. 108, n. 1, p. 21-33, 1992.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1992.tb00234.x>
- PIRES, J.M. & Prance, G.T. (1985) The vegetation types of the Brazilian Amazon. In: Prance, G.T. & Lovejoy, T. E. (Eds.) Amazonia. Pergamon Press, Oxford, pp. 109-145.
https://epublications.marquette.edu/liana_articles/498
- PIVELLO, Vânia R. et al. Fire in the Cerrado. In: **Fire in the South American Ecosystems**. Springer, Cham, 2025. p. 113-155.
https://doi.org/10.1007/978-3-031-89372-8_5
- POGGIO, L. et al. SoilGrids 2.0: Producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. **Soil**, v. 7, p. 217–240, 2021.
<https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021>
- POORTER, Lourens et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology**, v. 89, n. 7, p. 1908-1920, 2008.
<https://doi.org/10.1890/07-0207.1>
- R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Versão 4.4.1. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2024. Disponível em: <https://www.R-project.org/>
- RAMOS, Márcio Viana et al. Laticifers, latex, and their role in plant defense. **Trends in plant science**, v. 24, n. 6, p. 553-567, 2019.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.03.006>
- RIBEIRO JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano

SM, Almeida SP, Ribeiro JF (Eds) Cerrado: Ecologia e Flora. Embrapa-CPAC, Planaltina, 151–212.

<http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/186922>

SARMIENTO, G. Savanna Ecosystems in Tropical America. **Tropical Ecological Systems: Trends in Terrestrial and Aquatic Research**, v. 11, p. 223, 2012.

SARTORELLI, Paolo Alessandro Rodrigues et al. Rebrotar após fogo de espécies arbóreas de diferentes grupos fenológicos foliares em cerrado stricto sensu. **Revista Científica Eletrônica de Engenharia Florestal**, v. 6, n. 10, p. 13, 2007.

STIER, Anna et al. The Amazonian savannas of French Guiana: cultural and social importance, biodiversity, and conservation challenges. **Tropical Conservation Science**, v. 13, p. 1940082919900471, 2020.

<https://doi.org/10.1177/1940082919900471>

STRAUSS, Sharon Y.; AGRAWAL, Anurag A. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. **Trends in ecology & evolution**, v. 14, n. 5, p. 179-185, 1999.

[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01576-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01576-6)

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

<https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>

VEHTARI, A., Gelman, A., Simpson, D., Carpenter, B., & Bürkner, P.-C. (2021). Rank-normalization, folding, and localization: An improved R-hat for assessing convergence of MCMC. **Bayesian Analysis**, 16(2), 667–718.

<https://doi.org/10.1214/20-BA1221>

VILLARROEL, D. (2017) Campos e savanas do subandino boliviano: flora, diversidade e fitogeografia. Universidade de Brasília, Brasília, 205 pp.

VILLARROEL, D., Munhoz, C.B.R. & Proença, C.E.B. (2016) Campos y sabanas del Cerrado en Bolivia: delimitación, síntesis terminológica y sus características fisionômicas. *Kempffiana* 12 (1): 47-80.

WIGLEY, Benjamin J. et al. A thorny issue: Woody plant defence and growth in an East African savanna. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 4, p. 1839-1851, 2019.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13140>

WRIGHT, Ian J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.

<https://doi.org/10.1038/nature02403>

WRIGHT, Ian J. et al. Global climatic drivers of leaf size. **Science**, v. 357, n. 6354, p. 917-921, 2017.

<https://doi.org/10.1126/science.aal4760>

YAMAUCHI, Takaki et al. Regulation of root traits for internal aeration and tolerance to soil waterlogging-flooding stress. **Plant physiology**, v. 176, n. 2, p. 1118-1130, 2018.

<https://doi.org/10.1104/pp.17.01157>

Apêndices

Figura S1. Frequência de fogo nas diferentes savanas sul-americanas. Diferentes letras indicam diferenças estatisticamente significativas entre as savanas. Apenas savanas com mais de duas observações foram incluídas na análise.

