

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS**  
**Instituto de Ciências Biológicas – Departamento de Botânica**  
**Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal**

Thays Neris Alves

**BIOGEOGRAFIA FUNCIONAL DE *KIELMEYERA* MART. & ZUCC  
(CALOPHYLLACEAE) EM BIOMAS DA AMÉRICA DO SUL**

Belo Horizonte

2025

Thays Neris Alves

**BIOGEOGRAFIA FUNCIONAL DE *KIELMEYERA* MART. & ZUCC  
(CALOPHYLLACEAE) EM BIOMAS DA AMÉRICA DO SUL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Danilo Rafael Mesquita Neves

Coorientadora: Dra. Rafaela Jorge Trad

Belo Horizonte

2025

043

Alves, Thays Neris.

Biogeografia funcional de *Kielmeyera* Mart. & Zucc (Calophyllaceae) em biomas da América do Sul [manuscrito] / Thays Neris Alves. – 2025.

53 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Prof. Dr. Danilo Rafael Mesquita Neves. Coorientadora: Dra. Rafaela Jorge.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

1. Morfologia Vegetal. 2. Cerrado. 3. Mata Atlântica. I. Neves, Danilo Rafael Mesquita. II. Jorge, Rafaela. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 581



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
COLEGIADO DO CURSO DE GRADUAÇÃO PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

**FOLHA DE APROVAÇÃO**

**DEFESA DE DISSERTAÇÃO**

**THAYS NERIS ALVES - MATRÍCULA 2023702920**

**DATA DA DEFESA : 26 DE SETEMBRO DE 2025**

**"BIOGEOGRAFIA FUNCIONAL DE *KIELMEYERA* MART. & ZUCC  
(CALOPHYLLACEAE) EM BIOMAS DA AMÉRICA DO SUL"**

**Comissão Examinadora**

Dr. Danilo Rafael Mesquita Neves (UFMG)

Dra. Priscilla de Paula Loiola (Universidade Estadual Paulista)

Dra. Juliana Lischka Sampaio Mayer (Universidade Estadual de Campinas)

Belo Horizonte, 26 de setembro de 2025.

Assinatura da banca examinadora:



**Magistério Superior**, em 26/09/2025, às 16:33, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Priscilla de Paula Loiola, Usuária Externa**, em 01/10/2025, às 18:56, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Juliana Lischka Sampaio Mayer, Usuária Externa**, em 04/11/2025, às 17:59, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufmg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **4574654** e o código CRC **E940522F**.

---

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao programa de pós-graduação em Biologia Vegetal da UFMG e a Capes pela bolsa fornecida durante o meu mestrado.

Ao meu orientador Danilo Neves e coorientadora Rafaela J. Trad, agradeço imensamente pela orientação nestes dois anos de mestrado. Eu entrei no mestrado querendo me aprofundar em uma área nova e a orientação de vocês me forneceu a base e a direção para que isso ocorresse, além de terem aberto muitas portas para que eu pudesse conhecer outros professores e pesquisadores incríveis. A orientação sempre foi muito didática e paciente quando eu precisei, aprecio muito a carreira de ambos e as uso como exemplo para a minha.

Agradeço também ao meu melhor amigo Mateus, eu não poderia pedir um amigo melhor no mundo, ele esteve sempre ao meu lado em todos os sentidos da vida. Deixo um agradecimento muitíssimo especial ao meu namorado Lucas que é uma pessoa carinhosa e paciente e esteve ao meu lado nos momentos bons e ruins. Além disso, foi uma das pessoas que me ajudou no trabalho, ele montou os notebooks no Python para que eu pudesse realizar as análises de venação que era um processo novo para mim. Deixo um agradecimento aos meus pais Ivonete e Demerval que são meus pilares, os dois batalharam muito na vida para que seus filhos pudessem estudar e eu tenho grande admiração e serei sempre imensamente grata pelos esforços e sacrifícios que fizeram por mim e pelos meus irmãos. Os meus irmãos foram muito importantes nesse processo também, a gente está sempre enchendo o saco um do outro e isso diverte os meus dias, além de um apoiar muito o outro. Deixo um agradecimento a minha psicóloga Daiane também que está comigo a mais de 2 anos e me acompanhou em todos os processos do mestrado e acontecimento da minha vida, foi muito importante para o meu crescimento como pessoa ter sua palavra.

Gostaria de deixar um agradecimento especial a todos que participaram dessa pesquisa. A prof. Dra. Letícia Souto e ao laboratório de Anatomia vegetal da UFSCar agradeço por terem me recebido em seu laboratório e participado das análises descritivas das lâminas anatômicas, além de ter compartilhado muitos ensinamentos e discussões que foram essenciais para este trabalho e para minha jornada. Agradeço a prof. Dra. Rosy Isaías também que me forneceu espaço em seu laboratório para que eu pudesse processar meu material e me auxiliou no uso dos equipamentos, agradeço aos alunos do laboratório de Anatomia e Histoquímica de Galhas por todo o auxílio especialmente as doutorandas Mariana e a Ivonette que me ajudaram muito nesse processo, além de tornarem o meu período lá mais leve.

Agradeço ao Prof. Dr. Mário Tommasiello que nos forneceu o equipamento de raio-x e nos recebeu. Deixo meus agradecimentos também à doutoranda Gabriela, que nos ajudou na utilização do equipamento e tirou todas as nossas dúvidas.

Agradeço aos herbários BHCb e UEC pelos materiais fornecidos. Eu sei o quanto é difícil o trabalho dos herbários e o quanto é complexo fornecer material. Sem o apoio dos herbários este estudo não seria realizado. Deixo um agradecimento especial a Livia e Camila do Herbário da UEC que separam todo o material e me auxiliaram na retirada das folhas para que eu pudesse coletar com mais praticidade.

Quero deixar um agradecimento especial a equipe de campo que coletou o meu material para os testes de reidratação em um campo de 20 dias. Foi um campo intenso e com muitas coletas, então deixo meus agradecimentos a Catherine, Lauren, Yuri e Kleiperry.

Gostaria de agradecer ao laboratório que pertenceço, o laboratório de Macroecologia da UFMG. Esse foi o laboratório mais acolhedor do qual já participei, todos são muito unidos e com pesquisas maravilhosas. Deixo um agradecimento especial às minhas amigas Catherine e Lorena que tornaram meus dias mais leves e divertidos dentro e fora do laboratório, vocês duas são muito carinhosas e ótimas amigas dentro e fora da academia. Lorena me ajudou muito na coleta do meu material no herbário do BHCb também, tornou o processo divertido e leve, além de ser uma ótima ouvinte e ter os melhores conselhos para a vida. Catherine foi minha colega de apartamento, uma das coisas que mais vou sentir saudades dos horários de almoço em que assistimos Ted Lasso, Cath você é uma das pessoas mais bondosas e amorosas que já conheci.

## RESUMO

O uso de atributos funcionais é frequentemente utilizado para entender a distribuição das espécies em resposta a diferentes variáveis ambientais, demonstrando a diversidade funcional das plantas. Aqui, avaliamos a variação de atributos funcionais do gênero *Kielmeyera*, onde suas espécies tendem a ocorrer em áreas com solos rasos, pobres em nutrientes e algum nível de restrição hídrica. O gênero é amplamente distribuído na América do Sul, com maior predominância no Brasil, nos domínios do Cerrado e da Mata Atlântica. Dados de atributos funcionais foliares foram coletados com o intuito de montar um banco de dados para *Kielmeyera*. Os atributos foram majoritariamente foliares, com dois atributos morfológicos, sete anatômicos e três relacionados à venação; também coletamos a presença de xilopódio nas espécies de *Kielmeyera*. A variação dos atributos funcionais das espécies foi analisada usando PCA, onde foram analisados o conjunto das 27 utilizando suas formas de vida e métricas de diversidade funcional. A relação dos atributos com as variáveis ambientais foi feita por meio de RLQ com um conjunto de 20 espécies do gênero. As espécies apresentaram estratégias funcionais distintas, onde foi observado um gradiente funcional que varia das vegetações secas às úmidas, onde os atributos funcionais de áreas de Cerrado/campo rupestre foram opostos aos de restinga, e a vegetação de floresta sazonal apresentou valores intermediários. Encontramos baixa riqueza funcional e alta divergência funcional, que mostrou que o gênero possui estratégias amplas, principalmente para as formas de vida subarbusto e árvore pequena, refletindo a maior distribuição dessa forma de vida do gênero *Kielmeyera*. A presença de xilopódios foi associada a atributos relacionados à seca e eficiência hídrica, reforçando a importância de estratégias adaptativas especializadas no gênero.

Palavras-chave: Cerrado; Mata Atlântica; atributos funcionais; variáveis ambientais.

## ABSTRACT

The use of functional traits is frequently employed to understand species distribution in response to different environmental variables, revealing the functional diversity of plants. Here, we evaluated the variation in functional traits of the genus *Kielmeyera*, whose species tend to occur in areas with shallow soils, low nutrient availability, and some degree of water limitation. The genus is widely distributed in South America, with its highest predominance in Brazil, within the Cerrado and Atlantic Forest domains. Leaf functional trait data were collected with the aim of building a database for *Kielmeyera*. Most of the traits were leaf-related, including two morphological traits, seven anatomical traits, and three related to venation; we also recorded the presence of xylopodia in *Kielmeyera* species. The variation in functional traits among species was analyzed using PCA, in which the set of 27 traits was evaluated considering their life forms and functional diversity metrics. The relationship between traits and environmental variables was assessed through RLQ analysis using a dataset of 20 species of the genus. The species exhibited distinct functional strategies, revealing a functional gradient ranging from dry to moist vegetation types, in which functional traits of Cerrado/Campo rupestre environments contrasted with those of Restinga, while seasonal forest vegetation presented intermediate values. We found low functional richness and high functional divergence, indicating that the genus displays broad functional strategies, especially in subshrub and small-tree life forms, reflecting their wider distribution within *Kielmeyera*. The presence of xylopodia was associated with traits related to drought and water-use efficiency, reinforcing the importance of specialized adaptive strategies in the genus.

Keywords: Cerrado; Atlantic Forest; functional traits; environmental variables

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 - Área foliar em cm<sup>2</sup> medidas no teste de reidratação das 3 espécies do gênero *Kielmeyera*. 22
- Figura 2 - Espaço funcional contribuído por meio de PCA em 13 características medidas das 27 espécies do gênero *Kielmeyera*. 35
- Figura 3 - Espaço funcional contribuído por meio de PCA específico as para formas de vida **(a)** Shrub; **(b)** Subshrub; **(c)** Tree; **(d)** Small Tree, distribuídas no espaço global. 37
- Figura 4 - Correlação de Person **(a)** entre variáveis ambientais e as coordenadas dos locais no primeiro eixo da análise RLQ e **(b)** entre os atributos das espécies e as coordenadas dos sítios no primeiro eixo da análise RLQ. 39
- Figura 5 - Distribuição espacial dos valores do primeiro eixo da análise RLQ. 40
- Figura 6 - Distribuição das médias das fitofisionomias. 41

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Classificação morfológica de forma de vida e presença de xilopódio nas 27 espécies do gênero *Kielmeyera* retiradas da literatura. 28

Tabela 2 - Atributos morfológicos e de venação foliar das 27 espécies do gênero *Kielmeyera*. 30

Tabela3 - Características anatômicas foliares avaliadas em 27 espécies do gênero *Kielmeyera*. 33

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

BHCH	Herbário da Universidade Federal de Minas Gerais
BIO1	Temperatura média anual
BIO12	Precipitação Anual
BIO13	Precipitação do mês mais chuvoso
BIO14	Precipitação do mês mais seco
BIO15	Sazonalidade da Precipitação (Coeficiente de Variação)
BIO2	Amplitude Diurna Média
BIO3	Isotermacidade (BIO2/BIO7)
BIO4	Sazonalidade da temperatura
BIO5	Temperatura máxima do mês mais quente
BIO6	Temperatura mínima do mês mais frio
BIO7	Amplitude térmica anual (BIO5-BIO6)
CAPES	Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior
CB	Colênquima nas bordas
Cloudtcp	Interceptação de nuvens (mm)
CM	Cristais no mesófilo
DaysFrost	Número de dias com geada (dias)
EB	Esclerênquima nas bordas
EMPRABA	Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
FDiv	Divergência Funcional
FEAN	Folha Estômatos Anfiestomáticos
FEHI	Folha Estômatos Hipoestomáticos
FHE	Folha heterobárca
FHO	Folha homobárca

FRic	Riqueza Funcional
GrassCover	Cobertura herbácea (% superfície do solo coberta por ervas e gramíneas)
HAF	Hipoderme em ambas as faces
HFAB	Hipoderme na face abaxial
HL	Hipoderme lignificada
HP	Hipoderme parenquimática
HP	Hipoderme parenquimática
HyperSeas	Hipersazonalidade (%precipitação em déficit e excesso);
INPE	Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais
MD	Mesofilo dorsiventral
MH	Mesofilo Homogêneo
MI	Mesofilo isobilateral
NTT	NeoTropTree
PB	Parênquima nas bordas
PCA	Análise de Componentes Principais
PrecAnn	Precipitação anual (mm)
PrecDryP	Precipitação do mês mais seco (mm)
PrecSeas	Sazonalidade da precipitação (% coeficiente de variação precipitação mensal)
PreWetP	Precipitação do mês mais chuvoso (mm)
PT	Presença de Tricomas
RLQ	Environmental variables (R), species abundances (L) and functional traits (Q)
SLA	Área Foliar Específica
SoilDrain	Classes de drenagem do solo
SoilFert	Fertilidade do solo com base na média de TBS (% saturação de bases totais)
SoilWaterStorage	Armazenamento de água no solo

SRTM Shuttle Radar Topography Mission

TempAnn Temperatura média anual (°C)

TempAnnRng Amplitude anual de temperatura (°C)

TempDayRng Amplitude térmica média diária (°C)

TempMax Temperatura máxima média do mês mais quente (°C)

TempMin Temperatura mínima do mês mais frio (°C)

TemSeas Sazonalidade da temperatura (°C)

UEC Herbário da Universidade Estadual de Campinas

VLA Densidade de Veias

WaterDefDur Duração do período de excesso de déficit hídrico (dias)

WaterDefSev Gravidade do período de excesso de déficit hídrico (mm)

WaterExcDur Duração do período de excesso de água (dias)

WaterExcSev Gravidade do período de excesso de água (mm)

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL .....	14
REFERÊNCIAS .....	15
INTRODUÇÃO .....	17
MATERIAL E MÉTODOS .....	19
Área de Estudo .....	19
Classificação de forma de vida e coleta de dados da literatura .....	20
Coleta e reidratação do material herborizado.....	22
Coleta de dados de venação utilizando Raios-X .....	23
Coleta de dados anatômicos .....	23
Análises de dados.....	25
RESULTADOS.....	27
Classificação de forma de vida, variação morfológica e padrões de venação foliar .....	27
Variações anatômicas da folha.....	31
Espaço funcional e métricas de diversidade funcional.....	35
Associações entre atributos funcionais e variáveis ambientais .....	37
DISCUSSÃO.....	41
Estratégias funcionais entre as formas de vida.....	42
Variação dos atributos funcionais ao longo do gradiente ambiental.....	43
Vegetações do Cerrado.....	43
Vegetações da Mata Atlântica.....	45
CONCLUSÃO .....	46
REFERÊNCIAS .....	46

## INTRODUÇÃO GERAL

A região neotropical engloba diversos biomas com ambientes desérticos a florestais (Antonelli & Sanmartín, 2011; Lima et al., 2018) e que se estendem do centro do México ao sul do Brasil, incluindo a América central, as ilhas do Caribe e a maior parte da América do Sul (Schulz, 2005). Somente nessa região são encontradas 37% das espécies do mundo (Antonelli & Sanmartín, 2011), a variação ambiental dentro desses biomas distintos pode exercer diferentes pressões seletivas e levar a combinações variadas de características nas plantas. Aqui focamos no Cerrado e na Mata Atlântica, onde o gênero *Kielmeyera* Mart. & Zucc. ocorre, com o objetivo de analisar os atributos funcionais do gênero em diferentes ambientes.

