

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre

Vanessa Matos Gomes

**ASPECTOS EDÁFICOS E FUNCIONAIS DA HETEROGENEIDADE DO
CAMPO RUPESTRE E SUAS APLICAÇÕES PARA CONSERVAÇÃO E
MANEJO**

Belo Horizonte

2020



ASPECTOS EDÁFICOS E FUNCIONAIS DA
HETEROGENEIDADE DO CAMPO RUPESTRE E
SUAS APLICAÇÕES PARA CONSERVAÇÃO E
MANEJO

*Edaphic and functional aspects of campo rupestre heterogeneity
and their applications for conservation and management*

Vanessa Matos Gomes

Tese de doutorado
Laboratório de Ecologia Evolutiva e
Biodiversidade
Universidade Federal de Minas Gerais
2020

Vanessa Matos Gomes

**ASPECTOS EDÁFICOS E FUNCIONAIS DA HETEROGENEIDADE DO
CAMPO RUPESTRE E SUAS APLICAÇÕES PARA CONSERVAÇÃO E
MANEJO**

Versão final

Tese de Doutorado apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

Orientador: Geraldo Wilson Fernandes

Belo Horizonte

2020

043

Gomes, Vanessa Matos.

Heterogeneidade funcional edáfica e vegetacional no campo rupestre
[manuscrito] / Vanessa Matos Gomes. – 2020.

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

Orientador: Prof. Dr. Geraldo Wilson Fernandes.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de
Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e
Manejo da Vida Silvestre.

1. Ecologia. 2. Solo. 3. Micorrizas. 4. Plantas. I. Fernandes, Geraldo Wilson.
II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. III.
Título.

CDU: 502.7



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA
SILVESTRE

DECLARAÇÃO

DECLARAMOS, para os devidos fins, que o aluno deste Programa, Vanessa Matos Gomes, cumpriu todos os créditos e atividades acadêmicas obrigatórias e obteve o título de Doutor em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, em virtude de aprovação em defesa de Dissertação, a saber:

Banca Examinadora:

Doutor(a) Geraldo Wilson Fernandes - Orientador(a)

Doutor(a) Letícia Couto Garcia - Membro Titular

Doutor(a) Soizig Le Stradic - Membro Titular

Doutor(a) Andréa Rodrigues Marques Guimarães - Membro Titular

Doutor(a) Fernando Augusto O Silveira - Membro Titular

Título: “Heterogeneidade funcional edáfica e vegetacional no campo rupestre”.

Autor(a): Vanessa Matos Gomes

Orientador(a): Doutor(a) Geraldo Wilson Fernandes

Data: 30 de outubro de 2020, às 09:30 horas, por videoconferência, ICB/UFMG.

Belo Horizonte, 23 de dezembro de 2020.

RICARDO RIBEIRO DE CASTRO SOLAR
Coordenador PPG-ECMVS



Documento assinado eletronicamente por **Ricardo Ribeiro de Castro Solar, Coordenador(a) de curso de pós-graduação**, em 23/12/2020, às 20:30, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **0494298** e o código CRC **55D03C8D**.

Referência: Processo nº 23072.248713/2020-66

SEI nº 0494298

Agradecimentos

Tenho muito a agradecer a todxs que estiveram comigo nessa jornada. Certamente só foi possível concluir essa etapa com a contribuição de tantxs.

Ao meu orientador, GW, pela amizade, por acreditar em mim, pela parceria e incentivo.

Ao Laboratório de Ecologia Evolutiva e Biodiversidade (LEEB) e toda a querida família leebiana, colegas, amigxs, parceirxs... Obrigada a cada um com quem dividi momentos, muito foi construído com vocês nesses quatro anos, profissional e pessoalmente! Agradeço à equipe do 'Projeto Restauração dos campos rupestres', especialmente Jéssica pela amizade, pela organização e atenção aos detalhes, e seu alto astral contagiante; Dario pela dedicação às multifunções do projeto, pelas inúmeras boas discussões sobre Ecologia e o encantador campo rupestre; Carla por encarar comigo a missão glomalina e por tantas conversas legais; Michel, Dian, Júlio e Ceci por tudo o que contribuíram, em campo, em laboratório, juntxs na empreitada, sofrida porém divertida e também prazerosa. Obrigada a galera que suou no campo com a gente, Irene, Lucca, Arthur, Dani! Obrigada a Hilda, Gisele e Otávio pela ajuda no laboratório. Obrigada, Thaise, pelas inúmeras ajudas, no campo, nas ideias, nas dúvidas. Obrigada, Malu, pelas diversas trocas e por me guiar tantas vezes compartilhando seu aprendizado. Obrigada, Yumi, por estar sempre presente, ajudando em tudo quanto é ponto, nem dá pra citar um por um, e por tocar com afinco tantas facetas para o funcionamento do LEEB.

Aos meus pais, irmã e irmão, pelo apoio sempre, alicerce para continuar seguindo.

Agradeço ao programa de pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre pela formação e pelo suporte durante todos esses anos. Aos secretários, Fred e Cris, sempre tão solícitos e atenciosos!

Aos laboratórios do Instituto de Ciências Biológicas que abriram suas portas para que eu pudesse desenvolver tantas atividades, realizando a troca que se espera do verdadeiro sentido de uma Universidade: Laboratório de Biotecnologia e Marcadores Moleculares, Laboratório de Limnologia, Laboratório de Sinalização Celular e Nanobiotecnologia, e Laboratório de Biologia Molecular e Computacional de Fungos. Agradeço a Jamil e Anderson por dedicarem tanto do seu tempo às minhas demandas,

sempre com bom humor. Obrigada, Marcelo, pela parceria, pela disposição em ajudar e por compartilhar conhecimentos do mundo molecular.

À Vale S.A. e à Fapemig pelo financiamento do ‘Projeto Restauração dos campos rupestres’ para o desenvolvimento da presente pesquisa, em uma parceria Vale-Fapemig.

À Camilla e ao Prof. Eduardo Pereira, da UFV Florestal, pela parceria e dedicação.

Ao Daniel por estar sempre solícito em sanar dúvidas e compartilhar seu conhecimento, com sua inspiradora empolgação.

À Mauricio Quesada e Violeta Patiño, por me receberem na Universidade Autônoma de México e proporcionar tanto aprendizado. À Ale e Sam, por me acolherem tão bem na encantadora Morelia!

Thanks to Richard Hobbs, for the opportunity and welcome in the Ecosystem Restoration & Intervention Ecology (ERIE) Research Group; to Rebecca, for the great welcome and assistance in the University of Western Australia; to all ERIE colleagues for the countless exchanges, especially Gabi, for the friendship and support always. To the co-authors Michael and Fiamma for the partnership and teachings, and for sharing wonderful yoga moments. To James, Vanessa, Clément, and Shutong for the fieldwork opportunity and for introducing me to the kwongan.

Aos membros da banca, Soizig Le Stradic, Letícia Couto Garcia, Andrea Rodrigues Marques, Fernando Silveira, Yumi Oki e Samuel Novaes.

À Fapemig e à Capes, pelas bolsas de pesquisa sem as quais seria impossível desenvolver essa tese.

Resumo:

No capítulo 1, buscamos investigar se a glomalina, produto dos fungos micorrízicos arbusculares (FMA) no solo, reflete a heterogeneidade do substrato e das comunidades vegetais no campo rupestre. Amostras de solo foram coletadas em 40 parcelas em áreas naturais de campo rupestre com substrato ferruginoso e quartizítico para análises físico-químicas e determinação do conteúdo de glomalina. A vegetação herbácea e arbustiva também foi amostrada nessas parcelas. Avaliamos o conteúdo de glomalina, comparando entre os tipos de substrato, e as relações da glomalina com variáveis do solo, com a dissimilaridade da vegetação, e com a abundância de espécies não-micorrízicas e espécies menos dependentes dos FMA. O conteúdo de glomalina variou consideravelmente entre as parcelas amostradas, diferiu significativamente entre os substratos ferruginoso e quartizítico, e se correlacionou com a dissimilaridade da vegetação e com carbono orgânico, nutrientes e textura do solo. Quanto maior a cobertura de espécies vegetais não-micorrízicas e menos dependentes de micorrizas, menor foi o conteúdo de glomalina no solo. Concluímos que os FMA, por meio da glomalina, está associado a heterogeneidade do ecossistema. Os resultados apontaram a glomalina como um importante fator do solo a ser considerado em questões de manejo e conservação do campo rupestre e ecossistemas semelhantes. A glomalina se mostrou associada as características físico-químicas do solo e a variação na cobertura de espécies vegetais menos ou não dependentes de micorrízicas, refletindo a natureza heterogênea do campo rupestre. No capítulo 2, desenvolvemos um sistema de classificação de tipos funcionais de plantas (PFT, *Plant functional types*) para investigar padrões funcionais das comunidades vegetais em diferentes habitats de campo rupestre. A partir da amostragem da vegetação (herbácea e arbustiva) em quatro habitats, compreendendo dois tipos de substrato (ferruginoso e quartizítico), classificamos as espécies de acordo com atributos de suas histórias naturais ligados a

aspectos relevantes para a restauração ecológica. A dissimilaridade funcional foi avaliada entre os tipos de substrato e entre os tipos de habitats, assim como o papel das variáveis do solo nas dissimilaridades das comunidades. Encontramos estrutura funcional distinta entre as comunidades vegetais nos diferentes substratos e habitats, com influência de fatores físicos e químicos do solo. Foram identificados PFTs principais para cada habitat, com altos valores de importância naquele habitat e foram identificados, também, PFTs centrais (*Core PFTs*), apontando combinações principais de atributos representadas com altos valores de importância em todos ou quase todos os habitats. Discutimos sobre as singularidades de cada habitat quanto aos seus aspectos funcionais, assim como as principais combinações de atributos funcionais e a importância da redundância funcional.

Palavras-chave: GRSP, micorrizas arbusculares, estoque de carbono, Espinhaço, heterogeneidade, tipos funcionais de plantas

Abstract:

In chapter 1 we aimed to investigate whether Glomalin Related Soil Protein (GRSP), produced by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), reflects the heterogeneity of substrate and plant community in *campo rupestre* ecosystem. Soil samples were collected for physical-chemical and GRSP content analysis, in 40 plots, where the vegetation was also surveyed. GRSP content was compared between substrate types, and its relationship assessed against soil attributes, vegetation dissimilarity, and abundance of non-mycorrhizal species and of species less AMF dependent. GRSP content varied greatly among the sites, differed significantly between the ferruginous and quartzitic substrates, and was related with soil organic carbon, soil nutrients, soil texture, and vegetation dissimilarity. The greater the cover of species presenting the sand-binding strategy besides the AMF association and of non-mycorrhizal species, the lower GRSP content. The study shows how the AMF, through GRSP, was

associated to the ecosystem heterogeneity. Results point GRSP as an important soil factor to be considered in management and conservation issues in the *campo rupestre* and similar ecosystems. GRSP content was shown to be linked to soil chemistry and physics, and shaped by cover variation of plant species less or non AMF dependent, reflecting the heterogeneous *campo rupestre* nature. In chapter 2 we developed a plant functional type (PFT) system to investigate the functional patterns of *campo rupestre* plant communities, in different substrate and habitat types. We sampled herbaceous and woody vegetation, as well as soil variables, in four habitats, among two substrate types (quartzitic and ferruginous), and classified the species according to life-histories traits of relevance for ecological restoration. Functional dissimilarity was assessed among habitat and substrate types, and the role of soil factors in the dissimilarities was investigated. Pollination and seed dispersal syndromes, mycorrhizal association, and reproductive phenology were the main diagnostic traits defining the PFTs. We found distinct functional structure between plant communities of different substrate and habitat types, with influence of soil factors of both chemical and physical nature. Core PFTs were identified pointing main trait combinations represented in all or almost all habitats. We discuss about the singularities of each habitat in regard the PFT diagnostic traits, the identified core trait combinations, and the importance of functional redundancy when applying this knowledge to conservation and management actions.

Key-words: GRSP, arbuscular mycorrhiza, carbon storage, Espinhaço, heterogeneity, plant functional types

Sumário

Introdução geral	9
O complexo rupestre	13
Referências	22
Capítulo 1 - Glomalin related soil protein reflects the heterogeneity of substrate and vegetation in <i>campo rupestre</i> ecosystem	30
Abstract	30
Introduction	31
Materials and Methods	34
Results	37
Discussion	42
Conclusions	45
References	45
Capítulo 2 - Multi-trait functional profiles of plant communities in different habitats of <i>campo rupestre</i> ecosystem.....	56
Abstract	56
Introduction	57
Materials and Methods	60
Results	66
Discussion	77
Conclusions	83
References	84
Supplementary material.....	93
Capítulo 3 – Traduzindo o conhecimento gerado em implicações práticas.....	106
Recaptulando	107
Implicações para fins de Conservação e Manejo	109
Seleção de espécies para restauração ecológica em campo rupestre	116
Referências	122

Introdução geral

Ecosistemas em todo o mundo passam por significativa degradação, ao ponto de não mais sustentarem a existência de muitos organismos, com impactos negativos sobre a diversidade biológica e o bem-estar de populações humanas (Cardinale et al 2012). Juntamente com as mudanças climáticas e a invasão de espécies, a destruição e a fragmentação de habitats tem sido consideradas as principais causas da perda de biodiversidade e serviços ecossistêmicos ao redor do planeta (Suding 2011, Antonelli et al 2020). Para conter a perda da biodiversidade e de serviços ecossistêmicos, é fundamental que três linhas de ação sejam concomitantemente desenvolvidas, sendo elas a conservação e o uso sustentável dos recursos naturais, juntamente com a restauração ecológica, prática fundamental no manejo de ecossistemas, com o potencial de reverter a degradação ambiental, aumentar a resiliência da biodiversidade, reestabelecer a conectividade e o funcionamento dos ecossistemas (SER 2004, 2008; Wortley et al. 2013). Dessa forma, importantes serviços ecossistêmicos, como ciclagem de nutrientes, polinização, proteção do solo e purificação da água podem ser providos (Resende et al. 2014, Fernandes et al 2018a).



Figura 1. As três linhas de ação necessárias para conter a perda da biodiversidade, recursos naturais e serviços ambientais que o mundo hoje enfrenta. Conservação, Uso Sustentável e Restauração Ecológica são frentes que devem ser desenvolvidas concomitantemente.

Para o desenvolvimento de ações efetivas de conservação e manejo, assim como de uso sustentável dos recursos naturais, é fundamental conhecer a ecologia do ecossistema em questão. Os passos iniciais de uma restauração ecológica, por

exemplo, envolvem a estimativa das diferenças entre as condições atuais, as condições futuras almejadas e o espectro de variabilidade natural da estrutura, composição e funções do ecossistema (Laughling et al 2014). Nesse âmbito, tem-se um ecossistema de referência, que pode ser definido como um ou mais ecossistema existente, pré-existente ou hipotético que serve como imagem de orientação para projetos de restauração ou de mitigação (Miller et al. 2012). O ecossistema de referência é basicamente um ponto de comparação, que pode ser conceitual, especial (um ambiente), condicional (estados ecológicos) ou funcional (SER 2004, Miller et al. 2012). Contudo, um ecossistema de referência definido não deve ser tomado como algo a ser estritamente copiado, uma vez que as trajetórias percorridas por ambientes em restauração dificilmente serão as mesmas que e nunca alcançarão estados finais idênticos ao que é definido como referência. Nesse sentido, o ecossistema de referência deve ser tomado como um guia para orientar as práticas e metas apropriadas para a restauração ecológica (Suding et al 2015, Temperton 2019). A compreensão da ecologia do ecossistema de referência permite, ainda, o embasamento de ações para conservação e uso sustentável.

A obtenção de conhecimento aplicável à fins de conservação e manejo pode se dar a partir da investigação de padrões ecológicos nos ecossistemas naturais. Identificar padrões estruturais e funcionais da vegetação pode ajudar a determinar áreas de compensação ambiental, o que deve ser monitorado ao longo do tempo, ou como iniciar uma restauração, por exemplo (Temperton et al 2004, Rosenfield & Muller 2020). O entendimento dos padrões observados nos ecossistemas naturais pode se dar por meio das chamadas regras de montagem de comunidades vegetais, as quais se baseiam na filtragem exercida por fatores abióticos (e.g. componentes do solo, temperatura e pluviosidade) e bióticos (interações entre as espécies) no estabelecimento das espécies em um dado ecossistema ou habitat. Há, ainda, a influência de fatores como a dinâmica de distúrbios e a aleatoriedade (Keddy 1992, Temperton et al 2004). O conjunto de espécies estabelecidas em um dado habitat pode, assim, ser entendido como fruto de uma filtragem exercida por fatores ambientais e pelas interações das espécies entre si, sob influência de um regime de distúrbios e de níveis de aleatoriedade na montagem de seus componentes bióticos.

A diversidade de plantas e a estrutura da comunidade vegetal representam uma série de processos ecológicos e fornecem o sustento estrutural e funcional para o restante da comunidade biótica (Whitham et al. 2006, De Deyn et al. 2008), criando habitat para

outras espécies e contribuindo com uma fração importante da energia para a rede trófica (Jones et al. 1994, Ellison et al. 2010). Algumas espécies desempenham papel importante por interferirem diretamente no ambiente, por exemplo, alterando o microambiente do solo, modificando a superfície, interferindo na drenagem, produzindo serrapilheira, sustentando fauna especializada, dentre outras ações, afetando a estrutura e composição da comunidade vegetal como um todo (Jones et al. 1994, Whitham et al. 2006). As espécies dominantes são as que melhor venceram a filtragem ecológica exercida por fatores edáficos e/ou climáticos e pelas interações com as outras espécies. Elas representam a maior parte da biomassa de um determinado habitat ou ecossistema (Grime 1988). As espécies menos frequentes ou mais raras, em contrapartida, contribuem com menores porções da biomassa, quando os táxons são considerados separadamente. No entanto, um dado conjunto de espécies raras pode representar um aspecto funcional importante do ecossistema, ou seja, diferentes táxons podem em conjunto exercer determinada função e, assim, a soma das biomassas em um conjunto de espécies raras exercendo uma determinada função pode ser bastante representativa. Dessa forma, os aspectos funcionais de um ecossistema são de grande importância para uma compreensão mais ampla do mesmo. A identificação da importância relativa de determinados atributos funcionais ou combinações de atributos das espécies ajudam no entendimento da dinâmica dos filtros ambientais e estabelecimento das comunidades (Grime 1988, Kleyer et al 2012, Pierce et al 2017).

As espécies vegetais interagem direta e constantemente com os componentes do solo, sendo, assim, fundamental compreender também os aspectos edáficos de um ecossistema e como eles se relacionam com as comunidades vegetais. Além de componentes físico-químicos, o solo abriga uma diversidade de microorganismos que exercem funções essenciais na ciclagem de nutrientes. As micorrizas representam um componente quantitativo e qualitativo significativo nos ecossistemas, exercendo grande influência no crescimento e na adaptação das plantas aos estresses bióticos e abióticos do solo (Soares & Carneiro 2008, Siqueira et al. 2002). Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) formam uma simbiose mutualística com a maioria das plantas, na qual a planta fornece energia (carboidratos) aos FMA para crescimento e manutenção via produtos fotossintéticos, enquanto os FMA disponibilizam água e nutrientes para a planta, principalmente fósforo (Brundrett 1991). Como consequência da interação, há aumento na produção de raízes para alojar o simbionte nesse órgão, o

que, por sua vez, aumenta a atividade e a diversidade dos microrganismos heterotróficos e contribui para o aumento da biomassa microbiana, favorecendo a atividade biológica, a ciclagem de nutrientes e a agregação do solo (Soares & Carneiro 2008). Um dos fatores do solo de grande relevância é a glomalina. Tecnicamente definida como Proteína do Solo Relacionada a Glomalina (*Glomalin Related Soil Protein – GRSP*, em inglês), essa substância é uma glicoproteína produzida pelos FMA e liberada no solo com a renovação das hifas (Rillig et al. 2001, Driver et al. 2005, Treseder and Turner 2007). A glomalina, que é bastante recalcitrante no solo, possui um reconhecido papel no armazenamento de carbono no solo, assim como na estruturação e qualidade do mesmo, formando agregados que dificultam a erosão (Rillig et al. 2003, Fokom et al. 2012, Wu et al. 2014, Zhang et al. 2017).

Ecosistemas não-florestais biodiversos e antigos, no contexto das OCBILs (old climatically buffered unfertile landscapes, segundo classificação de Hopper 2009), desenvolveram sua rica diversidade de espécies em um processo evolutivo lento. Esses ecossistemas (e.g. os kwongans na Austrália, os fynbos na África do Sul e os campos rupestres no Brasil) possuem resiliência muito baixa frente aos distúrbios de origem antrópica, apesar da alta resiliência em relação aos distúrbios com os quais evoluíram (e.g. fogo natural) (Veldman et al 2015; Fernandes 2016). Por serem paisagens muito antigas, de solo inférteis e que evoluíram em condições climáticas estáveis, as comunidades vegetais ali presentes possuem padrões específicos, sendo as espécies extremamente especializadas/adaptadas aos microhabitats (Silveira et al 2020a). As principais características de um ecossistema classificado como OCBILs são: a dispersão reduzida, as altas taxas de endemismo local, a presença de linhagens antigas e de indivíduos antigos, o tamanho reduzido das populações (que porém possuem estratégias que evitam a endogamia), as especializações nutricionais, a resiliência a fragmentação, o crescimento lento dos indivíduos, e a vulnerabilidade a remoção de solo (Hopper 2009, Silveira et al 2020a). Como os solos são bastante pobres em nutrientes, especialmente o fósforo, as espécies vegetais típicas desses ecossistemas desenvolveram especializações para captar os recursos no solo de forma mais eficiente. Além disso, investem mais energia para persistirem no ambiente e rebrotarem após um distúrbio do que para se reproduzirem sexuadamente. Isso reforça a sensibilidade desses ecossistemas frente aos distúrbios no solo, uma vez que os mesmos rompem a ligação das espécies com os microhabitats aos quais estão intimamente especializadas, além de alterarem a microbiota do solo (Silveira et al 2020a). A regeneração natural

nesses ecossistemas é extremamente lenta e praticamente não documentada (Hopper et al 2016, Fernandes et al 2016, Le stradic et al 2018), fazendo com que sua sucessão ecológica seja ainda pouco compreendida e tornando a construção do conhecimento acerca de sua restauração ainda mais desafiador. Também contribuem para isso a dispersão reduzida e o baixo investimento em reprodução sexuada das comunidades vegetais típicas das OCBILs.

Adicionalmente, grande parte da compreensão das teorias ecológicas se deu por meio de estudos em ecossistemas geologicamente recentes, com solos férteis e distúrbios frequentes, as chamadas YODFELs (young, often-disturbed, fertile landscapes, na classificação de Hopper et al 2009). Isso trouxe um viés no entendimento da vegetação Neotropical, com consequências sérias para a conservação a longo prazo dos ecossistemas antigos e pobres em nutrientes, porém altamente biodiversos (Silveira et al 2020a). Há, ainda, uma visão equivocada de que somente ecossistemas florestais representam alto valor de biodiversidade e serviços ecossistêmicos (e.g. estoque de carbono), desvalorizando ecossistemas savânicos e campestres (Neves et al 2016, Temperton et al 2019, Silveira et al 2020b), o que resultou em muitas políticas mal concebidas (Silveira et al 2020a). Esse cenário evidencia a urgência em se avançar na construção do conhecimento ecológico dos ecossistemas não-florestais antigos e biodiversos, para subsidiar ações efetivas de conservação e manejo, com o repaldo científico necessário (Hopper et al 2016, Fernandes et al 2016, Temperton et al 2019).

O complexo rupestre

Predominante nas cotas altas da Cadeia do Espinhaço, geralmente em altitudes superiores a 900m, o campo rupestre ou complexo rupestre é classificado como uma OCBIL. Altamente biodiverso, abrangendo cerca de 15% da flora vascular brasileira (>5000 espécies), o campo rupestre está associado a afloramentos rochosos, com solos rasos, ácidos, pobres em nutrientes e matéria orgânica, e baixa capacidade de retenção de água (Fernandes 2016, Silveira et al 2016). O ambiente severo levou ao desenvolvimento de uma variedade de estratégias adaptativas em várias de suas espécies vegetais (veja Pereira et al. 2012, Muler et al. 2014, Oliveira et al. 2015, Silveira et al. 2016). A fisionomia do campo rupestre é de uma forma geral composta por uma diversidade de ambientes edáficos e um mosaico de vegetação associada, como resultado de uma miríade de filtros ecológicos e geomorfológicos (Benites et al. 2007, de Carvalho et al. 2012, 2014).

O campo rupestre também pode ser encontrado em outras regiões discretas, tais como as montanhas da região central do Brasil (por exemplo, Chapada dos Veadeiros e Serra dos Pirineus, ambos no Estado de Goiás; e Serra da Canastra, no sudoeste de Minas Gerais) ou nas montanhas da região de São João del Rei (Serra do Lenheiro), Tiradentes (Serra de São José) e Itutinga, além da região do Ibitipoca no estado de Minas Gerais. Pode, ainda, ser encontrado nas partes superiores da serra de Carajás no estado do Pará e em algumas montanhas isoladas no extremo oeste do Brasil, no estado de Mato Grosso do Sul (Barbosa and Fernandes 2016). No Quadrilátero Ferrífero (QF), porção sul da Cadeia do Espinhaço, em Minas Gerais, são comuns as formações de campo rupestre ferruginoso sobre itabirito (formações ferríferas bandadas), conhecidas como canga, com uma grande diversidade de habitats, como a canga nodular e a canga couraçada ou rochosa (Dorr 1969, Jacobi et al 2007). Nessa região, há também uma variedade de habitats de campo rupestre sobre substrato quartzítico, adicionando heterogeneidade ao mosaico compreendido por esse ecossistema (Shaeffer et al 2016). O campo rupestre é, assim, um complexo vegetacional estabelecido em diferentes tipos de substrato (e.g. quartzítico e ferruginoso), cada qual, por sua vez, possuindo uma variedade de habitats e uma heterogeneidade edáfica, mesmo em pequenas escalas (Jacobi et al 2007, Fernandes 2016, Abraão et al 2019).

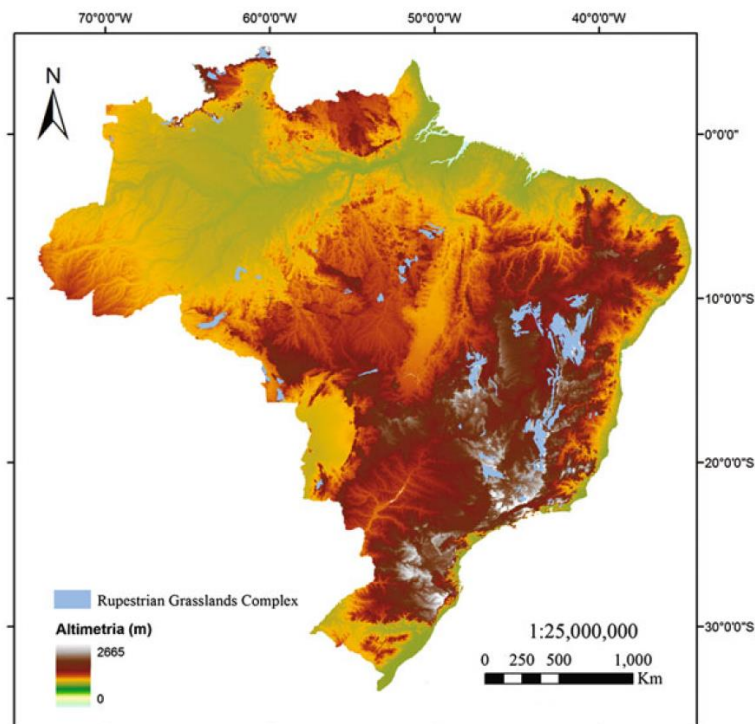


Figura 2 – Distribuição do ecossistema do campo rupestre (Rupestrian Grasslands Complex), em azul claro, em relação a topografia (Fonte: Shaeffer et al. 2016).

Não obstante a alta biodiversidade e importância ecológica do campo rupestre, muitas de suas espécies estão em vias de extinção, em razão principalmente da pequena área ocupada e da forte ação antrópica que esse ecossistema vem sofrendo (Fernandes 2016, Silveira et al 2016). Atividades de mineração, construção de rodovias e desenvolvimento imobiliário são responsáveis pela degradação de milhares de hectares de campo rupestre, representando as principais fontes de ameaça à esse ambiente (Fernandes et al 2018b). No QF se encontram uma das maiores operações de mineração do país (Neves et al 2016). Os campos rupestres são extremamente sensíveis à perda da cobertura superficial do solo, podendo levar décadas ou mesmo séculos para que alguma cobertura vegetal seja recuperada (Fernandes et al 2016). Dessa forma, a biodiversidade e a provisão de importantes serviços ecossistêmicos (e.g. recarga e regulação hídrica, polinização, controle natural de pragas, etc.) estão comprometidos (Resende et al 2014, Neves et al 2016).

Nesse contexto, estudos que visam aumentar o conhecimento ecológico do campo rupestre como subsídio para planos de conservação e manejo são de grande importância, tanto para o cumprimento da legislação, como para a preservação e recuperação da biodiversidade e seus inerentes serviços ecossistêmicos. Dessa forma, é fundamental entender os componentes do ecossistema acima e abaixo do solo, assim como a interação entre ambos (Temperton et al. 2004, Bauer et al. 2017), especialmente no campo rupestre onde há uma grande heterogeneidade edáfica, por sua vez exercendo grande influência nas comunidades vegetais (Fernandes et al. 2016).

A presente tese tem como objetivo central contribuir para o conhecimento ecológico do campo rupestre por meio da investigação de padrões em áreas naturais do ecossistema, considerando sua grande heterogeneidade de habitats. O primeiro capítulo apresenta um foco maior nos aspectos do solo enquanto o segundo capítulo apresenta um foco maior nos aspectos da vegetação; ambos considerando a interação solo-vegetação.

Sendo os FMA identificados em estudos anteriores como organismos presentes e diversos nos campos rupestres (de Carvalho et al. 2012; Coutinho et al. 2015, 2019; Oki et al. 2016) e, dada a importância da glomalina para estrutura do solo, investigamos padrões ecológicos gerais dessa substância no campo rupestre e se os mesmos refletem a heterogeneidade do substrato e da vegetação. Assim, no primeiro

capítulo avaliamos as relações da glomalina com fatores físico-químicos do solo e com a estrutura e composição das comunidades vegetais.

No segundo capítulo analisamos a vegetação sob aspectos funcionais, uma vez que essa compreensão é fundamental para orientar ações de conservação e manejo, incluindo a restauração ecológica (Temperton 2004). Embora crescentes e ganhando cada vez mais atenção, ainda são poucos os estudos que abordam a funcionalidade da vegetação nos campos rupestres (veja Negreiros et al 2014, Fernandes et al 2020, Caminha-Paiva et al 2020). Contribuindo para a formação desse conhecimento, desenvolvemos um sistema de classificação de tipos funcionais de plantas (*Plant Functional Types – PFT*, em inglês) para investigar padrões funcionais das comunidades vegetais em diferentes habitats de campo rupestre, compreendendo dois tipos de substrato (ferruginoso e quartzítico). Espécies herbáceas e arbustivas foram classificadas de acordo com atributos de suas histórias naturais e relevantes para processos ligados a restauração ecológica. A partir desse sistema, foram definidas comunidades funcionais para os diferentes habitats, sendo possível identificar as singularidades de cada um, assim como combinações de atributos centrais, importantes em todos os habitats.

Finalmente, no Capítulo 3, é desenvolvida uma discussão geral dos resultados conjuntos da presente pesquisa, traçando 16 implicações para fins de conservação e manejo ecológico do campo rupestre. No Capítulo 3 é também sugerida uma abordagem para seleção de espécies para aplicação em projetos de restauração ecológica nesse ecossistema.