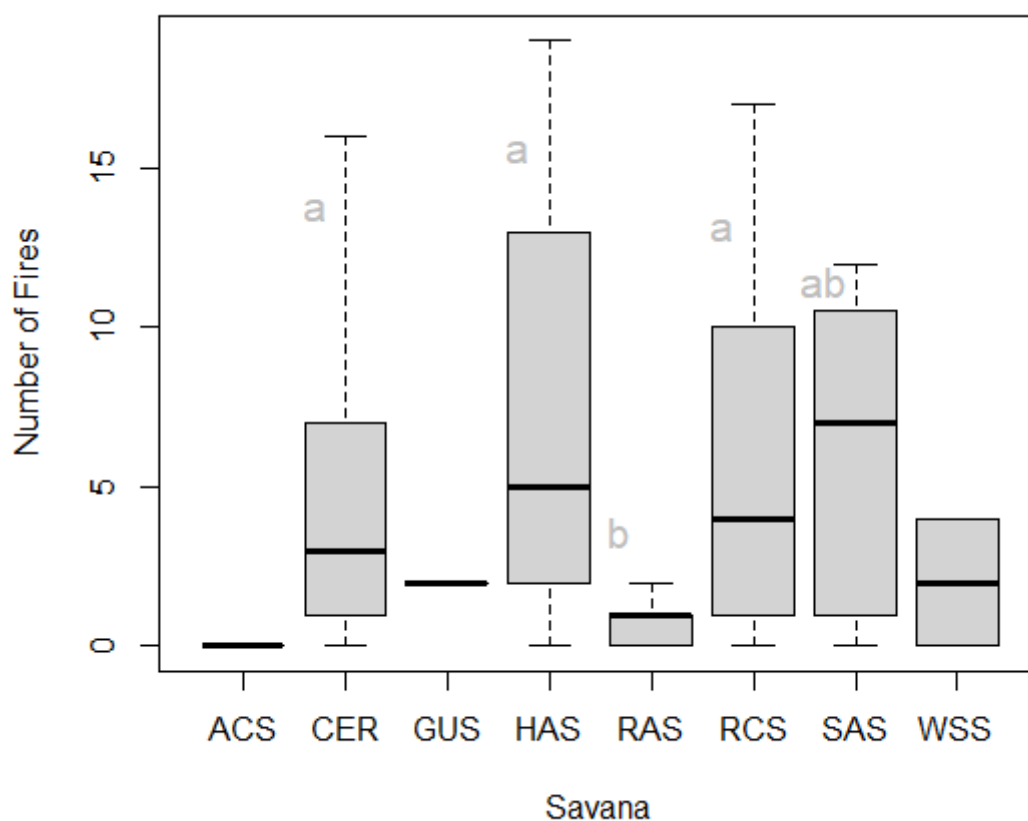


Tabela A1. Referências utilizadas para a compilação dos atributos funcionais.

Ano	Autor(es)	Título	Revista
2018	Abe, Natalia, et al.	Relationships among functional traits define primary strategies in woody species of the Brazilian “cerrado”	Brazilian Journal of Botany
2004	Barbosa, Reinaldo Imbrozio, and Philip Martin Fearnside	Wood density of trees in open savannas of the Brazilian Amazon	Forest Ecology and Management

2022	Bernardino, Paulo N., et al.	Savanna–forest coexistence across a fire gradient	Ecosystems
2010	Bernasol, W.P. & Lima-Ribeiro, M.S.	Spatial distribution pattern and size structure of tree species and its structuring factors in a fragment of the Brazilian cerrado	Hoehnea
2006	Bucci, Sandra J., et al.	Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees	Plant, Cell & Environment
2020	Corrêa Scalon, Marina, et al.	Diversity of functional trade-offs enhances survival after fire in Neotropical savanna species	Journal of Vegetation Science
2022	Dantas, Vinicius L., and Juli G. Pausas	The legacy of the extinct Neotropical megafauna on plants and biomes	Nature Communications
2021	De Antonio, Ariadne C., William A. Hoffmann, and Davi R. Rossatto	The role of morpho-physiological traits in frost tolerance of neotropical savanna trees	Trees
2001	García-Núñez, Carlos, et al.	Seed production and soil seed bank in three evergreen woody species from a neotropical savanna	Journal of Tropical Ecology
2008	Hao, Guang-You, et al.	Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems	Oecologia
2020	Loram-Lourenço, Lucas, et al.	A structure shaped by fire, but also water: ecological consequences of the variability in bark properties across 31 species from the Brazilian Cerrado	Frontiers in plant science
2011	Markesteyn, Lars, et al.	Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance	New phytologist

2011	Miatto, Raquel C., et al.	Woody vegetation structure of Brazilian Cerrado invaded by <i>Pteridium arachnoideum</i> (Kaulf.) Maxon (Dennstaedtiaceae)	Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants
2010	Poorter, Lourens, et al.	The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species	New phytologist
2011	Ribeiro, Sabina Cerruto, et al.	Above-and belowground biomass in a Brazilian Cerrado	Forest Ecology and Management
2023	Simioni, Priscila F., et al.	Anatomical traits related to leaf and branch hydraulic functioning on Amazonian savanna plants	AoB Plants
2011	Souza, Joao Paulo, et al.	Network analysis of tree crowns distinguishes functional groups of Cerrado species	Plant ecology
2007	Wright, Ian J., et al.	Relationships Among Ecologically Important Dimensions of Plant Trait Variation in Seven Neotropical Forests	Annals of botany
2009	Zanne, Amy E., et al.	Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum	Dryad
2009	Zhang, Yong-Jiang, et al.	Size-dependent mortality in a Neotropical savanna tree: the role of height-related adjustments in hydraulic architecture and carbon allocation	Plant, Cell & Environment

Tabela A2. Espécies indicadoras.

Espécie	stat	p.value	classe
<i>Hancornia speciosa</i>	0,483882	0,005	CER
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	0,612552	0,001	CER
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	0,661093	0,001	CER
<i>Lafoensia pacari</i>	0,563864	0,001	RCS
<i>Roupala montana</i>	0,458436	0,006	ACS
<i>Bowdichia virgilioides</i>	0,442549	0,012	GUS

Qualea multiflora	0,52606	0,002	CER
Byrsonima coccolobifolia	0,442212	0,017	GUS
Piptocarpha rotundifolia	0,552816	0,002	CER
Qualea parviflora	0,571236	0,001	CER
Leptolobium dasycarpum	0,617904	0,001	CER
Tabebuia aurea	0,511489	0,001	CER
Caryocar brasiliense	0,595836	0,001	RCS
Aspidosperma tomentosum	0,606116	0,001	RCS
Pouteria ramiflora	0,577777	0,001	ACS
Eriotheca gracilipes	0,559288	0,056	CER
Machaerium acutifolium	0,640342	0,001	CER
Qualea grandiflora	0,543571	0,001	ACS
Vatairea macrocarpa	0,604406	0,001	ACS
Strychnos pseudoquina	0,617997	0,001	CER
Salvertia convallariodora	0,547601	0,001	ACS
Aspidosperma macrocarpon	0,553519	0,001	CER
Plathymenia reticulata	0,615302	0,001	ACS
Tocoyena formosa	0,486819	0,001	CER
Anacardium occidentale	0,600563	0,018	ACS
Palicourea rigida	0,48269	0,009	HAS
Pouteria torta	0,524246	0,088	CER
Handroanthus ochraceus	0,546339	0,001	CER
Himatanthus obovatus	0,55729	0,001	CER
Pterodon pubescens	0,547094	0,085	CER
Zeyheria montana	0,602939	0,001	RCS
Aegiphila verticillata	0,571928	0,001	SAS
Stryphnodendron adstringens	0,561462	0,001	RCS
Dalbergia miscolobium	0,597891	0,001	CER
Styrax ferrugineus	0,563837	0,007	RCS
Machaerium opacum	0,544285	0,045	CER
Cybistax antisiphilitica	0,758788	0,001	ACS
Coutarea hexandra	0,528235	0,07	SAS
Tapirira guianensis	0,587173	0,089	ACS
Couepia grandiflora	0,609446	0,001	CER
Aspidosperma spruceanum	0,699964	0,019	WSS
Copaifera martii	0,308418	0,067	RAS
Bauhinia rufa	0,527442	0,042	CER
Licania kunthiana	0,688785	0,012	WSS
Albizia niopoides	0,598815	0,037	SAS
Cordia naidophila	0,705301	0,008	WSS
Genipa americana	0,814931	0,004	GUS
Bauhinia pulchella	0,605066	0,095	RAS
Vitex flavens	0,27997	0,095	HAS
Annona crassiflora	0,674688	0,001	CER
Guapira noxia	0,536581	0,042	CER
Kielmeyera rubriflora	0,560552	0,01	RCS
Davilla elliptica	0,619606	0,001	RCS
Kielmeyera coriacea	0,64525	0,001	RCS
Erythroxylum suberosum	0,430128	0,026	CER
Miconia ferruginata	0,632271	0,004	RCS

