

**BRUNA PIROLA BRAHIM**

**A IMPORTÂNCIA DA PROFUNDIDADE DO SOLO NA DISTRIBUIÇÃO DE  
TRAÇOS FUNCIONAIS DE PLANTAS EM GRADIENTE ALTITUDINAL**

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*.

Orientadora: Andreza Viana Neri

**VIÇOSA – MINAS GERAIS  
2021**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade  
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

Brahim, Bruna Pirola, 1995-

B813i A importância da profundidade do solo na distribuição de  
2021 traços funcionais de plantas em gradiente altitudinal / Bruna  
Pirola Brahim. – Viçosa, MG, 2021.

1 dissertação eletrônica (51 f.): il. (algumas color.).

Inclui anexos.

Orientador: Andreza Viana Neri.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa,  
Departamento de Biologia Vegetal, 2021.

Inclui bibliografia.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2022.513>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Plantas das montanhas. 2. Afloramentos (Geologia).  
3. Diversidade das plantas - Conservação. 4. Influência de  
altitude. I. Neri, Andreza Viana, 1977-. II. Universidade Federal  
de Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de  
Pós-Graduação em Botânica. III. Título.

CDD 22. ed. 581.753

Bibliotecário(a) responsável: Alice Regina Pinto Pires CRB-6/2523

**BRUNA PIROLA BRAHIM**

**A IMPORTÂNCIA DA PROFUNDIDADE DO SOLO NA DISTRIBUIÇÃO DE  
TRAÇOS FUNCIONAIS DE PLANTAS EM GRADIENTE ALTITUDINAL**

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: 08 de novembro de 2021.

Assentimento:



---

Bruna Pirola Brahim  
Autora



---

Andreza Viana Neri  
Orientadora

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, Nossa Senhora Aparecida e Santa Rita de Cássia pelo amparo nas horas mais difíceis. Tenho certeza de que todas as minhas orações foram ouvidas.

Ao meu pai por sempre vibrar comigo a cada obstáculo vencido e pelas incansáveis orações “ao pessoal lá de cima”.

À minha mãe por todo cuidado e por sempre acreditar no meu potencial. Sem ela eu não teria sequer conhecido Viçosa.

À Bela e Marina pela amizade de sempre, que se eternizou na pele.

A todos os meus amigos que se tornaram minha família em Viçosa. Com eles eu sei que sempre posso contar.

À Meg, minha cachorrinha, por ter sido minha fiel companheira durante a pandemia.

Ao Gui por me mostrar que a vida pode ser mais leve.

Aos meus “amigos da bancada” pelo riso frouxo dentro do laboratório e por sempre me estenderem a mão a cada crise.

À minha orientadora Andreza, por ter confiado em mim para realização desse trabalho. Obrigada por tornar a relação orientador-orientando mais serena.

Ao João Meira pela sensibilidade em entender por um simples olhar quando as coisas não estavam tão bem assim: Uma crise por vez!

Ao Pedro Villa pelas inúmeras ajudas principalmente na parte de estatística. Agradeço por ter compartilhado seu conhecimento comigo.

Ao Celso pelo acolhimento e por estar sempre disposto a ajudar com um sorriso estampado no rosto.

A todos os colegas do LEEP pela convivência maravilhosa durante esses anos.

À Viçosa e à UFV, por me proporcionarem os melhores anos da minha vida.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq),  
pela concessão da bolsa de estudos e apoio.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de  
Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de  
Financiamento 001.

*“Sorte é isto. Merecer e ter.”*

(João Guimarães Rosa, Grande Sertão: Veredas)

*“I love not man the less, but nature more.”*

(Lord Byron)

*“Mestre não é quem sempre ensina, mas quem de repente aprende.”*

(João Guimarães Rosa, Grande Sertão: Veredas)

## RESUMO

BRAHIM, Bruna P., M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, outubro de 2021. **A importância da profundidade do solo na distribuição de traços funcionais de plantas em gradiente altitudinal no Parque Nacional do Caparaó, MG/ES, Brasil.** Orientadora: Andreza Viana Neri.

Sabendo-se que os traços funcionais estão diretamente relacionados à resposta das plantas aos fatores abióticos, este estudo teve por objetivo analisar o efeito de variáveis abióticas como altitude e profundidade do solo em traços funcionais de plantas ao longo do gradiente altitudinal nos campos de altitude no Parque Nacional do Caparaó, MG/ES, Brasil. Nesse estudo utilizamos 600 plots de 1 m<sup>2</sup> (1 x 1m) e os traços funcionais coletados foram comprimento e largura da folha e do fruto, formas de vida, síndromes de dispersão e tipos de pericarpo. Foram realizadas análises de componentes principais (PCA) para explorar o gradiente ambiental e funcional. Os resultados encontrados a partir dos *violin plots* e *bar plots* mostraram diferenças significativas entre as cotas altimétricas levando em consideração os traços funcionais foliares e as formas de vida. Por meio dos modelos lineares generalizados (GLM), observamos que existe uma interação entre a altitude e a profundidade do solo. Os resultados indicaram que, além da diminuição dos valores de cobertura em grandes elevações, um dos fatores determinantes para a distribuição dos traços funcionais é o efeito marginal da altitude em diferentes profundidades do solo.

Palavras-chave: Vegetação de montanha. Afloramentos rochosos. Diversidade funcional. Efeito marginal. Campo de altitude.

## ABSTRACT

BRAHIM, Bruna P., M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, October, 2021. **The importance of soil depth in the distribution of functional plant traits in altitudinal gradient in the National Park of Caparaó, MG/ES, Brazil.** Advisor: Andreza Viana Neri.

Knowing that the functional traits are directly related to the response of plants to abiotic factors, the aim of this study was analyze how the functional plant traits are affected by abiotic variables, such as altitude and soil depth, along the altitudinal gradient in the campos de altitude in the National Park of Caparaó, MG/ES, Brazil. The study was made in 600 1m<sup>2</sup> (1 x 1m) plots and the functional traits collected were leaf and fruit length and width, life forms, dispersion syndromes and types of pericarp. Principal component analyzes (PCA) were performed to explore the environmental and functional gradient. The violin plots and bar plots, presented differences between the altitudinal gradient, taking into account the foliar traits and life forms. The generalized linear models (GLM) showed a different effect of altitude in different soil depths. All analyzes were performed in the statistical environment R. The results indicated that in addition to the decrease in cover values at high elevations, one of the determining factors for the distribution of functional traits is the marginal effect of altitude at different soil depths.

Keywords: Mountain vegetation. Rocky outcrops. Functional diversity. Marginal effect. Campo de altitude.

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>9</b>
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>11</b>
<i>Área de estudo</i>	11
<i>Coleta de dados</i>	12
<i>Traços funcionais</i>	12
<i>Análise de dados</i>	13
<b>3. RESULTADOS</b>	<b>15</b>
<i>Tamanho da folha e do fruto</i>	17
<i>Formas de vida</i>	22
<i>Tipos de pericarpo</i>	26
<i>Tipos de dispersão</i>	28
<b>4. DISCUSSÃO</b>	<b>30</b>
<b>5. CONCLUSÃO</b>	<b>34</b>
<b>6. REFERÊNCIAS</b>	<b>35</b>
<b>7. MATERIAL SUPLEMENTAR</b>	<b>43</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Os ecossistemas de montanha são ambientes que apresentam alta diversidade, além do elevado número de espécies endêmicas e ameaçadas de extinção, sendo o turismo, queimadas, pisoteio de gado e coleta de plantas ornamentais e medicinais alguns dos fatores responsáveis (MOCOCHINSKI E SCHEER, 2008; GARCIA et al., 2009; AXIMOFF, 2011).

São considerados ecossistemas frágeis e moldados por filtros ambientais, sendo a elevação o principal deles (MCCAIN & GRYTNES, 2010; NERI et al., 2016; CAMPOS et al., 2018). Outros fatores abióticos como ventos fortes, temperaturas amenas, baixa pressão atmosférica, intensidade luminosa, alta precipitação e solos rasos (SAFFORD, 1999a; POREMBSKI & BARTHLOTT, 2000; KÖRNER, 2007; NERI et al., 2016; MIDOLO et al., 2019) tornam esses ambientes ainda mais susceptíveis às mudanças climáticas. Ao longo das cotas altitudinais há uma alta variação climática (SAFFORD, 1999b; KÖRNER, 2007; JUMP et al., 2009; MIDOLO et al., 2019), além de alterações edáficas e topográficas que influenciam diretamente na heterogeneidade dos habitats e na florística (NERI et al., 2016; CORDEIRO & NERI, 2019).

Sabe-se que em vegetações de montanhas, os traços funcionais, que estão associados à resposta das plantas aos fatores ambientais, variam à medida que se altera a cota altitudinal (PELLISSIER et al., 2010; MATTEODO et al., 2013; MIDOLO et al., 2019). O conceito de tipo funcional propõe o agrupamento das plantas segundo as respostas em comum que as mesmas obtêm aos processos do meio (LAVOREL & GARNIER, 2002). Além de informar sobre a resposta da planta ao longo de um determinado gradiente ambiental, os traços funcionais dizem também sobre o caráter conservativo ou aquisitivo de recursos (OTTAVIANI & MARCANTONIO, 2020). Dessa forma, a classificação dos indivíduos segundo a diversidade funcional é importante e mais completa, pois leva em consideração o papel do organismo dentro da comunidade e do ecossistema (VAN BODEGOM et al., 2012; PESCADOR et al., 2015; NERI et al., 2016) e consegue prever como os impactos climáticos poderão moldar comunidades futuras, permitindo uma melhor compreensão sobre os ecossistemas de montanhosas (SMITHERS et al., 2019).

No contexto do avanço acelerado do aquecimento global, estudos anteriores revelaram uma tendência migratória das espécies para cotas altimétricas mais elevadas rastreando temperaturas mais amenas como forma de adaptação e sobrevivência (STEINBAUER et al., 2018; SMITHERS et al., 2019). Quando as mudanças ambientais ocorrem de forma mais rápida, a planta apresenta resposta por meio da plasticidade fenotípica (BRADSHAW, 1965; JUMP & PEÑUELAS, 2005). Por esse motivo é relevante identificar os traços funcionais que podem apresentar respostas relacionadas às alterações nas condições ambientais como forma de obter preditores de plasticidade e capacidade de migrar para outras cotas altimétricas (CHAPIN et al., 2000; NICOTRA et al., 2010).

Nesse contexto, os campos de altitude são ecossistemas de montanhas associados ao bioma Mata Atlântica que se encontram em áreas montanhosas isoladas no sudeste brasileiro. (SAFFORD, 1999a). Essas áreas são consideradas os pontos mais frios da porção leste da América do Sul devido à altitude e exposição geográfica às correntes polares (SAFFORD, 1999a). A vegetação dos campos de altitude é composta por plantas de pequeno e médio porte, principalmente arbustos e gramíneas (SAFFORD, 1999a; NERI et al., 2016), que estão sujeitos aos ventos fortes e constantes (TRANQUILLINI, 1964; RIBEIRO & MEDINA, 2002). Além das condições climáticas, a composição edáfica também funciona como um importante filtro ambiental e estruturador de comunidades (DUBUIS et al., 2013), uma vez que solos rasos e com baixa capacidade de retenção hídrica (SAFFORD, 1999a) dificultam ou inviabilizam estabelecimento de espécies arbóreas. Por outro lado, espécies de menor porte e com raízes de menor profundidade, tais como hemicriptófitas e caméfitas, possuem uma melhor fixação nos solos rasos (SAFFORD, 1999a).

Devido à fragilidade desse ecossistema, o presente estudo tem por objetivo analisar de que forma filtros ambientais como altitude e profundidade do solo afetam a distribuição dos traços funcionais nos diferentes gradientes altitudinais dos campos de altitude do Parque Nacional do Caparaó. Espera-se que as dimensões de folha e fruto diminuam com o aumento da altitude e que ocorra a predominância de frutos secos e dispersão do tipo anemocórica nas altitudes elevadas. Em relação ao solo espera-se que as folhas e frutos também permaneçam com menores dimensões nos locais de solos mais rasos, com predominância de frutos secos.