O estudo foi desenvolvido em quatro áreas na região do Quadrilátero Ferrífero, porção sul da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais. Mais especificamente, as áreas de estudo se localizam na região da Serra da Calçada, compreendida entre os municípios de Nova Lima e Brumadinho. Duas das áreas de estudo correspondem a campo rupestre ferruginoso (também conhecido como canga) e outras duas, a campo rupestre quartzítico. Em cada área foram estabelecidas 10 parcelas de 100 m², onde foram coletadas amostras de solo para análises físico-químicas e análises de conteúdo de glomalina. Em cada parcela, toda a vegetação arbustiva com diâmetro acima do solo (DAS) maior ou igual a 10 mm foi amostrada. Para amostragem da vegetação herbácea foram estabelecidas sub-parcelas de 1m² dentro das parcelas de 100 m². Maiores detalhes da metodologia são especificados em cada capítulo.

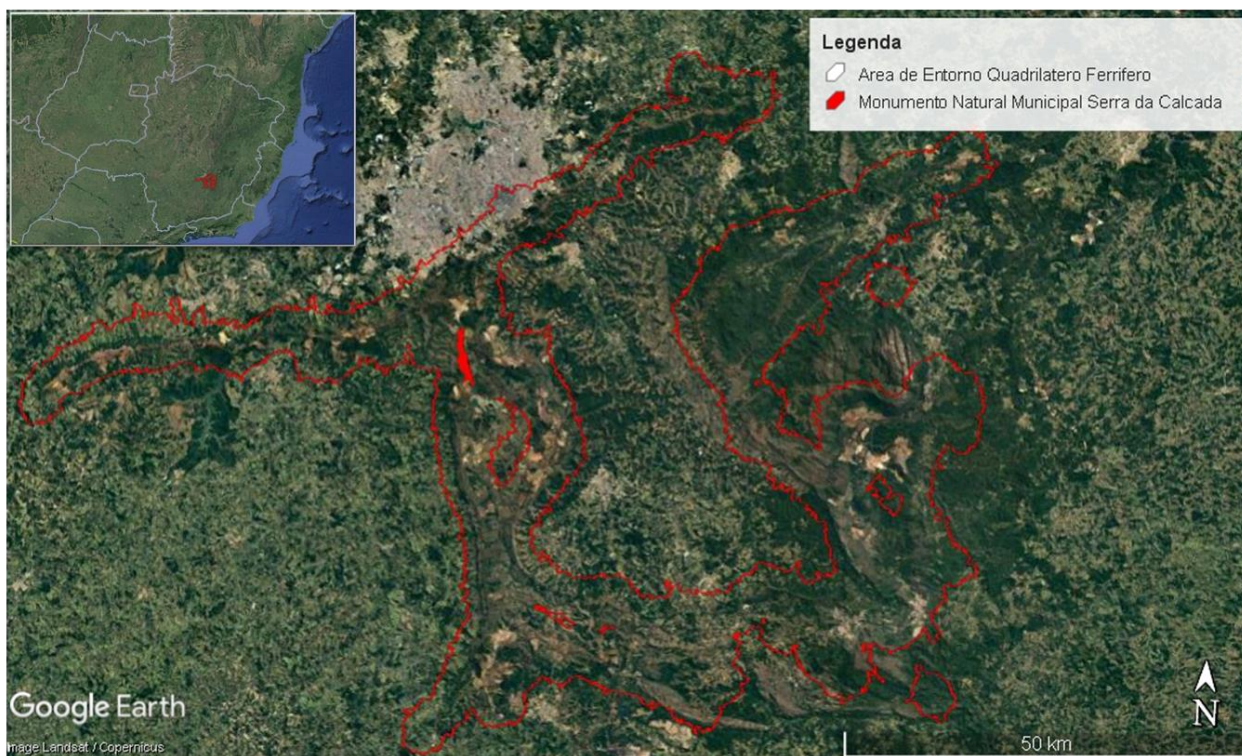


Figura 3. Mapa mostrando a localização do Quadrilátero Ferrífero e a região da Serra da Calçada, em Minas Gerais (Fonte: Instituto Prístino – Atlas Digital Geoambiental 2020).



Área amostrada 1 – campo rupestre ferruginoso (predominância de canga couraçada)



Área amostrada 1 – campo rupestre ferruginoso (predominância de canga couraçada)



Área amostrada 2 – campo rupestre ferruginoso (predominância de canga nodular)



Área amostrada 2 – campo rupestre ferruginoso (predominância de canga nodular)

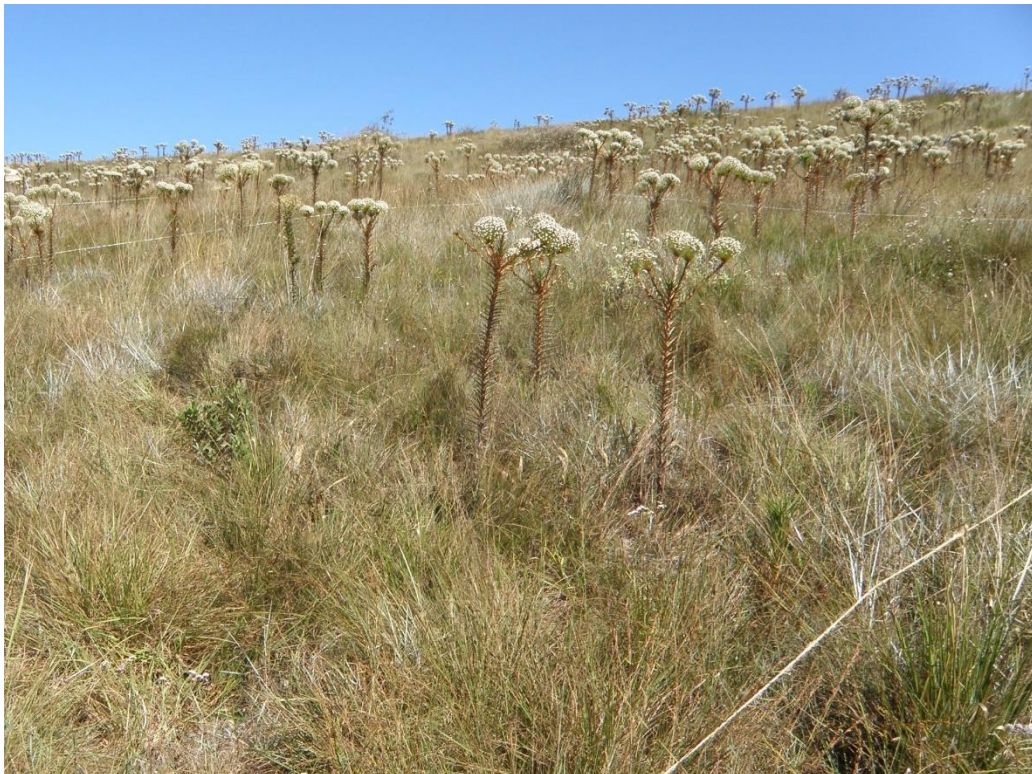


Área amostrada 3 – campo rupestre quartzítico (predominância de campo quartzítico)



Área amostrada 3 – campo rupestre quartzítico (predominância de campo quartzítico)

Obs: ao fundo, um afloramento rochoso, o qual não foi incluído na amostragem de campo quartzítico



Área amostrada 3 – campo rupestre quartzítico (predominância de campo quartzítico)



Área amostrada 4 – campo rupestre quartzítico (predominância de afloramento quartzítico)



Área amostrada 4 – campo rupestre quartzítico (predominância de afloramento quartzítico)



Área amostrada 4 – campo rupestre quartzítico (predominância de afloramento quartzítico)

Referências

- Abrahão A, Costa PDB, Lambers H, Andrade SAL, Sawaya ACHF, Ryan MH, Oliveira RS. 2019. Soil types select for plants with matching nutrient-acquisition and -use traits in hyperdiverse and severely nutrient-impooverished campos rupestres and cerrado in Central Brazil. *Journal of Ecology* 107: 1302–1316.
- Antonelli A, Fry C, Smith RJ, Simmonds MSJ, Kersey PJ, Pritchard HW, Abbo MS, ..., Zhang BG. 2020. *State of the World's Plants and Fungi 2020*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Barbosa NPU, Fernandes GW. 2016. Rupestrian Grassland: past, present and future distribution. In: Fernandes GW (Ed.), *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, Switzerland, pp 531–544.
- Bauer JT, Blumenthal N, Miller AJ, Ferguson JK, Reynolds HL, Brudvig L. 2017. Effects of between-site variation in soil microbial communities and plant–soil feedbacks on the productivity and composition of plant communities. *Journal of Applied Ecology* 54: 1028–1039.
- Benites VM, Schaefer CER, Simas FNB, Santos HG. 2007. Soil associated with rock

- outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 569–577.
- Brundrett MC. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. In: Macfayden A, Begon M, Fitter AH (Eds.) *Advances in ecological research*, vol. 21. London, UK, Academic Press, 171 – 313.
- Caminha-Paiva D, Negreiros D, Barbosa M, Fernandes GW. 2020. Functional trait coordination in the ancient and nutrient-impooverished campo rupestre: soil properties drive stem, leaf and architectural traits. *Biological Journal of the Linnean Society*, *in press*.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, et al. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59– 67.
- Cortner HJ. 2000. Making science relevant to environmental policy *Environmental Science & Policy* 3: 21-30.
- Coutinho ES, Fernandes GW, Berbara RLL, Valério HM, Goto BT. 2015. Variation of arbuscular mycorrhizal fungal communities along an altitudinal gradient in rupestrian grasslands in Brazil. *Mycorrhiza* 25: 627–638.
- Coutinho ES, Barbosa M, Beiroz W, Mescolotti DLC, Bonfim JA, Berbara RLL, Fernandes GW. 2019. Soil constraints for arbuscular mycorrhizal fungi spore community in degraded sites of rupestrian grassland: Implications for restoration. *European Journal of Soil Biology* 90: 51–57.
- de Bello F, Vandewalle M, Reitalu T, Lepš J, Prentice HC, Lavorel S, Sykes MT. 2013. Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology* 101: 1237-1244.
- de Carvalho F, Souza FA, Carrenho R, Moreira FMS, Jesus EC, Fernandes GW. 2012. The mosaic of habitats in the high-altitude Brazilian rupestrian fields is a hotspot for arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied Soil Ecology* 52: 9-19.
- de Carvalho F, Godoy EL, Lisboa FJG et al. 2014. Relationship between physical and chemical soil attributes and plant species diversity in tropical mountain ecosystems from Brazil. *Journal of Mountain Science* 11: 875–883.
- De Deyn GB, Cornelissen JHC, Bardgett RD. 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters* 11:516–531.
- Dorr JVN. 1969. Physiographic, stratigraphic, and structural development of the Quadrilátero Ferrífero Minas Gerais, Brazil. Geological survey professional paper 641A, United States Printing office, Washington, DC.

- Driver JD, Holben WE, Rillig MC. 2005. Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 101–106.
- Ellison AM, Barker-Plotkin AA, Foster DR, Orwig DA. 2010. Experimentally testing the role of foundation species in forests: the Harvard Forest Hemlock Removal Experiment. *Methods in Ecology and Evolution* 21: 168-179.
- Fernandes GW. 2016. The Megadiverse Rupestrian Grassland. In: Fernandes GW (Ed.), *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 3–14.
- Fernandes GW, Toma TSP, Angrisano P, Overbeck G. 2016. Challenges in the Restoration of Quartzitic and Ironstone Rupestrian Grasslands. In: Fernandes GW (Ed.), *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 449-478.
- Fernandes GW, Banhos A, Barbosa NPU, Barbosa M, Bergallo HG, Loureiro CG, Overbeck GE, Solar R, Strassburg BBN, Vale MM. 2018a. Restoring Brazil's road margins could help the country offset its CO2 emissions and comply with the Bonn and Paris Agreements. *Perspectives in Ecology and Conservation* 16: 105-112.
- Fernandes GW, Barbosa NPU, Alberton B, Barbieri A, Dirzo R, Goulart F, Guerra TJ, Morellato LPC, Solar RRC. 2018b. The deadly route to collapse and the uncertain fate of Brazilian rupestrian grasslands. *Biodiversity Conservation* 27: 2587–2603.
- Fokom R, Adamou S, Teugwa MC, Begoude Boyogueno AD, Nana WL, Ngonkeu MEL, Tchameni NS, Nwaga D, Tsala Ndzomo G, Amvam Zollo PH. 2012. Glomalin related soil protein, carbon, nitrogen and soil aggregate stability as affected by land use variation in the humid forest zone of south Cameroon. *Soil Tillage Research* 120: 69–75.
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R. 1988. *Comparative plant ecology*. Unwin-Hyman, London, UK.
- Hopper SD. 2009. OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. *Plant Soil* 322: 49–86.
- Hopper SD, Silveira FAO, Fiedler PL. 2016. Biodiversity hotspots and Ocbil theory. *Plant Soil* 403: 167–216.

- Instituto Prístino: Atlas Digital Geoambiental. Sistema WebGis de livre acesso ao banco de dados ambiental. Disponível em: <<https://institutoprístino.org.br/atlas/>>. Acesso em: 20/09/2020.
- Jacobi CM, Carmo FF, Vincent RC, Stehmann JR. 2007. Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodiversity Conservation* 16: 2185–2200.
- Jones CG, Lawton JH & Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386
- Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157– 164.
- Kleyer M, Dray S, de Bello F, Lepš J, Pakeman RJ, Strauss B, Thuiller W, Lavorel S. 2012. Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science* 23: 805–821.
- Laughlin DC. 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters* 17:771–784.
- Laughlin DC, Chalmandrier L, Joshi C, Renton M, Dwyer JM, Funk JL. 2018. Generating species assemblages for restoration and experimentation: a new method that can simultaneously converge on average trait values and maximize functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 9: 1764–1771.
- Le Stradic S, Fernandes GW, Buisson E. 2018. No recovery of Campo Rupestre grasslands after gravel extraction: implications for conservation and restoration. *Restoration Ecology* 26: S151–S159.
- Miller SJ, Pruitt BA, Theiling CH, Fischenich JC, Komlos SB. 2012. Reference concepts in ecosystem restoration and Environmental Benefits Analysis (EBA): principles and practices. ERDC TN-EMRRP-EBA-12
- Muler AL, Oliveira RS, Lambers H, Veneklaas EJ. 2014. Does cluster-root activity benefit nutrient uptake and growth of co-existing species? *Oecologia* 174: 23-31
- Negreiros D, Le Stradic S, Fernandes GW, Rennó HC. 2014. CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant Ecology* 215: 379–388.
- Neves ACO, Barbieri A, Pacheco AA, Resende F, Braga RF, Azevedo AA, Fernandes GW. 2016. The human dimension in the Espinhaço Mountains: land conversion and ecosystem services. In: Fernandes GW (Ed.), *Ecology and Conservation of*

- Mountaintop Grasslands in Brazil. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 501–530.
- Nunes FP, Fernandes GW, Negreiros D. 2015. Campo rupestre. A restauração ecológica de um ecossistema ameaçado e megadiverso. *Ciência Hoje* 327: 24-27.
- Oki Y, Goto BT, Jobim K, Rosa LH, Ferreira MC, Coutinho ES et al. 2016. Arbuscular Mycorrhiza and Endophytic Fungi in Ruspestrian Grasslands. In: Fernandes GW (eds) *Ecology and Conservation of Mountaintop grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 157-179.
- Oliveira RS, Galvão HC, Campos MCR, Eller CB, Pearse SJ, Lambers H. 2015. Mineral nutrition of campos rupestres plant species on contrasting nutrient-impooverished soil types. *New Phytol* 205: 1183-1194.
- Overbeck GE, Vélez-Martin E, Scarano FR, Lewinsohn TM, Fonseca CR, Meyer ST, Müller SC, Ceotto P, Dadalt L, Durigan G, Ganade G, Gossner MM, Guadagnin DL, Lorenzen K, Jacobi CM, Weisser WW, Pillar VD. 2015. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. *Diversity and Distributions* 21: 1455-1460.
- Pereira CG, Almenara DP, Winter CE, Fritsch PW, Lambers H, Oliveira RS. 2012. Underground leaves of *Philcoxia* trap and digest nematodes. *PNAS* 109: 1154-1158.
- Pierce S, Negreiros D, Cerabolini BEL, Kattge J, Díaz S, Kleyer M ... Tampucci D. 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes worldwide. *Functional Ecology* 31: 444-457.
- Resende FM, Fernande GW, Coelho MS. 2014. Economic valuation of plant diversity storage service provided by Brazilian rupestrian grassland ecosystems. *Brazilian Journal of Biology* 73: 709–716.
- Rillig MC, Wright SF, Nichols KA, Schmidt WF, Torn MS. 2001. Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant Soil* 233: 167–177.
- Rillig MC, Ramsey PW, Morris S, Paul EA. 2003. Glomalin, an arbuscularmycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change. *Plant Soil* 253: 293–299.
- Rosenfield MF, Muller SC. 2020. Ecologia funcional como ferramenta para planejar e monitorar a restauração ecológica de ecossistemas. *Oecologia Australis* 25, ahead of print. <https://revistas.ufrj.br/index.php/oa/article/view/25178>
- SER - Society for Ecological Restoration International and IUCN Commission on

- Ecosystem Management. 2004. Ecological Restoration, a means of conserving biodiversity and sustaining livelihoods. Society for Ecological Restoration International, Tucson, Arizona, USA and IUCN, Gland, Switzerland.
- SER - Society for Ecological Restoration International. 2008. Opportunities for Integrating Ecological Restoration & Biological Conservation within the Ecosystem Approach. Society for Ecological Restoration International, Tucson, Arizona, USA.
- Schaefer CEGR, Cândido HG, Corrêa GR, Nunes JA, Arruda DM. 2016. The Physical environment of rupestrian grasslands (Campos rupestres) in Brazil: geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. In: Fernandes GW (Ed.), Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 15-53.
- Silveira FA, Negreiros D, Barbosa NP, Buisson E, Carmo FF, Carstensen DW, Conceição AA, Cornelissen TG, Echternacht L, Fernandes GW, Garcia QS, Guerra TJ, Jacobi CM, Lemos-Filho JP, Le Stradic S, Morellato LPC, Neves FS, Oliveira RS, Schaefer CE, Viana PL, Lambers H. 2016. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil* 403: 129–152.
- Silveira FAO, Dayrell RLC, Fiorini CF, Negreiros D, BorbaEL. 2020a. Diversification in Ancient and Nutrient-Poor Neotropical Ecosystems: How Geological and Climatic Buffering Shaped Plant Diversity in Some of the World's Neglected Hotspots. In: Rull V, Carnaval AC (Eds.) Neotropical Diversification: Patterns and Processes. Fascinating Life Sciences, Springer, Cham, pp. 329-368. https://doi.org/10.1007/978-3-030-31167-4_14
- Silveira FAO, Arruda AJ, Bond W, Durigan G, Fidelis A, Kirkman K, Oliveira RS, Overbeck GE, Sansevero JBB, Siebert F, Siebert SJ, Young TP, Buisson E. 2020b. Myth-busting tropical grassy biome restoration. *Restoration Ecology*. doi:10.1111/rec.13202
- Siqueira JO, Lambais MR, Stürmer SL. 2002. Fungos Micorrízicos Arbusculares. *Biotecnologia Ciência & Desenvolvimento* 25: 12-21
- Soares CRFS, Carneiro MAC. 2008. Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil. In: Siqueira JO, Souza FA, Cardoso EJBN, Tsai SM (Ed.) Micorrizas arbusculares na recuperação de áreas degradadas. Lavras, MG, Editora UFLA, 475 - 502 pp.
- Suding KN. 2011. Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and

- opportunities ahead. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42:465–487.
- Suding K, Higgs E, Palmer M, Callicott JB, Anderson CB, Baker M, et al. 2015. Committing to ecological restoration. *Science* 348:638–640.
- Temperton VM, Hobbs RJ, Nuttle T, Halle S. 2004. *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice*. Washington, D.C.: Island Press.
- Temperton VM, Buchmann N, Buisson E, Durigan G, Kazmierczak L, Perring MP, Dechoum MSM, Veldman JW, Overbeck GE. 2019. Step back from the forest and step up to the Bonn Challenge: how a broad ecological perspective can promote successful landscape restoration. *Restoration Ecology* 27: 705-719.
- Treseder KK and Turner KM. 2007. Glomalin in ecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 71: 1257–1266.
- Veldman JW, Buisson E, Durigan G, Fernandes GW, Le Stradic S, Mahy G, et al. 2015. Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13: 154–162.
- Williams, B. K. 2011. Adaptive management of natural resources: framework and issues. *Journal of Environmental Management* 92: 1346-1353.
- Whitham TG, Bailey JK, Schweitzer JA, Shuster SM, Bangert RK, LeRoy CJ, Lonsdorf EV, Allan GJ, DiFazio SP, Potts BM, Fischer DG, Gehring CA, Lindroth RL, Marks JC, Hart SC, Wimp GM, Wooley SC (2006) A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nat. Rev. Genet.* 7: 510–523
- Wortley L, Hero JM, Howes M. 2013. Evaluating ecological restoration success: a review of the literature. *Restoration Ecology* 21: 537-543.
- Wu QS, Huang YM, Li Y, He XH. 2014. Contribution of arbuscular mycorrhizas to glomalin-related soil protein, soil organic carbon and aggregate stability in citrus rhizosphere. *International Journal of Agriculture and Biology* 16: 207-212.
- Zhang J, Tang XL, Zhong SY, Yin GC, Gao YF, He XH. 2017. Recalcitrant carbon components in glomalin related soil protein facilitate soil organic carbon preservation in tropical forests. *Science Report* 7: 2391.

Capítulo 1

Padrões ecológicos da glomalina no campo rupestre refletindo a heterogeneidade do substrato e da vegetação

O capítulo foi desenvolvido em formato de artigo científico, o qual foi submetido e aceito para publicação no Journal of Soil Science and Plant Nutrition

Glomalin related soil protein reflects the heterogeneity of substrate and vegetation in *campo rupestre* ecosystem

Vanessa M. Gomes^{a*}, Igor R. Assis^b, Richard J. Hobbs^c, G. Wilson Fernandes^a

^a *Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Genética, Ecologia e Evolução, Av. Pres. Antônio Carlos, 6627 - Pampulha, Belo Horizonte - MG, 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brasil.*

^b *Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Solos - Av. P.H. Rolfs s/n Campus Universitário, 36571000, Viçosa, MG, Brasil.*

^c *University of Western Australia, School of Biological Sciences, ERIE Research Group - 35 Stirling Highway, Crawley, WA 6009, Australia.*

* *Corresponding autor: vanessamatosgomes@gmail.com (+55 31 34092580)*

Acknowledgements:

We thank D. Pinheiro, M. Jacoby, J. Santiago, C. Rago, L. Becca, J. C. da Silveira, T. Bahia, and I. G. Zúñiga for fieldwork assistance; D. Negreiros, P. Viana and J. R. Stehmann for species identification; and the Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) Post-graduate Program in Ecology, Conservation and Management of Wildlife for logistical support; the Laboratory of Cell Signalling and Nanobiotechnology/UFMG for providing equipment; and A.K. Santos and C. Rago for laboratory assistance. A special thanks to D.C. Paiva for the great contributions in laboratory and fieldwork. VMG thanks Fundação de Amparo a Pesquisa de Minas Gerais (FAPEMIG) for the PhD scholarship, Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for the PhD visiting overseas program scholarship, and the Ecosystem Restoration & Intervention Ecology – University of Western Australia (UWA) research group for collaboration. We also thank the support provided by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Fapemig and a special project Vale/FAPEMIG to GWF.

Abstract:

Purpose

We examined whether Glomalin Related Soil Protein (GRSP), produced by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), and with role in soil quality, structuring, and carbon storage, varies in relation to substrate and plant community in the *campo rupestre* ecosystem.

Methods

Soil samples were collected for physical-chemical and GRSP content analysis, in 40 plots, where the vegetation was also surveyed. GRSP content was compared between substrate types, and its relationship assessed against soil attributes, vegetation dissimilarity, and abundance of non-mycorrhizal species and species with low AMF dependency.

Results

GRSP content varied greatly among the sites (total fraction ranging from 4.66 to 135.46 mg g⁻¹), differed significantly between ferruginous and quartzitic substrates, and was correlated with soil organic carbon (SOC), soil nutrients, soil texture, and vegetation dissimilarity. Total glomalin contributed about 20% to the SOC. GRSP content declined with increasing cover of species that are both sand-binding and have AMF associations, and non-mycorrhizal species.

Conclusions

The study shows how AMF, through GRSP, is associated to the ecosystem heterogeneity, suggesting the GRSP as an important soil factor to be considered in management and conservation issues in *campo rupestre* and similar ecosystems. GRSP content was shown to contribute to carbon storage and was linked to soil chemical and physical properties, and affected by variation in cover of non-or less-AMF dependent plant species, perhaps providing an useful indicator in the heterogeneous *campo rupestre* system.

Keywords: arbuscular mycorrhiza, rupestrian grassland, *canga*, mountaintop, soil carbon, GRSP

Introduction

Ecological knowledge of natural ecosystems is required to scientifically guide conservation and restoration efforts to reverse the increasing loss of biodiversity and ecosystem services worldwide (Suding et al. 2015; Temperton 2019). For effective conservation and management designs, it is crucial to understand not only the aboveground component of ecosystems, but also the belowground and the interaction between both (Bauer et al. 2017; Temperton et al. 2004). This is of particular relevance

in ecosystems where the soil exerts a pronounced influence on plant community assembly (Fernandes et al. 2016b).

Glomalin Related Soil Protein (GRSP) is an important soil factor with a well recognized role in affecting soil structure and quality (Fokom et al. 2012; Rillig et al. 2003). It is a recalcitrant glycoprotein produced by the ubiquitous Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF), one of the most important symbionts on Earth, which provide benefits to plant performance (e.g. nutrient and water acquisition, pathogen protection) in exchange for photosynthetic carbon (Brundrett 1991; Wu 2017). A considerable amount of the carbon (C) allocated by the AMF is used in glomalin production (Rillig et al. 2001, Treseder and Turner 2007) then released in soils during hypha turnover (Driver et al. 2005). Although the chemical structure of GRSP is still unclear, studies indicate that it is composed of polyfunctional groups, with rich aromatic and carboxyl C, and associated with iron (Wright and Upadhyaya 1998; Zhang et al. 2017; Zhong et al. 2017). This complex AMF by-product has been proven to be a significant agent of soil C storage, preserving and accumulating soil organic carbon (SOC) (Cornejo et al. 2008; Zhang et al. 2017). Moreover, GRSP has a sealant property that binds soil particles, producing aggregates that stabilize soil against erosion (Rillig 2004; Wright and Upadhyaya 1998). Thus, GRSP has been suggested as a reliable indicator for soil quality assessment and monitoring (Nautiyal et al. 2019; Vasconcellos et al. 2016).

Microbial community and soil attributes influence GRSP levels (Wright and Upadhyaya 1998; Zhang et al. 2017; Zhong et al. 2017). Different physical and chemical soil conditions can affect GRSP content either directly favouring or hampering its degradation, or indirectly through AMF community interference (Nichols and Wright 2005; Rillig 2004). The plant community, in turn, has a large influence on the AMF community (de Carvalho et al. 2012; Zobel and Öpik 2014), and plant dependence on the symbiosis increases as a greater proportion of C is allocated to AMF (Treseder and Allen 2000). Therefore, GRSP content reflects a complex interaction net, linking the above and belowground ecosystem components (Singh et al. 2013; Wang et al. 2018). Assessing its pattern in ecosystems marked by substrate heterogeneity can potentially bring to light relevant management issues.

GRSP has been investigated in various ecosystems - temperate forests, temperate grasslands, deserts, tropical forests and agricultural systems (see Singh et al. 2013; Treseder and Turner 2007). However, biodiverse non-forest ecosystems, such as the

Brazilian *campo rupestre* (rupestrian grassland) and other OCBILs (old climatically buffered unfertile landscapes, following classification of Hopper 2009), are largely under-studied. OCBIL ecosystems are characterised by stressful environmental conditions that hinder plant establishment, and are challenging to restore once they are degraded (Fernandes et al. 2016b; Standish and Hobbs 2010). The *campo rupestre* ecosystem harbours an outstanding biodiversity (e.g. more than 5000 plant species, nearly 15 % of Brazil's plant diversity) in an area corresponding to less than 1 % of Brazil's territory (Fernandes et al. 2018; Silveira et al. 2016). The *campo rupestre* is characterised by a very heterogeneous substrate, even at small scale, which has a profound influence on its diverse vegetation community (Abraão et al. 2019; Fernandes 2016; Fernandes et al. 2020a; Jacobi et al. 2007). Its biodiversity and the ecosystem services provided (e.g. recharge and water regulation, pollinators, natural pest controllers, etc.) have been increasingly threatened by economic activities, especially road construction and mining (Barbosa et al. 2010; Fernandes et al. 2016b; Fernandes and Ribeiro 2017; Pena et al. 2017). Thus, the advancement of knowledge on its ecology is urgently required to guide effective conservation and restoration actions (Fernandes et al. 2020b).

Previous studies showed a marked presence of AMF in the *campo rupestre* ecosystem (Coutinho et al. 2015, 2019; de Carvalho et al. 2012; Oki et al. 2016), which leads to question of how relevant GRSP is in its soils. Indeed, the AMF association is one of the most widespread strategies developed by plant species to deal with environmental constraints (Brundrett 1991; Zobel and Öpik 2014). At the same time, other resource acquisition strategies have been described for many *campo rupestre* plant species, such as sand-binding roots and vellozioid roots (e.g. Abraão et al. 2019; Teodoro et al. 2019). Vellozioid roots correspond to carboxylate-releasing roots able to mobilize nutrients directly from the rocks in species of the family Velloziaceae (Lambers and Oliveira 2019; Teodoro et al. 2019). Sand-binding roots correspond to roots that strongly bind sand with long or short root hairs, enhancing nutrient acquisition directly by exudates or indirectly by altered hydraulic conductance (Zemunik et al. 2018). Various plant species can have both AMF associations and sand-binding roots, as listed in Zemunik et al. (2018). One can expect that plant species developing strategies other than the AMF association are less dependent on AMF, and then will release less GRSP in the soil. Species that do not rely solely on AMF as a resource acquisition strategy may allocate less C to the mycorrhizas (Treseder and Allen

2000), which, in turn, will produce less hypha, leading to lower GRSP production and release. Similarly, non-mycorrhizal species may also shape GRSP spatial distribution, where GRSP producers are absent. For example, Cyperaceae species, mostly non-mycorrhizal, are very well represented in *campo rupestre* and their abundance varies across habitats, dominating in some habitats and not in others (de Carvalho 2012, 2014; Le Stradic et al 2015; Silveira et al 2016). A lower GRSP content could therefore be expected where Cyperaceae species are abundant.

Here we investigated whether GRSP reflects the heterogeneous nature of *campo rupestre* substrate and vegetation. GRSP associations with soil attributes and with vegetation community characteristics were assessed, at a plot scale, aiming to answer the following: 1) Does GRSP content vary according to substrate heterogeneity? 2) How is GRSP related to physical-chemical soil attributes?; 3) Is GRSP related to heterogeneity of plant community composition and structure?; and 4) Does the abundance of less AMF dependent and of non-mycorrhizal plant species influence GRSP content? We hypothesize that GRSP, as an AMF-by product and linked to a complex net of above and belowground interactions, reflects *campo rupestre* heterogeneity; and that GRSP content will be lower where less AMF dependent and non-mycorrhizal plant species are more abundant.