<i>Ouratea hexasperma</i>	0,541911	0,001	CER
<i>Miconia albicans</i>	0,45219	0,037	RCS
<i>Xylopia aromatica</i>	0,451235	0,063	ACS
<i>Eugenia dysenterica</i>	0,544016	0,014	CER
<i>Annona coriacea</i>	0,607546	0,001	CER
<i>Xylopia sericea</i>	0,620771	0,077	WSS
<i>Cecropia pachystachya</i>	0,412119	0,081	SAS
<i>Calophyllum brasiliense</i>	0,64247	0,023	WSS
<i>Eugenia biflora</i>	0,563441	0,053	WSS
<i>Vochysia divergens</i>	0,293351	0,083	SAS
<i>Miconia prasina</i>	0,705301	0,008	WSS
<i>Psidium guyanense</i>	0,575142	0,02	GUS
<i>Tachigali aurea</i>	0,656094	0,001	CER
<i>Enterolobium gummiferum</i>	0,568224	0,008	CER
<i>Connarus suberosus</i>	0,698091	0,001	CER
<i>Astronium fraxinifolium</i>	0,542395	0,035	CER
<i>Plenckia populnea</i>	0,677553	0,001	RCS
<i>Brosimum gaudichaudii</i>	0,532309	0,001	CER
<i>Rourea induta</i>	0,589391	0,001	CER
<i>Dimorphandra mollis</i>	0,636422	0,001	CER
<i>Schefflera macrocarpa</i>	0,621504	0,008	RCS
<i>Protium heptaphyllum</i>	0,617447	0,001	WSS
<i>Schefflera morototoni</i>	0,703508	0,015	WSS
<i>Matayba guianensis</i>	0,555551	0,04	ACS
<i>Caraipa densifolia</i>	0,289511	0,098	SAS
<i>Maprounea guianensis</i>	0,790282	0,014	ACS
<i>Heisteria densifrons</i>	0,705301	0,005	WSS
<i>Mouriri guianensis</i>	0,358323	0,039	HAS
<i>Sloanea guianensis</i>	0,705301	0,008	WSS
<i>Platonia insignis</i>	0,658995	0,059	WSS
<i>Ficus insipida</i>	0,283119	0,058	SAS
<i>Ficus americana</i>	0,53146	0,097	SAS
<i>Chloroleucon acacioides</i>	0,490535	0,081	SAS
<i>Himatanthus fallax</i>	1	0,002	ACS
<i>Tabebuia ochracea</i>	1	0,002	ACS
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	0,816497	0,003	ACS
<i>Swartzia recurva</i>	1	0,002	ACS
<i>Miconia lepidota</i>	0,792825	0,008	ACS
<i>Cathedra acuminata</i>	1	0,002	ACS
<i>Simarouba amara</i>	0,663546	0,041	ACS
<i>Annona jahnii</i>	0,408248	0,066	GUS
<i>Himatanthus articulatus</i>	1	0,001	GUS
<i>Cassia multijuga</i>	0,57735	0,012	GUS
<i>Peltogyne campestris</i>	0,48795	0,028	GUS
<i>Swartzia laurifolia</i>	0,436436	0,052	GUS
NA	0,547723	0,019	WSS
<i>Acosmium nitens</i>	0,57735	0,012	GUS
<i>Ormosia smithii</i>	0,57735	0,012	GUS
<i>Casearia ulmifolia</i>	0,57735	0,012	GUS
<i>Byrsonima schomburgkiana</i>	0,621059	0,051	HAS