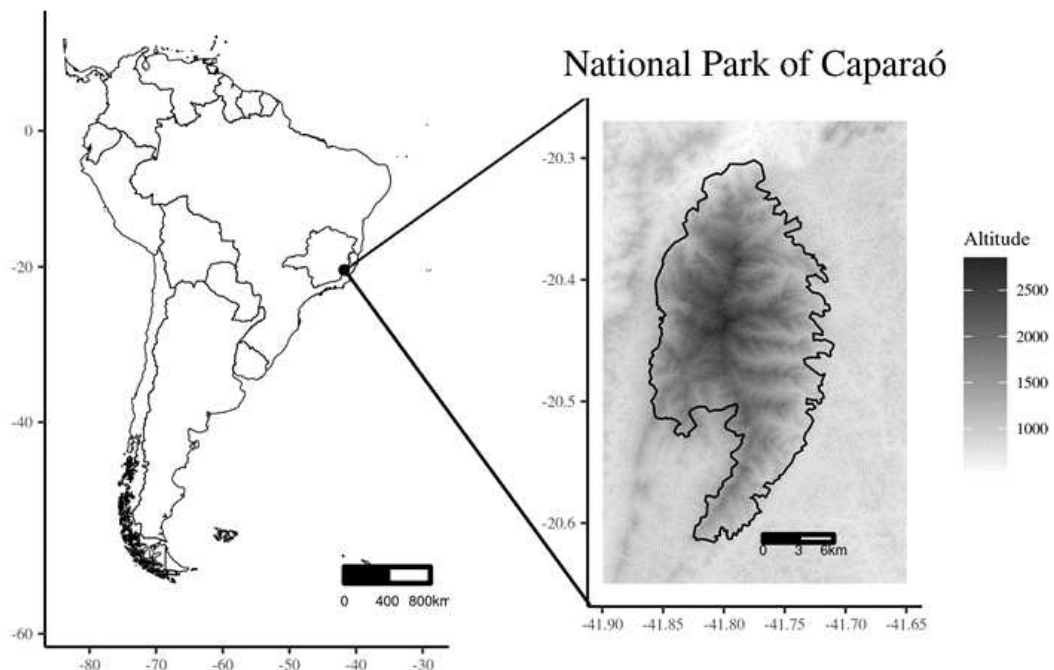
## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### Área de estudo

O presente estudo foi realizado em Campo de Altitude no Parque Nacional do Caparaó, situado entre as coordenadas 20°19' a 20°37' S e 41°43' a 41°53' O. Essa unidade de conservação fica localizada na Serra da Mantiqueira, entre os estados brasileiros de Minas Gerais e Espírito Santo e possui 31,8 ha (IBDF, 1981; CAMELO et al., 2020).

O clima da região é o tropical de altitude, classificado como Cwb pelo sistema de Köppen e a temperatura média anual é de 13°C (ca. 0,55°C/100 m de altitude), com precipitação média anual variando entre 1.000 mm e 1.500 mm (SAFFORD, 1999b). O tipo de substrato é formado principalmente por gnaiss, que soergueu durante o Terciário e o Quaternário (SAFFORD, 1999a).

Dentre os dez picos mais altos do Brasil, o parque contempla 5 desses (IBGE, 2004; CAMPOS, et al., 2018), sendo três abordados nesse estudo: o Pico da Bandeira com 2.892m de altitude, o Pico do Calçado com 2.849m e o Pico do Cristal com 2.769m (IBGE 2004).



**Figura 1.** Área de estudo no Parque Nacional do Caparaó, localizado entre os estados de Minas Gerais e Espírito Santo, Brasil.

### *Coleta de dados*

O banco de dados utilizado no presente trabalho foi obtido por meio das coletas realizadas por CAMPOS 2016 e CORDEIRO 2017. A coleta da vegetação foi realizada em 600 plots de 1 x 1 m<sup>2</sup> ao longo de um gradiente altitudinal (2100 m – 2892m) englobando três picos do Parque Nacional do Caparaó: Pico da Bandeira com 2.892m de altitude, o Pico do Calçado com 2.849m e o Pico do Cristal com 2.769m.

Para avaliar a profundidade média do solo por plot foi utilizada uma régua graduada ao longo da diagonal de cada parcela mensurando três valores de onde foi calculada a média de cada parcela.

### *Traços funcionais*

Para analisar a variação na diversidade funcional, foram medidos traços morfológicos. O comprimento e a largura da folha foram medidos nas exsiccatas do *SpeciesLink*. Traços funcionais que influenciam na sobrevivência, desenvolvimento e reprodução também foram avaliados (PERES, 2016). Dentre eles, o comprimento e a largura fruto, além do tipo de pericarpo. Em relação às síndromes de dispersão, as espécies foram classificadas como anemocóricas, zoocóricas ou autocóricas. As informações sobre os frutos utilizados no presente trabalho foram adquiridas a partir do trabalho realizado anteriormente por PERES (2016) e literaturas complementares.

Além disso, utilizamos a forma de vida com sistema de classificação proposto por Raunkiaer (1934) adaptado por Braun-Blanquet (1979) que classifica a planta segundo a posição da gema em relação ao solo, funcionando como uma forma de proteção em condições desfavoráveis (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

**Tabela 1.** Traços funcionais foliares utilizados nesse estudo com suas abreviações, unidades de medida e significâncias funcionais.

Traço funcional	Abreviação	Unidade	Significância funcional
Comprimento da folha	LL	Centímetros	Altamente relacionados às mudanças climáticas, elevação, exposição à fatores extremos como radiação solar, frio e estresse hídrico.
Largura da folha	LW	Centímetros	
Comprimento do fruto	FL	Milímetros	Influenciam positivamente na sobrevivência, desenvolvimento e reprodução dos indivíduos.
Largura do fruto	FW	Milímetros	

**Tabela 2.** Outros traços funcionais utilizados nesse estudo com suas abreviações, categorias e significâncias funcionais.

Traço funcional	Abreviação	Categorias	Significância funcional
Forma de vida de Raunkiaer	Lifeform	Nanofanerófito, fanerófito, caméfito, hemicriptófito, geófito ou terófito.	Forma de proteção em condições desfavoráveis.
Tipo de dispersão	Dispersal	Zoocoria, autocoria ou anemocoria	A zoocoria permite dispersão a longas distâncias, enquanto as outras duas estão mais relacionadas a uma menor capacidade de dispersão.
Tipo de pericarpo	Pericarp	Seco ou carnoso	Forma de entender estratégias de colonização das plantas.

### *Análise de dados*

Inicialmente classificamos todo o gradiente altitudinal em seis cotas: 2100m, 2300m, 2500m, 2600m, 2700m e 2800m.

Para explorar o gradiente ambiental e funcional, realizamos uma análise de componentes principais (PCA) com os traços, altitude e a profundidade do solo (pacotes “FactoMineR”, “factoextra”, “ggplot2”; RStudio). Além disso, para medir o grau de relação entre as variáveis, foram feitas análises de correlação de Pearson (pacote “corrplot”; RStudio).

Utilizamos análises de variância (ANOVA) para investigar a diferença entre as características funcionais por cotas altimétricas. Quando o pressuposto de normalidade de resíduos não foi atingido, utilizamos o teste de Kruskal-Wallis. Posteriormente, a distribuição dos traços funcionais foi feita a partir de *violin plots* que fornecem uma melhor forma da distribuição por levarem em consideração a frequência (HINTZE & NELSON, 1998). Os *violin plots* foram construídos através do pacote “ggplot2” no software R.

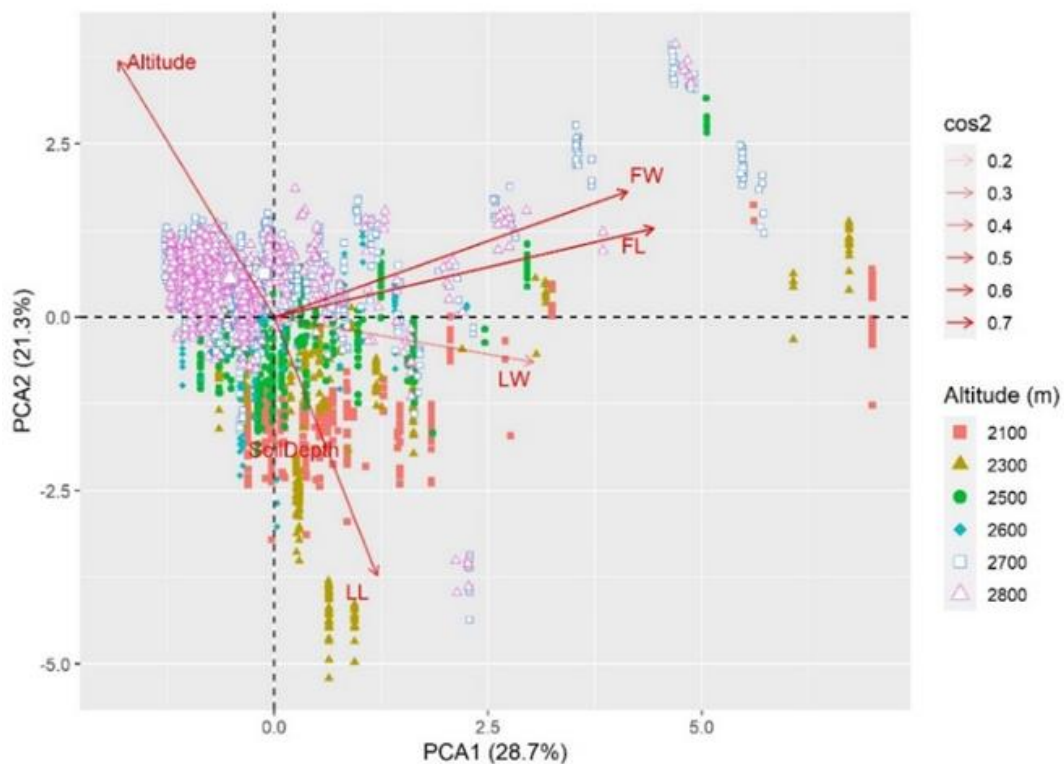
Para testar a influência da altitude (*proxy* de temperatura) e da profundidade do solo na distribuição dos traços funcionais (variáveis bióticas), foram feitos modelos lineares generalizados (GLM). Foram testados modelos com e sem a interação entre as variáveis explicativas. Para as variáveis respostas formas de vida, síndrome de dispersão e tipo de pericarpo, os modelos foram rodados com valores de abundância e valor de cobertura por traço. Para melhor visualização do gráfico, utilizamos quartis da profundidade do solo. O melhor modelo foi selecionado pelos menores valores de Akaike e Log Likelihood.

Foram utilizados os pacotes “sjPlot”, “lme4”, “dplyr” e “interplot” para a construção dos modelos. A normalidade da distribuição dos dados foi verificada através do teste de Shapiro-Wilk. As análises foram efetuadas no software R.

Com os pacotes “ggplot2”, “multcomp” e posteriormente análise de variância (ANOVA) foram gerados *bar plots* para avaliar a diferença no valor de cobertura das formas de vida nos plots do topo e nos plots de altitude mais baixa do gradiente altitudinal estudado.

