

ANAÏS DE ALMEIDA CAMPOS CORDEIRO

**INFLUÊNCIA DA ALTITUDE NA FLORÍSTICA E NA
DIVERSIDADE DE PLANTAS EM CAMPO DE ALTITUDE,
PARQUE NACIONAL DO CAPARAÓ**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Viçosa
Minas Gerais – Brasil
2017

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

C794i
2017

Cordeiro, Anaís de Almeida Campos, 1991-
Influência da altitude na florística e na diversidade de
plantas em campo de altitude, Parque Nacional do Caparaó /
Anaís de Almeida Campos Cordeiro. – Viçosa, MG, 2017.
ix, 57f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui anexos.

Inclui apêndice.

Orientador: Andreza Viana Neri.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Plantas das montanhas - Parque Nacional do Caparaó (ES e MG). 2. Influência de altitude. I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-graduação em Botânica. II. Título.

CDD 22 ed. 581.98151

ANAÍS DE ALMEIDA CAMPOS CORDEIRO


**INFLUÊNCIA DA ALTITUDE NA FLORÍSTICA E NA
DIVERSIDADE DE PLANTAS EM CAMPO DE ALTITUDE,
PARQUE NACIONAL DO CAPARAÓ**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 21 de fevereiro de 2017.



Marcelo Leandro Bueno



Luiz Fernando Silva Magnago



Andreza Viana Neri
(Orientadora)

Dedico este trabalho aos meus pais, que me ensinaram a importância dos estudos e sempre me incentivaram a buscar a felicidade, não importa onde ela esteja.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiro à minha família, que ao longo de todo este trajeto foi o chão da minha caminhada. Em especial aos meus pais Renato e Aidê, embora não haja palavras para expressar o amor que sinto por vocês e a gratidão pelo apoio e confiança eternos. Às minhas queridas irmãs Yaya, Isa e Mari, pelo companheirismo à distância. Sei que posso e sempre vou poder contar com vocês. Aos meus avós, ti@s, prim@s e agregad@s da família, por compartilharem momentos deliciosos e cheios de carinho. Ao meu sobrinho Caio por trazer sempre a alegria pro meu dia, com a sua presença iluminada, e @ próxim@ sobrinh@ que está por vir, mas que já enche meu coração de luz.

Agradeço também às amizades maravilhosas que venho cultivando ao longo de todos estes anos. Amigo não tem que estar, amigo é! E vocês sempre foram companheiros, mesmo quando não estavam fisicamente presentes. Amigos de BH, Brasília e Viçosa, o apoio de vocês sempre foi e sempre será fundamental. Deixo meu agradecimento especial àqueles que partilharam moradia comigo, sempre buscando a harmonia nestas casinhas cheias de amor. Agradeço também aos companheiros de faculdade, de almoços no RU, de tempo matado no DCE, de treinos e rodas de capoeira, de discussões e práticas agroecológicas e, claro, os amigos do rock! A companhia de vocês trouxe uma dimensão especial para a minha passagem por Viçosa, e certamente sem vocês nada teria sido como foi.

Não posso deixar de agradecer a todos os amigos da botânica e da ecologia vegetal: aqueles que já não estão mais em Viçosa, aqueles que terminam esta etapa junto comigo e aqueles que ainda têm tarefas a cumprir. Vocês são verdadeiros companheiros. Muito obrigada por estarem aqui no dia a dia, dando aquela força que às vezes eu precisei para continuar e me fazendo rir quando eu queria chorar. Nossas terças sempre foram e sempre serão concretas e divertidíssimas. Um brinde à nós!

Agradeço à Andreza pela confiança, me dando liberdade para desenvolver este trabalho que adorei. Hoje sinto que cresci ao longo dos últimos dois anos, e sou muito grata pelo apoio. Meu agradecimento também à CAPES pela bolsa, à UFV e ao Parque Nacional do Caparaó pela infraestrutura oferecida para desenvolver a pesquisa e ao Celso e ao Ângelo por serem sempre tão prestativos e competentes.

Não posso finalizar sem agradecer em especial a três pessoas que foram de fundamental importância para que eu finalizasse este trabalho: Prímula, sempre tão atenciosa, me ajudando desde o início em todas as etapas, e Fernando Mendez e Gustavo, por partilharem comigo ao longo do último ano um pouco do conhecimento que têm e assim terem ajudado enormemente (mesmo! Acho que vocês não têm ideia do quanto) na estatística e nas discussões.

Vocês todos são muito especiais para mim e estão guardados no coração, na alma, em cada sorriso, em cada brilho do olhar!

"Se a Natureza não fosse bela, não valeria a pena conhecê-la, e se não valesse a pena conhecê-la, não valeria a pena viver. Claro que não estou a falar da beleza que atinge os sentidos, a beleza das qualidades e das aparências, [...] estou a referir-me à beleza mais profunda que vem da ordem harmoniosa das partes, e que uma inteligência pura pode compreender."

Henry Poincaré

RESUMO

CORDEIRO, Anaís de Almeida Campos, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2017. **Influência da altitude na florística e na diversidade de plantas em campo de altitude, Parque Nacional do Caparaó.** Orientadora: Andreza Viana Neri. Coorientador: João Augusto Alves Meira Neto.

Os campos de altitude são ecossistemas frágeis, que abrigam muitas espécies vulneráveis e susceptíveis à extinção. Para evitar a perda de espécies e manter o funcionamento destes ecossistemas, é preciso conhecer seus aspectos florísticos e ecológicos, e estimar e mapear a diversidade biológica. No entanto, tais características ainda são pouco investigadas. Assim, os objetivos desta dissertação foram (i) caracterizar a comunidade de plantas (florística e formas-de-vida) em diferentes intervalos altitudinais de uma área de campo de altitude, (ii) detectar espécies associadas a altitudes específicas, (iii) avaliar como a riqueza de espécies se relaciona com a escala espacial considerada, (iv) estimar a contribuição relativa da *substituição espacial* e do *aninhamento de espécies* para gerar a diversidade de plantas na região e (v) avaliar a influência da altitude sobre os padrões espaciais de diversidade. As coletas foram realizadas no Parque Nacional do Caparaó, no entorno da trilha que leva até o Pico da Bandeira. Foram definidos quatro intervalos altitudinais para as coletas: de 2100 a 2150 m, de 2300 m a 2350 m, de 2500 m a 2550 m, e de 2700 a 2750 m. Em cada intervalo, foram estabelecidas cinco parcelas (5 x 3 m), nas quais foi realizado o levantamento florístico de todas as espécies presentes com as respectivas abundâncias. A ocorrência de apenas quatro espécies foi inversamente relacionada à altitude, enquanto a ocorrência de 13 espécies apresentou relação direta com a elevação. A maior parte das espécies com maior probabilidade de ocorrência em maiores elevações é restrita a áreas de elevada altitude no Brasil. Rubiaceae e Polygalaceae foram as únicas famílias com maior probabilidade de ocorrência em maiores altitudes, e todos os representantes destas famílias apresentaram traços típicos de adaptação às condições locais, como gemas próximas ou no nível do solo e folhas pequenas e coriáceas. A diversidade de plantas é gerada principalmente pela substituição espacial de espécies, e processos interativos que operam em grandes escalas espaciais parecem ser os mais determinantes para a grande riqueza de espécies amostrada. A comparação dos espectros vegetacionais de cada intervalo altitudinal revelou alterações significativas na estrutura da

vegetação em todos os intervalos, porém sem padrão aparente. A extrapolação da riqueza observada pelo índice *Bootstrap* com 999 permutações apontou maior riqueza de espécies a 2500 m, altitude esta que correspondeu à zona de transição entre duas subcomunidades distribuídas ao longo do gradiente com dissimilaridade superior a 80%. O intervalo altitudinal mais elevado apresentou grande número de espécies indicadoras e menor diversidade do que os outros intervalos altitudinais, o que sugere forte influência das condições ambientais mais restritivas de maiores elevações sobre a composição de espécies e sobre os padrões espaciais de diversidade.

ABSTRACT

CORDEIRO, Anaïs de Almeida Campos, M.Sc., Federal University of Viçosa, February, 2017. **Influence of the altitude upon floristics and plant diversity in high altitude grassland, National Park of Caparaó.** Advisor: Andreza Viana Neri. Co-advisor: João Augusto Alves Meira Neto.

High altitude grasslands are fragile ecosystems that host many vulnerable and extinction-prone species. In order to prevent species loss and maintain these ecosystem's functioning, one must know, for instance, its floristic and ecological features, and to estimate and map diversity. However, these characteristics are still poorly studied. Accordingly, the main objectives of this study were (i) to characterize the plant community (floristic and life forms) in several altitudinal belts of a high altitude grassland area, (ii) to detect species associated to particular altitudes, (iii) to assess the relationship between species richness and the spatial scale taken into account, (iv) to estimate the relative contribution of *turnover* and *nestedness* to generate diversity therein and (v) to evaluate the influence of the altitude upon diversity spatial patterns. Sampling was held on the surroundings of the track that leads to the Flag Peak, in National Park of Caparaó. Plots were established in four altitudinal belts: from 2100 m to 2150 m, from 2300 to 2350 m, from 2500 to 2550 m and from 2700 to 2750 m. In each altitudinal belt, five plots (5 x 3 m) were set to proceed with a floristic survey and abundance records on all species. Only four species' occurrence was negatively related to the altitude, whilst 13 species had higher occurrence probability in higher elevations. Most of the species with occurrence directly related to the altitude were restricted to high altitude areas in Brazil. Rubiaceae and Polygalaceae were the only families more likely to occur in higher altitudes, and all species belonging to both families had typical adaptation traits to local environmental conditions, such as buds close to the soil or at ground level and small leaves somewhat coriaceous. Species *turnover* is the main process generating diversity therein and regional processes seem to be the most important to determine the observed species richness, which was higher than expected by chance. Vegetation spectra changed significantly among all altitudinal belts, indicating big variations in vegetation structure all along the studied gradient. Extrapolation of species richness through *Bootstrap index* with 999 permutations indicated higher expected species richness at 2500 m. This altitudinal belt corresponded to the transition zone between two subcommunities

distributed along the gradient with dissimilarity in species composition higher than 80%. The highest altitudinal belt showed a big number of indicator species and smaller diversity than all other belts. These results highlight the influence of limiting environmental conditions predominant in higher altitudes upon species composition and diversity spatial patterns.

SUMÁRIO

Introdução Geral	1
Referências Bibliográficas	3
CAPÍTULO I: Plant community characterization along an elevation gradient in high altitude grasslands of the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil	5
Abstract.....	6
Introduction	7
Material and Methods.....	9
<i>Study area</i>	<i>9</i>
<i>Data sampling</i>	<i>10</i>
<i>Data analysis.....</i>	<i>11</i>
Results	12
<i>Floristics</i>	<i>12</i>
<i>Life form spectra.....</i>	<i>13</i>
<i>Indicator species analysis</i>	<i>16</i>
Discussion	16
Final remarks	19
References	20
APPENDIX A	27
CAPÍTULO II: Padrões de diversidade de plantas em um campo de altitude do sudeste brasileiro.....	32
Resumo	32
Introdução.....	33
Material e métodos.....	34
<i>Área de estudo</i>	<i>34</i>
<i>Coleta de dados</i>	<i>35</i>
<i>Análise de padrões gerais de diversidade</i>	<i>36</i>
<i>Análise de riqueza e diversidade ao longo do gradiente altitudinal</i>	<i>38</i>
Resultados	38
<i>Padrões gerais de diversidade</i>	<i>38</i>
<i>Riqueza e diversidade ao longo do gradiente altitudinal.....</i>	<i>41</i>
Discussão	44
<i>Padrões gerais de diversidade</i>	<i>44</i>
<i>Diversidade ao longo do gradiente altitudinal</i>	<i>46</i>
Considerações finais	47
Referências bibliográficas.....	48
Anexo I	55
Anexo II	56
Conclusões Gerais	57

Introdução Geral

Os campos de altitude são ecossistemas altimontanos tropicais que apresentam condições ambientais restritivas e abrigam muitas espécies endêmicas com alto nível de especialização, crescimento lento e distribuição restrita. Estas espécies não respondem rapidamente a mudanças ambientais (HERMANT et al., 2013), sendo portanto muito susceptíveis à extinção (LEÃO et al., 2014).

O atual contexto de aquecimento global fragiliza ainda mais a integridade biológica destes ecossistemas, pois os sujeitam a mudanças ambientais que afetam diretamente a viabilidade e padrões de distribuição das espécies. Assim, o Brasil assumiu junto à Convenção sobre Diversidade Biológica (CDB) o compromisso de promover estudos em ecossistemas de montanhas a fim de monitorar efeitos das mudanças climáticas (ASSIS; MATTOS, 2016; NERI et al., 2016). Essa é uma das prioridades do Programa Nacional de Pesquisas e Conservação em Ecossistemas de Montanhas (CONABIO, 2008).

No entanto, poucos estudos sobre os aspectos florísticos e ecológicos destes ecossistemas têm sido desenvolvidos (GOMES; SOBRAL-LEITE, 2013; NERI et al., 2016; SAFFORD, 1999a), já que a alta complexidade estrutural da paisagem, expressa por grandes variações topográficas e microclimáticas em pequenas áreas, torna difícil estabelecer amostras replicáveis (CAIAFA; SILVA, 2005; KESSLER, 2000). Ainda assim, o desenvolvimento de tais estudos é fundamental para acompanhar os efeitos das mudanças climáticas sobre as espécies locais e o funcionamento do ecossistema.

Em especial nos campos de altitude do Parque Nacional do Caparaó, existem poucos estudos gerais da comunidade de plantas. Grande parte dos estudos botânicos lá desenvolvidos e publicados trata da ocorrência de táxons específicos, sem abordar aspectos florísticos gerais e/ou ecológicos (FORSTER; SOUZA, 2013; LOVO; MELLO-SILVA, 2011; MAZINE; SOUZA, 2008; SAFFORD, 1999b). Este estudo foi pensado justamente para preencher essa lacuna de conhecimento.

Em todos os capítulos desta dissertação foram feitas análises ao longo do gradiente altitudinal, já que em ambientes montanos a altitude parece ser fator determinante para a distribuição de espécies (BHATTARAI; VETAAS, 2003;

FOSAA, 2004; KESSLER, 2000; KHAN et al., 2016; NERI et al., 2016), por ser inversamente relacionada à temperatura, i.e., energia disponível para crescimento e reprodução (BARRERA et al., 2000; DING et al., 2016; FOSAA, 2004; GRYTNES; VETAAS, 2002; KRÖMER et al., 2013; LOMOLINO, 2001; ODLAND, 2009).

No primeiro capítulo, foi feita a caracterização de aspectos gerais da comunidade vegetal dos campos de altitude do Parque Nacional do Caparaó ao longo do gradiente altitudinal. Estudos com esta abordagem permitem avaliar as pressões sofridas pelo ecossistema como consequência das mudanças climáticas em um médio prazo (10 a 50 anos) (LIEBERMAN et al., 1996; SCARANO, 2007). Foi feita a caracterização florística da área estudada e regressões logísticas simples foram usadas para verificar a relação entre a distribuição de táxons (famílias botânicas e espécies) e o gradiente altitudinal. Variações nos espectros biológico e vegetacional com a altitude foram avaliadas por meio de testes de chi-quadrado e, por fim, foi realizada uma análise de espécies indicadoras para medir o grau de associação das espécies amostradas com diferentes intervalos de altitude.

No segundo capítulo, foram estudados padrões espaciais de diversidade de espécies usando medidas complementares de diversidade β , a fim de entender dinâmicas locais envolvendo a biodiversidade e a relação entre a diversidade de plantas e a altitude (ÁRVA et al., 2015). Primeiramente, foi investigada a relação entre a riqueza de espécies observada e a escala espacial amostrada, por meio de partição aditiva hierárquica da diversidade. O índice de dissimilaridade de Sørensen foi particionado em dois componentes a fim de avaliar a contribuição relativa da *substituição espacial* (perda de algumas espécies associada ao aparecimento de outras) e do *aninhamento* de espécies (perda direcional de espécies do local de maior riqueza para o local menos rico, sem reposição) para a diversidade total amostrada. Por fim, um MDS e análises de agrupamento hierárquico foram utilizados para analisar o agrupamento natural das parcelas distribuídas ao longo do gradiente conforme a sua similaridade florística.

Referências Bibliográficas

ÁRVA, D. et al. Effects of habitat types and within lake environmental gradients on the diversity of chironomid assemblages. **Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters**, v. 53, p. 26–34, 2015.

ASSIS, M. V.; MATTOS, E. A. DE. Vulnerabilidade da vegetação de campos de altitude às mudanças climáticas. **Oecologia Australis**, v. 20, n. 2, p. 24–36, 2016.

BARRERA, M. D. et al. Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. **Journal of Vegetation Science**, v. 11, n. 2, p. 179–188, 2000.

BHATTARAI, K. R.; VETAAS, O. R. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, n. 4, p. 327–340, 2003.

CAIAFA, A. N.; SILVA, A. F. Composição florística e espectro biológico de um campo de altitude no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Minas Gerais — Brasil. **Rodriguésia**, v. 56, n. 87, p. 163–173, 2005.

CONABIO. **Deliberação no 57, de 28 de outubro de 2008. Dispõe sobre a criação da Câmara Técnica Temporária sobre Ecossistemas de Montanha.** Ministério do Meio Ambiente, , 2008. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/estruturas/conabio/_arquivos/deliberacao_57_15.pdf>. Acesso em: 19 dez. 2016

DING, Y. et al. Distribution of vascular epiphytes along a tropical elevational gradient: Disentangling abiotic and biotic determinants. **Scientific Reports**, v. 6, p. 19706, 2016.

FORSTER, W.; SOUZA, V. C. Laeliinae (Orchidaceae) from parque Nacional do Caparaó, Espírito Santo and Minas Gerais States, Brazil. **Hoehnea**, v. 40, n. 4, p. 701–726, 2013.

FOSAA, A. M. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. **Diversity and Distributions**, v. 10, n. 3, p. 217–223, 2004.

GOMES, P.; SOBRAL-LEITE, M. Crystalline rock outcrops in the Atlantic Forest of Northeastern Brazil: Vascular flora, biological spectrum, and invasive species. **Brazilian Journal of Botany**, v. 36, n. 2, p. 111–123, 2013.

GRYTNES, J. A.; VETAAS, O. R. Species richness and altitude: A comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. **The American Naturalist**, v. 159, n. 3, p. 294–304, 2002.

HERMANT, M. et al. Endemic species have highly integrated phenotypes, environmental distributions and phenotype–environment relationships. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 8, p. 1583–1594, 2013.

KESSLER, M. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. **Plant Ecology**, v. 149, n. 2, p. 181–193, 2000.

KHAN, W. et al. Vegetation mapping and multivariate approach to indicator species of a forest ecosystem: A case study from the Thandiani sub Forests Division (TsFD) in the Western Himalayas. **Ecological Indicators**, v. 71, p. 336–351, 2016.

KRÖMER, T. et al. Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: A case study from Los Tuxtlas, Mexico. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 208, n. 3, p. 197–210, 2013.