<i>Miconia argyrophylla</i>	0,476731	0,059	WSS
<i>Tibouchina aspera</i>	0,57735	0,012	GUS
<i>Calycolpus goetheanus</i>	0,420742	0,057	SAS
<i>Chomelia tenuiflora</i>	0,446403	0,044	GUS
<i>Randia hebecarpa</i>	0,57735	0,012	GUS
<i>Cupania polyodonta</i>	0,57735	0,012	GUS
<i>Vitex schomburgkiana</i>	0,57735	0,012	GUS
<i>Lacmellea arborescens</i>	0,645497	0,013	WSS
<i>Tabernaemontana macrocalyx</i>	0,547723	0,054	RAS
<i>Bauhinia longipedicellata</i>	0,387298	0,04	RAS
<i>Mimosa acutistipula</i>	0,80416	0,045	RAS
<i>Vitex triflora</i>	0,67082	0,029	RAS
<i>Mezilaurus itauba</i>	0,547723	0,061	RAS
<i>Byrsonima chrysophylla</i>	0,518543	0,097	RAS
<i>Eriotheca globosa</i>	0,6742	0,008	WSS
<i>Miconia cuspidata</i>	0,5	0,061	RAS
<i>Miconia elata</i>	0,316228	0,023	RAS
<i>Miconia manauara</i>	0,223607	0,092	RAS
<i>Trichilia micrantha</i>	0,6742	0,008	WSS
<i>Eugenia flavescens</i>	0,522119	0,09	RAS
<i>Myrcia grandis</i>	0,645497	0,015	WSS
<i>Myrcia sylvatica</i>	0,5	0,052	RAS
<i>Neea macrophylla</i>	0,591608	0,034	RAS
<i>Neea oppositifolia</i>	0,67082	0,026	RAS
<i>Picramnia ferrea</i>	0,223607	0,092	RAS
<i>Piper aequale</i>	0,223607	0,092	RAS
<i>Piper aleyreanum</i>	0,223607	0,092	RAS
<i>Piper arboreum</i>	0,223607	0,092	RAS
<i>Cybianthus penduliflorus</i>	0,223607	0,092	RAS
<i>Schizocalyx cuspidatus</i>	0,497455	0,06	RAS
<i>Esenbeckia cowanii</i>	0,223607	0,092	RAS
<i>Allophylus racemosus</i>	0,316228	0,023	RAS
<i>Simaba guianensis</i>	0,620174	0,022	WSS
<i>Miconia chrysophylla</i>	0,620174	0,019	WSS
<i>Myrcia amazonica</i>	0,316228	0,024	RAS
<i>Cordia myrciifolia</i>	0,434257	0,072	RAS
<i>Begonia guaduensis</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Miconia holosericea</i>	0,536745	0,082	RAS
<i>Tococa guianensis</i>	0,601533	0,02	WSS
<i>Myrcia bracteata</i>	0,447214	0,052	RAS
<i>Erythroxylum squamatum</i>	0,387298	0,04	RAS
<i>Pilocarpus carajaensis</i>	0,387298	0,041	RAS
<i>Solanum rugosum</i>	0,316228	0,031	RAS
<i>Croton cajucara</i>	0,223607	0,089	RAS
<i>Chamaecrista flexuosa</i>	0,223607	0,089	RAS
<i>Casearia arborea</i>	0,316228	0,023	RAS
<i>Erythroxylum rufum</i>	0,61993	0,04	HAS
<i>Bauhinia longicuspis</i>	0,387298	0,037	RAS
<i>Tabernaemontana flavicans</i>	0,620174	0,016	WSS
<i>Tabernaemontana linkii</i>	0,316228	0,025	RAS

<i>Enterolobium schomburgkii</i>	0,316228	0,026	RAS
<i>Miconia affinis</i>	0,55673	0,069	HAS
<i>Tabernaemontana heterophylla</i>	0,316228	0,026	RAS
<i>Matayba inelegans</i>	0,671079	0,022	WSS
<i>Chamaecrista desvauxii</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Helicteres guazumifolia</i>	0,606122	0,052	HAS
<i>Anacardium giganteum</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Astronium gracile</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Annona densicoma</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Guatteria alata</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Guatteria foliosa</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Tetrameranthus laomae</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Xylopia amazonica</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Xylopia barbata</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Xylopia emarginata</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Aspidosperma araracanga</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Aspidosperma schultesii</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Couma utilis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Himatanthus bracteatus</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Ilex divaricata</i>	0,9759	0,007	WSS
<i>Bactris campestris</i>	0,506961	0,069	WSS
<i>Euterpe precatoria</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Mauritia flexuosa</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Mauritiella aculeata</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Oenocarpus bacaba</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Oenocarpus bataua</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Jacaranda copaia</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Cordia exaltata</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Cordia nodosa</i>	0,6742	0,01	WSS
<i>Protium divaricatum</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Protium giganteum</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Protium tenuifolium</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Protium trifoliolatum</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Protium unifoliolatum</i>	0,649037	0,015	WSS
<i>Tetragastris panamensis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Caryocar glabrum</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Caryocar microcarpum</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Exellodendron coriaceum</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Hirtella hispidula</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Hirtella physophora</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Hirtella schultesii</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Licania heteromorpha</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Licania hypoleuca</i>	1	0,001	WSS
<i>Licania longipetala</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Licania micrantha</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Licania mollis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Chrysobalanaceae</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Parinari campestris</i>	0,513399	0,058	WSS
<i>Parinari sprucei</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Caraipa savannarum</i>	0,618643	0,033	WSS

<i>Clusia columnaris</i>	0,6742	0,005	WSS
<i>Clusia nemorosa</i>	0,970282	0,004	WSS
<i>Clusia nitida</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Clusia renggerioides</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Garcinia madruno</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Havetiopsis flexilis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Tovomita longifolia</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Tovomita umbellata</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Buchenavia grandis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Buchenavia suaveolens</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Diospyros guianensis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Sloanea eichleri</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Erythroxylum mucronatum</i>	0,616591	0,017	WSS
<i>Glycydendron amazonicum</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Hevea benthamiana</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Hevea guianensis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Mabea speciosa</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Peltogyne catingae</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Andira trifoliolata</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Hymenolobium modestum</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Leptolobium nitens</i>	0,544264	0,082	HAS
<i>Ormosia discolor</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Pterocarpus amazonicus</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Swartzia anomala</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Swartzia corrugata</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Swartzia grandifolia</i>	0,527046	0,063	WSS
<i>Swartzia tomentifera</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Taralea oppositifolia</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Fabaceae</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Inga lateriflora</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Inga obidensis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Inga paraensis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Inga punctata</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Inga splendens</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Macrolobium acaciifolium</i>	0,650444	0,01	WSS
<i>Parkia discolor</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Parkia ulei</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Zygia ampla</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Potalia amara</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Goupia glabra</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Humiria floribunda</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Sacoglottis guianensis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Lacistema aggregatum</i>	0,611091	0,078	SAS
<i>Aniba megaphylla</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Aniba parviflora</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Endlicheria arenosa</i>	1	0,001	WSS
<i>Licaria martiniana</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Ocotea caudata</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Ocotea gracilis</i>	0,650444	0,014	WSS
<i>Couratari tenuicarpa</i>	0,707107	0,004	WSS