O gênero *Kielmeyera* é composto por 53 espécies (Trad, 2019) e é um dos 14 gêneros pertencentes à família Calophyllaceae J. Agardh (Stevens, 2011). Dentre as espécies do gênero *Kielmeyera* muitas são restritas geograficamente e endêmicas, com poucas espécies com ampla distribuição (*K. coriacea* Mart. & Zucc. e *K. major* (Saddi) R.J. Trad). No Brasil as espécies são distribuídas em 18 estados e Distrito Federal e os estados Espírito Santo, Bahia e Minas Gerais possuem a maior concentração de espécies endêmicas do gênero (Trad, 2019). O gênero ocorre em ambientes distintos do Cerrado e da Mata Atlântica e apresentam formas de vida que vão desde arbustos, subarbustos a árvores que chegam a 30m de altura (Trad, 2019).

O Cerrado é a savana mais diversificada do mundo com cerca de 44% da flora endêmica sendo o segundo maior domínio do Brasil (Klink & Machado, 2005) e é composto por um complexo de biomas florestais, savânicos e campestres (Ribeiro & Walter, 2008; Batalha, 2011). A formação dessas vegetações é constituída por diversos fatores edáficos e climáticos como solos pobres e ácidos que apresentam alta concentração de alumínio (Haridasan, 1982). A Mata Atlântica é o terceiro maior domínio do Brasil, com cerca de 40% da flora endêmica (Mittermeier et al., 2004). Esse ecossistema se estende por regiões tropicais e subtropicais sendo composto por tipos vegetacionais complexos florestais e não florestais como Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Estacional Decidual, Floresta Ombrófila Aberta, vegetação costeira (Restingas), Manguezais, Dunas e Campos de Altitude (Marques et al., 2015; Fundação SOS Mata Atlântica & INPE, 2024). A diferença entre as vegetações se dá por condições ambientais heterogêneas, alguns exemplos são mudança de temperatura e precipitação que se dá pela distribuição por quase toda a costa brasileira (Vitória et al., 2019) e altitude que pode influenciar na disponibilidade hídrica em escala espacial e temporal (Rosado et al, 2016).

Os fatores que moldam esses dois ecossistemas refletem o gradiente ambiental entre eles e dentro deles. Os atributos funcionais são características do indivíduo que impactam sua aptidão indiretamente (Violle et al., 2007) onde podem apresentar uns conjuntos distintos de formas e funções (Díaz et al., 2016). A área foliar específica (SLA), por exemplo, tende a ser baixa em ambientes com baixa produtividade e alta em ambientes com alta produtividade (Pérez-Harguindeguy et al., 2016). A plasticidade tem um papel importante nas adaptações rápidas ao ambiente e espécies com alto grau de plasticidade têm uma resposta mais rápida a variações ambientais (Sultan, 2000; Fox et al., 2019). No entanto, uma forte pressão seletiva ambiental pode levar à fixação de alelos e, conseqüentemente, atributos, os quais continuam sendo passados a gerações futuras, podendo levar à especialização. Esse processo é chamado de assimilação genética (Ehrenreich & Pfennig, 2015).

Este trabalho tem o objetivo de analisar os atributos funcionais do gênero *Kielmeyera* para investigar a resposta aos diferentes ambientes por onde as espécies se distribuem.

## REFERÊNCIAS

**Antonelli A, Sanmartín I. 2011.** Why are there so many plant species in the Neotropics?. *Taxon* **60**: 403-414.

**Batalha MA. 2011.** O cerrado não é um bioma. *Biota Neotropica* **11**: 21–24.

**Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, et al. 2016.** The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**: 167–171.

**Fox RJ, Donelson JM, Schunter C, Ravasi T, Gaitán-Espitia JD. 2019.** Beyond buying time: the role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **374**: 20180174.

**FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA, INPE. 2024.** *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica período 2022-2023.* URL <http://urlib.net/ibi/8JMKD3MGP3W34T/4C26B5L>. [accessed 20 August 2025].

**Haridasan M. 1982.** Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. *Plant and Soil* **65**: 265–273.

**Klink C, Machado R. 2005.** A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade* **1**: 147-155.

- Lima NE de, Carvalho AA, Lima-Ribeiro MS, Manfrin MH. 2018.** Caracterização e história biogeográfica dos ecossistemas secos neotropicais. *Rodriguésia* **69**: 2209–2222.
- Marques MCM, Silva SM, Liebsch D. 2015.** Coastal plain forests in southern and southeastern Brazil: ecological drivers, floristic patterns and conservation status. *Brazilian Journal of Botany* **38**: 1–18.
- Mittermeier RA, Robles Gil P, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier CG, Lamoreux J, da Fonseca GAB. 2004.** *Hotspots Revisited. Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*. Mexico City, Mexico: Cemex.
- Ribeiro JF, Walter BMT. 2008.** Fitofisionomias do bioma cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF, orgs. *Cerrado: ecologia e flora*. Brasília, DF: Embrapa Cerrados, 151–212
- Rosado BHP, Joly CA, Burgess SSO, Oliveira RS, Aidar MPM. 2016.** Changes in plant functional traits and water use in Atlantic rainforest: evidence of conservative water use in spatio-temporal scales. *Trees* **30**: 47–61.
- Trad RJ. 2019.** *Phylogeny, evolution and taxonomy of Kielmeyera Mart. & Zucc. (Calophyllaceae)*. PhD thesis. University of Campinas, Campinas, Brazil
- Schultz J (Ed.). 2005.** Tropics with year-round rain. In: *The Ecozones of the World: The Ecological Divisions of the Geosphere*. Berlin, Heidelberg: Springer, 215–236.
- Stevens PF. 2001.** *Angiosperm Phylogeny Website*. URL <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. [accessed 20 August 2025].
- Sultan SE. 2000.** Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* **5**: 537–542.
- Vitória AP, Alves LF, Santiago LS. 2019.** Atlantic forest and leaf traits: an overview. *Trees* **33**: 1535–1547.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, et al. 2016.** Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **64**: 715–716.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007.** Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882–892.

## INTRODUÇÃO

A biogeografia funcional é o estudo da distribuição da forma e função em escala espacial de organismos, populações, comunidades, ecossistemas e biomas (Violle et al., 2014). A abordagem amplamente utilizada na área são os atributos funcionais definidos por Violle et al. (2007) como características mensuráveis morfológicas, fisiológicas ou fenológicas do indivíduo que refletem a aptidão dos organismos indiretamente relacionadas a sobrevivência, crescimento e reprodução, relevantes conjuntos de adaptações em comunidades distintas. Um dos objetivos da área inclui compreender as respostas às mudanças ambientais e entender a coerência de distribuição das espécies em diferentes escalas (Violle et al., 2014).

Para entender a distribuição em escala local que condicionam a permanência de um organismo é necessário avaliar os processos heterogêneos que são influenciados por escalas regionais e até mesmo temporais. Esses processos podem esclarecer fatores que limitam ou ampliam a distribuição de espécies, por meio da interpretação de conjunto de atributos funcionais que revelam adaptações a fatores bióticos nos diferentes níveis tróficos e abióticos ao longo do gradiente climático, assim como a adaptações a longo prazo causadas por eventos constantes (Ricklefs & Affiliations, 1987; Díaz et al., 2013). Em biogeografia funcional de plantas, área foliar específica (SLA) é um dos atributos morfológicos mais amplamente utilizados (Vendramini et al., 2002; Gobbi et al., 2011; Rosado et al., 2015; Gong & Gao, 2019; Lourenço Jr. et al., 2021; Kunzi et al., 2025), sendo associado a crescimento, taxa fotossintética, longevidade da folha e investimento de carbono, com uma tendência da área foliar específica ser maior em ambientes ricos em recurso e menor em ambientes pobres em recurso (Pérez-Harguindeguy et al., 2016).

Características morfológicas são frequentemente utilizadas em estudos de atributos funcional pela praticidade, porém existe uma variedade de resposta ao ambiente que podem ser exploradas. As folhas, por exemplo, apresentam diferentes composições estruturais celulares podendo ser classificadas pelas suas adaptações como xerófitas, mesófitas ou hidrófitas (Menezes et al., 2006). Além disso, existe uma complexidade na arquitetura de veias que traz respostas fisiológicas e mecânicas da folha em diferentes condições climáticas (Blonder et al., 2011; Blonder et al., 2020). A alta densidade de nervuras superiores (de terceira ordem em diante) por exemplo, tem um papel funcional fisiológico no transporte a curta distância de água no mesófilo (Kawai & Okada, 2016), com a melhora no fluxo de transpiração e taxas fotossintéticas, e diminuição da vulnerabilidade hidráulica do xilema (Sack & Scoffoni, 2012).

Folhas com elevada densidade de veias tendem a ter menor área foliar em angiospermas (Sack et al., 2012; Scoffoni et al., 2011), característica associada a ambientes mais secos (Scoffoni et al., 2011), onde a disponibilidade de água e a temperatura influenciam o tamanho da folha (Peppe et al., 2011). Loopiness, por sua vez, é o número de caminhos redundantes por onde a água passa (Blonder et al., 2011), sendo vantajosa em eventos onde parte da folha é perdida. Esses atributos e muitos outros podem separar estratégias aquisitivas e conservativas, e essa variação fornece respostas sobre a capacidade adaptativa das plantas (Díaz et al., 2016; Benton et al., 2021).

Aqui focamos nas adaptações aos fatores abióticos dentro do gênero *Kielmeyera* Mart. & Zucc. que foi escolhido por sua distribuição, muito comumente encontrada em áreas edaficamente extremas com pouco solo, déficit nutricional e algum nível de restrição hídrica (Trad, 2019). As espécies ocorrem na América do Sul, mais principalmente no Brasil, onde estão presentes predominantes no Cerrado e na Mata Atlântica (Trad 2019; Cabral et al., 2021), e enfrentam distintas condições ambientais, incluindo variações na disponibilidade de água, intensidade luminosa e tipos de solo. Essa alternância entre extremos ambientais é interessante para compreender estratégias adaptativas nas plantas.

O gênero pertence à família Calophyllaceae J. Agardh, com ampla distribuição nos trópicos, sendo composta por 14 gêneros e 460 espécies (Stevens, 2011). *Kielmeyera* teve sua provável origem associada à Diagonal Seca, com posteriores eventos de diversificação e colonização da Mata Atlântica (Cabral et al., 2021). Mais especificamente, essa provável origem do grupo vem de um ancestral comum adaptado a ambientes do Cerrado, com diferentes linhagens que posteriormente ocuparam a Mata Atlântica e algumas mudando-se novamente para o Cerrado (Cabral et al., 2021). Sua distribuição vai desde Campos Rupestres a Restingas, Matas de Tabuleiro e Inselbergs, etc. De modo geral existem fortes pressões seletivas na maior parte dessas áreas como a restinga onde o solo exerce forte seleção nas vegetações (Ciccarelli et al., 2022). Dunas e restingas tendem a ter espécies com adaptações para lidar com salinidade, exposição solar intensa, e solos pobres em nutrientes, arenosos e ácidos (Martins, 2012; Pinto et al., 2025). As vegetações florestais como a restinga arbórea tendem a ser mais úmidas e sombreadas e com menor porcentagem de areia no solo e maior fertilidade (Almeida Jr. et al., 2009; Pinto et al., 2025).

Existe uma variedade de atributos que podem ser medidos em diferentes órgãos da planta para refletir os ambientes em que *Kielmeyera* está inserida. Os órgãos das plantas

possuem níveis de plasticidade diferentes, em árvores tropicais, por exemplo, as folhas tendem a ser mais plásticas do que o lenho (Hofhansl et al., 2021). Os atributos aqui analisados foram majoritariamente foliares com a morfologia e anatomia da folha e a inclusão da presença de xilopódio. A combinação de atributos morfológicos e anatômicos ajudam a entender as respostas ao ambiente de forma mais ampla, visto que fatores climáticos podem levar a diferentes conjuntos de combinações estruturais na planta, ajudando a compreender as adaptações em diferentes nichos.

O gênero *Kielmeyera* possui espécies restritas e endêmicas, e poucas espécies amplamente distribuídas (Trad, 2019), oferecendo oportunidades valiosas para investigar a resposta a diferentes contextos ambientais. Dessa forma, o objetivo deste estudo é avaliar se existem padrões de variação funcional em espécies de *Kielmeyera* ao longo de gradientes ambientais. Especificamente, elencamos três hipóteses: (i) conjuntos específicos de atributos funcionais influenciam a ocorrência e composição de espécies de *Kielmeyera* em habitats ambientalmente extremos; (ii) habitats ambientalmente extremos selecionam espécies com atributos que fornecem maior eficiência hídrica, formas de vida de menor porte e composição estrutural como presença de cristais, presença de hipoderme e folhas heterobáricas; (iii) a presença de xilopódio será acompanhada de atributos funcionais relacionados a resistência à seca como folhas com menor área foliar específica e maior espessura foliar.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de Estudo

O Cerrado e a Mata Atlântica correspondem, respectivamente, ao segundo e ao terceiro maiores domínios fitogeográficos do Brasil (Mittermeier et al., 2004; Klink & Machado, 2005), onde ambos têm sua área de contato no sudeste do Brasileiro e são reconhecidos com hotspots de conservação (Myers et al, 2000; Durigan & Ratter, 2006). O Cerrado é constituído por formações florestais, savânicas e campestres (Ribeiro & Walter, 2008) onde a vegetação é predominantemente xeromórfica, pirófitas e savânica (Durigan & Ratter, 2006). A Mata Atlântica é constituída por florestas perenes, florestas semidecíduais, florestas de araucária, mata costeira, manguezais, dunas, campos de altitude e vegetação de afloramento rochoso (IBGE 2012; Marques et al., 2015). As relações características-ambientes nesse domínio podem mudar conforme a altitude e disponibilidade de água, onde florestas consideradas montanhosas apresentam ajustes ecofisiológicos relacionados ao uso da água (Rosado et al., 2017). O Cerrado apresenta solos mais pobres e ácidos, menor precipitação anual, estação seca mais prolongada

e ocorrência de incêndios naturais (Haridasan, 1982; Hoffmann et al., 2003). As espécies do gênero *Kielmeyera* se distribuem nas seguintes fitofisionomias do Cerrado: campo limpo, campo sujo, campo cerrado, cerradão, campo rupestre, mata de galeria e mata ciliar. Na Mata Atlântica as espécies estão presentes em: florestas de alta altitude, afloramentos rochosos (principalmente em inselbergs), florestas ribeirinhas, restinga, floresta de várzea e florestas sazonalmente secas, decíduas ou semidecíduais (Trad, 2019).

