

**MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE**  
**ICMBio**



**PARQUE NACIONAL DO ITATIAIA**



**BOLETIM**

**NUMERO**

**30**

**COMO AS PLANTAS DOS CAMPOS DE  
ALTITUDE ENFRENTAM A SECA?  
DESVENDANDO A IMPORTÂNCIA DA  
DIVERSIDADE FUNCIONAL E DOS  
EVENTOS DE NEBLINA**

**Iláine Silveira Matos  
Bruno Henrique Pimentel Rosado**



**82 Anos do PNI**

**(14/06/1937 - 14/06/2019)**

## EDITORIAL

O PARQUE NACIONAL DO ITATIAIA, o primeiro do país se aproxima dos seus 82 anos de criação (14 de junho de 2019) e oferece aos seus pesquisadores, funcionários, guias e a sociedade brasileira em geral, o Boletim de Pesquisa Nº30 - “COMO AS PLANTAS DOS CAMPOS DE ALTITUDE ENFRENTAM A SECA? DESVENDANDO A IMPORTÂNCIA DA DIVERSIDADE FUNCIONAL E DOS EVENTOS DE NEBLINA”. Este Boletim é o resultado da Tese de Doutorado da UERJ de Iláine Silveira Matos e do seu orientador Professor Bruno Henrique Pimentel Rosado. A Doutora Iláine inicia seu Boletim com uma poesia sublime, onde mostra sua sensibilidade, coragem e competência nos versos da sua epopeia no Planalto do Parque Nacional do Itatiaia. Neste estudo a Bióloga Iláine se apoia em 104 referências bibliográficas e nos leva a uma leitura prazerosa de integração de estratégias eco-fisiológicas e índices de originalidade funcional que constitui uma abordagem promissora para antecipar os efeitos das secas à estabilidade das comunidades vegetais, bem como para assinalar espécies prioritárias para a conservação.

A pesquisadora Silveira Matos pesquisou 76 espécies de plantas do Campo de Altitude do PNI e nos insere em 28 Figuras e 11 rodapés explicativos que definem: Estabilidade, Déficit de Pressão de Vapor (VPD), Estresse Hídrico, Diversidade Funcional, Serviços Ecossistêmicos, Características Funcionais, Espectro Econômico Foliar, Cavitação, Aniso-Isohídrico, Potencial Hídrico Foliar e Campos de Altitude.

A Ecóloga Iláine estudou as famílias mais representativas do Planalto que são Poaceae, Melastomataceae, Cyperaceae, Asteraceae, Ericaceae e Verbenaceae e outras. Entre as Poáceas, destaca-se a nossa Cortaderia modesta (cabeça de negro) e a Ciperaceae *Machaerina ensifolia* e porque não a Orchidaceae -“*Pelexia itatiayae*”.

A Botânica Silveira Matos nos facilita com apêndices: APÊNDICE A: GUIA FUNCIONAL DAS PLANTAS DOS CAMPOS DE ALTITUDE, onde divulga um guia funcional das plantas dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia com 32 cartas, cada carta (imagens) representa uma espécie de planta ocorrente no referido Campos de Altitude desta UC.

APÊNDICE B: LISTA DAS 76 ESPÉCIES DE PLANTAS DOS CAMPOS DE ALTITUDE DO PNI.

Nas considerações finais dos autores destaco uma das afirmações:

- Com o desenvolvimento de novos métodos para imputação de dados e de técnicas menos laboriosas para a mensuração de atributos hidráulicos, está se tornando cada vez mais fácil e rápido se obter a caracterização funcional de comunidades vegetais biodiversas. Desse modo, abre-se a possibilidade de se aplicar a abordagem proposta neste estudo a outros tipos de vegetação, a fim de se predizer a estabilidade das comunidades e a sua susceptibilidade à homogeneização funcional em resposta não somente a seca, mas a qualquer alteração climática e/ou de manejo que potencialmente possa resultar em estresse e/ou distúrbio para as plantas.

Enfim, os autores quem são:

PROFESSOR BRUNO HENRIQUE PIMENTEL ROSADO -PROFESSOR ADJUNTO DO DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA DA UNIVERSIDADE DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO (UERJ). É GRADUADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS/BACHARELADO EM ECOLOGIA E MESTRADO EM ECOLOGIA PELA UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO (UFRJ). DOUTOR EM BIOLOGIA VEGETAL PELA UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS(UNICAMP). SEU FOCO DE PESQUISA EM ECOLOGIA VEGETAL TEM ÊNFASE EM RESPOSTAS DA VEGETAÇÃO À SECA E AO FOGO, MUDANÇAS CLIMÁTICAS, INTERAÇÕES BIOSFERA-ATMOSFERA E ECOHIDROLOGIA.

COMPLEMENTO COM MEU TESTEMUNHO:

O PROFESSOR/PESQUISADOR BRUNO ROSADO É PARTICIPATIVO E COMPETENTE E TEM SE DEDICADO A ORIENTAR OS FUTUROS CIENTISTAS DO PAÍS. EU DIRIA QUE É O ORIENTADOR DOS SONHOS DE QUEM REALMENTE QUER CHEGAR LÁ. TENHO CERTEZA QUE O PROF.BRUNO ESTÁ ORGULHOSO DA SUA ORIENTADA ILAÍNE E QUE CONTINUARÁ SENDO UM COLABORADOR ASSÍDUO DO PARQUE NACIONAL DO ITATIAIA.

- ILAÍNE SILVEIRA MATOS (<https://sites.google.com/view/ilainematos/home>).

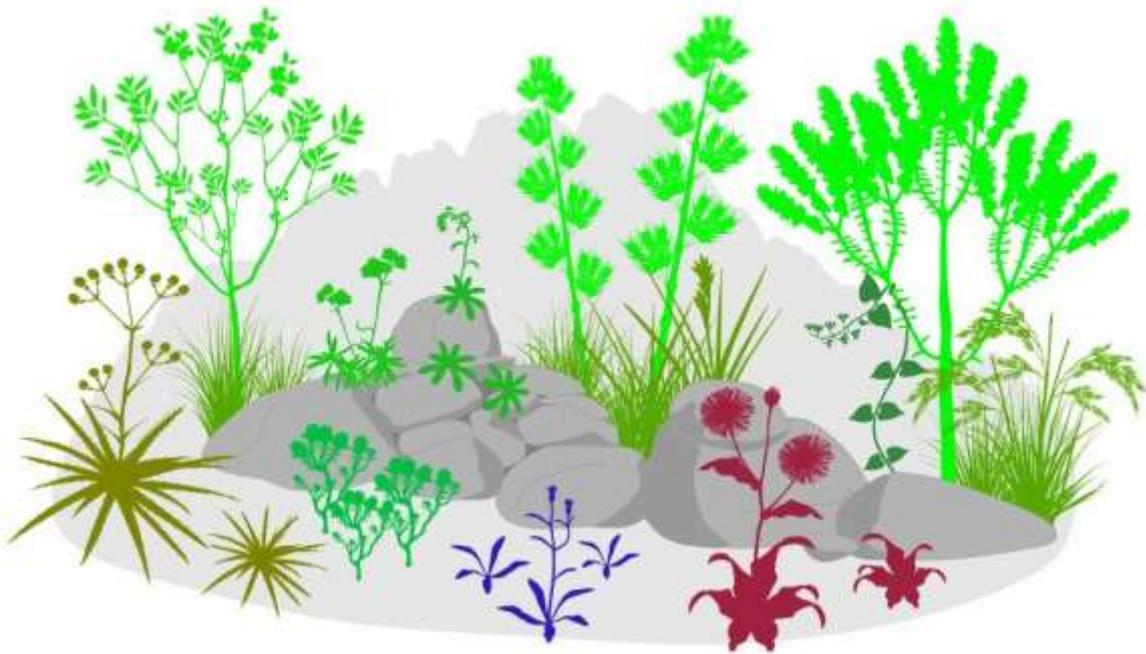
É UMA ECÓLOGA VEGETAL (DOUTORADO-UNIVERSIDADE DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO) BOTÂNICA (MESTRADO-INSTITUTO DE PESQUISAS JARDIM BOTÂNICO DO RIO DE JANEIRO) E BIÓLOGA (GRADUAÇÃO-UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE), PARTICULARMENTE INTERESSADA EM DECIFRAR OS MECANISMOS QUE DETERMINAM A RESILIÊNCIA DAS COMUNIDADES VEGETAIS EM RESPOSTAS AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS.

EM, 07 DE JUNHO DE 2019.

LÉO NASCIMENTO.

COORDENADOR DE PESQUISA E EDITOR DO BOLETIM DO PNI.  
MÉDICO VETERINÁRIO –RJ-CRMV Nº1153.

**COMO AS PLANTAS DOS CAMPOS DE ALTITUDE ENFRENTAM A SECA?  
DESVELANDO A IMPORTÂNCIA DA DIVERSIDADE FUNCIONAL E DOS  
EVENTOS DE NEBLINA**



Ilaíne Silveira Matos<sup>1\*</sup>  
Bruno Henrique Pimentel Rosado<sup>1</sup>

2019

---

1. Laboratório de Ecologia Vegetal, Departamento de Ecologia, IBRAG, Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), Rua São Francisco Xavier, PHLC, sala 220, 20550900, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

Dirigindo sem saber  
 Curva, curva, curva  
 Ops, uma multa  
 Mais uma curva  
 Estalo nos ouvidos  
 E cheguei!  
 Vim pelas plantas:  
*Baccharis* das folhas pequenas  
*Chusquea* dos estômatos bobos  
*Achyrocline* dos pelinhos brancos  
 A *Cortaderia* que corta  
 A MALV que não é malvácea  
 Vim pelas plantas  
 Mas, encontrei mais...

De 3h às 3h  
 As estrelas da madrugada  
 Eventualmente a lua cheia  
 O ar puro, a neblina  
 A geada, o frio  
 O vento gelado  
 A água gelada  
 O metal gelado  
 Tudo gelado  
 Os dedos inchados!  
 Não escrevem, nem abrem portas...  
 Carro, aquecedor, chocolate quente  
 Ahhhh, e felicidade fácil

O sol já vai nascer  
 Os pássaros curiosos acordam  
 Ah, o sol...  
 Esquenta, mas também queima  
 Como as lagartas de fogo  
 O guarda sol azul e branco  
 O céu azul e branco  
 Às vezes todo branco  
 Relâmpagos e chuva  
 Chuva, não!... chuva, não...

Pôr do sol  
 Laranja, ou vermelho, ou rosa  
 Chaleira no fogo  
 Cozinha suando  
 Lenha estalando  
 Lareira pra assar pinhão  
 Queijo, vinho, sono  
 E ele...  
 O silêncio das montanhas

Às vezes o silêncio diz  
 mais que todas as palavras  
 O silêncio, revela o que carrego  
 Plantas secas  
 Cilindros vazios  
 Mas, o coração cheio...  
 De saudades

O Itatiaia - *Ilaíne S. Matos*<sup>1</sup>  
 (Rio de Janeiro, 07 de julho de 2017)



<sup>1</sup> Foto: Agulhas Negras, Parque Nacional do Itatiaia, Rio de Janeiro. A autora, 2017.

Dedico este trabalho a todos aqueles que se dispõem a desvendar os segredos dos Campos de Altitude. Esse ambiente simultaneamente tão diverso e adverso, pelo qual eu me encantei à primeira vista.

## AGRADECIMENTOS

Depois de uma longa jornada de quatro anos eu descobri que para ser doutora em Ecologia é preciso aprender muito mais do que ser ecóloga. É preciso ser um pouco de fotógrafa, motorista, cozinheira, decoradora, pintora de aquarelas, maratonista, programadora, mecânica, professora, anatomista, padeira, tradutora, escritora, trilheira, organizadora de festas surpresas e até depiladora de folhas. Obviamente eu não aprendi a ser e a fazer tudo isso sozinha. Pelo contrário, tive a imensa sorte de ter ao meu redor pessoas sempre dispostas a me ajudar, as quais agradeço agora.

Agradeço aos gestores do Parque Nacional do Itatiaia, particularmente ao Léo Nascimento, pela imensa solicitude e por nos disponibilizar um quarto na Casa de Pedra. Finalizar cada um dos meus trabalhos de campo aos pés de uma lareira, tomando chocolate quente e assistindo a pores do sol espetaculares foi certamente um privilégio que devo a vocês.

Muito obrigada aos meus colegas do Laboratório de Ecologia Vegetal por me proporcionarem um ambiente de trabalho tão agradável e construtivo. Obrigada também a todos do 'Ecosystem Lab.', pela receptividade e pelos conhecimentos compartilhados. Agradeço à Mayara Assis (pelas nossas conversas sobre Campos de Altitude e por me guiar ao Pico da Bandeira); ao Izar Aximoff (por me dar suporte na minha primeira viagem como motorista); e aos demais alunos de pós-graduação que trilharam essa jornada junto comigo.

Minha gratidão sincera aos 43 corajosos que me ajudaram nos trabalhos de campo. Alguns dos quais tiveram que viajar num carro dirigido por mim, depois acordaram às 3h da madrugada e enfrentaram chuva, vento, neblina, radiação UV extrema, lagartas de fogo, descargas elétricas e frio (mas muuuito frio mesmo, de - 9°C!). Essa tese não existiria sem vocês! Um agradecimento especial a Walquíria Felipe, por sua ajuda incondicional em campo e também no laboratório, depilando e diafanizando dezenas de folhas comigo.

Sou extremamente grata a todos os meus alunos da Universidade Federal do Rio de Janeiro, foi uma experiência maravilhosa ensinar e aprender com vocês durante os dois anos como prof<sup>a</sup> substituta de Fisiologia Vegetal.

Muito obrigada a todos os meus professores que compartilharam seus conhecimentos comigo. Em especial, aos que participaram da minha banca de

qualificação (Jerônimo Boelsus, Felipe Melo e Tim Moulton) e de defesa de doutorado (André Dias, Cleiton Eller, Eduardo Arcoverde e Jayme Prevedello).

Um agradecimento especial a prof<sup>a</sup>. Dulce Mantuano, que mais do que minha chefe, se tornou meu modelo de profissional. Se um dia eu atingir meu sonho de ser uma professora universitária, gostaria de fazê-lo com a mesma dedicação que você.

Agradeço especialmente também a prof<sup>a</sup> Imma Oliveras por aceitar fazer parte desse trabalho. Obrigada por toda a atenção dedicada e pelos ensinamentos compartilhados. Os seis meses como pesquisadora visitante na Universidade de Oxford foram um dos períodos mais desafiadores da minha vida, de imenso crescimento tanto profissional quanto pessoal.

Bruno Rosado, faltam-me palavras adequadas para descrever tamanha gratidão! Você foi um excelente orientador, soube cobrar, criticar, elogiar, encorajar e desafiar na medida certa. Mas, além de orientador, você foi também um verdadeiro amigo, que não mediu esforços para me proporcionar oportunidades incríveis. Foi um trabalho árduo, mas também muito prazeroso, e espero que nossa parceria continue. Se antes eu já te admirava; hoje, depois de ver toda a sua garra para enfrentar os desafios que passamos nesses últimos anos, minha admiração quadruplicou!

Agradeço à minha família (João, Eliane, Kelita, John e Bianca) pelo eterno apoio, e por estarem comigo mesmo estando à quilômetros de distância; e aos meus amigos, em especial ao Luis Fellipe, por se tornar minha família no Rio de Janeiro.

Por fim, agradeço aos Campos de Altitude por existirem, e por encherem meu coração de paz e de felicidade todas as vezes que eu tenho o privilégio de visitá-los.



## RESUMO

A intensificação dos eventos de secas poderá exacerbar a perda global de biodiversidade, aumentando as taxas de extinção local de espécies. A identificação de quais espécies serão mais sensíveis, e de quais propriedades regulam sua sensibilidade é essencial para se prever os impactos da seca sobre o funcionamento dos ecossistemas. Abordagens ecológicas, como a do triângulo CSR do Grime (competição/tolerância ao estresse/ruderalidade) utilizam características econômicas e regenerativas para prever como as espécies respondem a estresses e distúrbios; enquanto que abordagens fisiológicas, como o esquema de Levitt (evitação/tolerância/escape), se baseiam em características hidráulicas para propor uma explicação mais mecanicista do modo como as plantas respondem as limitações de recursos. Neste estudo, nós propomos a integração dessas duas abordagens, conjuntamente ao uso de índices de originalidade funcional (os quais descrevem como as espécies se distribuem dentro e entre as estratégias) para melhor descrever a resposta das plantas a seca. Para tanto, nós mensuramos 15 características econômicas, hidráulicas e regenerativas em 76 espécies de plantas (ervas e arbustos) dos *Campos de Altitude* do Parque Nacional do Itatiaia (RJ, Brasil), a fim de: (i) descrever as estratégias eco-fisiológicas de resposta das plantas a seca; (ii) acessar a estabilidade da comunidade vegetal sob distintos cenários de perda de espécies; e (iii) identificar as espécies e estratégias mais originais, as quais devem receber prioridade de conservação. Nós identificamos três estratégias eco-fisiológicas: *S-tolerantes*, espécies com estratégia conservativa de uso dos recursos, as quais podem tolerar a desidratação e manter sua atividade fisiológica sob baixos potenciais hídricos; *CR- escape/evitadoras*, espécies ruderais e competidoras com uma estratégia aquisitiva de recursos, as quais podem evitar a desidratação através da absorção de água da neblina e/ou escapar a desidratação através da rebrota após a seca; e *CS-escape/evitadoras*, espécies com um misto de características de competição e tolerância ao estresse, as quais podem evitar a desidratação por meio do armazenamento de água nas folhas e/ou escapar a desidratação produzindo sementes maiores. A originalidade funcional se distribuiu desigualmente entre as espécies e estratégias. Conseqüentemente, a estabilidade da comunidade em resposta a seca diferiu entre os cenários de extinção de espécies. De modo que, a extinção de espécies *S-tolerantes* e *CR-escape/evitadoras* resultou em maior impacto sobre a estabilidade do que a perda de espécies *CS- escape/evitadoras*.

*Síntese:* A integração de estratégias eco-fisiológicas e índices de originalidade funcional, proposta neste estudo, constitui uma abordagem promissora para antecipar os efeitos das secas sobre a estabilidade das comunidades vegetais, bem como para assinalar espécies prioritárias para conservação.

**Palavras-chaves:** absorção foliar de água, ecologia funcional, originalidade funcional, resiliência ecológica, resistência a seca, teoria do triângulo CSR.

Este trabalho é uma versão adaptada da tese de doutorado de Ilaíne S. Matos intitulada 'Estabilidade de comunidades vegetais diante das mudanças climáticas: o efeito da diversidade funcional e das fontes alternativas de água na resposta das vegetações campestres à seca'. A tese foi desenvolvida no Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução da Universidade do Estado do Rio de Janeiro - UERJ, sob orientação do Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado; e sob financiamento da Rufford Foundation e da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior- CAPES. A versão integral da tese está disponível no site da biblioteca da UERJ: [http://catalogo-redesirius.uerj.br/sophia\\_web/](http://catalogo-redesirius.uerj.br/sophia_web/)

## ABSTRACT

A future climate with more extreme droughts might exacerbate the global biodiversity crisis by increasing local species extinctions. Identifying which species would be more prone to extinction, and which properties could regulate their differential stability is, therefore, essential to predict the effects of dryer conditions over ecosystem functioning. Broad-scale ecological approaches, such as Grime's CSR scheme (competitor/stress-tolerant/ruderal) employs economic and regenerative traits to predict species responses to both disturbances and stresses; whereas physiological approaches, such as Levitt's scheme (avoidance/tolerance/escape) uses hydraulic traits to provide a more mechanistic explanation of how plants respond to resource shortages. Here we proposed a new framework integrating eco-physiological strategies and functional originality indices (which describes how co-existing species are distributed within and across strategies) to describe plant responses to drought. We measured 15 economic, hydraulic and regenerative traits in 76 plant species (herbs and shrubs) from the *Campos de Altitude* (Itatiaia National Park, RJ, Brazil) in order to: (i) describe the eco-physiological strategies of plants response to drought; (ii) assess the community stability under distinct scenarios of species loss; and (iii) identify the most original species and strategies, which conservation priorities should be assigned to. We identified three eco-physiological strategies: *S-tolerator*, species with a resource- conservative strategy, which are able to tolerate dehydration and to maintain physiological activity under lower water potentials; *CR-escapers/avoiders*, ruderal and competitor species with an acquisitive strategy, which can avoid dehydration by absorbing fog through their leaves and/or can escape dehydration by resprouting after drought cessation; and *CS-escapers/avoiders*, species with both competitor and stress- tolerance traits, which can avoid dehydration by storing water (leaf succulence) and/or can escape dehydration by producing larger seeds. Functional originality was unevenly distributed across species and strategies. Consequently, community stability differed depending on the scenario of species loss. Thus, extinction of S-tolerators and CR- escapers/avoiders would result in greater impacts on the community functioning than the loss of CS species.

*Synthesis:* The integration of eco-physiological strategies and functional originality indices in a single approach, as proposed here, is a promising tool to anticipate the effects of droughts on plant communities, and so to assign conservation priorities.

**Key-words:** CSR triangle theory, drought resistance, ecological resilience, foliar water uptake, functional ecology, functional originality.

This study is an adapted version of Ilaíne Matos' PhD thesis entitled "Plant community stability under climate change: the effect of functional diversity and alternative sources of water on grasslands response to drought". It was developed under the Post-graduate Program of Ecology and Evolution at the State University of Rio de Janeiro - UERJ, under supervision of Prof. PhD Bruno Henrique Pimentel Rosado; and it received financial support from Rufford Foundation and from Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior- CAPES. A full version of the PhD thesis is available online at the website of the UERJ library: [http://catalogo-redesirius.uerj.br/sophia\\_web/](http://catalogo-redesirius.uerj.br/sophia_web/)

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1:</b> Respostas de três comunidades hipotéticas a um evento de seca.....	11
<b>Figura 2:</b> Diagrama conceitual exemplificando os efeitos de diferentes conjuntos de características (da seca, abióticas e bióticas) sobre a estabilidade de comunidades vegetais em resposta a um evento de seca.....	12
<b>Figura 3:</b> Índices de originalidade funcional computados com base na posição das espécies no espaço funcional.....	14
<b>Figura 4:</b> Estratégias ecológicas para três espécies de plantas dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia.....	16
<b>Figura 5:</b> Localização da área de estudo, dentro dos limites da unidade de conservação federal Parque Nacional do Itatiaia.....	21
<b>Figura 6:</b> Médias mensais de temperatura e umidade relativa do ar, e precipitação acumulada para a área de estudo, durante o período de estudo.....	22
<b>Figura 7:</b> Intensidade dos eventos de seca na área de estudo durante o período de 1958 a 2017.....	23
<b>Figura 8:</b> Caracterização dos eventos de neblina para a área de estudo, durante o período de março 2015 a novembro 2016.....	25
<b>Figura 9:</b> Médias mensais de conteúdo volumétrico de água no solo e temperatura do solo à profundidade de 20 cm na área de estudo.....	26
<b>Figura 10:</b> A vegetação dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia.....	27
<b>Figura 11:</b> Fotos das 76 espécies de plantas vasculares ocorrentes nos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia e avaliadas neste estudo.....	30
<b>Figura 12:</b> Mensuração das características econômicas, hidráulicas e regenerativas..	32
<b>Figura 13:</b> Características funcionais, frequência e classificação CSR para a espécie <i>Hypochaeris lutea</i> (Asteraceae).....	39
<b>Figura 14:</b> Características funcionais, frequência e classificação CSR para a espécie <i>Baccharis uncinella</i> (Asteraceae).....	40
<b>Figura 15:</b> Características funcionais, frequência e classificação CSR para a espécie <i>Chusquea pinifolia</i> (Poaceae).....	41
<b>Figura 16:</b> Características funcionais, frequência e classificação CSR para a espécie <i>Chionolaena capitata</i> (Asteraceae).....	42
<b>Figura 17:</b> Características funcionais, frequência e classificação CSR para a espécie	43

<i>Cortaderia modesta</i> (Poaceae).....	
<b>Figura 18:</b> Características funcionais, frequência e classificação CSR para a espécie <i>Eryngium glaziovianum</i> (Apiaceae).....	44
<b>Figura 19:</b> Características funcionais, frequência e classificação CSR para a espécie <i>Leptostelma maximum</i> (Asteraceae).....	45
<b>Figura 20:</b> Características funcionais, frequência e classificação CSR para a espécie <i>Mikania glaziovii</i> (Asteraceae).....	46
<b>Figura 21:</b> Características funcionais, frequência e classificação CSR para a espécie <i>Machaerina ensifolia</i> (Cyperaceae).....	47
<b>Figura 22:</b> Características funcionais, frequência e classificação CSR para a espécie <i>Pleroma hospita</i> (Melastomataceae).....	48
<b>Figura 23:</b> Características funcionais, frequência e classificação CSR para a espécie <i>Gamochaeta purpurea</i> (Asteraceae).....	49
<b>Figura 24:</b> Características funcionais, frequência e classificação CSR para a espécie <i>Achyrocline satureioides</i> (Asteraceae).....	50
<b>Figura 25:</b> Estratégias eco-fisiológicas para 51 plantas dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia.....	51
<b>Figura 26:</b> Originalidade funcional (Singularidade e Distintividade) para 51 espécies de plantas dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia.....	52
<b>Figura 27:</b> Cenários de extinção das estratégias eco-fisiológicas e seus efeitos sobre a originalidade funcional da comunidade vegetal dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia.....	53
<b>Figura 28:</b> Relação entre os índices de originalidade funcional para cada estratégia eco-fisiológica.....	54

# SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO</b> .....	10
<b>MATERIAIS &amp; MÉTODOS</b> .....	20
Área de estudo e espécies avaliadas.....	20
Mensuração das características funcionais.....	27
Identificação das estratégias eco-fisiológicas de resposta a seca.....	30
Avaliação da originalidade e da estabilidade da comunidade em resposta a seca.....	33
<b>RESULTADOS</b> .....	37
Estratégias eco-fisiológicas de resposta a seca.....	37
Originalidade e estabilidade da comunidade em resposta a seca.....	38
<b>DISCUSSÃO</b> .....	55
Como as plantas dos Campos de Altitude enfrentam a seca?.....	55
Como os eventos de seca podem afetar a diversidade funcional dos Campos de Altitude?.....	58
Quais são as espécies mais originais e prioritárias para conservação?.....	60
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	62
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	64
<b>APÊNDICE A</b> – Guia funcional das plantas dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia.....	69
<b>APÊNDICE B</b> – Lista das 76 espécies de plantas dos Campos de Altitude.....	75

# INTRODUÇÃO

As atividades humanas têm provocado o progressivo aumento nas concentrações atmosféricas de gases do efeito estufa, levando ao aquecimento da superfície terrestre e a intensificação do ciclo hidrológico no nível global<sup>1</sup>. Como consequência, se observam alterações na quantidade, sazonalidade, variabilidade e extremidade do regime de chuvas, bem como mudanças na contribuição relativa das diferentes fontes de água - chuva, neve, neblina e orvalho<sup>2,3</sup>. Até o final deste século, prevê-se que a frequência dos eventos de seca triplicará, ao mesmo tempo em que a proporção de superfície terrestre sujeita a seca passará de 1 para 30%<sup>4,5</sup>.

Em diversos tipos de vegetação a água já constitui um dos principais recursos limitantes ao desenvolvimento das plantas<sup>6</sup>. Esta limitação poderá, então, se agravar no futuro; provocando redução no crescimento, aumento da mortalidade, e mudanças na fenologia (e.g. período de floração e frutificação), na distribuição espacial e nas interações das plantas entre si e com outros organismos<sup>7,8</sup>. Por isso, uma questão central na Ecologia tem sido identificar quais sistemas biológicos (i.e. espécies, populações, comunidades, biomas) serão mais sensíveis as secas; e quais os mecanismos responsáveis por determinar os seus distintos graus de **estabilidade**<sup>9,10</sup>; ou seja, é preciso desvendar o porquê alguns sistemas são resistentes (i.e. se mantêm inalterados durante o evento de seca), outros são resilientes (i.e. conseguem se recuperar após o término do evento de seca), enquanto que outros simplesmente sucumbem em resposta as secas (**Figura 1**)<sup>11,12</sup>

## ESTABILIDADE:

capacidade de um sistema persistir num determinado estado de equilíbrio mesmo após ter sido sujeito a uma perturbação

**DÉFICIT DE PRESSÃO DE VAPOR (VPD):** é a diferença entre a pressão exercida pela quantidade de vapor de água existente no ar e a pressão

máxima que pode ser alcançada. Quanto menor o VPD, maior a quantidade de

Três principais conjuntos de fatores (**Figura 2A**) têm sido apontados como responsáveis pela variação na estabilidade comunidades vegetais em resposta as secas<sup>13-15</sup>:

*Características do evento de seca:* como a duração (e.g. quantidade de dias consecutivos sem chuva), intensidade

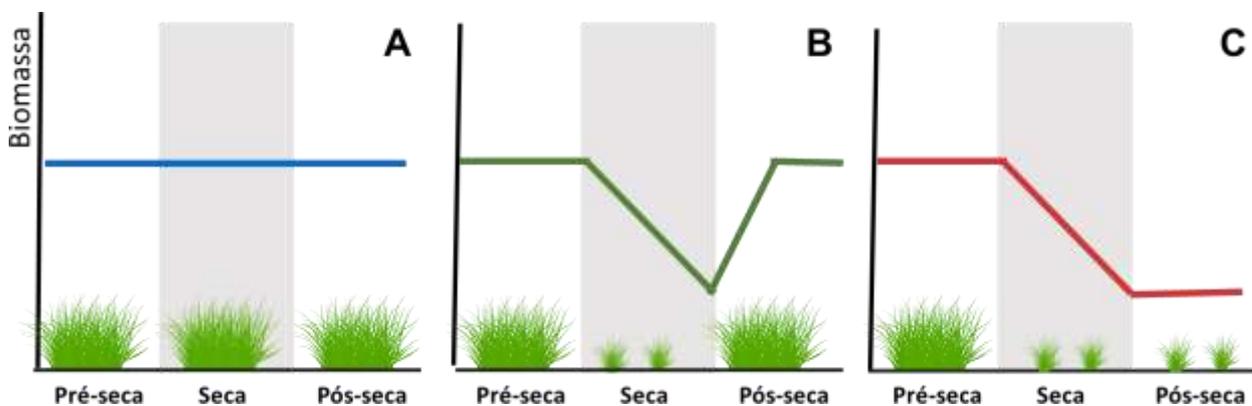
o quanto a redução na precipitação difere da média histórica de precipitação para uma dada localidade) e

frequência (e.g. intervalo de tempo entre secas consecutivas);

(2) *Características abióticas*: como fatores climáticos (e.g. temperatura e umidade relativa do ar, **déficit de pressão de vapor**, vento, radiação); topográficos (e.g. inclinação do terreno) e edáficos (e.g. tipo, textura e profundidade do solo) que medeiam como a redução na quantidade de chuvas se traduz numa redução na quantidade de água disponível no solo para as plantas;

**ESTRESSE HÍDRICO:**  
discrepância entre o suprimento e a demanda de água para a planta, o que resulta em limitações hidráulicas ao seu pleno desenvolvimento

(3) *Características bióticas*: como o nível de diversidade da vegetação, que vai determinar se o déficit de água no solo se traduzirá (ou não) num **estresse hídrico** para as plantas.