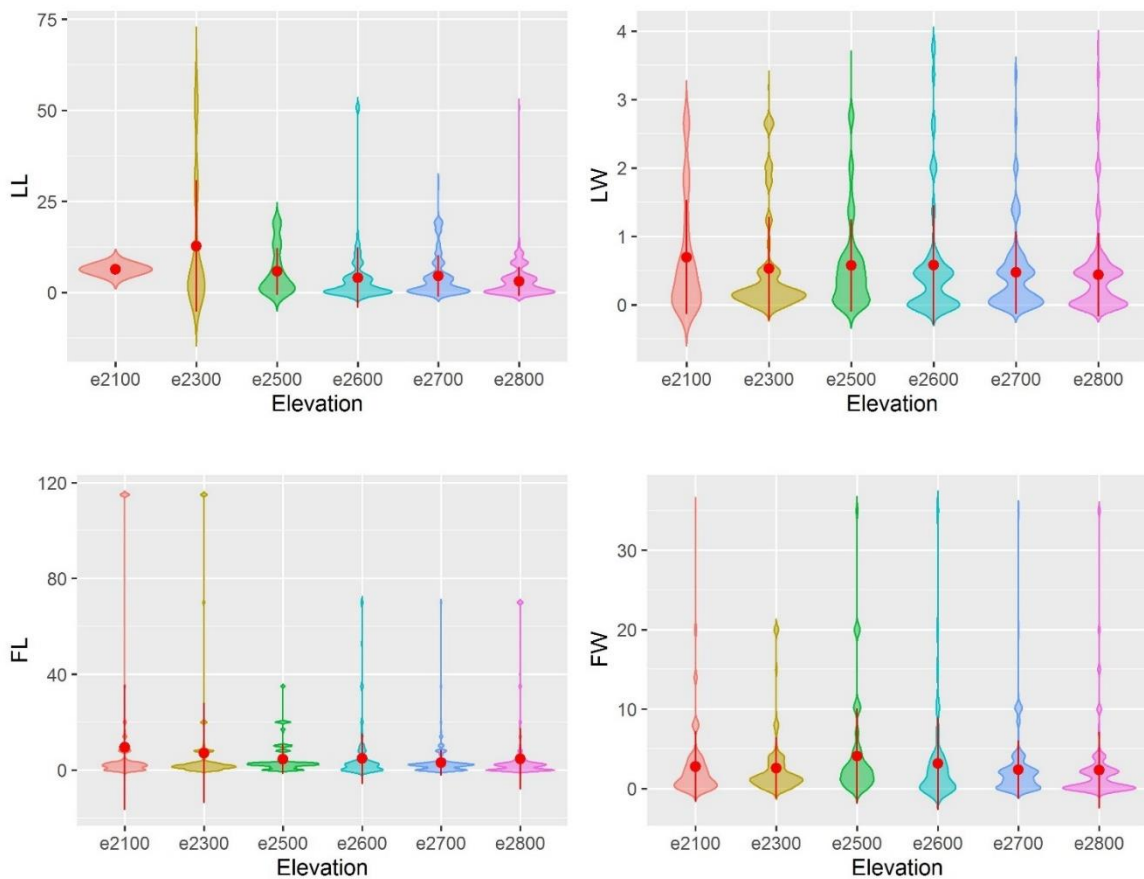
### 3. RESULTADOS

O primeiro eixo da PCA (Figura 2) explicou 28.7% da variação dos dados e esteve positivamente relacionado com a largura da folha ( $r_s = 0.4$ ), comprimento do fruto ( $r_s = 0.7$ ), largura do fruto ( $r_s = 0.7$ ) e negativamente relacionado com a altitude segundo a análise de correlação ( $r_s = 0.8$ ); Figura S1). O segundo eixo da PCA (Figura 2) explicou 21.3% da variação dos dados e apresentou relação positiva com altitude ( $r_s = 0.6$ ) e relação negativa com profundidade do solo e comprimento da folha ( $r_s = 0.5$ ). Observamos que no eixo 1 a altitude apresenta efeito negativo e está inversamente relacionada à largura da folha e comprimento e largura do fruto (Figura S1). Já no eixo 2 a altitude apresenta efeito inverso e está inversamente relacionada com a profundidade do solo e com o comprimento da folha (Figura S1).



**Figura 2.** Análise de componentes principais (PCA) para exploração do gradiente ambiental e funcional.

Por meio do teste de Kruskal-Wallis foi possível concluir que todos os valores dos traços funcionais encontrados nos *violin plots* apresentaram diferenças significativas entre as cotas altimétricas (Figura 3). Os *violin plots* representados por elevação e comprimento da folha (LL) mostraram que as altitudes 2100m e 2500m obtiveram menores variações das medidas e maior média em 2300m. Com relação as medidas do fruto, ocorreu uma redução significativa na variação das medidas de comprimento (FL) na altitude de 2500 m. Por outro lado, a largura (FW) apresentou menor variação na altitude 2300 m.



**Figura 3.** *Violin plots* construídos para observar o efeito da elevação sobre os traços funcionais foliares e seus respectivos valores do teste de Kruskal-Wallis. A média está representada pelo ponto vermelho e a barra vermelha representa o intervalo de confiança.

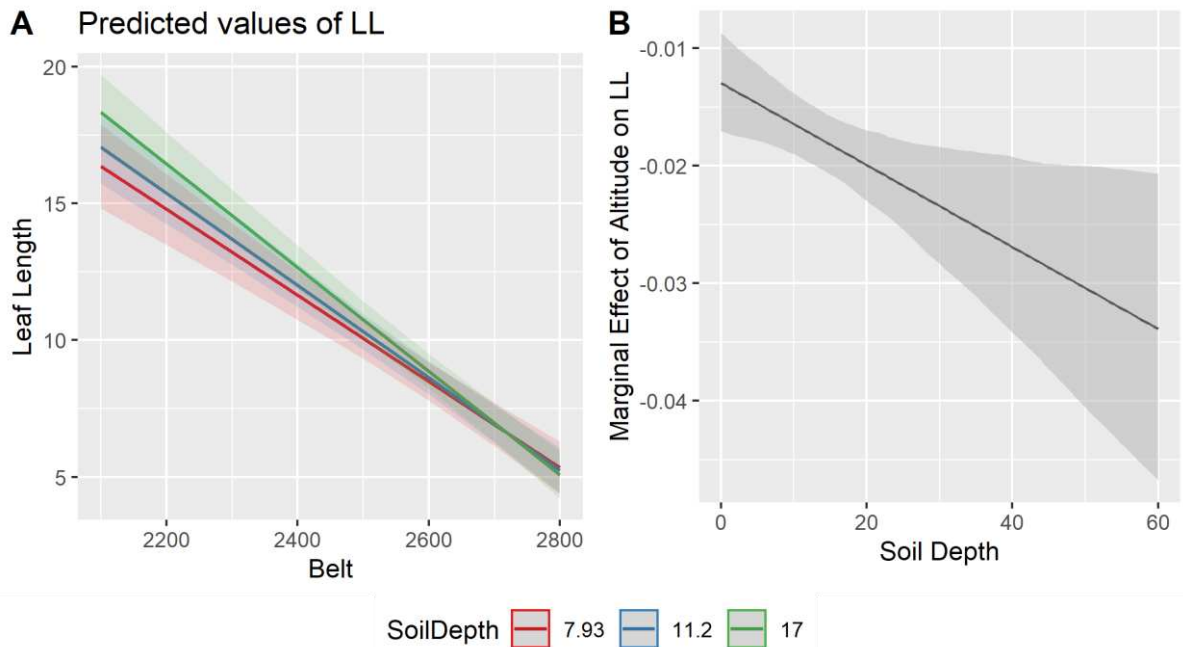
### *Tamanho da folha e do fruto*

Para os modelos em que a altitude foi utilizada como variável abiótica, encontramos evidências de que os traços foliares apresentam padrões de mudança como resposta ao aumento da elevação. Os resultados mostraram que a altitude afetou negativamente o comprimento da folha (Tabela 3; Figura 4) e comprimento do fruto (Tabela 5; Figura 6), ocorrendo uma redução nas medidas de ambos com o aumento da altitude.

A profundidade do solo afetou de forma positiva o comprimento da folha (Tabela 3; Figura 4), indicando o aumento do comprimento da folha com o aumento da profundidade do solo. Por outro lado, o comprimento (Tabela 5; Figura 6) e a largura do fruto (Tabela 6; Figura 7) apresentaram efeitos negativos, indicando a diminuição das dimensões do fruto nas porções de solos mais profundos.

A altitude e profundidade do solo apresentaram efeitos negativamente relacionados ao comprimento da folha (Tabela 3; Figura 4) e positivamente significativos para largura da folha (Tabela 4; Figura 5) e do fruto (Tabela 6; Figura 7). Além disso, foi possível observar o efeito marginal da altitude para largura da folha: ou seja, para solos que possuem até 17 cm de profundidade o efeito é negativo, mas em profundidades superiores o efeito passa a ser positivo (Tabela 4; Figura 5).

O mesmo efeito também foi observado para largura do fruto (Tabela 6; Figura 7), porém em menor intensidade. Isso indica que até 20 cm de profundidade de solo o efeito da altitude é negativo, se tornando levemente positivo em profundidades maiores.

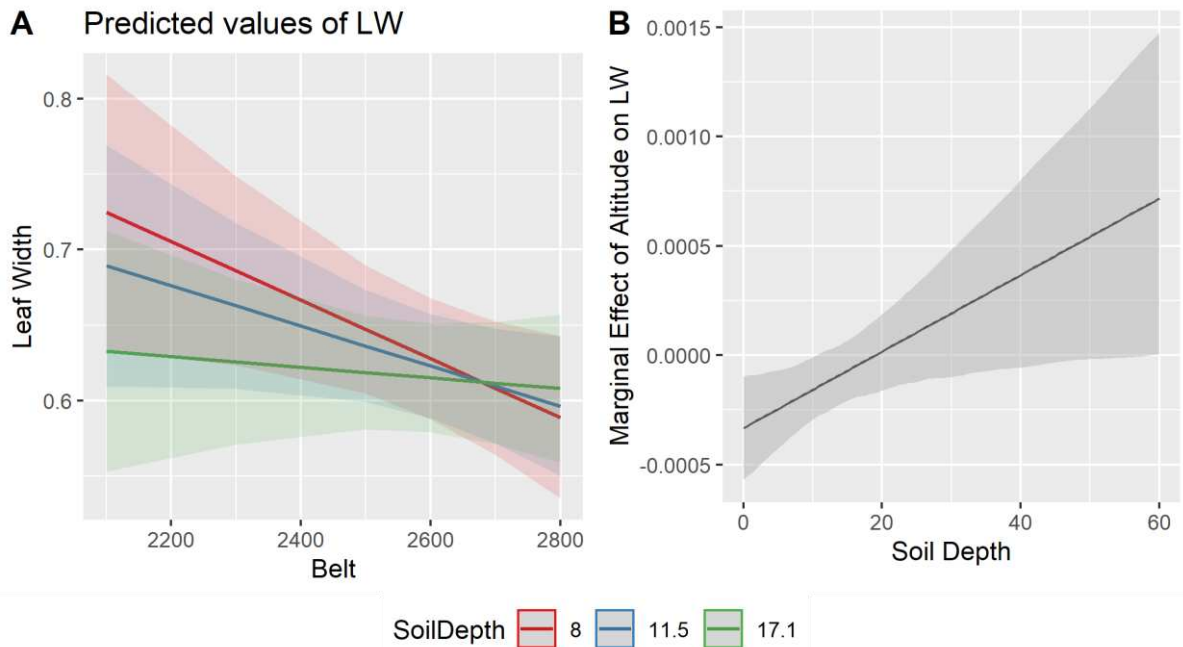


**Figura 4.** Representação gráfica do resultado do GLM. Efeito marginal da altitude e profundidade do solo no comprimento da folha (LL).

**Tabela 3.** Estatística do resultado do GLM. Efeito marginal da altitude (belt) e profundidade do solo (soil depth) na distribuição do comprimento da folha (LL).

*Dependent variable:*

Models	Leaf lenght (LL)			
	(1)	(2)	(3)	(4)
Belt	-0.013*** (0.002)	-0.018*** (0.001)		-0.018*** (0.001)
SoilDepth	0.958*** (0.350)		0.074* (0.039)	0.064* (0.034)
Belt:SoilDepth	-0.0004** (0.0001)			
Constant	41.821*** (5.741)	54.932*** (3.241)	8.066*** (0.639)	53.933*** (3.278)
Observations	586	586	586	586
Log Likelihood	-1,994.344	-1,999.407	-2,084.621	-1,997.634
Akaike Inf. Crit.	3,996.688	4,002.814	4,173.242	4,001.269
<i>Note:</i>	* p<0.1; ** p<0.05; *** p<0.01			

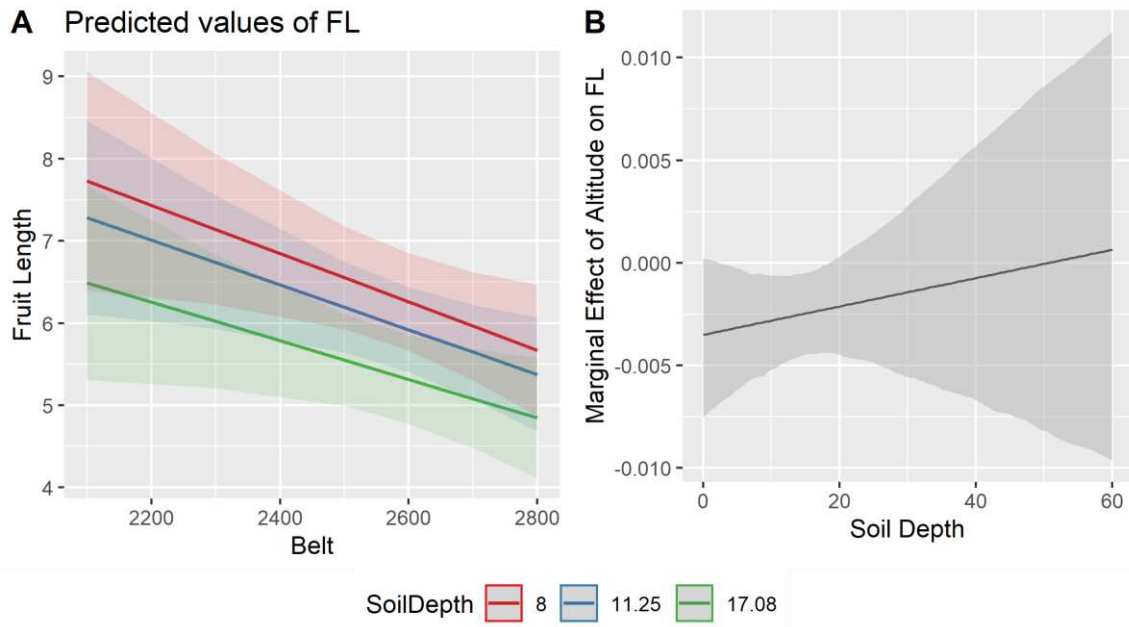


**Figura 5.** Representação gráfica do resultado do GLM. Efeito marginal da altitude e profundidade do solo na largura da folha (LW).