LEÃO, T. C. C. et al. Predicting extinction risk of Brazilian Atlantic Forest angiosperms. **Conservation Biology**, v. 28, n. 5, p. 1349–1359, 2014.

LIEBERMAN, D. et al. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 84, n. 2, p. 137–152, 1996.

LOMOLINO, M. V. Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. **Global Ecology and Biogeography**, v. 10, n. 1, p. 3–13, 2001.

LOVO, J.; MELLO-SILVA, R. *Trimezia campanula*, a new species of Trimezieae (Iridaceae) from Brazil. **Brittonia**, v. 63, n. 4, p. 457–460, 2011.

MAZINE, F. F.; SOUZA, V. C. Myrtaceae dos campos de altitude do Parque Nacional do Caparaó — Espírito Santo/Minas Gerais, Brasil. **Rodriguésia**, v. 59, n. 1, p. 57–74, 2008.

NERI, A. V. et al. Soil and altitude drives diversity and functioning of Brazilian Páramos (Campo de Altitude). **Journal of Plant Ecology**, v. 9, p. 1–9., 2016.

ODLAND, A. Interpretation of altitudinal gradients in South Central Norway based on vascular plants as environmental indicators. **Ecological Indicators**, v. 9, n. 3, p. 409–421, 2009.

SAFFORD, H. D. Brazilian Páramos I: An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. **Journal of Biogeography**, v. 26, n. 4, p. 693–712, 1999a.

SAFFORD, H. D. Notes on the ecology and conservation of *Nothochilus coccineus* Radlkofer (Scrophulariaceae), a species endemic to the Caparaó Massif, ES/MG. **Acta Botanica Brasilica**, v. 13, n. 2, p. 175–185, 1999b.

SCARANO, F. R. Rock outcrop vegetation in Brazil: A brief overview. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, n. 4, p. 561–568, 2007.

CAPÍTULO I: Plant community characterization along an elevation gradient in high altitude grasslands of the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil

Anaïs de Almeida Campos Cordeiro^a

^a Laboratory of Ecology and Evolution of Plants, Department of Plant Biology, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa 36570-900, Minas Gerais, Brazil.

Email: anaïs.cordeiro@ufv.br

Andreza Viana Neri^{b*}

^b Laboratory of Ecology and Evolution of Plants, Department of Plant Biology, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa 36570-900, Minas Gerais, Brazil.

Email: andreza.neri@ufv.br

**Corresponding author. Telephone: +55 (31) 3899-1954.*

** Submitted to FLORA – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants

Abstract

Brazilian high altitude grasslands are primary catchment basins for the water supply to nearly $\frac{1}{4}$ of the Brazilian population. These ecosystems are specially threatened by global warming, since they host many endemic and microendemic taxa that may go locally extinct as a consequence of small variations on environmental conditions. Developing studies aiming to know local species distribution is fundamental to maintain biodiversity and ecosystem functioning in such areas. Accordingly, this study aimed to characterize the plant community of high altitude grasslands of the National Park of Caparaó along an elevation gradient. We performed simple logistic regression, chi-squared tests and an indicator species analysis to investigate, respectively, whether: (i) sampled taxa occurrence could be related to the gradient; (ii) life forms richness and abundance varied significantly along the gradient and (iii) there were detectable population distributed in different altitudinal belts. Rubiaceae and Polygalaceae were the only two families with higher occurrence probability in higher altitudes. Four species' occurrence was negatively related to the altitude; and thirteen species' occurrence was positively related, most of these restricted to Brazilian high altitude areas. Vegetation spectra varied greatly along the altitudinal gradient, reflecting the presence of a vegetation mosaic with different species associations. Indicator species analysis suggested small population's range for many species, and pointed out a high number of mountaintop indicator species, which reinforces the fragility of this ecosystem in the present scenario of global warming.

Keywords: high altitude grasslands, Brazilian Páramos, altitudinal gradient, community composition, life forms, indicator species.

Introduction

Brazilian high altitude grasslands are unique biological and geocological relicts (RIBEIRO; FREITAS, 2010; SAFFORD, 1999a), and they act as primary catchment basins for the water supply to nearly 25% of the Brazilian population (SAFFORD, 1999a). Therefore, they must be considered primary biodiversity conservation areas (BITENCOURT et al., 2016; DAWSON et al., 2011). Indeed, most of this ecosystem's occurrences are located in conservation units, but specific conservation actions are scarce (ECHTERNACHT et al., 2011; SAFFORD, 1999a), since local species diversity and distribution is still little known.

High altitude grasslands are located mainly at the highest summits of the Serra do Mar and the Serra da Mantiqueira (SAFFORD, 1999a; VASCONCELOS, 2011), with isolated occurrences in Southern Brazil, generally in altitudes higher than 1800 meters a.s.l. (BENITES et al., 2007; SAFFORD, 1999a). They are islands distributed on the landscape, surrounded by lowlands with distinct phytophysionomies and species composition (BITENCOURT et al., 2016; SCARANO, 2002; TAKAHASI; MEIRELLES, 2014).

Low temperatures, mineral nutrient deficiency, strong and constant winds and high solar radiation are some of the local dominant environmental stresses (CONCEIÇÃO; PIRANI; MEIRELLES, 2007; TAKAHASI; MEIRELLES, 2014). This set of extreme conditions, along with the previous mentioned island distribution on the landscape, has led to the emergence of many local endemic and microendemic taxa (BENITES et al., 2007; BONANNO; VENEZIANO, 2016; CAIAFA; SILVA, 2005; GOMES; SOBRAL-LEITE, 2013; SAFFORD, 1999a; SCARANO, 2002; VASCONCELOS, 2011). These highly specialized taxa are not able to quickly adapt to environmental changes, since they usually have low growth rates and low phenotypic plasticity (ALEXANDER et al., 2011; HERMANT et al., 2013). Besides, these species usually have narrow distribution ranges, which makes them even more susceptible to local extinction events (BITENCOURT et al., 2016; LEÃO et al., 2014).

Global climate change puts these areas in a concerned position, since it will modify environmental conditions that directly affect species distribution, such as air humidity and temperature regimes (SCHMIEDEL; DENGLER; ETZOLD,

2012). For example, increases in mean temperatures will cause species to move towards the top and may lead mountaintop species to extinction, since they can't move upslope in order to find a new habitat with lower temperatures (BITENCOURT et al., 2016; DULLINGER et al., 2012; HIGA et al., 2013).

Because negative impacts on biodiversity affect the whole ecosystem functioning, developing studies aiming to know local community composition and species distribution is fundamental to maintain natural resources in high altitude grasslands and ecosystem services provided by them. However, few studies have been developed in such areas (GOMES; SOBRAL-LEITE, 2013; MARTINELLI, 2007; SAFFORD, 1999a), since great landscape complexity expressed by wide variation in topographic and microclimatic conditions makes it difficult to establish replicable samples (CAIAFA; SILVA, 2005; HEGAZY; EL-DEMERDASH; HOSNI, 1998; KESSLER, 2000; MARTINELLI, 2007). As a consequence, little is known about its flora and ecology (CAIAFA; SILVA, 2007; MARTINELLI, 2007; NERI et al., 2016).

Although National Park of Caparaó (NPC) is a relevant Conservation Unit for tropical mountain ecosystem conservation (SAFFORD, 1999a), studies on the Serra do Caparaó's plant community general aspects are still scarce, and most areas in this region remain poorly known for their biodiversity and species distribution. This study aimed to characterize the plant community of the NPC's high altitude grasslands, quantifying both plant species and life forms richness and abundance. Sampling was held along the altitudinal gradient because in mountains elevation seems to be the most important factor shaping plant community distribution (BHATTARAI; VETAAS, 2003; FOSAA, 2004; KESSLER, 2000; NERI et al., 2016), since it can be inversely correlated to energy availability for plant growth, expressed by temperature (BARRERA et al., 2000; DING et al., 2016; FOSAA, 2004; GRYTNES; VETAAS, 2002; KRÖMER et al., 2013; LOMOLINO, 2001; ODLAND, 2009; OHLEMULLER; WILSON, 2000; POREMBSKI; BROWN; BARTHLOTT, 1995; RAHBEK, 1995).

We intended to investigate whether: (i) there is a relation between sampled taxa (botanical families and species) and the altitudinal gradient; (ii) there is significant variation in life forms richness and abundance among altitudinal belts in the gradient (iii) there are detectable populations distributed in specific altitudinal belt of high altitude grasslands in National Park of Caparaó.

Material and Methods

Study area

This study was carried out in National Park of Caparaó (Figure 1), a 26000 ha Conservation Unit located in the Serra da Mantiqueira, on the Minas Gerais and Espírito Santo states border, in Southeastern Brazil (INSTITUTO BRASILEIRO DE DESENVOLVIMENTO FLORESTAL; FUNDAÇÃO BRASILEIRA PARA A CONSERVAÇÃO DA NATUREZA, 1981; OLIVEIRA et al., 2008).

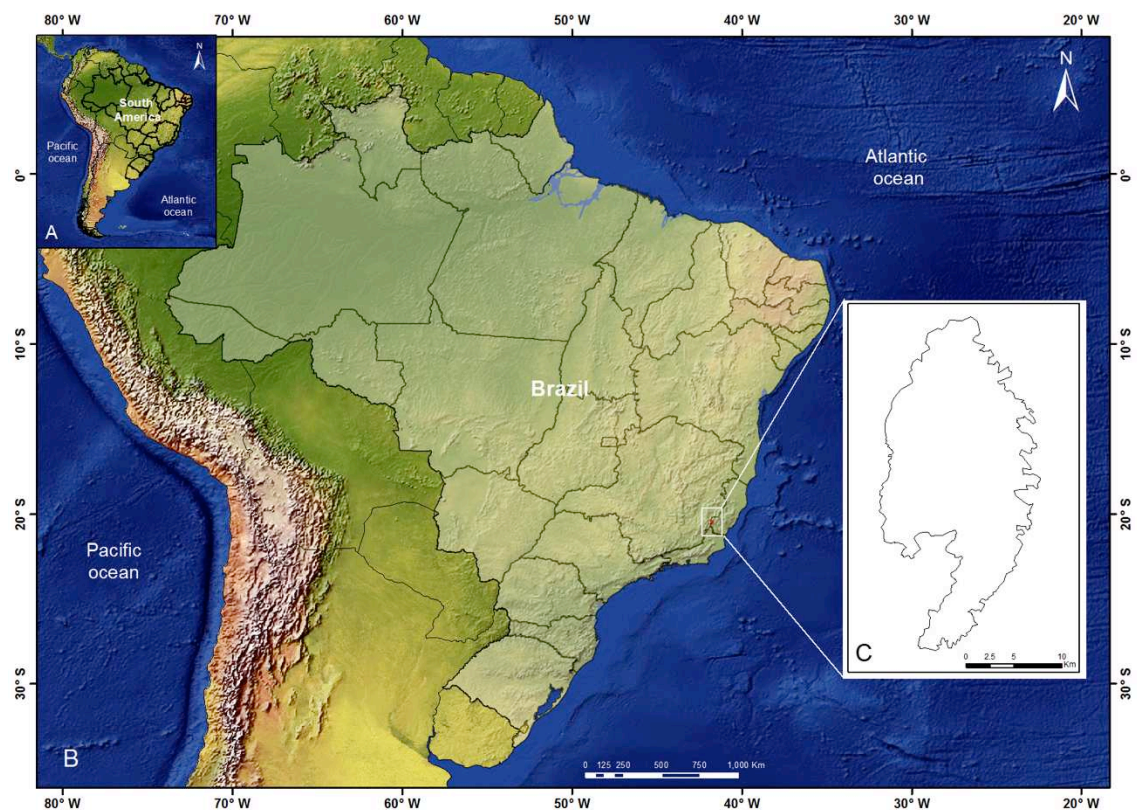


Figure 1. Map of South America (A) highlighting Brazil (B) and the location of the National Park of Caparaó (C) on the Minas Gerais and Espírito Santo states border.

In the NPC, high altitude grasslands occur above 2000 m of altitude. They correspond to unique natural grasslands phytophysiognomies in the Atlantic Rainforest domain (Figure 2) and are specially rich in Asteraceae, Poaceae, Ericaceae and Cyperaceae species (BENITES et al., 2003; SAFFORD, 1999a). High altitude grasslands climate is classified as Cwb according to Köppen Climate Classification System, with cool, rainy summers and moderately cold winters (BENITES et al., 2007; OLIVEIRA et al., 2008; SAFFORD, 1999a).

During the winter, minimum daily temperature commonly reaches below 0 °C (INSTITUTO BRASILEIRO DE DESENVOLVIMENTO FLORESTAL; FUNDAÇÃO BRASILEIRA PARA A CONSERVAÇÃO DA NATUREZA, 1981). Annually, it rains on average 1000 mm and around 50% of this amount occurs between November and January. Dry season, with monthly rainfall lower than 50 mm, lasts for up to two months, and gets harsher in higher altitudes (INSTITUTO BRASILEIRO DE DESENVOLVIMENTO FLORESTAL; FUNDAÇÃO BRASILEIRA PARA A CONSERVAÇÃO DA NATUREZA, 1981).

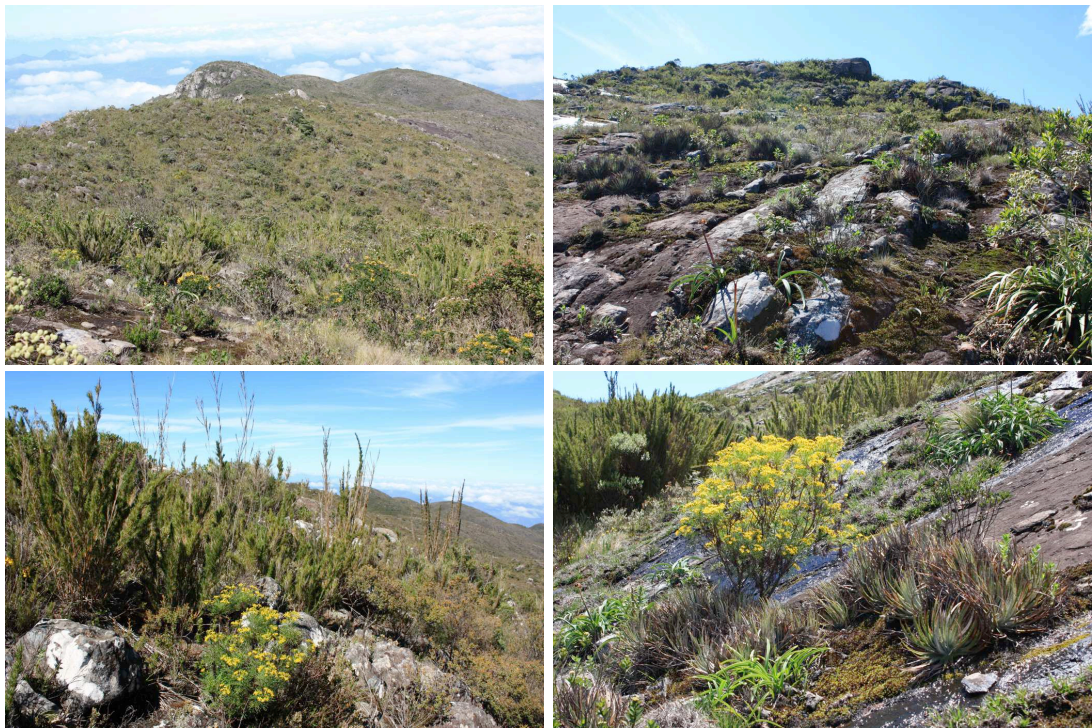


Figure 2. High altitude grassland areas in the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil, where this study was carried out.

NPC's relief is bumpy, with gneissic lithology (BENITES et al., 2007). High grade metamorphism rocks predominate, and quartz veins may eventually occur (BENITES et al., 2003; OLIVEIRA et al., 2008).

Data sampling

Sampling was held between October and December 2015, around the 6 km track that goes from the *Tronqueira* camping area (1970 m of altitude) to the *Pico da Bandeira* (2892 m). Plots were established in four altitudinal belts: from

2100 m to 2150 m, from 2300 to 2350 m, from 2500 to 2550 m and from 2700 to 2750 m. In each one of these belts, five plots (3 x 5 m) were established, not less than 300 m distant from each other, providing independence between samples. Floristic survey of all species present in the plots was carried out, and each species' abundance was recorded. Modular organisms, such as Poaceae, Cyperaceae and Amaryllidaceae species, were individualized by meadows and rosettes.

Data analysis

Floristics

Simple logistic regressions using *logit* link function were held in order to relate species' presence/absence data to the altitudinal belts. These regressions were performed in software R through packages 'aod' (LESNOFF; LANCELOT, 2012) and 'Rcpp' (EDDELBUETTEL; FRANCOIS, 2011), with a 95% confidence interval. Botanical families tested in this analysis were those that, together, accounted for 80% of the total relative abundance of each altitudinal belt: Apiaceae, Asteraceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Poaceae, Polygalaceae, Rubiaceae, Salicaceae and Velloziaceae. Species tested in this analysis were those with total absolute frequency $\geq 25\%$: *Abatia americana* (Gardner) Eichler, *Agarista niederleinii* (Sleumer) Judd, *Apochloa lutzii* (Swallen) Zuloaga & Morrone, *Axonopus siccus* (Nees) Kuhlman, *Baccharis crispa* Spreng., *Baccharis imbricata* Heering, *Baccharis opuntioides* Mart., *Baccharis platypoda* DC., *Baccharis stylosa* Gardner, *Barbacenia irwiniana* L.B. Sm., *Bulbostylis sphaerocephala* (Boeckeler) Nees, *Coccocypselum lymansmithii* Standl., *Conyza primulifolia* (Lam.) Cuatrec. & Lourteig, *Croton erythroxyloides* Baill., Cyperaceae sp.1, *Danthonia secundiflora* J. Presl., *Dichanthelium superatum* (Hack.) Zuloaga, *Eryngium elegans* Cham. & Schlttdl., *Gamochoeta hiemalis* Cabrera, *Hypochaeris gardneri* Baker, *Leptostelma maxima* D. Don, *Lucilia lycopodioides* (Less.) S.E. Freire, *Oxalis confertissima* A. St.-Hil., *Paepalanthus caparoensis* Ruhland, Poaceae sp.1, *Polygala linoides* Poir., *Rhynchospora marisculus* Lindl. ex Nees, *Sisyrinchium vaginatum* Spreng. and *Stevia camporum* Baker. For significant species, a generic chart was created, indicating the relative abundance of species in each plot of the altitudinal belts.

Life form spectra

Species were grouped according to Raunkiaer life forms system reviewed by Braun-Blanquet (BRAUN-BLANQUET, 1979; RAUNKIAER, 1934). This system classifies species according to their strategies to avoid bud damages under adverse environmental conditions. It allows not only to describe vegetation types (GOMES; SOBRAL-LEITE, 2013; MARTINS; BATALHA, 2011) but also to characterize species ecology and to formulate hypothesis on environmental conditions shaping species establishment (BRAUN-BLANQUET, 1979).