**Figura 1:** Respostas de três comunidades hipotéticas a um evento de seca. (A) comunidade resistente a seca: a biomassa se mantém inalterada durante o evento de seca; (B) comunidade resiliente a seca: a biomassa é reduzida durante a seca. Mas, a comunidade tem a capacidade de produzir nova biomassa após a seca. Retornando aos valores iniciais (pré-seca) de biomassa; (C) comunidade sensível (instável) a seca: a biomassa é reduzida durante a seca; e, mesmo após as condições retornarem ao normal, a comunidade é incapaz de retornar aos valores iniciais de biomassa.

A **Figura 2 B-D** exemplifica os efeitos desses três conjuntos de fatores, comparando a estabilidade, em termos de produção de biomassa, entre duas comunidades hipotéticas (A e B) em resposta a um evento de seca. No primeiro caso (**Figura 2B**), as duas comunidades são idênticas nas características bióticas (e.g.

**diversidade funcional**) e abióticas (e.g. VPD). Porém, a comunidade

B exibe menor estabilidade (i.e. maior perda de biomassa em resposta a seca) simplesmente por ter sido submetida a uma

seca de maior duração. No segundo caso (**Figura 2C**), as

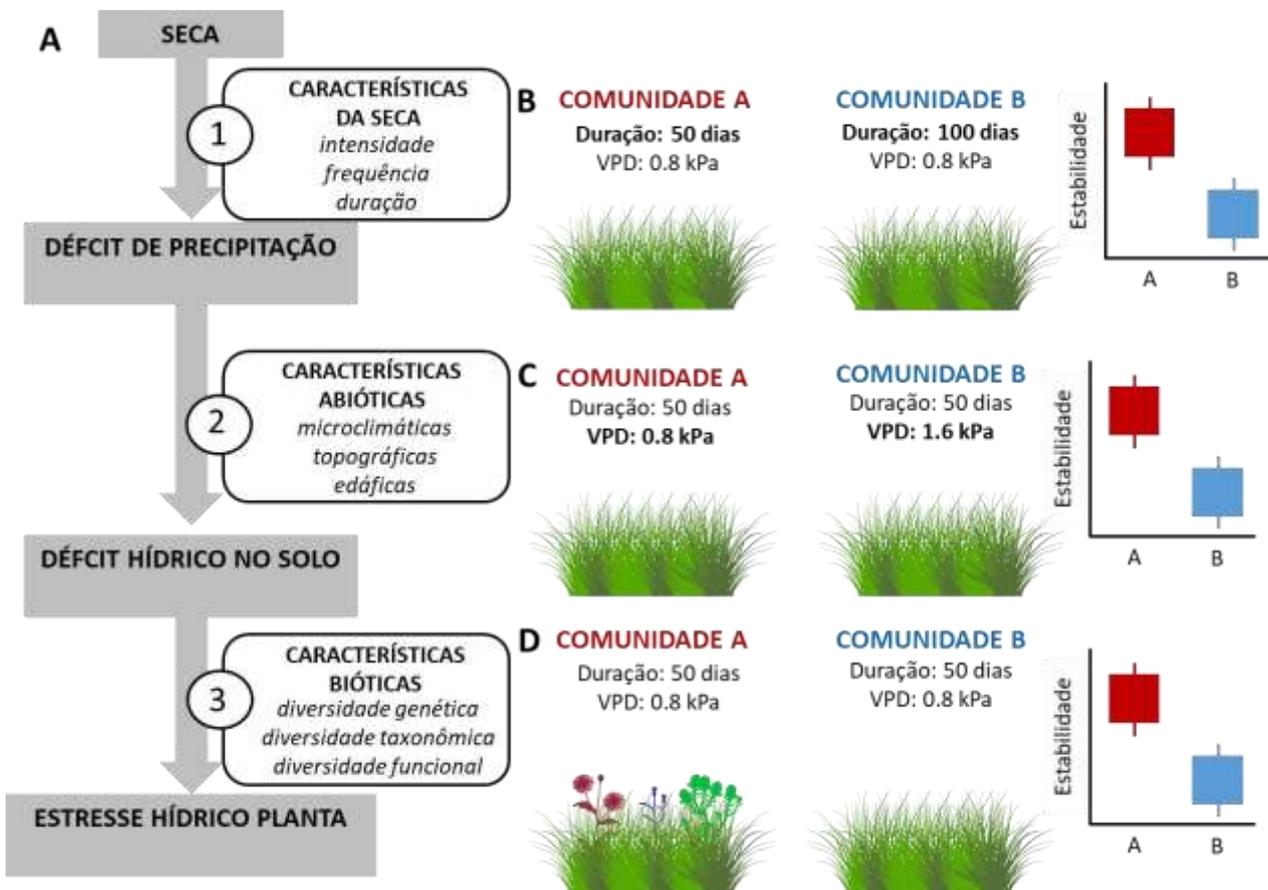
comunidades apenas diferem em relação a característica abiótica (VPD). O maior VPD na comunidade B resulta em uma

maior demanda evaporativa, menor disponibilidade de água no solo,

**DIVERSIDADE FUNCIONAL:**

amplitude de variação das características funcionais presentes em uma determinada comunidade

menor produção de biomassa durante a seca, e conseqüentemente, menor estabilidade. Por fim, no terceiro caso (**Figura 2D**), as comunidades são submetidas a secas com características semelhantes e tem mesmo VPD. Mas, diferem quanto a diversidade funcional. Assim, a estabilidade da comunidade B é novamente menor, pois ela exibe menor diversidade funcional, sendo dominada por uma espécie que é sensível a seca; enquanto a comunidade A exibe maior diversidade funcional, sendo composta por espécies com diferentes graus de dominância e com distintas estratégias para lidar com a escassez de água.



**Figura 2:** Diagrama conceitual exemplificando os efeitos de diferentes fatores sobre a estabilidade, em termos de produção de biomassa, de duas comunidades vegetais hipotéticas (A e B) em resposta a um evento de seca. (A) a estabilidade das comunidades vegetais em resposta a seca depende de pelo menos três conjuntos de características: da seca, abióticas e bióticas; (B) comunidades A e B exibem características abióticas (VPD – déficit de pressão de vapor) e bióticas (diversidade funcional) idênticas; mas, a comunidade B exibe menor estabilidade por ter sido submetida a uma seca de maior duração (100 dias), do que a comunidade A (50 dias); (C) comunidades A e B foram submetidas a secas de mesma duração e tem mesma diversidade funcional; mas, a comunidade B exibe menor estabilidade por ter sido submetida a uma maior demanda evaporativa (maior VPD) durante o evento de seca; (D) comunidades A e B foram submetidas a secas idênticas e tem mesmas características abióticas; mas, a comunidade B exibe menor estabilidade por ser dominada por uma espécie sensível a seca (menor diversidade funcional); enquanto que a comunidade A é constituída por uma diversidade de espécies que exibem diferentes estratégias para lidarem com o déficit hídrico no solo (maior diversidade funcional).

Deste modo, a estabilidade das comunidades em resposta a seca depende de quantas estratégias funcionais diferentes coexistem, e do modo como as espécies dominantes (espécies mais abundantes) e subordinadas (espécies menos abundantes) se encontram distribuídas dentro e entre essas estratégias<sup>16</sup>. Em geral, como as espécies dominantes contribuem muito mais para a biomassa total da comunidade, espera-se que elas exerçam também uma maior contribuição para a manutenção da estabilidade em resposta a estresses e distúrbios (*hipótese da proporcionalidade de massas*<sup>17</sup>). Logo, comunidades dominadas por espécies sensíveis a seca devem exibir menor estabilidade, do que comunidades dominadas por espécies resistentes e/ou resilientes. As comunidades dominadas por espécies sensíveis podem se recuperar; caso, após a seca, alguma das espécies subordinadas seja capaz de produzir nova biomassa, compensando a biomassa perdida durante a seca, e assumindo o papel de nova dominante (*efeitos compensatórios*). Quanto maior a diversidade funcional da comunidade, maior a probabilidade de que pelo menos uma das espécies subordinadas seja capaz de realizar esses efeitos compensatórios; e, conseqüentemente maior tende a ser a estabilidade<sup>18,19</sup>. Isso resulta numa relação positiva entre a diversidade funcional e a estabilidade das comunidades, não só em resposta a seca; mas também em resposta a vários outros tipos de perturbações<sup>20</sup>.

Uma das maneiras de se determinar a diversidade funcional de uma comunidade, é com base na posição em que suas espécies ocupam no espaço funcional, ou seja, no espaço definido pelas características dessas espécies (**Figura 3**)<sup>21,22</sup>. Nesse espaço funcional o grau de proximidade espacial entre as espécies reflete o grau de similaridade entre as suas características. Uma espécie pode ter características redundantes, ou seja, características que são compartilhadas com outras espécies dentro da comunidade (**Figura 3A**); ou pode ter características muito singulares (**Figura 3B**). Similarmente, uma espécie pode ter características muito próximas aos valores médios da comunidade; e, portanto, se localizar perto do centro do espaço funcional (**Figura 3A**); ou pode ter características muito distintas do restante da comunidade (**Figura 3B**). Se assumirmos que as espécies com características mais originais (mais distintas e/ou singulares) também

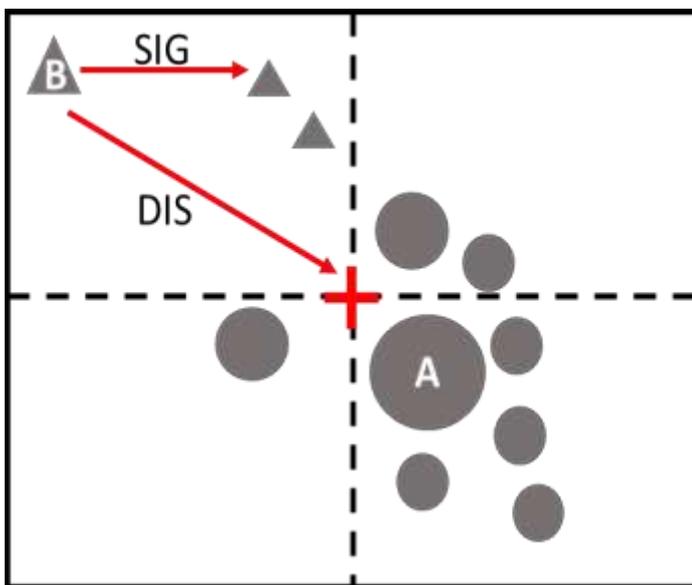
vão desempenhar funções mais originais; isto é, funções que não podem ser exercidas por outras espécies naquela comunidade<sup>21</sup>. Então, a extinção de uma espécie indistinta e não-singular (**Figura 3A**) não traria grandes impactos sobre o

#### SERVIÇOS

**ECOSSISTÊMICOS:** benefícios que os seres humanos podem obter, direta ou indiretamente, a partir dos ecossistemas

funcionamento do sistema, pois haveria outras espécies redundantes que poderiam desempenhar funções similares. Já a perda de uma espécie distinta e singular (**Figura 3B**) necessariamente resultaria em homogeneização funcional (i.e. perda de diversidade funcional), com consequentes prejuízos ao pleno funcionamento do sistema<sup>23</sup>.

Logo, em estratégias conservacionistas que visem a manutenção das funções dos ecossistemas e a provisão de **serviços ecossistêmicos** - mais do que a simples preservação de algumas espécies carismáticas - esses índices de originalidade funcional (i.e. distintividade e singularidade) poderiam ser utilizados para definir prioridades de conservação. Maiores recursos deveriam ser destinados a preservação das espécies mais originais, cujas características exibidas e/ou funções desempenhadas dentro da comunidade são insubstituíveis<sup>24</sup>.



**Figura 3:** Índices de originalidade baseados na posição das espécies no espaço funcional (i.e. espaço definido pelas características funcionais das espécies). Neste espaço cada ponto (círculos e triângulos) representa uma espécie, e o tamanho reflete a abundância relativa na comunidade (pontos maiores = espécies dominantes; pontos menores = espécies subordinadas). SIG - singularidade: indica se as características daquela espécie são únicas, ou são compartilhadas com outras espécies; sendo obtido como a distância de cada espécie em relação ao seu vizinho mais próximo; DIS – distintividade: indica o quanto as características de uma espécie diferem em relação aos valores médios da comunidade; sendo obtida como a distância de cada espécie em relação ao centro do espaço funcional (cruz vermelha); A: espécie

dominante, não-singular e indistinta; B: espécie subordinada, singular e distinta.

O grande desafio em se aplicar essa abordagem, contudo, tem sido identificar e validar um conjunto de **características funcionais** que seja, de fato, adequado para descrever o espaço funcional onde as espécies serão alocadas<sup>25,26</sup>. Como as respostas das plantas à seca operam em diferentes escalas temporais (de instantânea a evolutiva)<sup>14</sup> e espaciais (do genoma ao indivíduo como um todo)<sup>27,28</sup>, não existe uma única característica que isoladamente seja capaz de prever o grau de sensibilidade das plantas a seca. A descrição das estratégias depende da seleção de múltiplas características, cuja escolha sempre envolve um balanço entre acurácia de predição e

facilidade de mensuração. Em geral, as características que influenciam diretamente no desempenho dos indivíduos e que, portanto, tem alto poder preditivo, são de difícil mensuração (*'hard traits'*); já as características de fácil mensuração (*'soft traits'*), que podem ser rapidamente obtidas para um grande número de espécies, usualmente tem baixa capacidade preditiva<sup>29</sup>.

Características foliares de fácil mensuração, como área foliar (i.e área total de um dos lados de uma folha, LA), área foliar específica (i.e área foliar dividida pela massa seca da folha, SLA), e conteúdo de massa seca foliar (i.e massa seca da folha dividida pela massa fresca, LDMC), tem sido propostas como potenciais descritoras da resposta das plantas à seca<sup>29,30</sup>. Por exemplo, essas três *características econômicas* (LA, SLA e LDMC), inicialmente

#### CARACTERÍSTICAS

#### FUNCIONAIS:

Características fenológicas, morfológicas, anatômicas ou fisiológicas mensuradas no nível de indivíduo, que estão relacionadas a

alguma função, e que tem

impactos diretos ou

indiretos sobre o sucesso

reprodutivo dos

#### ESPECTRO ECONÔMICO FOLIAR

gradiente definido por uma série de demandas conflitantes entre características relacionadas à assimilação e alocação de carbono; que estabelece num extremo espécies com uma estratégia aquisitiva de recursos (rápidas), e no outro, espécies com

utilizadas para descrever a estratégia das plantas em termos de assimilação e alocação de carbono e para posicioná-las ao longo do **espectro econômico foliar**<sup>30</sup>, tem sido usadas também para classificar as espécies de acordo com a suas *estratégias ecológicas* no triângulo CSR: em competidoras (C), tolerantes ao estresse (S) e ruderais (R)<sup>31</sup>.

Segundo a teoria do triângulo CSR<sup>32</sup>, existe um **trade-off** (i.e. demanda conflitante) triplo entre a

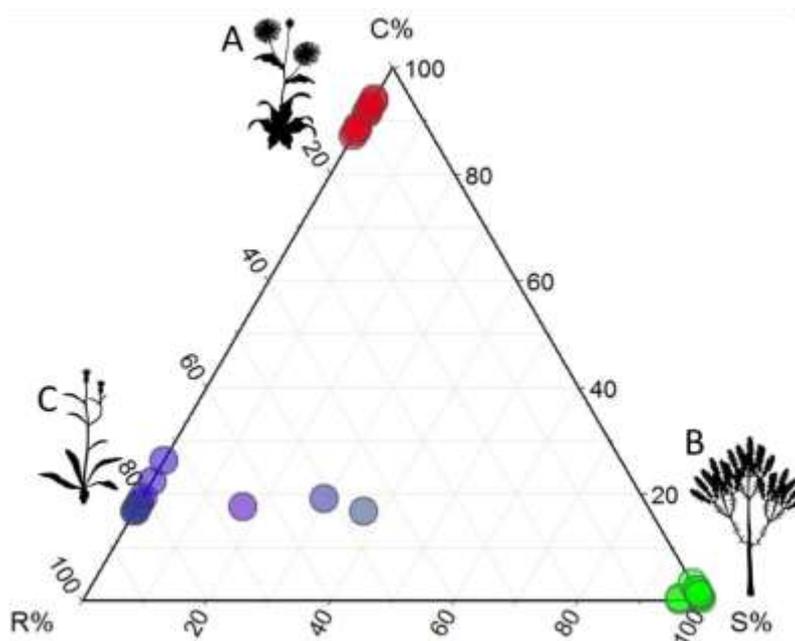
capacidade das plantas competir por recursos; regenerar após distúrbios e sobreviver a condições de estresse. Assim, a depender das suas

características e das suas proporções relativas de cada uma dessas três estratégias ecológicas primárias, as plantas podem ser alocadas no triângulo CSR (**Figura 4**). Nesse triângulo, as espécies ruderais são organismos pequenos (menor LA), com ciclo de vida curto, crescimento rápido e uma estratégia aquisitiva de recursos (maior SLA, menor LDMC). Essas espécies investem principalmente no crescimento reprodutivo para assegurar uma rápida recuperação em ambientes frequentemente sujeitos a distúrbios.

Em resposta a seca, elas devem investir na produção de sementes com mecanismos de 1  
dormência. Essas sementes podem permanecer dormentes durante todo o período de  
seca, e só germinarem quando as condições de disponibilidade de água no solo voltarem  
ao normal<sup>31-33</sup>. Já as espécies competidoras são organismos

grandes (maior LA) com ciclo de vida longo e taxas de crescimento intermediário. Elas exibem também uma estratégia aquisitiva de recursos (maior SLA, menor LDMC); mas ao invés de investirem no crescimento reprodutivo, elas priorizam o crescimento vegetativo, a fim de maximizar a captação de recursos. Isso resulta numa alta habilidade competitiva em ambientes ricos em recursos e não sujeitos a distúrbios. Em resposta a seca, ao invés de alocarem recursos na produção de sementes, elas investiriam no crescimento vegetativo. Por exemplo, elas poderiam investir no crescimento radicular para maximizar a captura da água contida em camadas mais profundas do solo<sup>31-33</sup>. Por fim, as espécies tolerantes ao estresse são organismos pequenos (menor LA), que exibem um ciclo de vida longo, crescimento lento, e características econômicas relacionadas a um uso mais conservativo dos recursos (menor SLA, maior LDMC). Essa estratégia conservativa possibilita a conservação de processos metabólicos e a sobrevivência sob condições estressantes, a despeito tanto do crescimento vegetativo, quanto do reprodutivo. Logo, se submetidas à seca as espécies tolerantes ao estresse devem priorizar o uso conservativo da água. Por exemplo, fechando seus estômatos para minimizar a perda de água por transpiração<sup>31-</sup>

33.



**Figura 4:** Exemplo de aplicação do triângulo CSR, para a classificação das estratégias ecológicas de três espécies de plantas dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia (RJ, Brasil). (A) *Leptostelma maximum* (Asteraceae) – competidora; (B) *Hypochaeris lutea* (Asteraceae) – ruderal; (C) *Baccharis uncinella* (Asteraceae) – tolerante ao estresse. No triângulo CSR cada ponto representa um indivíduo, e a coloração dos pontos reflete o seu grau de competitividade (vermelho), tolerância ao estresse (verde) e ruderalidade (azul).

Embora esse esquema CSR seja de grande valor operacional num contexto ecológico e seja útil para predizer quais plantas são capazes de lidar com a escassez de recursos, ele não fornece uma explicação mais detalhada do porquê e do como as

espécies em diferentes estratégias respondem a seca do modo como elas o fazem<sup>34</sup>. Por exemplo, uma das críticas acerca dessa teoria é que apesar de espécies suculentas (i.e. espécies com folhas grandes, espessas e com alto conteúdo de água) e esclerófilas (i.e. espécies com folhas pequenas, duras e com baixo conteúdo de água) lidarem com a escassez hídrica através de mecanismos muito diferentes, elas representam estratégias convergentes em termos de uso de recursos. Ambas apresentam uma estratégia conservativa e exibem uma alocação preferencial de recursos para armazenamento ao invés de crescimento, logo ambas devem ser classificadas como tolerantes ao estresse no triângulo CSR<sup>35</sup>.

Por isso, abordagens fisiológicas têm sido utilizadas a fim de descrever as respostas das plantas a seca de uma maneira mais mecanicista. Ao invés das características econômicas de fácil mensuração, as *estratégias fisiológicas* são descritas através de *características hidráulicas*<sup>29</sup>. Apesar das dificuldades de mensuração (i.e. necessidade de procedimentos laboratoriais demorados e/ou equipamentos caros e sofisticados); as características hidráulicas tem a grande vantagem de refletirem funções fisiológicas diretamente

#### CAVITAÇÃO:

formação de bolhas de ar dentro dos vasos de xilema, as quais podem se expandir e bloquear o transporte de água (embolia)

relacionadas com o modo como as plantas adquirem, transportam e utilizam a água<sup>29,36</sup>. Essas características incluem, por exemplo, a habilidade das plantas em controlar as trocas gasosas (e.g. condutância estomática) e de assegurar a integridade do sistema hidráulico sob condições de déficit hídrico (e.g. vulnerabilidade do xilema à **cavitação**)<sup>37-39</sup>.

#### ANISO – ISOHÍDRICO:

Plantas podem exibir um contínuo entre um comportamento isohídrico, no qual os estômatos se fecham mais prontamente em resposta a seca, de modo a reduzir a perda de água por transpiração e manter

o potencial hídrico; ou anisohídrico, no qual os estômatos se mantêm abertos por mais tempo, de modo a manter o ganho de carbono e a fotossíntese. Mas, resultando em maior perda de água e reduções no potencial hídrico.

O esquema de tolerância/evitação/escape proposto por Levitt<sup>40</sup> é uma das abordagens fisiológicas mais amplamente utilizadas. De acordo com esse esquema, as plantas tolerantes à desidratação possuem características hidráulicas, tais como um comportamento **anisohídrico** e

uma menor vulnerabilidade à cavitação, as quais possibilitam a manutenção do transporte de água e das trocas gasosas mesmo sob

#### POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR:

é uma medida do status hídrico, quanto menor o potencial (mais negativo) menor a disponibilidade de água dentro da planta

menor disponibilidade hídrica no ambiente<sup>41,42</sup>. Enquanto que as espécies tolerantes tendem a alcançar potenciais hídricos cada vez mais negativos à medida que a seca progride, as espécies evitadoras são capazes de manter o **potencial hídrico foliar** e a hidratação dos seus tecidos o mais alto possível, mesmo durante a seca. A evitação a desidratação pode ser alcançada através de distintos mecanismos. Por exemplo, minimizando a perda de água (e.g. comportamento **isohídrico**); maximizando a captação de água (e.g. raízes profundas); ou armazenando água em tecidos especializados (e.g. succulência)<sup>27</sup>. Finalmente, a estratégia de escape é definida por atributos fenológicos e regenerativos (e.g. massa e tamanho da semente) que permitem a planta escapar da desidratação temporalmente, completando o seu ciclo de vida antes que o estresse hídrico se estabeleça<sup>43</sup>.

Assim, além das características econômicas e hidráulicas, as *características regenerativas* também são importantes para descrever as estratégias de resposta das plantas a seca<sup>44-46</sup>; embora elas raramente tenham sido mensuradas e incluídas nos esquemas de classificação<sup>14</sup>, quer ecológicos, quer fisiológicos. Uma outra limitação das abordagens utilizadas até o momento, tem sido considerar o solo como fonte única e exclusiva de água para as plantas; quando na realidade já existe ampla evidência de que, especialmente durante eventos de seca, as plantas podem se utilizar de fontes alternativas de água<sup>47</sup>. Por exemplo, quando a planta está desidratada e ocorre um evento de neblina, o vapor de água atmosférico pode se condensar sobre a superfície foliar. Em seguida, essa água pode ser absorvida pelas folhas, de forma passiva, a favor do gradiente de potencial hídrico que se estabelece entre a atmosfera (mais úmida) e os tecidos foliares (mais secos)<sup>47-49</sup>.

Essa capacidade de absorção foliar da água (*'foliar water uptake'* FWU) pode ser favorecida pela presença de estruturas especializadas, como tricomas e hidatódeos<sup>50</sup>. Mas, na ausência destas estruturas, a entrada de água também pode ocorrer através da cutícula ou até mesmo pelos estômatos<sup>51-52</sup>. A água absorvida pode ser utilizada na fotossíntese ou em outras atividades metabólicas, reduzindo os efeitos negativos da seca sobre a sobrevivência, crescimento e reprodução das plantas<sup>51-53</sup>. Análises isotópicas permitiram determinar que, durante eventos extremos de seca, a umidade atmosférica pode contribuir com até 42 % do conteúdo de água das folhas<sup>51</sup>, constituindo a principal, ou mesmo a única, fonte de água para as plantas<sup>54</sup>. Sob condições de alta umidade atmosférica e baixa disponibilidade hídrica no solo, a água absorvida pelas folhas pode inclusive ser transportada no sentido reverso - das folhas

até as raízes - e ser, então, direcionada para o solo circundante, tornando-se disponível para as espécies vizinhas<sup>55</sup>.

Num primeiro momento, essa capacidade das plantas utilizarem fontes alternativas de água durante eventos de seca poderia constituir uma vantagem ecológica, considerando as previsões de que as chuvas; e, conseqüentemente a disponibilidade de água no solo pode ser reduzida em várias regiões do globo<sup>1-3</sup>. Porém, essa estratégia pode acabar se mostrando desvantajosa, uma vez que vários modelos climáticos preveem uma redução não só das chuvas, mas também na frequência e intensidade dos eventos de neblina. Essa redução da neblina deve afetar particularmente as regiões montanhosas, em decorrência da elevação na altitude média de formação das nuvens<sup>56-57</sup>.

Neste estudo, através da integração das estratégias ecológicas (triângulo CSR) e fisiológicas (escape, evitação e tolerância) e dos índices de originalidade funcional (singularidade e distintividade), nós propomos uma nova abordagem para desvendar o efeito da diversidade funcional e a importância da neblina na estabilidade das comunidades vegetais em resposta a eventos de seca. Para tanto, nós utilizamos a vegetação de **Campos de Altitude** como um sistema modelo, e mensuramos múltiplas características funcionais (econômicas, hidráulicas e regenerativas) para um conjunto de 76 espécies - incluindo características relacionadas com a capacidade das plantas absorverem a neblina através das folhas. A partir desses dados nós fomos capazes de responder as seguintes questões:

- (i) Como as plantas dos Campos de Altitude enfrentam a seca?
- (ii) Como os eventos de seca (redução na quantidade de chuvas e de neblina) podem afetar a diversidade funcional dessa comunidade?
- (iii) Quais são as espécies mais originais e prioritárias para conservação?

Um outro importante objetivo foi divulgar o conhecimento científico sobre as plantas dos Campos de Altitude para além do meio acadêmico. Por isso, com base nas informações coletados durante a realização desse trabalho, nós elaboramos um guia funcional das plantas dos Campos de Altitude do Itatiaia' (**Apêndice A**). Através do qual é possível conhecer um pouco da fascinante diversidade taxonômica (diversidade de espécies) e funcional das plantas dos Campos de Altitude.

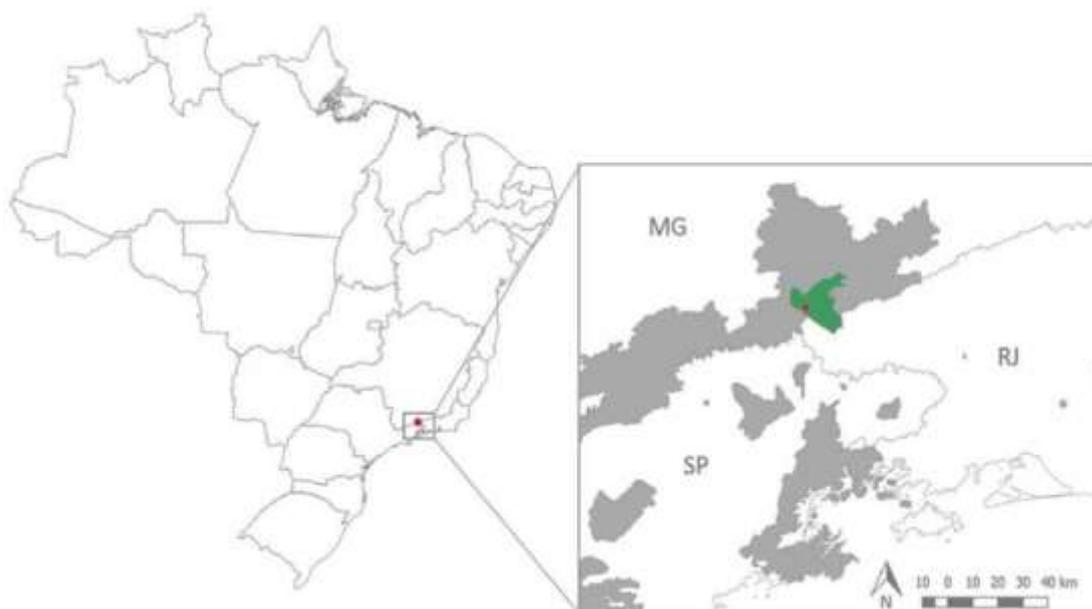
**CAMPOS DE ALTITUDE:**  
Ecosistema herbáceo-arbustivo associado ao bioma Mata Atlântica e que recobre os topos de montanha (acima de 1600 m) do Sul e do Sudeste brasileiro

## MATERIAIS & MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDO E ESPÉCIES AVALIADAS

As regiões montanhosas constituem um ambiente singular para o estudo do efeito da diversidade funcional e das fontes alternativas de água na resposta da vegetação a seca. Primeiramente, devido ao isolamento geográfico, à migração altitudinal e ao alto grau de endemismo e especialização das espécies, as vegetações montanhosas são consideradas como potencialmente sensíveis às mudanças climáticas<sup>58-59</sup>. Em segundo lugar, a sazonalidade na distribuição das chuvas, combinada à presença de um substrato rochoso com uma topografia complexa, que pode tanto facilitar, quanto impedir a retenção de água, favorece o desenvolvimento de distintas estratégias funcionais de resposta a seca<sup>60-61</sup>; Isso resulta, por exemplo, na coexistência, lado a lado, de espécies suculentas (estratégia de evitação); geófitas (estratégia de escape) e tolerantes à dessecação (estratégia de tolerância). Além disso, a neblina constitui um importante fator eco-hidrológico. Particularmente nas montanhas tropicais, a frequência e a intensidade dos eventos de neblina podem afetar tanto o suprimento (i.e. FWU) quanto a demanda (i.e. redução da evapotranspiração) de água; e, conseqüentemente, podem influenciar a composição e o funcionamento das comunidades vegetais e as suas respostas aos eventos de seca<sup>62-63</sup>. Por fim, as vegetações montanhosas exibem um alto valor biológico; pois exibem um grande número de espécies endêmicas e ameaçadas de extinção; bem como um alto valor socio-econômico, pois abrigam diversas nascentes que constituem uma importante fonte de água potável para a população humana<sup>64</sup>.

Por todos esses motivos, os Campos de Altitude (também chamados de '*Páramos*' ou '*Brazilian high altitude grasslands*') foram escolhidos como sistema modelo para a realização desse estudo. Essa vegetação ocorre entre os estados de Santa Catarina e Espírito Santo, compreendendo uma extensão total original de cerca de 350 km<sup>2</sup> <sup>64</sup>. O presente trabalho foi desenvolvido especificamente nos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia (PNI) (**Figura 5**), primeira unidade de conservação do Brasil, fundada no ano de 1937, e localizada na porção central da Serra da Mantiqueira, entre os municípios de Itatiaia (RJ) e Itamonte (MG) (22°22'37" S, 44°42'28" O, 2.400 m asl).