**Tabela 4.** Estatística do resultado do GLM. Efeito marginal da altitude (belt) e profundidade do solo (soil depth) na largura da folha (LW).

*Dependent variable:*

Models	LeafWidth (LW)			
	(1)	(2)	(3)	(4)
Belt	-0.0003** (0.0001)	-0.0001 (0.0001)		-0.0001 (0.0001)
SoilDepth	-0.047** (0.020)		-0.002 (0.002)	-0.002 (0.002)
Belt:SoilDepth	0.00002** (0.00001)			
Constant	1.506*** (0.340)	0.840*** (0.188)	0.650*** (0.031)	0.884*** (0.191)
Observations	577	577	577	577
Log Likelihood	-302.056	-305.267	-305.280	-304.507
Akaike Inf. Crit.	612.112	614.533	614.560	615.014
Note:		* p<0.1; ** p<0.05; *** p<0.01		



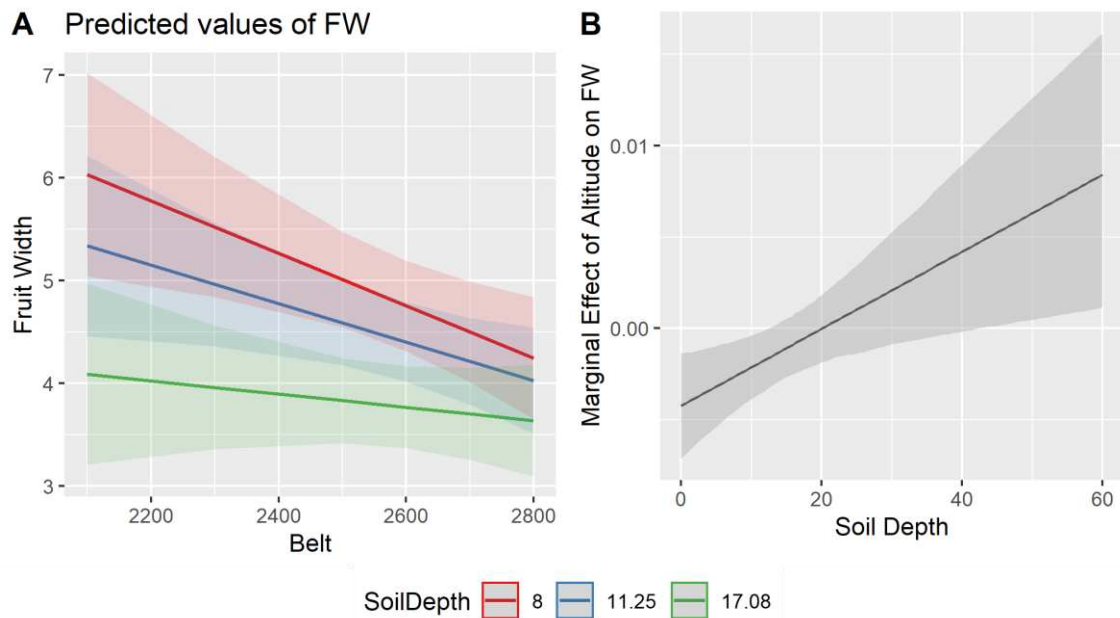
**Figura 6.** Representação gráfica do resultado do GLM. Efeito marginal da altitude e profundidade do solo no comprimento do fruto (FL).

**Tabela 5.** Estatística do resultado do GLM. Efeito marginal da altitude (belt) e profundidade do solo (soil depth) no comprimento do fruto (FL).

*Dependent variable:*

Models	Fruit length (FL)			
	(1)	(2)	(3)	(4)
Belt	-0.003* (0.002)	-0.002** (0.001)		-0.003** (0.001)
SoilDepth	-0.273 (0.300)		-0.105*** (0.028)	-0.108*** (0.028)
Belt:SoilDepth	0.0001 (0.0001)			
Constant	16.093*** (4.994)	11.918*** (2.800)	7.133*** (0.465)	13.800*** (2.813)
Observations	582	582	582	582
Log Likelihood	-1,880.336	-1,887.635	-1,883.380	-1,880.492
Akaike Inf. Crit.	3,768.673	3,779.271	3,770.761	3,766.984

*Note:* \*p<0.1; \*\*p<0.05; \*\*\*p<0.01



**Figura 7.** Representação gráfica do resultado do GLM. Efeito marginal da altitude e profundidade do solo na largura do fruto (FW).

**Tabela 6.** Estatística do resultado do GLM. Efeito marginal da altitude (belt) e profundidade do solo (soil depth) na largura do fruto (FW).

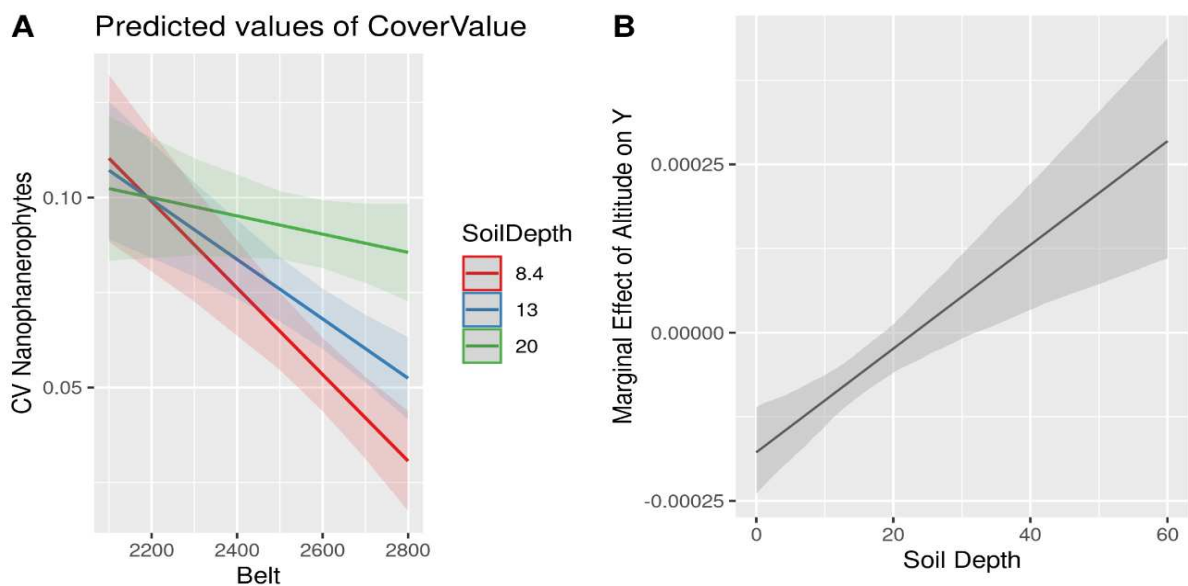
*Dependent variable:*

	Fruit width (FW)			
Models	(1)	(2)	(3)	(4)
Belt	-0.004*** (0.001)	-0.001 (0.001)		-0.001* (0.001)
SoilDepth	-0.655*** (0.223)		-0.120*** (0.021)	-0.121*** (0.021)
Belt:SoilDepth	0.0002** (0.0001)			
Constant	16.640*** (3.710)	7.127*** (2.122)	5.773*** (0.347)	9.245*** (2.099)
Observations	582	582	582	582
Log Likelihood	-1,707.344	-1,726.239	-1,711.671	-1,710.261
Akaike Inf. Crit.	3,422.689	3,456.478	3,427.341	3,426.522

*Note:* \* p<0.1; \*\* p<0.05; \*\*\* p<0.01

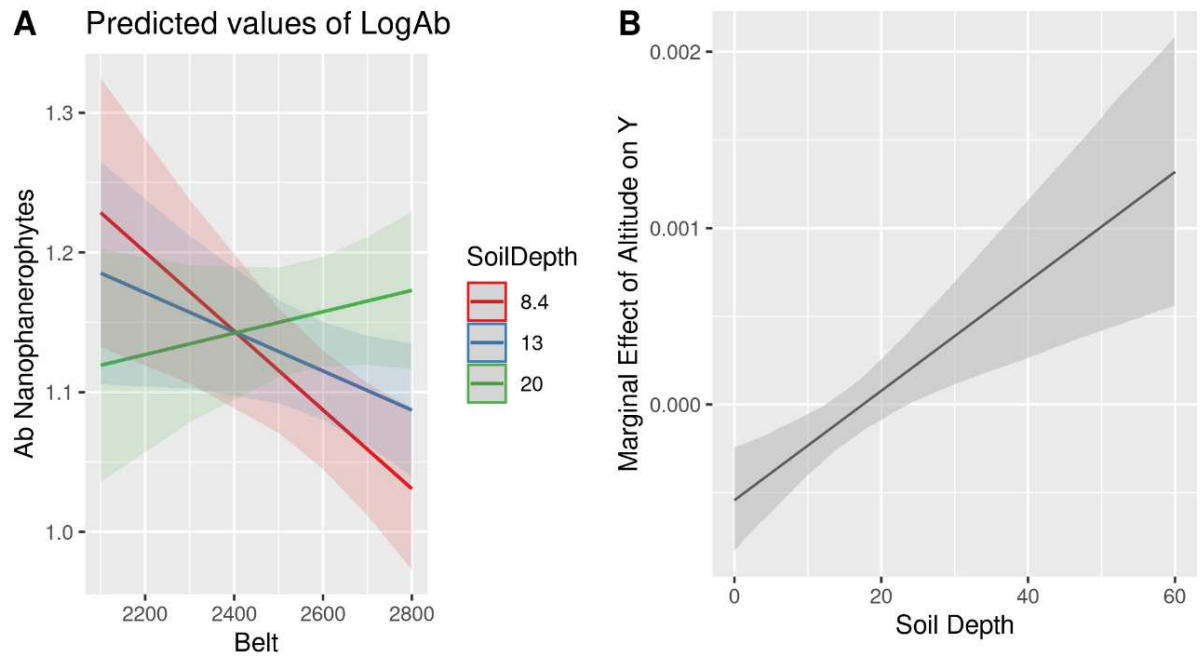
### Formas de vida

Para os valores de cobertura de nanofanerófitas em plots com solos rasos (profundidade menor que 25 cm) o efeito negativo da altitude foi maior (ou mais forte), como observado na figura 8A. Por outro lado, para os plots que apresentavam solo profundo (maior que 25 cm), o efeito negativo da altitude para o valor de cobertura de nanofanerófitas passou a ser levemente positivo. Em outras palavras, observamos o efeito marginal da altitude para o valor de cobertura das nanofanerófitas em diferentes profundidades do solo. Ou seja, observamos que com o aumento da profundidade do solo, o efeito negativo de altitude na cobertura de nanofanerófitas se torna progressivamente menor até se tornar positivo.