Material and Methods

Study areas

The study was conducted in four pristine *campo rupestre* areas, in the southern portion of the Espinhaço Range, in a region known as *Quadrilátero Ferrífero* (QF), Minas Gerais State, southeastern Brazil. This region harbors the headwaters of important Brazilian watersheds and lies at the fringe of two major domains, also the two Brazilian biodiversity hotspots, the Atlantic Rainforest and the Cerrado (Callisto et al. 2019, Fernandes 2016, Fernandes et al. 2016a, Rodrigues et al. 2018). The *campo rupestre* ecosystem occurs throughout the mountain tops in the Espinhaço mountain range, with interspersed quartzitic and ferruginous substrates (Schaefer et al. 2016). The vegetation is characterized by a mosaic of habitats, mainly shrublands, grasslands and rocky outcrops, experiencing harsh environmental conditions. The soils are shallow, acidic and low in nutrients. The climate is characterized by pronounced dry

winters and wet summers, with very high daily temperature amplitude in the substrate (Fernandes 2016). Two of the study areas have a ferruginous substrate, while the other two have a quartzitic substrate. In each study area, 10 plots of 10 m x 10 m were established, 10 m apart from each other, totalling 40 plots examined (= 4000 m²), 20 on ferruginous and 20 on quartzitic substrate.

Soil and vegetation survey

Five sub-samples of bulk soil were collected in each plot (4 corners and 1 centre point) at 0 – 20 cm depth, and mixed thoroughly to produce a single composite homogeneous representative sample for each plot. A subset of each composite sample (ca. 500 g) was sent to a specialized soil laboratory at Viçosa Federal University, Viçosa, Minas Gerais, Brazil, for physical-chemical analysis: pH; available P, K, Mn, Fe, Zn, S and Cu; exchangeable Ca²⁺, Mg²⁺ and Al³⁺; Soil Organic Carbon (SOC); granulometry and particle density. Soil analysis followed the recommendations of EMBRAPA (2017). P and K were analysed with the Mehlich 1 extraction method; Ca²⁺, Mg²⁺, Al³⁺ with 1 mol L⁻¹ KCl extraction; SOC following the Walkley-Black method.

Another subset of each composite sample was used for GRSP assessment, performed at the Universidade Federal de Minas Gerais. Two GRSP fractions were extracted from soil (2 g), as described by Wright and Upadhyaya (1998): easily extractable glomalin (EEG) and total glomalin (TG). The latter is a more recalcitrant fraction than the former. EEG was extracted with 20 mmol L⁻¹ sodium citrate (8 ml in each replicate), pH 7.0 at 121 °C for 30 min. and TG was extracted with 50 mmol L⁻¹ sodium citrate (8 ml in each replicate), pH 8.0 at 121 °C for 60 min autoclave, in repeated cycles. GRSP was quantified by the Bradford assay, using bovine serum albumin as a standard (see Kruger 2009; Wright and Upadhyaya 1998 for protocol details). Results are expressed in mg of GRSP per g of soil (mg g⁻¹). In addition, we estimated GRSP carbon according to Zhang et al (2017), who found that purified extracts of GRSP contain between 7 to 20% of carbon. We used the value of 10% of carbon in the GRSP to estimate GRSP contribution to SOC in our study sites, maintaining a conservative approach to estimate a minimum contribution of GRSP to C storage.

In each 100 m² plot, all shrubby plant individuals with stem diameter at soil height (DSH) equal to or greater than 10 mm were recorded. Inside each plot, a 1m² subplot

was established to survey the herbaceous vegetation, as this represents an important component of the *campo rupestre* vegetation (Fernandes et al. 2016a). The basal area of each individual was calculated from its DSH measurement, for both shrubby and herbaceous strata. The basal area was used to estimate the dominance of each species in relation to all species in the plot, as an expression of species relative cover (Mueller-Dombois and Ellenberg 1974, Mota et al 2014). When identification in the field was not possible, plant samples were collected for later species identification, which was done by specialists and by comparison with botanical material deposited in the Universidade Federal de Minas Gerais Herbarium (BHCB). We utilized the FungalRoot database v1.0 (Soudzilovskaia et al. 2019) to verify AMF association status for each species. The supplementary data of Zemunik et al. (2018) and Abraão et al. (2019) were accessed to identify species that develop both AMF associations and sand-binding strategies (from now on referred as AMF-sand-binding species).

Statistical analysis

A principal component analysis (PCA) was generated to assess how the study plots are ordinated according to the physical-chemical soil attributes, followed by Permanova analysis to test statistical significance of differences between plots of different substrates (ferruginous vs. quartzitic). GRSP content was compared between the two substrate types by T-test for TG and by Mann-Whitney test for EEG. To assess how each GRSP fraction (EEG and TG) was related to physical-chemical soil attributes, Pearson's correlation analysis were performed. Variables were transformed to reach normality whenever necessary. Spearman's correlation was performed when analysis involved variables that could not reach normality, even by data transformation.

The relationship of each GRSP fraction with vegetation composition and structure was assessed by non-metric multidimensional scaling (NMDS) using Bray-Curtis distance with the species cover and composition matrix, followed by the '*envfit*' function from the Vegan R package (Oksanen et al. 2019). This function identifies the environmental variables linearly related with the NMDS ordination generated by species composition and structure data. We performed one NMDS for the shrubby vegetation community and one for the herbaceous vegetation community. To assess the influence of species that are less AMF dependent on GRSP content, linear regression analysis were performed for each GRSP fraction against the relative cover

of 1) Velloziaceae species, and 2) AMF-sand-binding species. When the assumptions of linear regression were not valid, even after data transformation, Spearman's correlation analysis was performed. The influence of the relative cover of non-mycorrhizal species on GRSP content was also evaluated. In the herbaceous vegetation, non-mycorrhizal species were represented almost totally by Cyperaceae species. Only one non-mycorrhizal species belonging to an other family (Xyridaceae) was found, present only in four plots and representing less than 1% cover in each of them. Thus, Cyperaceae relative cover was used to estimate non-mycorrhizal species influence on GRSP content. In the shrubby vegetation, non-mycorrhizal species were present only in eight plots, representing less than 2% cover in each of them. Therefore, the non-mycorrhizal effect was not assessed for shrubby vegetation, given that this species class was not well represented in the shrubby strata.

All analyses were done using the R 3.4.0 statistical platform (R Core Team, 2019).

Results

Over all, study plots varied greatly in the content of both GRSP fractions, and plots over ferruginous substrate had higher GRSP contents (Table 1). The two principal axes of the soil attributes PCA explained 59% of the variation, with the first axis explaining 44% (Fig. 1). Higher values of most chemical soil variables were found in the plots of ferruginous substrate (Fig. 1). The PCA pointed two distinct groupings according to the composition of physical-chemical soil attributes, corresponding to the plots of ferruginous and quartzitic substrates (Fig. 1). The differences between plots of different substrates (ferruginous *vs.* quartzitic) in regard their physical-chemical soil attributes were tested to be significant ($p=0.001$, $R^2=0.37$). Comparing GRSP soil content between substrate types, only TG showed a significant difference ($p=0.03$, $t = 2.3345$, $df = 22.039$), being more than twice as high in the ferruginous substrate than in the quartzitic substrate.

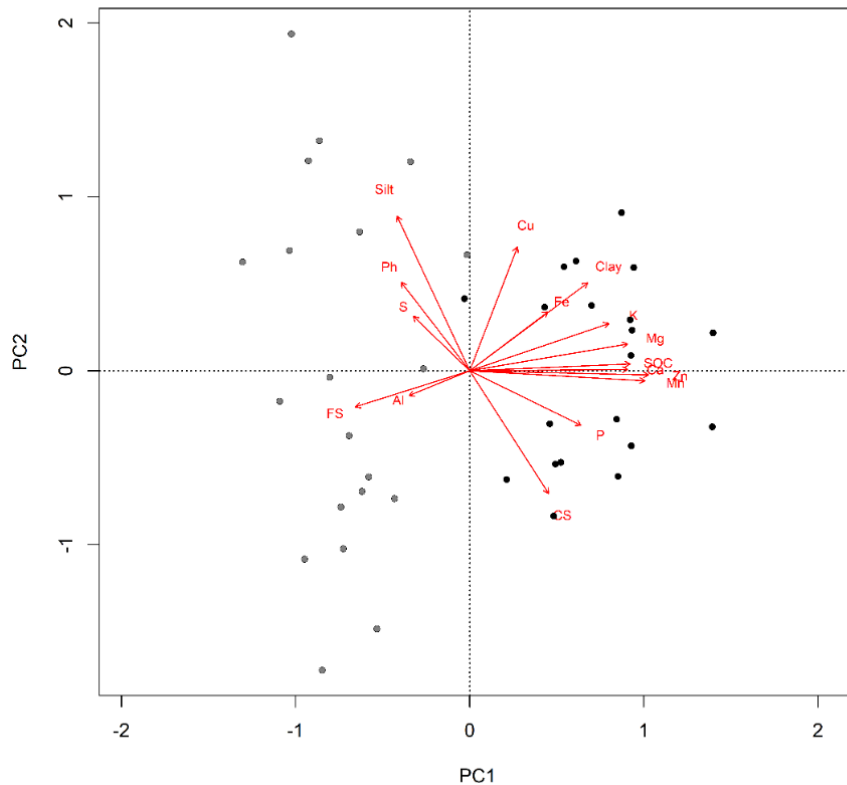


Fig.1 Principal component analysis (PCA) of campo rupestre ecosystem sites, according to their physical and chemical soil factors. Black points correspond to sites of ferruginous substrate, and grey points to sites of quartzitic substrate. FS= fine sand, CS= coarse sand, SOC= soil organic carbon.

In summary, the contribution percentage of GRSP to SOC (Table 1) was similar in each substrate type and when considering all the study plots together. As GRSP content is greater in the ferruginous substrate, one can say that its absolute contribution to SOC is greater in the ferruginous than in the quartzitic substrate.

TG correlated positively with P, Zn, Mn, Mg, Ca, Fe, SOC, clay and particle density (Table 2). EEG also correlated positively with particle density. Both TG and EEG correlated negatively with fine sand (Table 2).

Composition and structure of plant community were shown to be dissimilar between substrate types (Fig.2). The ordination of plots according to their plant composition and structure showed two distinct groupings correspondent to the distinct substrate types (ferruginous *vs.* quartzitic) (Fig.2). This were found for both shrubby and herbaceous plant communities, despite more evident in the shrubby vegetation (Fig.2). Greater TG amount was associated with shrubby and herbaceous vegetation of

ferruginous substrate (Fig.2). GRSP was related to a portion of the general variance in the vegetation composition and structure, although not a large portion (Table 3). Both GRSP fractions were significantly related to the composition and structure of shrubby vegetation ($p=0.004$, $r^2=0.26$ for TG; $p=0.027$, $r^2=0.18$ for EEG), and only TG was related to the composition and structure of herbaceous vegetation ($p=0.002$, $r^2=0.32$) (Fig.2, Table 3).

Table 1. Contents of glomalin related soil protein (GRSP) fractions and other soil factors in plots of *campo rupestre* ecosystem of different substrate types (quartzitic and ferruginous). Also, GRSP fractions respective contributions to the soil organic carbon (EEG-SOC and TG-SOC). EEG = easily extracted glomalin related soil protein, TG = total glomalin related soil protein, SOC= soil organic carbon, FS= fine sand, CS= coarse sand, DP= particle density.

	All plots		Ferruginous		Quartzitic	
EEG-SOC (%)	3		2.8		4	
TG-SOC (%)	20		21		18.7	
	Mean value	Values range	Mean value	Values range	Mean value	Values range
EEG (mg g ⁻¹)	7.75 ± 4.26	1.14 - 16.06	9.21 ± 0.52	2.17 - 16.06	6.30 ± 1.25	1.14 - 13.85
TG (mg g ⁻¹)	46.08 ± 29.56	4.66 - 135.46	66.84 ± 10.71	4.66 - 135.46	28.02 ± 3.77	14.32 - 31.41
P (mg/dm ³)	0.91±0.40	0.1 - 2	1.1±0.39	0.5 - 2	0.72±0.33	0.1 - 1.5
K (mg/dm ³)	25.35±10.0	8.0 - 45.0	31.05±5.86	20.0 - 41.0	19.65±10.12	8.0 - 45.0
Ca (cmolc/dm ³)	0.46±0.38	0.0 - 1.5	0.78±0.29	0.24 - 1.5	0.15±0.11	0.0 - 0.48
Mg (cmolc/dm ³)	0.12±0.07	0.02 - 0.27	0.18±0.05	0.1 - 0.27	0.06±0.03	0.02 - 0.11
SOC (dag/Kg)	2.31±1.24	0.66 - 5.88	3.17±1.19	1.76 - 5.88	1.46±0.45	0.66 - 2.39
Mn (mg/dm ³)	24.0±27.28	1.1 - 106.8	43.5±26.81	15.9 - 106.8	4.46±2.37	1.1 - 9.8
Fe (mg/dm ³)	191.8±81.04	79.2 - 411.7	219.7±83.64	106.7 - 411.7	163.8±69.55	79.2 - 278.9
Zn (mg/dm ³)	2.5±1.26	1.03 - 5.25	3.5±1.01	2.18 - 5.25	1.5±0.31	1.03 - 2.24
Al (cmolc/dm ³)	0.81±0.42	0.19 - 1.97	0.6±0.27	0.19 - 1.03	1.02±0.43	0.28 - 1.97
S (mg/dm ³)	8.8±3.25	4.3 - 17.7	7.7±3.75	4.3 - 17.7	10.0±2.22	6.3 - 13.4
Cu (mg/dm ³)	1.2±0.24	0.73 - 1.75	1.24±0.22	0.73 - 1.54	1.16±0.25	0.86 - 1.75
pH	4.7±0.35	4.09 - 5.37	4.6±0.38	4.09 - 5.26	4.8±0.30	4.24 - 5.37
FS (Kg/Kg)	0.13±0.09	0.02 - 0.29	0.08±0.06	0.02 - 0.27	0.19±0.08	0.04 - 0.29
CS (Kg/Kg)	0.52±0.13	0.1 - 0.77	0.57±0.08	0.4 - 0.74	0.47±0.15	0.1 - 0.77
Clay (Kg/Kg)	0.18±0.07	0.08 - 0.32	0.22±0.04	0.17 - 0.29	0.14±0.06	0.08 - 0.32
Silt (Kg/Kg)	0.16±0.09	0.05 - 0.48	0.13±0.04	0.06 - 0.24	0.2±0.11	0.05 - 0.48
DP (g/cm ³)	3.03±0.44	2.47 - 3.85	3.4±0.21	3.17 - 3.85	2.6±0.12	2.47 - 2.94

Table 2. Values of the significant results of correlations analysis between each fraction of glomalin related soil protein (GRSP) and soil physical and chemical factors, in *campo rupestre* sites. cor=correlation coefficient, SOC=Soil organic carbon, FS=Fine sand, DP=Particle density, EEG = easily extracted glomalin related soil protein, TG = total glomalin related soil protein.

	TG		EEG	
	cor	p value	cor	p value
P	0.48	0.001	x	x
Mg	0.38	0.014	x	x
Ca	0.37	0.017	x	x
Zn	0.36	0.02	x	x
Mn	0.31	0.05	x	x
Fe	0.31	0.05	x	x
SOC	0.32	0.04	x	x
Clay	0.47	0.002	x	x
FS	-0.43	0.005	-0.39	0.01
DP	0.33	0.04	0.37	0.02

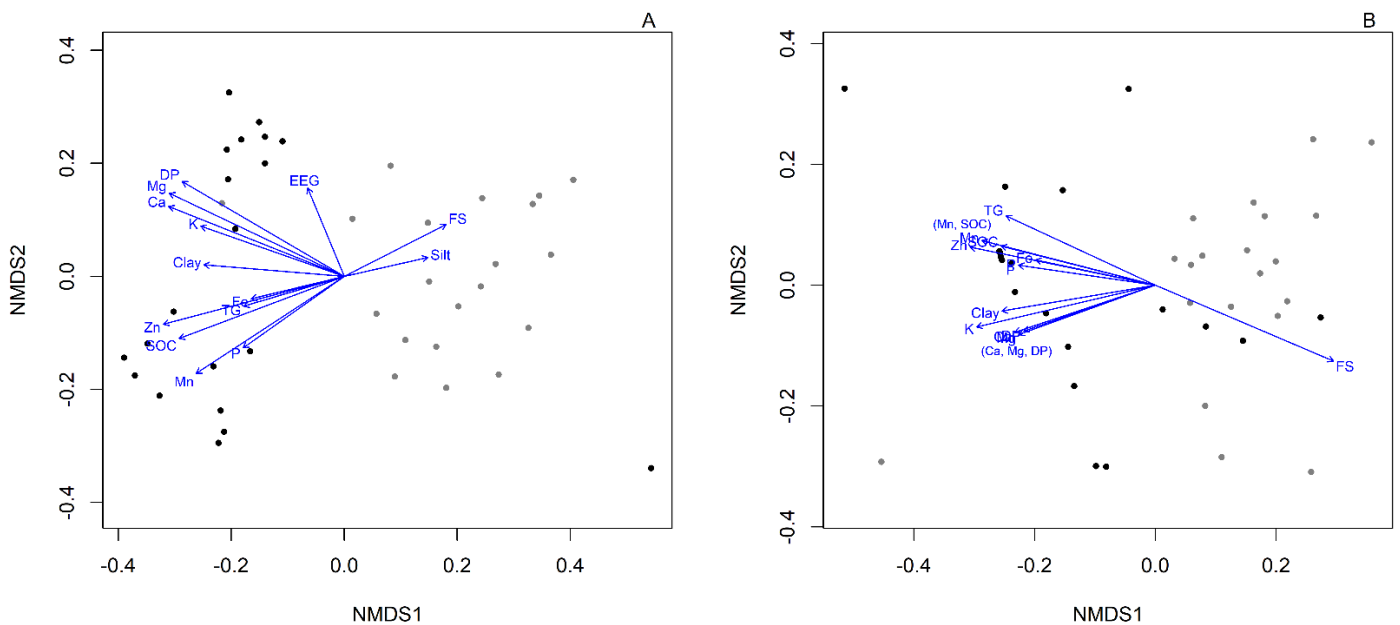


Fig.2 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination of *campo rupestre* ecosystem sites, according to their composition and structure of shrubby (A) and herbaceous (B) vegetation. Black points correspond to sites of ferruginous substrate, and grey points to sites of quartzitic substrate. The vectors represent soil factors significantly related to the vegetation composition and structure, as a result of envfit analysis (see Table 2). TG= total glomalin, EEG= easy extractable glomalin, FS= fine sand, DP= particle density, SOC= soil organic carbon

Table 3. Values of the *envfit* analysis, correlating soil factors with plant composition and structure of *campo rupestre* sites, for shrubby and herbaceous vegetation. Significant values are in bold. SOC=Soil organic carbon, FS=Fine sand, CS=Coarse sand, DP=Particle density, EEG = easily extracted glomalin related soil protein, TG = total glomalin related soil protein.

	Shrubby		Herbaceous	
	r2	p value	r2	p value
P	0.3049	0.001	0.2358	0.011
K	0.4611	0.001	0.4086	0.001
Ca	0.7127	0.001	0.2644	0.006
Mg	0.7489	0.001	0.2544	0.006
SOC	0.6196	0.001	0.3065	0.003
Mn	0.6259	0.001	0.3831	0.002
Fe	0.1830	0.029	0.1883	0.023
Zn	0.6981	0.001	0.4273	0.001
FS	0.2602	0.007	0.4633	0.001
Clay	0.3956	0.001	0.2883	0.003
DP	0.7028	0.001	0.2335	0.008
pH	0.1051	0.117	0.1337	0.072
Al	0.1035	0.124	0.0804	0.235
S	0.1509	0.052	0.0919	0.166
Cu	0.0302	0.555	0.1160	0.112
CS	0.1094	0.108	0.1187	0.096
Silt	0.1464	0.042	0.0236	0.663
EEG	0.1821	0.027	0.0913	0.174
TG	0.2189	0.015	0.3223	0.001

GRSP content was influenced by the relative cover of non-mycorrhizal species and of species with less AMF dependency. The relative cover of Cyperaceae negatively affected TG content ($p=0.03$; Fig.3): a one percent increase of Cyperaceae cover led to a decrease of 44.4 mg g^{-1} in TG content, with this model explaining 10% of the total variation in TG content. The relative cover of Velloziaceae also negatively affected TG content ($p=0.03$; Fig.3), and a one percent increase of Velloziaceae cover led to a decrease of 32.0 mg g^{-1} in TG content, with this model explaining 10% of the total variation in TG content. Moreover, the relative cover of the AMF-sand-binding species was negatively correlated with EEG content ($p=0.03$, $r=-0.34$), as was also found within substrate types: EEG content was negatively affected by the relative cover of AMF-sand-binding species in both ferruginous ($p=0.03$) and quartzitic ($p=0.02$; Fig.3) substrates. In the ferruginous substrate, the one percent increase in the cover of AMF-sand-binding species leads to a decrease of 5.6 mg g^{-1} in EEG content, with this

model explaining 20% of the total variation in EEG content. In the quartzitic substrate, one percent increase in the cover of AMF-sand-binding species leads to a decrease of 18.7 mg g⁻¹ in EEG content, with this model explaining 24% of the total variation in EEG content.

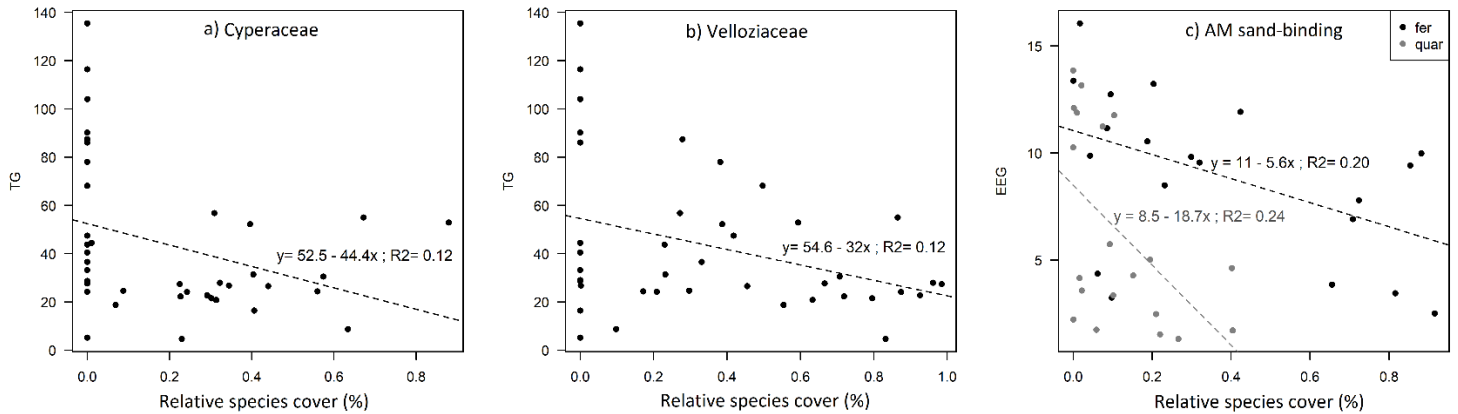


Fig.3 Linear regressions of glomalin related soil protein (GRSP) against relative cover of Cyperaceae species (a), Velloziaceae species (b), and species that present both arbuscular mycorrhizal (AMF) association and Sand-binding roots (c), in *campo rupestre* ecosystem sites. The third graph (c) shows the relationship within sites of ferruginous substrate (fer) and quartzitic substrate (quar). The model's equation is presented in each graph. R2= coefficient of determination or R-squared of the model, EEG = easily extracted glomalin related soil protein (mg g⁻¹), TG = total glomalin related soil protein (mg g⁻¹).

Discussion

Ecological patterns of GRSP were assessed in a highly biodiverse non-forest ecosystem, and found to reflect the environmental heterogeneity, as a result of above and belowground interactions. Results showed a high degree of variation in GRSP content at the plot scale, which is consistent with the marked edaphic heterogeneity found in the *campo rupestre* ecosystem (Fernandes et al. 2016b; Negreiros et al. 2014). Ferruginous and quartzitic substrates differed markedly in GRSP content. Soil attributes, vegetation, and fungal community may all have roles in determining glomalin concentration across sites (Nichols and Wright 2005; Rillig et al. 2001). Standing stocks of glomalin in soil are, then, determined by factors that affect both its production (e.g. by influencing AM fungal growth) (Nichols and Wright 2005) and decomposition; and the two fluxes can be affected independently (Rillig 2004). GRSP pools are sensitive to management practice (Nautiyal et al. 2019; Rillig 2004; Wang et al. 2018), and their measurement is fairly easy and cheap (Purin and Rillig 2007), suggesting that GRSP may have potential as an useful indicator.

Soil organic carbon (SOC) content is one of the soil factors that most predicts GRSP concentration and spatial distribution in ecosystems (Treseder and Turner 2007; Zhong et al. 2017). The positive relationship found between GRSP and SOC in *campo rupestre* is similar to previous reports for other ecosystems, such as a tropical soil chronosequence (Rillig et al. 2001), a semiarid rangeland (Bird et al. 2002), Mediterranean steppes (Rillig et al. 2003), a broad survey of North American soils (Nichols and Wright 2005), and tropical andosols in West India (Woignier et al. 2014). Kumar et al (2018) also found this pattern in a restoration progression, studying a reclaimed coal mine-land chronosequence, under tropical conditions. The large proportion of GRSP in SOC reflects either protein stabilization by soil minerals or a large contribution of fungal turnover to soil organic matter (Woignier et al. 2014). The deposited GRSP could represent a reasonably large influx of soil organic matter, possibly on the order of tens to hundreds of $\text{g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ carbon (Treseder and Turner 2007). The slow turnover rate of GRSP and its ability to accumulate in the soil makes it an important agent of C storage (Rillig 2004; Zhang et al. 2017; Zhu and Miller 2003). Here, we found a considerable GRSP contribution to C storage in the *campo rupestre* ecosystem. Results estimated that the total fraction of GRSP contributes about 20% to the SOC, and that C content is greater in the ferruginous substrate, where GRSP is present in greater amounts.

We found a positive correlation between GRSP and soil P content, in agreement with recent *campo rupestre* studies (Oliveira et al. 2015; Zemunik et al. 2018), pointing to an association of mycorrhizal colonization with higher P concentrations, within the narrow range of low P levels. Considering the low soil P content in *campo rupestre* (Benites et al. 2007; Schaefer et al. 2016), soil patches with slightly higher P content must, then, contain more FMA hyphae, which, in turn, leads to a greater GRSP release in the soil. In patches where P content is extremely low, the symbiosis benefits for the plant may not outweigh the costs, and colonization is low or absent (Brundrett 1991). Moreover, at a fine scale, the external fungal mycelium gets direct access to nutrients outside the nutrient depletion zones (close to plant roots), reaching inaccessible microsites (Lambers and Oliveira 2019). Hence, hyphae may also proliferate rapidly and extensively in enriched patches during periods of rapid P mineralisation (Van der Heijden and Sanders 2003). Our results also indicated that higher concentrations of Zn, Mn, Mg, Ca and Fe were related to greater GRSP content.

Our results indicate a relationship between soil texture and GRSP yields, as found previously (Rillig and Steinberg 2002) and suggests a role of GRSP in soil aggregation. Larger amounts of GRSP were related to greater soil particle density and clay content, and with lower amounts of fine sand. Studies in other ecosystems also found positive correlations between GRSP and clay content (Nichols and Wright 2005; Treseder and Turner 2007). Since glomalin is protected by association with clay minerals (Woignier et al. 2014), its decomposition will be lower where clay content is higher, which also affects the C storage process. Similarly, soil Fe content can interfere with GRSP decomposition and its consequent soil accumulation. Iron concentrations of 0.8 to 8.8% may protect glomalin from degradation and increase its thermal stability and antimicrobial properties (Nichols and Wright 2005; Wright and Upadhyaya 1998). In this way, greater Fe availability in the soil can lead to more Fe allocation for glomalin production, and also reduce its degradation. This is supported both by the positive TG correlation with available Fe, and by the higher TG content in the ferruginous substrate. Santos et al (2020, unpublished data) also found greater GRSP content in the ferruginous substrate compared with the quartzitic substrate, in *campo rupestre*. GRSP degradation in the ferruginous substrate may, then, be lower due to influence of greater Fe and clay contents (Rillig 2004, Table 1). Also, GRSP production may be higher in the ferruginous substrate as consequence of a greater AMF presence (Nichols and Wright 2005), and this deserves further investigation. As GRSP substantially influences soil structuring and C storage (Rillig et al. 2003; Zhang et al. 2017), GRSP content differences between substrate types must be taken into account for conservation and management measures. Likewise, the vegetation heterogeneity must be taken into account. Our results highlighted differences in vegetation composition and structure between the two substrate types, especially in the shrubby strata (Fig.2). Therefore, differences between ferruginous and quartzitic substrates are of relevance for both above and belowground processes.

The GRSP content was related to both shrubby and herbaceous vegetation composition and structure (Table 2), reflecting the heterogeneity in plant communities among sites. More specifically, results also indicated an influence of the relative cover of less AMF dependent plant species on GRSP variation. The greater the cover of species with both sand-binding strategy and AMF association (in the same species), as well as Velloziaceae species with AMF association, the lower GRSP content. In the same way, a lower GRSP content was related to a greater relative cover of non-mycorrhizal

species. As an AMF by-product, GRSP is under the influence of the vegetation community, as the plants govern the association levels with AMF and the respective trade-offs related to the symbiosis costs and benefits (Brundrett 1991; Treseder and Allen 2000; Zobel and Öpik 2014). The present findings demonstrate how GRSP patterns can reflect variations in vegetation composition and structure in the *campo rupestre* ecosystem.

Conclusions

Our study is the first to examine ecological aspects of glomalin related soil protein (GRSP) in the *campo rupestre* ecosystem and directions for further investigations. The study shows how arbuscular mycorrhiza, through GRSP, are associated with ecosystem heterogeneity. Glomalin distribution could reflect the heterogeneous nature of the ecosystem, both in terms of the substrate and the vegetation. Our results indicate that GRSP is an important soil factor in management and conservation issues in *campo rupestre* and similar ecosystems. Studies in other localities and habitats of *campo rupestre*, as well as at other similar ecosystems, will be needed to complement the present findings and better understand glomalin ecology. Also, studies assessing GRSP content across time at areas under restoration and/or in chronosequences may provide directly applicable knowledge for the management of those ecosystems. We suggest that it is useful to assess both GRSP fractions, since responsiveness of each may vary according to the target system and are complementary. Ours results help elucidate the potential role of GRSP as an environmental indicator in *campo rupestre* because of its relationships with soil quality (e.g. organic carbon, aggregation), soil nutrient content (P, Zn, Mn and Fe), and vegetation composition and structure, and its sensitivity to heterogeneity of both the substrate and the plant community.