For each altitudinal belt, one biological spectrum (richness per life form) and one vegetation spectrum (abundance per life form) was produced (MARTINS; BATALHA, 2011). Yate's chi-squared tests for heterogeneity were used to elucidate whether these spectra differed between altitudinal belts (CAIAFA; SILVA, 2005; MARTINS; BATALHA, 2011; ZAR, 1999).

Indicator species analysis (ISA)

ISA was performed in software R using '*indicspecies*' package (DE CÁCERES; LEGENDRE, 2009), to link species abundance data with the altitudinal belts through Indicator Value Index (IndVal) (GONZÁLEZ et al., 2013; RICOTTA; CARBONI; ACOSTA, 2015; URBAN et al., 2012). IndVal was calculated for each species as the product of two components: *specificity* (concentration of the analyzed species' abundance in a particular elevation) and *fidelity* (proportion of plots in a particular elevation containing the analyzed species) (ANAS; SCOTT; WISSEL, 2013; DE CÁCERES, 2013; KHAN et al., 2016; RICOTTA; CARBONI; ACOSTA, 2015). The 95% significance level of IndVal was assessed by a Monte Carlo test with 999 permutations (BAKKER, 2008; GONZÁLEZ et al., 2014).

Results

Floristics

8178 individuals were sampled, belonging to 97 species, 61 genera and 29 families (supplementary material: Table A1). The four richest families accounted

for 60% of total sampled richness: Asteraceae (25%), Poaceae (19%), Cyperaceae (11%) and Rubiaceae (5%). The most abundant families were Asteraceae (27% of total sampled abundance), Poaceae and Cyperaceae (20% each); all other families accounted for less than 5% of total sampled abundance. Asteraceae and Poaceae were the only two families that occurred in all 20 plots.

Only three botanical families had occurrence probability statistically related to the altitude through logistic regression: Polygalaceae, Rubiaceae and Fabaceae. The relation was positive for Polygalaceae ($p = 0.01$) and Rubiaceae ($p = 0.04$), and negative for Fabaceae ($p = 0.04$).

At the species level, logistic regression statistically related the occurrence probability of 17 taxa with the altitudinal gradient. Only four species' occurrence decreased along the gradient: *A. americana* ($p < 0.001$), *A. siccus* ($p = 0.002$), *C. brasilianum* ($p = 0.005$) and Poaceae sp.1 ($p < 0.001$). All other species' occurrence probability increased with increasing altitude: *A. niederleinii* ($p < 0.001$), *B. imbricata* ($p = 0.005$), *B. opuntioides* ($p < 0.001$), *C. lymanismithii* ($p < 0.001$), *C. primulifolia* ($p < 0.001$), Cyperaceae sp.1 ($p < 0.001$), *D. secundiflora* ($p < 0.001$), *G. hiemalis* ($p < 0.001$), *H. gardneri* ($p < 0.001$), *O. confertissima* ($p < 0.001$), *P. linoides* ($p = 0.001$), *R. marisculus* ($p < 0.001$) and *S. vaginatum* ($p = 0.003$). These trends can be better observed in the generic chart of species' relative abundance in each plot of the altitudinal belts (supplementary material: Figure A1).

Only a few species were present in all altitudinal belts, namely *B. platypoda*, *B. sphaerocephala*, *C. heterophylla*, *C. erythroxyloides*, *Dyckia bracteata* (Wittm.) Mez, *E. elegans*, *Hippeastrum elegans* (Spreng.) H.E. Moore, *L. maxima*, *P. caparoensis* and *S. camporum*.

Life form spectra

Both biological (Figure 3) and vegetation spectra (Figure 4) stood out for their great proportion of herbaceous life forms. Hemicryptophytes accounted for 45% of total sampled richness, 26% were nanophanerophytes, 17% chamaephytes, 7% geophytes, 2% therophytes and 1% phanerophytes. Only one phanerophyte and two therophyte species were sampled, respectively *Eremanthus*

erythropappus (DC.) MacLeish, *Achyrocline vargasiana* DC. and *Senecio brasiliensis* (Spreng.) Less.

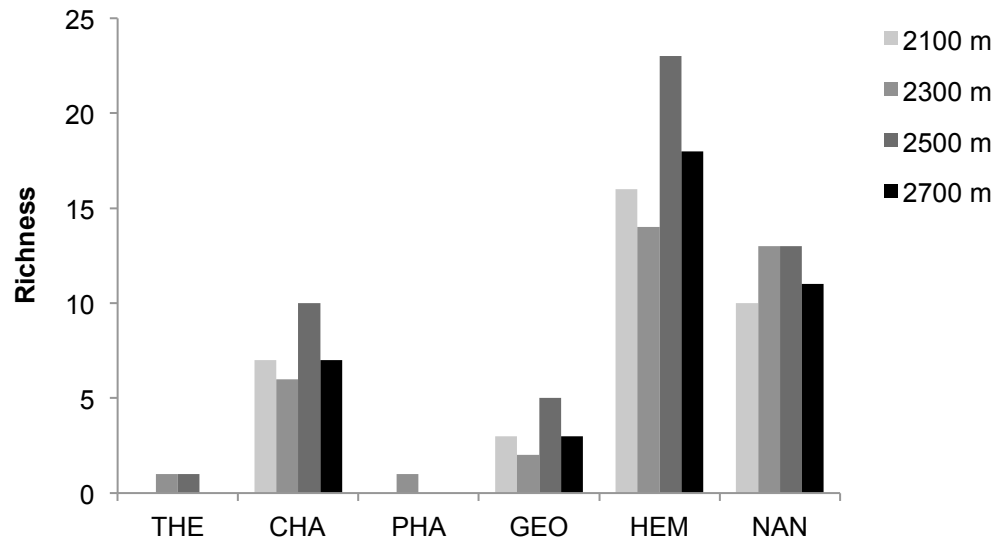


Figure 3. Biological spectra at each altitudinal belt in high altitude grasslands of the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil. THE = therophytes; CHA = chamaephytes; PHA = phanerophytes; GEO = geophytes; HEM = hemicryptophytes; NAN = nanophanerophytes.

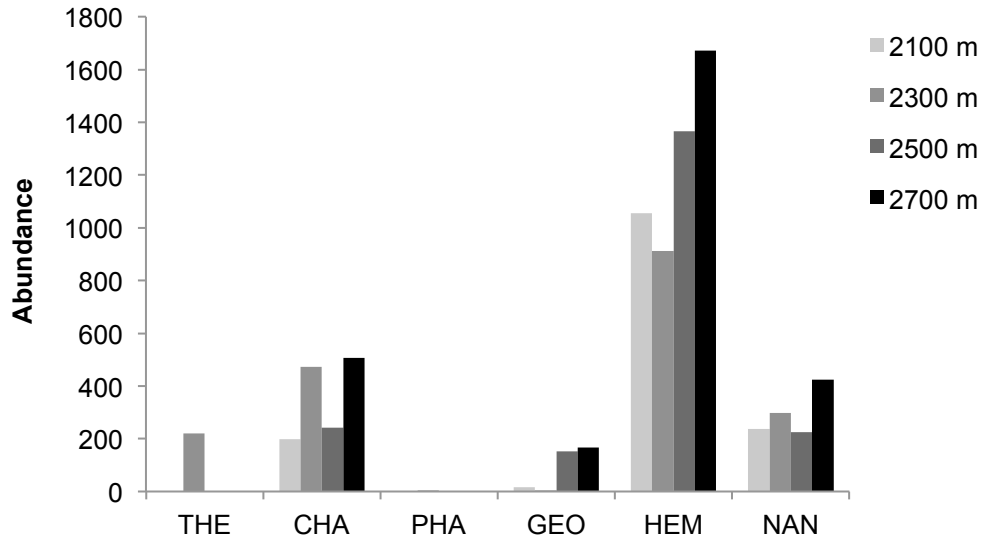


Figure 4. Vegetation spectra at each altitudinal belt in high altitude grasslands of the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil. THE = therophytes; CHA = chamaephytes; PHA = phanerophytes; GEO = geophytes; HEM = hemicryptophytes; NAN = nanophanerophytes.

Chi-squared tests pointed out significant changes in vegetation spectra among the altitudinal belts ($\text{Chi}^2 = 8178$; $p < 0.001$) (Table 1), whilst there was no significant change in biological spectra ($\text{Chi}^2 = 2.01$) (supplementary material: Table A2).

Table 1. Chi-squared test results for comparison between vegetation spectra of each altitudinal belt in high altitude grasslands of the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil. THE = therophytes; CHA = chamaephytes; PHA = phanerophytes; GEO = geophytes; HEM = hemicryptophytes; NAN = nanophanerophytes

Altitude (m)		LIFE-FORMS ABUNDANCE							
		THE	CHA	PHA	GEO	HEM	NAN		
2100	Observed	0	199	0	17	1055	238	Total	
2300		221	473	3	3	912	298		
2500		2	243	0	153	1366	225		
2700		0	507	0	167	1671	425		
2100	Expected	41.15	262.39	0.55	62.74	923.34	218.84		
2300		52.08	332.11	0.70	79.41	1168.70	276.99		
2500		54.24	345.85	0.73	82.69	1217.04	288.45		
2700		75.53	481.65	1.02	115.16	1694.92	401.71		
Chi-squared		223.0	1422.0	3.0	340.0	5004.0	1186.0		8178.0
									<i>p-value < 0.001</i>

Furthermore, when vegetation spectra of the altitudinal belts were compared pairwise by chi-squared tests, all of them yielded statistical difference with very low p-values (Figure 5).

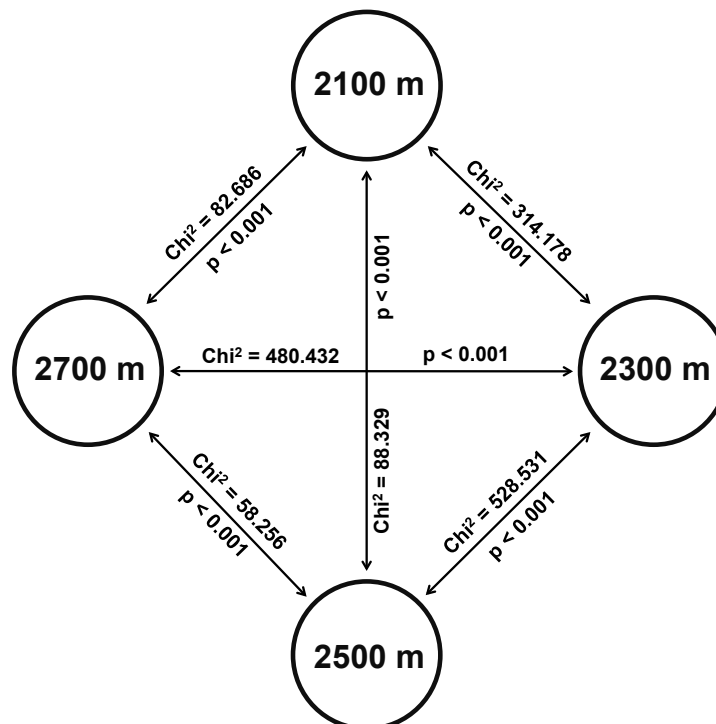


Figure 5. Calculated chi-squared and p-values for pairwise comparison of the four altitudinal belt's vegetation spectra in high altitude grassland of the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil.

Indicator species analysis

Among the 97 recorded species, IndVal method pointed out 21 species as indicators of six altitudinal categories: 2100 m, 2300 m, 2100+2300 m, 2500 m, 2700 m and 2500+2700m, as shown in Table 2.

Table 2. Significant results of Indicator Species Analysis, which associated plant species to specific elevations in high altitude grasslands of the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil. S = specificity; F = fidelity.

Altitude (m)	Species	S	F	IndVal	p-value
2100	<i>Coppensia ramosa</i> (Lindl.) Campacci	1.00	0.80	0.80	0.009**
2300	<i>Achyrocline Vargasiana</i> DC.	1.00	0.60	0.60	0.037*
	<i>Apochloa lutzii</i> (Swallen) Zuloaga & Morrone	1.00	1.00	1.00	0.001***
	<i>Lucilia lycopodioides</i> (Less.) S.E. Freire	0.99	0.80	0.79	0.006**
	Poaceae sp.3	1.00	0.80	0.80	0.003**
2100 + 2300	<i>Abatia americana</i> (Gardner) Eichler	1.00	0.90	0.90	0.001***
	<i>Axonopus cf. siccus</i>	1.00	0.80	0.80	0.006**
	Poaceae sp.1	1.00	0.70	0.70	0.014*
2500	<i>Oxalis calva</i> Progel	0.85	0.60	0.51	0.040*
	<i>Stevia rebaudiana</i> (Bertoni) Bertoni	1.00	0.60	0.60	0.035*
2700	<i>Agarista niederleinii</i> (Sleumer) Judd	0.97	0.80	0.78	0.005**
	<i>Baccharis opuntiooides</i> Mart.	0.74	1.00	0.74	0.001***
	<i>Coryza primulifolia</i> (Lam.) Cuatrec. & Lourteig	0.75	0.80	0.60	0.026*
	Cyperaceae sp.1	0.95	0.80	0.76	0.006**
	<i>Paepalanthus acantholimon</i> Ruhland	1.00	0.60	0.60	0.029*
	<i>Polygala linooides</i> Poir.	0.67	1.00	0.67	0.025*
	<i>Rhynchospora marisculus</i> Lindl. ex Nees	0.91	1.00	0.91	0.002**
2500 + 2700	<i>Danthonia secundiflora</i> J. Presl	1.00	1.00	1.00	0.001***
	<i>Gamochaeta hiemalis</i> Cabrera	1.00	0.70	0.70	0.024*
	<i>Oxalis confertissima</i> A. St.-Hil.	1.00	0.60	0.60	0.037*
	<i>Sisyrinchium vaginatum</i> Spreng.	1.00	0.70	0.70	0.029*

On the one hand, most of the IS had maximum specificity, which means they occurred only in that elevation. On the other hand, few species had maximum fidelity, indicating it is uncommon for species to be widespread in the altitudinal belts. *A. lutzii* and *D. secundiflora* were the only two species with maximum specificity and fidelity.

Discussion

This is the first study assessing distribution patterns of plant species and life forms along an altitudinal gradient in Brazilian high altitude grasslands. The occurrence of three botanical families and 17 species was significantly related to the altitude. Most of these species were endemic to high altitude areas in Brazil and showed typical adaptation traits to local environmental conditions. There was pervasive high proportion of Asteraceae and Poaceae, and vegetation structure was grassland-type all along the studied gradient.

The two families whose occurrence probability increased with the altitude were Polygalaceae and Rubiaceae. This expressiveness in high altitudes can be easily explained as all sampled Rubiaceae and Polygalaceae showed buds close to the soil (they were all chamaephytes or hemicytrophytes) and small leaves somewhat coriaceous. These traits are clearly adaptations to colonize and developing in high altitude conditions (CAIAFA; SILVA, 2005; PELLISSIER et al., 2010). Therefore both families are, in general, well represented in mountainous regions worldwide (CARVALHO et al., 2012; LEVYNS, 1955; MEIRELES; KINOSHITA; SHEPHERD, 2014) and include several highland's endemic species (EULISS et al., 2007; LÜDTKE; BOLDRINI; MIOTTO, 2008; PASTORE; CAVALCANTI, 2008; SALAS et al., 2015; SALAS; CABRAL, 2011).

The high proportion of Poaceae and Asteraceae throughout the studied gradient is probably related to the predominant anemochoric dispersion in these families, which is very efficient in open areas with constant winds (FARIA JÚNIOR; SANTOS, 2006), and suggests that species of both families do not have severe restrictions on climatic features and are well adapted to local conditions. For instance, many Asteraceae had hairy or waxy leaves that reflect sunlight and reduce the movement of air on the leaf's surface, leading to less transpiration (PRESS, 1999; ROBINSON; LOVELOCK; OSMOND, 1993).

Thirteen species had higher occurrence probability in higher elevations, among which twelve were identified to the species taxonomic level: *A. niederleinii*, *B. imbricata*, *B. opuntioides*, *C. lymanmithii*, *C. primulifolia*, *D. secundiflora*, *G. hiemalis*, *H. gardneri*, *O. confertissima*, *P. linoides*, *R. marisculus* and *S. vaginatum*. *Polygala linoides* and *D. secundiflora* are not endemic from Brazil (LÜDTKE; SOUZA-CHIES; MIOTTO, 2013; MÁRQUEZ; RADA; FARIÑAS, 2006). All other species, except for *C. primulifolia*, *R. marisculus* and *S. vaginatum*, are restricted to Brazilian high altitude areas (AXIMOFF; NUNES-FREITAS; BRAGA, 2016; CANCELLI et al., 2005; CIANCIARUSO; BATALHA, 2008; DEBLE; MARCHIORI, 2007; FAXINA et al., 2015; FREITAS; SAZIMA, 2006; MEIRA-NETO et al., 1989; MEIRELES; KINOSHITA; SHEPHERD, 2014; MOCOCHINSKI; SCHEER, 2008; MOURA; ROQUE, 2014; REZENDE et al., 2013; RIBEIRO; CORRÊA; SOUSA, 2010; SAFFORD, 1999b; SAKA; LOMBARDI, 2016; SCHEER; MOCOCHINSKI, 2009; SCHNEIDER; BOLDRINI, 2008).

Both biological and vegetation spectra stood out for their great proportion of herbaceous life forms, mainly hemicryptophytes and chamaephytes, which are well adapted to local stressing conditions such as low temperatures and drought (BRAUN-BLANQUET, 1979). In contrast, there was overall low therophyte and phanerophyte proportions.

Low therophyte proportion may be a consequence of the stressful environment, which favors the establishment of plants with longer lifespans, like shrubs and perennial herbs (GRIME, 1977; LLORET; GONZÁLEZ-MANCEBO, 2011). Soil scarcity and discontinuity, typical conditions of these ecosystems (CONCEIÇÃO; PIRANI; MEIRELLES, 2007), may also cause little therophytes abundance, since their survival strategy under adverse conditions is to remain in the environment through seeds protected by the substrate (BRAUN-BLANQUET, 1979). Besides, annual species may find great difficulties to complete their life cycle during high altitude grasslands' favorable season, when low temperatures still occur (CAIAFA; SILVA, 2005).

Only one species of phanerophyte was sampled. The rareness of phanerophytes is a common feature of high altitude areas, where high speed constant winds favor the establishment of dwarf trees and shrubby vegetation (nanophanerophytes) (TRANQUILLINI, 1964) and soil scarcity limits these species' long axial root system development. Individuals of *E. erythropappus* observed in the field were located either on rock fissures or in areas with substrate accumulation.

Vegetation spectra varied greatly among altitudinal belts, reflecting the occurrence of a vegetation mosaic with different species associations. Such pattern is expected in ecosystems with heterogeneous environmental and ecological conditions (ILLA; CARRILLO; NINOT, 2006), like high altitude grasslands. Yet, all vegetation spectra had a very high proportion of herbaceous species (hemicryptophytes and chamaephytes) followed by a moderately high proportion of woody shrubs (nanophanerophytes), characterizing a grassland-type vegetation structure.