Eschweilera pedicellata	0,707107	0,004	WSS
Gustavia augusta	0,707107	0,004	WSS
Lecythis corrugata	0,707107	0,004	WSS
Hebepetalum humiriifolium	1	0,001	WSS
Roucheria calophylla	0,707107	0,004	WSS
Blepharandra intermedia	0,707107	0,004	WSS
Byrsonima eugeniifolia	0,707107	0,004	WSS
Byrsonima leucophlebia	0,707107	0,004	WSS
Bombacopsis macrocalyx	0,707107	0,004	WSS
Rhodognaphalopsis duckei	0,707107	0,004	WSS
Rhodognaphalopsis faroensis	0,707107	0,004	WSS
Henriettea granulata	0,953463	0,008	WSS
Henriettea horridula	0,707107	0,004	WSS
Henriettella ovata	0,707107	0,004	WSS
Meriania urceolata	0,645497	0,008	WSS
Miconia tomentosa	0,650444	0,014	WSS
Mouriri brachyanthera	0,707107	0,004	WSS
Mouriri densifoliata	0,707107	0,004	WSS
Guarea guidonia	0,707107	0,004	WSS
Guarea pubescens	0,707107	0,004	WSS
Trichilia cipo	0,707107	0,004	WSS
Trichilia quadrijugata	0,707107	0,004	WSS
Trichilia rubra	0,707107	0,004	WSS
Abuta grandifolia	0,66119	0,043	WSS
Brosimum guianense	0,707107	0,004	WSS
Brosimum utile	0,707107	0,004	WSS
Ficus gomelleira	0,705301	0,007	WSS
Ficus guianensis	0,707107	0,004	WSS
Ficus matiziana	0,707107	0,004	WSS
Helicostylis scabra	0,707107	0,004	WSS
Helicostylis tomentosa	0,707107	0,004	WSS
Maquira coriacea	0,707107	0,004	WSS
Pseudolmedia laevigata	0,705301	0,004	WSS
Pseudolmedia laevis	0,707107	0,004	WSS
Virola surinamensis	0,707107	0,004	WSS
Eugenia citrifolia	0,707107	0,004	WSS
Eugenia ferreiraeana	0,707107	0,004	WSS
Eugenia pseudopsidium	0,707107	0,004	WSS
Myrcia	1	0,001	WSS
Myrcia cuprea	0,559547	0,037	WSS
Myrcia eximia	0,707107	0,004	WSS
Ouratea discophora	0,707107	0,004	WSS
Ouratea odora	0,707107	0,004	WSS
Aptandra tubicina	0,707107	0,004	WSS
Chaunochiton loranthoides	0,707107	0,004	WSS
Dulacia candida	0,707107	0,004	WSS
Heisteria laxiflora	0,707107	0,004	WSS
Chaetocarpus schomburgkianus	0,6742	0,005	WSS
Pera bicolor	0,664211	0,007	WSS
Pera decipiens	0,664211	0,007	WSS

<i>Pera distichophylla</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Amanoa gracillima</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Amanoa guianensis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Richeria grandis</i>	0,650444	0,014	WSS
<i>Podocalyx loranthoides</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Panopsis rubescens</i>	0,650444	0,01	WSS
<i>Quiina tinifolia</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Duroia eripila</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Duroia nitida</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Duroia paraensis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Faramea corymbosa</i>	0,69345	0,017	WSS
<i>Ferdinandusa rudgeoides</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Isertia parviflora</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Isertia rosea</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Kutchubaea insignis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Morinda tenuiflora</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Pagamea coriacea</i>	1	0,001	WSS
<i>Pagamea guianensis</i>	0,74305	0,027	WSS
<i>Platycarpum egleri</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Posoqueria</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Psychotria capitata</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Remijia firmula</i>	0,615392	0,024	WSS
<i>Casearia pitumba</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Matayba opaca</i>	0,953463	0,008	WSS
<i>Talisia cupularis</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Elaeoluma schomburgkiana</i>	0,9759	0,006	WSS
<i>Manilkara</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Micropholis cylindrocarpa</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Pouteria caimito</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Pouteria cuspidata</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Qualea verruculosa</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Ruizterania retusa</i>	1	0,001	WSS
<i>Vochysia ferruginea</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Vochysia glaberrima</i>	0,6742	0,005	WSS
<i>Vochysia obscura</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Vochysia revoluta</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Vochysia</i>	0,707107	0,004	WSS
<i>Guatteria schomburgkiana</i>	0,707107	0,006	WSS
<i>Annona angustifolia</i>	0,707107	0,006	WSS
<i>Guatteria duckeana</i>	0,707107	0,006	WSS
<i>Chaunochiton angustifolium</i>	0,707107	0,006	WSS
<i>Attalea microcarpa</i>	0,707107	0,006	WSS
<i>Bactris simplicifrons</i>	0,707107	0,006	WSS
<i>Desmoncus phoenicocarpus</i>	0,707107	0,006	WSS
<i>Mauritia carana</i>	0,707107	0,006	WSS
<i>Mauritiella armata</i>	0,504998	0,073	WSS
<i>Gongylolepis martiana</i>	0,628281	0,015	WSS
<i>Gaulettia racemosa</i>	0,707107	0,006	WSS
<i>Hirtella glabrata</i>	0,707107	0,006	WSS
<i>Clusia nascimentojuniorii</i>	0,707107	0,006	WSS