Com o objetivo de construir um banco de dados para o gênero *Kielmeyera*, nós coletamos atributos funcionais morfológicos e anatômicos das espécies do gênero, fazendo uso de materiais disponíveis de herbários, visando o uso desses dados para esta pesquisa e estudos futuros.

### **Classificação de forma de vida e coleta de dados da literatura**

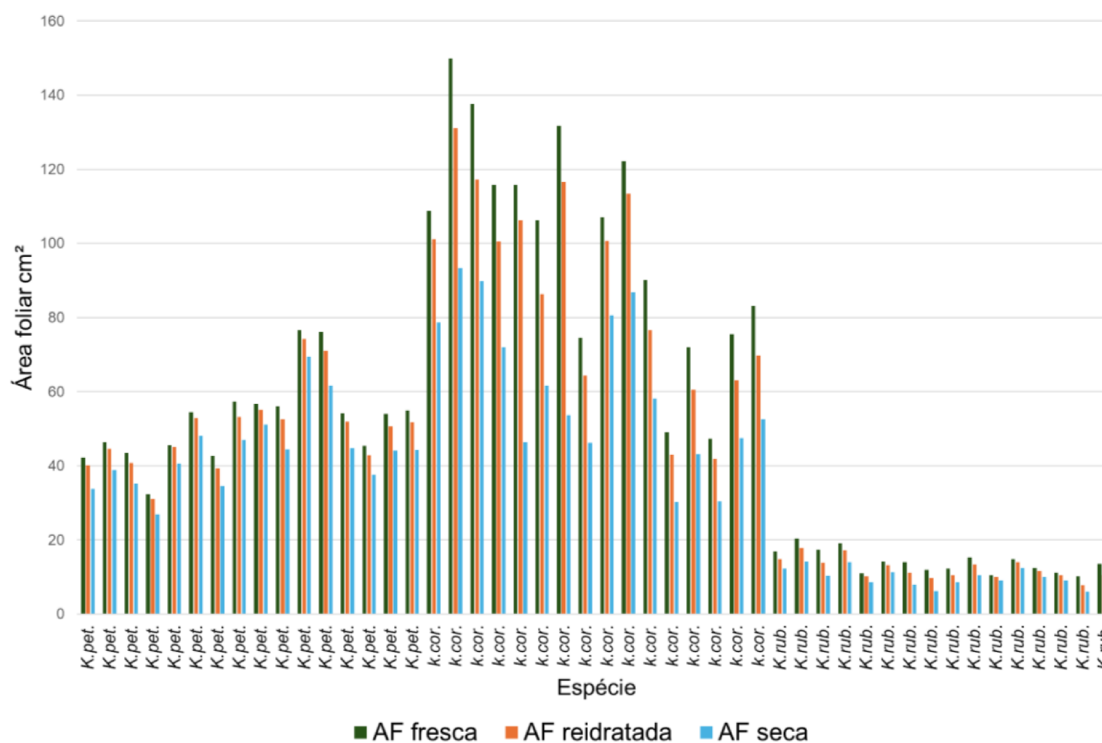
As espécies foram classificadas em quatro formas de vida sendo elas subarbustos, arbustos, árvores de pequeno porte e árvores. Árvore pequena é uma forma de vida que alcança até 8 metros de altura e embora faça parte da forma de vida da árvore, esta categoria foi aqui separada por ocorrer em ambientes distintos. As classificações seguiram a literatura Trad., 2019. Para espécies com mais de uma forma de vida a mais predominante foi selecionada. Além disso, a presença e ausência de xilopódio também foi extraída da literatura (Saddi, 1996; Trad, 2019) e estava diretamente relacionada à forma de vida subarborescente. O xilopódio é um órgão subterrâneo comumente encontrado no Cerrado é definido como um órgão lenhoso, com muitas gemas, alta capacidade de rebrotamento e com estrutura que pode ser radicular e/ou caulinar (Apezzato-da-Glória et al., 2008). Aqui adotamos uma definição ampla das literaturas utilizadas que inclui qualquer estrutura lenhosa, subterrânea e de longa duração que protege as gemas no subsolo, produz ramos de curta duração e permite a rebrota após incêndio, associada ou não a órgãos de armazenamento.

### **Coleta de dados morfológicos e teste de reidratação foliar**

O gênero *Kielmeyera* possui espécies com ampla distribuição, mas também muitas espécies endêmicas no Cerrado e na Mata Atlântica. Realizar a coleta de todas as espécies seria inviável, dessa forma testamos o uso de material seco depositados em herbários. Ao mensurar as características dessa maneira é possível a inclusão de espécies de difícil acesso e possibilita variação dentro dos indivíduos, visto que as exsiccatas podem vir de diversas populações. Antes de realizarmos as medidas no material herborizado, foram realizados testes em material fresco para testar a viabilidade da reidratação no material, como descrito a seguir.

A medida Espessura Foliar foi realizada por meio da reidratação do material seco, utilizando a solução de 1:50 de água e detergente, de Perez et al. (2020) mas com algumas modificações para testar a viabilidade para espécies de *Kielmeyera*, testando o tempo de reidratação com material fresco para comparação e usando a folha inteira. A área foliar específica (SLA) também foi testada com reidratação mediante aos mesmos testes. Os testes com material fresco de *Kielmeyera* foram realizados por meio de coletas feitas pelo Laboratório de Macroecologia (UFMG), onde foram coletadas as espécies *K. coriacea* Mart. & Zucc., *K. petiolaris* Mart. & Zucc. e *Kielmeyera rubriflora* Cambess, 4 indivíduos, 4 folhas cada. Nos testes foi retirada a medida de área foliar (cm<sup>2</sup>) com o auxílio de um scanner Canon CanoScan LiDE 300 e programa ImageJ (Schneider et al., 2012) e peso fresco com auxílio de Balança Semi Analítica 0,001g 330g AD330 MARTE. Posteriormente o material foi seco em estufa a 60 °C por 2 dias para que fosse feita a reidratação.

A reidratação seguiu à proporção de água e detergente (1:50) que foi usada para a espessura foliar. As mesmas medidas de área foliar (cm<sup>2</sup>) e peso fresco (g) foram reiteradas novamente, mas com avaliação de tempo em tempo do material para acompanhar as mudanças e evitar super-hidratação. Além disso, também foi avaliado a maleabilidade do material, que ao hidratar perdia a rigidez. Ao final, os valores foram comparados e com cerca de 5 a 6 horas o material retornou a sua área foliar e espessura próxima ao fresco (Fig. 1). Às espécies de *K. coriacea* reidratar em média 87,5% ( $\pm 3,7$ ), *K. petiolares* 95,1 % ( $\pm 1,9$ ), *K. rubriflora* 87,5 % ( $\pm 6,5$ ). Folhas menores tendem a reidratar mais rápido e quanto foram expostas a um tempo maior de imersão na solução apresentaram super-hidratação, dessa forma separamos em dois grupos por meio da área foliar em cm<sup>2</sup>. Grupo 1 – folhas com área  $\leq 50$  cm<sup>2</sup> super-hidratação 5 h e Grupo 2 – folhas com área  $> 50$  cm<sup>2</sup>, reidratação por 6 h.



**Figura 1.** Área foliar em cm<sup>2</sup> medidas no teste de reidratação das 3 espécies do gênero *Kiehmeyera*. Cada barra representa uma área foliar fresca, desidratada e seca conforme a legenda da imagem. Espécies: *K. pet.* - *K. petiolaris*; *K. cor.* - *K. coriacea*; *K. rub.* - *K. rubriflora*. AF - área foliar.

### Coleta e reidratação do material herborizado

No Herbário do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da UFMG (BHCB) e no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC) foram coletadas 34 espécies, 5 indivíduos por espécie e duas folhas de cada indivíduo, quando possível. No total foram coletadas 303 folhas. Foram escolhidas folhas maduras próximas ao ápice do ramo da exsicata. As folhas de *Kiehmeyera* são alternas e inseridas em espiral (Trad., 2019), geralmente concentradas nos ápices dos ramos, de modo que a copa tenha uma boa distribuição de luz nas folhas, dessa forma acreditamos que a maioria das folhas coletadas são possivelmente folhas de sol. As folhas foram reidratadas para que pudessem retornar o mais próximo possível às condições naturais, utilizando a solução de água e detergente (1:50) e a separação em dois grupos determinados nos testes de reidratação. Após a retirada do material da solução, seguindo o tempo de reidratação observado nos testes, o excesso de água foi retirado com um guardanapo macio e, por fim, foram realizadas a pesagem e a captura da imagem da folha. Os dados de área foliar reidratada e peso seco foram usados para estimar a área foliar específica (SLA) (área foliar cm<sup>2</sup>/peso seco g). Para a coleta de espessura foliar foi utilizado um Micrômetro externo

digital Coolant Proof Mitutoyo 0-25mm x 0,001mm onde 3 regiões da folha foram medidas: próximo à base e ao ápice e ao centro da folha para se ter a média da espessura da folha como um todo. Nas folhas de secas de herbário foram marcadas as regiões com o auxílio de uma régua onde foram coletadas as espessuras para se ter uma comparação e após a reidratação os mesmos pontos foram medidos novamente.

### **Coleta de dados de venação utilizando Raios-X**

Folhas secas de 53 espécies de *Kielmeyera* previamente coletadas pela Dra. Rafaela Trad foram utilizadas para obtenção de imagens de Raio-X no Laboratório de Anatomia e Identificação de Madeiras da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz da Universidade de São Paulo (ESALQ). Foram selecionados de 2 a 3 indivíduos por espécie, uma folha cada indivíduo para obtenção de imagens da venação da face abaxial da folha por meio de raio-x com auxílio do equipamento Faxitron X-Ray, ajustado a 29 kV e pelo tempo de exposição de 21 segundos. Nas imagens, foi selecionada uma área de interesse de 2,4% da área da folha para se ter uma área correspondente para tamanhos de folha distintos. A área de interesse foi posicionada na região mediana da folha, evidenciando as nervuras de segunda e/ou terceira ordem em diante. As imagens foram processadas no programa ImageJ (Schneider et al., 2012), onde foi feita uma primeira limpeza e a binarização das imagens. Um notebook em Python (Python Software Foundation, 2025) foi desenvolvido durante essa dissertação e utilizado a fim de permitir um processamento mais refinado das imagens e as medidas de venação. Para garantir a qualidade das análises, uma segunda limpeza foi realizada com o pacote Skimage (Van Der Walt et al., 2014). Os atributos de venação analisados foram densidade de veias (VLA) (comprimento das veias/área de interesse cm<sup>2</sup>), distância entre as veias (média das distâncias euclidianas das veias) e loopiness (Nº de aréolas/área de interesse cm<sup>2</sup>) (Brodrribb et al., 2007; Noblin et al., 2008; Blonder et al., 2011). As medidas dos atributos de venação foram realizadas com os pacotes Skimage e Scipy (Virtanen et al., 2020).

### **Coleta de dados anatômicos**

Amostras de folhas adultas de um indivíduo de 46 espécies do gênero *Kielmeyera* foram coletadas e armazenadas em álcool 70% durante o doutorado da Dra. Rafaela Trad e processadas em conjunto com três laboratórios de pesquisa. Das amostras foi retirado uma faixa de 1 cm de altura localizada no ponto médio da folha, abrangendo 0,5 cm acima e 0,5 cm abaixo desse ponto e estendendo-se por toda a largura do limbo. A partir dessa faixa, foram isoladas três amostras quadradas de 5 mm × 5 mm: uma proveniente de cada margem da folha, uma da região central (nervura principal) e uma porção do limbo adjacente (Trad et al., 2023). Esse

procedimento permitiu a análise comparativa de diferentes regiões foliares de forma consistente entre as amostras. Essas amostras foram processadas nos laboratórios de Anatomia Vegetal da Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), de Anatomia e Histoquímica de Galhas da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) e de Anatomia Vegetal da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), campus Sorocaba.

As amostras processadas na UNICAMP foram incluídas em Paraplast Plus (McCormick Scientific, Cat. N. 502004). Posteriormente nas lâminas que ainda não tinham sido cortadas foi realizado junto aos cortes a montagem, coloração e caracterização na UFMG. Para o Paraplast, as amostras passaram por desidratação em série butílica para poder ser infiltrada no Paraplast (Kraus & Arduin 1997). As amostras foram selecionadas e cortadas em micrótomo rotativo (10 µm de espessura), onde foram feitos cortes das 4 lâminas em cortes transversais da nervura central, mesófilo e borda da folha. A coloração foi feita em solução aquosa de Azul de astra 0,5% e Safranina 0,5% (Bukatsch, 1972). As lâminas foram fotografadas em Microscópio Leica DM 2500 LED com Câmera Leica R DFC 7000T.

As lâminas processadas na UFSCar foram incluídas em historesina Leica (Leica Biosystems Nussloch GmbH) e cortes foram feitos em micrótomo RM2245 (Leica) (8 µm de espessura). As lâminas foram coradas em Azul de Toluidina a 0,05% em tampão de acetato pH 4,7 (O'Brien et al. 1964, modificado) e contra coradas com vermelho de rutênio e por fim fotografadas em microscópio de Luz Olympus (BX53) com câmera digital Olympus acoplada.

A escolha de 1 indivíduo por espécie se deu pelo volume e disponibilidade de material, dessa forma apenas características qualitativas foram adquiridas. As lâminas foram caracterizadas em conjunto com a UFMG e UFSCar, onde foram selecionadas características relacionadas ao ambiente, como presença de cristais e tricomas, tipo de mesófilo, localização do estômato, presença de hipoderme e tecidos presentes nas bordas da folha (Tab. 3). Os dados da anatomia foliar de *Kielmeyera coriacea* foram extraídos da literatura (Trad et al., 2023). Para a definição de folhas homobárica e heterobárica a classificação foi feita a partir da presença de extensões da bainha dos feixes vasculares (EBFs) nas folhas (Terashima, 1992). Porém todas as espécies analisadas apresentaram EBFs, mas algumas não possuíam a estrutura em todos os feixes vasculares, ficando restrita apenas aos feixes maiores de forma intermediária. Esse padrão de folha intermediária já foi observado em regiões tropicais (Kenzo et al., 2007) onde as folhas foram classificadas como homobáricas, dessa forma em casos como este a folha foi classificada como homobárica. Além disso, a presença de EBF é uma característica que

geralmente é considerada fixa ao longo do estágio de vida das plantas, sendo associada a grupos taxonômicos (Kenzo et al., 2007).