The big number of IS with maximum specificity and the low number of IS with maximum fidelity highlight how small local populations' range may be. Finally, the two highest altitudinal belts encompassed ca. 62% of total significant IS, and 2700 m alone encompassed 33% of significant IS. This could be a

consequence of harsher environmental conditions in higher elevations selecting for better-adapted species, which leads to a bigger proportion of IS. Further, this result can be considered as a positive indicator of these sites' ecological integrity and conservation value (CARO; O'DOHERTY, 1999), since IS from these areas can't shift their distribution upslope and in a scenario of global warming they are destined to go locally extinct.

Final remarks

Vegetation structure of high altitude grasslands of the National Park of Caparaó was similar to that of other high altitude grasslands, such as in the National Park of Itatiaia (AXIMOFF; NUNES-FREITAS; BRAGA, 2016) and in the State Park of Serra do Brigadeiro (CAIAFA; SILVA, 2005, 2007), with high proportion of herbaceous and shrubby species. These areas share similarities on community composition, like the high proportion of Asteraceae, Poaceae and Cyperaceae and a fair number of congeners species, like *Achyrocline* spp., *Baccharis* spp., *Croton* spp., *Doryopteris* spp., *Hippeastrum* spp., *Lagenocarpus* spp., *Rhynchospora* spp., *Paepalanthus* spp., *Polygala* spp., *Sisyrinchium* spp. and *Stevia* spp. Conversely, each area also presents many exclusive species.

Local environmental conditions select for adaptations to low temperatures, drought and constant winds, such as hairy and waxy leaves and buds close to the soil. Species with higher occurrence probability in higher altitudes generally present these adaptation traits.

Appendix A.

Table A1. List of plant species recorded in high altitude grasslands of the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil, with their respective families and life forms.

Figure A1. Generic chart representing the relative abundance of species statistically related to the altitude in high altitude grasslands of the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil. Different colors represent the altitudinal belts: red = 2100 m; blue = 2300 m; orange = 2500 m; green = 2700 m.

Table A2. Chi-squared test results for comparison between biological spectra of each altitudinal belt in high altitude grasslands of the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil.

Acknowledgements

This study is part of the M.Sc. thesis of AACC, developed at PPGBot-UFV. We thank CAPES for the funding and ICMBio for the collecting permit grant. We also appreciate Poaceae identification by Pedro Lage Viana from the Museu Paraense Emílio Goeldi and the access to BHCB (UFMG) collection provided by its team. Finally, we acknowledge Fernando Fernandez Mendez, José Henrique Schoereder, Ricardo Ribeiro Solar and Gustavo Heringer for the support with statistical analysis.

References

ALEXANDER, J. M. et al. Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, n. 2, p. 656–661, 2011.

ANAS, M. U. M.; SCOTT, K. A.; WISSEL, B. Suitability of presence vs. absence indicator species to characterize stress gradients: Lessons from zooplankton species of boreal lakes. **Ecological Indicators**, v. 30, p. 90–99, 2013.

AXIMOFF, I.; NUNES-FREITAS, A. F.; BRAGA, J. M. A. Regeneração natural pós-fogo nos campos de altitude no Parque Nacional do Itatiaia, sudeste do Brasil. **Oecologia Australis**, v. 20, n. 2, p. 62–80, 2016.

BAKKER, J. D. Increasing the utility of Indicator Species Analysis. **Journal of Applied Ecology**, v. 45, n. 6, p. 1829–1835, 2008.

BARRERA, M. D. et al. Structural and functional changes in Nothofagus pumilio forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. **Journal of Vegetation Science**, v. 11, n. 2, p. 179–188, 2000.

BENITES, V. M. et al. Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. **Floresta e Ambiente**, v. 10, n. 1, p. 76–85, 2003.

BENITES, V. M. et al. Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, n. 4, p. 569–577, 2007.

BHATTARAI, K. R.; VETAAS, O. R. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, n. 4, p. 327–340, 2003.

BITENCOURT, C. et al. The worrying future of the endemic flora of a tropical mountain range under climate change. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 218, p. 1–10, 2016.

BONANNO, G.; VENEZIANO, V. New insights into the distribution patterns of Mediterranean insular endemic plants: The Sicilian islands' group. **Flora -**

Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, v. 224, p. 230–243, 2016.

BRAUN-BLANQUET, J. **Fitosociologia: Bases para el estudio de las comunidades vegetales**. 3. ed. Madri: H. Blume Ediciones, 1979.

CAIAFA, A. N.; SILVA, A. F. Composição florística e espectro biológico de um campo de altitude no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Minas Gerais — Brasil. **Rodriguésia**, v. 56, n. 87, p. 163–173, 2005.

CAIAFA, A. N.; SILVA, A. F. Structural analysis of the vegetation on a highland granitic rock outcrop in Southeast Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 4, p. 657–664, 2007.

CANCELLI, R. R. et al. Diversidade polínica em Asteraceae Martinov da Fazenda São Maximiano, Guaíba, RS. **Pesquisas, Botânica**, v. 56, p. 209–228, 2005.

CARO, T. M.; O'DOHERTY, G. On the use of surrogate species in conservation biology. **Conservation Biology**, v. 13, n. 4, p. 805–814, 1999.

CARVALHO, F. et al. The mosaic of habitats in the high-altitude Brazilian rupestrian fields is a hotspot for arbuscular mycorrhizal fungi. **Applied Soil Ecology**, v. 52, p. 9–19, 2012.

CIANCIARUSO, M. V.; BATALHA, M. A. A year in a Cerrado wet grassland: A non-seasonal island in a seasonal savanna environment. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 3, p. 495–501, 2008.

CONCEIÇÃO, A. A.; PIRANI, J. R.; MEIRELLES, S. T. Floristics, structure and soil of insular vegetation in four quartzite-sandstone outcrops of “Chapada Diamantina”, Northeast Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, n. 4, p. 641–656, 2007.

DAWSON, T. P. et al. Beyond predictions: Biodiversity conservation in a changing climate. **Science (New York, N.Y.)**, v. 332, n. 6025, p. 53–58, 2011.

DE CÁCERES, M.; LEGENDRE, P. **Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference**. [s.l: s.n.].

DE CÁRCERES, M. **How to use the indicpecies package (ver. 1.7.1)**. Catalonia, Spain, 2013. Disponível em: <<http://cran.r-project.org/web/packages/indicpecies/vignettes/indicpeciesTutorial.pdf>>. Acesso em: 9 ago. 2016.

DEBLE, L. P.; MARCHIORI, J. N. C. Sinopse do gênero Gamochaeta Weddel (Asteraceae-Gnaphalieae) no Brasil. **Balduinia**, v. 10, p. 21–31, 2007.

DING, Y. et al. Distribution of vascular epiphytes along a tropical elevational gradient: Disentangling abiotic and biotic determinants. **Scientific Reports**, v. 6, p. 19706, 2016.

DULLINGER, S. et al. Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. **Nature Climate Change**, v. 2, n. 8, p. 619–622, 2012.

ECHTERNACHT, L. et al. Areas of endemism in the Espinhaço Range in Minas Gerais, Brazil. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 206, n. 9, p. 782–791, 2011.

EDDELBUETTEL, D.; FRANCOIS, R. Rcpp: Seamless R and C++ Integration. **Journal of Statistical Software**, v. 40, n. 8, p. 1–18, 2011.

EULISS, A. C. et al. Growth of the rare southern appalachian endemic plant *Houstonia montana* (Rubiaceae) in contrasting habitat types. **The Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 134, n. 2, p. 177–187, 2007.

FARIA JÚNIOR, J. E. Q.; SANTOS, M. L. **Recursos florais e síndromes de polinização e dispersão de espécies de campo rupestre no Parque Estadual da Serra dos Pirineus, Goiás**. Anápolis (GO): Universidade Estadual de Goiás, 2006. Disponível em: <https://www.agencia.cnptia.embrapa.br/recursos/FLO_Recursos_Florais_PirineusID-NNQwnGyldr.pdf>. Acesso em: 23 ago. 2016.

FAXINA, C. et al. Flora of inland Atlantic riparian forests in southwestern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 15, n. 3, 2015.

FOSAA, A. M. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. **Diversity and Distributions**, v. 10, n. 3, p. 217–223, 2004.

FREITAS, L.; SAZIMA, M. Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: Interactions at the community level. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 93, n. 3, p. 465–516, 2006.

GOMES, P.; SOBRAL-LEITE, M. Crystalline rock outcrops in the Atlantic Forest of Northeastern Brazil: Vascular flora, biological spectrum, and invasive species. **Brazilian Journal of Botany**, v. 36, n. 2, p. 111–123, 2013.

GONZÁLEZ, E. et al. Can indicator species predict restoration outcomes early in the monitoring process? A case study with peatlands. **Ecological Indicators**, v. 32, p. 232–238, 2013.

GONZÁLEZ, E. et al. Combining indicator species and key environmental and management factors to predict restoration success of degraded ecosystems. **Ecological Indicators**, v. 46, p. 156–166, 2014.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1169–1194, 1977.

GRYTNES, J. A.; VETAAS, O. R. Species richness and altitude: A comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. **The American Naturalist**, v. 159, n. 3, p. 294–304, 2002.

HEGAZY, A. K.; EL-DEMERDASH, M. A.; HOSNI, H. A. Vegetation, species diversity and floristic relations along an altitudinal gradient in south-west Saudi Arabia. **Journal of Arid Environments**, v. 38, n. 1, p. 3–13, 1998.

HERMANT, M. et al. Endemic species have highly integrated phenotypes, environmental distributions and phenotype–environment relationships. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 8, p. 1583–1594, 2013.

HIGA, M. et al. Indicator plant species selection for monitoring the impact of climate change based on prediction uncertainty. **Ecological Indicators**, v. 29, p. 307–315, 2013.

ILLA, E.; CARRILLO, E.; NINOT, J. M. Patterns of plant traits in Pyrenean alpine vegetation. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 201, n. 7, p. 528–546, 2006.

INSTITUTO BRASILEIRO DE DESENVOLVIMENTO FLORESTAL; FUNDAÇÃO BRASILEIRA PARA A CONSERVAÇÃO DA NATUREZA. **Plano de Manejo: Parque Nacional do Caparaó**. Brasília: [s.n.].

KESSLER, M. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. **Plant Ecology**, v. 149, n. 2, p. 181–193, 2000.

KHAN, W. et al. Vegetation mapping and multivariate approach to indicator species of a forest ecosystem: A case study from the Thandiani sub Forests Division (TsFD) in the Western Himalayas. **Ecological Indicators**, v. 71, p. 336–351, 2016.

KRÖMER, T. et al. Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: A case study from Los Tuxtlas, Mexico. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 208, n. 3, p. 197–210, 2013.

LEÃO, T. C. C. et al. Predicting extinction risk of Brazilian Atlantic Forest angiosperms. **Conservation Biology**, v. 28, n. 5, p. 1349–1359, 2014.

LESNOFF, M.; LANCELOT, R. **aod: Analysis of Overdispersed Data**. [s.l.: s.n.].

LEVYNS, M. R. Some geographical features of the family Polygalaceae in Southern Africa. **Transactions of the Royal Society of South Africa**, v. 34, n. 3, p. 379–386, 1955.

LLORET, F.; GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M. Altitudinal distribution patterns of bryophytes in the Canary Islands and vulnerability to climate change. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 206, n. 9, p. 769–781, 2011.

LOMOLINO, M. V. Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. **Global Ecology and Biogeography**, v. 10, n. 1, p. 3–13, 2001.

- LÜDTKE, R.; BOLDRINI, I. I.; MIOTTO, S. T. S. *Polygala altomontana* (Polygalaceae), a new species from southern Brazil. **Kew Bulletin**, v. 63, n. 4, p. 665–667, 2008.
- LÜDTKE, R.; SOUZA-CHIES, T. T. DE; MIOTTO, S. T. S. The genus *Polygala* L. (Polygalaceae) in Southern Brazil. **Hoehnea**, v. 40, n. 1, p. 1–50, 2013.
- MÁRQUEZ, E. J.; RADA, F.; FARIÑAS, M. R. Freezing tolerance in grasses along an altitudinal gradient in the Venezuelan Andes. **Oecologia**, v. 150, n. 3, p. 393–397, 1 dez. 2006.
- MARTINELLI, G. Mountain biodiversity in Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, n. 4, p. 587–597, 2007.
- MARTINS, F. R.; BATALHA, M. A. Formas de vida, espectro biológico de Raunkiaer e fisionomia da vegetação. In: **Fitossociologia no Brasil: Métodos e estudos de casos (vol. I)**. 1. ed. Viçosa, MG: Editora UFV, 2011. p. 44–85.
- MEIRA-NETO, J. A. A. et al. Composição florística da floresta semidecídua de altitude do Parque Municipal da Grota Funda (Atibaia, estado de São Paulo). **Acta Botanica Brasilica**, v. 3, n. 2, p. 51–74, 1989.
- MEIRELES, L. D.; KINOSHITA, L. S.; SHEPHERD, G. J. Composição florística da vegetação altimontana do distrito de Monte Verde (Camanducaia, MG), Serra da Mantiqueira Meridional, Sudeste do Brasil. **Rodriguésia**, v. 65, n. 4, p. 831–859, 2014.
- MOCOCHINSKI, A. Y.; SCHEER, M. B. Campos de altitude na Serra do Mar Paranaense: Aspectos florísticos. **Floresta**, v. 38, n. 4, p. 625–640, 2008.
- MOURA, L.; ROQUE, N. Asteraceae in the municipality of Jacobina, Chapada Diamantina, Bahia State, Brazil. **Hoehnea**, v. 41, n. 4, p. 573–587, 2014.
- NERI, A. V. et al. Soil and altitude drives diversity and functioning of Brazilian Páramos (Campo de Altitude). **Journal of Plant Ecology**, v. 9, p. 1–9., 2016.
- ODLAND, A. Interpretation of altitudinal gradients in South Central Norway based on vascular plants as environmental indicators. **Ecological Indicators**, v. 9, n. 3, p. 409–421, 2009.
- OHLEMULLER, R.; WILSON, J. B. Vascular plant species richness along latitudinal and altitudinal gradients: A contribution from New Zealand temperate rainforests. **Ecology Letters**, v. 3, n. 4, p. 262–266, 2000.
- OLIVEIRA, F. S. et al. Identificação de conflito de uso da terra em áreas de preservação permanente no entorno do parque nacional do Caparaó, Estado de Minas Gerais. **Revista Árvore**, v. 32, n. 5, p. 899–908, 2008.
- PASTORE, J. F. B.; CAVALCANTI, T. B. A new species of *Polygala* (Polygalaceae) from Brazil. **Novon: A Journal for Botanical Nomenclature**, v. 18, n. 1, p. 90–93, 2008.
- PELLISSIER, L. et al. Plant traits co-vary with altitude in grasslands and forests in the European Alps. **Plant Ecology**, v. 211, n. 2, p. 351–365, 1 dez. 2010.

- POREMBSKI, S.; BROWN, G.; BARTHLOTT, W. An inverted latitudinal gradient of plant diversity in shallow depressions on Ivorian inselbergs. **Vegetatio**, v. 117, n. 2, p. 151–163, 1995.
- PRESS, M. C. The functional significance of leaf structure: a search for generalizations. **New Phytologist**, v. 143, n. 1, p. 213–219, 1999.
- RAHBEEK, C. The elevation gradient of species richness: A uniform pattern? **Ecography**, v. 18, n. 2, p. 200–205, 1995.
- RAUNKIAER, C. C. **Life forms of plants and statistical plant geography**. 1. ed. Oxford: The Clarendon Press, 1934.
- REZENDE, M. G. et al. Flora vascular da Serra da Pedra Branca, Caldas, Minas Gerais e relações florísticas com áreas de altitude da Região Sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, v. 13, n. 4, p. 201–224, 2013.
- RIBEIRO, K. T.; FREITAS, L. Impactos potenciais das alterações no Código Florestal sobre a vegetação de campos rupestres e campos de altitude. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 4, p. 239–246, 2010.
- RIBEIRO, S. P.; CORRÊA, T. L.; SOUSA, H. C. DE. Microscopic variability in mechanical defence and herbivory response in microphyllous leaves of tropical herb species from Serra do Cipó, Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 33, n. 2, p. 237–246, 2010.
- RICOTTA, C.; CARBONI, M.; ACOSTA, A. T. R. Let the concept of indicator species be functional! **Journal of Vegetation Science**, v. 26, p. 839–847, 2015.
- ROBINSON, S. A.; LOVELOCK, C. E.; OSMOND, C. B. Wax as a mechanism for protection against photoinhibition: A study of *Cotyledon orbiculata*. **Botanica Acta**, v. 106, n. 4, p. 307–312, 1993.
- SAFFORD, H. D. Brazilian Páramos I: An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. **Journal of Biogeography**, v. 26, n. 4, p. 693–712, 1999a.
- SAFFORD, H. D. Notes on the ecology and conservation of *Nothochilus coccineus* Radlkofer (Scrophulariaceae), a species endemic to the Caparaó Massif, ES/MG. **Acta Botanica Brasilica**, v. 13, n. 2, p. 175–185, 1999b.
- SAKA, M. N.; LOMBARDI, J. A. Non-arboreal vascular flora of an Atlantic Forest area in Sao Paulo, Brazil. **Rodriguésia**, v. 67, n. 1, p. 1–18, 2016.
- SALAS, R. M. et al. *Carajasia* (Rubiaceae), a new and endangered genus from Carajás mountain range, Pará, Brazil. **Phytotaxa**, v. 206, n. 1, p. 14–29, 2015.
- SALAS, R. M.; CABRAL, E. L. *Staelia culcita* (Rubiaceae), a new species from Minas Gerais, Brazil. **Plant Ecology and Evolution**, v. 144, n. 3, p. 372–376, 2011.

- SCARANO, F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany**, v. 90, n. 4, p. 517–524, 2002.
- SCHEER, M. B.; MOCOCHINSKI, A. Y. Floristic composition of four tropical upper montane rain forests in Southern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 2, p. 51–69, 2009.
- SCHMIEDEL, U.; DENGLER, J.; ETZOLD, S. Vegetation dynamics of endemic-rich quartz fields in the Succulent Karoo, South Africa, in response to recent climatic trends. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 2, p. 292–303, 2012.
- SCHNEIDER, A. A.; BOLDRINI, I. I. Ocorrência de *Baccharis opuntoides* Mart. ex Baker (Asteraceae) para Região Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 6, n. 2, 5 ago. 2008.
- TAKAHASI, A.; MEIRELLES, S. T. Ecologia da vegetação herbácea de bancadas lateríticas (cangas) em Corumbá, MS, Brasil. **Hoehnea**, v. 41, n. 4, p. 515–528, 2014.
- TRANQUILLINI, W. The Physiology of Plants at High Altitudes. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 15, n. 1, p. 345–362, 1964.
- URBAN, N. A. et al. Improving selection of indicator species when detection is imperfect. **Ecological Indicators**, v. 15, n. 1, p. 188–197, 2012.
- VASCONCELOS, M. F. O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do leste do Brasil? **Brazilian Journal of Botany**, v. 34, n. 2, p. 241–246, 2011.
- ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 4. ed. New Jersey: Prentice Hall, 1999.