Mabea uleana	0,707107	0,006	WSS
Aldina heterophylla	0,707107	0,006	WSS
Dimorphandra campinarum	0,707107	0,006	WSS
Macrobium punctatum	0,707107	0,006	WSS
Ormosia trifoliolata	0,707107	0,006	WSS
Parkia igneiflora	0,707107	0,006	WSS
Macrobium gracile	0,707107	0,006	WSS
Macrobium huberianum	0,707107	0,006	WSS
Vitex duckei	0,707107	0,006	WSS
Ocotea debilis	0,707107	0,006	WSS
Acmanthera minima	0,707107	0,006	WSS
Catostemma sclerophyllum	0,707107	0,006	WSS
Macairea theresiae	0,707107	0,006	WSS
Miconia gratissima	0,707107	0,006	WSS
Miconia subsimplex	0,707107	0,006	WSS
Emmotum orbiculatum	0,707107	0,006	WSS
Ficus mathewsii	0,707107	0,006	WSS
Ficus trigona	0,707107	0,006	WSS
Myrcia saxatilis	0,707107	0,006	WSS
Neea obovata	0,707107	0,006	WSS
Ouratea spruceana	0,707107	0,006	WSS
Ternstroemia dentata	0,616591	0,015	WSS
Ternstroemia pungens	0,707107	0,006	WSS
Pogonophora schomburgkiana	0,650444	0,012	WSS
Cybianthus reticulatus	0,707107	0,006	WSS
Sterigmapetalum plumbeum	0,707107	0,006	WSS
Kutchubaea oocarpa	0,707107	0,006	WSS
Remijia amazonica	0,650444	0,016	WSS
Adiscanthus fusciflorus	0,707107	0,006	WSS
Ixora intensa	0,707107	0,006	WSS
Remijia morilloi	0,707107	0,006	WSS
Semaphyllanthus obovata	0,707107	0,006	WSS
Talisia ghilleana	0,707107	0,006	WSS
Pradosia schomburgkiana	0,6742	0,009	WSS
Achatocarpus nigricans	0,426401	0,02	SAS
Annona paludosa	0,371343	0,083	SAS
Commiphora leptophloeos	0,444358	0,06	HAS
Kielmeyera paniculata	0,426401	0,015	SAS
Crateva tapia	0,301511	0,033	SAS
Mabea paniculata	0,484037	0,073	HAS
Calliandra laxa	0,430456	0,09	SAS
Chloroleucon tenuiflorum	0,426401	0,015	SAS
Piptadenia robusta	0,426401	0,022	SAS
Senna alata	0,677638	0,056	SAS
Senna georgica	0,522233	0,031	SAS
Senna reticulata	0,603023	0,023	SAS
Swartzia latifolia	0,511766	0,053	HAS
Helicteres pentandra	0,424999	0,079	HAS
Pavonia malacophylla	0,741881	0,036	SAS
Erythrochiton fallax	0,301511	0,033	SAS

Banara guianensis	0,522233	0,031	SAS
Attalea maripa	0,426401	0,025	SAS
Clusia nigrolineata	0,426401	0,029	SAS
Sloanea terniflora	0,42799	0,06	SAS
Mabea angustifolia	0,443401	0,082	HAS
Emmotum fagifolium	0,383378	0,079	SAS
Byrsonima gardneriana	0,455	0,082	SAS
Byrsonima spicata	0,522233	0,039	SAS
Miconia alata	0,535237	0,064	SAS
Miconia stephananthera	0,65107	0,037	HAS
Ouratea cassinifolia	0,42799	0,045	SAS
Piper hispidum	0,323669	0,062	HAS
Chiococca nitida	0,426401	0,025	SAS
Palicourea guianensis	0,515825	0,05	SAS
Symplocos guianensis	0,301511	0,039	SAS
Cynophalla flexuosa	0,362876	0,041	SAS
Maytenus obtusifolia	0,364743	0,028	SAS
Chrysobalanus icaco	0,316548	0,075	SAS
Clusia grandiflora	0,254608	0,1	HAS
Connarus perrottetii	0,359225	0,066	SAS
Guettarda platypoda	0,423426	0,025	SAS
Guatteria maypurensis	0,371343	0,075	SAS
Maytenus oblongata	0,447214	0,031	HAS
Couepia multiflora	0,57735	0,027	HAS
Hirtella paniculata	0,803326	0,023	HAS
Buchenavia tetraphylla	0,698297	0,019	HAS
Erythroxylum oreophilum	0,516398	0,041	HAS
Erythroxylum orinocense	0,365148	0,02	HAS
Croton gossypifolius	0,440386	0,048	HAS
Mabea subsessilis	0,439877	0,086	HAS
Coursetia ferruginea	0,68313	0,021	HAS
Leptolobium stirtonii	0,68313	0,026	HAS
Pithecellobium roseum	0,516398	0,037	HAS
Senna bacillaris	0,484037	0,075	HAS
Swartzia xanthopetala	0,516398	0,032	HAS
Helicteres baruensis	0,56707	0,03	HAS
Calycolpus revolutus	0,365148	0,024	HAS
Eugenia incanescens	0,365148	0,02	HAS
Phyllanthus acuminatus	0,258199	0,063	HAS
Coccoloba savannarum	0,730297	0,012	HAS
Pagamea thyrsoflora	0,440386	0,049	HAS
Palicourea nitidella	0,570899	0,042	HAS
Rosenbergiodendron densiflorum	0,68313	0,026	HAS
Tocoyena neglecta	0,68313	0,027	HAS
Hecatostemon completus	0,516398	0,043	HAS
Aspidosperma ulei	0,509107	0,07	HAS
Himatanthus phagedaenicus	0,68313	0,022	HAS
Godmania aesculifolia	0,538382	0,048	HAS
Hirtella scabra	0,365148	0,047	HAS
Erythroxylum vernicosum	0,57735	0,027	HAS