### **Análises de dados**

O conjunto de atributos funcionais foi elaborado a partir do banco de dados obtido ao longo deste estudo. Para cada espécie, as informações referentes a diferentes atributos funcionais foram combinadas a partir de medições realizadas em indivíduos distintos, de forma a compor um conjunto completo de atributos por espécie, mesmo que tais medições não tenham sido obtidas no mesmo exemplar. Os atributos medidos em indivíduos foram utilizados para estimar valores representativos, que compõem cada forma de vida. O número final de indivíduos por espécie considerado na análise foi determinado pela disponibilidade de dados de venação foliar, que variou de 1 a 3 indivíduos por espécie. Assim, a complementação das demais características para esses indivíduos foi realizada utilizando de 1 a 3 registros disponíveis no banco de dados. As medidas anatômicas, por apresentarem apenas uma repetição por espécie, foram replicadas para todos os indivíduos dentro da espécie. Para a área foliar específica e espessura foliar incluímos as medições de 1 folha dos dois primeiros indivíduos do banco de dados (Tab. 2). Nas análises foram incluídos apenas os indivíduos com conjunto de dados de atributos funcionais completo, ou seja, quando uma espécie não tinha material para a medida de algum traço ela não era incluída. Ao todo foram 27 espécies amostradas (Tab. 1).

Para explorar os padrões de variação nos atributos funcionais das espécies de *Kielmeyera*, foi realizamos a Análise de Componentes Principais (PCA) para mostrar a distribuição das espécies em função de seus atributos funcionais, delimitando o espaço funcional que elas ocupam e dando a densidade para indicar maior concentração das espécies. Reunimos o conjunto de atributos de todas as espécies do gênero *Kielmeyera* e estabelecemos um espaço funcional global e o espaço funcional para cada forma de vida separadamente. Definimos o hipervolume do espaço funcional em 95%. A medida de Riqueza Funcional (FRic) global foi estimada a partir da proporção do espaço funcional ocupado por todas as espécies do gênero juntas na análise de PCA (Carmona et al., 2019; Carmona et al., 2024). FRic ocupado pelas formas de vida se deu através da proporção do espaço funcional ocupado apenas para aquela forma de vida especificamente. É importante destacar que essa estimativa não dependeu diretamente da riqueza de espécies, mas sim da disparidade funcional entre elas. A Divergência Funcional (FDiv) foi estimada com base na distribuição das espécies dentro do volume do espaço funcional. A FDiv mensura o grau em que a densidade de probabilidade de atributos das espécies está distribuída mais próximas das extremidades do espaço funcional, variando entre

0 (nenhuma divergência) e 1 (máxima divergência) (Carmona et al., 2019; Carmona et al., 2024). Utilizou-se o pacote “funspace” (Carmona et al., 2019) para todas as medidas, as análises foram conduzidas em software R (R Core Team, 2024).

Visando avaliar a relação entre espécies, atributos funcionais e condições ambientais no espaço geográfico, realizamos uma análise de RLQ (Dolédec et al., 1996). Nesta análise, utilizamos três matrizes de dados: (i) matriz de atributos funcionais, abrangendo 3 variáveis morfológicas, 3 de venação foliar e 16 anatômicas; (ii) matriz ambiental, abrangendo 18 variáveis climáticas e 7 variáveis edáficas para 884 sítios amostrais; (iii) matriz de composição de espécies 20 espécies em 884 sítios com total de 1246 registros de presença. As análises foram conduzidas no ambiente R (R Core Team, 2024), através do pacote estatístico ade4. As correlações entre as variáveis ambientais e atributos funcionais foram feitas de forma individual. Para uma melhor visualização dos eixos da RLQ foi contribuído um Mapa de distribuição do gênero *Kielmeyera* na América do Sul dos valores dos eixos da RLQ utilizando gradiente de cores para indicar valores positivos e negativos. Para testar as diferenças entre fitofisionomias comparamos as médias extraídas do NeoTropTree. Os tipos de vegetação são Campo rupestre, Coastal Sandy mosaic (restinga), Rainforest (floresta tropical úmida), Savanna Woodland (Cerrado) a Seasonal Tropical Dry Forest (Caatinga e floresta sazonal).

Extraímos a ocorrência de espécies do gênero *Kielmeyera* do banco de dados NeoTropTree (NTT) (Oliveira-Filho, 2017). O banco de dados agrupa registros de ocorrências de espécies arbóreas (árvores com mais de 3 m de altura) localizadas desde o sul da Flórida (EUA) e sul do México até a Patagônia, constituído por 17 domínios fitogeográficos, que são divididos em ecorregiões. O NTT possui 1.774 registros de ocorrência de 33 espécies do gênero *Kielmeyera*. Para ampliarmos a lista usamos um buffer com raio de 5 km de diâmetro (Neves et al., 2017) onde espécies estavam inseridas, dessa forma quando dois ou mais habitat eram inseridos no buffer de 5 km, buscamos espécies de *Kielmeyera* no banco de dados do BIEN daquelas áreas, onde foram incluídas mais 7 espécies. A matriz de espécies continha dados de presença/ausência para 1.840 registros de 40 espécies do gênero *Kielmeyera*. Para a matriz final a ser utilizada nos baseamos nas 27 espécies com dados completos, onde obtivemos 20 espécies com registros, totalizando 1246 registros em 884 sítios para a matriz final de composição de espécies.

As variáveis ambientais também foram extraídas do banco de dados NTT, para a matriz ambiental. O NTT possui 25 variáveis ambientais de fontes distintas e que englobam todos os sítios. Das variáveis bioclimáticas 11 pertencem ao WorldClim 1.4 (Hijmans et al., 2005)

(BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO5, BIO6, BIO7, BIO12, BIO13, BIO14 e BIO15), com banco de dados climáticos globais de alta resolução. As variáveis do WorldClim se baseiam em altitude do SRTM (Shuttle Radar Topography Mission), que podem não ser tão precisas, então as variáveis incluídas no NTT sofreram correções para as variáveis de precipitação e temperatura sempre que a diferença entre altitude real do local e a fornecida pelo SRTM era maior que 100m. A partir dos dados mensais foram obtidos as 11 variáveis bioclimáticas do WorldClim e foram produzidos Diagramas climáticos de Walter (Walter, 1985), obtendo cinco variáveis adicionais a partir do diagrama (duração (dias) e gravidade (mm) do período de déficit hídrico, duração (dias) e gravidade (mm) do período de excesso de água (mm) e hipersazonalidade (% de precipitação em déficit e excesso) e duas outras (Número de dias de geada (dias) e interceptação de nuvens (mm)) interpoladas de valores conhecidos (estações meteorológicas brasileiras) com base nas 11 variáveis do WorldClim. As variáveis edáficas do NTT são variáveis produzidas por meio de análise visual dos sítios, utilizando o Google Earth e Harmonized World Soil Database v. 1.2 (<http://www.fao.org/soils-portal/soil-survey/soil-maps-and-databases/harmonize-world-soil-database-v12/en/>) para as variáveis: Cobertura herbácea (% superfície do solo coberta por ervas e gramíneas), Superfície rochosa (% da superfície do solo como rochas expostas) Granularidade do solo (% de areia), fertilidade do solo (% de saturação por bases totais) e Salinidade do solo(ds/m), também foi utilizado o protocolo EMBRAPA (Santos et al., 2013) para a variável de Classes de drenagem do solo. A variável de Capacidade de armazenamento de água no solo é feita por meio da média das variáveis: classes de drenagem do solo, 100-superfície rochosa e 100-areia no solo (<http://www.neotroptree.info/projectdetails/database/sites>).

Na PCA e RLQ as características como hipoderme lignificada (HL), hipoderme presente em ambas as faces (HPAF), folha Anfiestomática (FEAN), folhas hipoestomática (FEHI), mesofilo homogêneo (MH), presença de Tricomias (PT) não apresentaram variação e não foram incluídas nas análises.

## RESULTADOS

### **Classificação de forma de vida, variação morfológica e padrões de venação foliar**

Foram incluídas 27 espécies (6 árvores, 11 árvores pequenas, 4 arbustos e 6 subarbustos), 1 a 3 indivíduos para cada espécie (Tab.1). Com dados da literatura (Trad, 2019) observamos que as formas de vida, arbustos e subarbustos foram mais predominantes em vegetações do Cerrado. *Kielmeyera lathrophyton* Saddi é uma árvore e ocorre na mata de

galeria do Cerrado. Na Mata Atlântica, as árvores são mais predominantes. Árvore pequena possui parte das espécies no Cerrado distribuída por tipos de vegetação distintas e a outra parte na Mata Atlântica, algumas localizadas em inselbergs (*K. rufotomense* Saddi, *K. fatimae* R.J. Trad e *K. cataractae* R.J. Trad). *Kielmeyera rugosa* Choisy é um arbusto que ocorre na Bahia em área de areia branca na Caatinga. Os xilopódios estão presentes principalmente em subarbustos do gênero *Kielmeyera*. As espécies *K. argentea* Choisy e *K. reticulata* Saddi crescem em dunas de areia em Salvador (Trad, 2019).

**Tabela 1.** Classificação morfológica de forma de vida e presença de xilopódio nas 27 espécies do gênero *Kielmeyera* retiradas da literatura (0 = ausência; 1 = presença).

Forma de vida	espécies	Xilopódio
arbusto	<i>K. argentea</i> Choisy	0
arbusto	<i>K. cuspidata</i> Saddi	0
arbusto	<i>K. neriifolia</i> Cambess.	0
arbusto	<i>K. rugosa</i> Choisy	0
árvore pequena	<i>K. cataractae</i> R.J. Trad	0
árvore pequena	<i>K. coriacea</i> Mart. & Zucc.	1
árvore pequena	<i>K. fatimae</i> R.J. Trad	0
árvore pequena	<i>K. grandiflora</i> (Wawra)Saddi	1
árvore pequena	<i>K. membranacea</i> Casar.	0
árvore pequena	<i>K. apparicana</i> Saddi	0
árvore pequena	<i>K. petiolaris</i> Mart. & Zucc.	0
árvore pequena	<i>K. pulcherrima</i> L.B.Sm.	0
árvore pequena	<i>K. reticulata</i> Saddi	0
árvore pequena	<i>K. rufotomentosa</i> Saddi	1

árvore pequena	<i>K. tomentosa</i> Cambess.	1
subarbusto	<i>K. abdita</i> Saddi	1
subarbusto	<i>K. corymbosa</i> Mart. & Zucc.	1
subarbusto	<i>K. pumila</i> Pohl	1
subarbusto	<i>K. regalis</i> Saddi	1
subarbusto	<i>K. rosea</i> Mart. & Zucc.	0
subarbusto	<i>K. variabilis</i> Mart. & Zucc.	1
árvore	<i>K. albopunctata</i> Saddi	0
árvore	<i>K. colibri</i> R.J. Trad	0
árvore	<i>K. excelsa</i> Cambess.	0
árvore	<i>K. lathrophyton</i> Saddi	0
árvore	<i>K. occhioniana</i> Saddi	0
árvore	<i>K. rizziniana</i> Saddi	0

As espécies apresentaram variação nos padrões de venação foliar. O VLA foi menor em *K. albopunctata* Saddi (indivíduo 1) é maior *K. coriacea* (indivíduo 1) (Tab. 2). A distância entre as veias foi menor em *K. neriifolia* Cambess. e maior em *K. colibri* (Indivíduo 2) (Tab. 2). O loopiness foi maior em *K. coriacea* e menor em *K. apparicioniana* Saddi (indivíduo 1) (Tab. 2). *Kielmeyera membranaceae* Casar. são as folhas com maior área foliar específica e menor espessura, as folhas mais espessas são de *K. reticulata* e as folhas com menor área foliar específica são de *K. argentea* Choisy (Tab. 2).

**Tabela 2.** Atributos morfológicos e de venação foliar das 27 espécies do gênero *Kielmeyera*. SLA - área foliar específica; foliar; VLA = densidade de veias; Ind. -Indivíduo; Distância - distância entre as veias; Thickness - espessura foliar; Loopiness - ramificações em loops.

Espécies	Ind	VLA (m <sup>-1</sup> )	Distância (m)	Loopiness (m <sup>2</sup> )	SLA (cm <sup>2</sup> )	Thickness (mm)
<i>K. abdita</i>	1	8.46E+03	1.89E-04	9.42E+07	54.258	0.286
<i>K. albopunctata</i>	1	4.20E+03	4.14E-04	2.04E+07	59.333	0.277
<i>K. albopunctata</i>	2	4.47E+03	4.56E-04	1.29E+07	76.101	0.235
<i>K. albopunctata</i>	3	5.79E+03	4.74E-04	1.20E+07	62.631	0.290
<i>K. apparicana</i>	1	8.23E+03	1.86E-04	1.18E+08	53.190	0.454
<i>K. argentea</i>	1	7.48E+03	2.29E-04	5.89E+07	35.434	0.387
<i>K. argentea</i>	2	6.88E+03	2.61E-04	5.17E+07	36.462	0.360
<i>K. argentea</i>	3	6.92E+03	2.35E-04	5.06E+07	37.606	0.359
<i>K. cataractae</i>	1	6.23E+03	3.26E-04	2.64E+07	35.850	0.528
<i>K. cataractae</i>	2	4.82E+03	4.44E-04	1.88E+07	34.074	0.471
<i>K. colibri</i>	1	5.57E+03	4.46E-04	1.87E+07	46.789	0.402
<i>K. colibri</i>	2	9.45E+03	8.64E-04	3.78E+07	73.226	0.218
<i>K. coriacea</i>	1	1.74E+04	4.08E-04	1.65E+08	56.875	0.399
<i>K. coriacea</i>	2	6.79E+03	2.47E-04	6.58E+07	52.851	0.461
<i>K. corymbosa</i>	1	7.44E+03	2.31E-04	5.95E+07	62.376	0.310
<i>K. corymbosa</i>	2	8.52E+03	1.79E-04	1.18E+08	56.230	0.315
<i>K. cuspidata</i>	1	9.18E+03	1.86E-04	9.82E+07	53.331	0.281
<i>K. cuspidata</i>	2	7.10E+03	2.50E-04	4.40E+07	57.982	0.275
<i>K. excelsa</i>	1	6.56E+03	2.94E-04	2.61E+07	62.613	0.277
<i>K. excelsa</i>	2	6.89E+03	2.68E-04	4.12E+07	90.561	0.246
<i>K. fatimae</i>	1	8.50E+03	2.19E-04	6.50E+07	76.871	0.240
<i>K. fatimae</i>	2	6.82E+03	2.48E-04	6.27E+07	63.304	0.289
<i>K. grandiflora</i>	1	1.72E+04	2.11E-04	1.06E+08	47.396	0.433
<i>K. lathrophyton</i>	1	5.89E+03	3.35E-04	3.11E+07	47.800	0.328
<i>K. lathrophyton</i>	2	6.52E+03	2.85E-04	4.74E+07	68.339	0.217
<i>K. lathrophyton</i>	3	5.50E+03	3.14E-04	3.95E+07	57.514	0.294
<i>K. membranacea</i>	1	9.24E+03	4.60E-04	2.38E+07	203.174	0.151
<i>K. membranacea</i>	2	6.55E+03	3.18E-04	3.22E+07	166.978	0.142
<i>K. neriifolia</i>	1	1.15E+04	1.47E-04	1.42E+08	48.601	0.371
<i>K. occhioniana</i>	1	9.67E+03	4.00E-04	2.87E+07	83.304	0.249