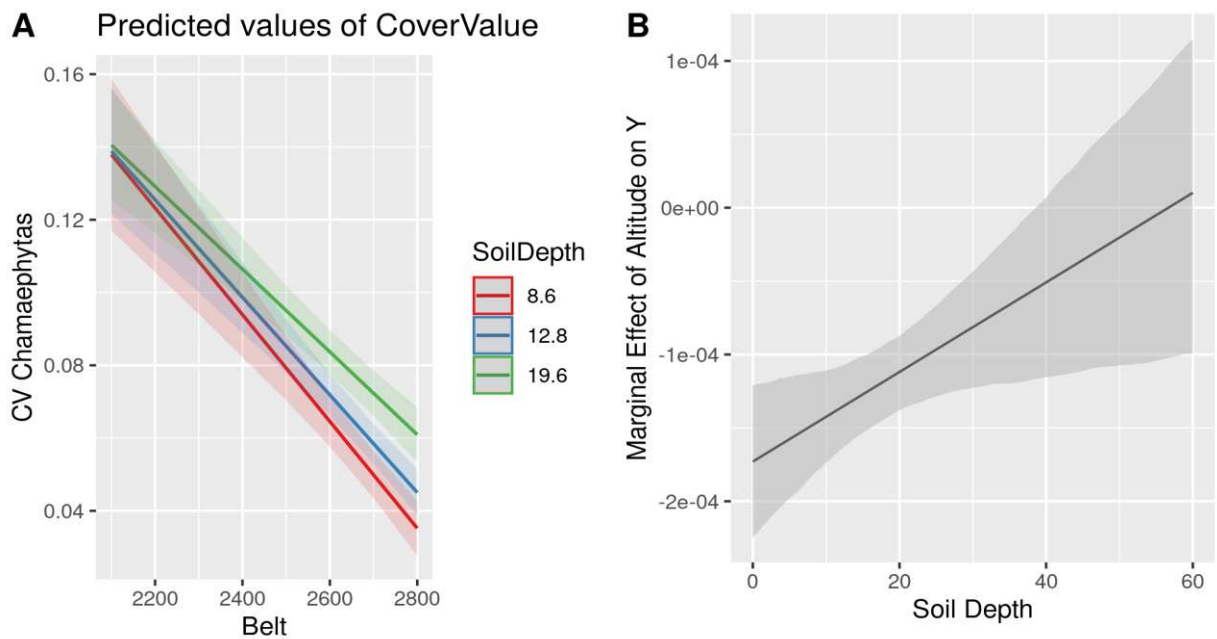
**Figura 8.** GLM indicando o efeito marginal da altitude no valor de cobertura (CV) de nanofanerófitas considerando diferentes profundidades do solo.

Para abundância das nanofanerófitas foi possível observar o mesmo padrão encontrado anteriormente em valor de cobertura: plots em solos muito rasos apresentam um efeito negativamente maior da altitude, enquanto o efeito negativo da altitude na abundância de nanofanerófitas se torna levemente positivo em plots de solo profundo (Figura 9A). Com relação à figura 9B, podemos ver o efeito marginal da altitude na abundância em diferentes profundidades.



**Figura 9.** GLM representando o efeito da interação entre altitude e profundidade do solo na abundância (Ab) de nanofanerófitas.

O padrão encontrado para o valor de cobertura de caméfitas é similar ao padrão de nanofanerófitas. Contudo, como observado na figura 10A, mesmo em plots com solos de profundidade acima de 20 cm o efeito da altitude permanece negativo.



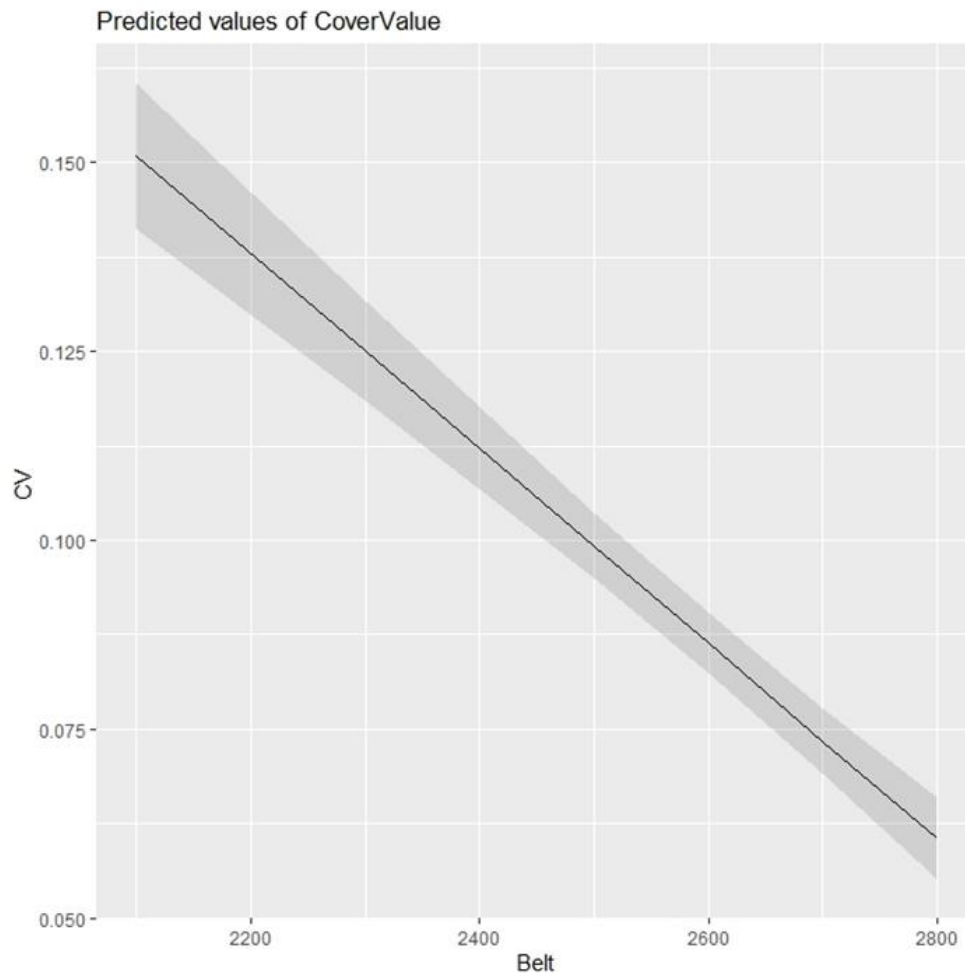
**Figura 10.** Representação do GLM para influência da altitude em interação com a profundidade de solo no valor de cobertura (CV) de caméfitas.

Os modelos feitos a partir da abundância de caméfitas apresentaram padrão semelhante ao das nanofanerófitas. Para as hemicriptófitas apenas o modelo mais simples (LogAb~SoilDepth) foi significativo e apresentou uma relação positiva entre a abundância e a profundidade do solo (Tabela 7).

**Tabela 7.** Estatística do resultado do GLM com efeito significativo da profundidade do solo (soil depth) para abundância de hemicriptófitas (LogAb Hemi).

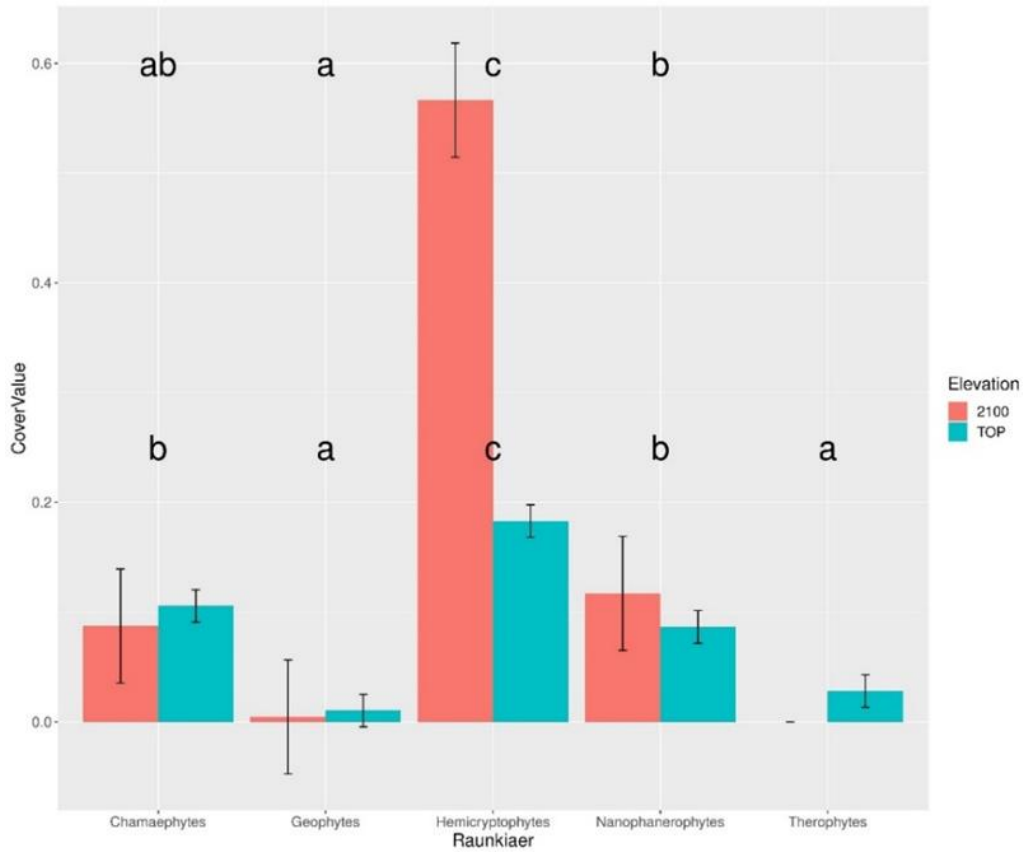
Models	<i>Dependent variable:</i>		
	LogAb Hemi		
	(1)	(2)	(3)
Belt	-0.0003 (0.0002)	-0.0001 (0.0001)	
SoilDepth	-0.024 (0.027)		0.005** (0.002)
Belt:SoilDepth	0.00001 (0.00001)		
Constant	2.105*** (0.552)	1.801*** (0.275)	1.358*** (0.040)
Observations	129	129	129
Log Likelihood	-139.387	-141.626	-140.583
Akaike Inf. Crit.	286.774	287.252	285.166
<i>Note:</i>	*p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01		

A diminuição da proporção dos valores de cobertura de plantas por plot considerando um gradiente altitudinal foi observado no gráfico abaixo (Figura 11).



**Figura 11.** Representação gráfica do GLM para influência da altitude (belt) no valor de cobertura (CV) de plantas por plot em campo de altitude.

Tanto no topo quanto na altitude mais baixa as hemicriptófitas apresentaram maior proporção de valor de cobertura (Figura 12). A diferença significativa entre as duas cotas é explicada pela diminuição da cobertura (Figura 11). Para as outras formas de vida, a proporção de valor de cobertura é semelhante devido ao gradiente formado por uma condição edafo-climática de campo de altitude.



**Figura 12.** *Bar plots* representando a proporção em cobertura (cover value) da forma de vida de Raunkiaer em duas cotas. As barras representam o desvio padrão, as letras da parte de cima representam os valores de “TOP” e as letras mais baixas representam os valores de 2100m.

### *Tipos de pericarpo*

Observamos que à medida em que a profundidade do solo aumenta, aumenta também a abundância de frutos secos (Tabela S5). Diferentemente do padrão encontrado para abundância de frutos secos, com o aumento da profundidade do solo, o valor de cobertura dos frutos secos também aumentou, enquanto o efeito da altitude reduziu esse valor de cobertura (Tabela S5). Em contrapartida, para frutos carnosos a relação foi negativa entre abundância e profundidade do solo e positiva entre abundância e altitude (Tabela 8). A altitude provocou um efeito negativo no valor de cobertura dos frutos carnosos (Tabela 9).

**Tabela 8.** Estatística do resultado do GLM com efeito significativo da altitude (belt) e profundidade do solo (soil depth) para abundância de frutos carnosos (LogAb Fleshy Fruit).

Models	<i>Dependent variable:</i>		
	LogAb Fleshy Fruit		
	(1)	(2)	(3)
Belt	-0.0003 (0.001)	0.001** (0.0003)	
ProfsoloLog	-2.192 (2.762)		
Belt:ProfsoloLog	0.001 (0.001)		
SoilDepth			-0.020*** (0.007)
Constant	2.711 (3.330)	-0.195 (0.686)	1.786*** (0.119)
Observations	129	129	129
Log Likelihood	-139.387	-141.626	-140.583
Akaike Inf. Crit.	286.774	287.252	285.166
<i>Note:</i>	* p<0.1; ** p<0.05; *** p<0.01		

**Tabela 9.** Estatística do resultado do GLM com efeito significativo da altitude (belt) para valor de cobertura de frutos carnosos (CV Fleshy Fruit).

Models	<i>Dependent variable:</i>		
	CV Fleshy Fruit		
	(1)	(2)	(3)
Belt	-0.0002*** (0.0001)	-0.0001** (0.00003)	
SoilDepth	-0.014* (0.008)		-0.001 (0.001)

Belt:SoilDepth	0.00001*		
	(0.00000)		
Constant	0.486***	0.222***	0.076***
	(0.154)	(0.076)	(0.013)
Observations	129	129	129
Log Likelihood	144.311	141.947	140.125
Akaike Inf. Crit.	-280.623	-279.895	-276.249
<i>Note:</i>	*p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01		

### *Tipos de dispersão*

Para o valor de cobertura das espécies autocóricas, a relação foi negativa para altitude, enquanto para a profundidade do solo a relação foi positiva (Tabela S7). O mesmo padrão foi encontrado para o valor de cobertura das espécies anemocóricas (Tabela S6). Para as espécies com síndrome de dispersão do tipo zoocórica, a relação foi significativa somente para altitude apresentando um efeito negativo (Tabela 10). Os valores de abundância para autocoria apresentaram relações positivas tanto para altitude quanto para profundidade do solo (Tabela S8). Em contrapartida, para zoocoria a relação se mostrou positiva para altitude e negativa para profundidade do solo (Tabela 11).