<i>Copaifera pubiflora</i>	0,516398	0,034	HAS
<i>Bunchosia mollis</i>	0,632456	0,032	HAS
<i>Zanthoxylum fagara</i>	0,3114	0,03	HAS
<i>Erythroxylum barbatum</i>	0,279663	0,083	SAS
<i>Erythroxylum ligustrinum</i>	0,304354	0,086	HAS
<i>Emmotum acuminatum</i>	0,426401	0,026	SAS
<i>Coccoloba ramosissima</i>	0,301511	0,039	SAS
<i>Tocoyena hispidula</i>	0,279663	0,099	SAS
<i>Vitex panshiniana</i>	0,283119	0,066	SAS
<i>Chamaecrista bahiae</i>	0,301511	0,045	SAS
<i>Mabea taquari</i>	0,3114	0,039	HAS
<i>Mimosa schomburgkii</i>	0,57735	0,027	HAS
<i>Senna multijuga</i>	0,670166	0,032	HAS
<i>Myrcianthes cavalcantei</i>	0,258199	0,057	HAS
<i>Rhamnus ulei</i>	0,365148	0,022	HAS
<i>Xylosma benthamii</i>	0,323875	0,046	SAS
<i>Cyrtocarpa velutinifolia</i>	0,516398	0,041	HAS
<i>Vismia cayennensis</i>	0,447214	0,041	HAS
<i>Sorocea sprucei</i>	0,444374	0,047	HAS
<i>Casearia zizyphoides</i>	0,258199	0,059	HAS
<i>Solanum asperum</i>	0,438854	0,066	HAS
<i>Hirtella burchellii</i>	0,258199	0,074	HAS
<i>Byrsonima linguifera</i>	0,547854	0,074	SAS
<i>Guatteria beckii</i>	0,301511	0,024	SAS
<i>Unonopsis floribunda</i>	0,301511	0,024	SAS
<i>Syagrus sancona</i>	0,301511	0,024	SAS
<i>Inga stenoptera</i>	0,301511	0,024	SAS
<i>Inga striolata</i>	0,301511	0,024	SAS
<i>Pterocarpus santalinoides</i>	0,301511	0,024	SAS
<i>Miconia aureoides</i>	0,301511	0,024	SAS
<i>Calliandra glomerulata</i>	0,516398	0,039	HAS
<i>Miconia aplostachya</i>	0,440386	0,059	HAS
<i>Caraipa llanorum</i>	0,365148	0,029	HAS
<i>Machaerium aristulatum</i>	0,365148	0,022	HAS
<i>Henriettea ovata</i>	0,281566	0,078	HAS
<i>Stylogyne orinocensis</i>	0,516398	0,041	HAS
<i>Roucheria schomburgkii</i>	0,258199	0,05	HAS
<i>Palicourea longistipulata</i>	0,447214	0,033	HAS
<i>Miconia crassinervia</i>	0,516398	0,041	HAS
<i>Styrax glaber</i>	0,258199	0,05	HAS
<i>Macrobium campestre</i>	0,365148	0,048	HAS
<i>Maytenus guyanensis</i>	0,365148	0,058	HAS
<i>Hirtella punctillata</i>	0,4	0,044	HAS
<i>Leandra rufescens</i>	0,365148	0,022	HAS
<i>Mouriri dumetosa</i>	0,365148	0,022	HAS
<i>Guettarda macrantha</i>	0,258199	0,052	HAS
<i>Licania savannarum</i>	0,365148	0,026	HAS
<i>Swartzia aptera</i>	0,365148	0,026	HAS
<i>Geonoma deversa</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Geonoma stricta</i>	0,301511	0,037	SAS

<i>Cordia bicolor</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Croton matourensis</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Vismia minutiflora</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Lacistema polystachyum</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Aegiphila bracteolosa</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Diplostropis brasiliensis</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Macrolobium urupaense</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Staminodianthus racemosus</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Byrsonima melanocarpa</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Bellucia acutata</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Bellucia grossularioides</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Miconia minutiflora</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Ficus obtusifolia</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Compsonura ulei</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Myrcia paivae</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Guadua sarcocarpa</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Bredemeyera divaricata</i>	0,283119	0,078	SAS
<i>Alibertia latifolia</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Ryania canescens</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Matayba purgans</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Phenakospermum guyannense</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Cecropia concolor</i>	0,426401	0,027	SAS
<i>Casearia spinescens</i>	0,301511	0,037	SAS
<i>Copernicia alba</i>	0,426401	0,025	SAS
<i>Vasconcellea glandulosa</i>	0,426401	0,025	SAS
<i>Couepia uiti</i>	0,412783	0,033	SAS
<i>Diospyros hispida</i>	0,559928	0,001	CER
<i>Croton draconoides</i>	0,301511	0,032	SAS
<i>Hura crepitans</i>	0,301511	0,032	SAS
<i>Vitex pseudolea</i>	0,301511	0,032	SAS
<i>Calliandra trinervia</i>	0,301511	0,032	SAS
<i>Cenostigma pluviosum</i>	0,426401	0,025	SAS
<i>Inga ingoides</i>	0,297347	0,061	SAS
<i>Trichilia stellatomentosa</i>	0,426401	0,025	SAS
<i>Seguiera paraguayensis</i>	0,301511	0,032	SAS
<i>Coccoloba paraguariensis</i>	0,301511	0,032	SAS
<i>Ruprechtia brachysepala</i>	0,301511	0,032	SAS
<i>Ruprechtia exploratricis</i>	0,426401	0,025	SAS
<i>Casearia aculeata</i>	0,301511	0,032	SAS
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	0,412783	0,042	SAS
<i>Aloysia virgata</i>	0,297347	0,057	SAS
<i>Psychotria ernestii</i>	0,301511	0,026	SAS
<i>Acalypha stenoloba</i>	0,301511	0,026	SAS
<i>Mabea anomala</i>	0,301511	0,026	SAS
<i>Erythrina dominguezii</i>	0,301511	0,026	SAS
<i>Seguiera americana</i>	0,301511	0,026	SAS
<i>Machaonia brasiliensis</i>	0,301511	0,026	SAS
<i>Sphinctanthus microphyllus</i>	0,301511	0,026	SAS
<i>Solanum conglobatum</i>	0,301511	0,026	SAS
<i>Austroeupatorium inulaefolium</i>	0,316228	0,016	RAS