<i>K. occhioniana</i>	2	6.81E+03	2.74E-04	3.22E+07	49.871	0.266
<i>K. petiolaris</i>	1	5.79E+03	3.11E-04	1.34E+07	49.880	0.284
<i>K. petiolaris</i>	2	4.21E+03	4.42E-04	2.42E+07	42.418	0.333
<i>K. pulcherrima</i>	1	8.40E+03	2.11E-04	9.23E+07	52.543	0.347
<i>K. pulcherrima</i>	2	7.32E+03	2.27E-04	8.43E+07	57.598	0.324
<i>K. pumila</i>	1	8.13E+03	1.83E-04	1.05E+08	61.703	0.347
<i>K. pumila</i>	2	6.93E+03	2.28E-04	5.35E+07	58.193	0.379
<i>K. regalis</i>	1	5.44E+03	3.47E-04	4.16E+07	55.316	0.282
<i>K. regalis</i>	2	7.95E+03	2.25E-04	7.02E+07	84.741	0.194
<i>K. reticulata</i>	1	5.11E+03	4.17E-04	1.61E+07	32.242	0.548
<i>K. reticulata</i>	2	1.21E+04	3.45E-04	4.96E+07	27.598	0.607
<i>K. rizziniana</i>	1	5.73E+03	3.24E-04	3.00E+07	64.422	0.336
<i>K. rizziniana</i>	2	5.67E+03	3.12E-04	3.32E+07	86.806	0.274
<i>K. rosea</i>	1	7.94E+03	2.04E-04	7.75E+07	66.039	0.245
<i>K. rosea</i>	2	9.05E+03	2.10E-04	6.76E+07	64.447	0.271
<i>K. rufotomentosa</i>	1	1.01E+04	1.58E-04	1.50E+08	87.837	0.238
<i>K. rufotomentosa</i>	2	7.40E+03	2.13E-04	8.88E+07	86.342	0.230
<i>K. rugosa</i>	1	9.44E+03	1.74E-04	7.91E+07	43.727	0.295
<i>K. rugosa</i>	2	7.39E+03	2.45E-04	4.79E+07	63.407	0.248
<i>K. tomentosa</i>	1	9.15E+03	1.92E-04	7.07E+07	49.785	0.467
<i>K. tomentosa</i>	2	6.57E+03	2.48E-04	6.22E+07	86.912	0.222
<i>K. tomentosa</i>	3	8.75E+03	2.71E-04	3.57E+07	68.324	0.416
<i>K. variabilis</i>	1	4.92E+03	3.65E-04	3.15E+07	43.021	0.390
<i>K. variabilis</i>	2	4.91E+03	3.62E-04	3.02E+07	44.076	0.387
<i>K. variabilis</i>	3	6.23E+03	3.32E-04	2.66E+07	54.184	0.342

### Variações anatômicas da folha

As variações anatômicas foram incluídas como um todo nessa sessão mesmo que o atributo não tenha sido incluído na análise. Na anatomia foliar a maior parte das espécies independente da forma de vida ou local de ocorrência apresentou presença de cristais no mesofilo (CM) (25/27 de espécies), folha hipoestomática (FHI) (25/27), mesofilo dorsiventral (MD) (23/27) e folha hipoestomática (25/27). Nas bordas ocorreu borda esclerênquima (EB) (16/27) e/ou borda colenquimática (CB) (17/27) (Tab. 1). A hipoderme esteve presente em 11

espécies, onde 10 apresentam hipoderme somente na face abaxial e *K. variabilis* em ambas as faces.

A maior parte das folhas de arbustos e subarbustos são heterobáricas (7/10), todas as árvores são homofóbicas e árvore pequena apresenta os dois tipos de folha sendo 7 das 11 heterobáricas, onde as folhas de *K. fatimae* R.J. Trad e *K. rufotomentosa* Saddi, espécies que ocorrem em inselbergs, são heterobáricas. A espécie *K. rugosa*, da Caatinga, apresentou folha homobárica (Tab. 1). As folhas de *K. neriifolia* e *K. grandiflora* (Wawra) Saddi apresentaram mesofilo homogêneo, *Kielmeyera pulcherrima* L.B.Sm e *K. rosea* Mart. & Zucc. apresentaram mesofilo isobilateral e *K. coriacea* e *K. grandiflora*, possuem folha anfiestomática (Tab. 1). O mesofilo de *K. grandiflora* já foi descrito como homogêneo por Trad et al. (2023) e dorsiventral por Caddah et al. (2012), aqui apoiamos a ideia do mesofilo homogêneo, mas predominantemente paliádico pela predominância de células alongadas no mesofilo.

**Tabela 3.** Características anatômicas foliares avaliadas em 27 espécies do gênero *Kielmeyera* (0 = ausência; 1 = presença). Cristais no mesofilo (CM), Tricomas (PT), Mesofilo dorsiventral (MD), Mesofilo isobilateral (MI), Mesofilo homogêneo (MH), Folha homobárica (FHO), Folha heterobárica (FHE), Folha com estômatos hipoestomáticos (FEHI), folha estômatos anfiestomáticos (FEAN), Hipoderme em ambas as faces (HAF), Hipoderme na face abaxial (HFAB), Hipoderme lignificada (HL), Hipoderme parenquimática (HP), Esclerênquima nas bordas (EB), Parênquima nas bordas (PB), Colênquima nas bordas (CB).

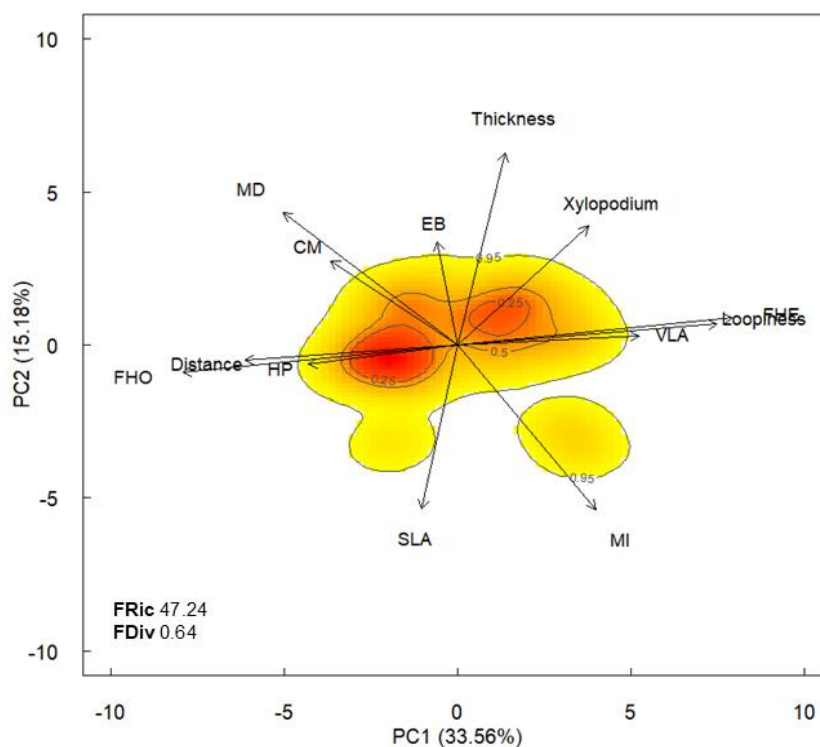


<i>K. albopunctata</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>K. colibri</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>K. excelsa</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>K. lathrophyton</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>K. occhioniana</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>K. rizziniana</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1

### Espaço funcional e métricas de diversidade funcional

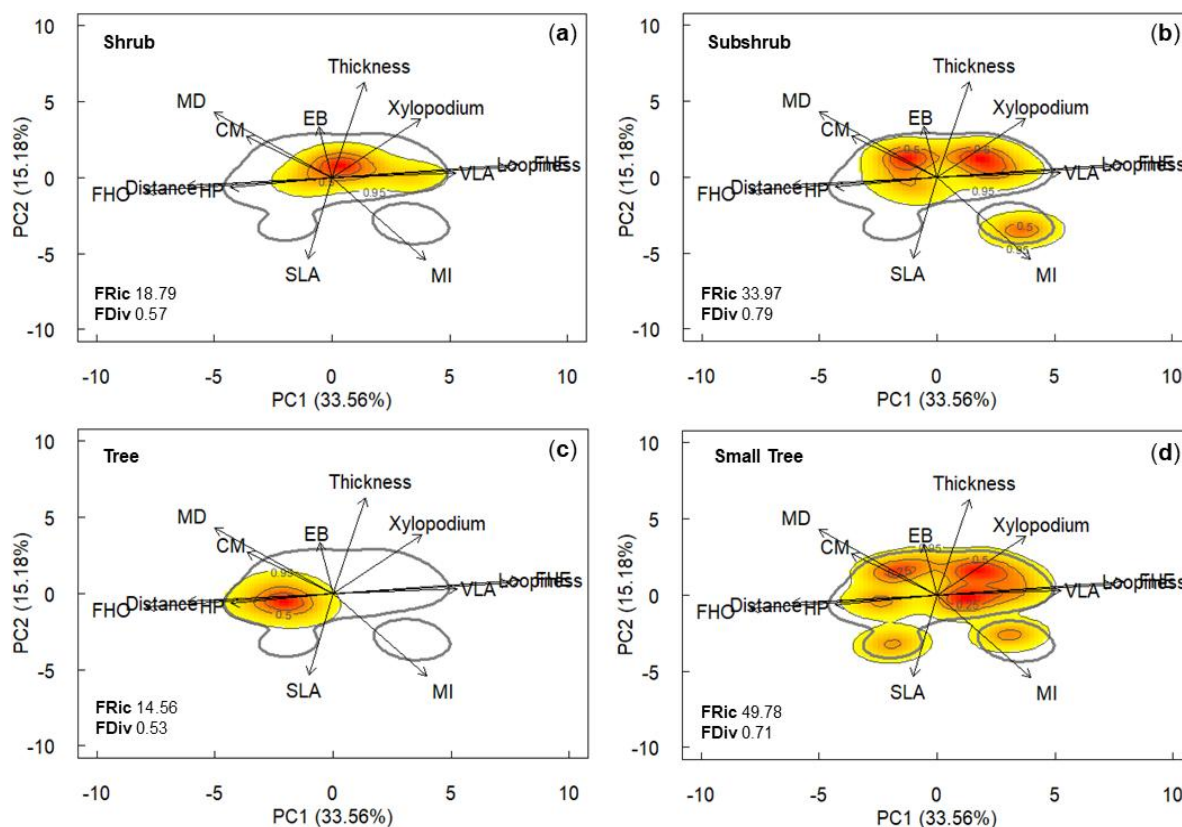
Os dois primeiros eixos da PCA global sumarizam 48,74 % (Fig. 2) da variação na matriz de atributos anatômicos e morfológicos de *Kielmeyera* (PC1: 33,56% e PC2: 15,18%). O primeiro componente principal (PC1) separa as espécies principalmente de acordo com atributos como mesofilo isobilateral (MI), folha heterobárca (FHE), densidade de veias (VLA) e loopiness, apresentando maior correlação positiva com esse eixo, refletindo estratégias de vascularização. Os atributos de Mesofilo dorsiventral (MD), folha homobárca (FHO), distância entre as veias, hipoderme parenquimática (HP), mesofilo dorsiventral (MD), distância entre as veias e cristais no mesofilo (CM) apresentam correlação negativa com o PC1. O segundo componente principal (PC2) foi influenciado positivamente principalmente pela espessura foliar e xilopódio, e negativamente pela área foliar específica, os opostos no gráfico refletem estratégias foliares (Fig. 2).

A Riqueza funcional (FRic) da PCA global apresentou dois agrupamentos principais, opostos pelas cores mais quentes, segregando ao longo do primeiro eixo da PCA, é um agrupamento menor confinado em valores negativos do segundo eixo da PCA (Fig. 2). A Divergência Funcional (FDiv) global (Fig. 2) indicou que algumas espécies se distribuíram para as regiões periféricas do gráfico revelando a presença de estratégias adaptativas distintas e exclusivas.



**Figura 2.** Espaço funcional contribuído por meio de PCA em 13 características medidas das 27 espécies do gênero *Kielmeyera*. As setas representam a contribuição das variáveis. O contorno cinza representa o espaço funcional em nível de gênero, composto pelo conjunto de atributos funcionais. O hipervolume de probabilidade é de 95%. O gradiente de coloração amarelo a vermelho indica a densidade de probabilidade de combinações de características individuais das 27 espécies e variam do vermelho (maior densidade de pontos) ao amarelo (menor densidade de pontos). As linhas de contorno indicam quantis 0,95, 0,50, 0,25 da distribuição de probabilidade. FRic - Riqueza Funcional; FDiv - Divergência Funcional; CM – cristais no mesofilo; EB - esclerênquima nas bordas; FHE - folha heterobárca; FHO - folha homobárca; HP - hipoderme parenquimática; MD - mesofilo dorsiventral; MI- mesofilo isobilateral; SLA - área foliar específica; VLA - densidade de veias.

As formas de vida, arbustos e árvores apresentaram os menores valores de FRic respectivamente (Fig. **3a, c**), ambos com apenas um ponto de maior densidade. Árvore se relacionou ao eixo negativo da PC1 e em arbusto os pontos segregam ao longo do primeiro eixo da PCA. Árvores pequenas e subarbusto apresentaram os maiores valores de FRic, respectivamente (Fig. **3b, d**), ambos segregados ao longo do PC1 e PC2, com subarbusto com três pontos de maior densidade e árvore pequena com pontos de maior e menor concentração espalhados. Os subarbustos apresentaram FDiv mais alta entre as formas de vida (Fig. **3b**) e as árvores pequenas o segundo maior FDiv (Fig. **3d**).