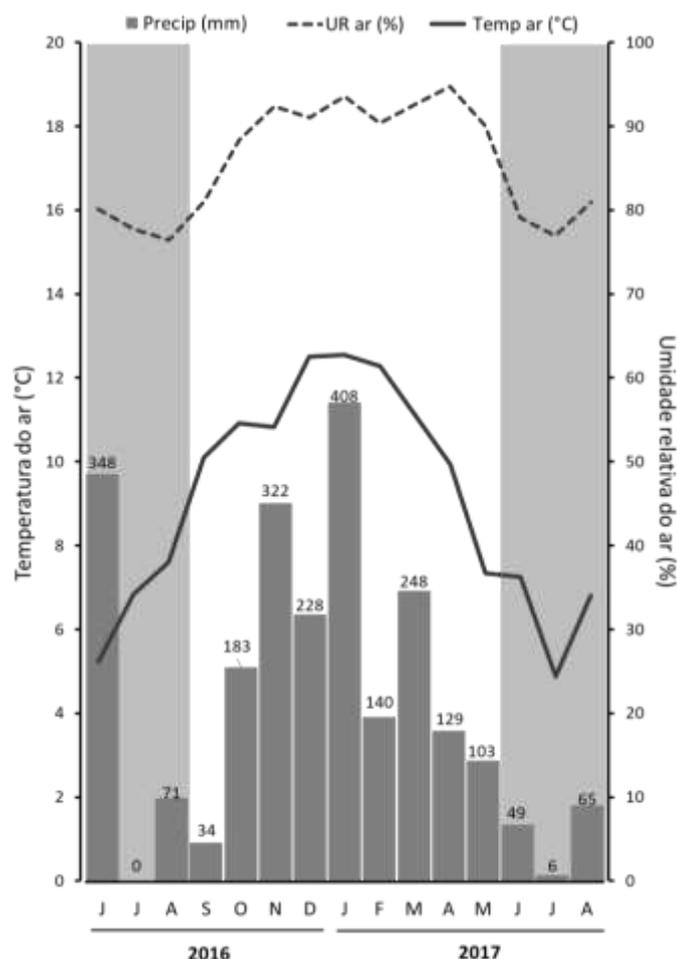


**Figura 5:** Localização da área de estudo (ponto vermelho: 22°22'24,3"S 44°42'16,9"O; 2.400 m asl), dentro dos limites da unidade de conservação federal do Parque Nacional do Itatiaia (PNI, em verde). O PNI está localizado na divisa entre os estados do Rio de Janeiro (RJ), Minas Gerais (MG) e São Paulo (SP). As áreas em cinza delimitam outras unidades de conservação federais presentes nesses estados.

Essa região possui um clima tropical de altitude (Cwb - Köppen), com temperatura média anual de 14,4 °C e precipitação média anual de 2.000 e 2.200 mm<sup>65</sup>. Temperaturas abaixo de 0 °C são comuns nas noites de inverno (podendo atingir até -15 °C), resultando numa ocorrência média de 56 geadas por ano<sup>65</sup>. Em relação a precipitação, há uma forte sazonalidade na distribuição das chuvas. Estas se concentram durante os meses de verão (dezembro a março), com um período de estiagem de três meses (junho e agosto) durante o inverno, quando a precipitação média mensal se torna inferior a 50 mm<sup>64</sup>. Durante o período de estudo (junho 2016 a agosto de 2017), a temperatura média foi de 9 °C, a umidade relativa do ar foi de 85 % e a precipitação média de 155 mm mensais (**Figura 6**).

Modelos de mudanças climáticas para os Campos de Altitude da região Sudeste do Brasil preveem aumentos significativos nas temperaturas médias anuais (entre 1,8 e 2,6 °C) e aumentos pouco expressivos na precipitação média anual (entre 25,22 e 109,72 mm) até o ano de 2050<sup>58</sup>. As projeções específicas para a área de estudo também apontam um aumento na temperatura média anual (entre 1,7 e 2,5 °C) e na precipitação média anual (entre 111 a 219 mm), uma redução na sazonalidade da precipitação (entre -6 e -7), e um aumento pouco expressivo na precipitação durante o mês mais seco (entre 8 e 12 mm) (**Tabela 1**). Porém, as previsões são distintas em relação a precipitação no mês mais chuvoso, podendo haver tanto aumento, quanto

redução na quantidade de chuvas, dependendo do cenário de emissão de gases considerado (**Tabela 1**).



**Figura 6:** Médias mensais de temperatura (°C) e umidade relativa do ar (%), e precipitação acumulada para a área de estudo (Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia, Rio de Janeiro, Brasil), durante o período de estudo (junho de 2016 a agosto de 2017). Os registros diários (a cada 15 min) de temperatura (°C) e umidade relativa do ar (%) foram obtidos a partir de uma estação meteorológica localizada a aproximadamente 15 km da área de estudo (22°25'33,6" S, 44°34'26,4" O (2.470 m asl)). Já os dados mensais de precipitação foram obtidos a partir de um pluviômetro instalado a cerca de 300 metros da área de estudo (22°22'27,8" S, 44°42'07,9"O). Áreas em cinza indicam a estação seca (junho a agosto).

**Tabela 1:** Previsões de mudanças na temperatura e no regime de precipitação para a área de estudo – Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia (22°22'24,3"S 44°42'16,9"O) no ano de 2050 segundo o modelo de circulação geral HAdGEM2-ES, considerando os cenários mais otimista (RCP 2,6) e mais pessimista (RCP 8,5) de emissão de gases segundo o IPCC 2013<sup>3</sup>. As variáveis bioclimáticas temperatura média anual (°C), precipitação total anual (mm), precipitação do mês mais chuvoso (mm), precipitação do mês mais seco (mm) e sazonalidade da precipitação (coeficiente de variação) foram obtidas através do WorldClim (<http://www.worldclim.org/>) em dois recortes temporais, um no presente (1970-2000) e outro para o ano de 2050, ambas na resolução de 30" (aproximadamente 1 km<sup>2</sup>). As cinco variáveis bioclimáticas futuras foram geradas a partir do modelo de circulação geral 'Met Office Hadley Centre' - HadGEM2- ES. As mudanças das variáveis foram medidas através da diferença dos valores de cada variável nos dois recortes temporais. De modo que valores negativos/positivos indicam reduções/aumentos no futuro em comparação com o presente. As análises foram realizadas através do programa QGIS.

Variável bioclimática	Presente	HadGEM2	
		RCP 2.6	RCP 8.5
Temperatura média anual (°C)	10,2	1,7	2,5
Precipitação anual (mm)	2.296,0	111,0	219,0
Precipitação do mês mais chuvoso (mm)	388,0	-30,0	11,0
Precipitação do mês mais seco (mm)	38,0	12,0	8,0
Sazonalidade da precipitação (cv)	69,0	-7,0	-6,0

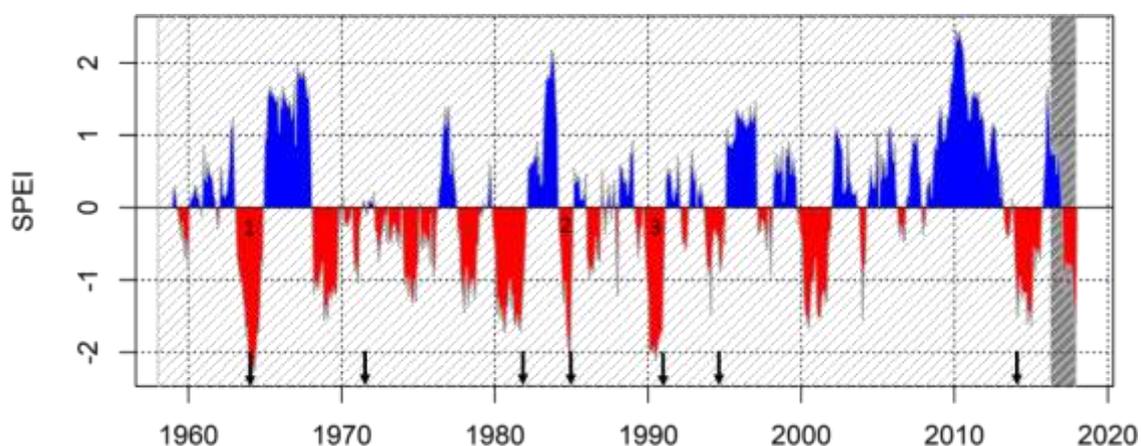
Apesar das previsões de aumento na precipitação média, a região pode ficar sujeita a ocorrência de secas mais extremas. Especialmente durante anos sobre influência do El Niño, nos quais os invernos tendem a ser mais secos, bem como tendem a ocorrer períodos anormais de estiagem durante o verão, os chamados veranicos<sup>64</sup>. O aumento da temperatura média, e, conseqüentemente da demanda evaporativa do ar<sup>66</sup> somados a redução na frequência dos eventos de neblina e a intensa inclinação do relevo<sup>56,64</sup> podem intensificar a transformação de um déficit de precipitação em um déficit hídrico no solo dos Campos de Altitude. Longos períodos de estiagem também estão frequentemente associados a ocorrência de incêndios, na maioria das vezes de origem antrópica, que constituem uma das principais ameaças à vegetação dos Campos de Altitude<sup>67</sup>.

A **Figura 7** apresenta os valores de **SPEI** para a área de estudo entre os anos de 1958 a 2017. Observa-se que o primeiro ano de estudo (2016) foi um pouco mais úmido do que o normal (SPEI médio = 0,91), enquanto que o segundo ano (2017) foi mais seco (SPEI médio = -0,95). Contudo, as condições climáticas durante ambos os anos ainda podem ser consideradas

**SPEI:** índice padronizado de precipitação evapotranspiração. Esse índice é utilizado para

estimar a intensidade dos eventos de seca, sendo que valores negativos/positivos indicam períodos mais secos/úmidos do que o normal, respectivamente.

como dentro da normalidade para a área de estudo (i.e.  $-0,99 < \text{SPEI} < 0,99$  = condições normais). Na **Figura 7**, as setas indicam os anos sob forte influência do El Niño, podendo-se notar que os três eventos de secas mais extremos ( $\text{SPEI} < -2,0$ ) que afetaram a região, ocorreram, de fato, em anos sob forte influência desse fenômeno (1965-66; 1987-88 e 1991-92).



**Figura 7:** Intensidade dos eventos de seca na área de estudo (Parque Nacional do Itatiaia, Rio de Janeiro, Brasil) durante o período de 1958 a 2017. Os valores de SPEI foram calculados em ambiente R Boletim do Parque Nacional do Itatiaia – n.30, maio. 2019

usando o pacote 'SPEI', com base numa escala temporal de 12 meses, e utilizando os dados mensais de precipitação (PPT) e de potencial de evapotranspiração (PET) obtidos a partir do banco de dados TerraClimate<sup>68</sup>. O valor de SPEI representa o número de desvios padrões pelo qual o balanço hídrico climático (PPT - PET) diverge em relação a média histórica registrada para um dado local; e pode ser interpretado segundo a escala: extremamente seco SPEI < -2,00; severamente seco: -1,50 < SPEI < -1,99; moderadamente seco: -1,00 < SPEI < -1,49; condições normais: -0,99 < SPEI < 0,99; moderadamente úmido: 1,00 < SPEI < 1,49; severamente úmido: 1,50 < SPEI < 1,99; e extremamente úmido: SPEI > 2,00. A área cinza indica os dois anos de realização desse estudo (2016-2017); as setas indicam os anos sob forte influência do El Niño; e os números (1-3) indicam eventos extremos de seca que ocorreram na região.

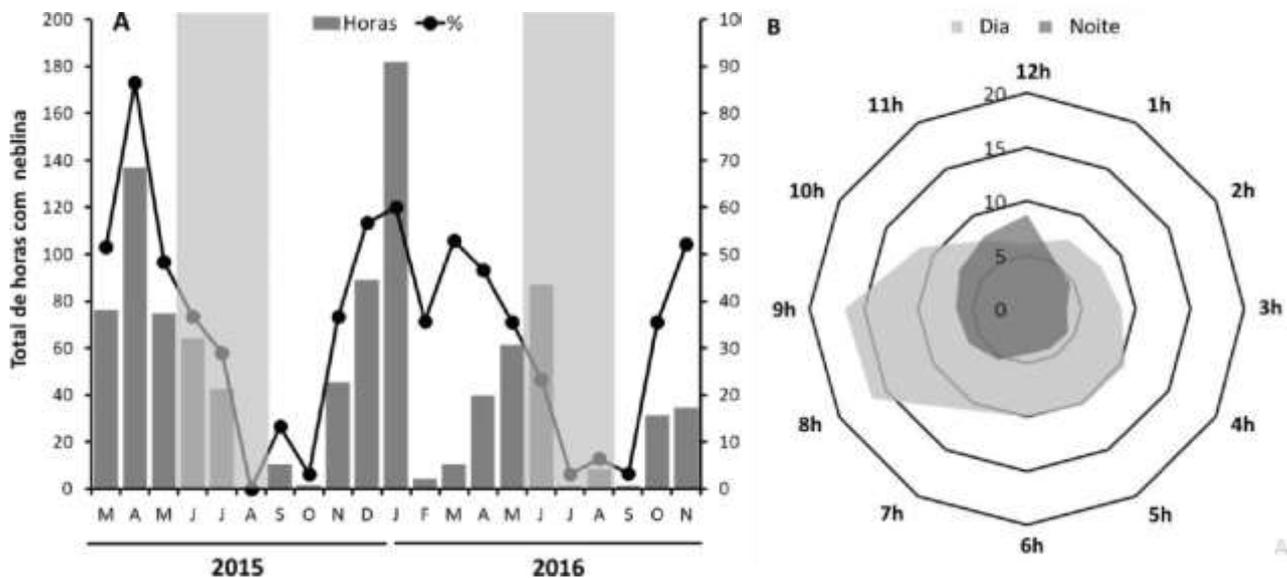
Devido a elevada altitude, as massas de ar úmidas de origem oceânica tendem a se resfriar, resultando em frequentes eventos de neblina na região<sup>64</sup>. A neblina poderia amenizar os efeitos negativos da seca; embora, até o momento, não haja nenhum estudo avaliando a capacidade das plantas dos Campos de Altitude de utilizarem esta fonte alternativa de água<sup>62</sup>. Em Itatiaia, os eventos de neblina ocorrem com uma frequência média de 218 dias por ano<sup>65</sup>. Entre os anos de 2015 e 2016, eventos de neblina ocorreram em 32% dos dias. Em média, houve 10 dias de neblina por mês, com duração entre 1,6 horas e 46 horas (**Figura 8A**).

Durante esse período nós observamos uma sazonalidade na frequência e duração dos eventos de neblina, os quais foram menos frequentes e duradouros na estação seca (16% de dias com neblina por mês, 34 horas mensais de neblina), em comparação com a estação chuvosa (51% e 92 horas). Além disso, observamos uma correlação positiva e significativa entre a porcentagem mensal de dias com neblina e a precipitação acumulada mensal (Correlação de Spearman:  $\rho = 0,48$ ;  $P = 0,028$ ;  $R^2 = 0,15$ ), indicando menor frequência de eventos de neblina nos meses mais secos. Em termos de variação diária, os eventos de neblina foram mais frequentes de dia (do que durante a noite), especialmente no horário entre 8h e 9h da manhã (**Figura 8B**).

Os solos da área de estudo são, em geral, rasos, distróficos, com alta saturação de alumínio e baixa capacidade de troca catiônica<sup>69</sup>. Predominam as classes neossolos litólicos e cambissolos húmicos, derivados de rochas ígneas ou metamórficas, como granito, gnaisse e nefelino-sienito<sup>65</sup>. Durante o período de estudo a temperatura média do solo, à profundidade de 20 cm, foi de 11,5 °C (amplitude 6,9 – 16,7 °C), enquanto que o conteúdo volumétrico de água no solo foi de 0,44 m<sup>3</sup> m<sup>-3</sup> (amplitude 0,27 – 0,63 m<sup>3</sup> m<sup>-3</sup>) (**Figura 9**).

Esses solos sustentam uma vegetação composta por uma matriz de gramíneas e outras herbáceas, com alguns esparsos arbustos (**Figura 10A**); a qual recobre uma área total de 39 km<sup>2</sup> (cerca de 14% do PNI)<sup>70-71</sup>. A diversidade de espécies é considerável, com mais de 550 espécies de plantas vasculares identificadas, sendo

11% delas endêmicas do Planalto do Itatiaia, e 21% endêmicas dos Campos de Altitude<sup>70,72</sup>.

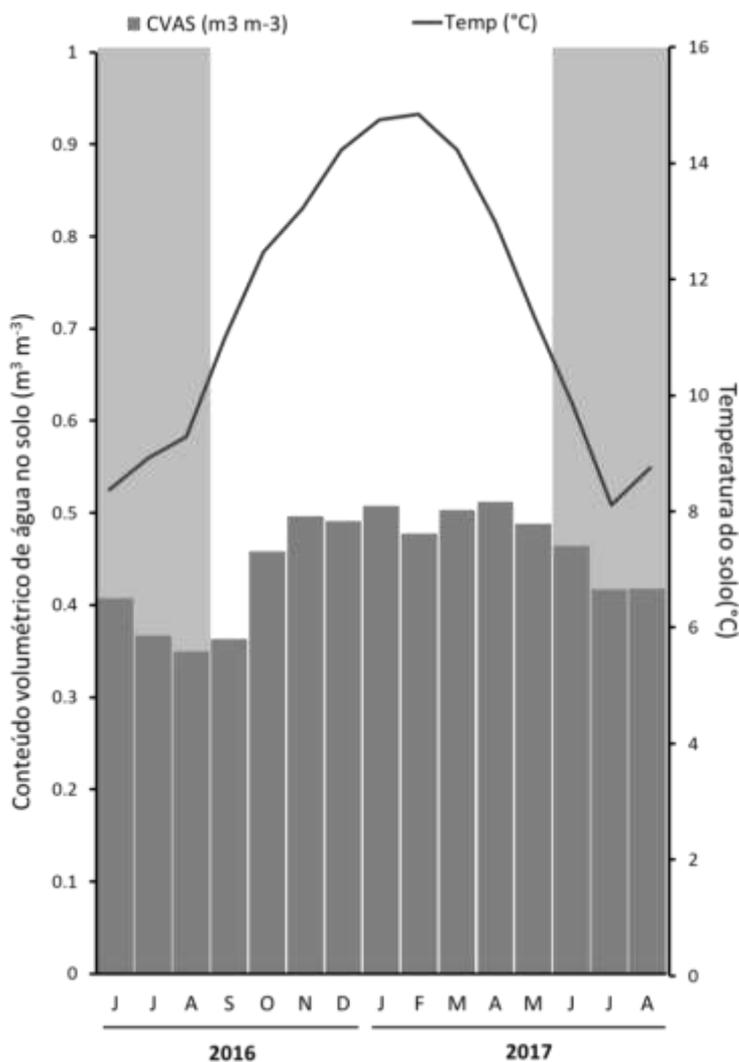


**Figura 8:** Caracterização dos eventos de neblina para a área de estudo (Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia, Rio de Janeiro, Brasil), durante o período de março 2015 a novembro 2016. (A) frequência (porcentagem de dias com neblina) e duração (total de horas de neblina) mensal dos eventos de neblina na área de estudo. Áreas em cinza demarcam a estação seca (junho a agosto); (B) frequência horária média de ocorrência de eventos de neblina. A ocorrência de eventos de neblina foi determinada usando os registros diários (a cada 15 min) de temperatura (°C) e umidade relativa do ar (%) e de precipitação acumulada (mm), obtidos a partir de uma estação meteorológica localizada a aproximadamente 15 km da área de estudo (22°25'33,6"S, 44°34'26,4"O; 2.470 m asl). Para tanto, o déficit de pressão de vapor (VPD) foi computado usando os dados de temperatura e umidade. Em seguida, foram considerados como eventos de neblina os intervalos de tempo nos quais o VPD estava próximo de zero, mas não havia registro de chuva pelo pluviômetro. Devido a problemas no pluviômetro da estação meteorológica não foi possível determinar o VPD para o período exato de estudo (junho 2016 a agosto de 2017). Por isso, a ocorrência de neblina foi computada para o período de março de 2015 a novembro de 2016.

As famílias mais representativas são Poaceae, Cyperaceae, Asteraceae, Ericaceae, Melastomataceae e Verbenaceae<sup>73</sup>. Entre as poáceas, destaca-se a espécie *Cortaderia modesta* (cabeça de negro), que domina a matriz herbácea na maior parte dos Campos de Altitude. Em algumas áreas essa gramínea ocorre em associação com a ciperácea *Machaerina ensifolia*, de modo que os rizomas de ambas as espécies se entrelaçam e formam pseudotroncos, os quais podem alcançar mais de dois metros de altura<sup>70</sup> (Figura 10B).

A fim de subsidiar a escolha das espécies a serem avaliadas neste estudo, nós realizamos um levantamento de frequência (Figura 10C) utilizando o método dos quadrantes<sup>74</sup>. Para tanto, nós estabelecemos 12 transectos de 100 metros na área de estudo e, em seguida, alocamos parcelas de 1m<sup>2</sup> ao longo de cada transecto. As

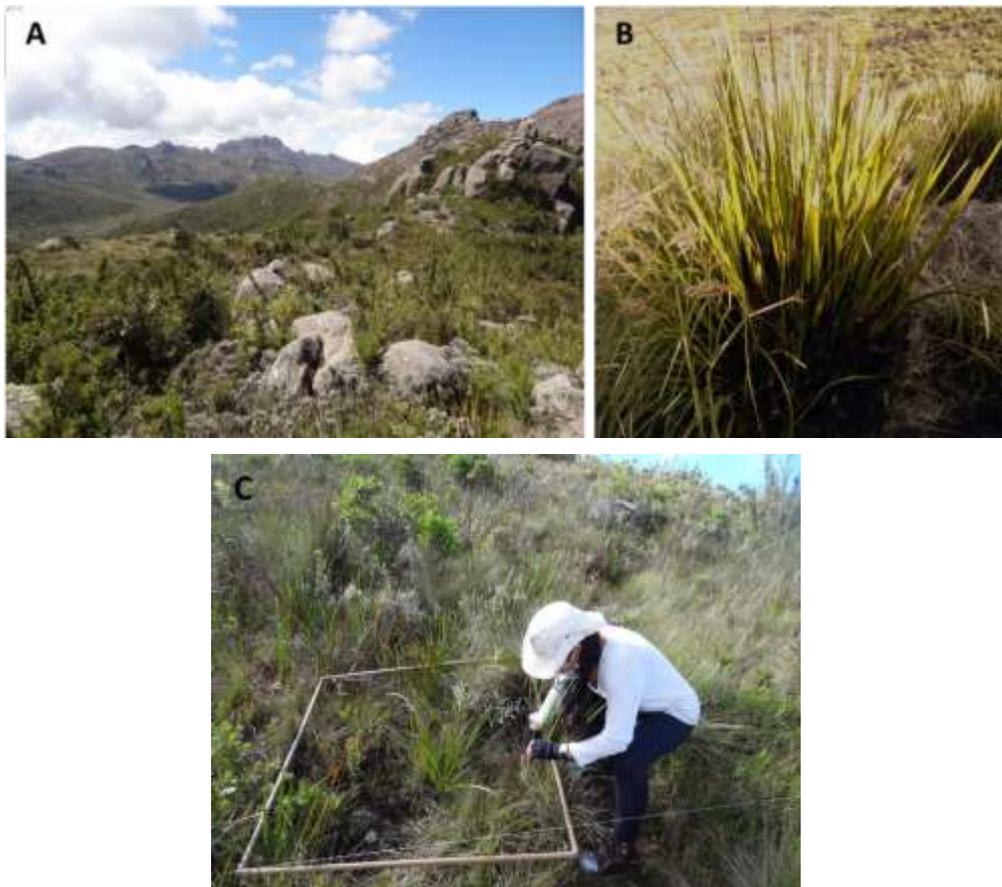
parcelas foram alocadas a cada intervalo de 3 metros, totalizando 300 m<sup>2</sup> de área amostrada. Em cada parcela, nós contabilizamos a presença/ausência de todas as espécies de plantas vasculares, e ao final, a frequência de cada espécie foi obtida como: frequência da espécie *i* = n° de parcelas em que a espécie *i* estava presente dividido pelo número total de parcelas. Ao final, nós escolhemos um total de 76 espécies (**Figura 11C; Apêndice B**), incluindo diferentes formas de vida (arbustos e ervas) e diferentes graus de frequência (raras e dominantes); as quais em conjunto representam 84,8 % da frequência total de espécies na comunidade. Para cada uma dessas espécies nós mensuramos um conjunto de 15 características funcionais, incluindo características econômicas, hidráulicas e regenerativas, as quais encontram-se descritas na **Tabela 2**.



**Figura 9:** Médias mensais de conteúdo volumétrico de água no solo (CVAS, m<sup>3</sup> m<sup>-3</sup>) e temperatura do solo (°C) à profundidade de 20 cm na área de estudo (Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia, Rio de Janeiro, Brasil), durante o período de estudo (junho de 2016 a agosto de 2017). Os registros diários (a cada 10 minutos) do conteúdo volumétrico de água no solo e da temperatura do solo foram obtidos através de quatro sensores de solo (5TM soil moisture and temperature sensor, Decagon Devices, SOIL Pullman, WA, USA) instalados na área de estudo (22°22'37" S, 44°42'28" O, 2.400 m asl) à profundidade de 20 cm. Áreas em cinza indicam a estação seca (junho a agosto).

## MENSURAÇÃO DAS CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS

*Características econômicas:* para mensuração das características econômicas nós coletamos ramos (ou indivíduos inteiros no caso das espécies herbáceas) de 10 indivíduos por espécie, os quais foram reidratados por cerca de 2h através da imersão da porção final do caule em água. Após a reidratação, nós selecionamos cinco folhas maduras por indivíduo (excluindo o pecíolo) para determinação da massa seca fresca saturada (0,01 g). As folhas foram então escaneadas (resolução 300 dpi) para obtenção da **área foliar** (LA), usando o programa Image J (versão 1.48; **Figura 12A**) e secas em estufa a 50 °C por 72 h, para determinação da **área foliar específica** (SLA), do **conteúdo de massa seca foliar** (LDMC), e da **suculência foliar** (SUC), conforme descrito na Tabela 2. Para obtenção da **densidade específica do caule** (*stem specific density*, SSD), nós cortamos seções de 5 cm de caule, e removemos a casca exterior. Em seguida, os caules foram imersos em água por 30 min para reidratação, e o volume fresco foi obtido através do princípio de Arquimedes<sup>75</sup>. Finalmente, os caules foram secos em estufa a 60°C por 5 dias para obtenção da massa seca caulinar.



**Figura 10:** A vegetação dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia (Rio de Janeiro, Brasil). (A) vista parcial da área de estudo, observando-se ao fundo o pico das Agulhas Negras; (B) touceira

formada pela associação entre as duas espécies co-dominantes nos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia, *C. modesta* (à esquerda) e *M. ensifolia* (à direita); (C) levantamento da frequência de espécies de plantas vasculares através do método dos quadrantes.

**Características hidráulicas:** nós mensuramos a **capacidade de absorção foliar de água** (*foliar water uptake*, FWU) em cinco indivíduos por espécie, seguindo o protocolo de Limm et al. 2009<sup>76</sup>. Para tanto, ramos ou indivíduos inteiros (espécies herbáceas) foram coletados e reidratados a 5 °C por 72h. Em seguida, uma folha madura por indivíduo foi amostrada e seca sobre a bancada a 20 °C por 3h. Após esse período de secagem, nós determinamos a massa foliar ( $m_1$ ), selamos o pecíolo com vaselina e imergimos a folha em água destilada (**Figura 12B**). Após 3h de hidratação no escuro, nós secamos a folha cuidadosamente com papel toalha e determinamos a sua massa após a imersão ( $m_2$ ). Apesar da cuidadosa secagem, alguma água residual poderia ainda ficar aderida na superfície da folha. A fim de minimizar o erro experimental associado a presença de água superficial, as folhas foram secas na bancada (aprox. 5 min), pesadas ( $m_3$ ) e rapidamente imersas em água (aprox. 1 seg). Em seguida, elas foram novamente secas e pesadas ( $m_4$ ). A diferença de massa após essa segunda imersão ( $m_4 - m_3$ ) representa, portanto, a quantidade de água residual aderida à superfície. Ao final do experimento, as folhas foram secas em estufa por 72h para determinação da massa seca ( $m_{seca}$ ). Nós calculamos o FWU como o incremento percentual no conteúdo de água foliar após 3h de imersão em água, corrigido pelo volume de água residual:  $FWU = [(m_2 - (m_4 - m_3) - m_{seca}) / (m_1 - m_{seca})] * 100 \%$ .

Para a mensuração da **densidade estomática** (*stomatal density*, SD, **Figura 12C**), da **densidade de venação** (*venation density*, VD, **Figura 12D**) e da **fração média da superfície foliar alocada em poros estomáticos** (*average fraction of leaf surface allocated to stomatal pores*, Fsp, **Figura 12C**), uma folha de cinco indivíduos por espécie foi amostrada e submetida a técnica de diafanização<sup>77</sup>. Em seguida, através do uso de uma câmera digital acoplada a um microscópio óptico (Olympus Cx40, Spectra Services, Ontario, USA) nós obtivemos imagens digitalizadas (1 mm<sup>2</sup> de área amostrada por folha) da superfície abaxial das folhas diafanizadas. Por fim, nós analisamos as imagens através do programa Image Pro Plus (versão 4.5).

Nós realizamos excursões mensais a campo (jun 2016 – jun 2017) para a obtenção do potencial hídrico de madrugada (*predawn leaf water potential*,  $\Psi_{pd}$ ) e de meio dia (*midday leaf water potential*,  $\Psi_{md}$ ), e da condutância estomática de meio dia (*stomatal conductance*,  $g_{s\ md}$ ). Essas características foram mensuradas em dois

indivíduos por espécie, através do uso de câmara de pressão de Scholander (model 1505D-EXP, PMS, Albany, OR, USA; **Figura 12E**) e de porômetro foliar (model SC1, Decagon Devices, Pullman, WA, USA; **Figura 12F**), respectivamente. Nós utilizamos esses dados sazonais de condutância e potencial hídrico para obter a **condutância estomática máxima de meio dia** ( $g_{s\ max}$ ), e o **grau de iso-anisohidria**<sup>78</sup> ( $\Delta slope$ ; **Figura 12G**). Além disso, o **potencial de perda de turgor** (*leaf water potential at the turgor loss point*,  $\Psi_{tip}$ ) foi determinado através de curvas de pressão volume (**Figura 12H**) obtidas usando a técnica de secagem em bancada<sup>79</sup>, para cinco indivíduos por espécie, amostrados durante a estação seca (jun-ago 2017).

A **repelência foliar** média para as superfícies adaxial e abaxial (*leaf water hydrophobicity*, LWH) foi mensurada em três folhas por indivíduo. Para tanto, nós fixamos as folhas em um suporte de isopor, e com uma pipeta pingamos uma gota de 5  $\mu$ L de água (miliQ). Em seguida, tiramos uma foto, e com o programa Image J, mensuramos o ângulo de contato entre a gota de água e a superfície foliar (**Figura 12I**). Quanto menor o ângulo de contato menor é a repelência foliar, ou seja, mais a água tende a se espalhar sobre a superfície da folha. Em folhas com alta repelência, por sua vez, as gotas de água se espalham pouco, tendem a assumir um formato quase esférico, resultando em maiores valores de ângulo de contato<sup>80-81</sup>.