APPENDIX A

Table A1. List of plant species recorded in high altitude grasslands of the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil, with their respective families and life forms. LF = life forms; GEO = geophytes; CHA = chamaephytes; THE = therophytes; NAN = nanophanerophytes; PHA = phanerophytes; HEM = hemicryptophytes

Family	Species	LF
AMARYLLIDACEAE	<i>Hippeastrum elegans</i> (Spreng.) H.E. Moore	GEO
APIACEAE	<i>Eryngium elegans</i> Cham. & Schltld.	CHA
APOCYNACEAE	<i>Oxypetalum leonii</i> Fontella	CHA
ASTERACEAE	<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	CHA
	<i>Achyrocline vargasiana</i> DC.	THE
	<i>Baccharis crispa</i> Spreng.	NAN
	<i>Baccharis dubia</i> Deble & A.S. Oliveira	NAN
	<i>Baccharis hemiptera</i> G. Heiden & A.A. Schneid.	NAN
	<i>Baccharis imbricata</i> Heering	NAN
	<i>Baccharis megapotamica</i> Spreng.	NAN
	<i>Baccharis opuntiioides</i> Mart.	CHA
	<i>Baccharis parvidentata</i> Malag.	NAN
	<i>Baccharis platypoda</i> DC.	NAN
	<i>Baccharis stylosa</i> Gardner	NAN
	<i>Chaptalia graminifolia</i> (Dusén ex Malme) Cabrera	HEM
	Cichorioideae sp.	HEM
	<i>Conyza primulifolia</i> (Lam.) Cuatrec. & Lourteig	HEM
	<i>Eremanthus erythropappus</i> (DC.) MacLeish	PHA
	<i>Gamochaeta hiemalis</i> Cabrera	HEM
	<i>Graphistylis itatiaiae</i> (Dusén) B. Nord.	NAN
	<i>Hypochaeris gardneri</i> Baker	HEM
	<i>Leptostelma maxima</i> D. Don	HEM
	<i>Lucilia lycopodioides</i> (Less.) S.E. Freire	CHA
	<i>Senecio brasiliensis</i> (Spreng.) Less.	THE
	<i>Stevia camporum</i> Baker	GEO
	<i>Stevia rebaudiana</i> (Bertoni) Bertoni	GEO
	<i>Stevia</i> sp.	GEO
	<i>Vernonia decumbens</i> (Gardner) H. Rob.	NAN
BERBERIDACEAE	<i>Berberis glazioviana</i> Brade	NAN
BROMELIACEAE	<i>Dyckia bracteata</i> (Wittm.) Mez	CHA
CYPERACEAE	<i>Bulbostylis sphaerocephala</i> (Boeckeler) Lindm.	HEM
	<i>Carex brasiliensis</i> A. St.-Hil.	HEM
	<i>Carex fuscula</i> d'Urv.	HEM
	<i>Carex phalaroides</i> Kunth	HEM
	Cyperaceae sp.1	HEM
	<i>Lagenocarpus comatus</i> (Boeckeler) H. Pfeiff.	HEM
	<i>Lagenocarpus rigidus</i> (Kunth) Nees	HEM
	<i>Rhynchospora marisculus</i> Lindl. ex Nees	HEM
	<i>Rhynchospora polyantha</i> Steud.	HEM

	<i>Rhynchospora tenuis</i> Willd. ex Link	HEM
	<i>Rhynchospora warmingii</i> Boeckeler	HEM
ERICACEAE	<i>Agarista niederleinii</i> (Sleumer) Judd	NAN
	<i>Gaultheria serrata</i> (Vell.) Sleumer ex Kin.-Gouv.	NAN
	<i>Gaylussacia pallida</i> Cham.	NAN
ERIOCAULACEAE	<i>Paepalanthus acantholimon</i> Ruhland	HEM
	<i>Paepalanthus caparoensis</i> Ruhland	HEM
EUPHORBIACEAE	<i>Croton erythroxyloides</i> Baill.	NAN
FABACEAE	<i>Centrosema brasilianum</i> (L.) Benth.	CHA
	<i>Senna organensis</i> (Glaz. ex Harms) H.S. Irwin & Barneby	NAN
HYPOXIDACEAE	<i>Hypoxis decumbens</i> L.	GEO
IRIDACEAE	<i>Sisyrinchium vaginatum</i> Spreng.	HEM
	<i>Trimezia campanula</i> Lovo, J. & Mello-Silva	GEO
LAMIACEAE	<i>Hesperozygis myrtoides</i> (A. St.-Hil.) Epling	NAN
LYCOPODIACEAE	<i>Lycopodium clavatum</i> L.	CHA
MELASTOMATACEAE	<i>Leandra aurea</i> (Cham.) Cogn.	NAN
	<i>Tibouchina gardneriana</i> Cogn.	NAN
	<i>Tibouchina microphylla</i> Cogn.	NAN
MYRTACEAE	<i>Myrceugenia alpigena</i> (DC.) Landrum	NAN
ORCHIDACEAE	<i>Coppensia ramosa</i> (Lindl.) Campacci	HEM
OROBANCHACEAE	<i>Esterhazyia eitenorum</i> Barringer	NAN
OXALIDACEAE	<i>Oxalis calva</i> Progel	GEO
	<i>Oxalis confertissima</i> A. St.-Hil.	HEM
PLANTAGINACEAE	<i>Plantago australis</i> Lam.	HEM
	<i>Plantago commersoniana</i> Decne.	HEM
POACEAE	<i>Andropogon brasiliensis</i> A. Zanin & Longhi-Wagner	HEM
	<i>Apochloa lutzii</i> (Swallen) Zuloaga & Morrone	HEM
	<i>Axonopus siccus</i> (Nees) Kuhlmann	HEM
	<i>Chascolytrum calotheca</i> (Trin.) L. Essi, Longhi-Wagner & Souza-Chies	HEM
	<i>Chusquea baculifera</i> Silveira	NAN
	<i>Chusquea heterophylla</i> Nees	NAN
	<i>Danthonia secundiflora</i> J. Presl	HEM
	<i>Dichantherium superatum</i> (Hack.) Zuloaga	HEM
	<i>Eragrostis polytricha</i> Nees	HEM
	<i>Paspalum polyphyllum</i> Nees ex Trin.	HEM
	Poaceae sp.1	HEM
	Poaceae sp.2	HEM
	Poaceae sp.3	HEM
	Poaceae sp.4	HEM
	Poaceae sp.5	HEM
	Poaceae sp.6	HEM
	<i>Schizachyrium</i> sp.	HEM
	<i>Schizachyrium spicatum</i> (Spreng.) Herter	HEM
POLYGALACEAE	<i>Polygala campestris</i> Gardner	CHA
	<i>Polygala linoides</i> Poir.	CHA
PRIMULACEAE	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	NAN

PTERIDACEAE	<i>Doryopteris paradoxa</i> (Fée) C. Chr.	HEM
RUBIACEAE	<i>Borreria capitata</i> (Ruiz & Pav.) DC.	CHA
	<i>Coccocypselum lymansmithii</i> Standl.	HEM
	<i>Declieuxia coerulea</i> Gardner	CHA
	<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl. ex Griseb.	CHA
	<i>Galium megapotamicum</i> Spreng.	CHA
SALICACEAE	<i>Abatia americana</i> (Gardner) Eichler	NAN
VELLOZIACEAE	<i>Barbacenia irwiniana</i> L.B. Sm.	HEM
VERBENACEAE	<i>Verbena lobata</i> Vell.	CHA
UNKNOWN	Unknown sp.1	HEM
	Unknown sp.2	CHA
	Unknown sp.3	CHA

Figure A1. Generic chart representing the relative abundance of species statistically related to the altitude in high altitude grasslands of the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil. Different colors represent the altitudinal belts: red = 2100 m; blue = 2300 m; orange = 2500 m; green = 2700 m

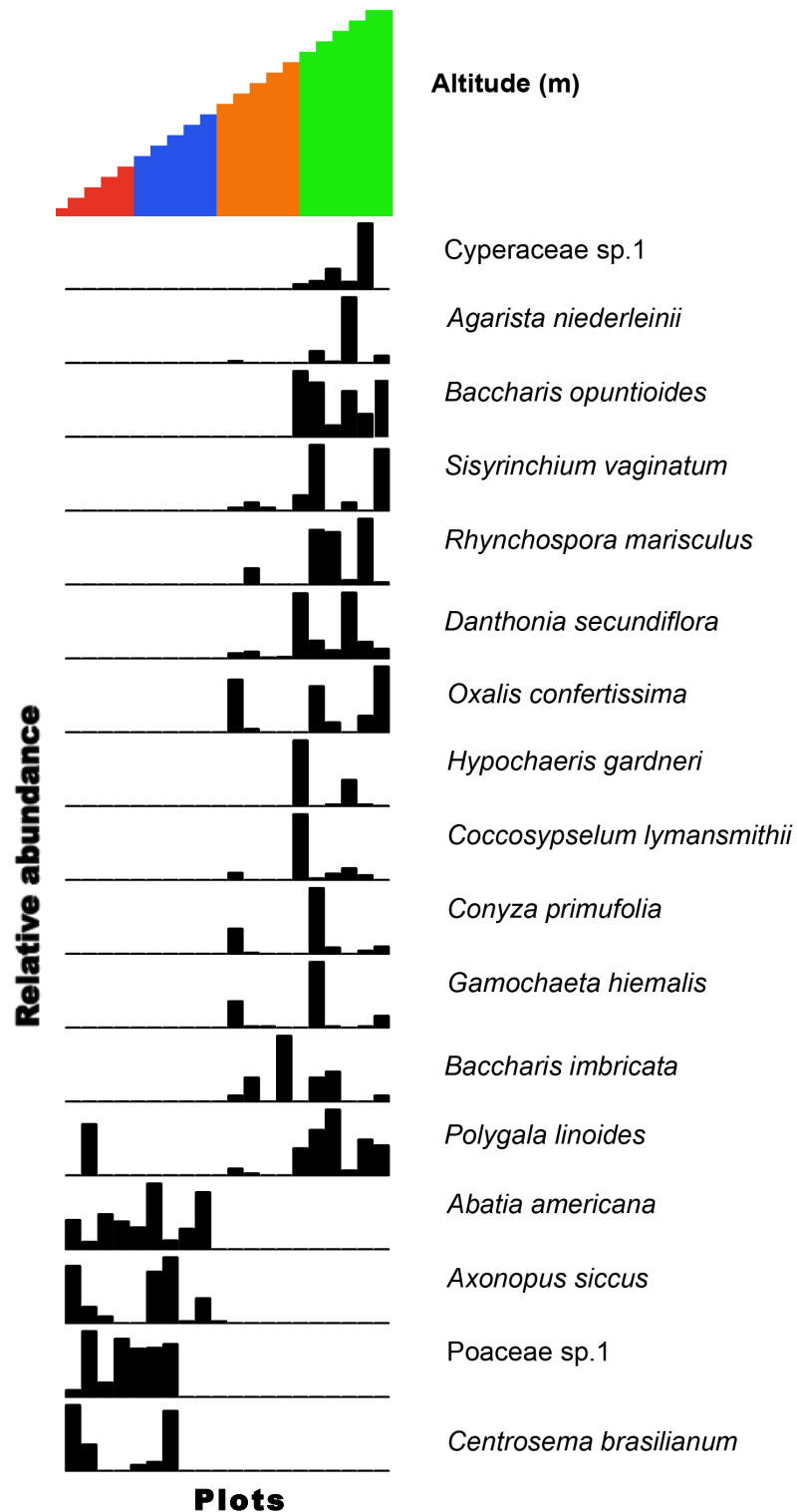


Table A2. Chi-squared test results for comparison between biological spectra of each altitudinal belt in high altitude grasslands of the National Park of Caparaó, Southeastern Brazil. THE = therophytes; CHA = chamaephytes; PHA = phanerophytes; GEO = geophytes; HEM = hemicryptophytes; NAN = nanophanerophytes

Altitude (m)		LIFE-FORMS RICHNESS						
		THE	CHA	PHA	GEO	HEM	NAN	
2100	Observed	0	7	0	3	16	10	
2300		1	6	1	2	14	13	
2500		1	10	0	5	23	13	
2700		0	7	0	3	18	11	
2100	Expected	0.439	6.585	0.220	2.854	15.585	10.317	
2300		0.451	6.768	0.226	2.933	16.018	10.604	
2500		0.634	9.512	0.317	4.122	22.512	14.902	
2700		0.476	7.134	0.238	3.091	16.884	11.177	Total
Chi-squared		0.043	0.031	1.087	0.196	0.167	0.484	2.008
<i>p-value not significant</i>								

CAPÍTULO II: Padrões de diversidade de plantas em um campo de altitude do sudeste brasileiro

Anaís de Almeida Campos Cordeiro

Andreza Viana Neri

Resumo

Entender as relações entre a comunidade vegetal e o ambiente por meio dos padrões espaciais de diversidade é um passo importante para preservar espécies e manter o funcionamento dos ecossistemas. Foi realizada uma análise com medidas complementares de diversidade β em uma área de campo de altitude do Parque Nacional do Caparaó, objetivando (i) avaliar como a escala espacial considerada influencia a riqueza de espécies vegetais, (ii) verificar a contribuição relativa da substituição espacial (*turnover*) e do aninhamento de espécies (*nestedness*) para a dissimilaridade existente na comunidade de plantas e (iii) verificar a influência do gradiente altitudinal sobre padrões espaciais de diversidade. Para isso, 20 parcelas (3 x 5 m) foram estabelecidas ao redor da trilha que leva ao Pico da Bandeira, em quatro intervalos altitudinais: de 2100 a 2150 m, de 2300 a 2350 m, de 2500 a 2550 m e de 2700 a 2750 m, para registro da composição e abundância de espécies. A partição aditiva hierárquica da diversidade mostrou que processos que operam em grandes escalas espaciais são mais importantes para determinar a riqueza de espécies observada, e a partição da dissimilaridade de Sørensen mostrou que a *substituição espacial* é o principal processo que gera diversidade na comunidade. Com relação ao gradiente altitudinal, o intervalo de 2500 m apresentou maior riqueza de espécies e correspondeu à zona de transição entre duas subcomunidades muito dissimilares entre si distribuídas no gradiente. A 2700 m a dissimilaridade média foi menor do que nos outros três intervalos altitudinais, provavelmente devido às baixas temperaturas que limitam as taxas de substituição espacial e assim geram uma composição de espécies mais uniforme.

Introdução

Campos de altitude são ecossistemas frágeis, com distribuição naturalmente disjunta na paisagem (SAFFORD, 1999; SCARANO, 2002), e que abrigam muitas espécies endêmicas e microendêmicas altamente susceptíveis à extinção. A extinção de espécies altera a estrutura das comunidades e o funcionamento do ecossistema (ASSIS; MATTOS, 2016), prejudicando o fornecimento de serviços ecossistêmicos. O principal serviço fornecido pelos campos de altitude é a captação primária das águas das chuvas para abastecimento hídrico de cerca de 25% da população brasileira (SAFFORD, 1999). Sendo assim, entender as relações entre a comunidade vegetal e o ambiente por meio dos padrões espaciais de diversidade (ÁRVA et al., 2015) é importante para preservar espécies e manter o funcionamento do ecossistema (SILVA, 2014).

Alterações ambientais previstas para estes ecossistemas como consequência das mudanças climáticas devem impactar fortemente a biota local. Espera-se, por exemplo, o aumento da severidade de estações secas e o aumento das temperaturas médias (BENISTON; DIAZ; BRADLEY, 1997; POUNDS; FOGDEN; CAMPBELL, 1999; SCHMIEDEL; DENGLER; ETZOLD, 2012). Essas alterações causarão mudanças permanentes na vegetação, uma vez que o ambiente se tornará incompatível com as exigências fisiológicas das espécies locais, ao mesmo tempo em que espécies de terras baixas terão o seu estabelecimento facilitado conforme as condições ambientais se aproximem daquelas ótimas para as suas necessidades (BRITTON et al., 2009; COLWELL et al., 2008).

Por isso, o Programa Nacional de Pesquisas e Conservação em Ecossistemas de Montanhas estabeleceu como uma das suas prioridades promover estudos para monitoramento de ecossistemas montanhosos frente às mudanças climáticas, de acordo com os compromissos assumidos pelo Brasil junto à Convenção sobre Diversidade Biológica (CDB) (ASSIS; MATTOS, 2016; CONABIO, 2008; NERI et al., 2016).

No entanto, a alta complexidade estrutural da paisagem dos campos de altitude, expressa por grandes variações nas condições topográficas e microclimáticas, torna difícil estabelecer repetições amostrais (CAIAFA; SILVA,

2005; HEGAZY; EL-DEMERDASH; HOSNI, 1998; KESSLER, 2000a; MARTINELLI, 2007), e conseqüentemente há poucos estudos publicados sobre seus aspectos florísticos gerais (CAIAFA; SILVA, 2005; FERREIRA et al., 2010; GOMES; SOBRAL-LEITE, 2013; IGANCI et al., 2011; MOCOCHINSKI; SCHEER, 2008; REZENDE et al., 2013; TINTI et al., 2015). Mais escassos ainda são os estudos sobre padrões de diversidade em campos de altitude (NERI et al., 2016), embora eles tenham grande potencial de monitoramento porque permitem detectar mudanças não descritas pela riqueza de espécies (JURASINSKI; KREYLING, 2007).

Estudos envolvendo medidas complementares de diversidade beta (β) permitem estimar e mapear a diversidade, além de identificar os processos que moldam a distribuição de espécies (ÁRVA et al., 2015; BARROS et al., 2014; BEVILACQUA et al., 2012; FERREIRA et al., 2017; GOSSNER et al., 2013; LEGENDRE; BORCARD; PERES-NETO, 2005; SARAIVA; SOUSA; OVERBECK, 2015; SOCOLAR et al., 2016), sendo muito importantes para entender as relações comunidade-ambiente e dinâmicas locais envolvendo a biodiversidade (ÁRVA et al., 2015; SILVA, 2014).

Este trabalho buscou investigar padrões de biodiversidade nos campos de altitude do Parque Nacional do Caparaó. Como em montanhas a altitude parece ser um fator determinante para a distribuição das espécies (BHATTARAI; VETAAS, 2003; FOSAA, 2004; KESSLER, 2000a; NERI et al., 2016; WANG et al., 2002), foi analisada a influência do gradiente altitudinal sobre padrões de riqueza e diversidade da comunidade vegetal. Os principais objetivos deste estudo foram (i) avaliar como a riqueza amostrada se relaciona com a escala espacial considerada, (ii) verificar a contribuição relativa da substituição espacial (*turnover*) e do aninhamento de espécies (*nestedness*) para a diversidade de espécies na comunidade e (iii) verificar a influência do gradiente altitudinal sobre padrões espaciais de diversidade.

Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional do Caparaó, cujos 26.000 ha englobam fitofisionomias que variam desde florestas ombrófilas e estacionais

até matas nebulares e campos de altitude (INSTITUTO BRASILEIRO DE DESENVOLVIMENTO FLORESTAL; FUNDAÇÃO BRASILEIRA PARA A CONSERVAÇÃO DA NATUREZA, 1981). No Parque, os campos de altitude ocorrem principalmente acima de 2.000 m de altitude e apresentam relevo acidentado com litologia predominantemente gnáissica de alto grau metamórfico (BENITES et al., 2003, 2007; OLIVEIRA et al., 2008).

O clima dos campos de altitude é classificado como Cwb pelo sistema de Köppen, com verões quentes e úmidos e invernos frios, quando não é raro as temperaturas mínimas diárias atingirem valores negativos (BENITES et al., 2007; INSTITUTO BRASILEIRO DE DESENVOLVIMENTO FLORESTAL; FUNDAÇÃO BRASILEIRA PARA A CONSERVAÇÃO DA NATUREZA, 1981; OLIVEIRA et al., 2008; SAFFORD, 1999). Chove em média 1.000 mm/ano, com estação seca de até dois meses, mais severa em maiores altitudes (INSTITUTO BRASILEIRO DE DESENVOLVIMENTO FLORESTAL; FUNDAÇÃO BRASILEIRA PARA A CONSERVAÇÃO DA NATUREZA, 1981).

Coleta de dados

A amostragem foi realizada entre outubro e dezembro de 2015, nos arredores da trilha que sai da Tronqueira (1.970 m de altitude) e vai até o Pico da Bandeira (2.892 m).

Para o estabelecimento das parcelas, foram definidos quatro intervalos altitudinais: de 2100 a 2150 m, de 2300 m a 2350 m, de 2500 m a 2550 m e de 2700 a 2750 m. Em cada intervalo, foram alocadas cinco parcelas com distância mínima de 300 m entre si, a fim de garantir a independência amostral. Cada parcela de 5 x 3 m foi subdividida em 15 subparcelas contíguas de 1 m², nas quais foi realizado o levantamento florísticos de todas as espécies de angiospermas presentes, bem como o registro de abundância de cada uma delas. Organismos modulares, como espécies de Poaceae, Cyperaceae e Amaryllidaceae, foram individualizados por touceiras e rosetas.

Análise de padrões gerais de diversidade

Todas as análises estatísticas foram realizadas no *software* R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011), considerando um nível de significância de 5%.

A função *poolaccum()* do pacote '*vegan*' (OKSANEN et al., 2016) foi utilizada para registrar a riqueza observada por parcela e calcular valores extrapolados de dois estimadores de riqueza, *Chao 2* e *Bootstrap*, com 999 permutações. Esta análise permitiu estimar o número de espécies não observadas nas parcelas, adicionando-as à riqueza de espécies observada (COLWELL; CODDINGTON, 1994).

A partição aditiva hierárquica da diversidade (ÁRVA et al., 2015; CRIST et al., 2003) foi realizada usando os pacotes '*boot*' (CANTY; RIPLEY, 2016) e '*MASS*' (VENABLES; RIPLEY, 2002). Esta análise fornece primeiramente a riqueza média de espécies por subparcela ($\bar{\alpha}_1$), por parcela ($\bar{\alpha}_2$), por intervalo altitudinal ($\bar{\alpha}_3$) e a riqueza média total ($\bar{\alpha}_4$), para então calcular os valores de β_1 , β_2 e β_3 (MANDL et al., 2010), de maneira que:

$$\beta_1 = \bar{\alpha}_2 - \bar{\alpha}_1$$

$$\beta_2 = \bar{\alpha}_3 - \bar{\alpha}_2$$

$$\beta_3 = \bar{\alpha}_4 - \bar{\alpha}_3$$

Os valores de β são interpretados como a riqueza de espécies que se ganha ao aumentar um nível na hierarquia da amostragem: β_1 é a riqueza que se ganha ao aumentar a amostragem de subparcela (1 m²) para a parcela (15 m²), β_2 é a riqueza que se ganha ao aumentar de parcela para intervalo altitudinal (75 m²), e β_3 de intervalo altitudinal para todas as amostras (300 m²) (ARAUJO; KOMONEN; LOPES-ANDRADE, 2015; GERING; CRIST; VEECH, 2003; MANDL et al., 2010). Por fim, a riqueza total amostrada (γ) é dada por:

$$\gamma = \bar{\alpha}_1 + \beta_1 + \beta_2 + \beta_3$$

Como α e β são expressos em termos de riqueza de espécies, as suas contribuições relativas para γ podem ser comparadas ao longo de escalas espaciais (CRIST et al., 2003; GERING; CRIST; VEECH, 2003). Assim, é possível avaliar se o valor de γ é devido principalmente a uma grande riqueza

de espécies em pequenas escalas espaciais ou a grandes diferenças na riqueza de espécies entre áreas maiores (BUHK et al., 2017).

Foi feito um teste de permutação baseado em amostras com 1.000 randomizações (ARAUJO; KOMONEN; LOPES-ANDRADE, 2015) para testar se a riqueza observada nas amostras é estatisticamente diferente do que a riqueza de amostras aleatórias da paisagem (CRIST et al., 2003). Por fim, a relação linear entre a riqueza média observada e a área foi avaliada por meio da comparação um modelo linear simples com um modelo nulo.

A segunda abordagem da diversidade β usada foi a de medida de dissimilaridade entre amostras, que envolve diferenças na composição de espécies entre locais (ANDERSON et al., 2011; CARVALHO; FELFILI, 2011; ENSING; PITHER, 2015; GIBSON et al., 2012; MANDL et al., 2010). O pacote *'betapart'* (BASELGA et al., 2013) foi utilizado para particionar o índice de dissimilaridade de Sørensen (β_{SOR}) em um componente relacionado à substituição espacial (β_{SIM}) e um componente relacionado ao aninhamento de espécies (β_{SNE}) (ARAUJO; KOMONEN; LOPES-ANDRADE, 2015; BASELGA, 2012; GIBSON et al., 2012; GOSSNER et al., 2013; MARTIN; FERRER, 2015), de forma que:

$$\beta_{SOR} = \beta_{SIM} + \beta_{SNE}$$

Foram calculados tanto valores gerais destes índices para toda a área estudada (β_{SOR} , β_{SIM} e β_{SNE}) quanto matrizes com os seus valores para pares de parcelas (β_{sor} , β_{sim} e β_{sne}) (BASELGA, 2010, 2012; MELO; RANGEL; DINIZ-FILHO, 2009). β_{SOR} , β_{SIM} e β_{SNE} agregam a dissimilaridade da região em uma única medida média de dissimilaridade, substituição e aninhamento, respectivamente. Já as matrizes de β_{sor} , β_{sim} e β_{sne} permitem estudar os padrões espaciais de dissimilaridade, substituição e aninhamento na comunidade (BASELGA; ORME, 2012; BUSH et al., 2016), e assim entender melhor processos espaciais que ocorrem no ecossistema (LEGENDRE; BORCARD; PERES-NETO, 2005).

Para compreender a contribuição relativa de β_{SIM} e β_{SNE} para o valor total de β_{SOR} , foi delineada a função densidade de probabilidade destes três índices, usando como ajuste a estimativa de densidade de Kernel.

Análise de riqueza e diversidade ao longo do gradiente altitudinal

A fim de verificar se a riqueza de espécies varia ao longo do gradiente altitudinal, para cada intervalo de altitude foi feito o registro da riqueza de espécies observada e da estimativa do *Bootstrap* com 999 permutações.

Para examinar padrões espaciais de diversidade, foram primeiramente calculados os índices de dissimilaridade, substituição e aninhamento para a comparação das comunidades de pares de intervalos altitudinais. Então, a matriz de dissimilaridade de β_{sor} foi submetida a uma análise de agrupamento hierárquico pelo método da ligação média não ponderada (UPGMA) a fim de verificar o agrupamento natural das parcelas de acordo com a sua similaridade florística.

Similaridades entre parcelas com base na composição de espécies foram analisadas também por meio de uma análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) (JAMES; MCCULLOCH, 1990) usando o pacote '*vegan*' (OKSANEN et al., 2016). A ordenação se baseou na distância de Bray-Curtis aplicada sobre uma matriz de presença e ausência das espécies. Uma segunda análise de agrupamento pelo método UPGMA, desta vez baseada na dissimilaridade de Bray-Curtis, foi realizada a fim de detectar com maior minuciosidade os padrões de similaridades entre as parcelas.

Uma análise de variância (ANOVA) foi utilizada para testar a diferença entre o valor médio de β_{sor} de cada intervalo altitudinal.

Resultados

Padrões gerais de diversidade

Foi amostrado um total de 8.090 indivíduos pertencentes a 95 espécies. As famílias com maior riqueza de espécies foram Asteraceae, Poaceae, Cyperaceae e Rubiaceae.

A sobreposição das curvas de riqueza observada e valores extrapolados de *Chao 2* e *Bootstrap* para toda a área de estudo aponta grande importância de espécies raras na amostragem. De fato, 74% das espécies amostradas eram raras (*sensu* ALHAMAD et al., 2010; OSEM; PEREVOLOTSKY; KIGEL, 2002)

(abundância relativa < 1%), 23% eram comuns ($1\% \leq A_R < 5\%$), e apenas 3% eram abundantes ($A_R \geq 5\%$).

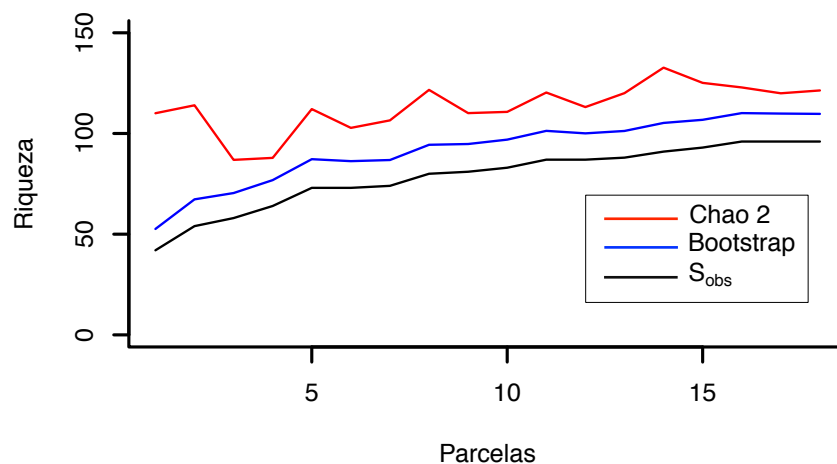


Figura 1. Riqueza observada (S_{obs}) e valores extrapolados de Chao 2 e Bootstrap com 999 permutações, para parcelas estabelecidas ao longo do gradiente altitudinal de campo de altitude no Parque Nacional do Caparaó, Sudeste brasileiro.

A partição aditiva hierárquica da diversidade (Tabela 1) revelou que a riqueza média entre subparcelas (β_1), a entre parcelas (β_2) e a entre intervalos (β_3) foram significativamente maiores do que os valores esperados sob modelo nulo. Além disso, a relação espacial de α_1 , β_1 , β_2 e β_3 (Figura 2) foi significativa ($F = 153.17$, $p < 0.01$) e mostrou que grandes escalas espaciais contêm a maior parte da riqueza de espécies amostrada.

Tabela 1. Resultado do teste de permutação baseado em amostras com 1.000 randomizações para a partição aditiva hierárquica da diversidade de uma área de campo de altitude no Parque Nacional do Caparaó, sudeste brasileiro. ns = não significativo.

Nível	Riqueza média esperada	Riqueza média observada	p-valor
Subparcela	7.93	$\alpha_1 = 5.72$	ns
Parcela	9.02	$\beta_1 = 11.23$	< 0.05
Cota	12.19	$\beta_2 = 23.30$	< 0.05
Total	41.76	$\beta_3 = 54.75$	< 0.05

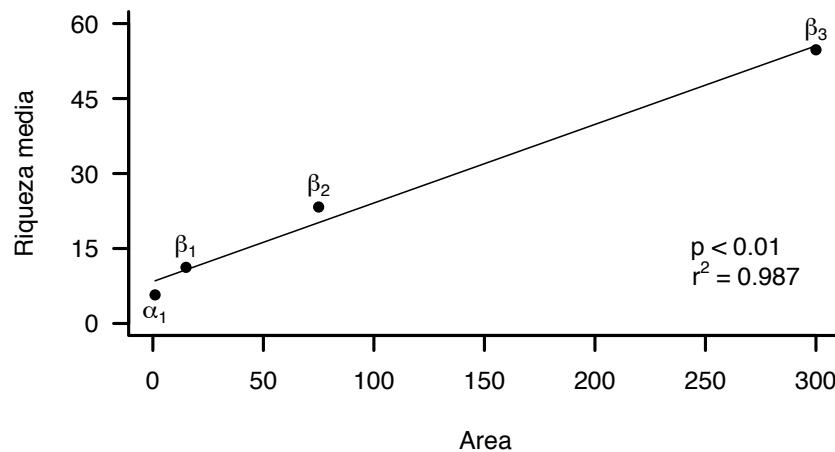


Figura 2. Modelo linear que representa a relação espacial dos valores de α_1 , β_1 , β_2 e β_3 resultantes da partição aditiva hierárquica da diversidade feita para os campos de altitude do Parque Nacional do Caparaó, sudeste brasileiro.

A matriz de β_{SOR} para pares de parcelas (Anexo I) apresentou valores que indicam, no geral, alta dissimilaridade entre parcelas: 49% dos valores foi superior a 0,8; 40% entre 0,5 e 0,8 e apenas 11% dos valores foi menor que 0,5. As matrizes dos componentes β_{SIM} e β_{SNE} (Anexo II) mostram que a dissimilaridade é gerada principalmente pela substituição de espécies e muito pouco aninhamento.

As médias gerais de dissimilaridade, substituição e aninhamento calculadas para a área de estudo foram $\beta_{SOR} = 0,907$; $\beta_{SIM} = 0,879$ e $\beta_{SNE} = 0,028$. A função densidade de probabilidade para a área total estudada (Figura 3) mostra graficamente que a substituição espacial é o principal processo que gera a diversidade de espécies observada na comunidade.

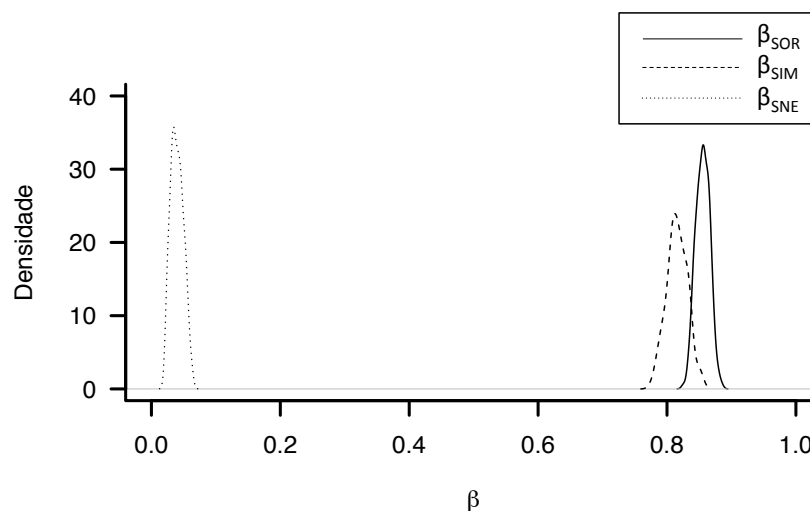


Figura 3. Densidade de probabilidade de β_{SOR} , β_{SIM} e β_{SNE} usando como ajuste a estimativa de densidade de Kernel, em uma área de campo de altitude no Parque Nacional do Caparaó.

Riqueza e diversidade ao longo do gradiente altitudinal

Os valores de dissimilaridade, substituição e aninhamento para a comparação par a par dos intervalos altitudinais (Figura 4) mostram que os dois intervalos altitudinais inferiores são mais similares entre si do que quando comparados com qualquer intervalo mais alto. Da mesma forma, os dois intervalos superiores são mais similares entre si do que quando comparados a qualquer intervalo inferior.

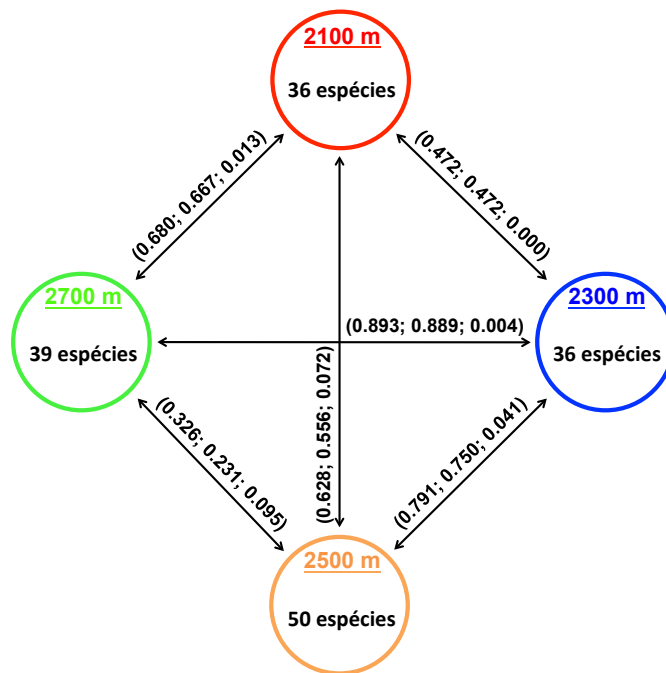


Figura 4. Riqueza observada em cada intervalo altitudinal de uma área de campo de altitude no Parque Nacional do Caparaó. Nos parênteses, os valores de dissimilaridade, substituição e aninhamento, respectivamente, na comparação de pares de intervalos altitudinais.

O resultado da análise de agrupamento hierárquico da matriz de dissimilaridade de β_{sor} (Figura 5) confirmou o padrão acima, ao apontar a formação de dois grupos de parcelas com composições bastante heterogêneas: o primeiro corresponde às parcelas 1 a 10, situadas a 2100 e 2300 m de altitude, e o segundo corresponde às parcelas 11 a 20, situadas nos dois intervalos altitudinais superiores.

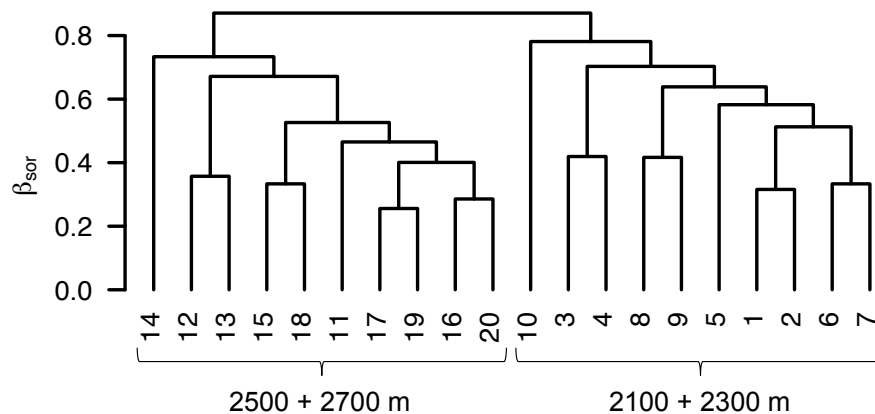


Figura 5. Dendrograma com o agrupamento natural das parcelas de uma área de campo de altitude no Parque Nacional do Caparaó de acordo com a sua similaridade florística (β_{sor}), usando o método da ligação média não ponderada. As parcelas 1 a 10 correspondem aos intervalos altitudinais de 2100 m e 2300 m, e as parcelas 11 a 20 correspondem aos intervalos de 2500 m e 2700 m.