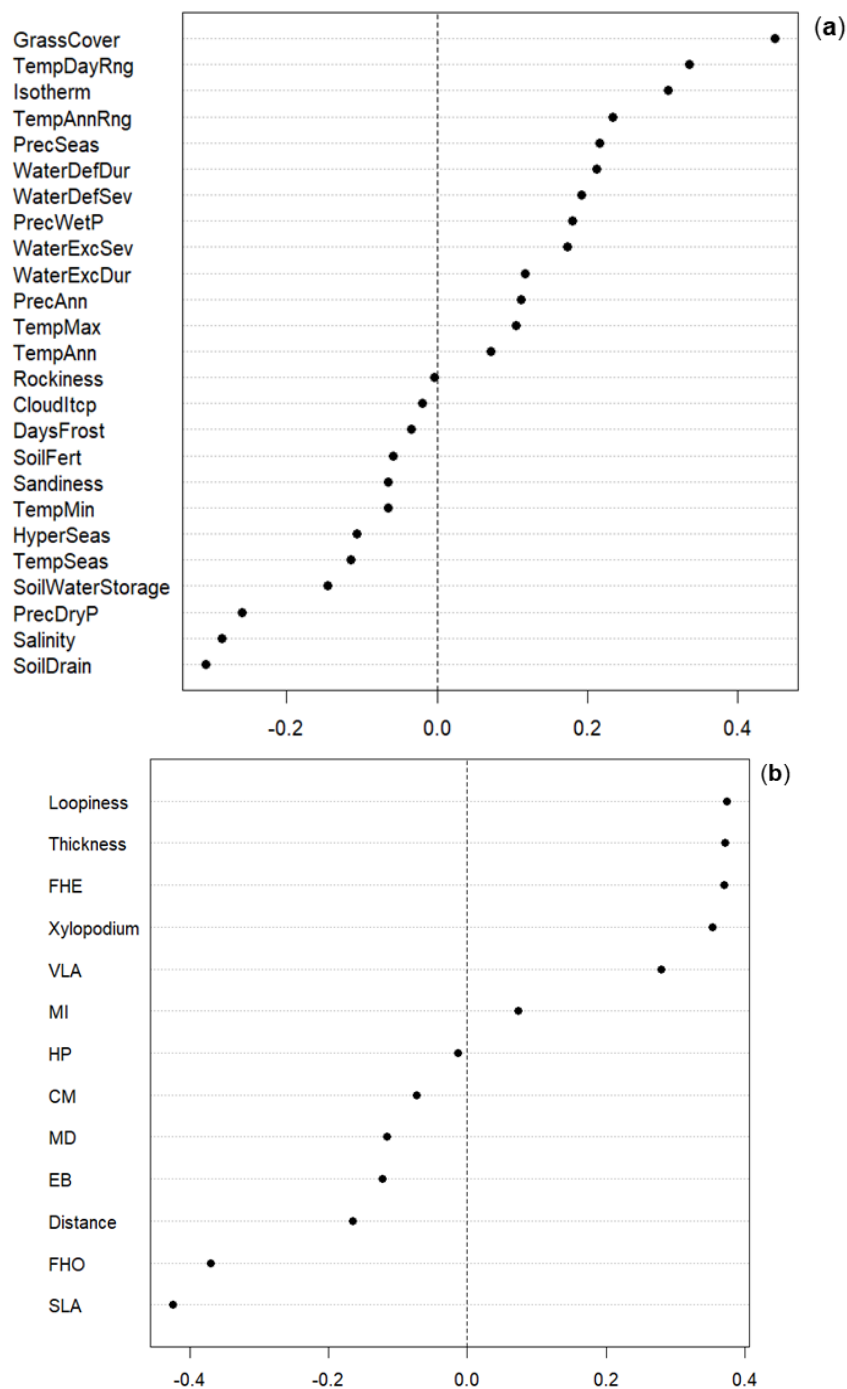
**Figura 3.** Espaço funcional contribuído por meio de PCA específico as para formas de vida (a) Shrub; (b) Subshrub; (c) Tree; (d) Small Tree, distribuídas no espaço global. O gradiente de coloração amarelo a vermelho indica a densidade de probabilidade de combinações de características individuais dentro das formas de vidas. vermelho (maior densidade) e amarelo (menor densidade de pontos). FRic - Riqueza Funcional; FDiv - Divergência Funcional; CM - cristais no mesofilo; EB - esclerênquima nas bordas; FHE - folha heterobárica; FHO - folha homobárica; HP - hipoderme parenquimática; MD - mesofilo dorsiventral; MI- mesofilo isobilateral; SLA - área foliar específica; VLA - densidade de veias.

### Associações entre atributos funcionais e variáveis ambientais

As espécies *K. caractae*, *K. colibri*, *K. corymbosa*, *K. fatimae*, *K. pulcherrima* e *K. variabilis* não foram incluídas na análise RLQ, por não apresentarem registros de ocorrência no banco de dados do NTT. Foram analisadas as 21 espécies restantes e foi utilizado o primeiro eixo da RLQ que explicou 86,95% da variação. As fitofisionomias mais associadas aos valores negativos do primeiro eixo da RLQ foram savanas e campos rupestres (Fig. 5 e 6). O eixo positivo das variáveis ambientais se relacionou positivamente com porcentagem de cobertura do solo por gramíneas, amplitude térmica diária média, amplitude térmica anual, isothermalidade e sazonalidade da precipitação (Fig. 4a). O eixo positivo dos atributos funcionais se relacionou negativamente com espessura, loopiness, folha heterobárica (FHE), xilopódio, área foliar

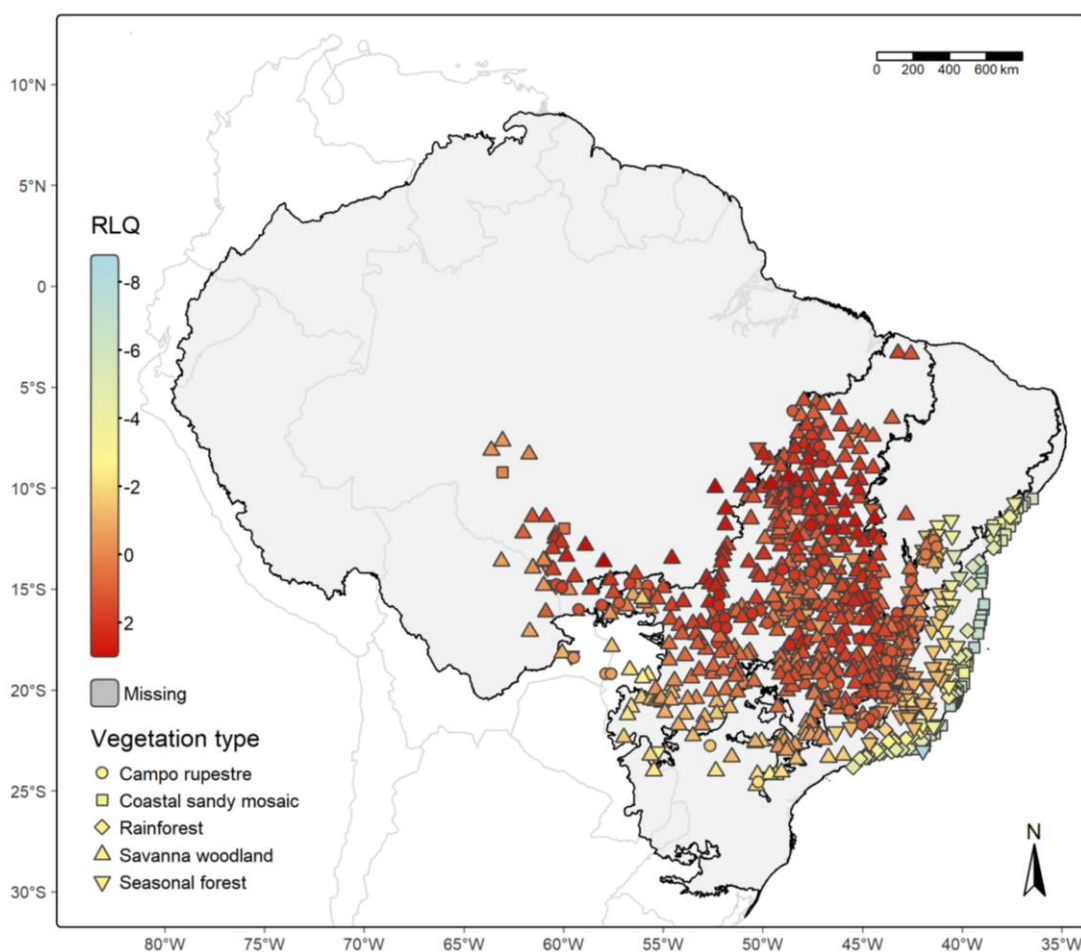
específica e mesofilo isobilateral (MI) (Fig. 4b). As espécies mais associadas aos valores positivos do primeiro eixo da RLQ foram *K. grandiflora*, *K. coriacea* e *K. apparicana*.

As fitofisionomias mais associadas aos valores negativos do primeiro eixo da RLQ foram Coastal sandy Mosaic e Rainforest (Fig. 5 e 6). O eixo negativo das variáveis ambientais se relacionou negativamente com capacidade de drenagem do solo, salinidade, precipitação anual concentrada no mês mais seco, capacidade de armazenamento de água no solo, sazonalidade de temperatura (Fig. 4a). O eixo negativo dos atributos funcionais se relaciona positivamente com área foliar específica, distância entre as veias, folha homobárica (FHO), esclerênquima nas bordas (EB), mesofilo dorsiventral (MD), cristais no mesofilo (CM) e hipoderme parenquimática (HP) (Fig. 4b). As espécies mais associadas ao eixo negativo foram *K. membranacea*, *K. albopunctata* e *K. rizziniana*. A Seasonal Forest apresentou valores intermediários (Fig.6).



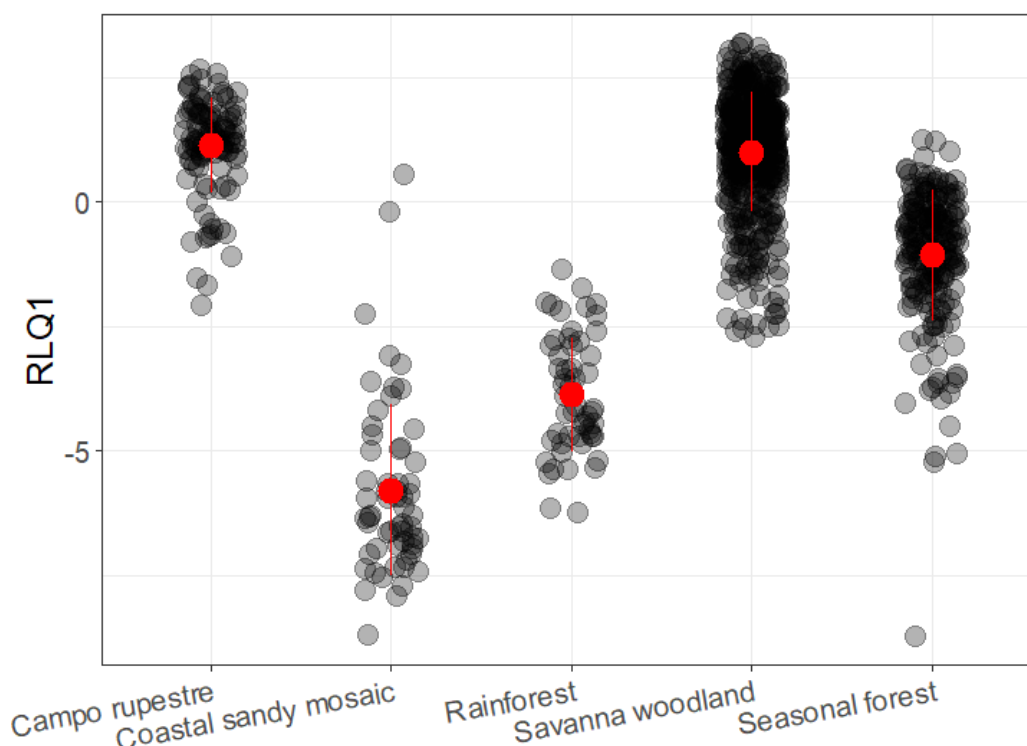
**Figura 4.** Correlação de Person (a) entre variáveis ambientais e as coordenadas dos locais no primeiro eixo da análise RLQ. SoilDrain - classes de drenagem do solo; Salinity - classes de salinidade do solo (ds/m); PrecDryP - precipitação do mês mais seco (mm); SoilWaterStorage - armazenamento de água no solo; TemSeas - sazonalidade da temperatura (°C); HyperSeas - hipersazonalidade (%precipitação em déficit e excesso); Sandiness - granularidade do solo (% de areia); SoilFert - fertilidade do solo com base na média de TBS (% saturação de bases totais); TempMin - temperatura mínima do mês mais frio (°C); DaysFrost - número de dias com geada (dias); Cloudtcp - interceptação de nuvens (mm); Rockiness - superfície rochosa (% da

superfície do solo como rochas expostas); TempAnn - temperatura média anual (°C); PrecAnn - precipitação anual (mm); TempMax - temperatura máxima média do mês mais quente (°C); WaterExcDur - duração do período de excesso de água (dias); WaterExcSev - gravidade do período de excesso de água (mm); PreWetP - precipitação do mês mais chuvoso (mm); WaterDefSev - gravidade do período de excesso de déficit hídrico (mm); WaterDefDur - duração do período de excesso de déficit hídrico (dias); PrecSeas - sazonalidade da precipitação (% coeficiente de variação precipitação mensal); TempAnnRng - amplitude anual de temperatura (°C); Isotherm - isothermalidade (%); TempDayRng - amplitude térmica média diária (°C); GrassCover - Cobertura herbácea (% superfície do solo coberta por ervas e gramíneas); **(b)** entre os atributos das espécies e as coordenadas dos sítios no primeiro eixo da análise RLQ. CM - cristais no mesofilo; EB - esclerênquima nas bordas; FHE - folha heterobárica; FHO - folha homobárica; HP - hipoderme parenquimática; MD - mesofilo dorsiventral; MI - mesofilo isobilateral; SLA - área foliar específica; VLA - densidade de veias.



**Figura 5.** Distribuição espacial dos valores do primeiro eixo da análise RLQ, cada ponto representa uma fitofisionomia indicadas pelos símbolos conforme a legenda. Cores variam do

azul claro (valores negativos) ao vermelho (valores positivos), indicando o gradiente funcional associado às variáveis ambientais.



**Figura 6.** Distribuição das médias das fitofisionomias. Pontos individuais em cinza indicam os valores por espécie, enquanto os pontos vermelhos representam as médias por tipo de vegetação, acompanhadas de barras de erro correspondentes ao erro padrão.

## DISCUSSÃO

As pressões seletivas impostas por baixa precipitação do mês mais seco e maior amplitude térmica diária levaram a conjuntos de atributos específicos de caráter conservativo para as espécies de Cerrado em *Kielmeyera*. As áreas com pressões seletivas impostas por salinidade e alta drenagem do solo (restinga) apresentaram os maiores valores de área foliar específica e menor espessura, assim como menores valores para atributos relacionados à eficiência hídrica. Isso pode ser um reflexo de outros desafios adaptativos como a competição por luz. É interessante observar que as espécies de restinga apresentaram valores maiores para atributos de área foliar específica do que as espécies de tropicais úmidas; isso pode estar relacionado ao fato de que a distribuição destas espécies, mesmo que em florestas, se dar preferencialmente em áreas abertas (Trad, 2019). Dessa forma, é possível observar um gradiente funcional de um extremo climático ao outro.