*Características regenerativas*: nós realizamos coletas mensais de sementes (2016-17) de pelo menos cinco indivíduos por espécie. Essas sementes foram, em seguida, observadas sob estereomicroscópio para a obtenção do **tamanho da semente** (*seed size*, SS; **Figura 12J**). Já para a determinação da **capacidade de rebrota** nós seguimos o protocolo descrito em Moreira et al. 2012<sup>82</sup> (**Figura 12K**). Para tanto, cortamos a biomassa aérea de cinco indivíduos por espécie (maio 2016) e secamos o material em estufa a 50 °C por 8 dias para determinação da biomassa inicial (Bi). Um ano depois (maio 2017), todos os indivíduos foram re-amostrados para a obtenção da biomassa aérea rebrotada (Br). Nós calculamos a capacidade de rebrota (*resprout ability*, RA) através da fórmula  $Br*100/Bi$ .

## **IDENTIFICAÇÃO DAS ESTRATÉGIAS ECO-FISIOLÓGICAS DE RESPOSTA A SECA**

Para a identificação das estratégias eco-fisiológicas, primeiramente nós inserimos os valores de LA, SLA e LDMC na ferramenta ‘*StrateFy*’ proposta por Pierce

et al. 2017<sup>31</sup> a fim de computar as porcentagens de competitividade (C%), tolerância ao estresse (S%) e ruderalidade (R%) de cada espécie.

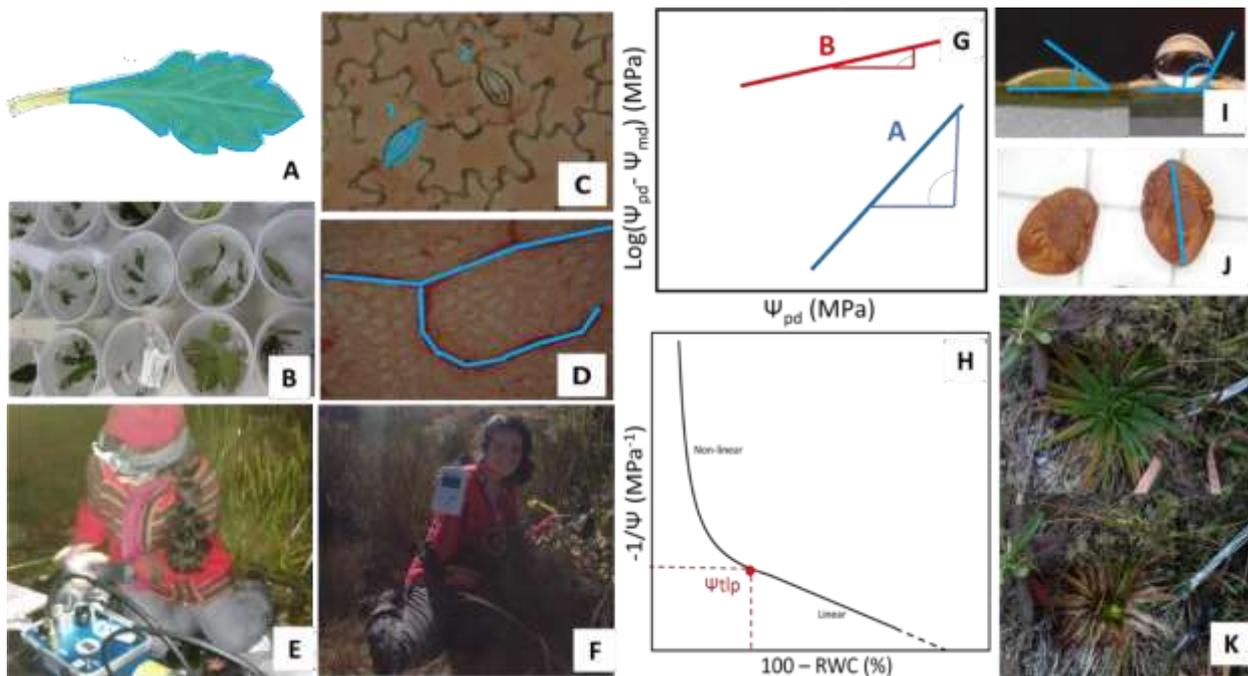


**Figura 11:** Fotos das 76 espécies de plantas vasculares ocorrentes nos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia (Rio de Janeiro, RJ, Brasil) e avaliadas neste estudo. ALSTROEMERIACEAE: 1. *Alstroemeria foliosa* Mart. ex Schult. & Schult.f.; 2. *Alstroemeria isabelleana* Herb.; AMARYLLIDACEAE: 3. *Hippeastrum morelianum* Lem.; APIACEAE: 4. *Eryngium glaziovianum* Urb.; APOCYNACEAE: 5. *Oxypetalum glaziovii* (E.Fourn.) Fontella & Marquete; ASTERACEAE: 6. *Achyrocline satureioides* (Lam.) DC.; 7. *Baccharis altimontana* G.Heiden et al.; 8. *Baccharis brevifolia* DC.; 9. *Baccharis glaziovii* Baker; 10. *Baccharis grandimucronata* Malag.; 11. *Baccharis itatiaiae* Wawra; 12. *Baccharis parvidentata* Malag.; 13. *Baccharis pseudomyriocephala* Malag; 14. *Baccharis retusa* DC.; 15. *Baccharis stylosa* Gardner; 16. *Baccharis tarchonanthoides* DC.; 17. *Baccharis uncinella* DC.; 18. *Chaptalia runcinata* Kunth; 19. *Chionolaena capitata* (Baker) Freire; 20. *Gamochaeta purpurea* (L.) Cabrera; 21. *Graphistylis itatiaiae*

(Dusén) B. Nord.; 22. *Grazielia gaudichaudiana* (DC) R.M. King & H. Rob; 23. *Hieracium commersonii* Monnier; 24. *Hypochaeris lutea* (Vell.) Britton; 25. *Leptostelma maximum* D. Don; 26. *Leptostelma tweediei* (Hook & Arn) DJN Hind & GL Nesom; 27. *Mikania camporum* B.L. Rob.; 28. *Mikania glaziovii* Baker; 29. *Senecio adamantinus* Bong; 30. *Senecio nemoralis* Dusén; 31. *Senecio oleosus* Vell.; 32. *Stevia camporum* Baker; 33. *Trixis glaziovii* Baker; 34. *Symphypappus reitzii* (Cabrera) R. M. King & H. Rob. BROMELIACEAE: 35. *Fernseea itatiaiae* (Wawra) Baker; CAMPANULACEAE: 36. *Lobelia camporum* Pohl; CARYOPHYLLACEAE: 37. *Cerastium dicotrichum* Fenzl ex Rohrb.; CYPERACEAE: 38. *Machaerina ensifolia* (Boeckeler) T. Koyama; ERICACEAE: 39. *Agarista hispidula* (DC.) Hook. Ex. Nied.; 40. *Gaultheria serrata* (Vell.) Sleumerex Kin. -Gouv.; 41. *Gaylussacia amoena* Cham.; 42. *Gaylussacia chamissonis* Meisn.; 43. *Gaylussacia fasciculata* Gardner; ERIOCAULACEAE: 44. *Paepalanthus itatiaensis* Ruhland; ESCALLONIACEAE: 45. *Escallonia laevis* (Vell.) Sleumer; FABACEAE: 46. *Lupinus gilbertianus* C.P.Sm.; 47. *Mimosa itatiaensis* Dusén; 48. *Mimosa monticola* Dusén.; GERANIACEAE: 49. *Geranium brasiliense* Progel; IRIDACEAE: 50. *Gelasine coerulea* (Vell.) Ravenna; 51. *Sisyrinchium alatum* Hook.; 52. *Sisyrinchium nidulare* (Hand. Mazz.) I.M. Johnst.; LAMIACEAE: 53. *Lepechinia speciosa* (A. St. Hil. ex Benth.) Epling; LENTIBULARIACEAE: 54. *Utricularia reniformis* A St.-Hill; MELASTOMATACEAE: 55. *Tibouchina sebastianopolitana* Cogn.; 56. *Leandra quinquedentata* (DC.) Cogn.; 57. *Pleroma hospita* (Schrank et Mart. ex DC.) Triana; MYRTACEAE: 58. *Myrceugenia alpigena* (DC.) Landrum; ONAGRACEAE: 59. *Fuchsia campos-portoi* Pilg. & Schulze-Menz; ORCHIDACEAE: 60. *Pelexia itatiayae* Schltr.; OROBANCHACEAE: 61. *Esterhazyia splendida* J.C.Mikan; OXALIDACEAE: 62. *Oxalis confertissima* A.St.-Hil. PLANTAGINACEAE: 63. *Plantago australis* Lam.; 64. *Plantago guilleminiana* Decne POACEAE: 65. *Chascolytrum itatiaiae* (Ekman) Essi, Longhi-Wagner & Souza-Chies; 66. *Chusquea pinifolia* (Nees) Nees; 67. *Cortaderia modesta* (Döll.) Hack; POLYGALACEAE: 68. *Polygala brasiliensis* L.; 69. *Polygala campestris* Gardner; PRIMULACEAE: 70. *Myrsine gardneriana* A. DC.; PROTEACEAE: 71. *Roupala montana* Aubl.; ROSACEAE: 72. *Fragaria vesca* L.; RUBIACEAE: 73. *Coccocypselum condalia* Pers.; 74. *Coccocypselum cordifolium* Nees. & Mart.; 75. *Galium humile* Cham. & Schldl.; SYMPLOCACEAE: 76. *Symplocos itatiaiae* Wawra.

Como as características fisiológicas ( $g_{smax}$ ,  $\Delta slope$  e  $\Psi_{tip}$ ) e anatômicas (SD, VD e Fsp) exigiram procedimentos laboratoriais laboriosos e/ou o uso de equipamentos sofisticados para a sua mensuração, não foi possível obtê-las para o conjunto completo das 76 espécies. Essas características foram então mensuradas em apenas 12 espécies (*Achyrocline satureioides* (Lam.) DC.; *Baccharis uncinella* DC.; *Chionolaena capitata* (Baker) Freire; *Chusquea pinifolia* (Nees) Nees; *C. modesta*; *Eryngium glaziovianum* Urb.; *Gamochoeta purpurea* (L.) Cabrera; *Hypochaeris lutea* (Vell.) Britton; *Leptostelma maximum* D. Don; *M. ensifolia*; *Mikania glaziovii* Baker; e *Pleroma hospita* (Schrank et Mart. ex DC.) Triana), as quais foram selecionadas de modo a representar a amplitude de variação das estratégias CSR presentes na comunidade dos Campos de Altitude.

Para imputar os valores faltantes para as demais espécies nós utilizamos métodos bayesianos de imputação<sup>83</sup> (*Bayesian hierarchical probabilistic matrix factorization* “BHPMF”). Esse método, contudo, produziu resultados insatisfatórios (altos valores de coeficiente de variação) para 25 espécies. Por isso, nas análises subsequentes nós utilizamos apenas um conjunto de 51 espécies (**Apêndice B**). Além disso, nós excluímos a característica repelência foliar, uma vez que ela não teve relação com a capacidade de absorção foliar de água<sup>80</sup>. A matriz de 51 espécies *versus* 14 características foi submetida a análises de componentes principais (PCA), com o critério de Broken-stick para determinar o número de eixos a serem retidos no PCA. Em seguida, para identificação das estratégias, nós utilizamos análises de agrupamento hierárquico. Nós calculamos a dissimilaridade entre as espécies através da distância euclidiana, já para o agrupamento nós usamos o método de Ward’s, uma vez que este resultou em um maior valor de correlação cofenética.



**Figura 12:** A. Mensuração da área foliar num exemplar da espécie *H. lutea*; B. Determinação da capacidade de absorção foliar de água através de experimentos de imersão; C. Mensuração do número de estômatos e da área do poro estomático (região marcada em azul) na superfície abaxial da folha de *S. nemoralis*; D. Mensuração do comprimento das nervuras na superfície abaxial da folha de *S. nemoralis*; E. Mensuração do potencial hídrico de madrugada com a câmara de Scholander; F. Mensuração da condutância estomática com o porômetro foliar; G. Determinação do grau de iso-anisohidria através do  $\Delta$ slope, i.e. inclinação da reta obtida regredindo o log (potencial hídrico foliar de madrugada  $\Psi_{pd}$  - o potencial hídrico de meio dia  $\Psi_{md}$ ) *versus*  $\Psi_{pd}$ . A reta A representa uma espécie isohídrica (maior  $\Delta$ slope) e a reta B uma espécie anisohídrica (menor  $\Delta$ slope); H. Curva pressão-volume (curva p-v), que relaciona o inverso negativo do potencial hídrico foliar *versus* 100 - RWC (*relative water content* - conteúdo relativo de água na folha). O ponto vermelho indica o potencial hídrico foliar no ponto de perda de turgor  $\Psi_{tip}$ , que representa o ponto de transição entre as porções não linear e linear da curva p-v; I. Mensuração da repelência foliar em folhas hidrofílicas de *B. itatiaiae* (menor ângulo de contato) e folhas

hidrofóbicas de *A. satureioides* (maior ângulo de contato); J. Mensuração do tamanho da semente em amostras da espécie *G. coerulea*; K. Experimento para avaliação da capacidade de rebrota na espécie *P. itatiaensis*.

## **AVALIAÇÃO DA ORIGINALIDADE E DA ESTABILIDADE DA COMUNIDADE EM RESPOSTA A SECA**

Com base na posição das espécies no espaço funcional definido pelos dois primeiros eixos do PCA (PC1-PC2), nós calculamos os dois índices de originalidade funcional: singularidade (SIG) e distintividade (DIS). SIG foi calculada como a distância euclidiana de cada espécie para o vizinho mais próximo no PCA; enquanto que DIS foi obtida como a distância euclidiana para o centro do PCA. Ambos os índices foram estandardizados, dividindo-os pelo valor máximo obtido na comunidade. Assim, SIG e DIS eles variaram entre 0 (mínima originalidade) e 1 (máxima originalidade)<sup>21-22</sup>.

Nós utilizamos o Teste de Kruskal-Wallis seguido do teste de medianas para avaliar se os índices de originalidade funcional diferiam significativamente entre as estratégias eco-fisiológicas. Já a análise de regressão foi utilizada para avaliar se haveria uma relação positiva entre SIG e DIS (i.e. se as espécies mais singulares seriam também as mais distintas); e negativa entre os dois índices de originalidade e a frequência das espécies (i.e. se as espécies subordinadas/menos frequentes seriam mais originais do que as espécies dominantes/mais frequentes). Uma vez que os índices de originalidade, bem como a frequência das espécies foram obtidos como proporções (variaram de 0-100 ou de 0-1), nós aplicamos beta-regressões para testar essas relações. Beta-regressões foram conduzidas usando a função '*logit link*' e o método '*BFGS*'. Para lidar com a presença de 0 e 1 nos dados, foi aplicada a transformação:  $x' = (x(N-1) + 0.5)/N$ , onde N é o tamanho amostral, e x é a frequência ou o índice de originalidade para cada espécie<sup>84</sup>.

Para avaliar a estabilidade da comunidade a seca sob diferentes cenários de extinção de espécies, nós simulamos cenários de perda das diferentes estratégias eco-fisiológicas e computamos o efeito dessas extinções sobre a originalidade total da comunidade. Assim, para cada estratégia, nós simulamos um cenário (cenário não-aleatório) em que todas as espécies dentro daquela estratégia eram perdidas, e em seguida calculamos os valores de originalidade funcional da comunidade (SIG e DIS) após a perda da estratégia. Depois nós simulamos 1000 cenários aleatórios nos quais o mesmo número de espécies correspondente a cada estratégia era perdido, mas de

forma aleatória (i.e. as espécies eram extintas independentemente de qual estratégia elas pertenciam). Por fim, calculamos a média e o desvio padrão para os 1000 cenários aleatórios, e utilizamos esses valores para obter a métrica de tamanho do efeito padronizado [SES (*standardized effect sizes*) = (média da originalidade no cenário aleatório – média da originalidade no cenário não-aleatório)/ desvio padrão da originalidade no cenário aleatório]. Valores de SES > 0, indicam que a perda daquela estratégia resulta em um maior impacto sobre a originalidade da comunidade (e possivelmente sobre o funcionamento do ecossistema) quando comparado ao cenário aleatório; SES < 0, menor impacto; e SES = 0, impacto similar ao cenário aleatório. Por fim, através dos resultados dessas análises fomos capazes de identificar as espécies e estratégias eco-fisiológicas prioritárias para conservação, considerando futuros cenários de menor disponibilidade hídrica no solo e na atmosfera.

Todas as análises foram realizadas usando o programa R<sup>85</sup>, com nível de significância  $P < 0,05$ . Para a imputação de dados, análise de agrupamento, teste de mediana e beta-regressões nós usamos os seguintes pacotes do R: ‘*BHPMF*’, ‘*vegan*’, ‘*nparcomp*’ e ‘*betareg*’, respectivamente.

**Tabela 2:** Abreviatura (Abr.), unidade (unid.) e significado funcional no contexto de resposta à seca, para as 15 características econômicas, hidráulicas e regenerativas mensuradas em 76 espécies de plantas dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia (RJ, Brasil). Para algumas características não foi possível obter valores para as 76 espécies, e os números entre parênteses na coluna de significado funcional indicam a quantidade de espécies mensuradas.

Características	Abr. (unid.)	Significado funcional (N= n° spp mensuradas; Referências)
<b>Econômicas</b>		
Área foliar ( <i>leaf area</i> )	LA (mm <sup>2</sup> )	Área de uma das superfícies da folha. Folhas menores proporcionam uma menor perda de água por transpiração (N=51; 86)
Conteúdo de massa seca foliar ( <i>leaf dry matter content</i> )	LDMC (%)	Massa seca foliar/massa fresca foliar. Maior LDMC está associado a estratégia de uso conservativo dos recursos e a presença de células com paredes mais espessadas que possibilitam a manutenção do turgor e da integridade celular sob potenciais hídricos mais negativos (tolerância a desidratação) (N=51;87)
Suculência foliar ( <i>leaf succulence</i> )	SUC (g H <sub>2</sub> O dm <sup>-2</sup> )	(Massa fresca foliar - massa seca foliar)/ área foliar. Maior SUC está relacionado a uma maior estocagem de água na folha e a estratégia de evitação a desidratação (N=51;88-89)
Área foliar específica ( <i>specific leaf area</i> )	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	Área foliar/ massa seca foliar. Representa o custo de construção de cada unidade de área de folha. Menor SLA em resposta à seca pode estar relacionado a estratégia de tolerância a desidratação através do uso conservativo de água, ou de evitação através do armazenamento de água (maior SUC) (N=51;88,90)
Densidade específica do caule ( <i>stem specific density</i> )	SSD (mg mm <sup>-3</sup> )	Massa seca caulinar/ volume fresco caulinar. Representa o custo de construção de cada unidade de volume de caule. Maior SSD está relacionado com a presença de vasos xilemáticos mais espessos e com maior resistência à cavitação, e com as estratégias de uso conservativo dos recursos e tolerância a desidratação; Menor SSD está associado a uma maior eficiência no transporte de água, maior estocagem de água no caule e maior capacidade de recuperação dos vasos cavitados (N=34;91)
<b>Hidráulicas</b>		
Capacidade de absorção foliar de água ( <i>foliar water uptake</i> )	FWU (%)	Incremento percentual no conteúdo de água foliar após a absorção de água pela folha. Maior FWU está relacionado a estratégia de evitação, pois possibilita a manutenção da hidratação foliar quando o solo está seco, mas a atmosfera está saturada de vapor de água (N=51;76)
Densidade estomática ( <i>stomatal density</i> )	SD (n° mm <sup>-2</sup> )	Número de estômatos/ área foliar. Menor SD está associada a menor perda de água por transpiração (N=12;92)
Densidade de venação ( <i>vein density</i> )	VD (mm mm <sup>-2</sup> )	Comprimento das nervuras/ área foliar. Maior VD está associada a estratégia de tolerância, pois possibilita um maior número de caminhos alternativos por meio dos quais a água pode fluir ao longo da folha (i.e. continuidade do transporte hídrico a despeito da presença de vasos cavitados) (N=12;93)

Fração média da superfície foliar alocada em poros estomáticos ( <i>average fraction of leaf surface allocated to stomatal pores</i> )	Fsp (%)	Densidade estomática * área média do poro estomático (N=12)
Condutância estomática máxima ao meio dia ( <i>maximum midday stomatal conductance</i> )	$g_{s \max}$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Quantidade máxima de moléculas de água perdida por transpiração estomática por unidade de área foliar, por unidade de tempo mensurada durante o meio dia. Menor $g_{s \max}$ pode estar associado a estratégia de evitação (minimização da perda de água) (N=12; 94)
Grau de iso/anisohidria ( <i>iso/anisohydric behaviour</i> )	$\Delta$ slope dimensionless	É obtido regredindo log (potencial hídrico foliar de madrugada $\Psi_{pd}$ – potencial hídrico de meio dia $\Psi_{md}$ ) versus $\Psi_{pd}$ . Menor $\Delta$ slope está associado a um comportamento anisohídrico, i.e. plantas nas quais o $\Psi_{md}$ decresce em função de decréscimos no $\Psi_{pd}$ ; Maior $\Delta$ slope está associado a um comportamento isohídrico, i.e. $\Psi_{md}$ permanece constante, independentemente das flutuações no $\Psi_{pd}$ (N=12; 94)
Potencial hídrico foliar no ponto de perda de turgor ( <i>leaf water potential at the turgor loss point</i> )	$\Psi_{lp}$ (MPa)	Potencial hídrico no qual as células vegetais perdem o turgor. É obtido através das curvas pressão-volume. Valores mais negativos de potencial de $\Psi_{lp}$ estão relacionados a tolerância a desidratação, enquanto que valores menos negativos estão associados a evitação (manutenção de alta hidratação durante a seca) (N=12; 78)
Repelência foliar ( <i>leaf water hydrophobicity</i> )	LWH (°)	Ângulo de contato entre uma gota de água de 5 $\mu$ L e a superfície foliar (média das faces adaxial e abaxial). Quanto maior o ângulo de contato, menor o grau de espalhamento da água sobre a superfície foliar, e maior a hidrofobicidade (N = 69; 81).
<b>Regenerativas</b>		
Tamanho da semente ( <i>seed size</i> )	SS (cm)	Comprimento da maior dimensão da semente. Maior SS está associado a maior estocagem de recursos para o desenvolvimento inicial das plântulas (maior sucesso de recrutamento); Menor SS está relacionado com maior longevidade no banco de sementes e com a dispersão das sementes a longas distâncias (N=48;95-96)
Capacidade de rebrota ( <i>resprout ability</i> )	RA (%)	Capacidade de produzir nova biomassa após a destruição da maior parte da biomassa aérea. Maior RA está relacionado a estratégia de escape, principalmente quando as condições são desfavoráveis a germinação e estabelecimento de plântulas (N=40; 97)

## RESULTADOS

### ESTRATÉGIAS ECO-FISIOLOGICAS DE RESPOSTA A SECA

Na **Tabela 3** nós apresentamos os valores médios e o desvio padrão para as 15 características mensuradas nas 76 espécies de plantas dos Campos de Altitude. Para ilustrar um pouco dessa variação funcional, nós elaboramos pranchas funcionais (**Figuras 13 a 24**) para 12 espécies avaliadas.

Com relação as estratégias CSR, foi observada uma predominância de espécies tolerantes ao estresse (S: 76%), seguida de competidoras (C: 14%) e ruderais (R:10%) (**Figura 25A**). Os três primeiros eixos do PCA foram retidos e explicaram cumulativamente 73% da variação total dos dados (**Figura 25B**). Atributos econômicos, hidráulicos e regenerativos co-variaram ao longo desses três eixos, definindo ao menos duas demandas conflitantes. O PC1 representou uma demanda conflitante entre resiliência e resistência, uma vez que os escores negativos foram associados a atributos de regeneração após a seca por meio de rebrota (maior RA), enquanto que escores positivos foram associados a atributos de uso conservativo de recursos e de tolerância à desidratação (maior LDMC, SSD, SD e VD;  $\Psi_{tip}$  mais negativo). Por outro lado, o PC2 refletiu uma demanda conflitante entre absorção (maior FWU) e armazenamento de água (maior SUC).

A análise de agrupamento resultou na separação das espécies em três estratégias eco-fisiológicas (**Figura 25 A-B**): S-tolerância (n=22), grupo composto tanto por ervas quanto arbustos que apresentaram altas porcentagem de tolerância ao estresse (S%) no triângulo CSR, e atributos associados com uma estratégia de uso conservativo de recursos (menor SLA, maior LDMC, VD, SD) e maior tolerância à desidratação (maior SSD, mais negativo  $\Psi_{tip}$ ). Espécies neste grupo também demonstraram menor capacidade de rebrota (menor RA); CR-escape/evitação (n=13), representado exclusivamente por espécies herbáceas, ruderais (maior R%) ou competidoras (maior C%), que exibiram uma estratégia de uso aquisitivo de recursos (maior SLA e menor LDMC), e potencialmente uma menor margem de segurança para perda de turgor (maior  $g_{s\ max}$ ,  $\Psi_{tip}$  menos negativo). As espécies nesse grupo também exibiram alta capacidade de absorção foliar de água (maior FWU) e de rebrota (maior RA); e CS-escape/evitação (n=16), composto por ervas e arbustos com folhas suculentas (maior SUC), com sementes e folhas maiores (maior LA e SS) e que ocuparam uma posição intermediária ao longo do eixo CS no triângulo CSR.

Características	76 espécies
LA (mm <sup>2</sup> )	1203,2 ± 1870,2
LDMC (%)	33,0 ± 10,0
SUC (g H <sub>2</sub> O dm <sup>-2</sup> )	2,3 ± 0,9
SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	11,7 ± 6,4
SSD (mg mm <sup>-3</sup> )	0,5 ± 0,3
FWU (%)	73,6 ± 75,5
SD (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	309,1 ± 267,2
VD (mm mm <sup>-2</sup> )	6,1 ± 3,2
Fsp (%)	4,1 ± 2,1
g <sub>s max</sub> (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	999,3 ± 460,4
Δslope	0,2 ± 0,1
Ψ <sub>tlp</sub> (MPa)	-2,0 ± 0,9
LWH (°)	62,6 ± 26,6
SS (cm)	0,2 ± 0,1
RA (%)	60,6 ± 57,9

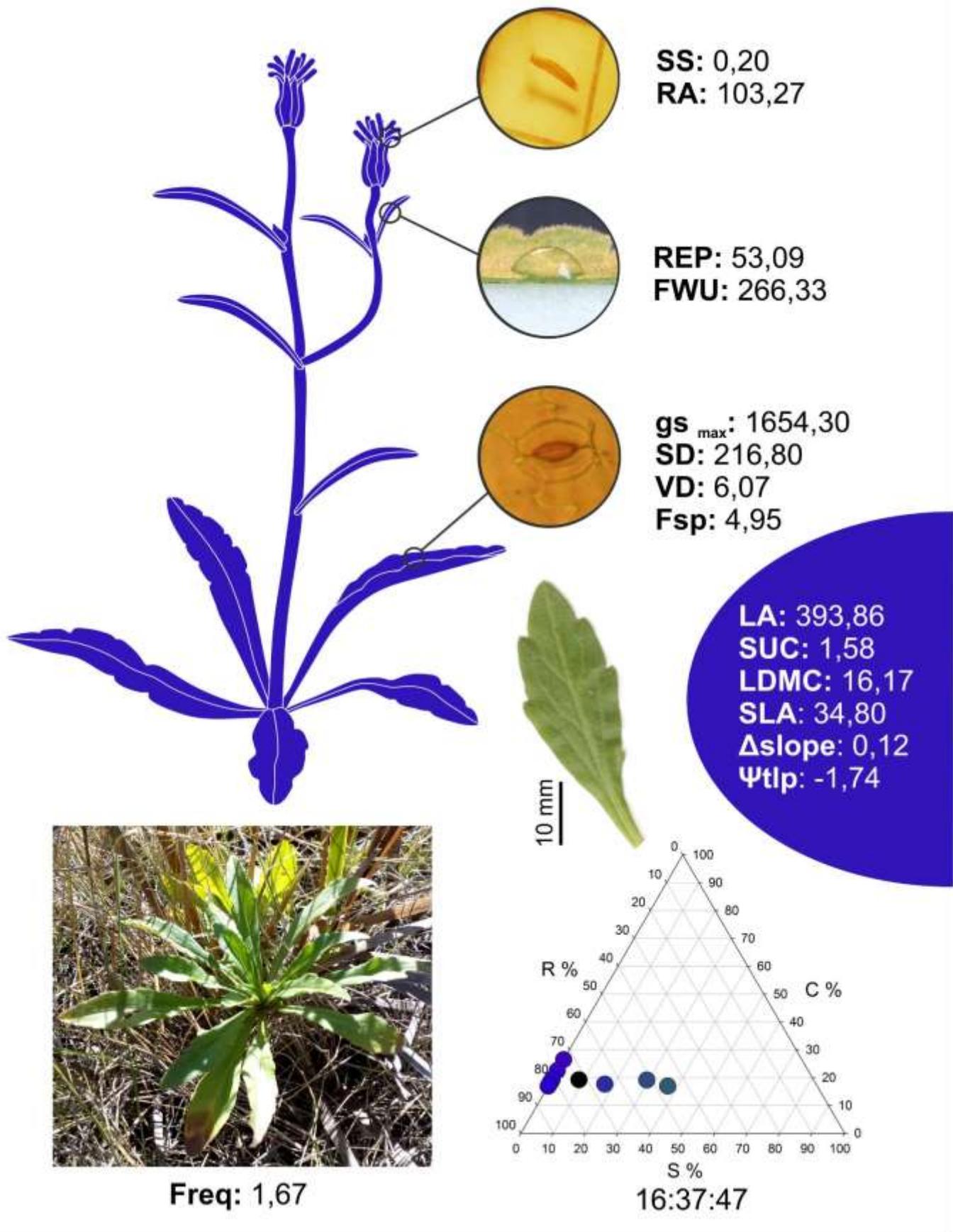
**Tabela 3:** Média ± desvio padrão para as 15 características funcionais de resposta a seca mensuradas em 51 espécies dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia (Rio de Janeiro, Brasil). Para o significado das abreviaturas, consulte a Tabela 2.