A ordenação das parcelas usando a distância de Bray-Curtis pode ser vista na Figura 6 (stress = 0.049), e confirmou a formação de dois grupos bastante distintos entre si. Parcelas correspondentes aos pontos vermelhos e azuis pertencem aos dois intervalos altitudinais inferiores e são claramente separadas das parcelas pertencentes aos dois intervalos superiores, representadas por pontos amarelos e verdes.

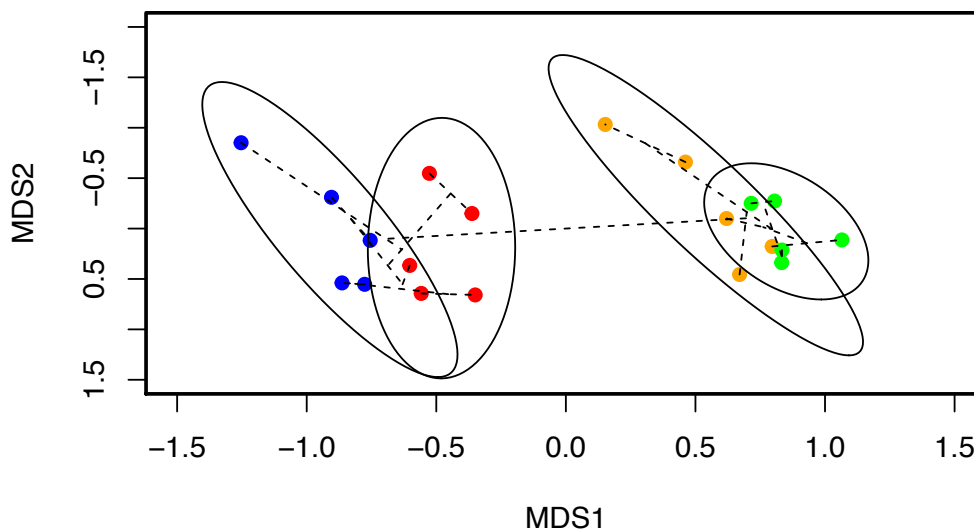


Figura 6. Ordenação do escalonamento multidimensional (stress = 0.049) baseado na distância de Bray-Curtis aplicada sobre a matriz de presença e ausência das espécies coletadas em um campo de altitude no Parque Nacional do Caparaó. Pontos de cores diferentes indicam as parcelas dos intervalos altitudinais: vermelho = 2100 m; azul = 2300 m; amarelo = 2500 m; verde = 2700 m. Linhas tracejadas indicam o agrupamento das parcelas conforme a sua composição florística usando a distância de Bray-Curtis.

Foi observada maior riqueza de espécies a 2500 m (Figura 7) do que nos outros intervalos altitudinais, e o valor estimado do *Bootstrap* com 999 permutações (Figura 8) confirmou este resultado.

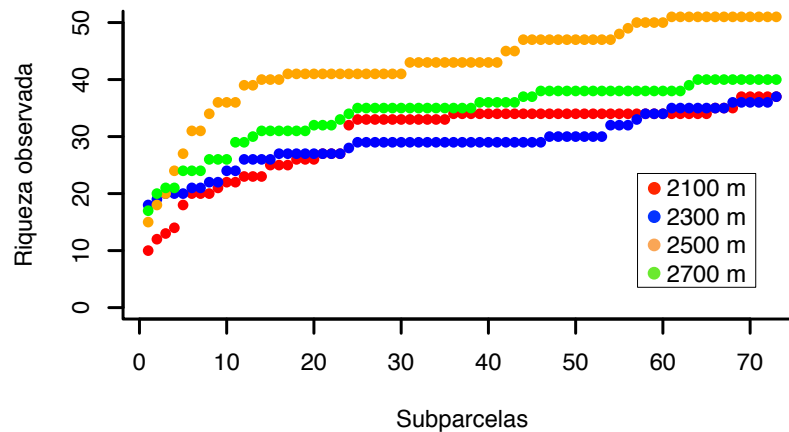


Figura 7. Riqueza de espécies observada em cada subparcela estabelecida em diferentes intervalos altitudinais de uma área de campo de altitude no Parque Nacional do Caparaó.

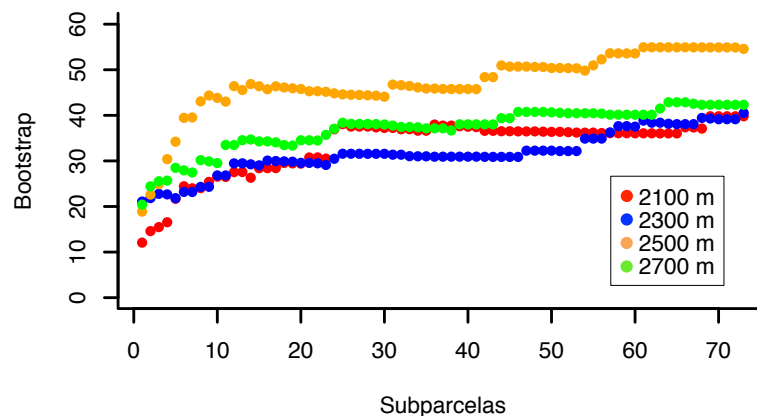


Figura 8. Valores de riqueza estimada por *Bootstrap* (999 randomizações) para cada subparcela estabelecida em diferentes intervalos altitudinais de uma área de campo de altitude no Parque Nacional do Caparaó.

Por fim, a média da dissimilaridade β_{sor} a 2700 m de altitude ($\beta_{sor(2700)}$) foi menor do que a média de todos os outros intervalos (Figura 9). Os valores médios observados foram: $\beta_{sor(2100)} = 0,574 \pm 0,042$; $\beta_{sor(2300)} = 0,589 \pm 0,048$; $\beta_{sor(2500)} = 0,675 \pm 0,049$; $\beta_{sor(2700)} = 0,395 \pm 0,032$.

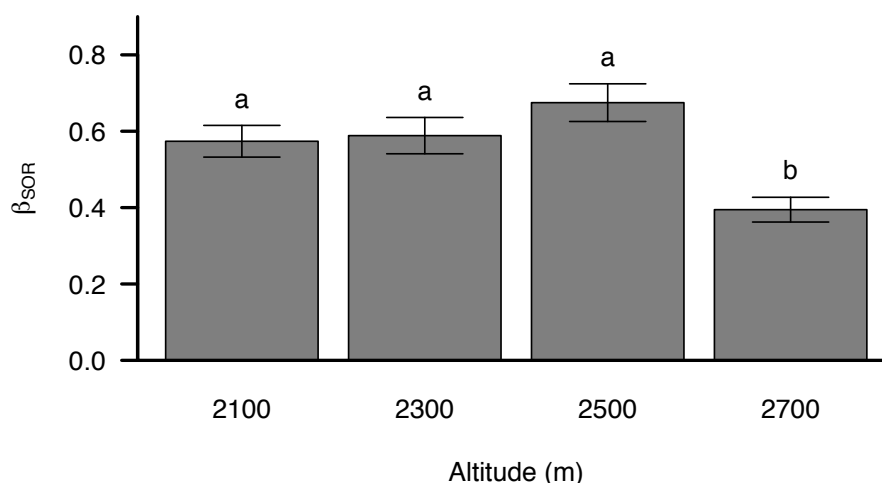


Figura 9. Diferença entre a dissimilaridade (β_{sor}) dos intervalos altitudinais em uma área de campo de altitude no Parque Nacional do Caparaó, sudeste brasileiro.

Discussão

Os resultados apontam a existência de uma riqueza de espécies maior que a esperada ao acaso, e mostram que altas taxas de substituição espacial geram a diversidade de espécies na área estudada. Em relação ao gradiente estudado, pela primeira vez foi detectado um zoneamento da vegetação ao longo do gradiente altitudinal em um campo de altitude, e um pico de riqueza de espécies foi estimado em uma altitude intermediária.

Padrões gerais de diversidade

Os resultados de riqueza observada e os estimadores de riqueza sugerem que a amostragem realizada representa bem a riqueza de espécies real da comunidade de plantas dos campos de altitude do Parque Nacional do Caparaó. A grande variação nos valores de *Chao 2* pode ser um reflexo da imprecisão desse estimador quando aplicado a comunidades com muitas espécies raras (MAGURRAN, 2004; POULIN, 1998), como é o caso das comunidades de montanhas tropicais (JANKOWSKI et al., 2009). Por isso, o *Bootstrap* parece ser mais confiável para estimar a riqueza de espécies não observadas em áreas de campos de altitude.

A partição aditiva apontou que a riqueza amostrada foi maior do que a esperada ao acaso, e a forte relação da riqueza de espécies com a escala espacial considerada ressaltou que processos que operam em escalas

espaciais regionais devem ser os responsáveis pela grande riqueza de espécies da comunidade (ARAUJO; KOMONEN; LOPES-ANDRADE, 2015; BUHK et al., 2017; FENOY; CASAS, 2015; GERING; CRIST; VEECH, 2003).

A alta diversidade de espécies na região ($\beta_{SOR} = 0,907$) é determinada principalmente pela substituição espacial ($\beta_{SIM} = 0,879$). Assim, parcelas menos ricas em espécies não são subconjuntos das parcelas mais ricas (GOSSNER et al., 2013), e é possível observar grandes diferenças na composição de espécies entre porções de habitats da paisagem (BASELGA, 2010, 2012; SARAIVA; SOUSA; OVERBECK, 2015).

As altas taxas de substituição observadas podem ser explicadas pela *hipótese da heterogeneidade do habitat* (MARTIN; FERRER, 2015), segundo a qual em locais de paisagens estruturalmente complexas, como os campos de altitude (BEVILACQUA et al., 2012; BRITTON et al., 2009; BUHK et al., 2017; FENOY; CASAS, 2015; FERREIRA et al., 2017; MELO; RANGEL; DINIZ-FILHO, 2009), existe grande disponibilidade de nichos, o que aumenta a diversidade de espécies, muitas delas raras na região (ASTORGA et al., 2014).

Além da heterogeneidade da paisagem, condições predominantes de estresse (baixas temperaturas, ventos fortes, solos rasos etc.) também geram altas taxas de substituição (WANG et al., 2002) ao atuar selecionando espécies melhor adaptadas, ou seja, mais especializadas (BARROS et al., 2014; BASELGA, 2010; BRITTON et al., 2009; CONDIT et al., 2002; GOSSNER et al., 2013; GUTIÉRREZ-CÁNOVAS et al., 2013; MARTIN; FERRER, 2015).

Estes táxons especializados apresentam, em geral, lentas taxas de crescimento e baixa plasticidade fenotípica (ALEXANDER et al., 2011; HERMANT et al., 2013), o que limita uma rápida resposta a mudanças ambientais (HERMANT et al., 2013). Além disso, estas espécies têm distribuição restrita a pequenas populações (JANKOWSKI et al., 2009), estando, por isso, ainda mais susceptíveis à extinção local (BITENCOURT et al., 2016; HOLLIDAY; STEPPAN, 2004; LLORET; GONZÁLEZ-MANCEBO, 2011; MOBAIED; MACHON; PORCHER, 2015), principalmente no atual cenário de mudanças climáticas (JANKOWSKI et al., 2009).

Diversidade ao longo do gradiente altitudinal

A riqueza observada de espécies a 2500 m de altitude foi maior do que nos outros intervalos, e os valores estimados de *Bootstrap* confirmaram este padrão. Este fato está relacionado ao *mid-domain effect* (COLWELL; LEES, 2000; COLWELL; RAHBEK; GOTELLI, 2004), que postula a tendência de haver um pico de riqueza de espécies no centro dos limites geométricos de qualquer preditor ambiental, neste caso o gradiente de altitude. Picos de riqueza têm sido identificados em altitudes intermediárias para diversos grupos de seres vivos ao longo de grandes gradientes altitudinais (BHATTARAI; VETAAS, 2003; DING et al., 2016; FOSAA, 2004; G.; GIVNISH, 1998; KHAN et al., 2016; LIEBERMAN et al., 1996; SÁNCHEZ-GONZÁLEZ; LÓPEZ-MATA, 2005). Embora o gradiente aqui estudado apresente variação de altitude bem menor do que nos estudos supracitados, ele abrange quase toda a variação altitudinal dos campos de altitude do Parque. Assim, esta altitude intermediária pode ser considerada uma zona de transição onde a grande variação de fatores ambientais como umidade, declividade e matéria orgânica do solo (alguns aumentam com a altitude, enquanto outros diminuem) resulta em grande diversidade de habitats que podem ser ocupados tanto por espécies das comunidades vegetais de terras altas quanto por espécies de terras baixas (BHATTARAI; VETAAS, 2003; GLEASON, 1926; NOR, 2001; SÁNCHEZ-GONZÁLEZ; LÓPEZ-MATA, 2005; WANG et al., 2002).

A ordenação das parcelas e as duas análises de agrupamento realizadas, usando tanto β_{sor} quanto a distância de Bray-Curtis, reforçaram a existência de uma zona de transição em altitude intermediária ao apontar a ocorrência de duas comunidades vegetais bastante distintas entre si: uma localizada abaixo de 2500 m e a outra a partir desta altitude. Se existem *pools* de espécies diferentes acima e abaixo de 2500 m, esta altitude intermediária pode ser colonizada por espécies pertencentes a qualquer uma das duas zonas, e por isso apresenta maior *pool* de espécies (GÜSEWELL; PETER; BIRRER, 2012).

Zoneamentos da vegetação em gradientes altitudinais já foram detectados em outros estudos (GURVICH; ZEBALLOS; DEMAIO, 2014; HAMILTON; PERROTT, 1981; HEGAZY; EL-DEMERDASH; HOSNI, 1998; KESSLER, 2000b; KHAN et al., 2016), mas pela primeira vez este fenômeno é evidenciado em campos de altitude.

Apesar da maior riqueza de espécies a 2500 m, não foi observado pico de diversidade nesta altitude. Este resultado mostra que a diversidade vai além da riqueza de espécies, e considerar apenas a riqueza de uma comunidade pode não ser suficiente para caracterizar a sua diversidade (BEVILACQUA et al., 2012; JURASINSKI; KREYLING, 2007).

A média de $\beta_{\text{Sor}(2700)}$ foi menor que a média dos três outros intervalos. Este declínio na diversidade sugere que, em maiores altitudes, a composição de espécies é mais uniforme do que em menores altitudes (WANG et al., 2002). Tal declínio na diversidade é uma provável consequência da queda nas taxas de crescimento e nas taxas de substituição de espécies em maiores altitudes, devido à ocorrência de baixas temperaturas (G.; GIVNISH, 1998; WANG et al., 2002). Em comunidades com grande presença de espécies raras, como a estudada, a diversidade β pode também diminuir quando espécies raras em menores altitudes passam a ter ampla distribuição (SOCOLAR et al., 2016), devido à sua alta especialização às condições ambientais seletivas dos topos.

Considerações finais

A riqueza de espécies maior que a esperada em grandes escalas espaciais e as altas taxas de substituição de espécies encontradas ressaltam a importância de se preservar grandes áreas contínuas deste ecossistema (SARAIVA; SOUSA; OVERBECK, 2015; SOCOLAR et al., 2016), não só para prevenir a perda de espécies, mas também para manter a multifuncionalidade da paisagem e assegurar o fornecimento de serviços ecossistêmicos pelos campos de altitude (LOOS et al., 2015; SOCOLAR et al., 2016).

De fato, praticamente todas as áreas de ocorrência deste ecossistema estão incluídas na Reserva da Biosfera da Mata Atlântica, uma das maiores Reservas da Biosfera do mundo e que inclui, por exemplo, os Parques Nacionais do Itatiaia, da Serra da Bocaina, da Serra dos Órgãos e do Caparaó, e os Parques Estaduais do Desengano, da Serra do Brigadeiro e de Campos do Jordão, entre outros (CORREA et al., 2016; SAFFORD, 1999).

No entanto, ainda existem vários empecilhos à conservação destes ambientes. Primeiramente, em muitas Unidades de Conservação o apoio financeiro é escasso, e faltam infraestruturas físicas e administrativas. Além disso, mesmo

em Unidades de Conservação, planos de manejo não são adequados, não existem ou não são colocados em prática, e assim os níveis de proteção dos papéis não se traduzem em garantias reais de conservação (SAFFORD, 1999). Neste contexto, é necessário aprofundar estudos e estruturar o conhecimento já existente sobre a composição das comunidades e os padrões e processos ecológicos dominantes em diferentes áreas de campo de altitude, identificando tanto generalizações quanto particularidades de cada local. Só desta forma será possível preservar eficientemente as espécies nativas destes ecossistemas.

Referências bibliográficas

ALEXANDER, J. M. et al. Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, n. 2, p. 656–661, 2011.

ALHAMAD, M. N. et al. Relationships between herbaceous diversity and biomass in two habitats in arid Mediterranean rangeland. **Journal of Arid Environments**, v. 74, n. 2, p. 277–283, 2010.

ANDERSON, M. J. et al. Navigating the multiple meanings of β diversity: A roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**, v. 14, n. 1, p. 19–28, 2011.

ARAUJO, L. S.; KOMONEN, A.; LOPES-ANDRADE, C. Influences of landscape structure on diversity of beetles associated with bracket fungi in Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v. 191, p. 659–666, 2015.

ÁRVA, D. et al. Effects of habitat types and within lake environmental gradients on the diversity of chironomid assemblages. **Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters**, v. 53, p. 26–34, 2015.

ASSIS, M. V.; MATTOS, E. A. DE. Vulnerabilidade da vegetação de campos de altitude às mudanças climáticas. **Oecologia Australis**, v. 20, n. 2, p. 24–36, 2016.

ASTORGA, A. et al. Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: the case of New Zealand stream invertebrates. **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 13, p. 2693–2702, 2014.

BARROS, F. et al. A framework for investigating general patterns of benthic β -diversity along estuaries. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 149, p. 223–231, 2014.

BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 1, p. 134–143, 2010.

BASELGA, A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 12, p. 1223–1232, 2012.

BASELGA, A. et al. **betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components**. [s.l.: s.n.].

BASELGA, A.; ORME, C. D. L. Betapart: An R package for the study of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 5, p. 808–812, 2012.

BENISTON, M.; DIAZ, H. F.; BRADLEY, R. S. Climatic change at high elevation sites: An overview. **Climatic Change**, v. 36, n. 3–4, p. 233–251, 1997.