Também esperávamos que esses habitats ambientalmente extremos selecionassem espécies com atributos que fornecessem maior eficiência hídrica, formas de vida de menor porte e composição estrutural de ambientes como presença de cristais, presença de hipoderme e folhas heterobáricas. Essa hipótese não foi totalmente corroborada uma vez que, os atributos relacionados à maior eficiência hídrica (maior densidade de veias e loopiness) e a folha heterobárica ficaram concentrados nas fitofisionomias de campo rupestre e savana, e intermediários em florestas sazonais. Tais características foram amplas sendo distribuídas pelas formas de vida arbusto, subarbusto e pequena árvore. Na estrutura anatômica os cristais e hipoderme estavam presentes independente do ambiente e forma de vida. Por fim, corroboramos que a presença do xilopódio esteve associada aos atributos de baixa espessura e alta área foliar específica em *Kielmeyera* além disso, atributos de maior eficiência hídrica acompanharam essa associação, demonstrando as estratégias adaptativas especializadas.

### **Estratégias funcionais entre as formas de vida**

As análises demonstraram divergência funcional (FDiv) global foi relativamente alta, indicando diferenciação de nicho (Mason et al., 2005), ou seja, existência de conjuntos de atributos distintos para os nichos ocupados. A riqueza funcional (FRic) foi considerada relativamente baixa, então existe um certo grau de similaridade dos atributos funcionais entre as espécies em *Kielmeyera*, porém baixo para os atributos medidos aqui. O espaço funcional global ficou dividido principalmente pelos eixos da PC1 onde é possível ver a separação de estratégias vasculares para os extremos ambientais e a ocupação de diferentes áreas do espaço funcional pelas formas de vida, reforçam a possível presença de estratégias distintas.

As formas de vida árvore e arbusto exploram subconjuntos menores de estratégias funcionais representadas pelos menores valores de FRic e mesmo que o nosso foco seja apenas o gênero que ocorre em locais distintos, podemos presumir que esse padrão pode sugerir especialização de habitat, levando a ocupação de espaços funcionais restritos. A baixa ocupação do espaço funcional de *Kielmeyera* por ambas as formas de vida pode torná-las mais suscetíveis a flutuações ambientais com menor resistência das comunidades dessas formas de vida a invasões por outras espécies (Tilman, 1987; Dukes, 2001).

Árvore pequena e subarbusto exploram porções maiores do espaço funcional e possuem a FDiv alta em ambas que refletem o conjunto de atributos distintos. Além disso, existe uma sobreposição principalmente pela forma de vida de árvores pequenas com as demais formas de vida, mesmo que a distribuição não seja a mesma. Isso pode estar relacionado a fatores

semelhantes entre os ambientes se alinhando a resposta funcional semelhante a condições climáticas ou regimes de perturbação (Diaz & Cabido, 2001). Em inselbergs, por exemplo, tendem a apresentar plantas com menor estatura, ou seja, árvores baixas, área foliar reduzida e até mesmo ausência de órgãos subterrâneos de armazenamento (Hunter, 2003). As raízes tendem a ser rígidas e adentrar profundamente entre as rochas e pode ocorrer a presença de órgãos de armazenamos como rizomas em plantas menores (Paula et al., 2017; Ottaviani et al., 2024). Isso pode ser consequência da menor quantidade de eventos de perturbação como fogo e pastoreio, eventos comumente encontrados no Cerrado, exemplificando a menor quantidade de perturbações ligadas à remoção de biomassa nos inselbergs, sendo a mortalidade de plantas juvenis alta, possivelmente causada por eventos de seca (Hunter, 2003). Assim, a comunidade dos inselbergs se estrutura em um ritmo diferente das vegetações que apresentem maior quantidade de evento de perturbação e um ritmo imediato na reestruturação da vegetação (Hunter, 2016).

### **Variação dos atributos funcionais ao longo do gradiente ambiental**

#### **Vegetações do Cerrado**

Em habitats savânicos é comum observar secas mais severas, baixa retenção de água e nutrientes no solo e maior cobertura de gramíneas (Silveira et al., 2016). Essas variáveis foram fortes nas áreas de Cerrado e campo rupestre onde espécies de *Kielmeyera* ocorrem. A maior cobertura de gramíneas observada indica um proxy para intervalos de retorno de fogo mais curtos (Hoffmann et al., 2012; Archibald et al., 2013; Lehmann et al., 2014) que refletem muitas vezes nas formas de vida das plantas. A alta frequência de fogo em savanas promove plantas lenhosas menores, e vegetações fechadas com frequências de fogo mais baixas favorecem plantas lenhosas mais altas (Chiminazzo et al., 2025). Além disso, espécies de savana com mais de um tipo de forma de vida tendem a ter maior probabilidade de persistir no habitat crescendo em diferentes regimes de fogo (Chiminazzo et al., 2025), o que pode ser vantajoso para espécies como *K. coriacea* e *K. grandiflora* que têm mais de um tipo de forma de vida e ocorrência de formações variadas. O xilopódio é uma estrutura frequentemente encontrada em muitas espécies do Cerrado sendo comum em arbustos de campos rupestres (Rizzini & Heringer, 1961; Kolbek & Alves, 2008; Silveira et al., 2016). A presença desse atributo nesse eixo reforça ainda as estratégias de adaptação ao fogo para as espécies de *Kielmeyera*, sendo o órgão um banco de gemas que pode estar associado ao armazenamento de água e carboidratos, permitindo o rebrotamento após incêndios e secas (Vilhalva & Appezzato-da-Glória, 2006; Lopes-Mattos et al., 2013). A alta densidade de veias e loopiness foram associados ao Campo Rupestre e

Cerrado. Estudos evidenciam que o maior investimento em nervuras menores relacionado a altas taxas de fluxo de água em comparação as nervuras maiores (Sack & Holbrook, 2006). A distância entre as veias mostrou uma tendência inversa a esses dois atributos, onde folhas com maior densidade de veias e loopiness apresentariam menor distância entre as veias tornando a proximidade das veias até as superfícies evaporativas da folha menor e aumentando o fluxo de água influenciando nas taxas de difusão da água (Brodribb et al., 2007; Noblin et al., 2008). A maior espessura foliar e menor área foliar específica encontradas nos Campos rupestres e Cerrado são associadas a ambientes de menor produtividade onde as folhas são mais duráveis (Pérez-Harguindeguy et al., 2016).

A espessura alta das folhas, pode ser reflexo do alto investimento em tecidos fotossintéticos que é muito característico das plantas expostas a alta luminosidade (Nardini et al., 2010). O mesofilo de quase todas as espécies aqui analisadas foi dorsiventral, característica encontrada também em *K. rubriflora* Cambess. (Simioni et al., 2017). Outros tipos de mesofilo foram encontrados no Cerrado e Campo rupestre como mesofilo isobilateral (MI) que em ambientes com baixa precipitação contribui positivamente para a adaptação a alta incidência luminosa (Medina & Francisco, 1994; Ferreira et al., 2015; Pompelli et al., 2019). O mesofilo homogêneo (MH) não foi incluído nas análises estatísticas, mas foi relatado em *K. gradiflora* e *K. neriifolia*, sendo essa característica associada ao xeromorfismo (Menezes et al., 2006), à resistência à seca e à alta intensidade luminosa (Ferreira et al., 2015).

As espécies do Campo rupestre e Cerrado apresentam folha heterobárca (FHE) que é comumente relacionada a ambientes com alto estresse de dessecação, causadas por temperatura e ventos fortes, característica climática comum nos Campos rupestres (Silveira, et al., 2016), no alto das copas das árvores (Chazdon et al., 1996; Terashima, 1992) e em espécies de clareiras (Kenzo et al., 2007). A extensão de bainha do feixe confere aspectos de resistência mecânica nas folhas, transporte de água, eficiência fotossintética (Terashima, 1992; Liakoura et al., 2009; Karabourniotis et al., 2000) e pode guiar a luz em folhas mais espessas funcionando como “janelas de luz”, processo que se intensifica com presença de cristais na estrutura (Karabourniotis et al., 2000). Cristais distribuídos em diferentes tecidos do mesofilo foram encontrados na maioria das espécies analisadas. Esta característica geralmente é associada à proteção contra herbívora (Konno et al., 2014). A hipoderme ocorre nas espécies de ambos os biomas e formas de vida analisadas. O tecido ocorre em ambas as faces ou localizado apenas na face abaxial. De modo geral é um tecido presente mais frequentemente em folhas mais

resistentes e pode exercer função de proteção dos tecidos fotossintéticos, sendo uma característica frequentemente considerada xeromórfica (Nakamura et al., 2015).

### **Vegetações da Mata Atlântica**

Em habitats costeiros a composição de espécies é complexa sendo impulsionada por fatores espaciais locais como o gradiente nutricional e a disponibilidade hídrica (Lourenço Jr. et al., 2021). A área foliar específica por exemplo, pode variar (Vendramini, et al., 2002; Boeger & Gluzezak 2006) mudando conforme a limitação de recursos. As plantas nesses habitats acompanham uma direção seca causado pelo solo, mas também uma direção oposta causada por inundações, dessa forma a vegetação pode apresentar atributos aquisitivos e conservativos, e isso se relaciona com as funções ecossistema do organismo (Lourenço Jr. et al., 2021), favorecendo uma comunidade com atributos variados. Nessa vegetação a maioria das espécies acompanhou estratégias características das áreas úmidas (Fig. 6), porém algumas saíram da média com estratégias de áreas secas que podem estar relacionadas às áreas de dunas com *K. reticulata* e *K. argentea* que apresentaram folhas com menor área foliar específica e maior espessura foliar.

Em restinga e florestas tropicais úmidas houve também a presença folha homobárica (FHO), esse tipo de folha geralmente permite uma maior movimentação interna dos gases pela não compartimentalização do mesófilo e esse processo se intensifica em eventos de estresse hídrico onde os estômatos estão fechados (Pieruschka et al., 2006). O FHO está presente em todas as árvores, mas pode ser encontrado também em espécies de árvores pequenas e subarbusto de Campo rupestre em *Kielmeyera*, que pode ser uma resposta a microambientes que ainda precisam ser analisados. Além disso, o eixo negativo da RLQ foi oposto para as características de venação e morfologia da folha, onde a densidade de veias e loopiness é menor, demonstram o investimento de carbono e se ajustarmos essas características com a menor espessuras da folha e maior área foliar específica, podemos concluir que são folhas menos duráveis de caráter aquisitivo.

Nas vegetações da Mata Atlântica, existem variações na folha dada por diversos fatores como precipitação e altitude, onde espécies tropicais de montanha apresentam menor área foliar específica e maior vida útil das folhas em comparação às espécies de terra baixa (Rosado et al., 2016; Vitória et al., 2019). Seasonal Forest apresentou variação mediana nos eixos da RLQ, mais associado a vegetações secas. Esse ambiente apresenta particularidades climáticas únicas, sendo expostas ao estresse hídrico na estação seca (Eamus, 1999), que moldam a riqueza de

espécies e consequentemente os atributos funcionais de formas distintas, apresentando adaptações variadas à seca (Bohlman, 2010).

## CONCLUSÃO

Este estudo buscou compreender a variação de atributos funcionais de *Kielmeyera* em diferentes contextos ambientais. O gênero provavelmente se originou nas savanas do Cerrado há cerca de 7,5 milhões de anos e posteriormente se expandiu para a Mata Atlântica (Cabral et al., 2021). Nossos resultados destacam que espécies de *Kielmeyera* apresentam maior divergência de atributos funcionais entre restinga e Campo rupestre. A expansão para as áreas arenosas e florestas úmidas costeiras, pode ter levado a especialização para colonização desses ambientes, pois os atributos funcionais são opostos aos encontrados em espécies de savanas.

As formas de vida que apresentaram maior divergência funcional foram subarbusto e árvore pequena, onde ocupam um grande espectro de variação fitofisionômica promovendo uma maior distribuição por formas de vida de porte intermediárias em fitofisionomias distintas devido a estratégias ecológicas mais amplas em comparação às outras formas de vida que apresentam espaço funcional restrito. A árvore pequena *K. membranacea* ocorre tanto na restinga, quanto em florestas úmidas e inselbergs (Trad, 2019). Essa partição dos atributos junto a ocupação de diferentes porções do espaço funcional sugere que *Kielmeyera* apresenta alta variedade funcional, permitindo a especialização e a exploração de novos ambientes.

## REFERÊNCIAS

- Almeida Jr. EB de Olivo MA, Araújo E de L, Zickel CS. 2009.** Caracterização da vegetação de restinga da RPPN de Maracaípe, PE, Brasil, com base na fisionomia, flora, nutrientes do solo e lençol freático. *Acta Botanica Brasilica* **23**: 36–48.
- Appezato-da-Glória B, Cury G, Soares MKM, Rocha R, Hayashi AH. 2008.** Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. *The Journal of the Torrey Botanical Society* **135**: 103–113.
- Archibald S, Lehmann CER, Gómez-Dans JL, Bradstock RA. 2013.** Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**: 6442–6447.
- Blonder B, Both S, Jodra M, Xu H, Fricker M, Matos IS, Majalap N, Burslem DFRP, Teh YA, Malhi Y. 2020.** Linking functional traits to multiscale statistics of leaf venation networks. *New Phytologist* **228**: 1796–1810.

- Blonder B, Violle C, Bentley LP, Enquist BJ. 2011.** Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters* **14**: 91–100.
- Boeger MRT, Gluzezak RM. 2006.** Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*. **61**: 73–82.
- Bohlman SA. 2010.** Landscape patterns and environmental controls of deciduousness in forests of central Panama. *Global Ecology and Biogeography* **19**: 376–385.
- Brodribb TJ, Feild TS, Jordan GJ. 2007.** Leaf Maximum Photosynthetic Rate and Venation Are Linked by Hydraulics. *Plant Physiology* **144**: 1890–1898.
- Bukatsch F. 1972.** Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* **61**: 255.
- Cabral FN, Trad RJ, Amorim BS, Maciel JR, Amaral M do CE do, Stevens P. 2021.** Phylogeny, divergence times, and diversification in Calophyllaceae: Linking key characters and habitat changes to the evolution of Neotropical Calophylleae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **157**: 107041.
- Caddah MK, Mayer JLS, Bittrich V, Amaral MCE. 2012.** Species limits in the Kielmeyera coriacea complex (Calophyllaceae) – a multidisciplinary approach. *Botanical Journal of the Linnean Society* **168**: 101–115.
- Carmona CP, de Bello F, Mason NWH, Lepš J. 2019.** Trait probability density (TPD): measuring functional diversity across scales based on TPD with R. *Ecology* **100**: e02876.
- Carmona CP, Pavanetto N, Puglielli G. 2024.** funspace: An R package to build, analyse and plot functional trait spaces. *Diversity and Distributions* **30**: e13820.
- Chazdon RL, Pearcy RW, Lee DW, Fetcher N. 1996.** Photosynthetic Responses of Tropical Forest Plants to Contrasting Light Environments. In: Mulkey SS, Chazdon RL, Smith AP, eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Boston, MA: Springer US, 5–55.
- Chiminazzo MA, Charles-Dominique T, Andrade RS, Bombo AB, Fidelis A. 2025.** How do plants survive in the starving, burning, and hiding vegetation realms generated by novel fire regimes? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **68**: 125885.
- Cicarelli D, Bona C. 2022.** Exploring the Functional Strategies Adopted by Coastal Plants Along an Ecological Gradient Using Morpho-functional Traits. *Estuaries and Coasts* **45**: 114–129.