## ORIGINALIDADE E ESTABILIDADE DA COMUNIDADE EM RESPOSTA A

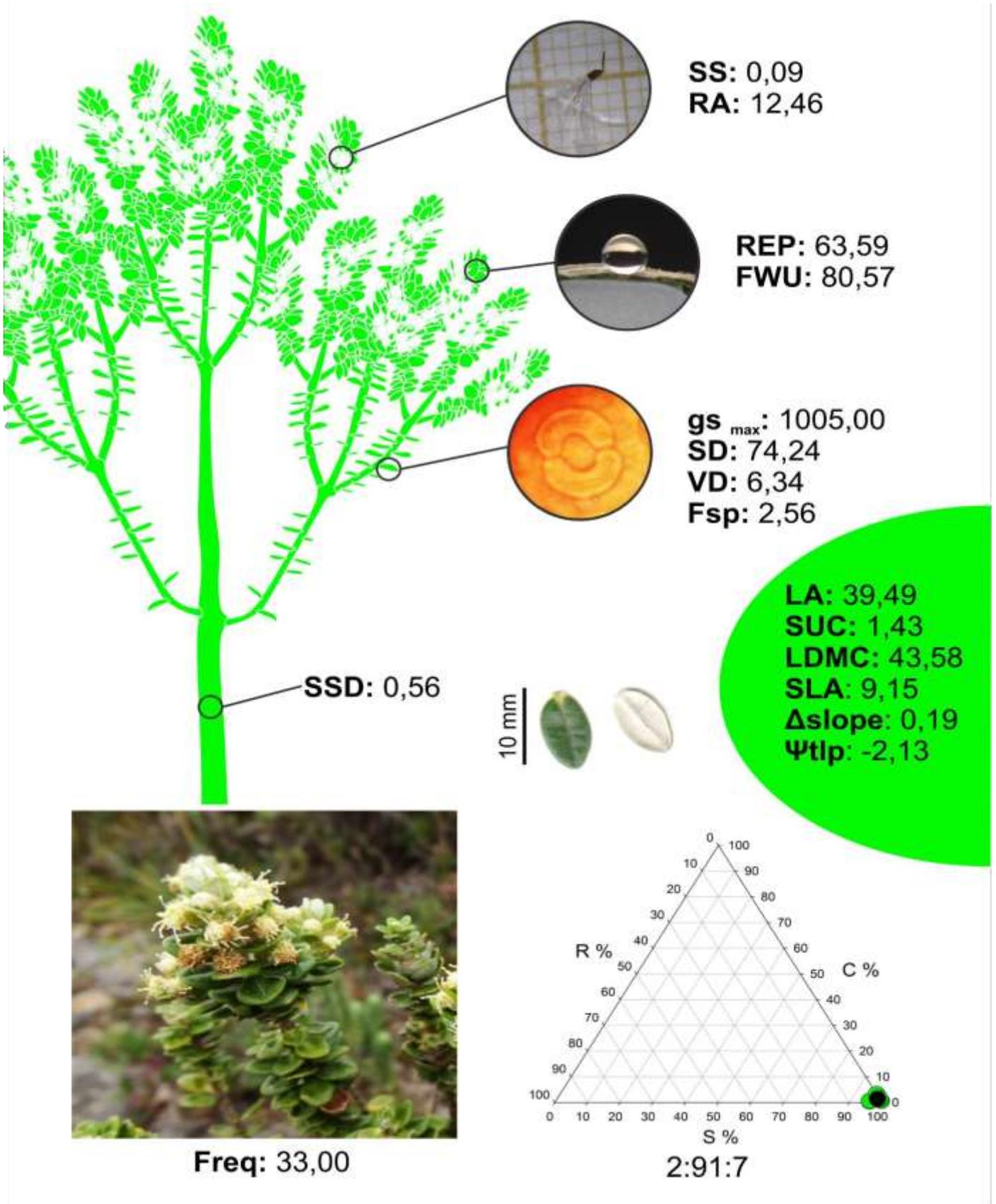
### SECA

A **Figura 26** apresenta os valores de singularidade (SIG) e distintividade (DIS) funcional para as 51 espécies avaliadas. *C. pinifolia* foi a espécie mais original (SIG e DIS = 1), seguida pela espécie dominante *M. ensifolia* (SIG = 0,86; DIS = 0,77). A co-dominante *C. modesta* exibiu um valor relativamente alto de singularidade (SIG=0,62), e mediano de distintividade (DIS = 0,49). Contrariamente, as espécies menos singulares foram *S. alatum* e *L. speciosa* (ambas com SIG = 0,14), e as espécies menos distintas pertenceram ao gênero *Baccharis*, que é o gênero mais diverso na área de estudo, com 11 espécies.

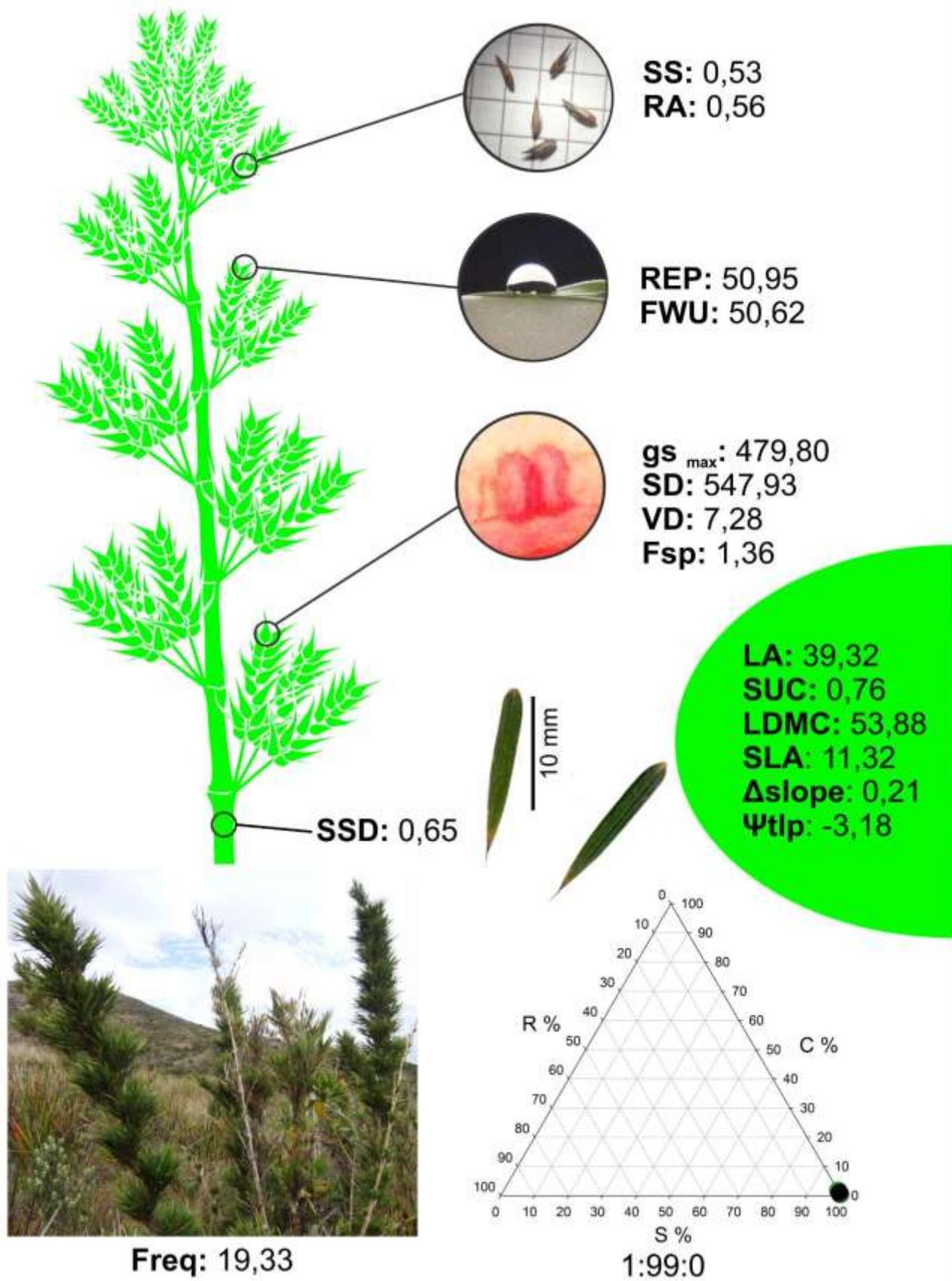
A frequência das espécies não teve relação com DIS (Beta-regressão: pseudo-R<sup>2</sup> = 0,03; *P* = 0,21); mas, sim com SIG e também entre SIG e a frequência das espécies (pseudo-R<sup>2</sup> = 0,13; *P* < 0,01). Isto é, as espécies mais dominantes foram também mais singulares. Essa relação, porém, foi largamente influenciada pelas duas espécies co-dominantes. Quando essas duas espécies foram excluídas da análise, a relação positiva deixou de ser significativa (pseudo-R<sup>2</sup> = 0,02; *P* = 0,34). Considerando todas as espécies em conjunto, uma relação positiva e significativa foi observada também entre SIG e DIS (Beta-regressão: pseudo-R<sup>2</sup> = 0,50; *P* < 0,01). A **Figura 28** apresenta essas relações entre SIG e DIS, separadamente para cada uma das três estratégias eco-fisiológicas; permitindo identificar, dentro de cada estratégia, quais as espécies mais originais (simultaneamente maior SIG e maior DIS).



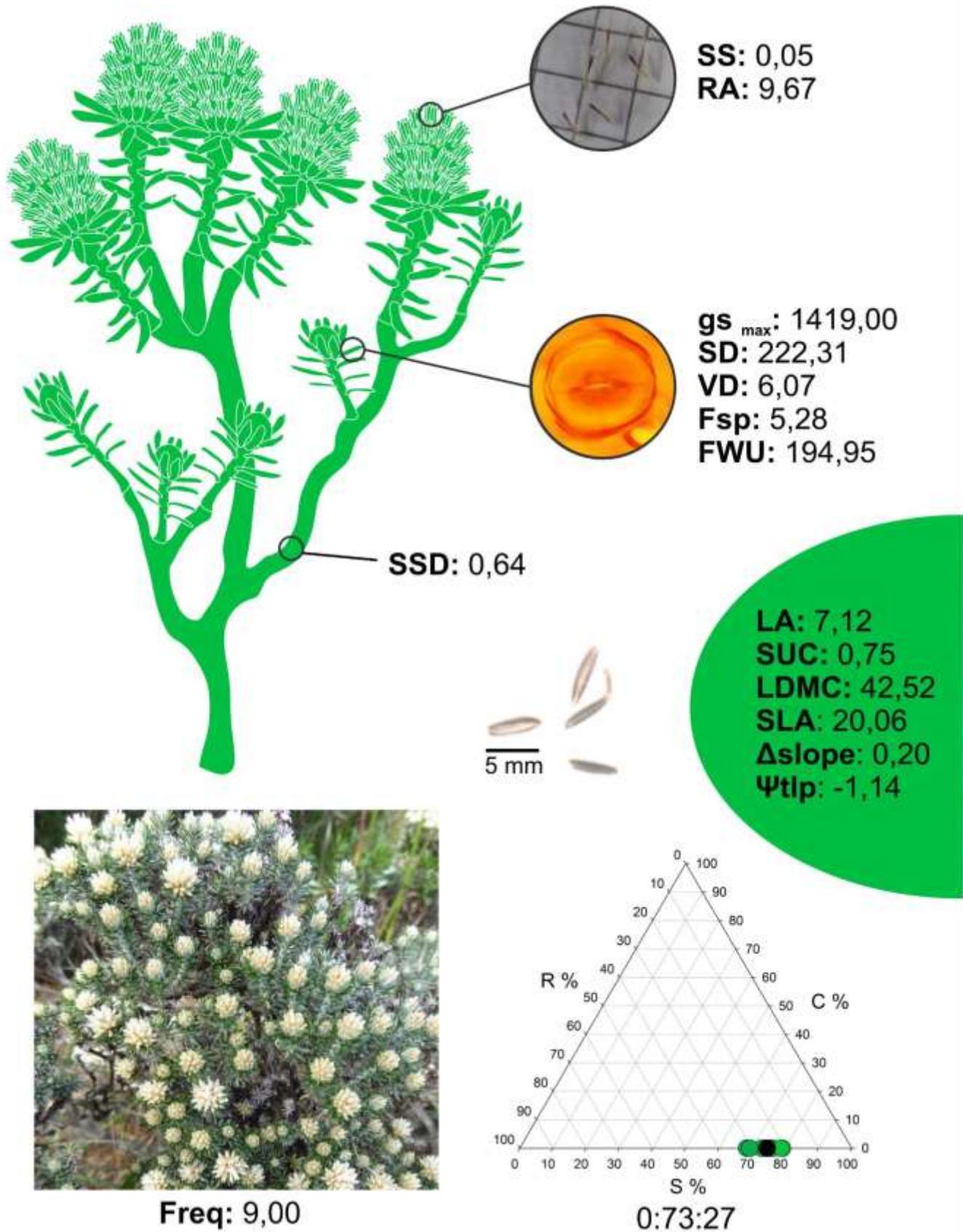
**Figura 13:** Características funcionais, frequência e classificação CSR (competição; tolerância ao estresse e ruderalidade) para a espécie *Hypochaeris lutea* (Asteraceae). Para as abreviaturas das características, consulte a Tabela 2.



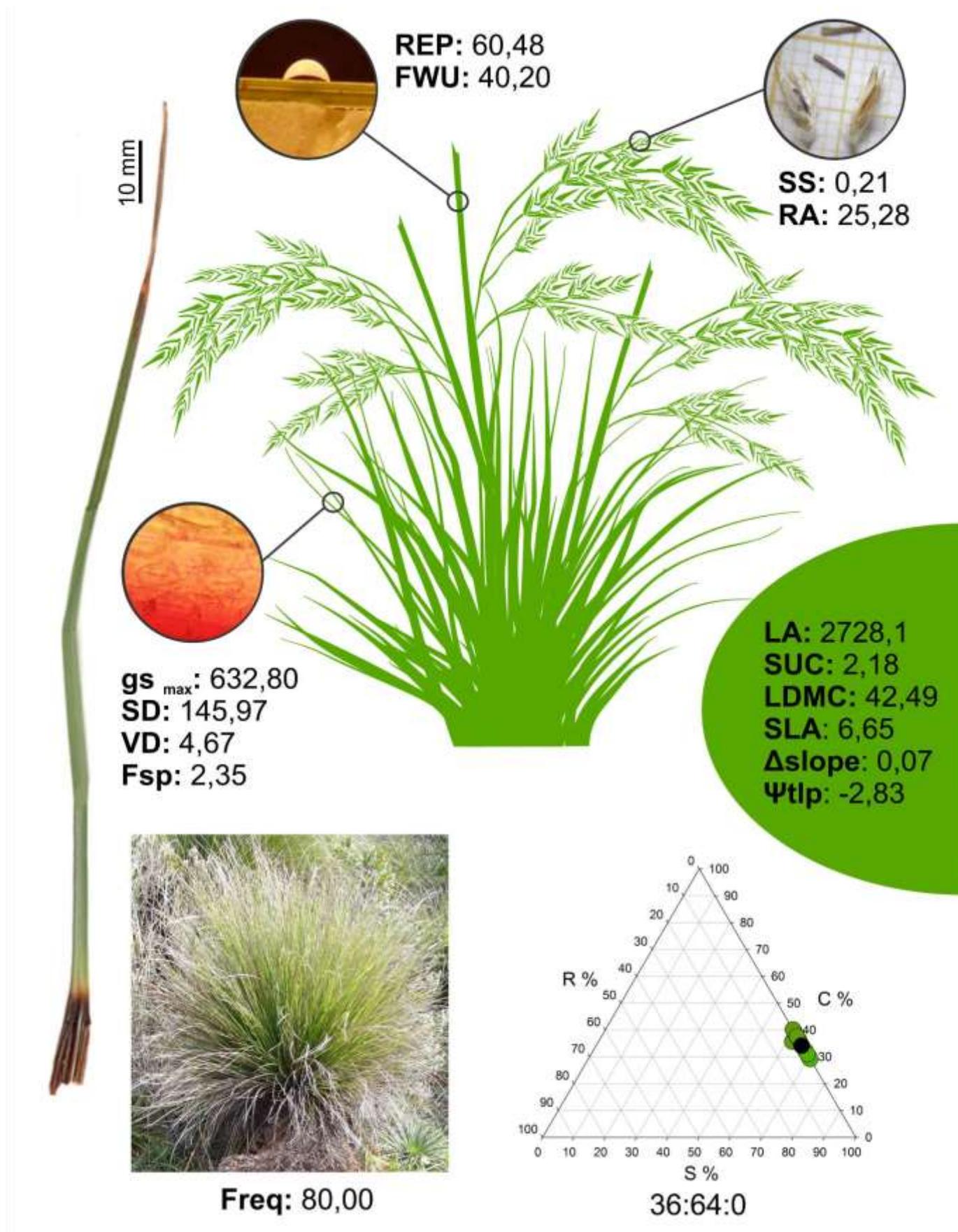
**Figura 14:** Características funcionais, frequência e classificação CSR (competição; tolerância ao estresse e ruderalidade) para a espécie *Baccharis uncinella* (Asteraceae). Para as abreviaturas das características, consulte a Tabela 2.



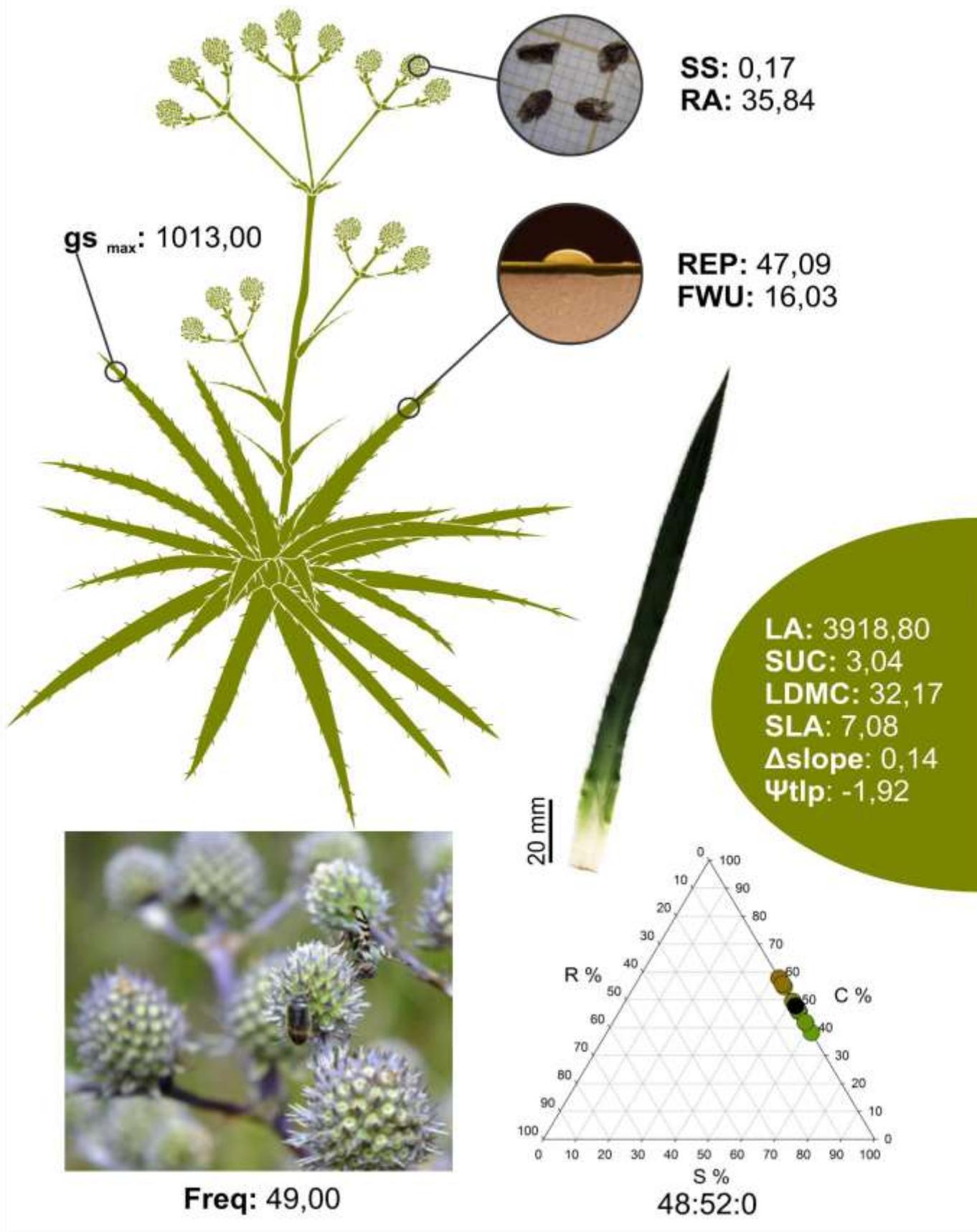
**Figura 15:** Características funcionais, frequência e classificação CSR (competição; tolerância ao estresse e ruderalidade) para a espécie *Chusquea pinifolia* (Poaceae). Para as abreviaturas das características, consulte a Tabela 2.



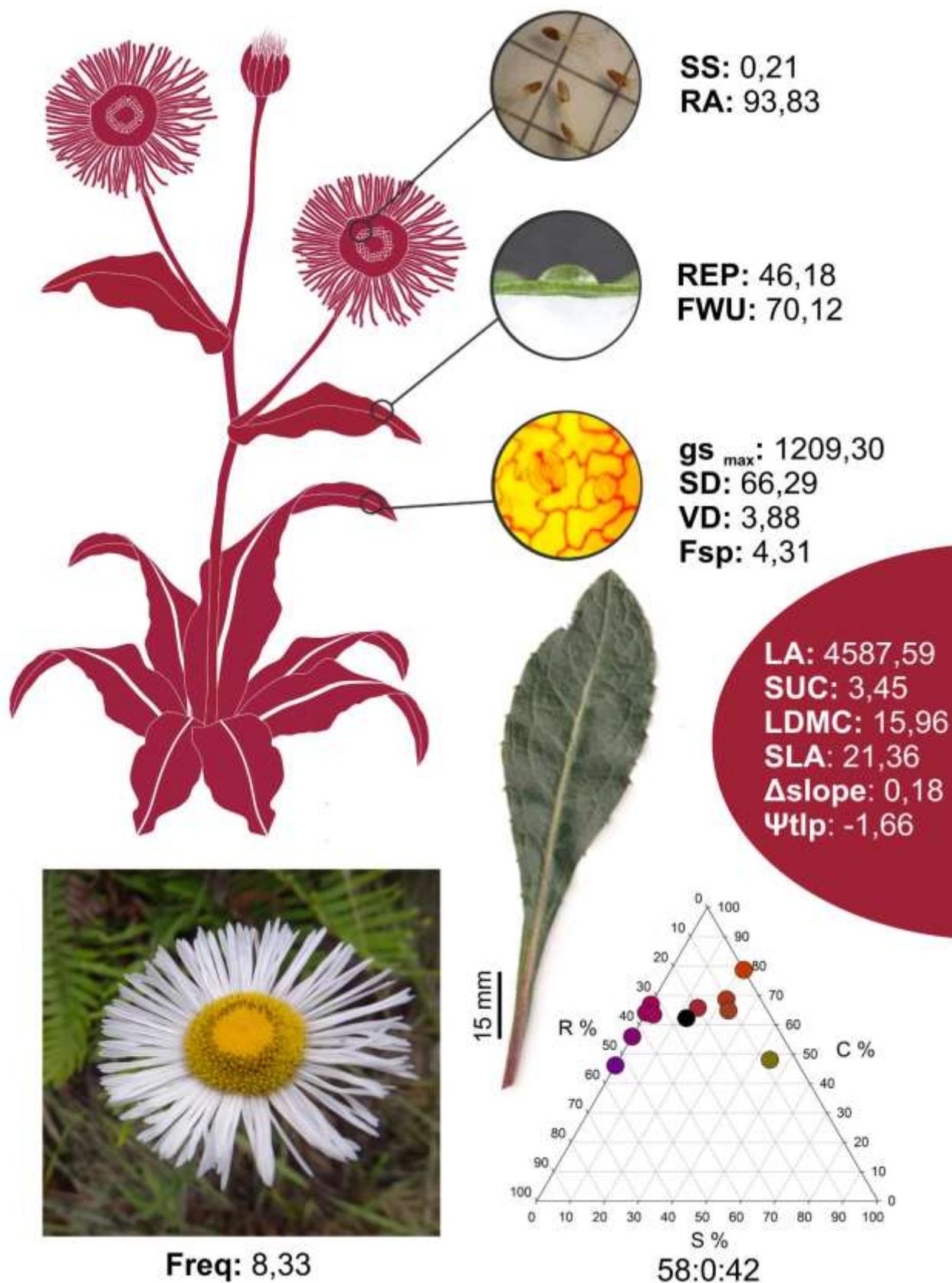
**Figura 16:** Características funcionais, frequência e classificação CSR (competição; tolerância ao estresse e ruderalidade) para a espécie *Chionolaena capitata* (Asteraceae). Para as abreviaturas das características, consulte a Tabela 2.



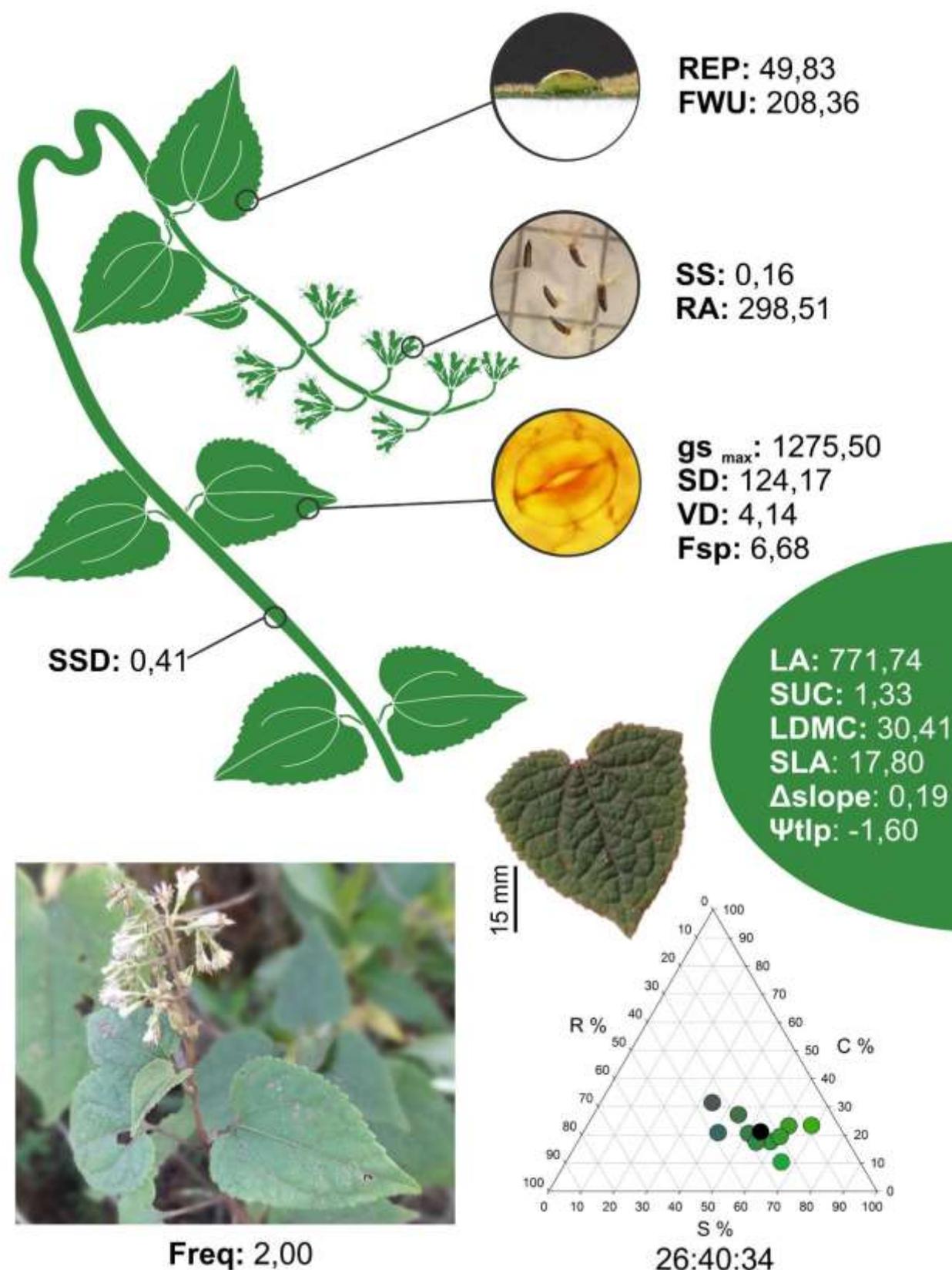
**Figura 17:** Características funcionais, frequência e classificação CSR (competição; tolerância ao estresse e ruderalidade) para a espécie *Cortaderia modesta* (Poaceae). Para as abreviaturas das características, consulte a Tabela 2.



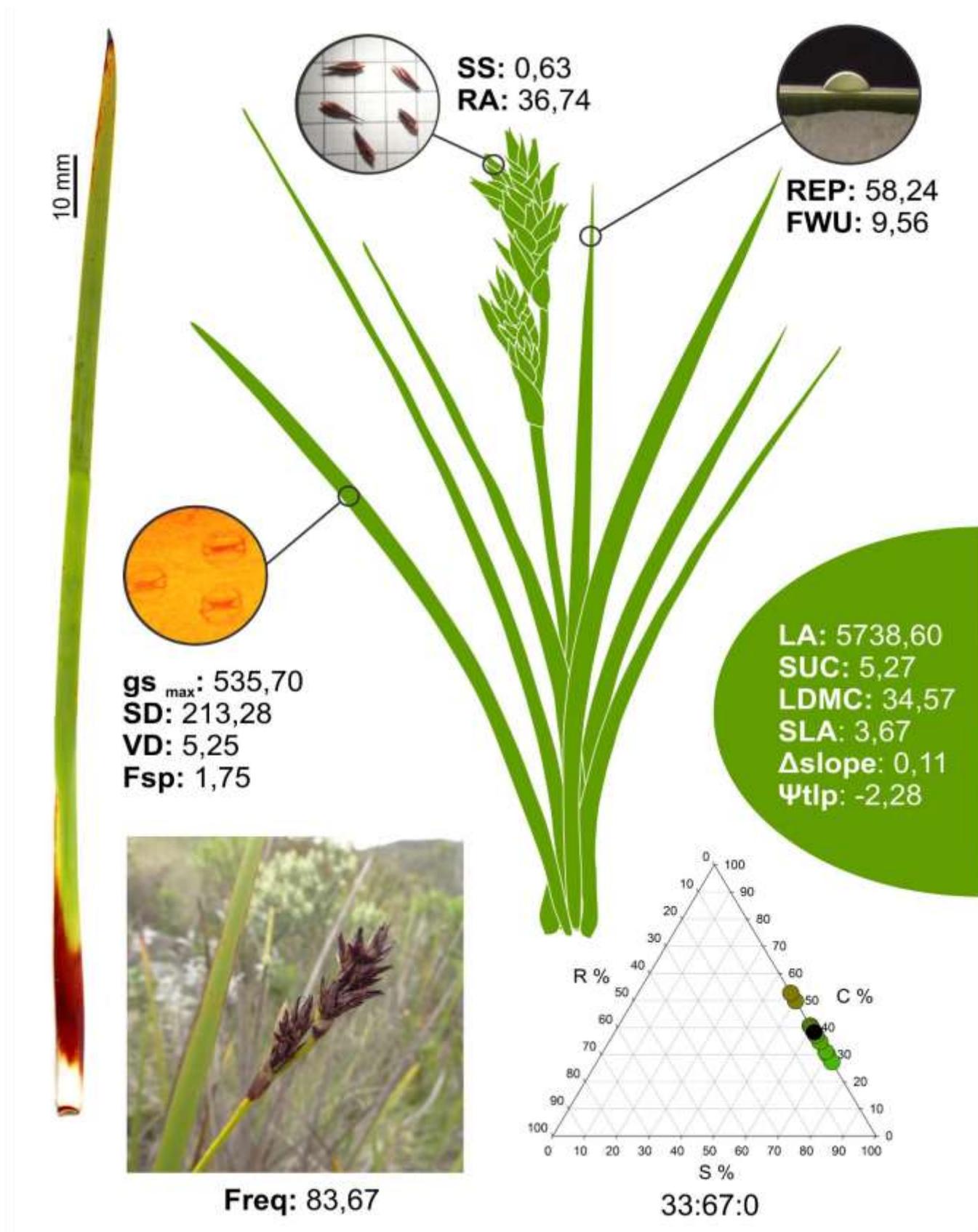
**Figura 18:** Características funcionais, frequência e classificação CSR (competição; tolerância ao estresse e ruderalidade) para a espécie *Eryngium glaziovianum* (Apiaceae). Para as abreviaturas das características, consulte a Tabela 2.