**Tabela 10.** Estatística do resultado do GLM com efeito significativo da altitude (belt) para valor de cobertura de zoocoria (CV Zoochory).

Models	<i>Dependent variable:</i>			
	CV Zoochory			
	(1)	(2)	(3)	(4)
Belt	-0.0002*** (0.0001)	-0.0001*** (0.00002)		-0.0001*** (0.00002)
SoilDepth	-0.014** (0.006)		-0.0005 (0.001)	-0.001* (0.001)
Belt:SoilDepth	0.00001**			

	(0.00000)			
Constant	0.543*** (0.134)	0.257*** (0.061)	0.066*** (0.010)	0.305*** (0.067)
Observations	247	247	247	247
Log Likelihood	271.886	268.136	263.280	269.785
Akaike Inf. Crit.	-535.772	-532.272	-522.560	-533.570
<i>Note:</i>	*p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01			

**Tabela 11.** Estatística do resultado do GLM com efeito significativo para altitude (belt) e profundidade do solo (soil depth) para abundância de zoocoria (LogAb Zoochory).

Models	<i>Dependent variable:</i>		
	LogAb Zoochory		
	(1)	(2)	(3)
Belt	0.0004 (0.0004)	0.0005** (0.0002)	
SoilDepth	-0.005 (0.053)		-0.013*** (0.005)
Belt:SoilDepth	-0.00000 (0.00002)		
Constant	0.451 (1.114)	0.096 (0.507)	1.537*** (0.083)
Observations	247	247	247
Log Likelihood	-251.629	-253.809	-253.291
Akaike Inf. Crit.	511.258	511.617	510.581
<i>Note:</i>	*p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01		

#### 4. DISCUSSÃO

Nossos resultados mostram pela primeira vez que o solo (profundidade) tem um papel fundamental na manutenção de algumas formas de vida. O contexto de fatores abióticos extremos nos quais os campos de altitude estão inseridos como as baixas temperaturas, ventos fortes e constantes, exposição solar e déficit hídrico, corroboram para que os solos sejam rasos, ácidos, pouco férteis e apresentem menor retenção de água (POREMBSKI & BARTHLOTT, 2000; BENITES et al., 2007), mesmo dentro de um contexto local é possível verificar um gradiente edáfico e de temperatura. Em nossos resultados podemos observar esse gradiente ambiental na PCA com a separação em dois grandes grupos. O primeiro grupo foi formado pelas altitudes 2100 m, 2300 m e 2500 m, enquanto o segundo grupo englobou as altitudes 2600 m, 2700 m e 2800 m.

Dentre todas as formas de vida, as únicas que não ocorreram em todas as altitudes foram as fanerófitas e as terófitas. Devido à elevação, baixas temperaturas, solos rasos e baixa disponibilidade de água, a maior parte da vegetação nos campos de altitude consiste no desenvolvimento de herbáceas, desfavorecendo o crescimento de vegetações de maior porte (WHITTAKER & NIERING, 1965, BRAUN-BLANQUET, 1979; KLIMES, 2003; ALSHERIF & FADL, 2016; CORDEIRO & NERI, 2019) e, no caso das terófitas, em que as espécies apresentam ciclo de vida anual e passam as condições desfavoráveis em forma de semente, impedindo o desenvolvimento (DAS et al., 2020; NERI et al. 2016). Além disso, esses ventos constantes favorecem a ocorrência de espécies com síndrome de dispersão do tipo anemocórica, facilitando a migração entre áreas isoladas de afloramentos rochosos como os campos de altitude (JACOBI & CARMO 2011; SILVEIRA et al., 2015, CAMPOS et al., 2018). Apesar do resultado encontrado para o modelo de valores de cobertura de espécies anemocóricas (e para os outros tipos de dispersão) terem se mostrado negativamente relacionados com a altitude (Tabela S6), a figura 11 mostra que esse padrão ocorre devido à diminuição do valor de cobertura de plantas de forma geral em altitudes mais elevadas. Dessa forma, por mais que o anemocorismo aumente, o padrão permanecerá negativo devido à diminuição do valor de cobertura utilizado para representar os traços.

As hemicriptófitas, caméfitas e nanofanerótias foram as formas de vida que apresentaram maior proporção em nossas amostras. A prevalência das hemicriptófitas em todo o gradiente altitudinal (Figura 4) se deve à adaptação dessa forma de vida em detrimento de outras em ambientes elevados, de temperaturas amenas e fisionomia aberta (KLIMES, 2003; SILVEIRA et al., 2016; NERI et al., 2016). Assim como as hemicriptófitas, as caméfitas apresentam menor porte e por isso ficam menos expostas aos ventos fortes e aproveitam o calor advindo da superfície do solo que se mantém aquecida pela alta intensidade luminosa (PELLISSIER et al., 2010).

Apesar do maior porte, a alta representatividade das nanofanefóritas se deve às fissuras nas rochas e áreas de maior profundidade do solo, no qual há formação de microhabitats (NERI et al., 2016; CAMPOS et al., 2018). O acúmulo de água e nutrientes nesses microhabitats favorece o crescimento das nanofanerófitas e a rocha funciona como suporte mecânico para sustentação da planta (RIBEIRO et al., 2007; COSTA et al., 2011; CARMO et al., 2016; NERI et al., 2016; CAMPOS et al., 2018). Esses fatores influenciam proporcionando diferenças na estrutura e composição da comunidade (ANDERSON et al., 2010; GUERRA et al., 2013; DUBUIS et al., 2013; NERI et al., 2012, 2013, 2016; MOTA et al., 2017).

As relações encontradas nos modelos entre os traços funcionais e altitude atuam como resposta adaptativa das plantas ao longo de gradientes altitudinais, que funcionam como um proxy de temperatura (REICH & OLEKSYN, 2004; TIAN et al., 2016; MIDOLO et al., 2019) e afetam o crescimento das plantas (KÖRNER, 2007; JUMP et al., 2009).

Os traços foliares estão ligados a variáveis bióticas e abióticas que podem ser alteradas com a elevação, característico do ecossistema de montanha (KÖRNER, 2007; READ et al., 2014; MIDOLO et al., 2019). A partir dos resultados observamos que os valores de comprimento foliar (LL) apresentaram um efeito negativo em relação à altitude, padrão já observado em estudos anteriores (KÖRNER et al., 1986; KÖRNER, 2003; ZHANG et al., 2014; WANG et al., 2016; LIU et al., 2018; LIU et al., 2020). Apesar disso, encontramos o inverso para a profundidade do solo (Figura 2A). Isso significa que quanto mais profundo for o solo maior será o comprimento da folha, características mais encontradas em fanerófitas que são raras nos campos de altitude (WHITTAKER & NIERING, 1965; BRAUN-BLANUET, 1979; KLIMES, 2003; ALSHERIF & FADL, 2016).

Por outro lado, os resultados para largura foliar (LW) não foram significativos. Esse resultado condiz com estudos anteriores e sugere que as dimensões foliares podem responder de forma distinta às alterações climáticas (LI et al., 2020). A redução na medida de comprimento das folhas está relacionada às adaptações morfológicas das mesmas às condições de temperaturas mais amenas (KÖRNER, 2003; POORTER et al., 2009, MIDOLO et al., 2019; LI et al., 2020), além de outras variáveis climáticas como a alta radiação, seca (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) e ventos fortes (LIU et al., 2020). Como forma de proteção aos fatores abióticos supracitados, o vegetal apresenta uma redução da área de exposição foliar, menor taxa de evapotranspiração (LIU et al., 2020), além de cutículas protetoras e paredes celulares espessas para evitar a perda de água quando submetido ao estresse hídrico (LARCHER, 2003; COGOLLO et al., 2020).

As espécies adaptadas à esses ecossistemas apresentam traços relacionados à tolerância e conservação de recursos para sobreviver às condições extremas (GARNIER et al., 2016), associado também a uma maior especialização e menor capacidade competitiva (DENELLE et al., 2020). Segundo MAIRE et al. (2013), as plantas herbáceas apresentam maior plasticidade fenotípica como resposta às mudanças e isso pode explicar a redução no comprimento da folha (LL) com o aumento da altitude nesse estudo. É importante ressaltar que, além dos traços foliares, os traços de fruto também estão relacionados ao tamanho da planta. Isso indica que plantas menores tentem, portanto, a dar suporte a frutos menores (ACKERLY & DONOGHUE, 1998; HERRERA, 2002).

Levando em consideração plantas com frutos pequenos tendem a produzir sementes pequenas (CANDIDO et al., 2019), estudos anteriores descrevem uma tendência de diminuição do tamanho da semente ao longo dos gradientes de elevação (PLUESS et al., 2005; DAINESE, 2011; DAINESE & SITZIA, 2013) e, conseqüentemente, diminuição no tamanho dos frutos. Estudos mostraram que o desenvolvimento de frutos reduzidos favorece plantas com síndrome de dispersão do tipo anemocórica, proporcionando maior produtividade primária (KUHLMANN & RIBEIRO, 2016). Além disso, frutos com tamanhos reduzidos estão relacionados à intolerância à sombra (VALLADARES & NIINEMETS, 2008; CANDIDO et al., 2019), o que vai de encontro com os resultados encontrados nesse estudo. Campos de altitude apresentam uma alta exposição à radiação solar e, por serem ambientes abertos, há

uma prevalência de vegetação herbácea. Essas plantas investem maior energia na produção de um número maior de sementes de menor tamanho e poupam energia realizando a dispersão autocórica que não demanda nenhuma estrutura morfológica especializada para realizá-la (ERIKSSON & JAKOBSSON, 1999; KUHLMANN & RIBEIRO, 2016).

O tamanho do fruto também está ligado ao tamanho corporal do dispersor ao se tratar de zoocoria (HERRERA, 2002). Devido à prevalência de animais de pequeno porte em altitudes elevadas, esses dispersores não seriam capazes de manipular frutos grandes. Além disso, os frutos carnosos geralmente são associados à zoocoria (NERI et al., 2017) uma vez que, além de servir de alimento, favorecem a dispersão das sementes. Por esse fator, os padrões encontrados para abundância e valor de cobertura de frutos carnosos e dispersão zoocórica foram os mesmos.

A diminuição do valor de cobertura em maiores altitudes (Figura 11) explicou os resultados inesperados encontrados anteriormente para os modelos de tipos de dispersão e pericarpo (Tabela S4, Tabela S6 e Tabela S7). Isso ocorre, pois os resultados negativamente correlacionados com a altitude não estão ligados à diminuição desse tipo de dispersão e/ou pericarpo, e sim com a redução dos valores de cobertura que representam esses traços funcionais em questão ao longo do gradiente altitudinal, representando diferentes respostas da comunidade em relação aos diferentes fatores abióticos.

Por se tratar de um ambiente altamente heterogêneo, torna-se difícil separar o efeito de fatores como solo e altitude (NERI et al., 2016) na distribuição de traços funcionais. Ao analisar a existência de interação entre as variáveis explicativas, encontramos uma redução no efeito de uma variável abiótica sobre a outra em comparação com a análise dessas variáveis individualmente. Esse resultado corrobora com efeito da heterogeneidade do ecossistema, indicando que a altitude e o solo funcionam como filtros ambientais (NERI et al., 2016), responsáveis pela distribuição das plantas e, conseqüentemente, os traços funcionais.

## 5. CONCLUSÃO

Segundo hipotetizado, há diferenças significativas dos traços funcionais ao longo do gradiente altitudinal, além de uma diminuição dos valores de cobertura em altitudes mais elevadas que representa uma resposta conjunta da comunidade em relação às diferentes condições ambientais.

Por fim, concluímos que o efeito marginal da altitude nas diferentes profundidades do solo dos campos de altitude é determinante para distribuição dos traços funcionais nesse ambiente heterogêneo.