- Díaz S, Cabido M. 2001.** Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 646–655.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, et al. 2016.** The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**: 167–171.
- Díaz S, Purvis A, Cornelissen JHC, Mace GM, Donoghue MJ, Ewers RM, Jordano P, Pearse WD. 2013.** Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* **3**: 2958–2975.
- Dolédec S, Chessel D, ter Braak CJF, Champely S. 1996.** Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* **3**: 143–166.
- Dray S, Dufour A-B. 2007.** The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software* **22**: 1–20.
- Dukes JS. 2001.** Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia* **126**: 563–568.
- Durigan G, Ratter JA. 2006.** SUCCESSIONAL CHANGES IN CERRADO AND CERRADO/FOREST ECOTONAL VEGETATION IN WESTERN SÃO PAULO STATE, BRAZIL, 1962–2000. *Edinburgh Journal of Botany* **63**: 119–130.
- Eamus D. 1999.** Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology & Evolution* **14**: 11–16.
- Ferreira CS, Carmo WS, Graciano-Ribeiro D, Oliveira JMF, Melo RB, Franco AC. 2015.** Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. *Acta Amazonica* **45**: 337–346.
- Gobbi KF, Garcia R, Ventrella MC, Neto AFG, Rocha GC. 2011.** Área foliar específica e anatomia foliar quantitativa do capim-braquiária e do amendoim-forrageiro submetidos a sombreamento. *Revista Brasileira de Zootecnia* **40**: 1436–1444.
- Gong H, Gao J. 2019.** Soil and climatic drivers of plant SLA (specific leaf area). *Global Ecology and Conservation* **20**: e00696.
- Haridasan M. 1982.** Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. *Plant and Soil* **65**: 265–273.

**Hoffmann WA, Geiger EL, Gotsch SG, Rossatto DR, Silva LCR, Lau OL, Haridasan M, Franco AC. 2012.** Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters* **15**: 759–768.

**Hoffmann WA, Orthen B, Nascimento PKVD. 2003.** Comparative Fire Ecology of Tropical Savanna and Forest Trees. *Functional Ecology* **17**: 720–726.

**Hofhansl F, Chacón-Madriral E, Brännström Å, Dieckmann U, Franklin O. 2021.** Mechanisms driving plant functional trait variation in a tropical forest. *Ecology and Evolution* **11**: 3856–3870.

**Hunter JT. 2003.** Persistence on inselbergs: the role of obligate seeders and resprouters. *Journal of Biogeography* **30**: 497–510.

**Hunter JT. 2016.** Differences in Functional Trait Distribution between Inselberg and Adjacent Matrix Floras. *International Journal of Ecology* **2016**: 6417913.

**IBGE. 2012.** *Manual técnico da vegetação brasileira*. Brasil, Rio de Janeiro: IBGE

**Karabourniotis G, Bornman JF, Nikolopoulos D. 2000.** A possible optical role of the bundle sheath extensions of the heterobaric leaves of *Vitis vinifera* and *Quercus coccifera*. *Plant, Cell & Environment* **23**: 423–430.

**Kawai K, Okada N. 2016.** How are leaf mechanical properties and water-use traits coordinated by vein traits? A case study in Fagaceae. *Functional Ecology* **30**: 527–536.

**Kenzo T, Ichie T, Watanabe Y, Hiromi T. 2007.** Ecological distribution of homobaric and heterobaric leaves in tree species of Malaysian lowland tropical rainforest. *American Journal of Botany* **94**: 764–775.

**Klink C, Machado R. 2005.** A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade* **1**: 147-155.

**Kolbek J, Alves RJV. 2008.** Impacts of cattle, fire and wind in rocky savannas, southeastern Brazil. *Acta Universitatis Carolinae Environmentalica* **22**: 111-130.

**Konno K, Inoue TA, Nakamura M. 2014.** Synergistic Defensive Function of Raphides and Protease through the Needle Effect. *PLOS ONE* **9**: e91341.

**Kraus JE, Arduin M. 1997.** Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Seropédica: EDUR.

**Künzi Y, Zeiter M, Fischer M, Stampfli A. 2025.** Rooting depth and specific leaf area modify the impact of experimental drought duration on temperate grassland species. *Journal of Ecology* **113**: 445–458.

**Lehmann CER, Anderson TM, Sankaran M, Higgins SI, Archibald S, Hoffmann WA, Hanan NP, Williams RJ, Fensham RJ, Felfili J, et al. 2014.** Savanna Vegetation-Fire-Climate Relationships Differ Among Continents. *Science* **343**: 548–552.

**Liakoura V, Fotelli MN, Rennenberg H, Karabourniotis G. 2009.** Should structure–function relations be considered separately for homobaric vs. heterobaric leaves? *American Journal of Botany* **96**: 612–619.

**Lopes-Mattos KLB, Azevedo AA, Soares AA, Meira RMSA. 2013.** Sistema subterrâneo de *Mandevilla atrovilacea* (Stadelm.) Woodson (Apocynaceae, Apocynoideae) dos campos de altitude brasileiros. *South African Journal of Botany* **87**: 27–33.

**Lourenço Jr. J, Newman EA, Ventura JA, Milanez CRD, Thomaz LD, Wandekoken DT, Enquist BJ. 2021.** Soil-associated drivers of plant traits and functional composition in Atlantic Forest coastal tree communities. *Ecosphere* **12**: e03629.

**Marques MCM, Silva SM, Liebsch D. 2015.** Coastal plain forests in southern and southeastern Brazil: ecological drivers, floristic patterns and conservation status. *Brazilian Journal of Botany* **38**: 1–18.

**Martins MLL. 2012.** Fitofisionomia das formações vegetais da Restinga da Área de Proteção Ambiental (APA) de Guaibim, Valença, Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* **10**: 66–66.

**Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB. 2005.** Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* **111**: 112–118.

**Medina E, Francisco M. 1994.** Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology1. *Tree Physiology* **14**: 1367–1381.

**Menezes NL, Silva DC, Pinna GFAM. 2006.** Folha. In: Appezzato-da-Glória B, Carmello-Guerreiro SM. *Anatomia Vegetal*. Viçosa: Ed. UFV, 303-311.

**Mittermeier RA, Robles Gil P, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier CG, Lamoreux J, da Fonseca GAB. 2004.** *Hotspots Revisited. Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*. Mexico City, Mexico: Cemex.

**Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000.** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853–858.

**Nakamura AT, Simão E, Silva L, Torres GA. 2015.** Origin of the subepidermal tissue in *Piper L.* leaves. *Brazilian Journal of Biology* **75**: 368–371.

**Nardini A, Raimondo F, Lo Gullo MA, Salleo S. 2010.** Leafminers help us understand leaf hydraulic design. *Plant, Cell & Environment* **33**: 1091–1100.

**Neves DM, Dexter KG, Pennington RT, Valente ASM, Bueno ML, Eisenlohr PV, Fontes MAL, Miranda PLS, Moreira SN, Rezende VL, et al. 2017.** Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. *Diversity and Distributions* **23**: 898–909.

**Noblin X, Mahadevan L, Coomaraswamy I, Weitz D, Holbrook N, Zwieniecki M. 2008.** Optimal vein density in artificial and real leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**: 9140–9144.

**O'Brien TP, Feder N, McCully ME. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls with toluidine blue O. *Protoplasma* **59**: 368–373.

**Oliveira-Filho AT. 2017.** *NeoTropTree. Flora arbórea da Região NeoTropical: Um banco de dados envolvendo biogeografia, diversidade e conservação.* URL: <http://www.neotropree.info>. [accessed 20 August 2025].

**Ottaviani G, Méndez-Castro FE, Conti L, Zelený D, Chytrý M, Doležal J, Jandová V, Altman J, Klimešová J. 2022.** Sticking around: Plant persistence strategies on edaphic islands. *Diversity and Distributions* **28**: 1850–1862.

**Paula LFA de, Mota NFO, Viana PL, Stehmann JR. 2017.** Floristic and ecological characterization of habitat types on an inselberg in Minas Gerais, southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* **31**: 199–211.

**Peppe DJ, Royer DL, Cariglino B, Oliver SY, Newman S, Leight E, Enikolopov G, Fernandez-Burgos M, Herrera F, Adams JM, et al. 2011.** Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist* **190**: 724–739.

**Perez TM, Rodriguez J, Mason Heberling J. 2020.** Herbarium-based measurements reliably estimate three functional traits. *American Journal of Botany* **107**: 1457–1464.

**Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, et al. 2016.** Corrigendum to: New

handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **64**: 715–716.

**Pieruschka R, Schurr U, Jensen M, Wolff WF, Jahnke S. 2006.** Lateral diffusion of CO<sub>2</sub> from shaded to illuminated leaf parts affects photosynthesis inside homobaric leaves. *New Phytologist* **169**: 779–788.

**Pinto MM, Aguiar IB, Giudice-Neto J, Valeri SV. 2025.** Correlações entre características do solo e da vegetação na Ilha do Cardoso, Cananeia, Brasil. *Hoehnea* **52**: e462024.

**Pompelli MF, Mendes KR, Ramos MV, Santos JNB, Youssef DTA, Pereira JD, Endres L, Jarma-Orozco A, Solano-Gomes R, Jarma-Arroyo B, et al. 2019.** Mesophyll thickness and sclerophylly among *Calotropis procera* morphotypes reveal water-saved adaptation to environments. *Journal of Arid Land* **11**: 795–810.

**Python Software Foundation. 2025.** *Python Language Reference, v 3.10*. URL: <https://www.python.org>

**R Development Core Team .2024.** *R: a language and environment for statistical computing v.4.4.2*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. URL: <https://www.R-project.org/>

**Ribeiro JF, Walter BMT. 2008.** Fitofisionomias do bioma cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF, orgs. *Cerrado: ecologia e flora*. Brasília, DF: Embrapa Cerrados, 151–212

**Ricklefs RE. 1987.** Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science* **235**: 167–171.

**Rizzini CT, Ezechias PH. 1961.** Underground organs of plants from some southern Brazilian savannas, with special reference to the xylopodium. *Python* **17**: 105-124.

**Rosado BHP, Joly CA, Burgess SSO, Oliveira RS, Aidar MPM. 2016.** Changes in plant functional traits and water use in Atlantic rainforest: evidence of conservative water use in spatio-temporal scales. *Trees* **30**: 47–61.

**Sack L, Holbrook NM. 2006.** LEAF HYDRAULICS. *Annual Review of Plant Biology* **57**: 361–381.

**Sack L, Scoffoni C, McKown AD, Frole K, Rawls M, Havran JC, Tran H, Tran T. 2012.** Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. *Nature Communications* **3**: 837.

- Sack L, Scoffoni C. 2012.** Measurement of Leaf Hydraulic Conductance and Stomatal Conductance and Their Responses to Irradiance and Dehydration Using the Evaporative Flux Method (EFM). *Journal of Visualized Experiments: JoVE*: 4179.
- Saddi N. 1996.** O gênero *Kielmeyera* na flora de Mato Grosso (Brasil) e considerações sobre as espécies de Mato Grosso do Sul (Brasil) e da Bolívia. *Publicação avulsa do Herbário Central*. **10**: 1-117
- Santos HG, Jacomine PKT, Anjos LHC, Oliveira VA, Lumbreras JF, Coelho MR, Almeida JA, Araujo FJC, Oliveira, JB. 2013.** *Sistema brasileiro de classificação de solos, 3rd ed.* Brasília: Embrapa.
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW. 2012.** NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* **9**: 671–675.
- Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L. 2011.** Decline of Leaf Hydraulic Conductance with Dehydration: Relationship to Leaf Size and Venation Architecture. *Plant Physiology* **156**: 832–843.
- Silveira FAO, Negreiros D, Barbosa NPU, Buisson E, Carmo FF, Carstensen DW, Conceição AA, Cornelissen TG, Echternacht L, Fernandes GW, et al. 2016.** Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant and Soil* **403**: 129–152.
- Simioni PF, Eisenlohr PV, Pessoa MJG, Silva IV da. 2017.** Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: Do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics? *Flora* **226**: 38–46.
- Stevens PF. 2001.** *Angiosperm Phylogeny Website*. URL <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. [accessed 20 August 2025].
- Terashima I. 1992.** Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Research* **31**: 195–212.
- Tilman D. 1996.** Biodiversity: Population Versus Ecosystem Stability. *Ecology* **77**: 350–363.
- Trad RJ, de Souza Cortez MB, Ornellas T, Bittrich V, Amaral MCE. 2023.** Should *Kielmeyera tomentosa* be reestablished? Implications of leaf anatomy in the *Kielmeyera coriacea* (Calophyllaceae) species complex. *Kew Bulletin* **78**: 145–157.
- Trad RJ. 2019.** *Phylogeny, evolution and taxonomy of Kielmeyera Mart. & Zucc. (Calophyllaceae)*. PhD thesis. University of Campinas, Campinas, Brazil.

- Vendramini F, Díaz S, Gurvich DE, Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. 2002.** Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist* **154**: 147–157.
- Vilhalva DAA, Appezzato-da-Glória B. 2006.** Morfo-anatomia do sistema subterrâneo de *Calea verticillata* (Klatt) Pruski e *Isostigma megapotamicum* (Spreng.) Sherff - Asteraceae. *Brazilian Journal of Botany* **29**: 39–47.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007.** Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882–892.
- Violle C, Reich PB, Pacala SW, Enquist BJ, Kattge J. 2014.** The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **111**: 13690–13696.
- Virtanen P, Gommers R, Oliphant TE, Haberland M, Reddy T, Cournapeau D, Burovski E, Peterson P, Weckesser W, Bright J, et al. 2020.** SciPy 1.0: fundamental algorithms for scientific computing in Python. *Nature Methods* **17**: 261–272.
- Vitória AP, Alves LF, Santiago LS. 2019.** Atlantic forest and leaf traits: an overview. *Trees* **33**: 1535–1547.
- Walt S van der, Schönberger JL, Nunez-Iglesias J, Boulogne F, Warner JD, Yager N, Gouillart E, Yu T. 2014.** scikit-image: image processing in Python. *PeerJ* **2**: e453.
- Walter, H. 1985.** *Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere*. Berlin: Springer-Verlag.