<i>Gongylolepis benthamiana</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Stenopadus talaumifolius</i>	0,316228	0,016	RAS
<i>Blechnum schomburgkii</i>	0,316228	0,021	RAS
<i>Archytea triflora</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Bonnetia paniculata</i>	0,387298	0,026	RAS
<i>Bonnetia sessilis</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Clusia brachystyla</i>	0,316228	0,016	RAS
<i>Clusia pusilla</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Cyathea villosa</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Bejaria sprucei</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Vaccinium puberulum</i>	0,223607	0,094	RAS
<i>Mabea montana</i>	0,223607	0,094	RAS
<i>Euphronia guianensis</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Humiria crassifolia</i>	0,316228	0,016	RAS
<i>Hyptidendron arboreum</i>	0,316228	0,016	RAS
<i>Calliandra tsugoides</i>	0,223607	0,094	RAS
<i>Chamaecrista polystachya</i>	0,316228	0,016	RAS
<i>Chamaecrista roraimae</i>	0,356583	0,061	RAS
<i>Machaerium quinata</i>	0,387298	0,027	RAS
<i>Bonyunia antoniifolia</i>	0,223607	0,094	RAS
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Byrsonima concinna</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Pachira minor</i>	0,316228	0,016	RAS
<i>Henriettea maroniensis</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Macairea pachyphylla</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Macairea thyrsoiflora</i>	0,372454	0,038	RAS
<i>Miconia phaeophylla</i>	0,316228	0,016	RAS
<i>Miconia tetraspermoides</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Ouratea roraimae</i>	0,223607	0,094	RAS
<i>Poecilandra retusa</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Psychotria cardiomorpha</i>	0,223607	0,094	RAS
<i>Remijia densiflora</i>	0,316228	0,016	RAS
<i>Remijia roraimae</i>	0,387298	0,024	RAS
<i>Pouteria rigida</i>	0,316228	0,021	RAS
<i>Pradosia beardii</i>	0,316228	0,021	RAS
<i>Solanum campaniforme</i>	0,316228	0,016	RAS
<i>Bonyunia superba</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Caraipa tereticaulis</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Clusia schomburgkiana</i>	0,316228	0,015	RAS
<i>Clusia tabulamontana</i>	0,316228	0,015	RAS
<i>Cyrilla racemiflora</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Dacryodes roraimensis</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Dicymbe uaiparuensis</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Eugenia protenta</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Graffenrieda weddellii</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Ilex paujiensis</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Ilex polita</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Licania incana</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Licania lasserii</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Maytenus planifolia</i>	0,223607	0,086	RAS

<i>Myrcia albidotomentosa</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Myrsine nitida</i>	0,316228	0,015	RAS
<i>Ochthocosmus longipedicellatus</i>	0,316228	0,015	RAS
<i>Ochthocosmus roraimae</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Parinari maguirei</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Piptocoma roraimensis</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Rogersonanthus arboreus</i>	0,316228	0,015	RAS
<i>Schefflera coriacea</i>	0,316228	0,015	RAS
<i>Schefflera sessiliflora</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Swartzia aymardii</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Taralea cordata</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Taralea crassifolia</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Vantanea minor</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Digomphia laurifolia</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Abarema jupunba</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Clusia fockeana</i>	0,316228	0,016	RAS
<i>Clusia huberi</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Croton palanostigma</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Cybianthus duidae</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Ilex retusa</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Ocotea duidensis</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Pagamea capitata</i>	0,316228	0,015	RAS
<i>Palicourea crocea</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Panopsis sessilifolia</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Rudgea hostmanniana</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Abarema ferruginea</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Byrsonima tillettii</i>	0,316228	0,015	RAS
<i>Clusia amabilis</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Clusia crassifolia</i>	0,316228	0,015	RAS
<i>Clusia savannarum</i>	0,316228	0,015	RAS
<i>Cybianthus quelchii</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Daphnopsis longipedunculata</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Dicymbe fraterna</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Euceraea nitida</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Ochthocosmus attenuatus</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Ouratea subamplexicaulis</i>	0,316228	0,015	RAS
<i>Swartzia parvifolia</i>	0,223607	0,086	RAS
<i>Symplocos pycnophylla</i>	0,316228	0,015	RAS
<i>Taralea reticulata</i>	0,316228	0,015	RAS
<i>Duguetia yeshidan</i>	0,223607	0,088	RAS
<i>Xylopia frutescens</i>	0,223607	0,088	RAS
<i>Cereus hexagonus</i>	0,223607	0,088	RAS
<i>Capparidastrum frondosum</i>	0,223607	0,088	RAS
<i>Erythroxylum roraimae</i>	0,223607	0,088	RAS
<i>Eschweilera wachenheimii</i>	0,223607	0,088	RAS
<i>Exostyles amazonica</i>	0,223607	0,088	RAS
<i>Christiana mennegae</i>	0,223607	0,088	RAS
<i>Pachira flaviflora</i>	0,223607	0,088	RAS
<i>Eugenia minuscula</i>	0,223607	0,088	RAS
<i>Phyllanthus juglandifolius</i>	0,223607	0,088	RAS

Cybianthus resinosus	0,223607	0,088	RAS
Casearia guianensis	0,223607	0,088	RAS