## 6. REFERÊNCIAS

- ACKERLY, D. D. & DONOGHUE, M. J. (1998). Leaf size, sapling allometry, and Corner's rules: phylogeny and correlated evolution in maples (*Acer*). *The American Naturalist* 152: 767–791.
- ALSHERIF, E. A. & FADL, M. A. (2016). Floristic study of the Al-Shafa highlands in Taif, western Saudi Arabia. *Flora* 225: 20–29.
- ANDERSON, M. J.; CRIST, T. O.; CHASE, J. M.; VELLEN, M.; INOUE, B. D. (2010) Navigating the multiple meanings of by diversity a roadmap for practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19- 28.
- AXIMOFF, I. (2011). O que perdemos com a passagem do fogo pelos campos de altitude do estado do Rio de Janeiro? *Biodiversidade Brasileira*, 1, 180-200
- BENITES, V. M.; SCHAEFER C. E. G. R.; SIMAS, F. N. B.; SANTOS, H. G. (2007). Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 569-577.
- BRADSHAW, A.D. (1965) Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity. *Advances in Genetics*, 13, 115-153.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1979). *Fitosociologia: bases para el estudio de las comunidades vegetales*. H. Blume Ediciones.
- CAMELO, M. DE C.; COELHO, M.A.N.; LEONI, L.S.; TEMPONI, L.G. (2020). Araceae do Parque Nacional do Caparaó, MG-ES, Brasil. *Rodriguésia*, 71.
- CAMPOS, P.V.; VILLA, P.M.; NUNES, J.A.; et al. (2018) Plant diversity and community structure of Brazilian Páramos. *Journal of Mountain Science* 15(6).
- CANDIDO, H.M.N; MIAZAKI, A; PONTARA, V.; BUENO, M.L.; SOLAR, R., GASTAUER, M. & MEIRA-NETO, J.A.A. (2020). Colonization-related functional traits of plants in a 50-hectare plot of secondary tropical forest. *Acta Botanica Brasilica*, 34(1), 1-8.
- CARMO, F.F.; CAMPOS, I.C.; JACOBI, C.M. (2016) Effects of fine-scale surface heterogeneity on rock outcrop plant Community structure. *Journal of Vegetation Science* 27: 50-59.
- CHAPIN III, F.; ZAVALETA, E.; EVINER, V.; et al. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405.

- COGOLLO, A.M.; VELASCO, P. & MANOSLAVA, L. (2020). Caracterização funcional das plantas e sua utilidade na seleção de espécies para a restauração ecológica de ecossistemas altos andinos. *Biota colombiano* 21 (1), 1-15.
- CORDEIRO, A. DE A.C. & NERI, A.V. (2019). Spatial patterns along an elevation gradient in high altitude grasslands, Brazil. *Nordic Journal of Botany* 37.
- CORNELISSEN, J.H.C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; et al. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335–80.
- COSTA, N.O.; CIELO-FILHO, R.; PASTORE, J.A.; et al. (2011) Floristic characterization of vegetation on rocky outcrop in the Itapeva Experimental Station, SP, and comparison with areas of rocky grasslands and high-altitude grasslands. *Revista do Instituto Florestal* 23: 81-108. (In Portuguese)
- DAINESE, M. (2011) Impact of land use intensity and temperature on the reproductive performance of *Dactylis glomerata* populations in the southeastern Alps. *Plant Ecology* 212:651–661.
- DAINESE, M.; SITZIA, T. (2013) Assessing the influence of environmental gradients on seed mass variation in mountain grasslands using a spatial phylogenetic filtering approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15:12–19.
- DAS, D.S.; RAWAT, D.S.; MAITY, D.; et al. (2020) Species richness patterns of different life-forms along altitudinal gradients in the Great Himalayan National Park, Western Himalaya, India. *Taiwania* 65(2): 154–162.
- DENELLE, P.; VIOLLE, C.; CONSORTIUM, D.; MUNOZ, F. (2020). Generalist plants are more competitive and more functionally similar to each other than specialist plants: insights from network analyses. *Journal of Biogeography* 00: 1– 12.
- DUBUIS, A.; GIOVANETTINA, S.; PELLISSEIR, L.; POTTIER J.; VITTOZ, P.; GUIBAN, A. (2013). Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. *Journal of Vegetation Science* 24 (4): 593-606.
- ERIKSSON, O. & JAKOBSSON, A. (1999). Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary Ecology* 13: 411-423.
- FAHN, A. & CUTLER, D. (1992) *Xerophytes*. Gebruder Borntraeger, Berlin.

- GARCIA, R. J. F., LONGHI-WAGNER, H. M., PIRANI, J. R., MEIRELLES, S. T. (2009). A contribution to the phytogeography of Brazilian campos: an analysis based on Poaceae. *Brazilian Journal of Botany* 32:703–713
- GARNIER, E.; NAVAS, M.-L. & GRIGULIS, K. (2016). *Plant functional diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- GUERRA, T. N. F.; RODAL, M. J. N.; LINS E SILVA, A. C. B.; ALVES, M.; SILVA, M. A. M.; MENDES, P. G. A. (2013). Influence of edge and topography on the vegetation in an Atlantic Forest remnant in northeastern Brazil. *Journal of Forest Research* 18 (2): 200-208.
- HERRERA, C.M. (2002). Correlated evolution of fruit and leaf size in bird-dispersed plants: species-level variance in fruit traits explained a bit further? *Oikos* 97:426–432.
- HINTZE, J. & NELSON, R. (1998) Violin Plots: a box plot density trace synergism. *The American Statistician* 52: 181-184.
- IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Projeto Pontos Culminantes [http://www.ibge.gov.br/ibgeteen/noticias/pontos\\_culminantes\\_brasileiros.html](http://www.ibge.gov.br/ibgeteen/noticias/pontos_culminantes_brasileiros.html) (acessado em 2004).
- INSTITUTO BRASILEIRO DE DESENVOLVIMENTO FLORESTAL (1981); FUNDAÇÃO BRASILEIRA PARA A CONSERVAÇÃO DA NATUREZA. Plano de Manejo: Parque Nacional do Caparaó. Brasília: [s.n.].
- JACOBI, C. M. & CARMO, F. F. (2011) Life-forms, pollination and seed dispersal syndromes in plant communities on ironstone outcrops, SE Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 25: 395-412.
- JUMP, A. S. & PEÑUELAS, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8, 1010–1020.
- JUMP, A. S.; MATYAS, C. & PENUELAS, J. (2009). The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(12), 694–701.
- KLIMES, L. (2003). Life-forms and clonality of vascular plants along an altitudinal gradient in E Ladakh (NW Himalayas). *Basic and Applied Ecology* 4: 317–328.

- KÖRNER, C.; BANNISTER, P. & MARK, A. (1986). Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia*, 69, 577–588.
- KÖRNER, C. (2003). *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems* (2nd ed.). Berlin: Springer.
- KÖRNER, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 569–574.
- KUHLMANN, M. & RIBEIRO, J. (2016). Evolution of seed dispersal in the Cerrado biome: ecological and phylogenetic considerations. *Acta Botanica Brasilica* 30: 271–282.
- LARCHER, W. (2003). *Physiological Plant Ecology* (fourth edition). New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 514 pp.
- LAVOREL, S. & GARNIER, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits-revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545-556.
- LI, Y.; ZOU, D.; SHRESTHA, N.; et al. (2020) Spatiotemporal variation in leaf size and shape in response to climate. *J Plant Ecol* 13:87–96
- LIU, M. Y.; LIU, G. L.; KANG, Y. X.; ZHANG, S.; WU, Y. & WANG, Y. (2018). Responses of leaf morphological and anatomical structure to elevation in an alpine plant *Meconopsis integrifolia*. *Chinese Journal of Ecology*, 37, 35–42.
- LIU, W.; ZHENG, L.; QI, D. (2020). Variation in leaf traits at different altitudes reflects the adaptive strategy of plants to environmental changes. *Ecology and Evolution* 10 (15):8166–75.
- MAIRE, V.; GROSS, N.; HILL, D.; MARTIN, R.; WIRTH, C.; WRIGHT, I. J. & SOUSSANA, J.-F. (2013). Disentangling coordination among functional traits using an individual centred model: Impact on plant performance at intra- and inter-specific levels. *PLoS ONE*, 8(10), e77372.
- MATTEODO, M.; WIPF, S.; STOCKLI, V.; RIXEN, C.; VITTOZ, P. (2013) Elevation gradient of successful plant traits for colonizing alpine summits under climate change. *Environmental Research Letters*. 8
- MCCAIN, C.M. & GRYTNES, J.A. (2010). Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia Life Science* 15: 1-10.

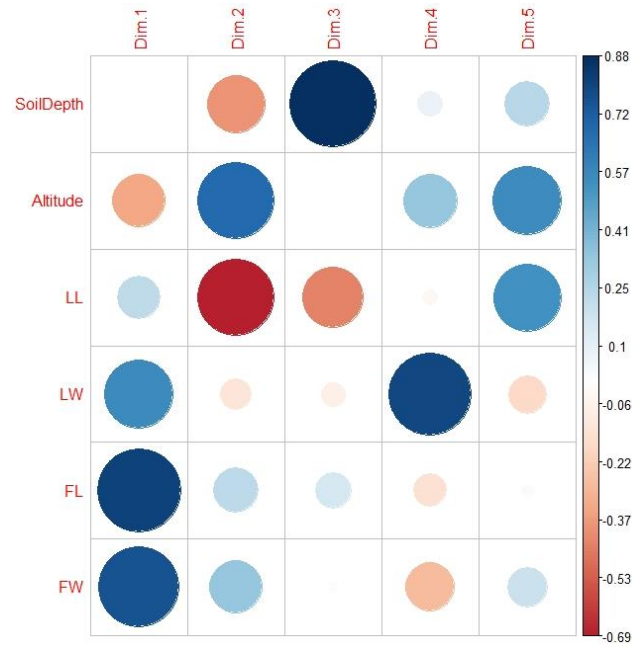
- MIDOLO, G.; DE FRENNE, P.; HÖLZEL, N.; WELLSTEIN, C. (2019). Global patterns of intraspecific leaf trait responses to elevation. *Global Change Biology* 25: 2485–2498
- MOCOCHINSKI, A.Y. & SCHEER, M.B. (2008). Campos de altitude na Serra Paranaense: aspectos florísticos. *Floresta* 38: 625-640.
- MOTA, G. S. et al. (2017). Changes in species composition, vegetation structure, and life forms along an altitudinal gradient of rupestrian grasslands in south-eastern Brazil. *Flora* 238: 32–42.
- NERI, A. V.; SCHAEFER, C. E. G. R.; SILVA, A. F.; SOUZA, A. L.; FERREIRA-JUNIOR, W. G.; MEIRANETO, J. A. A. (2012). The influence of soils on the floristic composition and community structure of an area of brazilian cerrado vegetation. *Edinburgh Journal of Botany* 69 (01): 1-27.
- NERI, A. V.; SCHAEFER, C. E. G. R.; SOUZA, A. L.; FERREIRA-JUNIOR, W. G.; MEIRA-NETO, J. A. A. (2013). Pedology and plant physiognomies in the cerrado, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 85: 87-102.
- NERI, A. V.; BORGES, G. R. A.; NETO, J. A. A. M.; et al. (2016). Soil and altitude drives diversity and functioning of Brazilian Páramos (Campo de Altitude). *Journal of Plant Ecology* 10(5):731-743
- NICOTRA A. B., ATKIN O. K., BONSER S. P., et al. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, vol. 15, no. 12, pp. 684–692.
- OTTAVIANI, G. & MARCANTONIO, M. (2020) Precipitation seasonality promotes acquisitive and variable leaf water-economics traits in southwest Australian granite outcrop species, *Biological Journal of the Linnean Society*, blaa053.
- PELLISSIER, L.; FOURNIER, B.; GUIBAN, A.; VITTOZ, P. (2010) Plant traits co-vary with altitude in grasslands and forests in the European Alps *Plant Ecol.* 211, 351–65.
- PERES, M.K. Estratégias de dispersão de sementes no bioma Cerrado: considerações ecológicas e filogenéticas. 2016. 353 f., il. Tese (Doutorado em Botânica) - Universidade de Brasília, Brasília, 2016.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; et al. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v. 61, p. 167–234.