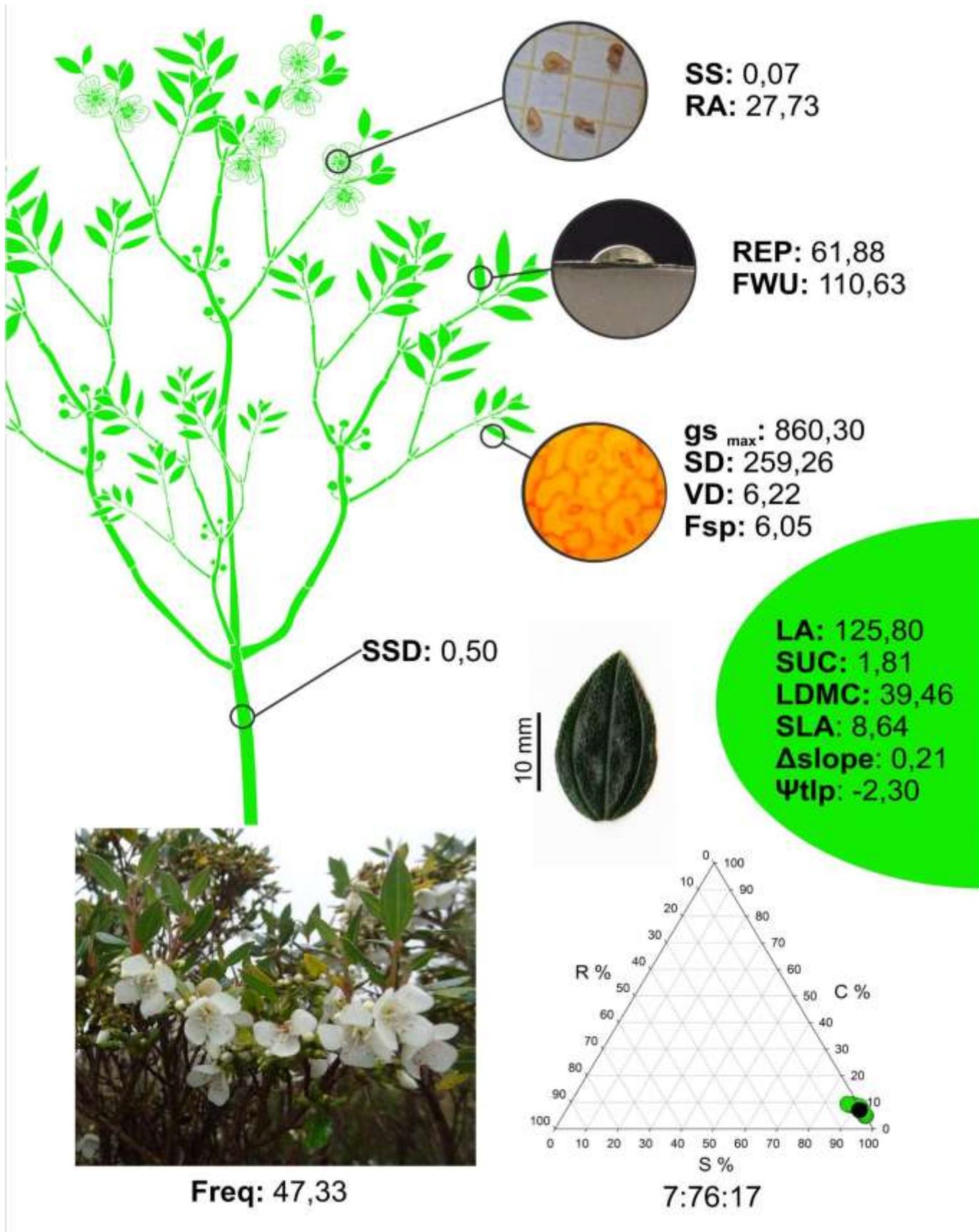
**Figura 19:** Características funcionais, frequência e classificação CSR (competição; tolerância ao estresse e ruderalidade) para a espécie *Leptostelma maximum* (Asteraceae). Para as abreviaturas das características, consulte a Tabela 2.



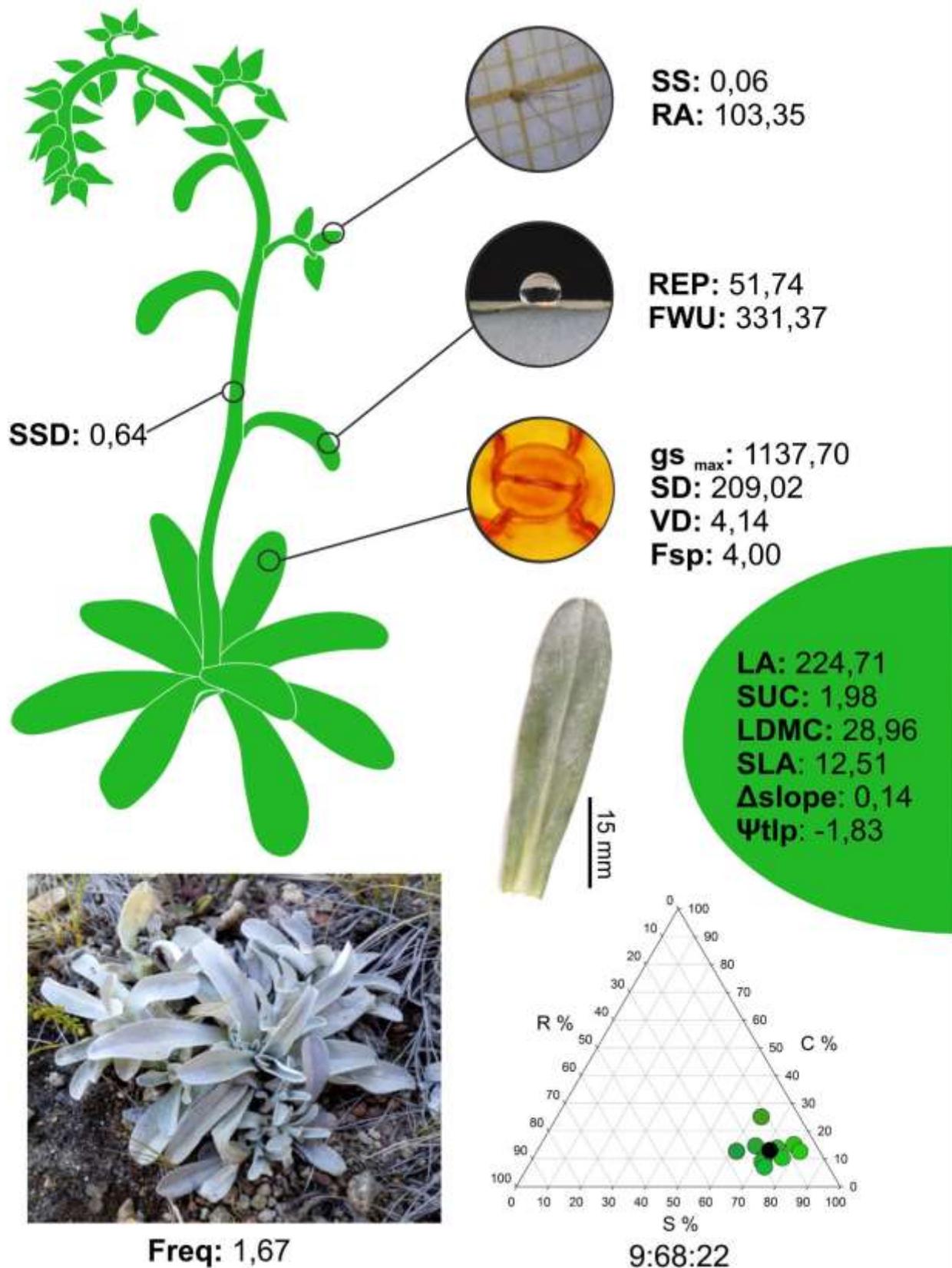
**Figura 20:** Características funcionais, frequência e classificação CSR (competição; tolerância ao estresse e ruderalidade) para a espécie *Mikania glaziovii* (Asteraceae). Para as abreviaturas das características, consulte a Tabela 2.



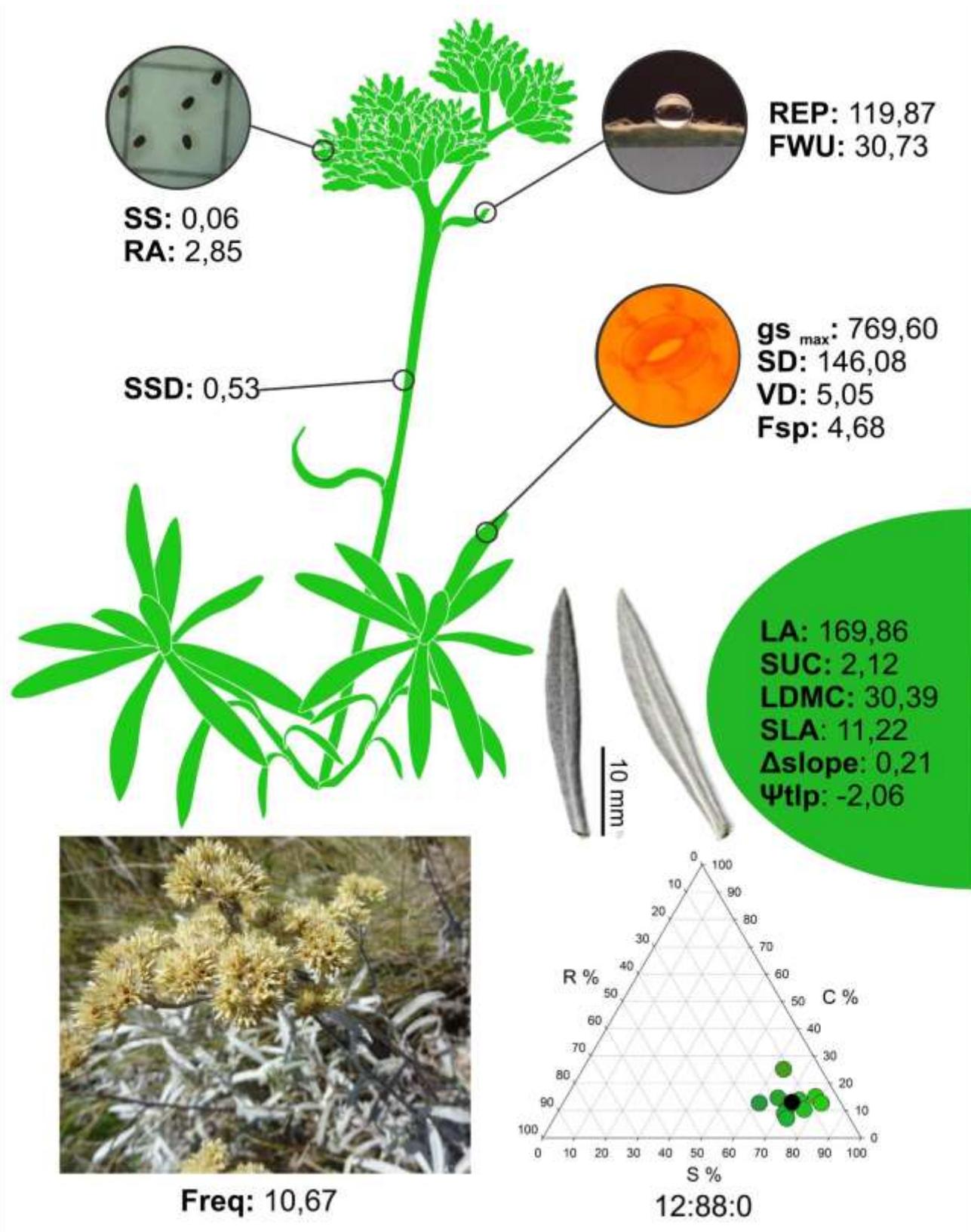
**Figura 21:** Características funcionais, frequência e classificação CSR (competição; tolerância ao estresse e ruderalidade) para a espécie *Machaerina ensifolia* (Cyperaceae). Para as abreviaturas das características, consulte a Tabela 2.



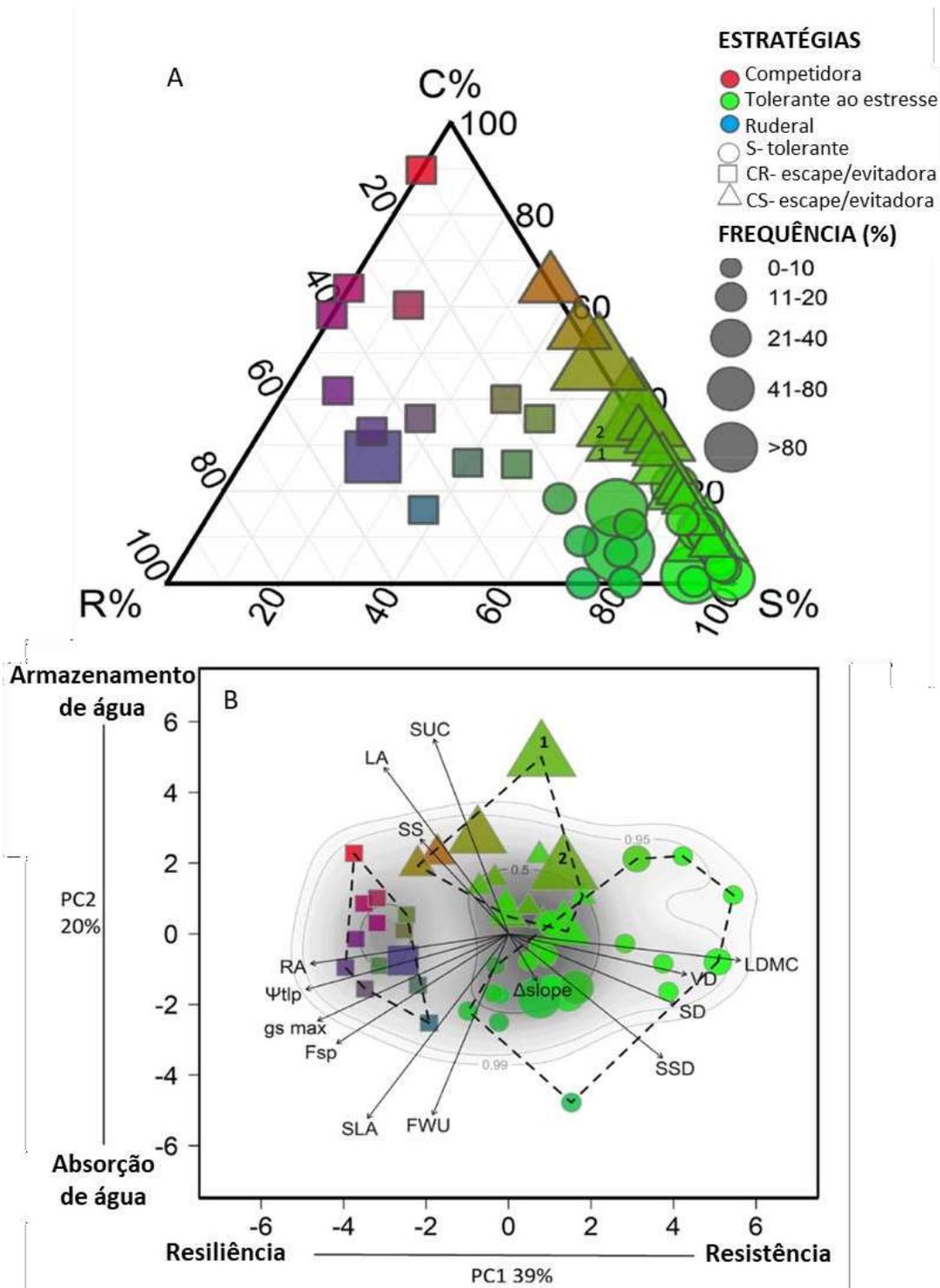
**Figura 22:** Características funcionais, frequência e classificação CSR (competição; tolerância ao estresse e ruderalidade) para a espécie *Pleroma hospita* (Melastomataceae). Para as abreviaturas das características, consulte a Tabela 2.



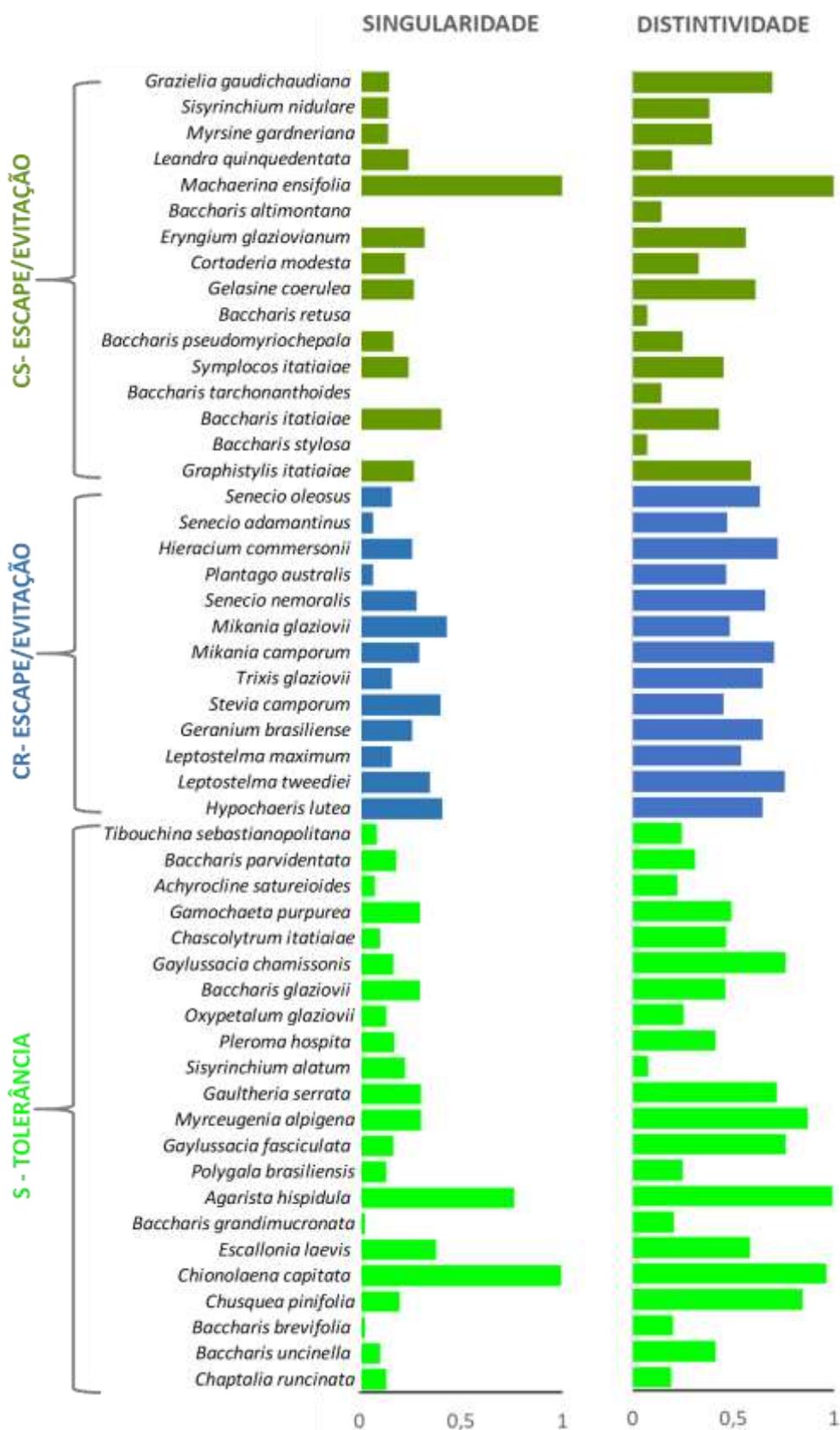
**Figura 23:** Características funcionais, frequência e classificação CSR (competição; tolerância ao estresse e ruderalidade) para a espécie *Gamochaeta purpurea* (Asteraceae). Para as abreviaturas das características, consulte a Tabela 2.



**Figura 24:** Características funcionais, frequência e classificação CSR (competição; tolerância ao estresse e ruderalidade) para a espécie *Achyrocline satureioides* (Asteraceae). Para as abreviaturas das características, consulte a Tabela 2.

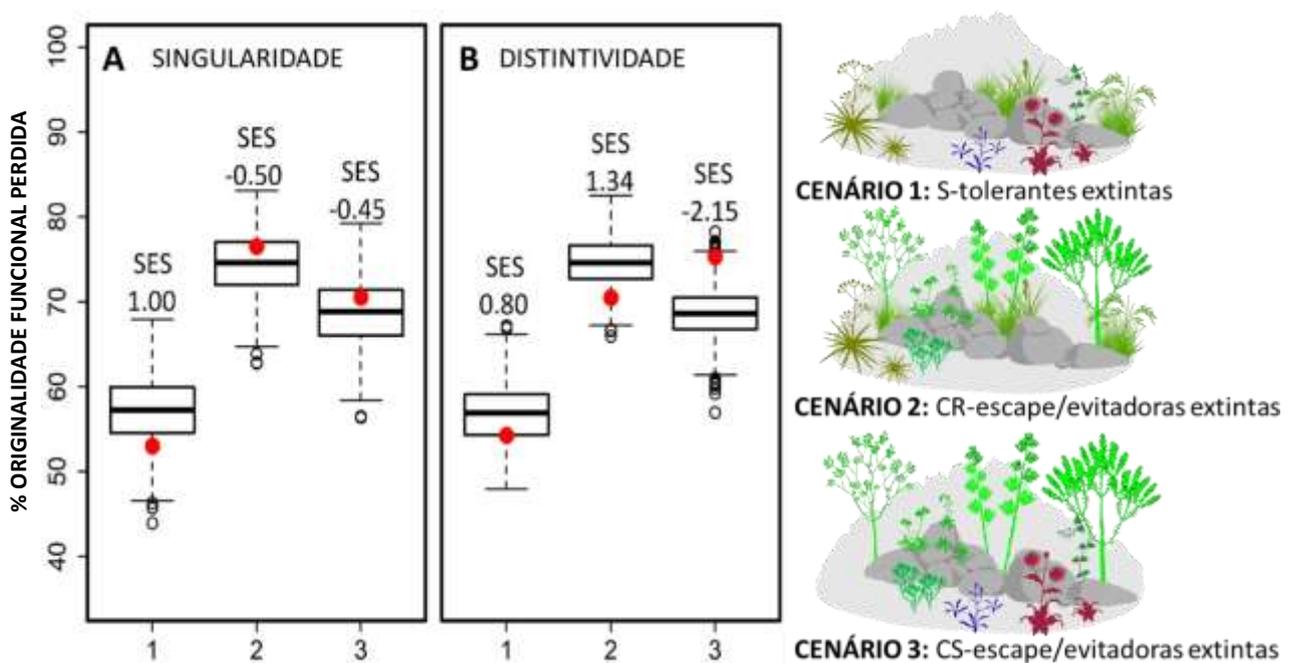


**Figura 25:** Estratégias eco-fisiológicas para 51 plantas dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia (RJ, Brasil). (A) estratégias CSR (C%: competitividade; S%: tolerância ao estresse; R%: ruderalidade); (B) resultados das análises de componentes principais (PCA) para o primeiro (PC1) e segundo componentes (PC2). Os polígonos delimitam os resultados para análise de coordenação, que delimitaram três estratégias ecofisiológicas: S-tolerância; CR-escape/evitação e CS-escape/evitação. O tamanho dos pontos reflete a frequência das espécies na área de estudo (%), e as cores foram obtidas convertendo as porcentagens CSR% em vermelho, verde e azul, respectivamente. Os números indicam a posição das duas espécies co-dominantes no triângulo CSR e no espaço funcional (PCA): 1. *Machaerina ensifolia* (Cyperaceae); 2. *Cortaderia modesta* (Poaceae). Para o significado das abreviaturas das características veja a Tabela 2.

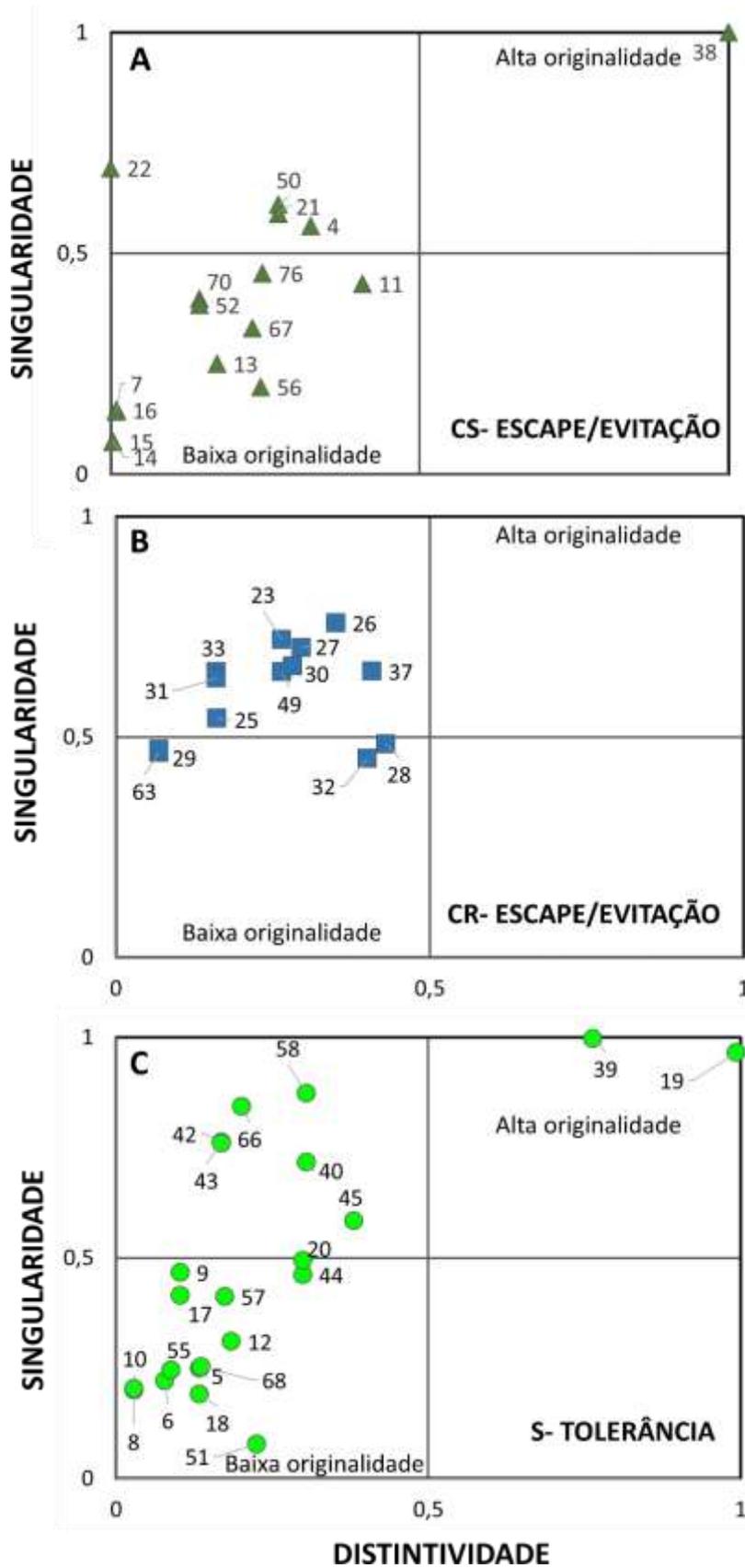


**Figura 26:** Originalidade funcional (Singularidade e Distintividade) para 51 espécies de plantas dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia (RJ, Brasil). Os valores de originalidade foram padronizados de modo a variar entre 0 (menor originalidade) e 1 (maior originalidade).

Em relação a distribuição da originalidade funcional entre as estratégias, nós observamos que SIG distribuiu-se igualmente entre as estratégias (teste de Kruskal-Wallis :  $\chi^2 = 2,89$ ;  $P=0,24$ ; média: S-tolerância= 0,36; CR-escape/evitação= 0,27; CS-escape/evitação= 0,29); enquanto que DIS foi maior para as espécies na estratégia CR-escape/evitação ( $\chi^2 = 8,09$ ;  $P=0,02$ ; média: S-tolerância= 0,44; CR-escape/evitação= 0,48; CS-escape/evitação= 0,32). Quando comparado com o cenário nulo, a perda de todas as espécies dentro da estratégia S-tolerância resultou numa maior perda de originalidade tanto para SIG quanto para DIS (**Figura 27**, cenário 1), enquanto que a perda de todas as espécies do grupo CR-escape/evitação resultou em maior perda apenas de DIS (**Figura 27**, cenário 2). A perda do grupo CS-escape/evitação, contudo, resultou em menor perda de originalidade para ambos os índices (**Figura 27**, cenário 3).



**Figura 27:** Cenários de extinção das estratégias eco-fisiológicas e seus efeitos sobre a originalidade funcional da comunidade vegetal dos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia (RJ, Brasil). A. Singularidade funcional; B. Distintividade funcional. 1. Cenário 1: extinção de todas as espécies (N=22) da estratégia S-tolerância; 2. Cenário 2: extinção de todas as espécies (N=13) da estratégia CR-escape/evitação; 3. Cenário 3: extinção de todas as espécies (N=16) da estratégia CS-escape/evitação. Os pontos vermelhos indicam a porcentagem de redução na originalidade funcional da comunidade após a extinção de todas as espécies dentro de cada estratégia. Os boxplots representam a média e o desvio padrão para mil simulações de perda aleatória de espécies. SES (*standardized effect size*): tamanho do efeito padronizado comparando o cenário aleatório versus os cenários de perda das estratégias. Valores positivos de SES (e pontos vermelhos abaixo da média do boxplot) indicam que a perda de todas as espécies dentro daquela estratégia resultaria numa maior perda de originalidade funcional para a comunidade, do que perder o mesmo número de espécies aleatoriamente. Valores negativos de SES (e pontos vermelhos acima da média do boxplot) indicam uma menor perda de originalidade funcional.



**Figura 28:** Relação entre os índices de originalidade funcional (singularidade e distintividade) para cada estratégia eco-fisiológica: (A) CS-escape/evitação; (B) CR-escape/evitação; (C) S-tolerância. Cada ponto corresponde a uma espécie e os números indicam os nomes científicos das espécies conforme legenda da Figura 11.

## DISCUSSÃO

As plantas dos Campos de Altitude podem lidar com a seca através de três estratégias eco-fisiológicas: S-tolerância; CS-escape/evitação e CR-escape/evitação (**Figura 25**).