References

Abrahão A, Costa PDB, Lambers H, Andrade SAL, Sawaya ACHF, Ryan MH, Oliveira RS (2019) Soil types select for plants with matching nutrient-acquisition and -use traits in hyperdiverse and severely nutrient-impoverished campos rupestres and cerrado in Central Brazil. *J Ecol* 762– 15. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13111>

Barbosa NPU, Fernandes GW, Carneiro MAA, Júnior LAC (2010) Distribution of non-native invasive species and soil properties in proximity to paved roads and

unpaved roads in a quartzitic mountainous grassland of southeastern Brazil (rupestrian fields). *Biol Invasions* 12: 3745–3755. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9767-y>

Bauer JT, Blumenthal N, Miller AJ, Ferguson JK, Reynolds HL, Brudvig L (2017) Effects of between-site variation in soil microbial communities and plant–soil feedbacks on the productivity and composition of plant communities. *J Appl Ecol* 54: 1028–1039. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12937>

Benites VM, Schaefer CEGR, Simas FNB, Santos HG (2007) Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. *Ver Bras Bot* 30: 569-577. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042007000400003>

Bird SB, Herrick JE, Wander MM, Wright SF (2002) Spatial heterogeneity of aggregate stability and soil carbon in semi-arid rangeland. *Environ Pollut* 116:445–455. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(01\)00222-6](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(01)00222-6)

Brundrett M (1991) Mycorrhizas in natural ecosystems. In: Macfayden A, Begon M, Fitter AH (eds.) *Advances in ecological research*, vol. 21. London, UK, Academic Press, 171 – 313. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60099-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60099-9)

Callisto M, Solar R, Silveira FAO, Saito VS, Hughes RM, Fernandes GW, Gonçalves-Júnior JF, Leitão RP, Massara RL, Macedo DR, Neves FS, Alves CBM (2019) A Humboldtian approach to mountain conservation and freshwater ecosystem services. *Front Environ Sci* 7: 195. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00195>

Cornejo P, Meier S, Borie G, Rillig MC, Borie F (2008) Glomalin related soil protein in a Mediterranean ecosystem affected by a copper smelter and its contribution to Cu and Zn sequestration. *Sci Total Environ* 406: 154–160. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.07.045>

Coutinho ES, Fernandes GW, Berbara RLL, Valério HM, Goto BT (2015) Variation of arbuscular mycorrhizal fungal communities along an altitudinal gradient in rupestrian grasslands in Brazil. *Mychorriza* 25: 627–638. <https://doi.org/10.1007/s00572-015-0636-5>

Coutinho ES, Barbosa M, Beiroz W, Mescolotti DLC, Bonfim JA, Berbara RLL, Fernandes GW (2019) Soil constraints for arbuscular mycorrhizal fungi spore community in degraded sites of rupestrian grassland: Implications for restoration. *Eur J Soil Biol* 90: 51–57. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2018.12.003>

de Carvalho F, Souza FA, Carrenho R, Moreira FMS, Jesus EC, Fernandes GW (2012) The mosaic of habitats in the high-altitude Brazilian rupestrian fields is a hotspot for arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl Soil Ecol* 52: 9-19. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.10.001>

de Carvalho F, Godoy EL, Lisboa FJG et al. (2014) Relationship between physical and chemical soil attributes and plant species diversity in tropical mountain ecosystems from Brazil. *J. Mt. Sci.* 11: 875–883. <https://doi.org/10.1007/s11629-013-2792-4>

Driver JD, Holben WE, Rillig MC (2005) Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol Biochem* 37: 101–106. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.06.011>

EMBRAPA - EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (2017) Soil analysis handbook (Manual de métodos de análise de solo). 3rd ed. Embrapa Solos, Rio de Janeiro, Brazil (In portuguese)

Fernandes GW (2016) The Shady Future of the Rupestrian Grassland: Major Threats to Conservation and Challenges in the Anthropocene. In: Fernandes G (eds) *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*. Springer, Cham, 55-69. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_23

Fernandes GW and Ribeiro SP (2017) Deadly conflicts: mining, people, and conservation. *Perspect Ecol Conser* 15: 141-144. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.09.002>

Fernandes GW, Pedroni F, Sanchez M, Scariot A, Aguiar LMS, Ferreira G, Machado R, Ferreira ME, Diniz S, Pinheiro R., Costa JAS, Dirzo R, Muniz F (2016a) *Cerrado: em busca de soluções sustentáveis*, Editora Vozes, Rio de Janeiro.

Fernandes GW, Toma TSP, Angrisano P, Overbeck G (2016b) Challenges in the Restoration of Quartzitic and Ironstone Rupestric Grasslands. In: Fernandes G (eds) Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil. Springer, Cham, 449-478. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_19

Fernandes GW, Barbosa NPU, Alberton B, Barbieri A, Dirzo R, Goulart F, Guerra TJ, Morellato LPC, Solar RRC (2018) The deadly route to collapse and the uncertain fate of Brazilian rupestric grasslands. *Biodivers Conserv* 27: 2587-2603. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1556-4>

Fernandes GW, Bahia TO, Almeida HA, Conceição AA, Loureiro CG, Luz GR, Neves ACO, Oki Y, Pereira GCN, Pirani JR, Viana PL, Negreiros D (2020a) Floristic and functional identity of rupestric grasslands as a subsidy for environmental restoration and policy. *Ecol Complex* 43: 100833. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2020.100833>

Fernandes GW, Arantes-Garcia L, Barbosa M, Barbosa NPU, Batista EKL, Beiroz W, Resende FM, Abrahao A, Almada ED, Alves E, Alves NJ, Angrisano P, Arista M, Arroyo J, Arruda AJ, Bahia TO, Braga L, Brito L, Callisto M, Caminha-Paiva D, Carvalho M, Conceicao AA, Costa LN, Cruz A, Cunha-Blum J, Dagevos J, Dias BF, Pinto VD, Dirzo R, Domingos DQ, Echternacht L, Fernandes S, Figueira JEC, Fiorini CF, Giulietti AM, Gomes A, Gomes VM, Gontijo B, Goulart F, Guerra TJ, Junqueira PA, Lima-Santos D, Marques J, Meira-Neto J, Miola DTB, Morellato LPC, Negreiros D, Neire E, Neves AC, Neves F, Novais S, Oki Y, Oliveira E, Oliveira RS, Pivari MO, Pontes Junior E, Ranieri BD, Ribas RP, Scariot A, Schaefer CE, Sena L, Silva PG, Siqueira PR, Soares NC, Soares-filho B, Solar R, Tabarelli M, Vasconcellos R, Vilela E, Silveira FAO (2020b) Biodiversity and ecosystem services in the Campo Rupestre: a road map for the sustainability of the hottest Brazilian biodiversity hotspot. *Perspect Ecol Conserv* (*in press*). <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2020.10.004>

Fokom R, Adamou S, Teugwa MC, Begoude Boyogueno AD, Nana WL, Ngonkeu MEL, Tchameni NS, Nwaga D, Tsala Ndzomo G, Amvam Zollo PH (2012) Glomalin related soil protein, carbon, nitrogen and soil aggregate stability as affected by land

use variation in the humid forest zone of south Cameroon. *Soil Till Res* 120: 69–75.
<https://doi.org/10.1016/j.still.2011.11.004>

Hopper SD (2009) OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. *Plant Soil* 322: 49–86. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0068-0>

Knorr MA, Boerner REJ, Rillig MC (2003) Glomalin content of forest soils in relation to fine root frequency and landscape position. *Mycorrhiza* 13: 205–210.
<https://doi.org/10.1007/s00572-002-0218-1>

Kruger NJ (2009) The Bradford Method For Protein Quantitation. In: Walker JM (eds) *The Protein Protocols Handbook*. Springer Protocols Handbooks. Humana Press, Totowa, NJ.

Kumar S, Singh AK, Ghosh P (2018) Distribution of soil organic carbon and glomalin related soil protein in reclaimed coal mine-land chronosequence under tropical condition. *Sci Total Environ* 625: 1341–1350.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.061>

Lambers H and Oliveira RS (2019) Plant water relations. In: Lambers H (ed) *Plant physiological ecology* (3rd ed.). Springer, Switzerland, 212-288.

Le Stradic S, Buisson E, Fernandes GW (2015) Vegetation composition and structure of some Neotropical mountain grasslands in Brazil. *J Mount Sci* 12:864–877.
<https://doi.org/10.1007/s11629-013-2866-3>

Mueller-Dombois D, Ellenberg H (1974) *Aims and methods of vegetation ecology*. New York, John Wiley & Sons.

Mota NFO, de Paula LF, Viana PL (2014) *Guia prático de métodos de campo para estudos de flora*. Bocaina Biologia da Conservação (2ª Ed), Belo Horizonte, MG.

Nautiyal P, Rajput R, Pandey D, Arunachalam K, Arunachalam A (2019) Role of glomalalin in soil carbon storage and its variation across land uses in temperate Himalayan regime. *Biocatal Agric Biotechnol* 21. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2019.101311>

Negreiros D, Le Stradic S, Fernandes GW, Rennó HC (2014) CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant Ecol* 215: 379–388. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0302-6>

Nichols KA and Wright SF (2005) Comparison of glomalalin and humic acid in eight native US soils. *Soil Sci* 170: 985–997. <https://doi.org/10.1097/01.ss.0000198618.06975.3c>

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, Minchin PR, O’Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MH, Szoecs E, Wagner H (2019) *vegan: Community Ecology Package*.

Oki Y, Goto BT, Jobim K, Rosa LH, Ferreira MC, Coutinho ES et al. (2016) Arbuscular Mycorrhiza and Endophytic Fungi in Ruspestrian Grasslands. In: Fernandes G (eds) *Ecology and Conservation of Mountaintop grasslands in Brazil*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_8

Oliveira RS, Galvão HC, Campos MCR, Eller CB, Pearse SJ, Lambers H (2015) Mineral nutrition of campos rupestres plant species on contrasting nutrient-impooverished soil types. *New Phytol* 205: 1183-1194. <https://doi.org/10.1111/nph.13175>

Pena JCC, Goulart F, Fernandes GW, Hoffmann D, Leite FSF, Santos NB, Soares-Filho B, Sobral-Souza T, Vancine MH, Rodrigues M (2017) Impacts of mining activities on the potential geographic distribution of eastern Brazil mountaintop endemic species. *Perspect Ecol Conserv* 15: 172-178. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.07.005>

Purin S and Rillig MC (2007) The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: limitations, progress, and a new hypothesis for its function. *Pedobiologia* 51: 123–130. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2007.03.002>

R Core Team (2019) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Rillig MC (2004) Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Can J Soil Sci* 84: 355–363. <https://doi.org/10.4141/S04-003>

Rillig MC, Wright SF, Nichols KA, Schmidt WF, Torn MS (2001) Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant Soil* 233: 167–177. <https://doi.org/10.1023/A:1010364221169>

Rillig MC, Steinberg PD (2002) Glomalin production by an arbuscular mycorrhizal fungus: a mechanism of habitat modification? *Soil Biol Biochem* 34: 1371–1374. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00060-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00060-3)

Rillig MC, Ramsey PW, Morris S, Paul EA (2003) Glomalin, an arbuscular mycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change. *Plant Soil* 253: 293–299. <https://doi.org/10.1023/A:1024807820579>

Rodrigues EL, Jacobi CM, Figueira JEC (2018) Wildfires and their impact on the water supply of a large neotropical metropolis: A simulation approach. *Sci Total Environ* 651: 1261–1271. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.289>

Schaefer CEGR, Cândido HG, Corrêa GR, Nunes JA, Arruda DM (2016) Soils associated with rupestrian grasslands. In: Fernandes G (ed.) *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*. Springer, Cham, 55–69. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_3

Silveira FA, Negreiros D, Barbosa NP, Buisson E, Carmo FF, Carstensen DW, Conceição AA, Cornelissen TG, Echternacht L, Fernandes GW, Garcia QS, Guerra TJ, Jacobi CM, Lemos-Filho JP, Le Stradic S, Morellato LPC, Neves FS, Oliveira RS,

Schaefer CE, Viana PL, Lambers H (2016) Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil* 403: 129–152. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2637-8>

Singh PK, Singh M, Tripathi BN (2013) Glomalin: an arbuscular mycorrhizal fungal soil protein. *Protoplasma* 250: 663–669. <https://doi.org/10.1007/s00709-012-0453-z>

Soudzilovskaia NA, van Bodegom PM, Terrer C et al. (2019) Global mycorrhizal plant distribution linked to terrestrial carbon stocks. *Nat Commun* 10: 5077. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13019-2>

Standish R, Hobbs R (2010) Restoration of OCBILs in south-western Australia: response to Hopper. *Plant Soil* 330: 15–18. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0182-z>

Suding K, Higgs E, Palmer M, Callicott JB, Anderson CB, Baker M et al. (2015) Committing to ecological restoration. *Science* 348: 638–640. <https://doi.org/10.1126/science.aaa4216>

Temperton V, Hobbs R, Nuttle T, Halle S (2004) *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. Island Press, Washington DC.

Temperton VM, Buchmann N, Buisson E, Durigan G, Kazmierczak L, Perring MP, de Sá Dechoum M, Veldman JW, Overbeck GE (2019) Step back from the forest and step up to the Bonn Challenge: how a broad ecological perspective can promote successful landscape restoration. *Restor Ecol* 27: 705–719. <https://doi.org/10.1111/rec.12989>

Teodoro GS, Lambers H, Nascimento DL, de Britto Costa P, Flores-Borges DNA, Abrahão A, Mayer JLS, Sawaya ACHF, Ladeira FSB, Abdala DB, Pérez CA, Oliveira RS (2019) Specialized roots of Velloziaceae weather quartzite rock while mobilizing phosphorus using carboxylates. *Funct Ecol* 33: 762–773. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13324>

Treseder KK and Allen MF (2000) Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO₂ and nitrogen deposition. *New Phytol* 147: 189–200. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00690.x>

Treseder KK and Turner KM (2007) Glomalin in ecosystems. *Soil Sci Soc Am J* 71: 1257–1266. <https://doi.org/10.2136/sssaj2006.0377>

Van der Heijden MGA and Sanders IR (2003) *Mycorrhizal ecology*. (2nd edn). Berlin: Springer, p 469.

Vasconcellos RLF, Bonfim JA, Baretta D, Cardoso EJBN (2013) Arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin-related soil protein as potential indicators of soil quality in a recuperation gradient of the Atlantic forest in Brazil. *Land Degrad Dev* 27 (2): 325-334 <https://doi.org/10.1002/ldr.2228>

Wang WJ, Wang Q, Zhou W, Xiao L, Wang HM, He XY (2018) Glomalin changes in urban-rural gradients and their possible associations with forest characteristics and soil properties in Harbin City, Northeastern China. *J Environ Manag* 224: 225–234. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.07.047>

Woignier T, Etcheverria P, Borie F, Quiquampoix H, Staunton S (2014) Role of allophanes in the accumulation of glomalin-related soil protein in tropical soils (Martinique, French West Indies). *Eur J Soil Sci* 65: 531-538. <https://doi.org/10.1111/ejss.12151>

Wright SF and Upadhyaya A (1998) A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 198: 97–107. <https://doi.org/10.1023/A:1004347701584>

Wu QS (2017) *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants*. Singapore, Springer. <https://doi.org/10.1007/978-981-10-4115-0>

Zhang J, Tang XL, Zhong SY, Yin GC, Gao YF, He XH (2017) Recalcitrant carbon components in glomalin related soil protein facilitate soil organic carbon preservation in tropical forests. *Sci Rep* 7: 2391. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02486-6>

Zhong Z et al. (2017) Glomalin amount and compositional variation, and their associations with soil properties in farmland, northeastern China. *J Plant Nutr Soil Sc* 180: 563-575. <https://doi.org/10.1002/jpln.201600579>

Zemunik G, Lambers H, Turner BL, Laliberté E, Oliveira RS (2018) High abundance of non-mycorrhizal plant species in severely phosphorus-impooverished Brazilian campos rupestres. *Plant Soil* 424: 255–271. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3503-7>

Zobel M and Öpik M (2014) Plant and arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities—Which drives which? *J Veg Sci* 25: 1133–1140. <https://doi.org/10.1111/jvs.12191>

Capítulo 2

Perfis funcionais das comunidades vegetais em diferentes substratos e habitats de campo rupestre em uma abordagem com múltiplos atributos

O capítulo foi desenvolvido em formato de artigo científico, a ser submetido,
aqui formatado para a revista Ecological Complexity

Multi-trait functional profiles of plant communities in different habitats of *campo rupestre* ecosystem

Vanessa M. Gomes^a, Michael Renton^b, Fiamma Riviera^b, Richard J. Hobbs^b, G. Wilson Fernandes^a

^a Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Genética, Ecologia e Evolução, Av. Pres. Antônio Carlos, 6627 - Pampulha, Belo Horizonte - MG, 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brasil.

^b University of Western Australia, School of Biological Sciences, ERIE Research Group - 35 Stirling Highway, Crawley, WA 6009, Australia.

Abstract:

The understanding of natural communities patterns is fundamental to build ecosystem practical management. A functional approach helps elucidate the dynamics of environmental filters and community assembly establishment. Species categorization into functional groups allows to translate ecological complexity into applicable knowledge. Here we developed a plant functional type (PFT) system to investigate the functional patterns of *campo rupestre* plant communities, in different substrate and habitat types. We sampled the herbaceous and shrubby vegetation and soil variables in four habitats of two distinct *campo rupestre* that differ in substrate composition, i.e. quartzitic and ferruginous. We classified the sampled species according to life history traits of relevance for ecological restoration. Functional dissimilarity was assessed among habitats and the two substrate types, and the role of soil factors in the dissimilarities was investigated. Pollination and seed dispersal syndromes, mycorrhizal association, and reproductive phenology were the main diagnostic traits defining the PFTs. We found distinct functional structure between plant communities of different substrate and habitat types, with markedly influence of soil factors of both chemical and physical nature. Identified core PFTs pointed main trait combinations represented in all or almost all habitats. We discuss about the singularities of each habitat in regard the PFT diagnostic traits, and the identified core trait combinations as the minimum to be represented when planning ecological restoration, as well as the importance in contemplating the functional redundancy.

Introduction

How local plant communities are assembled from the available pool of species is a central goal in both theoretical and applied ecology (MacArthur and Levins 1967, Temperton et al 2004). The comprehension of how ecological communities are structured taxonomically and functionally is also needed to practical manage guidance, such as for ecological restoration purposes and conservation actions (Landres et al 1999). Restoration of plant communities inevitably requires an understanding of the functioning of natural communities, which are the main ecological forces that produce patterns (Grime 1988, Temperton et al 2004). Consideration of general species traits and further identification of the relative importance of specific traits in particular systems helps understand the dynamics of environmental filters and community assembly establishment (Grime 1988, Kleyer et al 2012). A functional trait approach can, then, provide insights into patterns, important trade-offs and differing strategies employed by species within a particular environment.

The inicial species reintroduced in a degraded area to be ecologically restored need to present certain traits that favor ecosystem processes and overcome certain environmental conditions (Fattorini and Halle 2004, Giannini et al 2016). It is then important to consider the functional role of species selected for restoration projects, such as their attractiveness to the animal seed dispersal guild (Goosem & Ticker 2012). Fundamental plant traits to be selected should emphasise functional and successional processes linked to dispersal, establishment, and persistence (Weiher et al 1999, Goosem & Ticker 2012). Pollination, seed dispersal, growth, life-form, photosynthetic pathway, resource acquisition strategy, resprout hability, among others, are examples of morpho-physiological and life history traits considered to be important in terrestrial plants, in regard ecological restoration of ecosystems (Fattorini and Halle 2004, Goosem & Ticker 2012, Veldman et al 2015, Fernandes et al. 2016a).

Functional types are groups of species that are similar with respect to their role in community or ecosystem processes, including the types of species present, their relative abundances, and the nature of their interactions (Goosem & Ticker 2012, Tsakalos et al 2019). Functional group frameworks, in which species are categorized by ecological functions, and the resulting groups treated as analytical units can help to translate ecological complexity into applicable knowledge (Gillison 2013). Building functional groups requires analysing combination of traits and can give insights into

the functional relevance of trait combinations, or syndromes, in the adaptation of species to multiple environmental aspects (Kleyer et al 2012). The concept of plant functional types (PFT), yet still not unified, attempts to summarise the ecological similarity of species in relation to defined environmental challenges (Tsakalos et al 2019), for example, related to the ecological restoration of an ecosystem. Functional groups may be conceived as groups of species with similar functional niches, and allow the mapping of functional niches in the landscape to infer biological constraints on species ranges and habitat suitability, as well as the distribution of ecosystem functions in the landscape (Kleyer et al 2012). The characterization of a functional profile of plant communities, defining PFTs based on relevant traits for ecological processes linked to establishment, persistence and reproduction might help identifying patterns to guide ecosystem conservation and restoration efforts. Functional profiles can assist, for example, in species selection for restoration programs, focusing on restoring ecosystem functioning, beyond the simple taxonomic list of species.

Campo rupestre (rupestrian grassland) is a hyper-diverse ecosystem primarily occurring in the southeastern Brazil, along the Espinhaço mountain range, usually above 900m altitude, on either quartzitic and ferruginous substrate (Giulietti et al 1997, Conceição et al 2016, Fernandes 2016). It is qualified as an old climatically buffered infertile landscape (Silveira et al 2016) and characterised by a very heterogeneous edaphic conditions, even at small scale, that has a deep influence on its diverse vegetation community (de Carvalho et al 2014, Schaefer et al. 2016, Abraão et al. 2019, Fernandes et al. 2020). The vegetation is characterized by a mosaic of habitats, mainly shrublands, grasslands and rocky outcrops, under harsh environmental conditions, such as shallow, low-nutrient, and oligotrophic soils, and seasonal water deficit (Fernandes 2016). The *campo rupestre* of quartzitic substrate is geologically older than the *campo rupestre* of ferruginous substrate (also known as *canga*), leading to soils with even lower nutrient content in the former due to weathering along the evolutionary time (Silveira et al. 2020). This edaphic distinction and the known strong association soil-vegetation of the *campo rupestre* ecosystem are expected to determine plant communities characteristic of each substrate type (quartzitic and ferruginous) (Fernandes 2016, Schaefer et al. 2016, Abraão et al. 2019, Silveira et al 2020).

The biodiversity of *campo rupestre* and the respective ecosystem services (e.g. recharge and water regulation, pollinators, natural pest controllers, etc.) have been increasingly threatened by anthropogenic disturbances, mainly road construction and

mining (Barbosa et al. 2010; Pena et al 2017, Fernandes et al. 2018). As an ancient landscape, with species-rich plant communities assembled under slow evolutionary processes and harsh environmental conditions, the *campo rupestre* ecosystem presents an extremely low resilience and natural recovery (Hubbell 2001, Le stradic et al 2014, Fernandes et al 2016a). Its restoration has been a challenge and the advancement of the knowledge of its ecology is urgently required to guide restoration practices, as well as conservation actions (Fernandes et al 2016a, 2016b).

Studies comprising the functional aspects of *campo rupestre* plant communities are still incipient, yet they have been gaining especial attention, given the importance of understanding the ecosystem functioning for both conservation and restoration purposes (see Negreiros et al 2014, Fernandes et al 2020, Caminha-Paiva et al 2020). Here, for the first time, we develop a multi-trait PFT approach to generate functional profiles of *campo rupestre* plant communities, considering its vegetation and substrate heterogeneity, in order to better understand how these communities are functionally structured, and improve the ecological knowledge to be applied on its restoration and conservation.

We aim to, specifically, investigate the functional patterns of *campo rupestre* plant communities in different substrate and habitat types, by: 1) developing a PFT system, based on the selection of species' life-history traits linked to ecosystems processes with relevance to ecological restoration (i.e. persistence, reproduction and biological interactions); 2) defining functional plant communities, by instating the PFT system with species data from plant composition and structure of different *campo rupestre* habitats; 3) assessing similarity between the functional plant communities of different substrate types and of different habitats; 4) building functional profiles for different *campo rupestre* habitats, from the defined PFTs; and 5) identifying soil drivers of the functional communities' patterns by integrating soil variables data set.

It is expected one of two possible scenarios: 1) Variability of edaphic conditions between substrates/habitats selecting different trait combinations and leading to functional dissimilarity between substrates/habitat types (Negreiros et al 2014; Caminha-Paiva et al 2020), as soil is a strong filter of *campo rupestre* plant communities (de Carvalho et al 2014, Abraão et al. 2019); or 2) Variability of edaphic conditions between substrate/habitats selecting different species but with similar trait combinations, leading to functional similarity between substrate/habitat types. This

second scenario relies on the concept of functional redundancy, in which taxonomically distinct species exhibit similar ecological traits/functions (Walker 1992), and on that multi-species systems are often functionally redundant (Cowling et al 1994, Aiello-Lammens et al. 2017, Tsakalos et al. 2019, Castro et al 2020).

Material and Methods

Study areas

The study was conducted in four areas of pristine *campo rupestre*, located at the south portion of the Espinhaço Range, more specifically in a region known as Quadrilátero Ferrífero (QF), Minas Gerais State, southeastern Brazil. This region harbors the headwaters of important Brazilian watersheds and lies at the fringe of two major domains, also the two Brazilian biodiversity hotspots, the Atlantic Rainforest and the Cerrado or Brazilian Savanna (Fernandes et al. 2016b, Rodrigues et al. 2018, Callisto et al. 2019). The climate is characterized by pronounced dry winters and wet summers, with very high daily temperature amplitude in the substrate (Schaefer et al. 2016). Two of the study areas are over ferruginous substrate (*canga*), while the other two are over quartzitic substrate. Each study area represent a different *campo rupestre* habitat, namely: *canga couraçada*, *canga nodular*, quartzitic grassland, and quartzitic outcrop (Fig. 1). In each study area, 10 plots of 10m x 10m were established, 10m apart from each other, totalling 40 plots examined (= 4000 m²), 20 in ferruginous and 20 in quartzitic substrate.

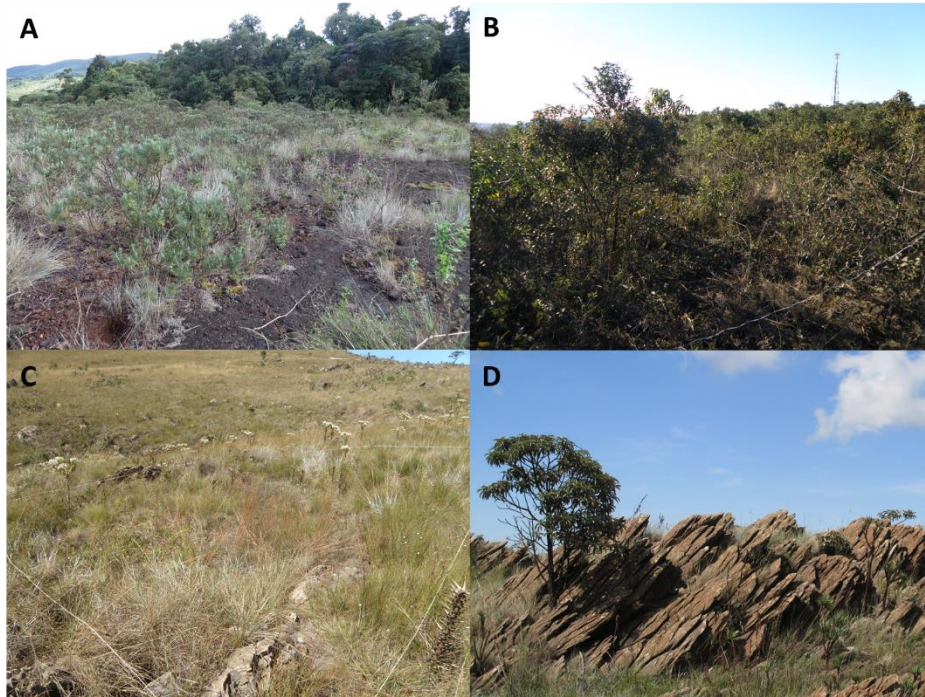


Figure 1. *Campo rupestre* habitats, A: *canga couraçada*, B: *canga nodular*, C: quartzitic grassland, D: quartzitic outcrop.

Vegetation and soil survey

In each 100 m² plot, all shrubby plant individuals with stem diameter at soil height (DSH) equal to or greater than 10 mm were recorded. Inside each plot, a 1m² subplot was established to survey the herbaceous vegetation, as this represent an important component of the *campo rupestre* vegetation (Fernandes et al. 2016b). The basal area of each individual was calculated from its DSH measurement, for both shrubby and herbaceous strata. The basal area was used to estimate the dominance of each species in relation to all species in the plot, as an expression of species relative cover (Mueller-Dombois and Ellenberg 1974, Mota et al 2014). When identification in the field was not possible, plant samples were collected for later species identification, which was done by specialists and by comparison with botanical material deposited in the Universidade Federal de Minas Gerais Herbarium (BHCB).

Five sub-samples of bulk soil were collected in each plot (4 corners and 1 centre point) at 0 – 20 cm depth. The sub-samples were mixed thoroughly to produce a single composite homogeneous representative sample for each plot. A subset of each composit sample (ca. 500 g) was sent to a specialized soil laboratory at Viçosa Federal University, Viçosa, Minas Gerais, Brazil, for physical-chemical analysis: pH;

available contents of P, K, Mn, Fe, Zn, S and Cu; exchangeable contents of Ca²⁺, Mg²⁺ and Al³⁺; Soil Organic Carbon (SOC); granulometry and particle density. Soil analysis followed the recommendations of EMBRAPA (2017). P and K were analysed with the Mehlich 1 extraction method; Ca²⁺, Mg²⁺, Al³⁺ with 1 mol L⁻¹ KCl extraction; SOC following the Walkley-Black method. Another subset of each composite sample was used for glomalin related soil protein (GRSP) assessment. Easily extractable glomalin (EEG) and total glomalin (TG) were extracted from soil (2 g) as described by Wright and Upadhyaya (1998). EEG was extracted with 20 mmol L⁻¹ sodium citrate, pH 7.0 at 121 °C for 30 min. and TG was extracted with 50 mmol L⁻¹ sodium citrate, pH 8.0 at 121 °C for 60 min autoclave, in repeated cycles. The quantification was made by Bradford assay, using bovine serum albumin as a standard (see Kruger 2009; Wright and Upadhyaya 1998 for protocol details). Results are expressed in mg of GRSP per g of soil (mg g⁻¹).

Species trait data and PFT system formulation

To formulate a PFT system reflecting the challenges involved in the ecological restoration of the *campo rupestre* habitats we generated a database describing various ecological-functional aspects of the life histories of the species surveyed in the study. The functional traits selected are linked to ecological processes considered to be relevant to ecosystem restoration, such as functional aspects of species persistence, reproduction and biological interactions (Table 1). Also, the facility and simplicity in data obtaining and handling were taken into account for trait selection, once the aim is that this approach may be easily replicated by restoration practitioners and managers. The information was collected mainly from the literature (see the list provided in Supplementary material), but expert consultation (see Acknowledgements) and field observations were also used in complement. A trait data matrix was built compiling each trait categorization for each species.

Cluster analysis was applied for the PFT's classification (Kleyer et al 2012, Tsakalos et al 2019). The Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean (UPGMA; Sokal and Michener, 1958) was used as the cluster algorithm on the matrix of the Gower's coefficient (Gower 1983). This coefficient has been devised to handle data containing variables of various mathematical types, each variable receiving a treatment corresponding to its category (Borcard et al 2011). As the trait data compilation in our study comprises mixed mathematical types of variables (categorical and binary), the

Gower's coefficient is the most suitable to calculate our distance matrix. A cophenetic value matrix of the UPGMA clustering was used to test for the goodness-of-fit of the clustering to the resemblance matrix on which it was based by computing the product-moment correlation coefficient (r) with 1000 permutations (Borcard et al 2011). The result of the cluster analysis was overlaid on a NMDS ordination to improve the interpretation of the clustering results, assisting in the recognition of the main groups of species, given the set of traits (Borcard et al 2011). The NMDS ordinations were performed with the 'metaMDS' function from the R vegan package (Oksanen et al 2020), over the dissimilarity matrix calculated with Gower's coefficient, using 1000 random starts to search for the most optimal two-dimensional solution, i.e., the one with the minimum stress value. An ecological meaning interpretation was taken from the generated clusters and NMDS ordination grouping to define the PFTs. Two principal groups were firstly defined in regard vegetation strata (shrubby or herbaceous), as they present distinct ecological behavior, and, also, were differently sampled, as herein described. Then, cluster analysis procedures were taken for each major group, i.e., herbaceous and shrubby habits.