- PESCADOR, D.S.; DE BELLO, F.; VALLADARES, F.; ESCUDERO, A. (2015). Plant Trait Variation along an Altitudinal Gradient in Mediterranean High Mountain Grasslands: Controlling the Species Turnover Effect. *PLoS ONE* 10 (3): e0118876.
- PLUESS, A.R.; SCHUTZ, W.; STÖCKLIN, J. (2005) Seed weight increases with altitude in the Swiss Alps between related species but not among populations of individual species. *Oecologia* 144:55–61.
- POORTER, H.; NIINEMETS, U.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J. & VILLAR, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *The New Phytologist*, 182(3), 565–588.
- POREMBSKI, S. & BARTHLOTT, W. (2000). *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*. Springer.
- PRICE, C. A.; WRIGHT, I. J.; ACKERLY, D.D.; NIINEMETS, Ü.; REICH, P.B.; VENEKLAAS, E.J. (2014). Are leaf functional traits ‘invariant’ with plant size and what is ‘invariance’ anyway? *Functional Ecology* 28, 1330–1343. doi: 10.1111/1365-2435.12298.
- READ, Q.D.; MOORHEAD, L.C.; SWENSON, N.G.; BAILEY, J.K. & SANDERS, N.J. (2014). Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology*, 28(1), 37–45.
- REICH, P.B. & OLEKSYN, J. (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(30), 11001–11006.
- RIBEIRO, K. T. & MEDINA, B. M. O. (2002). Estrutura, dinâmica e biogeografia das ilhas de vegetação sobre rocha do Planalto do Itatiaia, RJ. *Boletim do Parque Nacional do Itatiaia* 10: 11-82.
- RIBEIRO, K.T.; MEDINA, B.M.O.; SCARANO, F.R. (2007) Species composition and biogeographic relations of the rock outcrop flora on the high plateau of Itatiaia, SE-Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 623-639.
- SAFFORD, H.D. (1999a). Brazilian Páramos I: In introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography* 26 (4): 693-712.

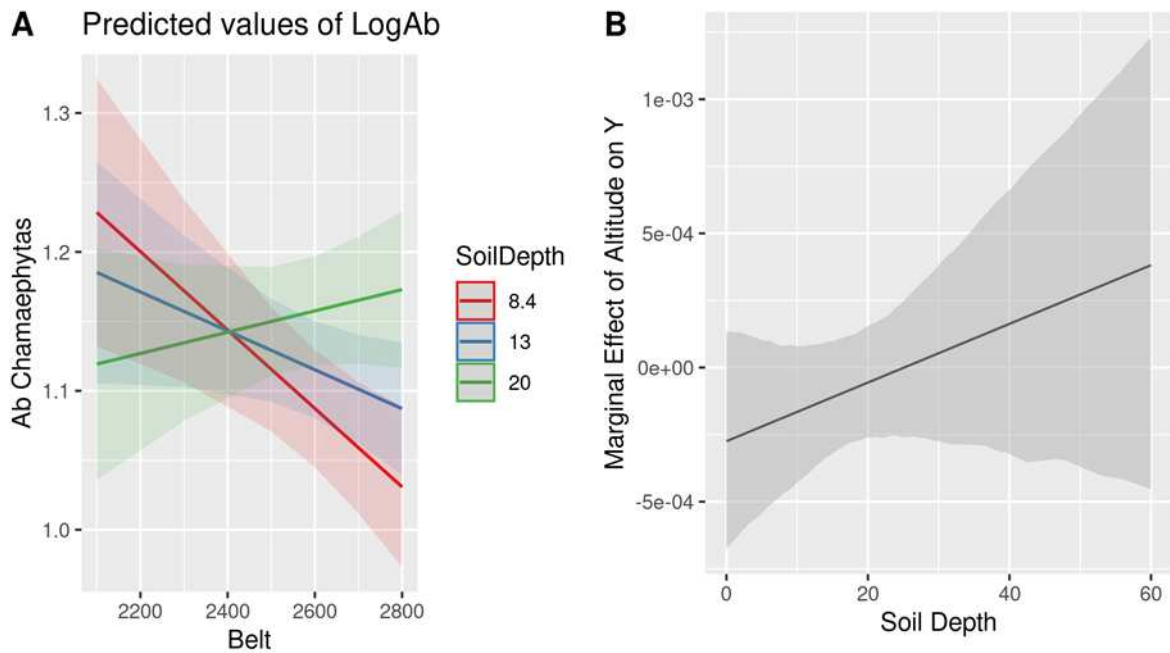
- SAFFORD, H.D. (1999b). Brazilian Páramos II. Macro - and Mesoclimate of the Campos De Altitude and Affinities with High Mountain Climates of the Tropical Andes and Costa Rica. *Journal of Biogeography* 26 (4): 713-737.
- SILVEIRA, F.A.O.; NEGREIROS, D.; BARBOSA, N.P.U., et al. (2015) Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil* 403: 129-152.
- SMITHERS, B. V.; OLDFATHER, M. F.; KOONTZ, M. J.; BISHOP, J.; BISHOP, C.; NACHLINGER, J. & SHETH S. N. (2019). Community turnover by composition and climatic affinity across scales in an alpine system. *American Journal of Botany* 107(2): 1–11.
- STEINBAUER, M. J.; et al. (2018). Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature* 556, 231–234.
- TIAN, M.; YU, G.R.; HE, N.P. & HOU, J.H. (2016). Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: Mechanisms and influencing factors. *Scientific Reports*, 6, 19703.
- TRANQUILLINI, W. 1964. The physiology of plants at high altitudes. – Annual review of plant physiology. 15: 345–362.
- VALLADARES, F. & NIINEMETS, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 237-257.
- VAN BODEGOM, P.M., DOUMA, J.C., Witte, J.P.M., ORDOÑEZ, J.C., BARTHOLOMEUS, R.P. & AERTS, R. (2012). Going beyond limitations of plant functional types when predicting global ecosystem-atmosphere fluxes: Exploring the merits of traits-based approaches. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 625-636.
- WANG, Y. Y.; QI, D. H.; LIU, W. S. & LIANG, W. B. (2016). Comparison on leaf phenotypic and anatomical structures of *Polygonum paleaceum* along altitudinal gradients at Yulong Mountains. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 36, 70–77.
- WHITTAKER, R. H. & NIERING, W. A. (1965). Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: a gradient analysis of the south slope. *Ecology* 46: 429–452.
- ZHANG, C. Y.; WANG, Y.; LI, M. S.; XU, M. Z. & LIU, X. H. (2014). Comparative analysis of anatomical structure of *Rhododendron chrysanthum* leaves at different

altitudes in Changbai Mountain area. *Journal of Agricultural Science Yanbian University*, 36, 39–43.

## 7. MATERIAL SUPLEMENTAR



**Figura S1.** Análise de correlação das variáveis com seus respectivos eixos.



**Figura S2.** Representação gráfica do GLM para influência da altitude na abundância de caméfitas (Ab Chamaephytas) em interação com a profundidade de solo (Soil Depth).

**Tabela S1.** Estatística do GLM abundância de nanofanerófitas (LogAb Nano).

Models	<i>Dependent variable:</i>		
	LogAb Nano		
	(1)	(2)	(3)
Belt	-0.001*** (0.0001)	-0.0001 (0.0001)	
SoilDepth	-0.074*** (0.021)		0.004** (0.002)
Belt:SoilDepth	0.00003*** (0.00001)		
Constant	2.447*** (0.371)	1.355*** (0.192)	1.060*** (0.033)
Observations	861	861	861
Log Likelihood	-637.867	-647.284	-645.451
Akaike Inf. Crit.	1,283.734	1,298.569	1,294.903
<i>Note:</i>	*p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01		

**Tabela S2.** Estatística do GLM para o valor de cobertura de nanofanerófitas (CV Nano).

	<i>Dependent variable:</i>		
	CV Nano		
	(1)	(2)	(3)
Belt	-0.0002*** (0.00003)	-0.0001*** (0.00002)	
SoilDepth	-0.017*** (0.005)		0.003*** (0.0004)
Belt:SoilDepth	0.00001*** (0.00000)		
Constant	0.492*** (0.084)	0.259*** (0.045)	0.032*** (0.008)
Observations	861	861	861
Log Likelihood	636.513	608.680	621.281
Akaike Inf. Crit.	-1,265.025	-1,213.359	-1,238.563
<i>Note:</i>	*p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01		

**Tabela S3.** Estatística do GLM para valor de cobertura (CV) das hemicriptófitas.

Models	<i>Dependent variable: CV Hemi</i>		
	(1)	(2)	(3)
Belt	- 0.0001*** (0.00003)	- 0.0001*** (0.00002)	
SoilDepth	0.007 (0.005)		0.002*** (0.0004)
Belt:SoilDepth	-0.00000 (0.00000)		
Constant	0.396*** (0.084)	0.498*** (0.045)	0.095*** (0.008)
Observations	1,305	1,305	1,305
Log Likelihood	620.929	612.088	585.373
Akaike Inf. Crit.	-1,233.858	-1,220.175	-1,166.746
<i>Note:</i>	*p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01		

**Tabela S4.** Estatística do GLM para o valor de cobertura (CV) de frutos secos.

Models	CV Dry Fruit		
	(1)	(2)	(3)
Belt	-0.0002*** (0.00002)	-0.0001*** (0.00001)	
SoilDepth	-0.002 (0.003)		0.002*** (0.0002)
Belt:SoilDepth	0.00000 (0.00000)		
Constant	0.455*** (0.046)	0.437*** (0.024)	0.055*** (0.004)
Observations	3,310	3,310	3,310
LogLikelihood	2,277.644	2,240.321	2,183.136
Akaike Inf.	-	-	-
Crit.	4,547.289	4,476.642	4,362.271
<i>Note:</i>	* p<0.1; ** p<0.05; *** p<0.01		

**Tabela S5.** Estatística do GLM para abundância de frutos secos (LogAb Dry Fruit).

Models	<i>Dependent variable:</i>		
	LogAb Dry Fruit		
	(1)	(2)	(3)
Belt	0.00003 (0.0001)	0.0001 (0.0001)	
SoilDepth	-0.006 (0.015)		0.003** (0.001)
Belt:SoilDepth	0.00000 (0.00001)		
Constant	1.358*** (0.272)	1.291*** (0.143)	1.429*** (0.024)
Observations	3,310	3,310	3,310
Log Likelihood	-3,613.426	-3,616.217	-3,614.653
Akaike Inf. Crit.	7,234.852	7,236.434	7,233.307
<i>Note:</i>	*p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01		

**Tabela S6.** Estatística do GLM para o valor de cobertura de anemochoria (CV Anemochory).

Models	<i>Dependent variable</i>			
	CV Anemochory			
	(1)	(2)	(3)	(4)
Belt	-0.00004* (0.00002)	-0.0001*** (0.00001)		-0.0001*** (0.00001)
SoilDepth	0.007* (0.004)		0.002*** (0.0003)	0.002*** (0.0003)
Belt:SoilDepth	-0.00000 (0.00000)			
Constant	0.156** (0.062)	0.265*** (0.031)	0.039*** (0.005)	0.230*** (0.031)
Observations	1,680	1,680	1,680	1,680
Log Likelihood	1,509.662	1,490.966	1,489.843	1,508.722
Akaike Inf. Crit.	-3,011.324	-2,977.932	-2,975.686	-3,011.445
<i>Note:</i>	*p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01			

**Tabela S7.** Estatística do GLM para o valor de cobertura de autocoria (CV Autochory).

Models	<i>Dependent variable:</i>			
	CV Autochory			
	(1)	(2)	(3)	(4)
Belt	-0.0001*** (0.00003)	-0.0001*** (0.00002)		-0.0001*** (0.00002)
SoilDepth	-0.004 (0.004)		0.002*** (0.0004)	0.002*** (0.0004)
Belt:SoilDepth	0.00000 (0.00000)			
Constant	0.445*** (0.077)	0.393*** (0.042)	0.078*** (0.007)	0.346*** (0.043)
Observations	1,305	1,305	1,305	1,305
Log Likelihood	756.331	738.548	734.969	755.152
Akaike Inf. Crit.	-1,504.663	-1,473.095	-1,465.938	-1,504.304
<i>Note:</i>	* p<0.1; ** p<0.05; *** p<0.01			

**Tabela S8.** Estatística do GLM para abundância de autocoria (LogAb Autochory).

Models	<i>Dependent variable:</i>			
	LogAb Autochory			
	(1)	(2)	(3)	(4)
Belt	0.0002 (0.0002)	0.0003*** (0.0001)		0.0003*** (0.0001)
SoilDepth	-0.013 (0.023)		0.005** (0.002)	0.006*** (0.002)
Belt:SoilDepth	0.00001 (0.00001)			
Constant	0.958** (0.440)	0.783*** (0.239)	1.519*** (0.039)	0.656*** (0.243)
Observations	1,305	1,305	1,305	1,305
Log Likelihood	-1,520.037	-1,524.218	-1,526.825	-1,520.376
Akaike Inf. Crit.	3,048.075	3,052.437	3,057.649	3,046.752
<i>Note:</i>				*p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01