*S-tolerância*: a maioria das espécies são S-tolerantes; e, portanto, possuem uma estratégia conservativa de uso dos recursos. Suas características econômicas (alto SSD e LDMC; baixo SLA) além de possibilitarem um uso mais conservativo da água, também podem conferir uma maior tolerância a desidratação<sup>30</sup>. Por exemplo, as folhas pequenas (menor LA) características dessas espécies podem ser o resultado de suas taxas de crescimento mais lentas; mas também, podem constituir um importante mecanismo para reduzir a superfície de perda de água por transpiração durante a seca<sup>86</sup>. Similarmente, seus caules mais densos (vasos xilemáticos numerosos, estreitos e com espessa lignificação), embora sejam menos eficientes no transporte de água, podem conferir maior resistência à implosão, bem como à cavitação. À medida que a seca progride, o potencial hídrico no interior do xilema se torna cada vez mais negativo, resultando numa maior pressão de implosão que pode colabar os vasos (i.e. as paredes dos vasos se aderem bloqueando a passagem da água); bem como pode levar a formação de bolhas de ar (cavitação). Como a pressão no interior dos vasos é negativa, essas bolhas podem se expandir e também bloquear o transporte de água<sup>97</sup>. A presença de paredes lignificadas mais espessadas nas espécies S-tolerantes pode dificultar o colapamento; enquanto que os seus vasos mais estreitos podem dificultar a formação e a expansão das bolhas de ar<sup>91,98</sup>. Como resultado, essas espécies são capazes de manter o transporte de água mesmo sob condições mais secas; o que culmina em valores mais negativos de potencial hídrico no ponto de perda de turgor (menor  $\Psi_{t(p)}$ ). As espécies S-tolerantes também apresentam altos valores de densidade de venação (maior VD) e densidade estomática (maior SD), sugerindo a existência de uma coordenação entre a demanda (SD) e o suprimento de água (VD) nas suas folhas<sup>93</sup>. Essas características podem também conferir maior tolerância a desidratação. Pois, quanto maior a densidade de venação, maior tende a ser a quantidade de rotas alternativas para o fluxo de água (maior redundância). De modo que, se durante a seca alguns vasos sofrem cavitação, o fluxo ainda pode ser mantido através dessas vias alternativas<sup>37,93</sup>. Já a alta densidade estomática pode auxiliar as espécies S-tolerantes a reduzirem a perda de água por transpiração durante a seca,

através de um fechamento estomático mais rápido<sup>92</sup>. A regulação estomática pode ocorrer não só pelo controle da quantidade de estômatos, mas também pelo grau de abertura dos poros estomáticos. Além de uma maior SD, espécies S-tolerantes também apresentam valores relativamente mais baixos de condutância estomática ao médio dia (baixo  $g_{smax}$ ). Isso indica que elas, de fato, tendem a fechar os estômatos para perder menos água. Resultado condizente com a sua estratégia de uso mais conservativo, e com o seu comportamento isohídrico (maior  $\Delta slope$ ). As características regenerativas dessas espécies também condizem com a estratégia conservativa, indicando menor investimento tanto no crescimento reprodutivo (baixa capacidade de rebrota; menor RA), quanto no reprodutivo (sementes pequenas; menor SS)<sup>32,33</sup>.

*CR-escape/evitação*: já o grupo das CR-escape/evitadoras é composto principalmente por ervas ruderais, mas também inclui algumas espécies competidoras, como *L. maximum* (**Figura 19**). Todas caracterizadas por uma estratégia mais aquisitiva de recursos (maior SLA; menor LDMC e SSD). Por um lado, uma estratégia aquisitiva possibilita uma captura e uso eficiente dos recursos sob condições de boa disponibilidade hídrica; mas, por outro, pode aumentar o risco de desidratação quando a água se torna escassa<sup>30</sup>. Essas espécies tem um fraco controle estomático (i.e. anisohídricas: menor  $\Delta slope$ ), e exibem altos valores de condutância mesmo durante o meio dia (maior  $g_{smax}$ ). Dado os seus valores menos negativos de  $\Psi_{tip}$ , essas espécies são mais propensas a perda de turgor durante eventos de seca. A maior capacidade dessas espécies em realizar absorção foliar de água (maior FWU) pode contrabalancear a perda de água por transpiração, e constituir um importante mecanismo para evitar a desidratação. Além da estratégia de evitação, essas espécies também podem escapar a desidratação através da rebrota (maior RA). Assim, mesmo que a sua porção aérea seja danificada durante a seca, elas seriam capazes de produzir nova biomassa, a partir de reservas armazenadas em tecidos subterrâneos<sup>82</sup>. As rápidas taxas de captura de recursos e de crescimento, características das espécies aquisitivas, facilitariam essa rápida regeneração vegetativa após o evento de seca<sup>33</sup>.

*CS-escape/evitação*: as espécies neste grupo ocupam uma posição intermediária ao longo do eixo de competição (C) e tolerância ao estresse (S) no triângulo CSR (**Figura 25A**), e exibem uma estratégia de evitação a desidratação por meio da suculência foliar (maior SUC). Essa estratégia, de fato, requer a combinação de características tanto de tolerância ao estresse, como um uso conservativo de recursos (menor SLA) com alocação

preferencial para o armazenamento ao invés do crescimento; quanto características de competidoras, como a presença de folhas grandes (maior LA) e com menor conteúdo de massa seca (menor LDMC), as quais permitem uma maior estocagem de água<sup>35</sup>. Embora as espécies CS possuam folhas mais suculentas quando comparadas às demais estratégias, seus valores de suculência ainda são, em média, menores do que  $5 \text{ g H}_2\text{O dm}^{-2}$  (média =  $2,69 \text{ H}_2\text{O dm}^{-2}$ , amplitude =  $1,97$  a  $5,27 \text{ H}_2\text{O dm}^{-2}$ ), que é o limite mínimo para considerar uma espécie como suculenta<sup>99</sup>. Segundo Camerik e Werger 1981<sup>73</sup>, a presença de folhas altamente suculentas poderia ser desvantajosa em ambientes frios como os Campos de Altitude. Uma vez que folhas suculentas são mais propensas ao congelamento. Além de evitarem a desidratação por meio da suculência, essas espécies também poderiam escapar a desidratação, investindo na produção de sementes maiores (maior SS). Em geral, quanto maior o tamanho da semente, maior a quantidade de reservas nutritivas; e, conseqüentemente maior o sucesso no recrutamento das plântulas<sup>95</sup>.

<sup>96</sup>. A presença de sementes maiores nessas espécies poderia, portanto, favorecer a sua regeneração após um evento de seca. Dentre todas as espécies avaliadas, as CS-escape/evitadoras exibem os valores mais baixos de capacidade de absorção foliar de água (menor FWU). Esse resultado corrobora a existência de um trade-off (PC2 na **Figura 25B**) entre absorção e armazenamento de água nas folhas<sup>100</sup>. Isto é, as plantas podem evitar a desidratação ou através do armazenamento de água (maior SUC), ou através da absorção foliar de água (maior FWU). Porém, elas não são eficientes em realizar esses dois mecanismos simultaneamente. Provavelmente porque a estocagem de água nos tecidos foliares impede a formação de um gradiente de potencial hídrico entre o interior e a superfície da folha; gradiente este necessário para que a absorção foliar de água possa ocorrer<sup>49</sup>.

## **COMO OS EVENTOS DE SECA PODEM AFETAR A DIVERSIDADE FUNCIONAL DOS CAMPOS DE ALTITUDE?**

Eventos de seca (ou outros tipos de estresses e distúrbios) que levam a extinção de espécies nas estratégias CR-escape/evitação e principalmente S-tolerância, resultam em maiores impactos sobre a diversidade funcional, do que a perda de espécies do grupo CS-escape/evitadoras (**Figura 27**).

*S-tolerância*: apesar do grupo S-tolerância compreender a maior parte das espécies avaliadas (N=22), e conter várias espécies redundantes (i.e. baixos valores de singularidade e distintividade), como as pertencentes ao gênero *Baccharis* (**Figura 26**). Essa estratégia também inclui algumas das espécies mais originais da comunidade, como a poácea *Chusquea pinifolia* (que se destaca pela presença de folhas com elevados valores de LDMC; **Figura 15**); e a asterácea *Chionolaena capitata* (que apresenta folhas muito pequenas; **Figura 16**). Como essas espécies com características muito discrepantes tem uma alta contribuição para a originalidade da comunidade, sua extinção faz com que a perda do grupo S-tolerante tenha um impacto expressivo sobre a diversidade funcional dos Campos de Altitude (**Figura 27**). A extinção de espécies S-tolerantes em resposta a eventos naturais de seca não deve ser um fenômeno muito frequente, uma vez que essas espécies possuem características hidráulicas que lhes permitem justamente manter o uso e o transporte de água mesmo sob baixos potenciais hídricos. Contudo, essa capacidade de resistência a seca não é ilimitada. A exposição a eventos extremos de seca (i.e. eventos de seca que estão fora do padrão de variabilidade aos quais os organismos encontram-se adaptados) pode ultrapassar o limiar de tolerância dessas espécies<sup>101</sup>, levando-as à extinção; e, conseqüentemente a uma perda de características insubstituíveis (i.e. homogeneização funcional) dentro da comunidade. Considerando as previsões de que a frequência de eventos climáticos extremos deve aumentar nas próximas décadas, e que essas secas extremas tornam os Campos de Altitude mais susceptíveis ao fogo<sup>67</sup>; esse cenário de perda das espécies S-tolerantes pode não ser tão improvável num futuro próximo. Uma vez perdidas, poderia ser muito difícil para as espécies S-tolerantes retornarem à comunidade, mesmo após as condições de disponibilidade hídrica voltarem ao normal. Isso se deve ao trade-off que existe entre resistência e resiliência (PC1 na **Figura 25**). Isto é, espécies S-tolerantes exibem alta resistência; mas, uma vez danificadas, apresentam baixa capacidade de regeneração<sup>33</sup>. Pois, suas características econômicas conservativas (baixas taxas de crescimento), resultam numa lenta recuperação da biomassa que foi perdida. Assim, devido a sua baixa capacidade de rebrota, as espécies S-tolerantes provavelmente seriam incapazes de retornar à comunidade por meio de regeneração vegetativa. Todavia, elas ainda poderiam recolonizar a comunidade através da regeneração reprodutiva. Como suas sementes são pequenas elas poderiam se manter viáveis por mais tempo nos bancos de sementes; bem como poderiam ser dispersas a longas distâncias, a partir de áreas não afetadas pela seca<sup>95-96</sup>.

*CR-escape/evitadoras*: as espécies nesse grupo apresentam alta redundância entre si; ou seja, compartilham as mesmas características, localizam-se próximas umas das outras no espaço funcional (**Figura 25**); e, conseqüentemente, exibem valores relativamente baixos de singularidade (**Figura 26**). Por isso, a extinção dessa estratégia não resulta em impactos significativos para a singularidade da comunidade (**Figura 27**). Apesar de redundantes entre si, essas espécies possuem características (como alto FWU,  $gs_{max}$  e  $\Psi_{tip}$ ) que as tornam muito distintas em relação as outras duas estratégias (S- tolerância e CS-escape/evitação). Assim, eventos de seca que levam a perda das espécies CR, provocam impactos significativos na distintividade funcional da comunidade (**Figura 27**). Uma vez que as CR-escape/evitadoras tem características hidráulicas de baixa tolerância a desidratação e se baseiam numa estratégia de evitação por meio da absorção foliar de água, reduções simultâneas na quantidade de chuvas e na frequência de eventos de neblina, previstas para as regiões montanhosas<sup>56,57</sup>, podem constituir uma séria ameaça. Especialmente considerando que as CR-escape/evitadoras já constituem um número reduzido de espécies e tem, de modo geral, uma baixa frequência nos Campos de Altitude.

*CS-escape/evitação*: com exceção da *M. ensifolia* (que foi a espécie mais original dos Campos de Altitude), as demais espécies CS-escape/evitadoras localizam-se relativamente próximas do centro do espaço funcional (baixa DIS), e tem alta sobreposição entre si (baixa SIG); e, inclusive, sobreposição com algumas espécies S-tolerantes (**Figura 25**). Logo, elas contribuem relativamente pouco para a originalidade funcional da comunidade, e sua extinção resulta em menores impactos sob a singularidade e a distintividade (**Figura 27**). Já que sua perda poderia ser compensada por outras espécies funcionalmente redundantes. Apesar do pouco impacto direto sobre a originalidade funcional, a perda de espécies CS-escape/evitadoras ainda poderia afetar a funcionalidade dos Campos de Altitude, porque as duas espécies co-dominantes - *M. ensifolia* e *C. modesta* — encontram-se justamente nessa estratégia (**Figura 25**). De acordo com a hipótese da proporcionalidade de massas, as espécies dominantes são as mais importantes para a manutenção das funções dos ecossistemas<sup>17</sup>. Se *M. ensifolia* e *C. modesta* exibissem estratégias de resposta distintas, eventos de seca poderiam levar a eliminação de apenas uma delas. Nesse caso, ao menos uma das dominantes poderia ser mantida, preservando a funcionalidade do sistema. Contudo, como as duas espécies exibem estratégias de resposta muito similares, eventos de seca que levem a extinção das espécies CS, podem afetar simultaneamente as duas co-dominantes. Isso, levaria a uma

grande perda de biomassa na comunidade; e, conseqüentemente poderia afetar a produtividade e outros serviços ecossistêmicos providos pelos Campos de Altitude.

Embora essas duas espécies co-dominantes exibam valores de frequência similares e pertençam a mesma estratégia ecológica, elas diferem em termos de originalidade funcional: *M. ensifolia* é mais original do que *C. modesta*, tanto em termos de singularidade, como de distintividade (**Figura 26**). Assim, nos Campos de Altitude não se observa uma relação significativa entre frequência e originalidade. Isto é, as espécies dominantes (alta frequência) podem exibir tanto alta como baixa originalidade; o mesmo sendo verdadeiro para as espécies subordinadas (baixa frequência). Por outro lado, há uma relação significativa e positiva entre singularidade e distintividade. Se essas duas propriedades não tivessem relação entre si, isso significaria que a extinção de uma espécie com altos valores de distintividade não necessariamente resultaria em homogeneização funcional. Pois, uma espécie que tem alta distintividade, mas baixa singularidade, compartilha seus atributos com outras espécies na comunidade, de modo que ela poderia ser perdida sem grandes perdas de originalidade funcional<sup>21</sup>. Todavia, uma vez que houve uma tendência das espécies com maior distintividade também exibirem maior singularidade, a perda dessas espécies duplamente originais (como *C. pinifolia*) resultaria necessariamente numa homogeneização funcional.

## **QUAIS SÃO AS ESPÉCIES MAIS ORIGINAIS E PRIORITÁRIAS PARA CONSERVAÇÃO?**

Dada a relação positiva entre estabilidade e diversidade funcional, e o conseqüente pressuposto de que se deve conservar o máximo de diversidade para se assegurar o máximo de estabilidade<sup>24</sup>; para se manter a estabilidade dos Campos de Altitude em resposta a seca, eles devem ser manejados de modo a preservar representantes nas três estratégias eco-fisiológicas: S-tolerantes; CR-escape/evitadoras e CS-escape/evitadoras. Além disso, dentro de cada estratégia, prioridade de conservação deve ser assinalada às espécies que exibem maior contribuição para a originalidade funcional (maior singularidade e distintividade)<sup>24</sup>. O esquema apresentado na **Figura 28**, poderia ser utilizado como um guia para auxiliar na conservação dos Campos de Altitude em resposta a eventos de secas; já que ele possibilita identificar as espécies mais originais dentro de cada estratégia eco-fisiológica. Espécies localizadas no quadrante superior direito, como *M. ensifolia* (n° 38, **Figura 28A**), *C. capitata* (n° 19, **Figura 28C**) e *A. hispidula* (n° 39, **Figura 28C**) exibem

alta originalidade (alta singularidade e alta distintividade) e devem receber prioridade de conservação, em comparação com as espécies localizadas no quadrante inferior esquerdo (baixa singularidade e distintividade).

Após a identificação das espécies mais originais, as etapas seguintes para a formulação de planos de manejo poderiam ser: avaliar as populações dessas espécies e identificar possíveis práticas que poderiam ser aplicadas para manter ou, se necessário, para ampliar essas populações. Por exemplo, uma vez que as CR-escape/evitadoras são dependentes da neblina para enfrentar as secas, uma possível medida de manejo para promover a conservação das populações dessas espécies seria o reflorestamento da vegetação na base das montanhas. Esse reflorestamento poderia auxiliar na manutenção dos eventos de neblina em seus topos<sup>102</sup>; e, conseqüentemente assegurar a disponibilidade de fontes alternativas de água para as absorvedoras de neblina.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A co-existência de espécies com distintas estratégias eco-fiológicas de resposta a seca deve conferir à vegetação de Campos de Altitude relativa estabilidade em resposta as variações sazonais na precipitação, características desse ambiente montanhoso. Contudo, alterações na disponibilidade hídrica, tanto na atmosfera como no solo, decorrentes das mudanças climáticas podem extrapolar os limites de resistência/resiliência dessas espécies, constituindo uma ameaça a essa diversidade.

Primeiramente, **reduções na frequência e duração dos eventos de neblina**, podem afetar particularmente as espécies CR-escape/evitadoras, as quais dependem dessa fonte alternativa de água para evitar a desidratação. Além da dependência da neblina, a alta distintividade, a baixa riqueza taxonômica, a baixa frequência e a baixa tolerância a desidratação são características que aumentam o grau de susceptibilidade dessas espécies às mudanças climáticas.

Em segundo lugar, a ocorrência de **secas mais intensas e duradouras**, pode afetar especialmente a espécies CS-escape/evitadoras, levando ao esgotamento das suas reservas foliares de água e a incapacidade de evitar a desidratação. A perda dessa estratégia, embora tenha pouco impacto sobre a originalidade funcional da comunidade, poderia ainda afetar o funcionamento dos Campos de Altitude. Já que as duas espécies co-dominantes, que mais contribuem com a biomassa da comunidade, se encontram nesse grupo.

Além disso, **aumentos na frequência dos eventos de seca** poderiam impactar a resiliência tanto das espécies CR quanto CS. Uma vez que a regeneração, quer por rebrota, quer por semente, requer que os eventos de seca sejam seguidos por um período de retorno a níveis adequados de disponibilidade de água. Eventos consecutivos de secas em curtos intervalos de tempo podem acabar exaurindo as reservas de nutrientes destinadas a rebrota e a germinação das sementes, impossibilitando a recolonização.

Por fim, até mesmo as espécies S-tolerantes poderiam ser afetadas, uma vez que **secas extremas** poderiam ultrapassar o limiar de resistência dessas espécies, as quais teriam baixa capacidade de reparar os danos após a seca, dada a sua baixa resiliência. A perda dessa estratégia, por sua vez, resultaria em perdas significativas de originalidade funcional para a comunidade.

Para assegurar a resistência e a resiliência dos Campos de Altitude frente a todas essas mudanças nos regimes de precipitação e de neblina, eles devem ser manejados de modo a preservar o máximo de diversidade funcional. O que inclui preservar as diferentes estratégias; e dentro de cada estratégia, preservar as espécies que resguardam maior originalidade. A abordagem proposta neste estudo, baseada na integração das estratégias ecológicas e fisiológicas e nos índices de originalidade funcional, constitui uma primeira etapa para se alcançar esses ideais de manejo. Pois, possibilita identificar as entidades biológicas (estratégias e espécies) que resguardam maior originalidade; e, conseqüentemente assinalar prioridades de conservação a elas.

Com o desenvolvimento de novos métodos para imputação de dados<sup>83</sup> e de técnicas menos laboriosas para a mensuração de atributos hidráulicos<sup>103-104</sup>, está se tornando cada vez mais fácil e rápido se obter a caracterização funcional de comunidades vegetais biodiversas. Desse modo, abre-se a possibilidade de se aplicar a abordagem proposta neste estudo a outros tipos de vegetação, a fim de se prever a estabilidade das comunidades e a sua susceptibilidade à homogeneização funcional em resposta não somente a seca, mas a qualquer outra alteração climática e/ou de manejo que potencialmente possa resultar em estresse e/ou distúrbio para as plantas.

## REFERÊNCIAS

1. MIN, S. K. et al. (2011). Human contribution to more-intense precipitation extremes. *Nature*, 470:378–381.
2. HUNTINGTON, T. G. (2006). Evidence for intensification of the global water cycle: review and synthesis. *J. Hydrol.*, 319(1–4): 83–95.
3. IPCC. Long-term climate change: projections commitments and irreversibility. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
4. BURKE, E. J.; BROWN, S. J.; CHRISTIDIS, N. (2006). Modelling the recent evolution of global drought and projections for the twenty-first century with the Hadley Centre Climate Model. *J. Hydromet.*, 7(5):1113–1125.
5. SHEFFIELD, J.; WOOD, E. F. (2007). Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Clim. Dyn.*, 31(1): 79–105.
6. CHAVES, M. M.; OLIVEIRA, M. M. (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: Prospects for water-saving agriculture. *J. Exp. Bot.*, 55 (407): 2365–2384.
7. CARNICER, J. (2011). Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proc. Nat. Acad. Sci. Unit. Am.*, 108(4):1474–1478.
8. PARMESAN, C.; HANLEY, M. E. (2015). Plants and climate change: complexities and surprises. *Ann. Bot.*, 116(6):849–864.
9. SUTHERLAND, W. J. et al. (2013). Identification of 100 fundamental ecological questions. *J. Ecol.*, 101(1):58–67.
10. WILLIAMS, S. E. et al. (2008). Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLoS Biol.*, 6(12): e325.
11. MARIOTTE, P.; VANDENBERGHE, C.; KARDOL, P.; HAGEDORN, F.; BUTTLER, A. (2013). Subordinate plant species enhance community resistance against drought in semi-natural grasslands. *J. Ecol.*, 107:763–773.
12. VAN RUIJVEN, J.; BERENDSE, F. (2010). Diversity enhances community recovery, but not resistance, after drought. *J. Ecol.*, 98(1):81–86.
13. ANDEREGG, L. D. L.; ANDEREGG, W. R. L.; BERRY, J. A. (2013). Not all droughts are created equal: translating meteorological drought into woody plant mortality. *Tree Physiol.*, 33(7):701–712.
14. MITCHELL, P. J.; et al. (2015). An eco-climatic framework for evaluating the resilience of vegetation to water deficit. *Glob. Change Biol.* <https://doi.org/10.1111/gcb.13177>.
15. SMITH, M. D.; KNAPP, A. K.; COLLINS, S.L. (2009). A framework for assessing ecosystem dynamics in response to chronic resource alterations induced by global change. *Ecology*, 90(12):3279–3289.
16. ROSENFELD, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1): 156–162.
17. GRIME, J.P. (1998). Benefits of biodiversity effects on ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.*, 86:902-910.
18. NAEEM, S. (1998). Species redundancy and ecosystem reliability. *Cons. Biol.*, 12(1):39–45.
19. WALKER, B. H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Biol. Conserv.*, 6:18-23.
20. OLIVER, T. H. et al. (2015). Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends Ecol. Evol.*, 30(11):673-684.
21. MOUILLOT, D.; GRAHAM, N. A.J.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W.H.; BELLWOOD, D.R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.*, 28:167–177.
22. BUISSON, L.; GRENOUILLET, G.; VILLÉGER, S.; CANAL, J.; LAFFAILLE, P. (2013). Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Glob. Change Biol.*, 19:387–400.

23. CLAVEL, J.; JULLIARD, R.; DEVICTOR, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization? *Front. Ecol. Env.*, 9(4):222–228.
24. PAVOINE, S.; OLLIER, S.; DUFOUR, A. B. (2005). Is the originality of a species measurable? *Ecol. Let.*, 8(6):579–586.
25. FUNK, J.L. et al. (2016). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biol. Rev.*, 92:1156-1173.
26. ROSADO, B.H.P.; DIAS, A.T.C.; DE MATTOS, E.A. (2013). Going Back to Basics: importance of ecophysiology when choosing functional traits for studying communities and ecosystems. *Nat. Cons.*, 11:15–22.
27. CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.*, 30: 239–264.
28. WELTZIN, J. F. et al. (2003). Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioSci.*, 53(10):941-952.
29. GRIFFIN-NOLAN, R. et al. (2018). Trait selection and community weighting are key to understanding ecosystem responses to changing precipitation regimes. *Funct Ecol.*, 32:1746–1756.
30. REICH, P. B. (2014). The world-wide ‘fast – slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *J. Ecol.*, 102:275–301.
31. PIERCE, S., et al. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Funct. Ecol.*, 31: 444-457.
32. GRIME, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, 111:1169-1194.
33. GRIME, J. P. (2002). Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties (2nd ed.). Chichester, UK: John Wiley & Sons.
34. VOLAIRE, F. (2018). A unified framework of plant adaptive strategies to drought: crossing scales and disciplines. *Glob. Change Biol.*, 1–10.
35. WILSON, B. J.; LEE, W. G. (2000). C - S - R triangle theory: community-level predictions, tests, evaluation of criticisms and relation to other theories. *Oikos*, 91: 77–96.
36. BRODRIBB, T. J. (2017). Progressing from ‘functional’ to mechanistic traits. *New Phytol.*, 215(1), 9–11.
37. SACK, L.; HOLBROOK, N. M. (2006). Leaf hydraulics. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 57: 361–381.
38. CHOAT, B., et al. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426):752–755.
39. KLEIN, T.; YAKIR, D.; BUCHMANN, N.; GRÜNZWEIG, J. M. (2014). Towards an advanced assessment of the hydrological vulnerability of forests to climate change-induced drought. *New Phytol.*, 201(3):712–716.
40. LEVITT, J. (1972). Responses of plants to environmental stresses. New York, NY: Academic Press.
41. ENGELBRECHT, B.M.J.; KURSAR, T.A. (2003). Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecol.*, 136:383–393.
42. BRODRIBB, T.J.; MCADAM, S.A.M.; JORDAN, G.J.; MARTINS, S.C.V. (2014). Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 111:14489–14493.
43. FAROOQ, M.; WAHID, A.; FUJITA, N. K. D.; BASRA, S. M. A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agr. Sust. Dev.*, 29(1): 185–212.
44. LAVOREL, S. et al. (2007). Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In: CANADELL, J.G; PATAKI, D.E.; PITELKA, L.F. (Eds.). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World. Global Change*. Berlin: Springer.
45. PAUSAS, J. G.; LAVOREL, S. (2013). A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. *J. Veg. Sci.*, 14(3):409–416.
46. MCINTYRE, S. et al. (1999). Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits. *J. Veg. Sci.*, 10(5):621–630.
47. GOLDSMITH, G. R. (2013). Changing directions: the atmosphere – plant – soil continuum. *New Phytol.*, 199(1):4–6.

48. BERRY, Z.C. (2018). Foliar water uptake: Processes, pathways, and integration into plant water budgets. *Plant Cell Environ.*, 8:1–14.
49. RUNDEL, P. W. (1982). Water uptake by organs other than roots. In: LANGE, O.L. et al. (Eds.) *Physiological plant ecology II: water relations and carbon assimilation*. Berlin: Springer.
50. MARTIN, C.E.; VON WILLERT, D.J. (2000). Leaf epidermal hydathodes and the ecophysiological consequences of foliar water uptake in species of *Crassula* from the Namib Desert in Southern Africa. *Plant Biol.*, 2:229–242.
51. ELLER, C.B.; LIMA, A.L.; OLIVEIRA, R.S. (2013). Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytol.*, 199:151–62.
52. BURKHARDT, J. (2010). Hygroscopic particles on leaves: Nutrients or desiccants? *Ecol. Monogr.*, 80(3): 369–399.
53. GOLDSMITH, G.R.; MATZKE, N.J.; DAWSON, T.E. (2012). The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. *Ecol. Lett.*, 16(3):307-14.
54. AGAM, N.; BERLINER, P.R. (2006). Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments—A review. *J. Arid Environ.*, 65: 572–590.
55. NADEZHINA, N. et al. (2010). Trees never rest: the multiple facets of hydraulic redistribution. *Ecohydrol.*, 3:431–444.
56. POUNDS, J.A.; FOGDEN, M.P.L; CAMPBELL, J.H. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398:611–615.
57. STILL, C.J.; FOSTER, P.N.; SCHNEIDER, S.H. (1999). Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature*, 398:608–610.
58. ASSIS, M. V.; DE MATTOS, E. A. (2016). Vulnerabilidade da vegetação de campos de altitude às mudanças climáticas. *Oecol. Aust.*, 20:24-36.
59. BENISTON, M. (2003). Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. *Clim. Change*, 59:5–31.
60. KLUGE, M.; BUDEL, B. (2008). Inselbergs: vegetation, diversity and ecology. *Int. Comm. Trop. Biol. Nat. Res.*, 4:1–9.
61. POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. (2000). Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. *Plant Ecol.*, 151:19–28.
62. APARECIDO, L.M.T. et al. (2018). Ecohydrological drivers of Neotropical vegetation in montane ecosystems. *Ecohydrol.*, e1932.
63. BRUIJNZEEL, L.A.; MULLIGAN, M.; SCATENA, F. N. (2011). Hydrometeorology of tropical montane cloud forests: Emerging patterns. *Hydrol. Proc.*, 25(3):465–498.
64. SAFFORD, H.D. (1999). Páramos I. An introduction to the Brazilian physical environment and vegetation of the campos de altitude. *J. Biogeog.*, 26:693–712.
65. SEGADAS-VIANNA, F.; DAU, L. (1965). Ecology of the Itatiaia range, southeastern Brazil. II – climates. *Arq. Museu Nac.*, 53:31–53.
66. LEUSCHNER, C. (2000). Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants? *Ecology*, 81:1425–1436.
67. AXIMOFF, I.; RODRIGUES, R.D.C. (2011). Histórico dos incêndios florestais no Parque nacional do Itatiaia. *Cienc. Flor.*, 21:83–92.
68. ABATZOGLOU, J.T. et al. (2007). Terraclimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958-2015. *Sci. Data.*, 5:170191.
69. BENITES, V.M. (2007). Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. *Rev. Bras.Bot.*, 30:569-577.
70. GIOVANETTI-ALVES, R.; ZAU, A.S.; OLIVEIRA, R.R. (2016). Flora dos Campos de Altitude em quatro áreas do maciço do Itatiaia, nos estados do Rio de Janeiro e Minas Gerais, Brasil. *Pesq. Bot.*, 69:109-140.
71. OLIVEIRA, R.S. et al. (2014). The hydroclimatic and ecophysiological basis of cloud forest distributions under current and projected climates. *Ann. Bot.*, 113:909-920.
72. MARTINELLI, G. (2007). Mountain biodiversity in Brazil. *Braz. J. Bot.*, 30:587–597.
73. CAMERIK, A. M.; WERGER, M. J. A. (1981). Leaf characteristics of the Flora of the High Plateau of Itatiaia, Brasil. *Biotropica*, 13(1): 39–48.