Functional profiles and communities' analysis

The importance value index (IVI) was calculated for each species in each habitat type, from data of species relative frequency, relative density (individuals number) and relative cover in the surveyed plots. This was performed separately for herbaceous and shrubby vegetation, once they were sampled separately. After the PFTs definition, species identities were replaced by the newly defined PFTs in the calculated IVI data, allowing to identify the importance value of each PFT, and build functional profiles for each habitat type. Main PFTs were defined for each habitat as those with the highest importance values, making up 70-80% importance value of the habitat.

Table 1. Selected traits for the plant functional types (PFT) classification of *campo rupestre* communities, based on species life histories and ecological functions relevant to ecosystem restoration, with the respective states used for the species categorization. References listed regard to the functional aspects described as linked to each selected trait.

Traits	States	Functional aspects	Reference
Habit/Stratum	shrubby/herbaceous	Structural support; strata complexity; potential rooting depth; water use; soil holding and cover	Fernandes et al 2016a; Lambers and Oliveira 2019
Pollination syndrome	Insects (yes/no) Birds (yes/no) Bats (yes/no) Wind (yes/no)	Plant species reproduction; attractiveness to fauna; biological interactions; biodiversity	Goosem & Tucker 2012; Fernandes et al 2016a
Seed dispersal syndrome	Zoochoric (yes/no) Anemochoric (yes/no) Autochoric (yes/no)	Plant species reproduction; attractiveness to fauna; biological interactions; biodiversity; colonization potential	Goosem & Tucker 2012; Fernandes et al 2016a
Flower phenology	Dry season (yes/no) Wet season (yes/no)	Availability and temporal distribution of reproductive resources	Goosem & Tucker 2012; Garcia et al 2014
Fruit phenology	Dry season (yes/no) Wet season (yes/no)		
Leaf phenology	Deciduous, or semideciduous, or evergreen	Growth and resource allocation; leaf gas exchange and longevity; plant water stress; herbivore-plant interactions; decomposition; productivity	Reich 1995; Goosem & Tucker 2012
Resource acquisition strategy	Mycorrhizal association (yes/no) Sandbinding roots (yes/no) N ₂ fixation (yes/no)	Nutrient and water acquisition interactions; trade-offs in C allocation; biological interactions	Goosem & Tucker 2012; Coutinho et al 2015, 2019; Lambers and Oliveira 2019
Resprout ability	yes/no	Stress tolerance; drought and fire response; water and nutrient use and allocation	Clarke et al 2013; Veldman et al 2015; Fernandes et al 2016a
Seed size	Micro (< or = 1mm), or Small (1 – 10mm), or Medium (10 – 40mm)	Dispersal potential; germination; attractiveness to fauna	Goosem & Tucker 2012; Silveira et al 2013, 2014
Growth form	Phanerophytes, or Chamaephytes, or Hemicryptophytes, or Geophytes, or Terophytes	Growth and reproduction dynamics; C allocation; water and nutrient use	Raunkiaer 1934; Mota et al 2018

Species identities presented in the vegetation plot data sets of composition and abundance were also replaced by the defined PFTs. As abundance it was considered the relative cover weighted by the relative density of each species. With the replacement of species by their respective PFT, functional communities data sets were generated, comprising the composition and abundance of each PFT per plot. It was generated one data set for the herbaceous and other for the shrubby species. An NMDS ordination was performed to assess dissimilarity between the plots, according to the defined PFTs, using the ‘metaMDS’ function from the R *vegan* package (Oksanen et al 2020) over a Bray-Curtis dissimilarity matrix, calculated from the functional communities data sets. We used 1000 random starts to search for the most optimal two-dimensional solution, with the minimum stress value. Anosim (Similarity ANOVA – 5 % of significance) was applied to test the functional dissimilarity significance (Clarke & Green 1988) between plant communities of different substrate types (quartzitic *vs.* ferruginous) and of different habitats.

To explore the relationship between the functional communities and their potential soil drivers, we first generated a principal component analysis (PCA) with the soil variables in order to assess edaphic differences among habitats. We then applied the ‘envfit’ function from the R *vegan* package (Oksanen et al 2020) over the dissimilarity NMDS ordination of the functional communities. Each soil variable pointed by the envfit as significantly related to the functional communities ordination was selected for, subsequently, be used in a distance-based redundancy analysis (db-RDA; Legendre and Anderson 1999) with the Bray-Curtis matrix of the defined functional communities, generating a dissimilarity ordination constrained by the soil variables. The db-RDA model was called by the ‘capscale’ function from the R *vegan* package (Oksanen et al 2020), and enabled identify in the ordination the PFTs related to the soil variables, as well as the explanation level of the soil variables, as a whole, in the functional communities’ dissimilarity.

The NMDS ordination followed by Anosim, and envfit were performed separately for herbaceous and shrubby communities, as well as the db-RDA. All analysis were made using the R 3.4.0 statistical platform (R Core Team 2020).

Results

A total of 152 species were sampled, including herbaceous and shrubby species, and a total of 129 species (28 herbaceous and 101 shrubby species) were used in the PFT system development, as some species remained only morphotyped or identified at the genus level. Nevertheless, the species included in the PFT system encompassed 90% importance value in the vegetation of each habitat and stratum (herbaceous and shrubby) surveyed.

We identified 20 PFTs (Table 2) from the generated clusters, comprised in the two firstly defined major groups (herbaceous and shrubby strata). The cophenetic value matrix of the UPGMA of herbaceous and shrubby clustering was, respectively, 0.77 and 0.72, representing a great goodness-of-fit of the clustering. The herbaceous major group was subdivided into seven PFTs, which were defined mainly by pollination syndrome, seed dispersal syndrome, and resource acquisition strategy. The shrubby major group was subdivided into 13 PFTs mainly defined by seed dispersal syndrome, reproductive phenology, and resource acquisition strategy. Seed size varied within most of PFTs, but was relevant in defining few specific shrubby PFTs. As all shrubby species sampled are insect pollinated, the pollination syndrome was not relevant in defining PFTs of shrubby vegetation. Growth form and leaf phenology varied within the defined PFTs. Resprout ability was presented by almost all species sampled and, hence, was not a strong grouping former.

Some PFT were exclusive from certain habitats, of which G7 stands out, representing 7% importance value in *canga nodular*, and comprising herbaceous zoochoric mycorrhizal species, pollinated exclusively by insects. The PFT G11 was exclusive from quartzitic outcrop, but correponds to just one species (*Roupala montana* Aubl., Proteaceae) with an unique combination of traits, that is anemochory plus autochory, pollination by insects plus birds, flowering only on the dry season, non-mycorrhizal, with presence of sandbinding roots, and medium seeds. However, it is very underrepresented, with less than 1% importance value.

Table 2. Description of each defined plant functional type (PFT) of *campo rupestre* plant species survived in four habitats (namely *canga couraçada*, *canga nodular*, quartzitic grassland, and quartzitic outcrop) in the Quadrilátero Ferrífero region. PFTs definition was based on life history traits with relevance for ecological restoration (see Table 1).

PFT	Description
G1	Herbaceous anemochoric species, pollinated by insects. Flowering only on the dry season. Associate with mycorrhiza, presenting or not sandbinding roots.
G2	Herbaceous anemochoric species, pollinated exclusively by wind. Associate with mycorrhiza, presenting or not sandbinding roots.
G3	Herbaceous anemochoric species, pollinated exclusively by wind. Non-mycorrhizal, present sandbinding roots.
G4	Herbaceous zoochoric species, pollinated exclusively by wind. Associate with mycorrhiza.
G5	Herbaceous autochoric or autochoric and anemochoric species, pollinated by insects and wind. Non-mycorrhizal, present sandbinding roots.
G6	Herbaceous autochoric species, pollinated exclusively by insects. Flowering either on dry and wet seasons. Associate with mycorrhiza.
G7	Herbaceous zoochoric, pollinated exclusively by insects. Flowering and Fruiting on the wet and on the dry season. Associate with mycorrhiza.
G8	Shrubby anemochoric species, pollinated by insects. Flowering only on the dry season. Associate with mycorrhiza, presenting or not sandbinding roots. Micro or small seeds.
G9	Shrubby anemochoric species, pollinated by insects. Flowering either on dry and wet seasons. Associate with mycorrhiza, presenting or not sandbinding roots. Micro or small seeds.
G10	Shrubby anemochoric species, pollinated by insects. Flowering and fruiting only on the wet season. Associate with mycorrhiza, presenting or not sandbinding roots. Micro or small seeds.
G11	Shrubby anemochoric and autochoric species, pollinated by insects and birds. Flowering only on the dry season. Non-mycorrhizal, present sandbinding roots. Medium seeds.
G12	Shrubby anemochoric species, pollinated by insects or by insects and birds. Flowering on the wet or on the dry season. Associate with mycorrhiza. Medium seeds.
G13	Shrubby autochoric or autochoric and anemochoric, pollinated by insects or insects and birds. Flowering either on dry and wet seasons. Associate with mycorrhiza. Micro or small seeds.
G14	Shrubby autochoric species, pollinated by insects or birds. Offer resources (flower and/or fruit) on either dry and wet seasons. Associate with mycorrhiza and N ₂ -fix bacteria. Small seeds.
G15	Shrubby autochoric species, pollinated by insects and/or birds. Flowering only on the wet season. Mycorrhizal or non-mycorrhizal. Small seeds.
G16	Shrubby zoochoric species, pollinated by insects or insects and birds. Flowering and fruiting only on the wet season. Associate with mycorrhiza, presenting or not sandbinding roots. Small or medium seeds.
G17	Shrubby zoochoric species, pollinated by insects. Flower in one season and fruit on the other. Associate with mycorrhiza, presenting or not sandbinding roots.

G18	Shrubby zoochoric species, pollinated by insects. Flower and/or fruit on either dry and wet seasons. Associate with mycorrhiza, presenting or not sandbinding roots.
G19	Shrubby zoochoric species, pollinated by insects. Flowering and fruiting only in the dry season. Associate with mycorrhiza, presenting or not sandbinding roots. Micro or small seeds.
G20	Shrubby autochoric species, pollinated by insects. Flowering only on the dry season. Mycorrhizal or non-mycorrhizal. Micro or small seeds.

Five PFTs were very low represented in all habitats, one from herbaceous (G1) and four from shrubby stratum (G12, G14, G19, G20). PFTs G12 and G20 were even absent in *canga couraçada*. Some PFTs were very well represented only in a certain habitat, despite being present in the others: G6 (herbaceous, insect pollinated autochoric and mycorrhizal species) with almost 40% importance value in *canga couraçada*; G13 (shrubby autochoric mycorrhizal species, pollinated by insects or by insects and birds, flowering either in wet and dry seasons) with 18% importance value, also in *canga couraçada*; and G16 (shrubby, mycorrhizal, zoochoric species, pollinated by insects or by insects and birds, flowering and fruiting only on the wet season) with 15% importance value in *canga nodular*. The PFT G10 (shrubby, mycorrhizal, anemochoric species, pollinated by insects, flowering only on the wet season) is well represented only in the quartzitic grassland, with 16% importance value. Such importance is, however, due to only one species (*Microlicia martiana* O. Berg ex Triana, Melastomataceae), dominant in the shrubby stratum of the habitat, and the only species representing G10 in quartzitic grassland.

PFT profiles defined through importance value index revealed major important PFTs for each habitat type, namely main PFTs (Fig. 2; Table 3). It is interesting to note that G3 was present only in the habitats of quartzitic substrate (i.e. quartzitic grassland and quartzitic outcrop), where it is well represented, with more than 20% importance value. G3 is composed by herbaceous anemochoric species, pollinated exclusively by wind, non-mycorrhizal, and with sandbinding roots.

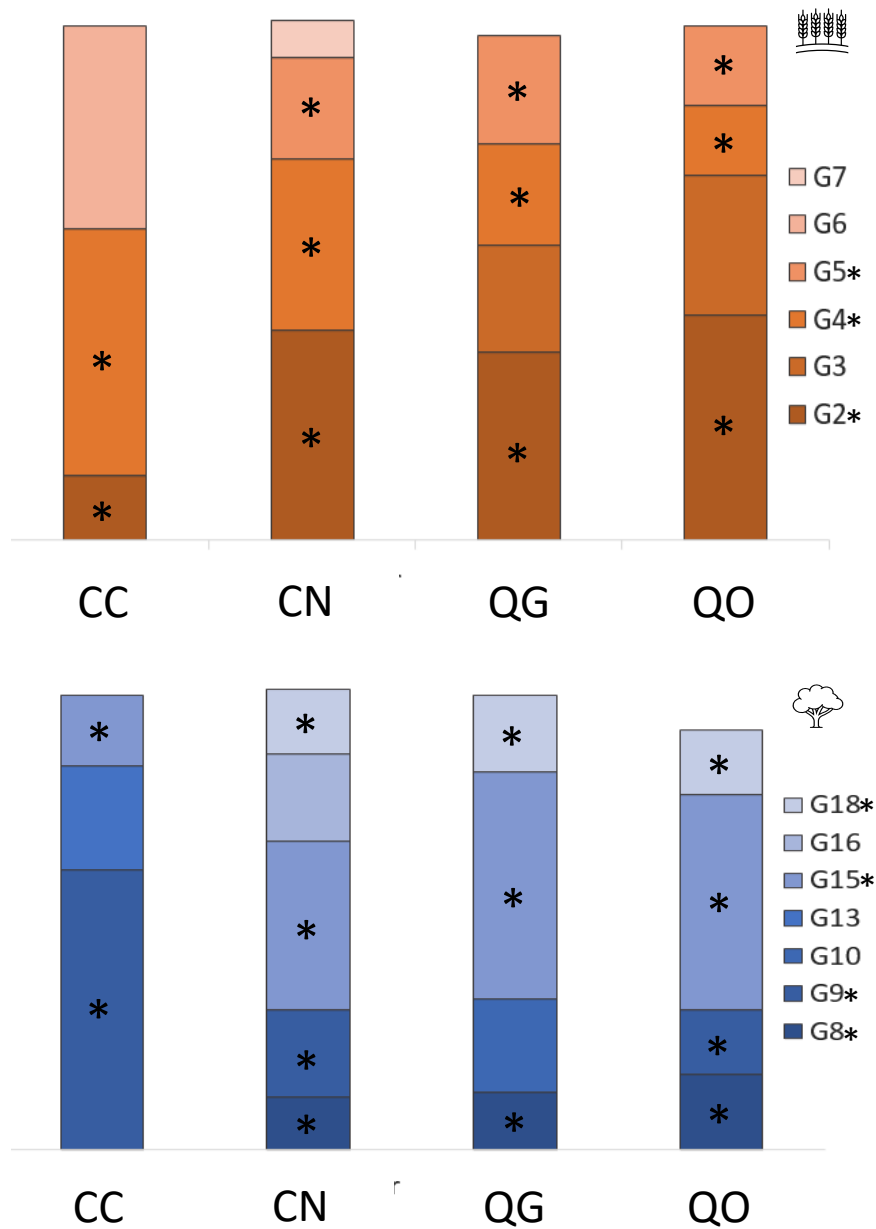



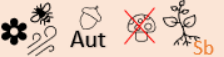
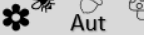

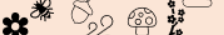








Figure 2. The main plant functional type (PFT) of each *campo rupestre* habitat for the herbaceous (up) and the shrubby (down) vegetation, according to their importance values proportion. The main PFTs of each habitat encompass 70-80% importance value in that habitat. CC= *canga couraçada*, CN= *canga nodular*, QG= quartzitic grassland, QO= quartzitic outcrop. The * points the core PFTs, that is those main PFTs that are present in all or almost all habitat types.

From the PFT profiles it was possible to identify core PFTs, which are those presenting high importance value in all or almost all habitat types, that is, those main PFTs common to all or almost all habitats (Fig. 2, Table 3). In herbaceous vegetation, the core PFTs comprise wind pollinated, mycorrhizal, anemochoric species (G2); and wind pollinated, mycorrhizal, zoochoric species (G4). Despite G5 (autochoric or autochoric and anemochoric species, pollinated by both wind and insects, and non-mycorrhizal) was not one of the major important PFT in *canga couraçada*, it could be also considered as a core PFT in herbaceous vegetation, once it presented high importance value in the other three habitats. On the other hand, *canga couraçada* presented G6 (autochoric, insect pollinated, mycorrhizal species) as one of its major PFTs, while it was largely underrepresented in the other habitats (less than 5% importance value). In the shrubby vegetation, the core PFTs comprise primarily animal pollinated autochoric species, flowering only on the wet season, mycorrhizal or non-mycorrhizal (G15); and animal pollinated, mycorrhizal, zoochoric species, flowering and/or fruiting in both seasons (G18). Despite G18 was not one of the main PFT in *canga couraçada*, it was in the other three habitats. In the same way, G9 (exclusively anemochoric mycorrhizal species, pollinated by insects, flowering on both seasons) was not one of the main PFTs in quartzitic grassland, but it can be also considered a core PFT, once it presented high importance value in the other three habitats, especially those over ferruginous substrate (i.e. *canga couraçada* and *canga nodular*). Interestingly, G9 absence in quartzitic grassland is compensated by G10, which is well represented only in this habitat and by only one species, as mentined above. In this way, the supply of flowering in both seasons by anemochoric mycorrhizal species is provided by two PFTs in quartzitic grassland, which are G10 and G8. Both PFTs comprise anemochoric mycorrhizal species (just as G9), but G10 species flower only in the wet season, while G8 species flower only in the dry season, thus complementing flower period. Quartzitic outcrop and *canga nodular* also presented considerable importance value for G8 (respectively 13% and 9%), while in *canga couraçada* G8 wasn't a major PFT, with about merely 2% importance value.

Table 3. Main plant functional types (PFTs) of each *campo rupestre* habitat and their respective importance value (IVI) for both herbaceous and shrubby strata. In pink are the core PFTs, that is, those main PFTs that are present in all or almost all habitat types. The symbols represent the combined functional traits of each PFT.

		<i>Canga couraçada</i>	<i>Canga nodular</i>	Quartzitic grassland	Quartzitic outcrop
Herbaceous	G2 	12%	39%	35%	42%
	G3 	-	-	20%	26%
	G4 	46%	32%	19%	13%
	G5 	-	19%	20%	15%
	G6 	38%	-	-	-
	G7 	-	7%	-	-
Shrubby	G8 	-	9%	10%	13%
	G9 	48%	15%	-	11%
	G10 	-	-	16%	-
	G13 	18%	-	-	-
	G15 	12%	29%	39%	37%
	G16 	-	15%	-	-
	G18 	-	11%	13%	11%

A significant dissimilarity has been found between the functional communities over ferruginous and quartzitic substrates, for both herbaceous ($R=0.24$, $p = 0.001$) and shrubby ($R=0.26$, $p = 0.001$) vegetation. Despite the ordination of functional communities (Fig. 3) showed many plots of different habitat close to each other (i.e. similar), reinforcing the small scale heterogeneity, all habitat types were revealed to be significantly dissimilar when compared pair to pair by Anosim (Table 4). The exception is the herbaceous vegetation of quartzitic grassland and quartzitic outcrop, which were similar with each other (Table 4). It is notable that *canga couraçada* was the habitat that most differed from all the other habitats (Fig. 3, Table 4).

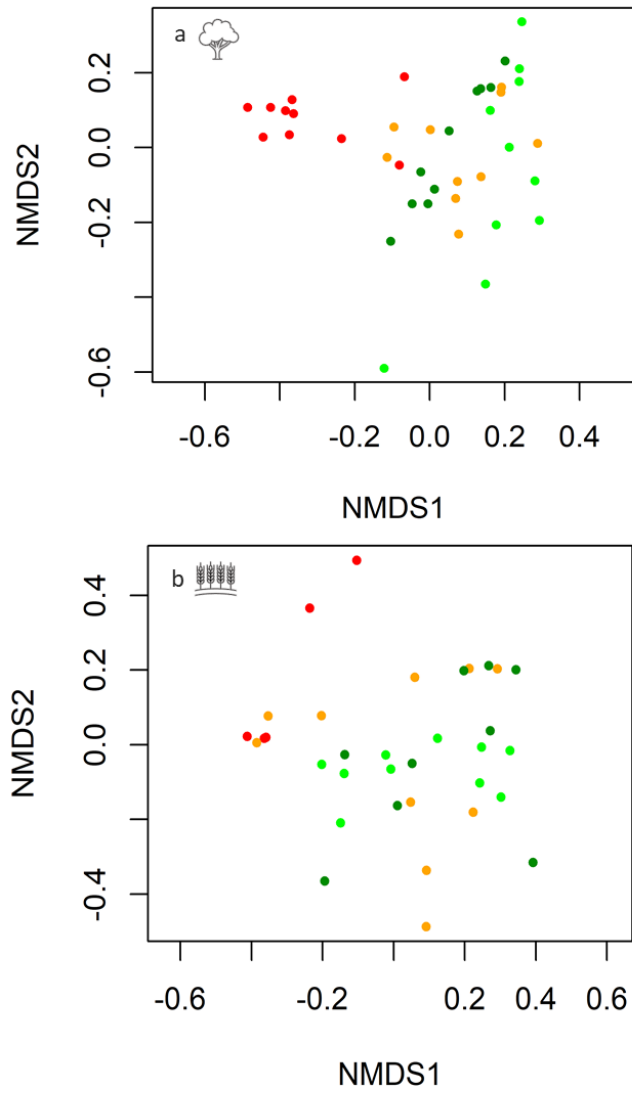


Figure 3. Dissimilarity ordination of functional communities defined by plant functional types (PFT) composition and abundance of a) shrubby and b) herbaceous vegetations, in different *campo rupestre* habitats. Different dot colours illustrates different habitat types: red = *canga couraçada*, orange = *canga nodular*, light green = quartzitic grasslands, and dark green = quartzitic outcrop.

Table 4. One-way Anova results showing the significance of the dissimilarity between the *campo rupestre* habitats, compared by pairs, in regard their functional communities (composition and abundance of plant functional types), in both shrubby and herbaceous vegetation. CC= canga couraçada, CN= canga nodular, QO= quartzitic outcrop, QG= quartzitic grassland. Significant p-values are in bold.

Compared pairs of habitat	Shrubby		Herbaceous	
	R	P value	R	P value
Functional communities				
CC - CN	0.78	0.001	0.22	0.02
CC - QO	0.78	0.001	0.46	0.003
CC - QG	0.74	0.001	0.54	0.001
CN - QO	0.24	0.017	0.14	0.04
CN - QG	0.19	0.015	0.12	0.05
QO - QG	0.12	0.049	0.10	0.095

Soil variables' PCA pointed distinct edaphic conditions among plots of different substrate types, as well as among plots of different habitats types, in regard their physical and chemical soil components (Fig. 4). According to envfit analysis, the soil variables significantly related to the shrubby functional communities were: soil organic carbon (SOC), P, Fe, Mn, Zn, K, Ca, Al, fine sand, coarse sand, silt and pH (Table 5). The soil variables significantly related to the herbaceous functional communities were: total glomalin (TG), SOC, P, Fe, Mn, Zn, K, Ca, clay, and fine sand (Table 5). The first two db-RDA axis explained all together 63% of the functional compositional variance of the shrubby communities, and 61% of the herbaceous communities, using the soil variables. Without soil variables constraining, the first two db-RDA axis explained only 34% (shrubby) and 23% (herbaceous) of the functional compositional variance. In the shrubby stratum, the PFT G9 was associated to Fe, P, and coarse sand; while G15 was associated to low K content and higher pH (Fig. 5a). G15 was also fairly related to quartzitic substrate plots. In the herbaceous stratum, the PFT G4 was relatively associated with total glomalin content, and strongly related to ferrugineous substrate plots (Fig. 5b). The PFT G3 showed to be fairly associated to low values of clay, Fe, P, K, and organic carbon content, and also associated to quartzitic substrate plots (Fig. 5b).

Table 5. Envfit result – relationship between soil variables and the dissimilarity ordination of the defined functional communities for the shrubby and the herbaceous strata, in *campo rupestre* ecosystem. EEG= easily extractable glomalin, TG= total glomalin, SOC= soil organic carbon, DP= particle density. Significant p values are in bold.

	Shrubby		Herbaceous	
	r2	p value	r2	p value
P	0.26	0.003	0.19	0.020
K	0.17	0.026	0.20	0.014
Ca	0.17	0.031	0.22	0.009
Mg	0.13	0.067	0.14	0.060
SOC	0.47	0.001	0.26	0.005
S	0.02	0.735	0.02	0.696
Mn	0.56	0.001	0.43	0.001
Fe	0.32	0.001	0.24	0.010
Zn	0.51	0.001	0.51	0.001
pH	0.21	0.012	0.14	0.067
Al	0.28	0.005	0.06	0.337
Cu	0.1	0.119	0.04	0.486
Fine sand	0.28	0.003	0.42	0.001
Coarse sand	0.21	0.014	0.12	0.130
Clay	0.11	0.130	0.21	0.020
Silt	0.16	0.035	0.01	0.791
DP	0.12	0.081	0.12	0.103
EEG	0.01	0.839	0.14	0.061
TG	0.09	0.172	0.31	0.002

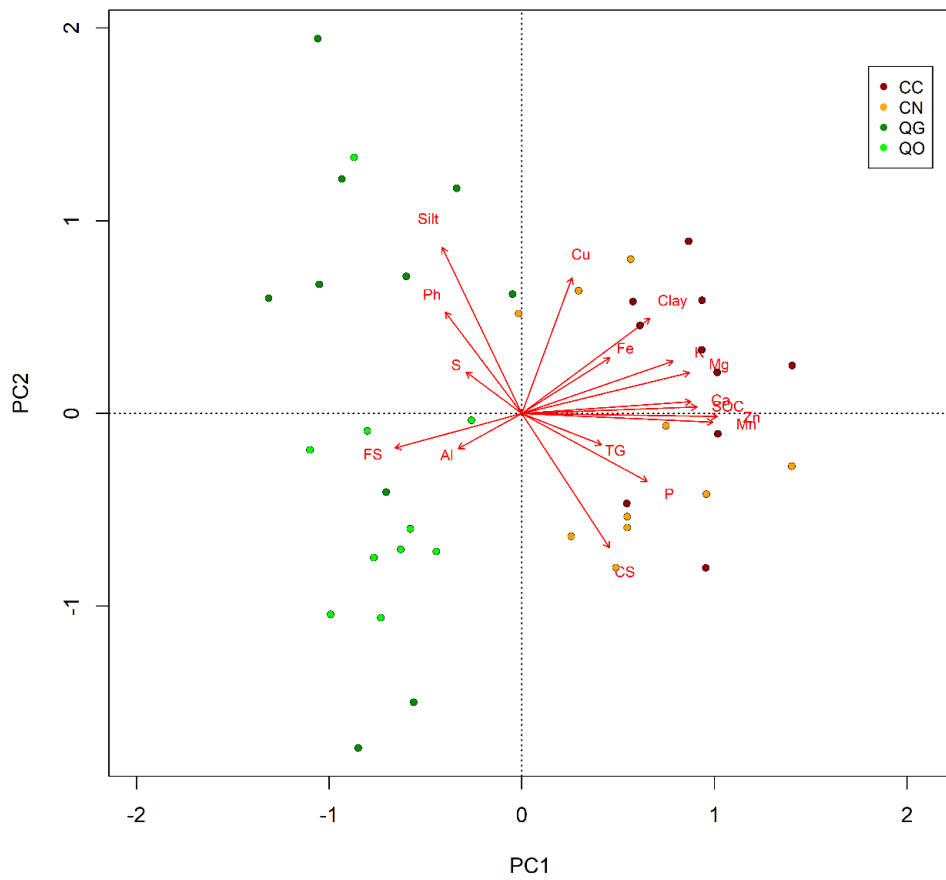


Figure 4. Principal component analysis (PCA) of soil variables across plots of different habitats in *campo rupestre* ecosystem. CC= canga couraçada, CN=canga nodular, QG= quartzitic grassland, QO=quartzitic outcrop. SOC= soil organic carbon, CS= coarse sand, FS= fine sand, TG= total glomalin.

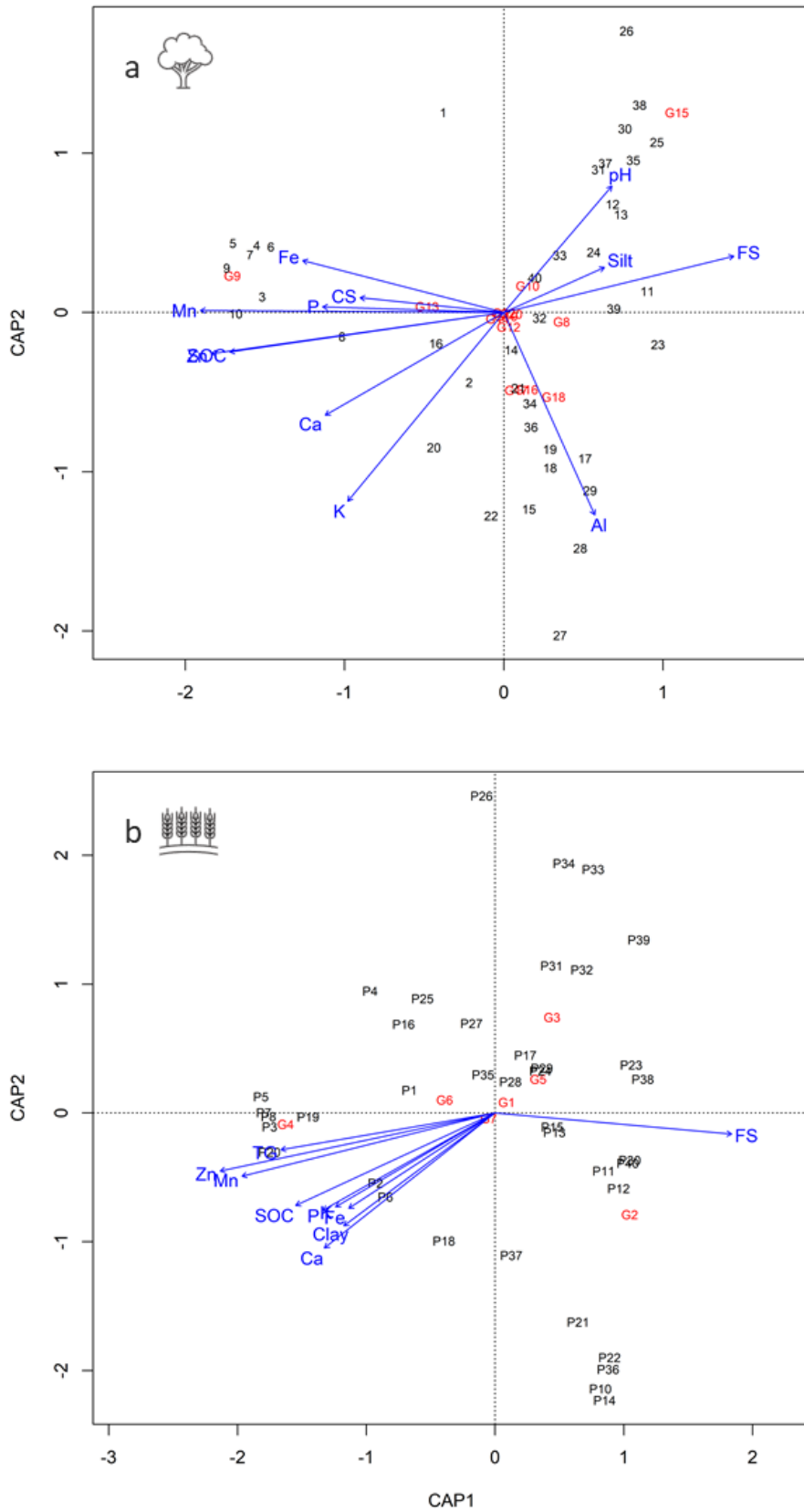


Figure 5. Distance based RDA ordination of the defined a) shrubby and b) herbaceous functional communities in *campo rupestre* sites. P1 to P40 represents the plots surveyed (P1 to P20 are plots of ferruginous substrate, and P21 to P40 are plots of quartzitic substrate). Soil variables significantly related to the functional communities dissimilarity are represented by blue vectors. Plant functional types (PFT)

are represented in red color, accordingly to its main associations with both plot functional communities and soil variables. SOC= soil organic carbon, FS= fine sand, TG= total glomalin.