BENITES, V. M. et al. Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. **Floresta e Ambiente**, v. 10, n. 1, p. 76–85, 2003.

BENITES, V. M. et al. Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, n. 4, p. 569–577, 2007.

BEVILACQUA, S. et al. Measuring more of β -diversity: Quantifying patterns of variation in assemblage heterogeneity. An insight from marine benthic assemblages. **Ecological Indicators**, v. 18, p. 140–148, 2012.

BHATTARAI, K. R.; VETAAS, O. R. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, n. 4, p. 327–340, 2003.

BITENCOURT, C. et al. The worrying future of the endemic flora of a tropical mountain range under climate change. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 218, p. 1–10, 2016.

BRITTON, A. J. et al. Biodiversity gains and losses: Evidence for homogenisation of Scottish alpine vegetation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 8, p. 1728–1739, 2009.

BUHK, C. et al. Homogenizing and diversifying effects of intensive agricultural land-use on plant species beta diversity in Central Europe — A call to adapt our conservation measures. **Science of The Total Environment**, v. 576, p. 225–233, 2017.

BUSH, A. et al. Current uses of beta-diversity in biodiversity conservation: A response to Socolar et al. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 5, p. 337–338, 2016.

CAIAFA, A. N.; SILVA, A. F. Composição florística e espectro biológico de um campo de altitude no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Minas Gerais — Brasil. **Rodriguésia**, v. 56, n. 87, p. 163–173, 2005.

CANTY, A.; RIPLEY, B. **boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions**. [s.l.: s.n.].

CARVALHO, F. A.; FELFILI, J. M. Aplicação da diversidade alfa e beta para definição de áreas prioritárias para conservação: Uma análise das florestas

- deciduais sobre afloramentos calcários no Vale do Paranã, Goiás. **Bioscience Journal**, v. 27, n. 5, p. 830–838, 2011.
- COLWELL, R. K. et al. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. **Science**, v. 322, n. 5899, p. 258–261, 2008.
- COLWELL, R. K.; CODDINGTON, J. A. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**, v. 345, n. 1311, p. 101–118, 1994.
- COLWELL, R. K.; LEES, D. C. The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 2, p. 70–76, 2000.
- COLWELL, R. K.; RAHBEK, C.; GOTELLI, N. J. The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? **The American Naturalist**, v. 163, n. 3, p. E1-23, 2004.
- CONABIO. **Deliberação no 57, de 28 de outubro de 2008. Dispõe sobre a criação da Câmara Técnica Temporária sobre Ecossistemas de Montanha.** Ministério do Meio Ambiente, , 2008. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/estruturas/conabio/_arquivos/deliberacao_57_15.pdf>. Acesso em: 19 dez. 2016
- CONDIT, R. et al. Beta-diversity in tropical forest trees. **Science**, v. 295, n. 5555, p. 666–669, 2002.
- CORREA, F. V. et al. Contribuições da Educação Ambiental para a gestão integrada em mosaicos de Áreas Protegidas: O caso do Mosaico Central Fluminense (RJ). **Revista Brasileira de Educação Ambiental (RevBEA)**, v. 11, n. 2, p. 342–356, 2016.
- CRIST, T. O. et al. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. **The American Naturalist**, v. 162, n. 6, p. 734–743, 2003.
- DING, Y. et al. Distribution of vascular epiphytes along a tropical elevational gradient: Disentangling abiotic and biotic determinants. **Scientific Reports**, v. 6, p. 19706, 2016.
- ENSING, D. J.; PITHER, J. A novel multiple-site extension to pairwise partitioned taxonomic beta diversity. **Ecological Complexity**, v. 21, p. 62–69, 2015.
- FENOY, E.; CASAS, J. J. Two faces of agricultural intensification hanging over aquatic biodiversity: The case of chironomid diversity from farm ponds vs. natural wetlands in a coastal region. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 157, p. 99–108, 2015.
- FERREIRA, P. M. DE A. et al. Floristic and vegetation structure of a granitic grassland in Southern Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 33, n. 1, p. 21–36, 2010.

- FERREIRA, W. R. et al. Partitioning taxonomic diversity of aquatic insect assemblages and functional feeding groups in neotropical savanna headwater streams. **Ecological Indicators**, v. 72, p. 365–373, 2017.
- FOSAA, A. M. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. **Diversity and Distributions**, v. 10, n. 3, p. 217–223, 2004.
- G., J. A. V.; GIVNISH, T. J. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. **Journal of Ecology**, v. 86, n. 6, p. 999–1020, 1998.
- GERING, J. C.; CRIST, T. O.; VEECH, J. A. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: Implications for regional conservation of biodiversity. **Conservation Biology**, v. 17, n. 2, p. 488–499, 2003.
- GIBSON, N. et al. Patterns of plant diversity in ironstone ranges in arid south western Australia. **Journal of Arid Environments**, v. 77, p. 25–31, 2012.
- GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 58, n. 1, p. 7–26, 1926.
- GOMES, P.; SOBRAL-LEITE, M. Crystalline rock outcrops in the Atlantic Forest of Northeastern Brazil: Vascular flora, biological spectrum, and invasive species. **Brazilian Journal of Botany**, v. 36, n. 2, p. 111–123, 2013.
- GOSSNER, M. M. et al. The importance of heterogeneity revisited from a multiscale and multitaxa approach. **Biological Conservation**, v. 166, p. 212–220, 2013.
- GURVICH, D. E.; ZEBALLOS, S. R.; DEMAIO, P. H. Diversity and composition of cactus species along an altitudinal gradient in the Sierras del Norte Mountains (Córdoba, Argentina). **South African Journal of Botany**, v. 93, p. 142–147, jul. 2014.
- GÜSEWELL, S.; PETER, M.; BIRRER, S. Altitude modifies species richness–nutrient indicator value relationships in a country-wide survey of grassland vegetation. **Ecological Indicators**, v. 20, p. 134–142, 2012.
- GUTIÉRREZ-CÁNOVAS, C. et al. Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 7, p. 796–805, 2013.
- HAMILTON, A. C.; PERROTT, R. A. A study of altitudinal zonation in the montane forest belt of Mt. Elgon, Kenya/Uganda. **Vegetatio**, v. 45, n. 2, p. 107–125, 1981.
- HEGAZY, A. K.; EL-DEMERDASH, M. A.; HOSNI, H. A. Vegetation, species diversity and floristic relations along an altitudinal gradient in south-west Saudi Arabia. **Journal of Arid Environments**, v. 38, n. 1, p. 3–13, 1998.
- HERMANT, M. et al. Endemic species have highly integrated phenotypes, environmental distributions and phenotype–environment relationships. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 8, p. 1583–1594, 2013.

HOLLIDAY, J. A.; STEPPAN, S. J. Evolution of Hypercarnivory: The Effect of Specialization on Morphological and Taxonomic Diversity. **Paleobiology**, v. 30, n. 1, p. 108–128, 2004.

IGANCI, J. R. V. et al. Campos de Cima da Serra: The Brazilian subtropical highland grasslands show an unexpected level of plant endemism. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 167, n. 4, p. 378–393, 2011.

INSTITUTO BRASILEIRO DE DESENVOLVIMENTO FLORESTAL; FUNDAÇÃO BRASILEIRA PARA A CONSERVAÇÃO DA NATUREZA. **Plano de Manejo: Parque Nacional do Caparaó**. Brasília: [s.n.].

JAMES, F. C.; MCCULLOCH, C. E. Multivariate analysis in ecology and systematics: Panacea or Pandora's box? **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, n. 1, p. 129–166, 1990.

JANKOWSKI, J. E. et al. Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. **Journal of Animal Ecology**, v. 78, n. 2, p. 315–327, 2009.

JURASINSKI, G.; KREYLING, J. Upward shift of alpine plants increases floristic similarity of mountain summits. **Journal of Vegetation Science**, v. 18, n. 5, p. 711–718, 2007.

KESSLER, M. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. **Plant Ecology**, v. 149, n. 2, p. 181–193, 2000a.

KESSLER, M. Altitudinal zonation of Andean cryptogam communities. **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 2, p. 275–282, 2000b.

KHAN, W. et al. Vegetation mapping and multivariate approach to indicator species of a forest ecosystem: A case study from the Thandiani sub Forests Division (TsFD) in the Western Himalayas. **Ecological Indicators**, v. 71, p. 336–351, 2016.

LEGENDRE, P.; BORCARD, D.; PERES-NETO, P. R. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 4, p. 435–450, 2005.

LIEBERMAN, D. et al. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 84, n. 2, p. 137–152, 1996.

LLORET, F.; GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M. Altitudinal distribution patterns of bryophytes in the Canary Islands and vulnerability to climate change. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 206, n. 9, p. 769–781, 2011.

LOOS, J. et al. Plant diversity in a changing agricultural landscape mosaic in Southern Transylvania (Romania). **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 199, p. 350–357, 2015.

- MAGURRAN, A. E. **Measuring Biological Diversity**. 2. ed. Oxford: Blackwell Science, 2004.
- MANDL, N. et al. A comparison of alpha and beta diversity patterns of ferns, bryophytes and macrolichens in tropical montane forests of southern Ecuador. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 8, p. 2359–2369, 2010.
- MARTIN, B.; FERRER, M. Temporally variable environments maintain more beta-diversity in Mediterranean landscapes. **Acta Oecologica**, v. 68, p. 1–10, 2015.
- MARTINELLI, G. Mountain biodiversity in Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, n. 4, p. 587–597, 2007.
- MELO, A. S.; RANGEL, T. F. L. V. B.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. **Ecography**, v. 32, n. 2, p. 226–236, 2009.
- MOBAIED, S.; MACHON, N.; PORCHER, E. Ecological specialization and rarity indices estimated for a large number of plant species in France. **Data in Brief**, v. 3, p. 165–168, 2015.
- MOCOCHINSKI, A. Y.; SCHEER, M. B. Campos de altitude na Serra do Mar Paranaense: Aspectos florísticos. **Floresta**, v. 38, n. 4, p. 625–640, 2008.
- NERI, A. V. et al. Soil and altitude drives diversity and functioning of Brazilian Páramos (Campo de Altitude). **Journal of Plant Ecology**, v. 9, p. 1–9., 2016.
- NOR, S. M. Elevational diversity patterns of small mammals on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. **Global Ecology and Biogeography**, v. 10, n. 1, p. 41–62, 2001.
- OKSANEN, J. et al. **vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-1**. [s.l: s.n.].
- OLIVEIRA, F. S. et al. Identificação de conflito de uso da terra em áreas de preservação permanente no entorno do parque nacional do Caparaó, Estado de Minas Gerais. **Revista Árvore**, v. 32, n. 5, p. 899–908, 2008.
- OSEM, Y.; PEREVOLOTSKY, A.; KIGEL, J. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: Interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. **Journal of Ecology**, v. 90, n. 6, p. 936–946, 2002.
- POULIN, R. Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. **The Journal of Parasitology**, v. 84, n. 3, p. 485–490, 1998.
- POUNDS, J. A.; FOGDEN, M. P. L.; CAMPBELL, J. H. Biological response to climate change on a tropical mountain. **Nature**, v. 398, n. 6728, p. 611–615, 1999.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2011.

REZENDE, M. G. et al. Flora vascular da Serra da Pedra Branca, Caldas, Minas Gerais e relações florísticas com áreas de altitude da Região Sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, v. 13, n. 4, p. 201–224, 2013.

SAFFORD, H. D. Brazilian Páramos I: An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. **Journal of Biogeography**, v. 26, n. 4, p. 693–712, 1999.

SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, A.; LÓPEZ-MATA, L. Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, Mexico. **Diversity and Distributions**, v. 11, n. 6, p. 567–575, 2005.

SARAIVA, D. D.; SOUSA, K. DA S. DE; OVERBECK, G. E. Multiscale partitioning of cactus species diversity in the South Brazilian grasslands: Implications for conservation. **Journal for Nature Conservation**, v. 24, p. 117–122, 2015.

SCARANO, F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany**, v. 90, n. 4, p. 517–524, 2002.

SCHMIEDEL, U.; DENGLER, J.; ETZOLD, S. Vegetation dynamics of endemic-rich quartz fields in the Succulent Karoo, South Africa, in response to recent climatic trends. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 2, p. 292–303, 2012.

SILVA, P. G. Efeitos espaciais e ambientais na composição das comunidades de Scarabaeinae no sul do Brasil. **Revista Congrega URCAMP**, v. 8, n. 1, p. 1–16, 2014.

SOCOLAR, J. B. et al. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 1, p. 67–80, 2016.

TINTI, B. V. et al. Plant diversity on granite/gneiss rock outcrop at Pedra do Pato, Serra do Brigadeiro State Park, Brazil. **Check List**, v. 11, n. 5, p. 1780, 2015.

VENABLES, W. N.; RIPLEY, B. D. **Modern applied statistics with S**. 4. ed. New York: Springer, 2002.

WANG, G. et al. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China. **Plant Ecology**, v. 165, n. 2, p. 169–181, 2002.

Anexo II

Contribuição de β_{sim} e β_{sne} para a dissimilaridade total observada entre pares de parcelas nos campos de altitude do Parque Nacional do Caparaó, sudeste brasileiro

		θ_{sne}																				
		19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	Parcelas	
	20	0.000	0.084	0.016	0.000	0.100	0.017	0.114	0.062	0.138	0.000	0.043	0.071	0.003	0.012	0.056	0.011	0.068	0.004	0.017	20	
2	19	0.188	0.068	0.018	0.000	0.114	0.026	0.085	0.043	0.109	0.000	0.029	0.035	0.005	0.019	0.112	0.005	0.000	0.007	0.034	19	
3	18	0.667	0.583	0.118	0.093	0.048	0.015	0.034	0.008	0.188	0.000	0.000	0.000	0.005	0.002	0.042	0.016	0.024	0.020	0.000	18	
4	17	0.500	0.579	0.250	0.017	0.143	0.044	0.091	0.060	0.143	0.000	0.032	0.038	0.008	0.023	0.117	0.019	0.049	0.000	0.039	17	
5	16	0.250	0.250	0.625	0.375	0.114	0.021	0.199	0.068	0.148	0.000	0.043	0.071	0.005	0.019	0.112	0.011	0.091	0.006	0.025	16	
6	15	0.500	0.471	0.750	0.765	0.375	0.027	0.033	0.028	0.224	0.000	0.000	0.017	0.022	0.014	0.068	0.022	0.006	0.048	0.010	15	
7	14	0.438	0.474	0.750	0.684	0.375	0.294	0.044	0.007	0.171	0.000	0.009	0.000	0.005	0.003	0.048	0.005	0.017	0.022	0.011	14	
8	13	0.700	0.600	0.600	0.500	0.625	0.400	0.400	0.175	0.266	0.022	0.011	0.010	0.024	0.019	0.039	0.097	0.016	0.030	0.017	13	
9	12	0.571	0.500	0.750	0.786	0.625	0.429	0.571	0.300	0.216	0.068	0.014	0.078	0.007	0.000	0.090	0.016	0.043	0.030	0.004	12	
10	11	0.778	0.889	0.667	0.667	0.875	0.667	0.667	0.556	0.667	0.000	0.112	0.105	0.040	0.054	0.150	0.094	0.152	0.076	0.104	11	
11	10	0.688	0.591	0.667	0.632	0.750	0.824	0.842	0.800	0.714	1.000	0.072	0.023	0.119	0.103	0.007	0.119	0.048	0.047	0.062	10	
12	9	0.875	0.765	0.750	0.706	0.750	0.941	0.882	0.700	0.857	0.778	0.294	0.117	0.065	0.055	0.102	0.032	0.019	0.111	0.029	9	
13	8	0.909	0.909	0.636	0.636	0.750	0.909	0.909	0.800	0.909	0.778	0.455	0.182	0.186	0.156	0.042	0.155	0.036	0.150	0.069	8	
14	7	0.813	0.778	0.917	0.833	0.875	0.882	0.833	1.000	0.929	1.000	0.389	0.765	0.818	0.039	0.255	0.000	0.056	0.039	0.048	7	
15	6	0.857	0.786	0.917	0.857	0.750	0.857	0.857	0.900	0.929	1.000	0.429	0.714	0.727	0.786	0.225	0.013	0.043	0.068	0.015	6	
16	5	0.813	0.762	0.667	0.789	0.750	0.824	0.895	0.800	0.786	1.000	0.286	0.353	0.364	0.722	0.429	0.255	0.075	0.350	0.250	5	
17	4	0.750	0.727	0.833	0.737	0.750	0.824	0.895	0.900	0.857	1.000	0.227	0.529	0.727	0.556	0.357	0.286	0.169	0.031	0.043	4	
18	3	0.938	0.875	0.833	0.813	0.875	0.938	0.938	1.000	1.000	1.000	0.438	0.750	0.818	0.750	0.286	0.313	0.250	0.123	0.048	3	
19	2	0.750	0.714	1.000	0.895	0.750	0.824	0.895	0.900	0.857	1.000	0.476	0.588	0.727	0.667	0.429	0.429	0.238	0.500	0.128	2	
20	1	0.875	0.810	0.750	0.789	0.875	0.882	0.947	0.800	0.786	1.000	0.333	0.412	0.636	0.778	0.500	0.286	0.333	0.375	0.524	1	
Parcelas		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19		
		β_{sim}																				

Conclusões Gerais

A área estudada apresentou vegetação com estrutura tipicamente campestre, com grande proporção de formas-de-vida herbáceas e arbustivas. Foi observado claro domínio das famílias Asteraceae, Poaceae e Cyperaceae, contraposto por um grande número de famílias monoespecíficas.

As condições ambientais restritivas selecionam espécies com adaptações típicas às baixas temperaturas, à seca e aos ventos fortes e constantes, tais como folhas com tricomas ou cera e formas-de-vida com gemas no nível do solo ou próximas dele. Estes traços estavam presentes na maior parte das espécies cuja probabilidade de ocorrência aumentou com a altitude. A maior parte dessas espécies apresentam ocorrência restrita a áreas de elevada altitude no Brasil.

Foi detectada riqueza de espécies maior do que a esperada ao acaso em diferentes escalas espaciais, e altas taxas de substituição de espécies na paisagem ao longo de todo o gradiente estudado. Além disso, a estrutura da vegetação predominantemente campestre mudou de maneira significativa entre os intervalos altitudinais, porém sem padrão aparente. Estes resultados destacam a importância de processos ecológicos que operam em grandes escalas espaciais para a manutenção da biodiversidade local, e devem ser consequência das condições predominantes de estresse e da alta complexidade estrutural da paisagem atuando conjuntamente sobre a comunidade e influenciando a distribuição espacial das espécies.

O gradiente altitudinal pareceu influenciar fortemente a distribuição das espécies amostradas: foi detectado um zoneamento da comunidade em duas subcomunidades com dissimilaridade superior a 80%: a primeira localizada abaixo e a segunda acima de 2500 m de altitude. Consistentemente, 2500 m pareceu corresponder à zona de transição entre estas duas subcomunidades, apresentando maior riqueza de espécies que os outros intervalos altitudinais.