74. COULLLOUDON, B., et al. (1996). Sampling vegetation attributes. Colorado, BLM Technical Reference.
75. ROSADO, B. H. P.; DE MATTOS, E. A. (2010). Interspecific variation of functional traits in a CAM-tree dominated sandy coastal plain. *J. Veg. Sci.*, 21(1): 43–54.
76. LIMM, E. B.; SIMONIN, K. A; BOTHMAN, A. G.; Dawson, T. E. (2009). Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecologia*, 161(3): 449–459.
77. STRITTMATER, C.G.D. (1973). Nueva Técnica de Diafanización. *Bol. Soc.Arg. Bot.*, 15: 33–39.
78. MEINZER, F. C., et al. (2016). Mapping ‘hydroscares’ along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. *Ecol. Lett.*, 19(11):1343–1352.
79. TURNER, N.C. (1988). Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrig. Sci.*, 9:289–308.
80. MATOS, I.S.; ROSADO, B.H.P. (2016) Retain or repel? Droplet volume does matter when measuring leaf wetness traits. *Ann. Bot.*, 117(6): mcw025.
81. ROSADO, B.H.P.; HOLDER, C.D. (2013) The significance of leaf water repellency in ecohydrological research: a review. *Ecohydrol.*, 6:150–161.
82. MOREIRA, B.; TORMO, J.; PAUSAS, J. G. (2012). To resprout or not to resprout: Factors driving intraspecific variability in resprouting. *Oikos*, 121:1577–1584.
83. SCHRODT, F.; et al. (2015). Gap-filling in trait databases. *Glob. Ecol. Biog.*, 24: 1510-1521.
84. CRIBARI-NETO, F.; ZEILEIS, A. (2010). Beta Regression in R. *J. Stat. Soft.*, 34: 1-24.
85. R DEVELOPMENT CORE TEAM. (2014) R: A language and environment for statistical computing. Austria, Vienna: R Foundation for Statistical Computing
86. MARKESTEIJN, L.; POORTER, L. (2009). Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *J. Ecol.*, 97(2):311– 325.
87. ENGELBRECHT, B.M.J.; KURSAR, T.A. (2003) Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*, 136: 383–393.
88. VENDRAMINI, F., et al. (2002). Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytol.*, 154(1):147–157.
89. KLUGE, M.; TING, I. P. (1978). Crassulacean acid metabolism. Analysis of an ecological adaptation. Berlin: Springer.
90. WRIGHT, I.J.; et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821–827.
91. SANTIAGO, L. S.; et al. (2018). Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. *New Phytol.*, 1015–1024.
92. XU, Z.; ZHOU, G. (2008). Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *J. Exp. Bot.*, 59(12): 3317–3325.
93. SACK, L.; SCOFFONI, C. (2013). Leaf venation: structure, function, development, evolution and ecology. *New Phytol.*, 983–1000.
94. FRANKS, P. J.; DRAKE, P. L.; FROEND, R. H. (2007). Anisohydric but isohydrodynamic: Seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant Cell Env.*, 30(1): 19–30.
95. LEISHMAN, M.; WESTOBY, M. (1994). The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions- experimental evidence from semi-arid species. *J. Ecol.*, 82(2): 249–258.
96. KHURANA, E.; SAGAR, R.; SINGH, J. S. (2006). Seed size: a key trait determining species distribution and diversity of dry tropical forest in northern India. *Acta Oecol.*, 29(2): 196–204.
97. TYREE, M. T.; SPERRY, J. S. (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 40:19–38.
98. HACKE, U. G.; et al. (2001). Trends in a wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126:457-461.
99. PIERCE, S.; BRUSA, G.; VAGGE, I.; CERABOLINI, B. E.; THOMPSON, K. (2013). Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Funct. Ecol.*, 27: 1002-1010.

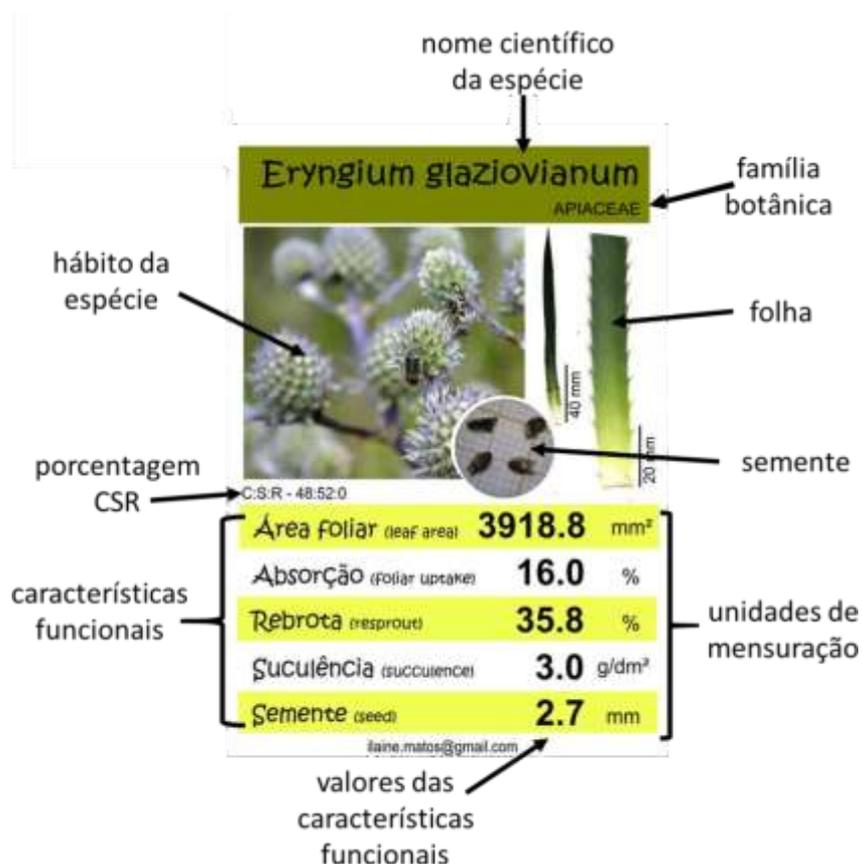
100. GOTSCH, S. G.; et al. (2014). Foggy days and dry nights determine crown-level water balance in a seasonal tropical montane cloud forest. *Plant Cell Env.*, 37(1): 261–272.
101. SMITH, M. D. (2011). An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. *J. Ecol.*, 99(3): 656–663.
102. LAWTON, R.O.; NAIR, U.S.; PIELKE, S.R.; WELCH, R.M. (2001). Climatic impact of Tropical Lowland deforestation on nearby Montane Cloud Forests. *Science*. 294:584-587.
103. BARTLETT, M.K.; SCOFFONI, C.; SACK, L. (2012) The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecol. Lett.*, 15(5): 393–405.
104. BRODRIBB, T. J.; et al. (2016). Visual quantification of embolism reveals leaf vulnerability to hydraulic failure. *New Phytol.*, 1403–1409.

# APÊNDICES

## APÊNDICE A: GUIA FUNCIONAL DAS PLANTAS DOS CAMPOS DE ALTITUDE

A fim de promover a divulgação dos resultados desse trabalho científico para além da comunidade acadêmica, nós elaboramos um guia funcional das plantas dos Campos de Altitude'. Esse guia consiste em 32 cartas, cada carta representativa de uma espécie de planta ocorrente nos Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia. Essas cartas contêm informações sobre as características funcionais que descrevem a resposta dessas plantas a seca.

### DESCRIÇÃO DAS CARTAS:



**Área foliar (mm<sup>2</sup>):** é a área de uma das superfícies da folha. Plantas com folhas menores podem conseguir enfrentar melhor um evento de seca, pois quanto menor a área foliar, menor a perda de água através da transpiração. A transpiração é a saída de água da planta para a atmosfera, na forma de vapor, através da abertura dos estômatos. Já os estômatos são poros com abertura/fechamento regulável, que possibilitam tanto a saída da

água, quanto a entrada do gás carbônico (necessário para as plantas realizarem a fotossíntese).

**Absorção (%):** é a capacidade da planta absorver água através das suas folhas. Quando há uma baixa disponibilidade de água nos solos, as plantas com alta capacidade de absorção foliar podem absorver e utilizar a água da neblina. Esta primeiramente condensa-se sobre a superfície foliar, e, em seguida, pode entrar na folha (através de estruturas especializadas – tricomas e hidatódeos, dos estômatos ou da cutícula) seguindo um gradiente de potencial hídrico que se estabelece entre a superfície foliar (mais úmida) e o interior da folha (mais seca).

**Rebrota (%):** é a capacidade da planta produzir nova biomassa após a destruição da sua porção aérea (folhas e caules), utilizando reservas nutritivas armazenadas em tecidos subterrâneos (caules e raízes). Plantas com maior capacidade de rebrota podem conseguir recolonizar mais rapidamente um ambiente após um evento de seca.

**Suculência (g/dm<sup>2</sup>):** representa o quanto de água a planta armazena em suas folhas. Plantas com folhas suculentas podem evitar a desidratação, sendo capazes de utilizar essa água armazenada nas folhas para manterem seu metabolismo durante períodos de seca.

**Semente (mm):** plantas com sementes menores podem ser capazes de dispersá-las a longas distâncias; e, portanto, podem ser capazes de recolonizar um ambiente após um evento de seca. Por outro lado, sementes maiores contém, geralmente, uma maior quantidade de reservas nutritivas que podem sustentar o desenvolvimento das plântulas durante períodos de menor disponibilidade de água no solo.

**Estratégias ecológicas CSR:** Segundo a teoria do triângulo CSR as plantas enfrentam um trade-off (demanda conflitante) triplo entre a capacidade de competir por recursos; regenerar após distúrbios e sobreviver a condições de estresse. Assim, as diferentes espécies podem ser alocadas em um triângulo CSR a depender das suas proporções relativas de cada uma dessas três estratégias ecológicas primárias: competição (C%), tolerância ao estresse (S%) e ruderalidade (R%). Além de indicarem a porcentagem das estratégias CSR (C:S:R), a coloração das cartas também reflete as estratégias ecológicas. Cartas em tons de vermelho indicam que a espécie tem maior competitividade; enquanto que tons de azul refletem maior ruderalidade; e tons de verde indicam maior tolerância ao estresse.

**Hypochaeris lutea**

ASTERACEAE



C.S.R - 16:37:47

Área foliar (leaf area)	<b>393.9</b>	mm <sup>2</sup>
Absorção (foliar uptake)	<b>266.3</b>	%
Rebrota (resprout)	<b>103.3</b>	%
Suculência (succulence)	<b>1.6</b>	g/dm <sup>2</sup>
Semete (seed)	<b>2.0</b>	mm

ilaine.matos@gmail.com

**Baccharis uncinella**

ASTERACEAE



C.S.R - 2:91:7

Área foliar (leaf area)	<b>39.5</b>	mm <sup>2</sup>
Absorção (foliar uptake)	<b>80.6</b>	%
Rebrota (resprout)	<b>12.5</b>	%
Suculência (succulence)	<b>1.4</b>	g/dm <sup>2</sup>
Semete (seed)	<b>0.9</b>	mm

ilaine.matos@gmail.com

**Chusquea pinifolia**

POACEAE



C.S.R - 1:99:0

Área foliar (leaf area)	<b>39.3</b>	mm <sup>2</sup>
Absorção (foliar uptake)	<b>50.6</b>	%
Rebrota (resprout)	<b>0.6</b>	%
Suculência (succulence)	<b>0.8</b>	g/dm <sup>2</sup>
Semete (seed)	<b>5.3</b>	mm

ilaine.matos@gmail.com

**Chionolaena Capitata**

ASTERACEAE



C.S.R - 0:73:27

Área foliar (leaf area)	<b>7.1</b>	mm <sup>2</sup>
Absorção (foliar uptake)	<b>194.9</b>	%
Rebrota (resprout)	<b>9.7</b>	%
Suculência (succulence)	<b>0.7</b>	g/dm <sup>2</sup>
Semete (seed)	<b>0.5</b>	mm

ilaine.matos@gmail.com

**Cortaderia modesta**

POACEAE



C.S.R - 36:64:0

Área foliar (leaf area)	<b>2728.1</b>	mm <sup>2</sup>
Absorção (foliar uptake)	<b>40.2</b>	%
Rebrota (resprout)	<b>25.3</b>	%
Suculência (succulence)	<b>2.2</b>	g/dm <sup>2</sup>
Semete (seed)	<b>2.1</b>	mm

ilaine.matos@gmail.com

**Eryngium glaziovianum**

APIACEAE



C.S.R - 48:52:0

Área foliar (leaf area)	<b>3918.8</b>	mm <sup>2</sup>
Absorção (foliar uptake)	<b>16.0</b>	%
Rebrota (resprout)	<b>35.8</b>	%
Suculência (succulence)	<b>3.0</b>	g/dm <sup>2</sup>
Semete (seed)	<b>2.7</b>	mm

ilaine.matos@gmail.com

**Leptostelma maximum**

ASTERACEAE



C.S.R - 58:0:42

Área foliar (leaf area)	<b>4587.6</b>	mm <sup>2</sup>
Absorção (foliar uptake)	<b>70.1</b>	%
Rebrota (resprout)	<b>93.8</b>	%
Suculência (succulence)	<b>3.4</b>	g/dm <sup>2</sup>
Semete (seed)	<b>2.1</b>	mm

ilaine.matos@gmail.com

**Mikania glaziovii**

ASTERACEAE



C.S.R - 26:40:34

Área foliar (leaf area)	<b>771.7</b>	mm <sup>2</sup>
Absorção (foliar uptake)	<b>208.4</b>	%
Rebrota (resprout)	<b>298.5</b>	%
Suculência (succulence)	<b>1.3</b>	g/dm <sup>2</sup>
Semete (seed)	<b>1.6</b>	mm

ilaine.matos@gmail.com

**Machaerina ensifolia**

CYPERACEAE



C.S.R - 33.67.0

**Área foliar** (leaf area) **5738.6** mm<sup>2</sup>**Absorção** (foliar uptake) **9.6** %**Rebrota** (resprout) **36.7** %**Șuculência** (succulence) **5.3** g/dm<sup>2</sup>**Șemente** (seed) **6.3** mm

laine.matos@gmail.com

**Pieroma hospita**

MELASTOMATACEAE



C.S.R - 7.76.17

**Área foliar** (leaf area) **125.8** mm<sup>2</sup>**Absorção** (foliar uptake) **110.6** %**Rebrota** (resprout) **27.7** %**Șuculência** (succulence) **1.8** g/dm<sup>2</sup>**Șemente** (seed) **0.7** mm

laine.matos@gmail.com

**Gamochaeta purpurea**

ASTERACEAE



C.S.R - 9.68.22

**Área foliar** (leaf area) **224.7** mm<sup>2</sup>**Absorção** (foliar uptake) **331.4** %**Rebrota** (resprout) **103.3** %**Șuculência** (succulence) **2.0** g/dm<sup>2</sup>**Șemente** (seed) **0.6** mm

laine.matos@gmail.com

**Achyrocline satureioides**

ASTERACEAE



C.S.R - 12.88.0

**Área foliar** (leaf area) **169.9** mm<sup>2</sup>**Absorção** (foliar uptake) **30.7** %**Rebrota** (resprout) **2.8** %**Șuculência** (succulence) **2.1** g/dm<sup>2</sup>**Șemente** (seed) **0.6** mm

laine.matos@gmail.com

**Gelasine coerulea**

IRIDACEAE



C.S.R - 55.45.0

**Área foliar** (leaf area) **3626.7** mm<sup>2</sup>**Absorção** (foliar uptake) **19.6** %**Rebrota** (resprout) **123.1** %**Șuculência** (succulence) **3.4** g/dm<sup>2</sup>**Șemente** (seed) **3.0** mm

laine.matos@gmail.com

**Roupala montana**

PROTEACEAE



C.S.R - 27.73.0

**Área foliar** (leaf area) **1588.9** mm<sup>2</sup>**Absorção** (foliar uptake) **7.3** %**Rebrota** (resprout) **10.7** %**Șuculência** (succulence) **2.4** g/dm<sup>2</sup>**Șemente** (seed) **16.0** mm

laine.matos@gmail.com

**Astroemeria foliosa**

ALSTROEMERIACEAE



C.S.R - 33.2.65

**Área foliar** (leaf area) **489.1** mm<sup>2</sup>**Absorção** (foliar uptake) **18.2** %**Rebrota** (resprout) **0.0** %**Șuculência** (succulence) **2.6** g/dm<sup>2</sup>**Șemente** (seed) **2.5** mm

laine.matos@gmail.com

**Agarista hispida**

ERICACEAE



C.S.R - 3.97.0

**Área foliar** (leaf area) **69.0** mm<sup>2</sup>**Absorção** (foliar uptake) **7.9** %**Rebrota** (resprout) **29.5** %**Șuculência** (succulence) **2.6** g/dm<sup>2</sup>**Șemente** (seed) **1.0** mm

laine.matos@gmail.com

**Geranium brasiliens**

GERANIACEAE



C:S:R - 26:49:25

**Área foliar (leaf area)** **1006.4** mm<sup>2</sup>**Absorção (foliar uptake)** **39.3** %**Rebrota (resprout)** **98.1** %**Suculência (succulence)** **1.3** g/dm<sup>2</sup>**Semente (seed)** **3.0** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Gaultheria serrata**

ERICACEAE



C:S:R - 21:79:0

**Área foliar (leaf area)** **878.4** mm<sup>2</sup>**Absorção (foliar uptake)** **13.9** %**Rebrota (resprout)** **13.6** %**Suculência (succulence)** **2.8** g/dm<sup>2</sup>**Semente (seed)** **1.0** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Pelexia itatiayae**

ORCHIDACEAE



C:S:R - 23:59:18

**Área foliar (leaf area)** **2506.7** mm<sup>2</sup>**Absorção (foliar uptake)** **15.8** %**Rebrota (resprout)** **0.0** %**Suculência (succulence)** **6.0** g/dm<sup>2</sup>**Semente (seed)** **0.6** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Lupinus gilbertianus**

FABACEAE



C:S:R - 42:7:51

**Área foliar (leaf area)** **852.6** mm<sup>2</sup>**Absorção (foliar uptake)** **36.3** %**Rebrota (resprout)** **0.0** %**Suculência (succulence)** **2.6** g/dm<sup>2</sup>**Semente (seed)** **3.7** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Hippeastrum morelianum**

AMARYLLIDACEAE



C:S:R - 26:68:6

**Área foliar (leaf area)** **5811.1** mm<sup>2</sup>**Absorção (foliar uptake)** **19.8** %**Rebrota (resprout)** **0.0** %**Suculência (succulence)** **5.3** g/dm<sup>2</sup>**Semente (seed)** **12.8** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Mimosa monticola**

FABACEAE



C:S:R - 8:58:34

**Área foliar (leaf area)** **210.9** mm<sup>2</sup>**Absorção (foliar uptake)** **194.7** %**Rebrota (resprout)** **0.0** %**Suculência (succulence)** **0.7** g/dm<sup>2</sup>**Semente (seed)** **3.0** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Myrsine gardneriana**

PRIMULACEAE



C:S:R - 34:66:0

**Área foliar (leaf area)** **1462.5** mm<sup>2</sup>**Absorção (foliar uptake)** **23.0** %**Rebrota (resprout)** **41.8** %**Suculência (succulence)** **2.3** g/dm<sup>2</sup>**Semente (seed)** **3.0** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Sisyrinchium nidulare**

IRIDACEAE



C:S:R - 28:72:0

**Área foliar (leaf area)** **1896.6** mm<sup>2</sup>**Absorção (foliar uptake)** **16.9** %**Rebrota (resprout)** **43.5** %**Suculência (succulence)** **2.7** g/dm<sup>2</sup>**Semente (seed)** **1.0** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Oxypetalum glaziovii**

APOCYNACEAE



C.S.R - 13.75.12

**Área foliar** (leaf area) **231.1** mm<sup>2</sup>**Absorção** (Foliar uptake) **59.5** %**Rebrota** (resprout) **158.9** %**Şuculência** (succulence) **1.8** g/dm<sup>2</sup>**Şemente** (seed) **3.0** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Paepalanthus itatiaiensis**

ERIOCAULACEAE



C.S.R - 32.64.3

**Área foliar** (leaf area) **892.7** mm<sup>2</sup>**Absorção** (Foliar uptake) **21.9** %**Rebrota** (resprout) **44.0** %**Şuculência** (succulence) **3,2** g/dm<sup>2</sup>**Şemente** (seed) **1.0** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Plantago guilleminiana**

PLANTAGINACEAE



C.S.R - 56.21.24

**Área foliar** (leaf area) **1048.9** mm<sup>2</sup>**Absorção** (Foliar uptake) **146.1** %**Rebrota** (resprout) **117.9** %**Şuculência** (succulence) **3.2** g/dm<sup>2</sup>**Şemente** (seed) **2.0** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Polygala campestris**

POLYGALACEAE



C.S.R - 0.51.49

**Área foliar** (leaf area) **9.2** mm<sup>2</sup>**Absorção** (Foliar uptake) **138.1** %**Rebrota** (resprout) **25.3** %**Şuculência** (succulence) **0.9** g/dm<sup>2</sup>**Şemente** (seed) **1.0** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Utricularia reniformis**

LENTIBULARIACEAE



C.S.R - 35.5.60

**Área foliar** (leaf area) **1808.5** mm<sup>2</sup>**Absorção** (Foliar uptake) **72.6** %**Rebrota** (resprout) **0.0** %**Şuculência** (succulence) **1.9** g/dm<sup>2</sup>**Şemente** (seed) **3.8** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Esterhazyia splendida**

OROBANCHACEAE



C.S.R - 17.65.18

**Área foliar** (leaf area) **109.5** mm<sup>2</sup>**Absorção** (Foliar uptake) **75.0** %**Rebrota** (resprout) **105.7** %**Şuculência** (succulence) **3.5** g/dm<sup>2</sup>**Şemente** (seed) **1.0** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Lepechinia speciosa**

LAMIACEAE



C.S.R - 39.60.1

**Área foliar** (leaf area) **1805.7** mm<sup>2</sup>**Absorção** (Foliar uptake) **43.9** %**Rebrota** (resprout) **0.0** %**Şuculência** (succulence) **2.7** g/dm<sup>2</sup>**Şemente** (seed) **2.5** mm

ilaine.matos@gmail.com

**Fernseea itatiaiae**

BROMELIACEAE



C.S.R - 20.80.0

**Área foliar** (leaf area) **957.9** mm<sup>2</sup>**Absorção** (Foliar uptake) **1.4** %**Rebrota** (resprout) **142.1** %**Şuculência** (succulence) **6.0** g/dm<sup>2</sup>**Şemente** (seed) **2.0** mm

ilaine.matos@gmail.com

## APÊNDICE B – LISTA DAS 76 ESPÉCIES DE PLANTAS DOS CAMPOS DE ALTITUDE (ITATIAIA, RJ, BRASIL)

Família	Espécie	Háb.	Nº HRJ	Data coleta	End.	1	2
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria foliosa</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	H	12848	25/02/2017	Brasil	NE	NE
	<i>Alstroemeria isabelleana</i> Herb.	H	12847	27/02/2017	não	NE	NE
Amaryllidaceae	<i>Hippeastrum morelianum</i> Lem.	H	12890	26/02/2017	Brasil	VU	NE
Apiaceae	<i>Eryngium glaziovianum</i> Urb.	H	12722	28/05/2015	Brasil	DD	NE
Apocynaceae	<i>Oxypetalum glaziovii</i> (E.Fourn.) Fontella & Marquete	H	12746	24/10/2015	Brasil	NE	NE
Asteraceae	<i>Achyrocline satuireioides</i> (Lam.) DC.	H	12736	28/05/2015	não	NE	NE
	<i>Baccharis altimontana</i> G.Heiden et al.	S	12703	29/05/2015	Brasil	NE	NE
	<i>Baccharis brevifolia</i> DC.	A	12705	15/07/2015	Brasil	LC	NE
	<i>Baccharis glaziovii</i> Baker	H	12702	19/07/2015	não	NE	NE
	<i>Baccharis grandimucronata</i> Malag.	A	12713	28/05/2015	Brasil	LC	NE
	<i>Baccharis itatiaiae</i> Wawra	A	12709	15/07/2015	Brasil	NE	NE
	<i>Baccharis parvidentata</i> Malag.	A	12704	15/07/2015	Brasil	NE	NE
	<i>Baccharis pseudomyriochepala</i> Malag	A	12708	28/05/2015	Brasil	NE	NE
	<i>Baccharis retusa</i> DC.	A	12840	24/03/2017	Brasil	NE	NE
	<i>Baccharis stylosa</i> Gardner	S	12712	28/05/2015	Brasil	NE	NE
	<i>Baccharis uncinella</i> DC.	A	12839	21/01/2017	Brasil	NE	NE
	<i>Baccharis tarchonanthoides</i> DC.	A	12837	27/03/2017	Brasil	NE	NE
	<i>Chaptalia runcinata</i> Kunth	H	12719	14/07/2015	Brasil	NE	NE
	<i>Chionolaena capitata</i> (Baker) Freire	S	12717	28/05/2015	Brasil	NE	NE
	<i>Gamochoeta purpurea</i> (L.) Cabrera	H	12859	21/01/2017	não	NE	NE
	<i>Graphistylis itatiaiae</i> (Dusén) B. Nord.	S	12836	25/02/2017	Brasil	NE	NE
	<i>Grazielia gaudichaudiana</i> (DC) R.M. King & H. Rob	A	12858	09/12/2015	Brasil	NE	NE
	<i>Hieracium commersonii</i> Monnier	H	12862	24/10/2015	não	NE	NE
	<i>Hypochoeris lutea</i> (Vell.) Britton	H	12833	14/12/2016	NA	NE	NE
	<i>Leptostelma maximum</i> D.Don	H	12851	26/07/2015	não	NE	NE
	<i>Leptostelma tweediei</i> (Hook & Arn)	H	12849	25/02/2017	não	NE	NE

DJN Hind &amp; GL Nesom

	<b><i>Mikania camporum</i></b> B.L. Rob.	H	12889	18/07/2015	Brasil	NE	NE
	<b><i>Mikania glaziovii</i></b> Baker	H	12714	18/07/2015	Brasil	NE	NE
	<b><i>Senecio adamantinus</i></b> Bong	H	12863	21/01/2017	Brasil	LC	NE
	<b><i>Senecio nemoralis</i></b> Dusén	H	12834	25/10/2015	Brasil	NE	NE
	<b><i>Senecio oleosus</i></b> Vell.	S	12715	29/05/2015	Brasil	NE	NE
	<b><i>Stevia camporum</i></b> Baker	H	12852	25/02/2017	não	LC	NE
	<b><i>Trixis glaziovii</i></b> Baker	H	12853	25/02/2017	Brasil	VU	NE
	<i>Symphypappus reitzii</i> (Cabrera) R.M.King & H.Rob.	S	12749	24/10/2015	Brasil	NE	NE
Bromeliaceae	<i>Fernseea itatiaiae</i> (Wawra) Baker	H	12748	24/10/2015	Brasil	EM	NE
Campanulaceae	<i>Lobelia camporum</i> Pohl	H	12846	25/02/2017	não	NE	NE
Caryophyllaceae	<i>Cerastium dicrotrichum</i> Fenzl ex Rohrb.	H	12844	26/02/2017	não	NE	NE
Cyperaceae	<b><i>Machaerina ensifolia</i></b> (Boeckeler) T. Koyama	H	12885	21/01/2017	Brasil	NT	NE
Ericaceae	<b><i>Agarista hispidula</i></b> (DC.) Hook. ex. Nied.	A	12724	28/05/2015	Brasil	NE	NE
	<b><i>Gaultheria serrata</i></b> (Vell.) Sleumer ex. Kin.-Gouv.	A	12721	28/05/2015	Brasil	NE	NE
	<i>Gaylussacia amoena</i> Cham.	S	12741	24/10/2015	Brasil	NE	NE
	<b><i>Gaylussacia chamissonis</i></b> Meisn.	S	12856	24/10/2015	Brasil	NE	NE
	<b><i>Gaylussacia fasciculata</i></b> Gardner	S	12887	14/07/2015	Brasil	NE	NE
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus itatiaiensis</i> Ruhland	H	12739	24/10/2015	Brasil	NE	NE
Escalloniaceae	<b><i>Escallonia laevis</i></b> (Vell.) Sleumer	S	12845	21/01/2017	Brasil	NE	NE
Fabaceae	<i>Lupinus gilbertianus</i> C.P.Sm	S	12888	26/10/2015	não	NE	NE
	<i>Mimosa itatiaiensis</i> Dusén	S	12750	24/10/2015	Brasil	NE	LC
	<i>Mimosa monticola</i> Dusén	H	12835	14/07/2015	Brasil	NE	NE
Geraniaceae	<b><i>Geranium brasiliense</i></b> Progel	H	12745	24/10/2015	Brasil	NE	NE
Iridaceae	<b><i>Gelasine coerulea</i></b> (Vell.) Ravenna	H	12700	19/07/2015	Brasil	NE	NE
	<b><i>Sisyrinchium alatum</i></b> Hook.	H	12751	24/10/2015	não	NE	NE
	<b><i>Sisyrinchium nidulare</i></b> (Hand. Mazz.) I.M. Johnst.	H	12728	25/07/2015	Brasil	NE	NE
Lamiaceae	<i>Lepechinia speciosa</i> (A.St.Hil.ex Benth.) Epling	A	12864	20/01/2017	Brasil	NE	NE
Lentibulariaceae	<i>Utricularia reniformis</i> A St.-Hill	H	12861	28/02/2017	Brasil	NE	NE
Melastomataceae	<b><i>Leandra quinqueidentata</i></b> (DC.) Cogn.	S	12725	17/07/2015	Brasil	NE	NE
	<b><i>Pleroma hospita</i></b> (Schrank et Mart.	A	12710	28/05/2015	Brasil	NE	NE

	ex DC.) Triana						
	<i>Tibouchina sebastianopolitana</i> Cogn.	H	12854	25/02/2017	Brasil	NE	NE
Myrtaceae	<b><i>Myrceugenia alpigena</i></b> (DC.) Landrum	A	12734	09/06/2015	Brasil	LC	NE
Onagraceae	<i>Fuchsia campos-portoi</i> Pilg. & Schulze-Menz	S	12742	24/10/2015	Brasil	NE	NE
Orchidaceae	<i>Pelexia itatiayae</i> Schltr.	H	12886	28/02/2017	Brasil	NE	NE
Orobanchaceae	<i>Esterhazyia splendida</i> J.C.Mikan	S	12711	30/05/2015	não	NE	NE
Oxalidaceae	<i>Oxalis confertissima</i> A.St.-Hil.	H	12737	15/07/2015	Brasil	NE	NE
Plantaginaceae	<b><i>Plantago australis</i></b> Lam.	H	12701	28/07/2015	não	LC	NE
	<i>Plantago guilleminiana</i> Decne	H	12855	21/01/2017	Brasil	LC	NE
Poaceae	<b><i>Chascolytrum itatiaiae</i></b> (Ekman) Essi, Longhi-Wagner & Souza-Chies	H	12857	26/04/2016	Brasil	NE	NE
	<b><i>Chusquea pinifolia</i></b> (Nees) Nees	H	12842	12/03/2017	Brasil	LC	NE
	<b><i>Cortaderia modesta</i></b> (Döll.) Hack	H	12843	14/12/2016	Brasil	NE	NE
Polygalaceae	<b><i>Polygala brasiliensis</i></b> L.	H	12850	21/01/2017	não	LC	NE
	<i>Polygala campestris</i> Gardner	H	12730	19/07/2015	não	NE	NE
Primulaceae	<b><i>Myrsine gardneriana</i></b> A. DC.	A	12732	25/07/2015	não	NE	NE
Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.	A	12841	24/03/2017	não	NE	NE
Rosaceae	<i>Fragaria vesca</i> L.	H	12860	28/07/2015	não	NE	NE
Rubiaceae	<i>Coccocypselum condalia</i> Pers.	H	12729	14/07/2015	não	NE	NE
	<i>Coccocypselum cordifolium</i> Nees. & Mart.	H	12744	25/10/2015	Brasil	NE	NE
	<i>Galium humile</i> Cham. & Schldl.	H	12735	28/05/2015	não	LC	NE
Symplocaceae	<b><i>Symplocos itatiaiae</i></b> Wawra	A	12838	18/07/2015	Brasil	EM	NE

Legenda: hábito (A – arbustivo; H – herbáceo; S – subarbustivo); N° HRJ (Número de tombo no Herbário da Universidade do Estado do Rio de Janeiro); End. (endemismo segundo o banco de dados REFLORA); Status de ameaça segundo 1.REFLORA (reflora.jbrj.gov.br); 2. IUCN ([www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)): NE – não avaliada; EM – em perigo; LC – pouco preocupante; VU – vulnerável e NT – quase ameaçada. Todas as amostras foram coletadas pela autora nas proximidades do Posto Marco Antônio Moura Botelho (Marcão) (22° 22.377'S e 44° 42.286'O; 2469 m), na subida para a trilha do Morro do Couto, no Parque Nacional do Itatiaia, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. As espécies assinaladas em negrito correspondem as 51 espécies utilizadas para as análises de identificação das estratégias eco-fisiológicas e mensuração dos índices de originalidade funcional.