Discussion

Here we developed a multi-trait approach to build a PFT system based on relevant processes to ecological restoration. The PFT system was applied to different habitats of *campo rupestre* ecosystem, encompassing two different substrate types (ferruginous and quartzitic), to formulate functional profiles and functional communities, which were assessed in regard to their dissimilarities. The functional profiles provided the identification of the most important PFTs for each habitat (main PFTs), and the core PFTs in a perspective of all studied habitats. Results showed that both herbaceous and shrubby old growth plant communities assembled in quartzitic substrate were functionally distinct from those assembled in ferruginous substrate, in regard to the multiple life-history traits of *campo rupestre* species, especially pollination syndrome, seed dispersal syndrome, resource acquisition strategy, flower and fruit phenologies, and seed size (PFT diagnostic traits). Likewise, functional structure of plant communities were dissimilar between the four habitat types assessed, with only the herbaceous vegetation of the quartzitic habitats (quartzitic grassland and quartzitic outcrop) being similar with each other. These results are in accordance with other studies assessing functional aspects of *campo rupestre* plant communities, in which different habitat types displayed distinct functionality, directed by edaphic heterogeneity, despite traits evaluated being different from those assessed here (Negreiros et al 2014, Caminha-Paiva et al 2020). In the present study, soil variables explained a relevant proportion of the dissimilarity among habitat types, emphasizing the markedly influence of edaphic conditions in the functional structure of plant communities (Cornwell & Ackerly 2009, Moraes et al 2016). Conversely, Tsakalos et al (2019), characterizing kwongan vegetation (also an OCBIL) in a similar PFT system, found poor explaining power of environmental variables in the variability of the functional communities. Authors attributed this to a great portion of kwongan flora assembly being explained non by edaphic filtering but by neutral processes like dispersal limitation. However, they assessed kwongan vegetation as a whole and not discriminating habitat heterogeneity.

The functional communities of *canga couraçada* was markedly dissimilar from all the other habitats, especially from the quartzitic habitats. This may be due to peculiar

edaphic conditions and their respective filtering effect in *canga* habitats, mainly in *canga couraçada*. Among the PFTs related to soil variables in RDA, G4 and G9 are of much greater importance in *canga couraçada* and associated to higher contents of total glomalin (G4), and of Fe, P, and coarse sand (G9). Tolerance to high Fe concentration, for example, may represent a relevant filter shaping *canga* communities in addition to other soil factors (Jacobi et al 2007). Soil temperature is another possible factor strongly filtering communities assembled in *cangas*. Ferrari et al (2016) showed greater seasonal and annual temperature variation in *cangas* compared to quartzitic habitats, as well as many diurnal events of temperature $> 35^{\circ}\text{C}$. *Canga couraçada* is characterized by large continuous surfaces of ironstone predominating along the habitat, which may present even higher heating compared to *canga nodular*, thus possibly filtering differently the communities' functional structure. Also, physiognomic variations in *campo rupestre* are basically related to soil depth and drainage, with the degradation degree of the ironstone controlling soil formation, in turn, influencing vegetation (Schaefer et al 2016). Despite soil depth was not measured in our study, soils in *canga couraçada* are expected to be much shallower than in *canga nodular* and in the quartzitic habitats, as the ironstone matrix is closer and often reaching the surface. The *canga nodular* present higher ironstone degradation, and consequently relatively more soil. Quartzitic habitats, as geologically older habitats (Silveira et al. 2020), possibly present even more soil compared to *canga* habitats. All these additional filtering effects, acting differentially between *canga* habitats, may result in the stronger distinction of plant communities' functional structure, especially in *canga couraçada*.

It is important to consider the substantial differences in the physiognomic structure among quartzitic grassland and quartzitic outcrop, despite the similarity of their herbaceous functional communities and not very strong dissimilarity of their shrubby functional communities (Table 4). While quartzitic grassland is markedly dominated by herbaceous species, with a characteristic extensive graminoid layer, quartzitic outcrop presents a more expressive shrubby stratum (Fig. 1). This is only possible to perceive in a comparative viewpoint among the strata (herbaceous vs. shrubby) within each habitat, while the dissimilarity significance analysis had to be done separately for the shrubby and the herbaceous strata. The dominance proportion among the herbaceous and shrubby strata in each habitat may influence functions related to structural support and strata complexity (Negreiros et al 2014, Schaefer et al 2016,

Lambers and Oliveira 2019); thus, adding functional difference between quartzitic grassland and quartzitic outcrop, not revealed by dissimilarity analysis.

A singular role of *canga* in regard to fauna attractiveness was revealed. In herbaceous vegetation, despite wind pollination predominated in all habitats, pollination by insects was also present among the main PFTs of all habitats. However, pollination by insects was fairly better represented in the *canga*, especially in *canga couraçada* (Table 3). Zoochory in herbaceous stratum was also better represented in *canga* (Table 3). In the shrubby vegetation, all sampled species are zoophilic, and wind pollination was absent in the main PFTs of all habitats. Zoochory, in turn, was of greater importance in *canga nodular*, although absent among the main PFTs of *canga couraçada*. These finds demonstrates the relevance of *cangas* in the fauna attractiveness, contributing to the complexity of trophic networks and provision of important ecosystem services (Montoya et al 2012, Howe 2016, Cusser and Goodell 2013). Moreover, results stress the relevance of the adequately supply of such attractiveness when implementing and monitoring restoration (Goosem and Tucker 2012, Giannini et al 2016).

The three seed dispersal syndromes assessed were all represented in the main PFTs of all habitats, yet with distinct importance among habitats (Table 3). In *canga couraçada*, zoochory predominated in the herbaceous; while absent among the main shrubby PFTs, in which anemochory predominates. In *canga nodular*, anemochory predominated together with zoochory in the herbaceous; while autochory, zoochory and anemochory had relatively similar importances in the shrubby. In quartzitic grassland and in quartzitic outcrop, anemochory predominated in the herbaceous, while autochory predominated in the shrubby. It is notable, then, the variability in the importance proportion of both seed dispersal and pollination syndromes among habitats, reinforcing the substantial role of habitat heterogeneity in maintaining whole functioning and complexity of *campo rupestre* ecosystem (Negreiros et al 2014, Shaeffer et al 2016, Neves et al 2017). Ecosystem complexity can be seen as a biodiversity measure, that affects ecological functions, being responsible for ecosystem stability and ecosystem services provision (Farnsworth and Fung 2012, Gillison et al 2013). The heterogeneity encompassed within the broad term *campo rupestre* is substantial for effective conservation and restoration measures (Zappi et al 2017).

In general, within the main PFTs of shrubby vegetation of all habitats, each of the three dispersal syndrome represented (autochoric, anemochoric, and zoochoric) comprised species with flowering an/or fruiting in both seasons, thus supplying reproductive resources either on wet and dry seasons. The exceptions are the zoochoryc syndrome in *canga couraçada* (G18 absence) and the autochoric syndrome in the other three habitats, represented by G15. Curiously, autochoric syndrome within the main PFTs in all habitats was combined to flowering only in the wet season. In this way, shrubby zoophilic species with autochory only offer resources to their pollinators in the wet season; while shrubby zoophilic species with anemochory or zoochory offer resources to their pollinators in both seasons. This pattern was found in *canga nodular*, quartzitic grassland, and quartzitic outcrop. Differently, *canga couraçada* presented an exclusive main PFT (G13), comprising shrubby zoophilic and autochoric species that flower in both seasons. In this way, management and monitoring efforts in *campo rupestre*, especially in the study region, should aim the provision of this three dispersal syndromes in order to maintain this natural pattern expression of the dispersal ecosystem process, encompassing the variability of the syndromes and ensuring ecosystem functioning.

Still regarding the autochoric syndrome enfolded by G15, it was the only group among the main PFTs that encompass non-mycorrhizal species in the shrubby vegetation. In the G15 trait combination, species (autochoryc and zoophilic with flowering only on the wet season) can be mycorrhizal or non-mycorrhizal. All other shrubby main PFTs are comprised by only mycorrhizal species. Interestingly, G15 in *canga couraçada* was represented by only one species (*Lippia grata* Schauer, Verbenaceae), which is mycorrhizal. In the other habitats, G15 is represented by more than one species, encompassing mycorrhizal and non-mycorrhizal ones, whose most are Velloziaceae. In the herbaceous vegetation, non-mycorrhizal species were found to necessarily present sandbinding roots, and were represented by only one main PFT (G5) and one species (*Rynchospora ciliolata* Boeckeler, Cyperaceae) in *canga nodular*, but absent in *canga couraçada*. This species represent high importance value in *canga nodular*, in quartzitic grassland and in quartzitic outcrop. In the quartzitic habitats, besides G15, non-mycorrhizal species compose also another group (G3), quartzitic exclusively and represented by Cyperaceae species. All these results suggest a pattern in which non-mycorrhizal species are better represented in quartzitic habitats. Despite mycorrhizal association is one of the most widespread strategy to deal with

low-nutrient soils, the symbiosis has a cost to the plant and when the nutrient content is very low the costs may outweigh the benefits (Brundrett 1991). Studies in *campo rupestre* have showed a variability of other plant strategies to deal with the low-nutrient soils, such as the sand-binding roots and Vellozioid roots (Abraão et al. 2019, Lambers and Oliveira 2019), which may be more common when nutrient levels are extremely low (Oliveira et al. 2015). This is in consonat with the pattern that we found of the non-mycorrhizal species being better represented in quartzitic habitats, once quartzitic *campo rupestre* is geologically older than ferruginous *campo rupestre*, therefore presenting lower soil nutrient content (Silveira et al. 2020). Thus, at habitats of extremely low-nutrient content, especially phosphorous, the benefits of mycorrhizal symbiosis might not compensate the costs, leading to the non-mycorrhizal species with other nutrient acquisition strategies being more able to be assembled (Brundrett 1991, Oliveira et al. 2015).

Notwithstanding the singularities in the functional structure of each studied habitat, the main PFTs profile provided the indentification of core traits combinations (core PFTs). They can be seen as the minimum or fundamental functional types to be taken into account when planning and monitoring ecological restoration in *campo rupestre*. Restoration projects must aim to reintroduce, at first, species of key functional groups (Montoya et al 2012). In this sense, for the shrubby stratum, the core combinations of traits regard to 1) anemochory, mycorrhizal association, and flowering in both seasons; 2) anemochory, mycorrhizal association, and flowering in dry season; 3) autochory, mycorrhizal association or non-mycorrhizal species, flowering in wet season; and 4) zoochory, mycorrhizal association, flowering and/or fruiting in both seasons. Each of them combined with insect pollination. In the herbaceous stratum, the core combinations of traits regard to 1) wind pollination, zoochory, mycorrhizal association; 2) wind pollination, anemochory, mycorrhizal association; and 3) insect pollination, autochory, non-mycorrhizal species with sandbinding roots. Regarding this last trait combination, specifically for the canga couraçada the combination should be: insect pollination, autochory, and mycorrhizal association.

Dominant species of each core functional type are suggested to be firstly introduced in a restoring planting (Montoya et al 2012), however we stress the importance of the functional redundance when applying this knowledge to ecological restoration. Functional equivalence between dominant and minor species provide maintainence of ecosystem processes under changing environmental conditions (Walker 1992). The

way each species respond to environmental changes can be very unique, even if they belong to the same functional type. A set of species may be similar for some combinations of traits related to some specific ecosystem functions, but different for others, such as those related to their reactions to environmental changes (Walker 1992, Pillar et al 2013). This is particularly important in ecological restoration, as the progressive sequence of the system development is necessarily accompanied by changes of either abiotic and biotic nature. Further considering the occurrence of possible disturbances along time, it is fundamental to build-up a potential diversity of responsiveness, a property of functional redundancy (Pillar et al 2013). Some of the identified core PFTs present even an evident variability in the expression of one of the study selected traits, among species compounding the same group (i.e. mycorrhizal and non-mycorrhizal species, G15). In this way, it is essential to represent both expressions comprised by the PFT. Moreover, not diagnostic traits such as the growth form and leaf phenology presented variation within our defined PFTs, thus possibly affecting species response and/or effect in different ways front certain environmental conditions. Considering this whole panorama and the substantial value in guaranteeing at least some degree of functional redundancy, we, then, suggest the use of more than one species of each of the core PFTs in order to offer a potential variability in species responsiveness to the environmental changes in the course of restoration process. How many species of each core PFT will be enough to guarantee the required redundancy is still an uncertain issue that must be clarified with constant practice and monitoring of restoration plantings. However, studies has been strongly suggesting that it is needed to strive as many species as possible (Temperton et al 2019).

Additionally, attention must be paid to the uniqueness of main PFTs represented by only a single species, as they are strongly more sensitive to species loss (Walker 1992). In our study, this was expressed by a few PFTs in specific habitats, and should be considered when these specific habitats are targets for restoration. The G5 (autochoric species, wind and insect pollinated, non-mycorrhizal, and with sandbinding roots) is represented only by *Rhynchospora ciliolata* in the *canga couraçada*. The G10 (shrubby anemochoric species, insect pollinated, mycorrhizal, with flowering only on the wet season) is represented only by *Microlicia martiana* in the quartzitic grassland, having the complementar role with G8 species in relation to flower period, as herein discussed. Lastly, G15 (shrubby autochoric species, pollinated by insects

and/or birds, mycorrhizal, and flowering only on the wet season) is represented only by *Lippia grata* in the *canga couraçada*. However, in this last case, *canga couraçada* has also the G13 (shrubby autochoric species, pollinated by insects or insects and birds, mycorrhizal, with flowering on both seasons), which is represented by a few more species. Nevertheless, we need to have in mind that in other *campo rupestre* areas, these same groups may be represented by more than one species, what is a field for further investigation.

Conclusions

Our multi-trait approach provided valuable information to improve the understanding of functional patterns in *campo rupestre* ecosystem, in regard to its habitat heterogeneity. Different habitats, and especially different substrate types (quartzitic and ferruginous), showed distinct functional communities. The role of edaphic factors in driving functional structure of plant communities was stressed, as well as the importance of the habitat heterogeneity to compose the whole functional structure of the *campo rupestre* ecosystem. The profiles of main PFTs identified not only singularities of each habitat, but also core PFTs, pointing basic combinations of traits that can guide management practices.

The PFT system here developed and its derived information does not represent the issue endpoint, but, instead, one step towards the comprehension of the functional structure in *campo rupestre* ecosystem with a multi-trait approach of species life-histories, addressed to ecosystem restoration. This approach can be easily replicated to a variety of *campo rupestre* areas, encompassing a variety of habitats, through already reported data, available in the scientific literature. This replication may bring an improved level in the understanding of functional patterns of the *campo rupestre* ecosystem. This approach application is feasible to any other kind of ecosystem, when seeking to classify functional typologies in order to better understand ecological patterns. Finally, but not the lesser, we still need further knowledge on plant species natural history to better understand community assembly and provide solid and long lasting conservation and restoration programs.

Acknowledgements

We thank D. C. Paiva, J. C. da Silveira, M. Jacoby, J. Santiago, D. Pinheiro, C. Rago, L. Becca, T. Bahia, and A.K. Santos for fieldwork and laboratory assistance; I. G.

Zúñiga for assistance in fieldwork and in data information of pollination syndrome of some Velloziaceae species to build the trait matrix; D. Negreiros, P. Viana and J. R. Stehmann for species identification; the Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) Post-graduate Program in Ecology, Conservation and Management of Wildlife for logistical support; the Laboratory of Cell Signalling and Nanobiotechnology/UFMG for providing equipment. VMG thanks Fundação de Amparo a Pesquisa de Minas Gerais (FAPEMIG) for the PhD scholarship, Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for the PhD visiting overseas program scholarship, and the Ecosystem Restoration & Intervention Ecology – University of Western Australia (UWA) research group for collaboration. We thank the support provided by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Fapemig and a special project Vale/FAPEMIG to GWF.

References

- Abrahão, A., Costa, P.D.B., Lambers, H., Andrade, S.A.L., Sawaya, A.C.H.F., Ryan, M.H., & Oliveira, R.S., 2019. Soil types select for plants with matching nutrient-acquisition and -use traits in hyperdiverse and severely nutrient-impooverished campos rupestres and cerrado in Central Brazil. *J. Ecol.* 107: 1302– 1316. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13111>
- Aiello-Lammens, M. E., Slingsby, J. A., Merow, C., Mollmann, H. K., Euston-Brown, D., Jones, C. S., & Silander, J. A., 2017. Processes of community assembly in an environmentally heterogeneous, high biodiversity region. *Ecography* 40, 561– 576. <https://doi.org/10.1111/ecog.01945>
- Barbosa, N.P.U., Fernandes, G.W., Carneiro, M.A.A, Júnior, L.A.C., 2010. Distribution of non-native invasive species and soil properties in proximity to paved roads and unpaved roads in a quartzitic mountainous grassland of southeastern Brazil (rupestrian fields). *Biol. Invasions* 12, 3745–3755. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9767-y>
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2011. *Numerical ecology with R*. Springer Science & Business Media, New York.
- Brundrett, M.C., 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. In: Macfayden A, Begon M, Fitter AH (Eds.) *Advances in ecological research*, vol. 21. London, UK, Academic Press, 171 – 313.

Caminha-Paiva, D., Negreiros, D., Barbosa, M., Fernandes, G.W., 2020. Functional trait coordination in the ancient and nutrient-impooverished campo rupestre: soil properties drive stem, leaf and architectural traits. *Biological Journal of the Linnean Society*.

Callisto, M., Solar, R., Silveira, F.A.O., Saito, V.S., Hughes, R.M., Fernandes, G.W., Gonçalves-Júnior, J.F., Leitão, R.P., Massara, R.L., Macedo, D.R., Neves, F. S., Alves, C.B.M., 2019. A Humboldtian approach to mountain conservation and freshwater ecosystem services. *Front. Environ Sci.* 7, 195. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00195>

Castro, F.S., da Silva, P.G.S., Solar, R., Fernandes, G.W., Neves, F.S., 2020. Environmental drivers of taxonomic and functional diversity of ant communities in a tropical mountain. *Insect Conserv. Divers.* <https://doi.org/10.1111/icad.12415>

Clarke, K.R., Green, R.H., 1988. Statistical design and analysis for a biological effects study. *Mar. Ecol.* 46, 213-226.

Clarke, P.J., Lawes, M.J., Midgley, J.J., Lamont, B.B., Ojeda, F., Burrows, G.E., Enright, N.J., Knox, K.J.E., 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytol.* 197, 19– 35. <https://doi.org/10.1111/nph.12001>

Conceição, A.A., Rapini, A., Carmo, F.F., Britão, J.C., Silva, G.A, Neves, S.P.S., Jacobi, C.M., 2016. Rupestrian grassland vegetation, diversity, and origin. In: Fernandes, G.W. (Ed.), *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 105–127. http://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_6

Cornwell, W.K., Ackerly, D.D., 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecol. Monogr.* 79, 109–126. <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>

Coutinho, E.S., Fernandes, G.W., Berbara, R.L.L., Valério, H.M., Goto, B.T., 2015. Variation of arbuscular mycorrhizal fungal communities along an altitudinal gradient in rupestrian grasslands in Brazil. *Mychorriza* 25, 627–638. <https://doi.org/10.1007/s00572-015-0636-5>

- Coutinho, E.S., Barbosa, M., Beiroz, W., Mescolotti, D.L.C., Bonfim, J.A., Berbara, R.L.L., Fernandes, G.W., 2019. Soil constraints for arbuscular mycorrhizal fungi spore community in degraded sites of rupestrian grassland: Implications for restoration. *Eur. J. Soil Biol.* 90, 51–57. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2018.12.003>
- Cowling, R.M., Mustart, P.J., Laurie, H., Richards, M.B., 1994. Species diversity; functional diversity and functional redundancy in fynbos communities. *S. Afr. J. Sci.* 90, 333-337.
- Cusser, S., Goodell, K., 2013. Diversity and distribution of floral resources influence the restoration of plant–pollinator networks on a reclaimed strip mine. *Restor. Ecol.* 21, 713–21.
- de Carvalho, F., Godoy, E.L., Lisboa, F.J.G., et al., 2014. Relationship between physical and chemical soil attributes and plant species diversity in tropical mountain ecosystems from Brazil. *Journal of Mountain Science* 11, 875–883. <http://doi.org/10.1007/s11629-013-2792-4>
- Farnsworth, K.D., Lyashevskaya, O., Fung, T., 2012. Functional complexity: The source of value in biodiversity. *Ecological Complexity* 11, 46–52. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2012.02.001>
- Fattorini, M., Halle, S., 2004. The dynamic environmental filter model: how do filtering effects change in assembly communities after disturbance? In: Temperton, V.M. et al. (eds) *Assembly rules and restoration ecology – bridging the gap between theory and practice*. Washington, D.C.: Island Press, 96-114.
- Fernandes, G.W., 2016. The megadiverse rupestrian grassland. In: Fernandes, G.W. (Ed.), *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 3–14. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_1.
- Fernandes, G.W., Barbosa, N.P.U., Alberton, B., Barbieri, A., Dirzo, R., Goulart, F., Guerra, T.J., Morellato, L.P.C., Solar, R.R.C., 2018. The deadly route to collapse and the uncertain fate of Brazilian rupestrian grasslands. *Biodivers. Conserv.* 27, 2587–2603. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1556-4>.
- Fernandes, G.W., Toma, T.S.P., Angrisano, P., Overbeck, G., 2016a. Challenges in the restoration of quartzitic and ironstone rupestrian grasslands. In: Fernandes, G.W.

(Ed.), Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 449-478. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_19

Fernandes, G.W., Pedroni, F., Sanchez, M., Scariot, A., Aguiar, L.M.S., Ferreira, G., Machado, R., Ferreira, M.E., Diniz, S., Pinheiro, R., Costa, J.A.S., Dirzo, R., Muniz, F., 2016b. Cerrado: em busca de soluções sustentáveis, Editora Vozes, Rio de Janeiro.

Fernandes, G.W., Bahia, T.O., Alemeida, H.A., Conceição, A.A., Loureiro, C.G., Luz, G.R., Neves, A.C.O., Oki, Y., Pereira, G.C.N., Pirani, J.R., Viana, P.L., Negreiros, D., 2020. Floristic and functional identity of rupestrian grasslands as a subsidy for environmental restoration and policy. *Ecol. Complex.* 43, 100833. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2020.100833>

Ferrari, L. T., Schaefer, C. E. G. R., Fernandes, R. B. A., Mendonça, B. A. F., Gjorup, D. F., Corrêa, G. R., et al., 2016. Thermic and hydric dynamics of ironstone (Canga) and quartzite rupestrian grasslands in the Quadrilátero Ferrífero: the ecological importance of water In: Fernandes, G.W. (Ed.), Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 71–85. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_19

Garcia, Letícia C., Hobbs, R. J., Santos, F. A. M., & Rodrigues, R. R. 2014. Flower and fruit availability along a forest restoration gradient. *Biotropica* 46, 114–123. <https://doi.org/10.1111/btp.12080>

Gillison, A.N., 2013. Plant functional types and traits at the community, ecosystem and world level. In: van der Maarel, E., Franklin, J. (Eds.), *Vegetation ecology*, second ed. John Wiley & Sons, New Jersey, pp. 347–386.

Giulietti, A.M., Pirani, J.R., Harley, R.M., 1997. Espinhaço range region, eastern Brazil In: SD Davis, VH Heywood, O Herrera-MacBryde, J Villa-Lobos, AC Hamilton (Ed.), *Centres of plant diversity: A guide and strategy for their conservation*, WWF/IUCN Cambridge, vol. 3, pp. 397–404.

Grime, J.P., Hodgson, J.G., Hunt, R., 1988. *Comparative plant ecology*. Unwin-Hyman, London, UK.

Goosem, S., Tucker, N.I.J., 2013. *Repairing the rainforest* (second edition). Wet Tropics Management Authority and Biotropica Australia Pty. Ltd. Cairns.

- Gower, J. C., 1983. Comparing classifications. In: Felsenstein, J. (ed) Numerical taxonomy. NATO ASI series, Springer, Berlin, vol. G-1, pp. 137–155.
- Howe, H. F., 2016. Making dispersal syndromes and networks useful in tropical conservation and restoration. *Glob. Ecol. Conserv.* 6, 152–78. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.03.002>
- Hubbell, S. P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press.
- Jacobi, C. M., Carmo, F. F., Vincent, R. C., and Stehmann, J. R., 2007. Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodivers. Conserv.* 16, 2185–2200. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9156-8>
- Kleyer, M., Dray, S., de Bello, F., Lepš, J., Pakeman, R.J., Strauss, B., Thuiller, W., Lavorel, S., 2012. Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? *J. Veg. Sci.* 23, 805–821. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01402.x>
- Lambers, H., Oliveira, R.S., 2019. *Plant Physiological Ecology*, 3rd edn. Cham, Switzerland: Springer.
- Landres, P.B., Morgan, P., Swanson, F.J., 1999. Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecol. Appl.* 9, 1179–1188. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[1179:OOTUON\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[1179:OOTUON]2.0.CO;2)
- Le Stradic, S., Buisson, E., Negreiros, D., Campagne, P., Fernandes, G.W., 2014. The role of native woody species in the restoration of Campos Rupestres in quarries. *Appl. Veg. Sci.* 17, 109–120. <https://doi.org/10.1111/avsc.12058>
- Legendre, P., Anderson, M.J., 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol. Monogr.* 69, 1–24. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0001:DBRATM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0001:DBRATM]2.0.CO;2)
- MacArthur, R., Levins, R., 1967. Limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101, 377–385. <https://www.jstor.org/stable/2459090>
- Montoya, D., Rogers, L., Memmott, J., 2012. Emerging perspectives in the restoration of biodiversity-based ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* 27, 666–72. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.004>

Moraes, D. A., Cavalin, P. O., Moro, R. S., Oliveira, R. A. C., Carmo, M. R. B., & Marques, M. C. M., 2016. Edaphic filters and the functional structure of plant assemblages in grasslands of Southern Brazil. *J. Veg. Sci.* 27, 100–110. <https://doi.org/10.1111/jvs.12331>

Mota, N.F.O., de Paula, L.F., Viana, P.L., 2014. Guia prático de métodos de campo para estudos de flora. *Bocaina Biologia da Conservação* (2ª Ed), Belo Horizonte, MG.

Mota, G.S., Luz, G.R., Mota, N.M., Coutinho, E.S., Veloso, M.D.M., Fernandes, G.W., Nunes, Y.R.F., 2018. Changes in species composition, vegetation structure, and life forms along an altitudinal gradient of rupestrian grasslands in south-eastern Brazil. *Flora* 238, 32–42. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.03.010>.

Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H., 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. New York, John Wiley & Sons.

Negreiros, D., Le Stradic, S., Fernandes, G.W., Rennó, H.C., 2014. CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant Ecol.* 215, 379–388. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0302-6>

Neves, D.M., Dexter, K.G., Pennington, R.T., Bueno, M.L., Miranda, P.L.S., Oliveira-Filho, A.T., 2017. Lack of floristic identity in campos rupestres – a hyperdiverse mosaic of rocky montane savannas in South America. *Flora* 238, 24–31. <http://doi.org/10.1016/j.flora.2017.03.011>

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2020. *Vegan: community ecology package*.

Oliveira, R.S., Galvão, H.C., Campos, M.C.R., Eller, C.B., Pearse, S.J., Lambers, H., 2015. Mineral nutrition of campos rupestres plant species on contrasting nutrient-impooverished soil types. *New Phytol* 205: 1183-1194. <https://doi.org/10.1111/nph.13175>

Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B.E.L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., Shipley, B., Wright, S.J., Soudzilovskaia, N.A., Onipchenko, V.G., van Bodegom, P.M., Frenette- Dussault, C., Weiher, E., Pinho, B.X., Cornelissen, J.H.C., Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Wilson, P.J., Buffa, G., Nyakunga, O.C., Reich, P.B., Caccianiga, M., Mangili, F., Ceriani, R.M., Luzzaro, A., Brusa, G., Siefert, A., Barbosa, N.P.U., Chapin III, F.S., Cornwell, W.K., Fang, J., Fernandes, G.W., Garnier, E., Le Stradic, S., Penuelas, J., Melo, F.P.L., Slaviero, A., Tabarelli, M., Tampucci, D., 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Funct. Ecol.* 31, 444–457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>

Pena, J.C.C., Goulart, F., Fernandes, G.W., Hoffmann, D., Leite, F.S.F., Santos, N.B., Soares-Filho, B., Sobral-Souza, T., Vancine, M.H., Rodrigues, M., 2017. Impacts of mining activities on the potential geographic distribution of eastern Brazil mountaintop endemic species. *Perspect. Ecol. Conserv.* 15, 172-178. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.07.005>

Perea, R. Cunha, J.S., Spadeto, C., Gomes, V.M., Moura, A.L., Rúbia, B., Fernandes, G.W., 2019. Nurse shrubs to mitigate plant invasion along roads of montane Neotropics. *Ecol. Eng.* 136, 193-196, <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.06.024>

Perry, G.L.W., Enright, N.J., Miller, B.P., Lamont, B.B., 2009. Nearest-neighbour interactions in species-rich shrublands: the roles of abundance, spatial patterns and resources. *Oikos* 118, 161–174. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16947.x>

Pillar, V.D., Blanco, C.C., Müller, S.C., Sosinski, E.E., Joner, F., Duarte, L.D.S., 2013. Functional redundancy and stability in plant communities. *J. Veg. Sci.* 24, 963–974. <https://doi.org/10.1111/jvs.12047>

R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Raunkiaer, C., 1934. The life forms of plants and statistical geography. Clarendon Press, Oxford.

Reich, P.R., 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Canad. J. Bot.* 73, 164-174. <https://doi.org/10.1139/b95-020>

Rodrigues, E.L., Jacobi, C.M., Figueira, J.E.C., 2018. Wildfires and their impact on the water supply of a large neotropical metropolis: A simulation approach. *Sci. Total Environ.* 651, 1261-1271. <https://doi:10.1016/j.scitotenv.2018.09.289>

Schaefer, C.E.G.R., Cândido, H.G., Corrêa, G.R., Nunes, J.A., Arruda, D.M., 2016. The physical environment of rupestrian grasslands (Campos rupestres) in Brazil: geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. In: Fernandes, G.W. (Ed.), *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 15-53. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_3

Silveira, F.A.O., Fernandes, G.W., Lemos, J.P., 2013. Seed and seedling ecophysiology of Neotropical melastomataceae: implications for conservation and restoration of savannas and rainforests. *Mo. Bot. Gard.* 99, 82–99. <https://doi.org/10.3417/2011054>

Silveira, F.A.O., Negreiros, D., Ranieri, B.D., Silva, C.A., Araújo, L.M., Fernandes, G.W., 2014. Effect of seed storage on germination, seedling growth and survival of *Mimosa foliolosa* (Fabaceae): implications for seed banks and restoration ecology. *Trop. Ecol.* 55, 385–392. http://tropecol.com/pdf/open/PDF_55_3/09-Silveira%20et%20al..pdf

Silveira, F.A., Negreiros, D., Barbosa, N.P., Buisson, E., Carmo, F.F., Carstensen, D.W., Conceição, A.A., Cornelissen, T.G., Echternacht, L., Fernandes, G.W., Garcia, Q.S., Guerra, T.J., Jacobi, C.M., Lemos-Filho, J.P., Le Stradic, S., Morellato, L.P.C., Neves, F.S., Oliveira, R.S., Schaefer, C.E., Viana, P.L., Lambers, H., 2016. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered *campo rupestre*: a neglected conservation priority. *Plant Soil* 403, 129–152. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2637-8>

Silveira, F.A.O., Dayrell, R.L.C., Fiorini, C.F., Negreiros, D., Borba, E.L., 2020a. Diversification in Ancient and Nutrient-Poor Neotropical Ecosystems: How Geological and Climatic Buffering Shaped Plant Diversity in Some of the World's Neglected Hotspots. In: Rull V, Carnaval AC (eds.) *Neotropical Diversification: Patterns and Processes*. Fascinating Life Sciences, Springer, Cham, pp. 329-368. https://doi.org/10.1007/978-3-030-31167-4_14

- Sokal, R., Michener, C., 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. Univ. Kansas Sci. Bull. 38, 1409–1438.
- Temperton, V.M., Hobbs, R.J., Nuttle, T., Halle, S., 2004. Assembly rules and restoration ecology: Bridging the gap between theory and practice. Washington, D.C.: Island Press.
- Tsakalos, J.L., Renton, M., Riviera, F., Veneklaas, E.J., Dobrowolski, M.P., Mucina, L., 2019. Trait-based formal definition of plant functional types and functional communities in the multi-species and multi-traits context. Ecol. Complex. 40, 100787. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2019.100787>
- Veldman, J.W., Buisson, E., Durigan, G., Fernandes, G.W., Le Stradic, S., Mahy, G., et al., 2015. Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. Front. Ecol. Environ. 13, 154–162. <https://doi.org/10.1890/140270>
- Walker, B., 1992. Biological diversity and ecological redundancy. Conserv. Biol. 6, 18-23. <https://www.jstor.org/stable/2385847>
- Weiher, E., Van Der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O., 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. J. Veg. Sci. 10, 609– 620. <https://doi.org/10.2307/3237076>
- Zappi, D.C., Moro, M.F., Meagher, T.R., Lughadha, E.N., 2017. Plant biodiversity drivers in Brazilian *campos rupestres*: insights from phylogenetic structure. Front. Plant Sci. 8, 2141. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02141>.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Consulted literature of the life history traits of *campo rupestre* species for the trait matrix building of the present study

- Abrahão A, Costa PDB, Lambers H, Andrade SAL, Sawaya ACHF, Ryan MH, Oliveira RS. 2019. Soil types select for plants with matching nutrient-acquisition and -use traits in hyperdiverse and severely nutrient-impooverished campos rupestres and cerrado in Central Brazil. *Journal of Ecology* 762–15
- Abreu, C.R.M, Vieira, M.F. 2004. Os beija-flores e seus recursos florais em um fragmento florestal de Viçosa, sudeste brasileiro. Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Minas Gerais. *Lundiana* 5:129-134.
- Alkimim WO. 2014. Calophyllaceae J. Agardh em Goiás e Tocantins & hypericaceae juss. no Distrito federal, brasil. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Almeida, G.S.S.; Carvalho-Okano, R.M.; Nakajima, J. N. & Garcia, F.C.P. 2014. Asteraceae Dumort nos campos rupestres do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil: Barnadesieae e Mutisieae. *Rodriguésia*, 65: 311-328.
- Alvez, R.J.V. & J. Kolbek. 1994. Plant species endemism in savanna vegetation on table mountains (Campo Rupestre) in Brasil. *Vegetatio* 113: 125-139
- Albuquerque, Lidiamar B.; Aquino, Fabiana G.; Costa, Leila C.; Miranda., Zenilton J.G; Sousa, Simone R. 2013. Espécies de melastomataceae Juss. com potencial para restauração ecológica de mata ripária no Cerrado. *Polibotânica*, 35: 1-19
- Amaral AG, Munhoz CBR, Eugênio CUO, Felfili JM. 2013. Vascular flora in dry-shrub and wet grassland Cerrado seven years after a fire, Federal District, Brazil. *Check List (São Paulo Online)* 9:487–503
- Amorim, B.S. & Alves, M. 2011. Flora da Usina São José, Igarassu, Pernambuco: Myrtaceae. *Rodriguésia* 62: 499-514.
- Andreatta RHP. 2015. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Smilacaceae. *Boletim de Botânica, Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo* 33: 39-44.
- Antunes, D. S. 2013. Fenologia e síndromes de dispersão e polinização de espécies de plantas de campos rupestres quartzíticos em minas gerais. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, MG.
- Anunciação, E. S.; GIMENES, M. 2017. Estudo das interações entre visitantes florais e plantas visitadas, com enfoque nas síndromes florais em uma área antropizada na Bahia. Universidade Estadual de Feira de Santana, BA.
- Appezato-da-Glória B, G Cury, MKM Soares, R Rocha, AH Hayashi 2008 Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. *J Torrey Bot Soc* 135:103–113.
- Approbato AU, Godoy SAP de. 2006. Levantamento de diásporos em áreas de Cerrado no Município de Luiz Antônio, SP. *Hoehnea* 33: 385-401.
- Ataíde ES, Castro PTA, Fernandes GW (2011) Florística e caracterização de uma área de campo ferruginoso no Complexo Minerário Alegria, Serra de Antônio Pereira, Ouro Preto, Minas Gerais, Brasil. *Rev Arv* 35:1265–1275
- Backes, P.; Irgang, B. 2004. Mata Atlântica: as árvores e a paisagem. Porto Alegre: Paisagem do Sul, 396p.

- Barbosa BC, Cappi VS, Ribeiro SP, Fernandes GW. 2014. Avaliação da capacidade de rebrotamento pós-distúrbio das plantas lenhosas típicas dos campos rupestres. *Ecologia Austral* 24: 350–355
- Barônio, G. J., Haleem, M. A., Marsaioli, A. J., & Torezan-Silingardi, H. M. 2017. Characterization of Malpighiaceae flower-visitor interactions in a Brazilian savannah: How do floral resources and visitor abundance change over time. *Flora*, 234, 126–134.
- Barros, Mariluz A. Granja E. 2002. Floração sincrônica e sistemas reprodutivos em quatro espécies de *Kielmeyera* Mart. (Guttiferae). *Acta Botanica Brasilica*, 16: 113-122.
- Batalha, M.A. and W. Mantovani. 2000. Reproductive phenological patterns species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and the woody floras. *Rev Bras Biol* 60: 129-145.
- Batalha, M., Martins, F. 2002. The Vascular Flora Of The Cerrado In Emas National Park (Goiás, Central Brazil). *SIDA, Contributions to Botany*, 20: 295-311.
- Borges, R.A.X.; Forzza, R.C. 2008. A tribo Astereae (Asteraceae) no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Boletim de Botânica*, 26: 131-154.
- Borges, Rodrigo L., Jardim, Jomar G., & Roque, Nádia. 2017. Rubiaceae na Serra Geral de Licínio de Almeida, Bahia, Brasil. *Rodriguésia*, 68(2), 581-621
- Bringel Jr, JBA. 2007. A tribo Heliantheae Cassini (Asteraceae) na bacia do rio Paranã (GO, TO). Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, DF.
- Brito, JC. 2011. Efeitos Do Fogo Sobre A Vegetação Em Duas Áreas De Campo Rupestre Na Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Feira de Santana, BA.
- Caliari, CP. 2013. Estudos em Myrtaceae do Estado de São Paulo: *Myrcia* seção *Gomidesia*. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, SP.
- Camargo, EA. 2008. O Gênero *Leandra*, Seções *Carassanae*, *Niangae* E *Secundiflorae* (Melastomataceae) No Paraná. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.
- Campos, BC. 2005. A família Melastomataceae nos campos rupestres e cerrados de altitude do Parque Estadual do Ibitipoca, Lima Duarte, MG, Brasil. Dissertação de mestrado, Escola Nacional de Botânica Tropical, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, RJ.
- Capucho, LC. 2008. Estrutura do capítulo e suas implicações na reprodução de *Lucilia lycopodioides* (Less.) Freire (Asteraceae, Asteroideae). Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP.
- Cardoso, Pedro Henrique, Cabral, Andressa, Santos-Silva, Fernanda, Salimena, Fátima Regina Gonçalves. 2020. Verbenaceae no Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia*, 71, e03072018.
- Cardozo, A.L. 2017. O gênero *Eryngium* L. (Apiaceae, Saniculoideae) no estado do Paraná. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Paraná, PR.
- Carvalho PER. 2009. *Carvalho-do-Cerrado Roupala montana*. Comunicado técnico 223, Embrapa.

- Carvalho, P.E.R. 2014. Espécies arbóreas brasileiras / Paulo Ernani Ramalho Carvalho. - Brasília, DF: Embrapa informações Tecnológica; Colombo, PR: Embrapa Florestas, 634 p. Il color; (Coleção espécies Arbóreas, v.5).
- Carvalho-Okano, R. M. 2005. Celastraceae. In: Wanderley, M. das G. L.; Shepherd, G. J.; Melhem, T. S.; Giuliatti, A. M. (Ed.). Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. São Paulo: FAPESP: RiMa, v. 4, p. 185-194.
- Cavalcanti, T., Graham, S. 1996. *Diplusodon bolivianus* sp. nov. (Lythraceae), the First Report of the Genus for Bolivia. *Novon*, 6(3), 253-255.
- Cavalcanti, T.; Rua, G. 2008. Inflorescence patterns in the woody Brazilian genus *Diplusodon* (Lythraceae). *Flora*, 203: 261-271.
- Cavallin EKS. 2014. Influência de fatores biológicos e históricos no tempo de descrição das espécies de angiospermas do cerrado. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Cezarotto, Verciane Schneider. 2009. Influência da sazonalidade nos constituintes químicos, atividade antimicrobiana e antioxidante das partes aéreas de *Baccharis articulata* (Lam) Pers e *Achyrocline satureioides* (Lam.) DC. 113 f. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria.
- Cheib AL, Garcia QS. 2012. Longevity and germination ecology of seeds of endemic Cactaceae species from high-altitude sites in south-eastern Brazil. *Seed Sci Res* 21:45–53
- Coe-Teixeira, Beulah. 1980. Lauráceas Do Gênero *Ocotea*, Do Estado De São Paulo. *Rodriguésia* 32(52): 55-190.
- Contro, F. L., Nakajima, J. N. 2017. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Asteraceae – Eupatorieae. *Boletim De Botânica*, 35: 113-162.
- Correa, I., Pirani, J. 1999. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Umbelliferae (Apiaceae). *Boletim De Botânica* 18: 61-68.
- Costa, ACG. 2017. Atributos florais e transição entre polinização abiótica e biótica em espécies de *Rhynchospora* Vahl (Cyperaceae). Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, PE.
- Cury, G. 2008. Sistemas subterrâneos de Asteraceae do Cerrado paulista: abordagens anatômica, ecológica e reprodutiva. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz Queiroz, Piracicaba, SP.
- Dangelis, ASR. 2015. Subsídios ao manejo extrativista sustentável de Cataia - *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) Landrum (MYRTACEAE). Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Paraná, PR.
- D'angelis, A.S.R., Negrelle, R.R.B. 2014. *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) Landrum: aspectos botânicos, ecológicos, etnobotânicos e farmacológicos. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais* 16: 607-617.
- Oliveira, DV. 2017. Aspectos da história de vida de *Arthroceres glaziovii* (K.Schum.) N.P.Taylor & Zappi (Cactaceae), uma espécie endêmica do Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Ouro Preto, MG.
- das Graças Vidal, M., da Silva Santana, N., Vidal, D. 2008. Flora apícola e manejo de apiários na região do recôncavo sul da Bahia. *Revista Acadêmica Ciência Animal* 6(4): 503-509.

- Deble LP. 2007. O gênero *Achyrocline* (LESS.) DC. (Asteraceae: Gnaphalieae) no Brasil. Tese (Doutorado). Universidade Federal de Santa Maria, RS.
- De Castro Oliveira, Elisabete. 1980. Cyperaceae Juss. — Morfologia dos aquênios de gêneros ocorrentes no Brasil. *Rodriguésia* 32: 327–405.
- de Souza, F. S., Jardim, J. G., Coelho, A. A. D. O. P. 2016. Flora da Bahia: Guapira (Nyctaginaceae). *SITIENIBUS* série Ciências Biológicas, 16.
- Deus, FF. 2014. Sucessão, composição florística e biologia da polinização de uma comunidade vegetal do cerrado, Uberlândia, Minas Gerais. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Uberlândia, MG.
- Dias-Melo, R., Moreira Ferreira, F., & Campostrini Forzza, R. 2009. Panicoideae (Poaceae) no Parque Estadual de Ibitipoca, Minas Gerais - Brasil. *Boletim De Botânica*, 27: 153-187.
- D'Oliveira PS, Brighenti AM, Oliveira VM, Miranda JEC. 2018. Plantas Tóxicas em Pastagens: Camará (*Lantana camara* L.) – Família Verbenaceae. Comunicado técnico 87, Embrapa, Juiz de Fora, MG.
- Durigan G, Pilon NAL, Assis GB, Souza FM, Baitello JB. 2018. Plantas pequenas do cerrado : biodiversidade negligenciada. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, 720 p.
- Dutra, Valquíria Ferreira, Garcia, Flávia Cristina Pinto, & Lima, Haroldo Cavalcante de. 2008. Mimosoideae (Leguminosae) Nos Campos Rupestres Do Parque Estadual Do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 59: 573-585
- Dutra, VF. 2009. Diversidade de *Mimosa* L. (Leguminosae) nos campos rupestres de Minas Gerais: taxonomia, distribuição geográfica e filogeografia. Tese de doutorado, Universidade Federal de Viçosa, MG.
- Egea, MM. 2011. As tribos Barnadesieae e Mutisieae s.l. (Asteraceae) no Estado de São Paulo, Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Endress P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press. ISBN 0521 420881, 420p.
- Faegri, K., & Van der Pijl, L. 1979. A short history of the study of pollination ecology. *The Principles of pollination ecology*, 1-77.
- Feliciano, E. A., & Salimena, F. R. G. 2011. Solanaceae na Serra Negra, Rio Preto, Minas Gerais. *Rodriguésia* 62: 55-76.
- Fiedler, N. C.; Azevedo, I. N. C.; Rezende, A. V.; Medeiros, M. B.; Ventuoli, F. Efeito de incêndios florestais na estrutura e composição florística de uma área de cerrado sensu stricto na Fazenda Água Limpa, DF. *Revista Árvore* 28: 129-138.
- Figueiredo, M.A.; Lana, Z.M.O.; Baêta, H.E.; Kozovits, A.R. 2009. Crescimento e desenvolvimento de rebrotas de espécies dos campos ferruginosos após a passagem do fogo. *Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil*.
- Francener, A., De Almeida, R. F., & MAMEDE, M. C. H. 2017. Taxonomic novelties in *Byrsonima* (Malpighiaceae) from the state of Minas Gerais, Brazil. *Phytotaxa* 291: 133-140.
- Franco, IM. 2014. Asteraceae do Parque Estadual do Biribiri, Diamantina, Minas Gerais: Barnadesieae, Mutisieae *sensu lato*, Astereae e Senecioneae. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Uberlândia, MG.

- Freitas, L., & Sazima, M. 2006. Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 465-516.
- Freitas, Maria de Fátima, Kinoshita, Luiza Sumiko. 2015. Myrsine (Myrsinoideae-Primulaceae) no sudeste e sul do Brasil. *Rodriguésia*, 66: 167-189.
- Funch, Ligia Silveira; Barroso, Graziela Maciel. 1999. Revisão taxonômica do gênero *Periandra* Mart. ex Benth. (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae). *Brazilian Journal of Botany* 22: 539-564.
- Garcia, LC. 2007. Fenologia de espécies da canga em Barão de Cocais, Quadrilátero ferrífero de Minas Gerais. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais, MG.
- Garcia, L. C., Hobbs, R. J., Ribeiro, D. B., Tamashiro, J. Y., Santos, F. A., Rodrigues, R. R. 2016. Restoration over time: is it possible to restore trees and non-trees in high-diversity forests?. *Applied Vegetation Science* 19: 655-666.
- Garcia, LC, Barros, FV, Lemos-filho, JP. 2017. Environmental drivers on leaf phenology of ironstone outcrops species under seasonal climate. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 89: 131-143.
- Gomes, V. M., Negreiros, D., Fernandes, G. W., Pires, A. C., Silva, A. C., Le Stradic, S. 2018. Long-term monitoring of shrub species translocation in degraded Neotropical mountain grassland. *Restoration Ecology*, 26: 91-96.
- Gottsberger G. 1989. Bees pollination and flowering rhythm of *Annona* sp. (Annonaceae) in Brazil. *Plant systematics and Evolution* 167: 165-187.
- Gouvêa, Ana Paula de Moraes Lira, Valls, José Francisco Montenegro, Oliveira, Regina Célia de. 2020. *Paspalum* (Poaceae) das formações savânicas e campestres do Parque Ecológico Bernardo Sayão, Distrito Federal, Brasil. *Rodriguésia* 71, e04572018.
- Grombone-Guaratini, M.T.; Nascimento, A.A., Santos-Goncalves, A.P. 2011. Floração e frutificação de *Aulonemia aristulata*: uma espécie de bambu lignificado ginomonóica da Floresta Atlântica no Brasil. *Rev. bras. Bot.* 34: 135-140.
- Groppo, M., Pirani, J. 2005. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Aquifoliaceae. *Boletim De Botânica*, 23: 257-265.
- Guedes, JS. 2012. Levantamento florístico das espécies de Xyridaceae ocorrentes na Serra do Cabral, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de mestrado, Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, SP.
- Guerta, R. S., Lucon, L. G., Motta-Junior, J. C., Vasconcellos, L. A. D. S., Figueiredo, R. A. D. 2011. Bird frugivory and seed germination of *Myrsine umbellata* and *Myrsine lancifolia* (Myrsinaceae) seeds in a cerrado fragment in southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 11: 59-65.
- Hattori, EKO. 2013. Filogenia Molecular Da Subtribo Disynaphiinae (Eupatorieae: Asteraceae), Tratamento Taxonômico E Sinopse De *Symphypappus*, E Anatomia Floral Do Clado *Grazielia/Symphypappus*. Tese de doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG.
- Hayashi, AH. 2003. Morfo-Anatomia De Sistemas Subterrâneos De Espécies Herbáceo-Subarbustivas E Arbóreas, Enfatizando A Origem Das Gemas Caulinares. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

- Heiden, Gustavo, Baumgratz, José Fernando Andrade, Esteves, Roberto Lourenço. 2012. Baccharis subgen. Molina (Asteraceae) no estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia*, 63: 649-687.
- Jacobi, C. M., do Carmo, R. M., Oliveira, R. S. 2000. The reproductive biology of two species of *Diplusodon* Pohl (Lythraceae) from Serra do Cipó, southeastern Brazil. *Plant Biology*, 2: 670-676.
- Jacobi, C., Antonini, Y. 2008. Pollinators and defence of *Stachytarpheta glabra* (Verbenaceae) nectar resources by the hummingbird *Colibri serrirostris* (Trochilidae) on ironstone outcrops in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 301-308.
- Jacobi, C. M., Carmo, F. F. D. 2011. Life-forms, pollination and seed dispersal syndromes in plant communities on ironstone outcrops, SE Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 25: 395-412.
- Jung-Mendaçolli, S.L. (coord.) 2005. Myrsinaceae In: Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Melhem, T.S., Martins, S.E., Kirizawa, M., Giullietti, A.M. (eds.) *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Instituto de Botânica, São Paulo, vol. 4, pp: 279-300.
- Júnior MCS. Livro 100 brazilian savanna trees - Cerrado sensu stricto: A field guide - Manoel Cláudio Da Silva Júnior
- Kalita, S., Kumar, G., Karthik, L., Rao, K. V. B. 2012. A Review on Medicinal Properties of *Lantana camara* Linn. *Research Journal of Pharmacy and Technology*, 5: 711-715.
- Kameyama, C. 1995. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Acanthaceae. *Boletim De Botânica*, 14: 181-206.
- Kuhlmann, M. 2012. Frutos e Sementes do Cerrado atrativos para fauna: guia de campo. Christopher Fagg (colaborador). Brasília, Ed. Rede de sementes do Cerrado, 360 p.
- Kutschenko, DC. 2009. Fenologia e caracterização de frutos e sementes de um cerrado sensu stricto, Jardim Botânico de Brasília, Distrito Federal, Brasil, com ênfase nas espécies com síndrome ornitócorica. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, DF.
- Lafetá, R.C.A. 1998. Taxonomia das espécies lenhosas de *Solanum* (Solanaceae) da Reserva Biológica de Santa Cândida, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de Mestrado, Museu Nacional. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ.
- Landrum, L. R. 2003. A revision of the *Psidium salutare* complex (Myrtaceae). *SIDA, Contributions to Botany*, 1449-1469.
- Le stradic, S. 2012. Composition, phenology and restoration of campo rupestre mountain grasslands - Brazil. Tese de doutorado (Cotutella): Universidade Federal de Minas Gerais, Minas gerais, Brasil; e Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, França.
- Leite PO. 2015. Influência da poluição aérea na atividade biológica de *Cyrtocymura scorpioides* (LAM) H.ROB. (Asteraceae). Dissertação de mestrado, Universidade do Vale do Paraíba, São José dos Campos, SP.
- Lemes, FOA. 2009. Relações florísticas, fitossociológicas e aspectos edáficos de comunidades de campos rupestres da Serra do Itacolomi e Serra do Ouro Branco, MG. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Ouro Preto, MG.
- Lima, DFS. 2017. Estudos filogenéticos e taxonômicos em *Myrcia* dc. *sensu lato* (Myrtaceae), com ênfase no clado Guianensis. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, SP.

- Lima CT, Neto AEF, Giulietti AM, Mota NFO, Braga RP, Viana PL. 2016. Guia de plantas para recuperação de áreas degradadas nas cangas do quadrilátero ferrífero de Minas Gerais. Fortaleza, CE: Fundação Brasil Cidadão.
- Lima T, do Carmo MRB. 2016. Fenologia Da Flora Dos Campos Rupestres Do Parque Estadual Do Guartelá, Município De Tibagi, Paraná. XXV Encontro Annual da Iniciação Científica. Universidade Estadual de Ponta Grossa, PR.
- Loeuille, B., Agostini Mittelstaedt, C., Semir, J., Pirani, J. R. 2013. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Compositae - Gnaphalieae e Inuleae. Boletim De Botânica, 3: 13-25.
- Longhi-Wagner, Hilda Maria, Araújo, Ana Claudia. 2014. Flora fanerogâmica da Serra do Ouro Branco, Minas Gerais, Brasil: Cyperaceae. Rodriguésia, 65: 369-404.
- Lorenzi, H. 2002. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. 4 ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, v.2, 368 p.
- Lorencini, T. S., Okano, R. D. C., Gonçalves, A. P. S., Nakajima, J. N. 2017. Taxonomic studies of the genus *Echinocoryne* H. Rob.(Asteraceae, Vernonieae) in Brazil. Iheringia, Série Botânica, 72: 16-32.
- Macedo, DG. 2018. Estudo químico e atividade antifúngica dos óleos essenciais de duas espécies de *Psidium* L. em função da sazonalidade e em diferentes fases fenológicas. Tese de doutorado, Universidade Federal Rural de Pernambuco, PE.
- Machado, WJ. 2018. Fenologia Da Vegetação Em Áreas De Areias Brancas No Parque Nacional Serra De Itabaiana, Sergipe, Brasil. Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos, SP.
- Marques, D. 2013. Heliantheae s.l e Vernonieae do Parque Estadual do Biribiri, Diamantina, MG. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Uberlândia, MG.
- Marques, Danilo, & Nakajima, Jimi Naoki. (2015). Heliantheae s.l. (Asteraceae) do Parque Estadual do Biribiri, Diamantina, Estado de Minas Gerais, Brasil. Hoehnea, 42: 41-58.
- Martens, Leda Afonso. 2008. Flores da Serra da Calçada; versão para o inglês de Rosy Mary dos Santos Isaías. Belo Horizonte: Editora UFMG, 478p.
- Martinelli, I. G., & Mello-Silva, R. 2015. Acanthaceae do Parque Estadual de Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. Boletim De Botânica, 33: 7-13.
- Martins, Sebastião Venâncio, Ribeiro, Guido Assunção, Silva Junior, Wilson Marcelo da, & Nappo, Mauro Eloi. (2002). REGENERAÇÃO PÓS-FOGO EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL NO MUNICÍPIO DE VIÇOSA, MG. Ciência Florestal, 12(1), 11-19.
- Martins, CR. 2006. Caracterização E Manejo Da Gramínea *Melinis minutiflora* P. Beauv. (Capim-Gordura): Uma Espécie Invasora Do Cerrado. Tese de doutorado, Universidade de Brasília, DF.
- Martins, AR. 2009. Morfoanatomia, germinação e perfil químico de espécies de *Smilax* L. (Smilacaceae). Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Massi, KG. 2014. Efeitos Da Adição De Nutrientes Em Espécies Arbóreas E Herbáceas De Cerrado. Tese de doutorado, Universidade de Brasília, DF.
- Meira Junior, Milton Serpa de, Pereira, Israel Marinho, Machado, Evandro Luiz Mendonça, Mota, Sílvia da Luz Lima, Ribeiro, Pedro Sousa Silva de Paula, Otoni, Thiago José Ornelas.

2017. Impacto do Fogo em Campo Sujo no Parque Estadual do Biribiri, Minas Gerais, Brasil. *Floresta e Ambiente* 24, e00110814.
- Meira Neto, João Augusto Alves, Martins, Fernando Roberto, Valente, Gilmar Edilberto. 2007. Composição florística e espectro biológico na Estação Ecológica de Santa Bárbara, estado de São Paulo, Brasil. *Revista Árvore*, 31: 907-922.
- Mello-Silva R, Lopes JDC, Pirani JR. 2012. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Annonaceae. *Bol. Bot. Univ. São Paulo, São Paulo*, v. 30, n. 1, p. 37-56.
- Messias, Maria Cristina Teixeira Braga, Leite, Mariangela Garcia Praça, Meira-Neto, João Augusto Alves, Kozovits, Alessandra Rodrigues. 2011. Life-form spectra of quartzite and itabirite rocky outcrop sites, Minas Gerais, Brazil. *Biota Neotropica*, 11: 255-268.
- Messias, M. C. T. B., Tonaco, A. C., Meira Neto, J. A. A., Leite, M. G. P. 2012. Levantamento florístico de um campo rupestre ferruginoso na Serra de Antonio Pereira, Ouro Preto, Minas Gerais. *MG.BIOTA, Belo Horizonte*, v.5, n.3, pp 4-18.
- Meguro, M.; Pirani, J.R.; Mello-Silva, R. & Giuliatti, A.M. 1996. Caracterização florística e estrutural de matas ripárias e capões de altitude da Serra do Cipó, Minas Gerais. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 15: 13-29.
- Mioduski J, Moro RS. 2011. Grupos funcionais da vegetação campestre de Alagados, Ponta Grossa, Paraná. *IHERINGIA* 66: 241-256.
- Vieira, Roberto Fontes, Camillo, Julceia, Coradin, Lidio (Eds.). 2016. Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: Plantas para o Futuro: Região Centro-Oeste. Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade.
- Monge, M., Volet, D.P., Anderberg, A., Semir, J. 2017. Disentangling the identity of *Pterocaulon rugosum* and *P. alopecuroides* (Asteraceae, Inuleae), with a description of a new species. *Nordic Journal of Botany*.
- Moraes, A. C. da S. 2011. Fenologia, síndromes de polinização e dispersão e potencial hídrico de espécies lenhosas de cerrado, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. Dissertação (Mestrado Acadêmico em Botânica)- Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana.
- Morais, Patrícia Oliveira; Lombardi, Julio Antonio. 2006. A família Myrtaceae na reserva particular do patrimônio natural da Serra do Caraça, Catas Altas, Minas Gerais, Brasil. *Lundiana* 7: 3-32.
- Moreira, GL. 2013. A tribo Vernonieae Cass. (Asteraceae) na Serra Dourada, Goiás, Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Goiás, GO.
- Mota, GS. 2012. Variação na estrutura, na composição florística e nas formas de vida ao longo de um gradiente altitudinal na Cadeia do Espinhaço. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Montes Claros, MG.
- Mota, Michelle Christine de Almeida, Pastore, José Floriano Barêa, Marques Neto, Roberto, Harley, Raymond Mervyn, & Salimena, Fátima Regina. 2017. Lamiaceae na Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia*, 68: 143-157.
- Mourão, F. A., F. F. Carmo, P. Ratton, and C. M. Jacobi. 2006. Hospedeiras de *Struthanthus flexicaulis* (Loranthaceae) em campos rupestres ferruginosos no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. *Lundiana* 7: 103– 109

- Neri, Andreza Viana, Soares, Michellia Pereira, Meira Neto, João Augusto Alves, Dias, Luiz Eduardo. 2011. Espécies de cerrado com potencial para recuperação de áreas degradadas por mineração de ouro, Paracatu-MG. *Revista Árvore* 35: 907-918.
- Neto, J. A. A. M., Martins, F. R. e Valente, G. E. 2007. Composição florística e espectro biológico na estação ecológica de Santa Bárbara, estado de São Paulo, Brasil. *Revista Árvore*, Viçosa-MG, v.31, n.5, p.907-922.
- Neves, Sâmia Paula Santos; Conceição, Abel Augusto. 2010. Campo rupestre recém-queimado na Chapada Diamantina, Bahia, Brasil: plantas de rebrota e sementes, com espécies endêmicas na rocha. *Acta Botanica Brasilica* 24: 697-707.
- Nucci, M., Alves-Junior, V. V. 2017. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Campomanesia adamantium* (Cambess.) o. Berg-myrtaceae em área de cerrado no sul do Mato Grosso do Sul, Brasil. *Interciencia* 42: 127-131.
- Ogasawara, H. A., Roque, N. 2015. Flora da Bahia: Asteraceae–Subtribo Vernoniinae. *Sitientibus série Ciências Biológicas* 15(10.13102).
- Oliveira, Regina C., & Valls, José F.M.. 2002. Taxonomia de *Paspalum* L., grupo *Linearia* (Gramineae - Paniceae) do Brasil. *Brazilian Journal of Botany* 25: 371-389.
- Oliveira, P. E., Gibbs, P. E., Barbosa, A. A. 2004. Moth pollination of woody species in the Cerrados of Central Brazil: a case of so much owed to so few?. *Plant Systematics and Evolution* 245: 41-54.
- Oliveira RS, Galvão HC, Campos MCR, Eller CB, Pearse SJ, Lambers H (2015) Mineral nutrition of campos rupestres plant species on contrasting nutrient-impooverished soil types. *New Phytol* 205: 1183-1194.
- PARO, Sonielle Pereira. 2013. Influência de fatores abióticos na diversidade de espécies do estrato herbáceo-subarbustivo em Cerrado, FLORA de Paraopeba, MG – Viçosa, MG. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- Pereira, CC. 2018. Fenologia, herbivoria e dinâmica de redes em Malpighiaceae. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de São João Del Rei, MG.
- Pereira, Pedro Habibe; Mansano, Vidal de Freitas. 2008. Estudos taxonômicos da tribo Tecomeae (Bignoniaceae) no Parque Nacional do Itatiaia, Brasil. *Rodriguésia*, 59: 265-289.
- Peres, MK. 2016. Estratégias De Dispersão De Sementes No Bioma Cerrado: Considerações Ecológicas E Filogenéticas. Tese de doutorado, Universidade Federal de Brasília, DF.
- Pessôa, CS. 2012. *Ruellia* L. (Acanthaceae) no Estado de Minas Gerais, Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Ouro Preto.
- Pilon NAL, Udulutsch RG, Duringan G. 2015. Padrões fenológicos de 111 espécies de Cerrado em condições de cultivo. *Hoehnea* 42(3): 425-443
- Pordeus, SM. 2016. Estudos taxonômicos e síndromes de dispersão de Malvoideae Burnett (Malvaceae) no agreste paraibano, nordeste do Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual da Paraíba, Campina Grande, PB.
- Prada, Manrique, Onildo J. Marini-Filho, and Peter W. Price. 1995. Insects in Flower Heads of *Aspilia Foliacea* (Asteraceae) after a Fire in a Central Brazilian Savanna: Evidence for the Plant Vigor Hypothesis. *Biotropica* 27: 513-18.

- Pscheidt AC. 2011. A Tribo Hippomaneae A. Juss. ex Bartl. (Euphorbiaceae s.s.) no Estado de São Paulo. Dissertação de mestrado, Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, SP.
- Pscheidt AC. 2015. O gênero *Microstachys* A. Juss. e a tribo Hippomaneae (Euphorbiaceae). Tese de doutorado, Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, SP.
- Ramos, MBC. 2014. Fitossociologia E Caracterização Biotécnica Do Estrato Arbustivo De Fragmentos De Mata Ripária No Parque Estadual Serra Do Ouro Branco/MG. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Ouro Preto, MG.
- Ramos, DM. 2010. Comportamento fenológico de gramíneas em um campo sujo de Cerrado: da indução de floração a emergência de plântulas. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, DF.
- Rando, Juliana Gastaldello, Pirani, José Rubens. 2011. Padrões de distribuição geográfica das espécies de *Chamaecrista* sect. *Chamaecrista* ser. *Coriaceae* (Benth.) H. S. Irwin & Barneby, Leguminosae - Caesalpinioideae. *Brazilian Journal of Botany*, 34: 499-513.
- Ribeiro, J. F., Walter, B. M. T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. p. 89-166. In: Sano, S. M., Almeida, S. P. de. (ed.) *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa-CPAC : Planaltina. 556p.
- Ribeiro, JHC. 2013. A vegetação lenhosa sobre solos quartzíticos na Serra Negra (Rio Preto, MG): estrutura, diversidade e gradientes ambientais. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Juiz de Fora, MG.
- Ribeiro, RC. 2016. Morfologia e anatomia de frutos e sementes de Melastomataceae Juss.: abordagens taxonômicas, filogenéticas e ecofisiológicas. Tese de doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais.
- Ribeiro, J. F., Peres, M. K., Santos, D. da S., Sampaio, A. B., Ogata, R. S., Souza, R. M., Oliveira, M. C. de, et al. 2018. Época de coleta de frutos e sementes nativos para recomposição ambiental no bioma Cerrado. *Embrapa Cerrados*, 74.
- Rocha, Antônio Elielson Sousa da, Miranda, Izildinha de Souza, Costa Neto, Salustiano Vilar da. 2014. Composição florística e chave de identificação das Poaceae ocorrentes nas savanas costeiras amazônicas, Brasil. *Acta Amazonica* 44: 301-314.
- Rodrigues, G.A., Souza, W.C., Godinho, M.G.C., Ferreira, H.D., Vila Verde, G.M.. 2015. Determinação de parâmetros farmacognósticos para as folhas de *Erythroxylum suberosum* A. St.-Hilaire (Erythroxylaceae) coletadas no município de Goiânia, GO. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais* 17: 1169-1176.
- Rodrigues, LC, & Rodrigues, M. 2014. Flowers visited by hummingbirds in the open habitats of the southeastern brazilian mountaintops: species composition and seasonality. *Brazilian Journal of Biology*, 74: 659-676.
- Rolim, Samir Gonçalves; Menezes, Luis Fernando Tavares de; Srbek-Araujo, Ana Carolina (Eds). 2016. *Floresta Atlântica de Tabuleiro: diversidade e endemismos na Reserva Natural Vale*. Editora Rupestre.
- Roque, N., Pirani, J. 1997. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Compositae - Barnadesieae e Mutisieae. *Boletim De Botânica* 16: 151-185.
- Roque, N., Carvalho, V. C. 2011. Estudos taxonômicos do gênero *Calea* (Asteraceae, Neurolaeneae) no estado da Bahia, Brasil. *Rodriguésia* 62(3): 547-561.

- Rotman, Alicia D. 2006. *Lantana lundiana* y *L. velutina* (Verbenaceae), nuevos registros para Argentina y Paraguay. *Darwiniana* 44: 514-518.
- Salimena-Pires, F., Giuliatti, A. 1998. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Verbenaceae. *Boletim De Botânica* 17: 155-186.
- Sampaio, Alexandre Bonesso; Ribeiro, José Felipe; Souza, Fabiana; Nehme, Lais; Rocha, Gustavo. 2019. Ervas e Arbustos para Restauração do Cerrado: Semeadura Direta. Brasília: Editora Rede de Sementes do Cerrado, 95 p.
- Sano, Paulo Takeo. 1996. Fenologia de *Paepalanthus hilairei* Koern., *P. polyanthus* (Bong.) Kunth e *P. robustus* Silveira: *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* Koern. - Eriocaulaceae. *Acta Botanica Brasilica* 10: 317-328.
- Sano, P.T. Giuliatti, A.M. (coords.). 2012. Eriocaulaceae In: Wanderley, M.G.L., Martins, S.E., Romanini, R.P., Melhem, T.S., Shepherd, G.J., Giuliatti, A.M., Pirani, J.R., Kirizawa, M., Melo, M.M.R.F., Cordeiro, I., Kinoshita, L.S. (eds.) *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Instituto de Botânica, São Paulo, vol. 7, pp: 173-200.
- Santana, Hellen Cristina Dias. 2013. Caracterização química do óleo essencial de *Baccharis reticularia* DC. (Asteraceae) em função de diferentes procedências e da sazonalidade no Distrito Federal. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, DF.
- Santos, LB. 2016. Sistemática E Filogenia De *Maytenus* Molina (Celastraceae) Na Região Neotropical. Tese de doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Santos, Matheus Fortes, Sano, Paulo Takeo. 2012. Flora fanerogâmica da Serra do Ouro Branco, Minas Gerais: Myrtaceae. *Rodriguésia* 63: 1065-1083.
- Scolforo JRS, Loeuille BFP, Altoé TF. 2012. Caracterização da candeia. In: Scolforo JRS, Oliveira AD, Davide AC (eds) *O manejo sustentável da candeia: o caminhar de uma nova experiência florestal em Minas Gerais*. Lavras: UFLA; p. 19-27.
- Shimizu, G. H., Yamamoto, K. 2012. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Vochysiaceae. *Boletim De Botânica* 30: 57-61.
- Shivanna, K. R., Ram, H. M. 1993. Pollination biology: contributions to fundamental and applied aspects. *Current Science* 65: 226-233.
- Silva, AP. 1995. Biologia reprodutiva e polinização de *Palicourea rigida* H.B.K. (Rubiaceae). Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, DF.
- Silva, JS. 2014. Padrões Fenológicos No Distrito Federal: Congruência Entre Dados De Herbário E Estudos Em Campo. Tese de doutorado, Universidade de Brasília, DF.
- Silva, L da. 2017. Dimorfismo floral: viabilidade do pólen, sementes e morfoanatomia de plântulas de *Erythroxylum suberosum* A. St.-Hil. (Erythroxylaceae). Tese de doutorado, Universidade Federal de Lavras, MG.
- Silva, Carlos Eduardo Pinto da; Watanabe, Maurício; Brito, Rafael Melo de; Giannini, Tereza Cristina. 2018. Sistemas de polinização nas Cangas de Carajás - Relatório final do projeto Biodiversidade e Mineração. Belém, ITV, 33 p.
- Silva, Gustavo Henrique Lima da; Teles, Aristônio M.. 2018. *Calea* (Asteraceae, Neurolaeneae) no estado de Goiás, Brasil. *Rodriguésia*, 69: 1851-1875.
- Silvério, Divino Vicente; Lenza, Eddie. 2010. Fenologia de espécies lenhosas em um cerrado típico no Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica* 10: 205-216.

- Smith, L.B., Downs, R.J. 1966. Solanáceas. In: Reitz, P.R.(ed.). Flora ilustrada catarinense. Parte 1. Itajaí, Santa Catarina. 321pp.
- Soares, N. C.; Morellato, L. P. C. 2018. Crepuscular pollination and reproductive ecology of *Trembleya laniflora* (Melastomataceae), an endemic species in mountain rupestrian grasslands. *Flora* 238: 138-147.
- Soudzilovskaia NA, van Bodegom PM, Terrer C et al. 2019. Global mycorrhizal plant distribution linked to terrestrial carbon stocks. *Nature Communications* 10: 5077.
- Souza, V. C.; Lorenzi, H. 2012. Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III. Nova Odessa.
- Spiller, C. 2019. Biometria, incidência de fungos, sintomas de deficiências em macronutrientes e alelopatia em *Kielmeyera coriacea* Mart & Zucc. e *Kielmeyera grandiflora* (Wawra) Saddi (Calophyllaceae). Tese de doutorado, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, MT.
- Tannus, João L. S., Assis, Marco A., Morellato, L. Patrícia C. 2006. Fenologia reprodutiva em campo sujo e campo úmido numa área de Cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina - SP. *Biota Neotropica*, 6 (3): <https://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032006000300008>
- Teixeira, Luciana Almeida Gomes, Machado, Isabel Cristina. 2000. Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 14(3): 347-357.
- Torezan-Silingardi, HM. 2007. A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, SP.
- Tripp, E. A., Manos, P. S. 2008. Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 62(7): 1712-1737.
- Urbatsch, L. E., Zlotzky, A., Pruski, J. F. 1986. Revision of *Calea* sect. *Lemmatium* (Asteraceae: Heliantheae) from Brazil. *Systematic Botany* 501-514.
- Varjão, R.R., Jardim, J.G., Conceição, A.S. 2013. Rubiaceae Juss. of caatinga of the APA Serra Branca/ Raso da Catarina, Bahia, Brazil. *Biota Neotropica* 13(2): 105-123.
- Viana, P. L., Lombardi, J. A. 2007. Florística e caracterização dos campos rupestres sobre canga na Serra da Calçada, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 58(1): 157-177.
- Viana, Pedro Lage. 2010. O gênero *Aulonemia* Goudot (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae) no Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Viana, P. L., Rocha, A. E. S. D., Silva, C., Afonso, E. A. L., Oliveira, R. P., Oliveira, R. C. 2018. Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Poaceae. *Rodriguésia* 69(3): 1311-1368.
- Vieira MF, Meira RMSA, Queiroz LP, Meira-Neto JAA. 1992. Polinização e reprodução de *Jacaranda caroba* (Vell.) DC. (Bignoniaceae) em área de cerrado do sudeste brasileiro. Anais do VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, SBSP: 13-19.
- Vieira, T. L., Barros, F. D. 2017. Orchidaceae na Serra do Ouro Branco, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 68(2): 691-747.
- Vilas Boas, JC. 2009. Fenologia e biologia reprodutiva de *Byrsonima intermedia* A. Juss. e *B. pachyphylla* Griseb (Malpighiaceae): recursos-chave em remanescente de Cerrado, Mato

Grosso do Sul, Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, MS.

Vitta, FA. 2005. Revisão taxonômica e estudos morfológicos e biosistemáticos em *Cryptangium* Schrad. ex Nees e *Lagenocarpus* Nees. (Cyperaceae: Cryptangieae). Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, SP.

Wanderley, M. das G. L. 2011. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Xyridaceae. Boletim De Botânica 29(1): 69-134.

Weiss, M. 1991. Floral colour changes as cues for pollinators. *Nature* 354, 227–229.

Wütherich, D., Azócar, A., García-Núñez, C., Silva, J. F. 2001. Seed dispersal in *Palicourea rigida*, a common treelet species from neotropical savannas. *Journal of Tropical Ecology* 449-458.

Yamamoto, Leila Fumiyo, Kinoshita, Luiza Sumiko, Martins, Fernando Roberto. 2007. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecídua Montana, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21(3): 553-573.

Zappi, D. 1989. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais, Loganiaceae. *Boletim De Botânica* 11: 85-97.

Zemunik G, Lambers H, Turner BL, Laliberté E, Oliveira RS (2018) High abundance of non-mycorrhizal plant species in severely phosphorus-impooverished Brazilian campos rupestres. *Plant Soil* 424: 255–271.

Online sources:

Brundrett MC. 2008. Mycorrhizal Associations: The Web Resource. Available: <mycorrhizas.info>

CNCFlora. Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em <<http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/listavermelha>>. Acesso em 17 janeiro 2020

Compêndio Online Gerson Luiz Lopes<<https://sites.unicentro.br/wp/manejoflorestal/>>

Flora da Serra Negra - Minas Gerais, Universidade Federal de Juiz de Fora. Disponível em: <<https://www.ufjf.br/floraserranegra/calendario-de-floracao/>>

Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: março 2019/novembro 2019/janeiro 2020

Projeto Flora SBS <<https://sites.google.com/site/florasbs/myrtaceae/myrcia-9>> Acesso em 23/01/2020

Rede de catálogos polínicos online. Disponível em: <<http://chaves.rcpol.org.br/>> Acesso em: 21/01/2020

Reflora - Herbário Virtual. Disponível em: <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/> Acesso em março 2019/novembro 2019/janeiro 2020.

Tropical Plants Database, Ken Fern. 2020-01-27. <<http://tropical.theferns.info/>>

Capítulo 3

Discussão geral

Traduzindo o conhecimento gerado em implicações práticas

A presente tese forneceu contribuições para o conhecimento da ecologia do campo rupestre, com aplicações em sua conservação e manejo, a partir do estudo de padrões em áreas naturais do ecossistema, focando em aspectos edáficos e vegetacionais. A interação entre os componentes abaixo e acima do solo no campo rupestre é bastante estreita, frente a grande heterogeneidade de substratos característica desse ecossistema, influenciando fortemente as comunidades vegetais ali estabelecidas (Jacobi et al. 2007; Fernandes 2016; Abraão et al. 2019; Fernandes et al. 2020). Os resultados aqui gerados reforçam a forte ligação solo-vegetação no campo rupestre, 1) apresentando a glomalina como mais um fator do solo com relevância e associado a heterogeneidade do ecossistema; e 2) demonstrando dissimilaridade na estrutura funcional das comunidades vegetais estabelecidas em áreas de diferentes substratos (ferruginoso e quartzítico) e em áreas de diferentes habitats de campo rupestre, com os fatores do solo apresentando considerável explicação nas estruturas funcionais. Ainda, os resultados destacam a importância da heterogeneidade intrínseca do ecossistema do campo rupestre na manutenção da sua paisagem, funcionalidade e biodiversidade, assegurando, assim, a provisão de serviços ecossistêmicos como polinização, dispersão de sementes, manutenção e estruturação das redes tróficas, e estoque de carbono no solo, entre outros (Rosenfield & Muller 2020).

Recapitulando

Registramos que os fungos micorrízicos arbusculares (FMA), por meio da glomalina, possuem um papel relevante na heterogeneidade do campo rupestre. O padrão da glomalina, como um produto dos FMA no solo, refletiu a heterogeneidade da vegetação no campo rupestre, mostrando a importância da ligação solo-planta e seus *feedbacks* na construção da heterogeneidade ambiental, envolvendo comunidade de microorganismos do solo, fatores físicos e químicos do solo, e a comunidade de plantas estabelecidas. A distribuição da glomalina nos solos estudados apresentou grande variabilidade na escala das parcelas (100m²). A glomalina é tecnicamente denominada proteína do solo relacionada a glomalina (GRSP, do inglês Glomalin Related Soil Protein), porém será aqui referida como glomalina para simplificar a linguagem escrita. A glomalina associou-se a fatores físicos (densidade de partículas, conteúdos de argila e areia fina) e químicos do solo (P, Zn, Mn, Mg, Ca, Fe, carbono orgânico), assim como à estrutura e composição das comunidades vegetais nas áreas de campo rupestre investigadas. O conteúdo de glomalina se mostrou muito diferente entre os solos de diferentes tipos de substrato, sendo maior, em mais de duas vezes, no substrato

ferruginoso em relação ao substrato quartzítico. Além disso, foi estimada uma contribuição de 20% da glomalina total para o estoque de carbono nos solos de campo rupestre. Portanto, os FMA possuem um importante papel estrutural no ecossistema, por meio dessa glicoproteína liberada no solo com a renovação das hifas fúngicas. Ao mesmo tempo, a presença e abundância de espécies vegetais que não fazem associação micorrízica contribuem para a variabilidade no conteúdo de glomalina nos solos de campo rupestre, considerando a escala das parcelas estudadas (100 m²). Da mesma forma, espécies que fazem associação micorrízica, mas que possuem também um outro tipo de estratégia de aquisição de recursos (ex. raízes *sandbinding*), se revelaram moldar a distribuição da glomalina no ecossistema. Essas espécies podem ser consideradas como menos dependentes da associação micorrízica e, portanto, menos carbono deve ser alocado para os fungos, o que, por sua vez, levará a uma menor produção e liberação de glomalina no solo (Treseder and Allen 2000, Zobel and Öpik 2014). Assim, é gerada uma distribuição assimétrica da glomalina nos solos, entre e dentro dos tipos de substrato (ferruginoso e quartzítico), influenciando sua estrutura. Adicionalmente, a glomalina apresentou-se também como um dos fatores edáficos relacionados a estrutura funcional das comunidades herbáceas nos diferentes habitats de campo rupestre (Capítulo 2).

Registramos, também, que as comunidades vegetais de diferentes habitats de campo rupestre (canga couraçada, canga nodular, campo quartzítico e afloramento quartzítico) apresentaram estruturas funcionais distintas, com uma grande explicação exercida por fatores edáficos de natureza química e física. A estrutura funcional das comunidades vegetais também foram diferentes comparando-se as comunidades estabelecidas sobre substrato quartzítico com as comunidades estabelecidas sobre substrato ferruginoso (ou canga). Essa estrutura funcional se refere a um conjunto de atributos de história de vida das espécies vegetais amostradas nas áreas de estudo. Esses atributos foram selecionados com base na sua relevância para a restauração ecológica, assim como na facilidade e simplicidade na obtenção dos dados, para que a abordagem possa ser facilmente replicada por gestores e profissionais da restauração. A partir da compilação de 10 atributos selecionados (Tabela 1 – Capítulo 2), foi desenvolvido um sistema de classificação de tipos funcionais de plantas (PFT, de *Plant Functional Type*, em inglês), onde 20 grupos foram definidos (Tabela 2 – Capítulo 2). Os atributos diagnósticos dos PFTs definidos foram: síndromes de polinização e de dispersão de sementes, estratégia de aquisição de recursos, fenologias de flor e fruto,

e, para poucos grupos, tamanho da semente. Com o sistema de PFTs foi possível formar perfis funcionais para cada tipo de habitat. A partir dos perfis funcionais, foram apontados os PFTs principais para cada habitat (Tabela 3 – Capítulo 2), cada qual com suas singularidades. Determinadas combinações de atributos, porém, puderam ser identificadas como tipos funcionais centrais (*core PFTs*), ocorrendo em todos ou quase todos os habitats, os quais podem ser considerados como grupos básicos a serem representados no início de um projeto de restauração, por exemplo.

Implicações para fins de Conservação e Manejo

O desenvolvimento da restauração ecológica como uma ciência aplicada, assim como ações de manejo e conservação eficientes, requer a tradução do conhecimento gerado nos estudos de ecossistemas naturais em implicações práticas que orientem gestores e profissionais da restauração (Halle and Fattorini 2004). A partir dos resultados da presente tese, foi possível apontar implicações práticas para fins de conservação e manejo do campo rupestre. Um total de 16 implicações puderam ser traçadas e são descritas abaixo.

1) A primeira grande implicação se refere as diferenças marcantes existentes entre campo rupestre ferruginoso (ou canga) e campo rupestre quartzítico, sendo elas tanto de natureza edáfica quanto vegetacional (veja também Fernandes et al 2020). Os solos de canga se mostraram diferentes dos solos de campo rupestre quartzítico em relação a aspectos físicos (conteúdos de argila, areia grossa, areia fina e silte), conteúdo de nutrientes, carbono orgânico e teores de glomalina. A grande diferença no conteúdo de glomalina entre os solos de campos rupestres quartzítico e ferruginoso revela uma potencial e relevante distinção na estruturação desses solos, uma vez que a glomalina interfere fortemente na agregação de partículas do solo, sendo, ainda, altamente recalcitrante e ligada a argila, Fe e carbono orgânico (Wright & Upadhyaya 1998; Rillig 2004; Treseder & Turner 2007). De acordo com os resultados, os solos de canga parecem contribuir mais para o armazenamento de carbono por meio da glomalina. Considerando, ainda, o carbono armazenado no solo pela presença e crescimento dos fungos micorrízicos, o potencial de estocagem de carbono nos solos de canga é ainda maior. Além dos solos, também as comunidades de plantas estabelecidas em áreas de canga se mostraram distintas das estabelecidas em campo rupestre quartzítico. Isso foi identificado tanto em relação a composição e estrutura taxonômica das espécies, quanto em relação a estrutura funcional em uma abordagem de múltiplos atributos.

Dessa forma, a conservação e a restauração de áreas de campo rupestre ferruginoso e quartzítico representam marcada distinção funcional edáfica e vegetacional. Em uma escala de paisagem, ambos são imprescindíveis para manter a identidade e a biodiversidade compreendida pelo complexo rupestre e sua natureza heterogênea, assegurando, assim, a provisão dos serviços ecossistêmicos intrínsecos a essa heterogeneidade.

2) A grande variabilidade nos teores de glomalina ao longo das parcelas como um todo, juntamente com a influência da abundância de espécies vegetais menos ou não dependentes dos FMA no conteúdo de glomalina, apontam uma contribuição exercida pelos FMA na heterogeneidade edáfica do campo rupestre, por meio da glomalina. Assim, a presença de espécies não micorrízicas e de espécies micorrízicas (possuindo ou não outra estratégia de aquisição de recursos) contribuem em conjunto para a heterogeneidade do ecossistema. Isso deve ser levado em consideração ao selecionar espécies para projetos de restauração ecológica, buscando representar essa variabilidade. Pode-se, também, considerar a variabilidade no teor de glomalina na escala das parcelas (100m²) como um estado a ser alcançado e monitorado durante um processo de restauração. Para tal seria ideal desenvolver mais estudos que avaliem os teores de glomalina no solo em outras áreas de campo rupestre para complementar os resultados do presente estudo e estabelecer de forma mais consistente os níveis gerais da glomalina no ecossistema e tomá-los como referência em práticas de monitoramento de solo no ecossistema do campo rupestre. A glomalina é reconhecidamente um indicador de qualidade de solo, especialmente no que se refere a estruturação do mesmo e armazenamento de carbono (Rillig et al. 2003; Fokom et al. 2012). No presente estudo (Capítulo 1), a glomalina se mostrou como um potencial indicador da heterogeneidade do ecossistema do campo rupestre. Soma-se a isso, o relativo baixo custo e facilidade de sua mensuração (Purin & Rillig 2007). Nesse sentido, pode-se sugerir a utilização da glomalina como um dos indicadores de monitoramento e avaliação no campo rupestre, tendo como referência sua grande variabilidade no ambiente, na escala das parcelas. Outrossim, estudos que avaliem a glomalina em outras áreas de campo rupestre, assim como estudos que avaliem a glomalina juntamente com a comunidade de fungos micorrízicos permitirão esclarecer padrões que orientem sua utilização como um indicador.

A avaliação da comunidade de microorganismos, incluindo os FMA, por meio de técnicas moleculares, dos solos das parcelas estudadas encontra-se em andamento.

Foram realizadas extrações de DNA das amostradas de solo de cada parcela do presente estudo para caracterização da comunidade de FMA e outros microorganismos. As amostras encontram-se em fase de sequenciamento. Com isso será possível complementar os achados aqui apresentados.

3) O sistema de classificação dos tipos funcionais de plantas (PFT) apontou, de uma forma geral, as síndromes de polinização e de dispersão de sementes, as estratégias de aquisição de recursos, e as fenologias de flor e de fruto de acordo com as estações (chuvosa e seca) como os atributos mais importantes (diagnósticos) na definição dos grupos ou tipos funcionais. O tamanho das sementes foi um atributo importante na definição de poucos grupos. A maioria das espécies de campo rupestre amostradas possuem sementes consideradas como micro (menor ou igual a 1mm) ou pequenas (1 a 10mm), com muito poucas espécies apresentando sementes médias (10 a 40mm). As fenologias de flor e fruto não foram muito relevantes na definição dos grupos dentro da vegetação herbácea, mas foram fundamentais na definição dos grupos da vegetação arbustiva. Os atributos diagnósticos na definição dos grupos podem ser vistos como de importância fundamental no planejamento de uma restauração. Porém, é preciso ter em mente que em outros sistemas, em outras áreas de campo rupestre, os atributos diagnósticos podem ser outros. Nesse sentido, a replicação da presente abordagem de formulação de um sistema de PFT para outras áreas ou habitats de campo rupestre enriqueceria muito o conhecimento adquirido.

4) A maior parte das espécies amostradas no presente estudo possuem capacidade de rebrota. Por isso esse atributo não foi chave para definição dos grupos do sistema de PFT. Todavia, isso mostra a adaptação que as espécies nativas de campo rupestre possuem as condições ambientais extremas com as quais evoluíram e/ou pelas quais foram selecionadas ao longo da evolução (Fernandes 2016; Silveira et al 2016). A capacidade de rebrota está relacionada a habilidade dessas espécies lidarem com o estresse hídrico, assim como com o distúrbio do fogo (Clarke et al 2012; Fernandes et al 2016). Apesar de não ter se apresentado como um atributo diagnóstico na definição dos grupos, destacamos a importância da capacidade de rebrota como um atributo a ser considerado na construção de sistemas de PFT similares ao aqui desenvolvido, sendo também um atributo fundamental para fins de restauração ecológica.

5) As comunidades vegetais estabelecidas em diferentes habitats de campo rupestre se diferiram em relação a sua estrutura funcional, baseada especialmente nos atributos

diagnósticos (síndromes de polinização e dispersão de sementes, estratégia de aquisição de recursos, fenologias reprodutivas e tamanho de semente). Pode-se, assim, considerar que há uma contribuição distinta de cada habitat no que se refere a funcionalidade do ecossistema, reforçando a importância da heterogeneidade de habitats no campo rupestre para manutenção de funções de relevância para o processo da restauração ecológica. Isso possui implicações diretas, também, nas ações de conservação do ecossistema, que precisa levar em conta a heterogeneidade de habitats para garantir a conservação da biodiversidade e a funcionalidade do complexo rupestre como um todo e, dessa forma, prover os serviços ecossistêmicos (Negreiros et al 2014, Schaefer et al 2016, Neves et al 2017).

6) As dissimilaridades de estrutura funcional encontradas nas comunidades vegetais estudadas foram substancialmente influenciadas por fatores do solo, assim como as dissimilaridades da estrutura e composição taxonômica. Oito fatores do solo se mostraram relacionados a ambas dissimilaridades (funcional e taxonômica), tanto para o estrato herbáceo como para o arbustivo: P, Fe, Ca, K, Mn, Zn, carbono orgânico e porcentagem de areia fina. Além desses, a porcentagem de argila e o teor de glomalina total também se destacam por influenciar as dissimilaridades da estrutura funcional no estrato herbáceo, além das dissimilaridades de estrutura taxonômica nos estratos herbáceos e arbustivo. Esses fatores edáficos podem ser, assim, considerados relevantes em avaliações e monitoramentos desenvolvidos no ecossistema.

7) O PFT G4 – espécies herbáceas, polinizadas por vento, zoocóricas e micorrízicas – se mostrou associado a maiores teores de glomalina total. Esse grupo apresentou maior valor de importância nas cangas. Como visto no Capítulo 1, o conteúdo de glomalina total foi significativamente maior nas cangas do que no substrato quartzítico, reforçando a ligação desse grupo funcional ao substrato ferruginoso e a associação micorrízica. As espécies *Andropogon bicornis*, *Tachypogon spicatus* e *Panicum sellowii*, que compõem o G4 nas cangas do presente estudo, podem, assim, ser consideradas espécies associadas a maiores teores de glomalina total no solo.

8) O PFT G9 – espécies arbustivas, polinizadas por insetos, anemocóricas, micorrízicas, que florescem em ambas estações – se mostrou associado a maiores teores de Fe, P e areia grossa, assim como às parcelas do habitat canga couraçada. As espécies *Lychnophora pinaster*, *Baccharis pingraea*, *Baccharis reticularia*, *Diplusodon microphyllus*, *Lepidaploa rufogrisea*, *Cyrtocymura scorpioides* e

Ageratum fastigiatum, que compõem o G9 na canga couraçada amostrada no presente estudo, podem, assim, ser consideradas espécies associadas a maiores teores de Fe, P e areia grossa. Destacam-se, nesse sentido, as três primeiras espécies citadas (*L. pinaster*, *B. pingraea* e *B. reticularia*), por terem apresentado maior valor de importância na canga couraçada.

9) O PFT G3 – espécies herbáceas, polinizadas por vento, anemocóricas, não micorrízicas e com raízes ‘sandbinding’ – se mostrou associado a baixos teores de argila, Fe, P, K e SOC, assim como ao substrato quartzítico (PFT exclusivo dos habitats quartzíticos). As espécies *Bulbostylis paradoxa*, *Lagenocarpus rigidus* e *Rhynchospora holoschoenoides*, que compõem o G3 nas áreas amostradas pelo presente estudo, podem, assim, ser consideradas espécies associadas a baixos teores de argila, Fe, P, K e carbono orgânico no solo.

10) O PFT G15 – espécies arbustivas, polinizadas por insetos ou por insetos e aves, autocóricas, que florescem só na estação chuvosa, sendo micorrízicas ou não – se mostrou associado a baixos teores de K e a valores mais altos de pH (dentro, porém, do intervalo de 4,09 a 5,37 correspondente a variação encontrada ao longo de todas as parcelas amostrais). As espécies *Lippia grata*, *Vellozia variabilis*, *Vellozia intermedia*, *Vellozia caruncularis*, *Vellozia compacta* e *Spigelia sellowiana* compõem o G15 nas áreas amostradas pelo presente estudo e podem, assim, ser consideradas espécies associadas a baixos teores de K e a valores mais altos de pH, este dentro do espectro de variação encontrado (4,09 a 5,37).

11) A estrutura funcional das comunidades vegetais do campo quartzítico e do afloramento quartzítico foram mais semelhantes entre si do que quando se compara estes habitats com as cangas nodular e couraçada, e quando se compara as cangas entre si. Porém há de se levar em consideração a estrutura fisionômica constituída pela proporção entre o estrato herbáceo e o estrato arbustivo, dentro de cada um dos habitats. Nesse sentido, a proporção de herbáceas é maior no campo quartzítico comparado aos outros habitats. Isso traz implicações funcionais relacionadas a complexidade dos estratos, ao suporte estrutural, a profundidade dos sistemas de raízes e conseqüente uso de água e recursos no solo, além da capacidade de retenção do solo (Fernandes et al 2016; Lambers and Oliveira 2019).

12) As cangas apresentaram uma contribuição singular à atratividade da fauna, destacando a relevância desses habitats na manutenção das redes tróficas, fornecedoras

de importantes serviços ecossistêmicos (polinização, controle de pragas, dispersão de sementes) (Goosem and Tucker 2012, Montoya et al 2012, Cusser and Goodell 2013, Howe 2016).

13) As 3 síndromes de dispersão se mostraram representadas em todos os habitats e, de uma forma geral, em ambos os estratos (herbáceo e arbustivo) por meio dos perfis funcionais formulados e dos principais PFTs identificados para cada habitat. A exceção é a zoocoria, ausente na canga couraçada no estrato arbustivo, porém com alto valor de importância no estrato herbáceo. Esse padrão pode servir como referência na implementação de projetos de restauração ecológica no campo rupestre, de forma que as três síndromes sejam contempladas ao se planejar os plantios. Da mesma forma, esse padrão pode servir como um guia durante o monitoramento do processo de restauração, para planejamento e determinação de esforços de enriquecimento das áreas (plantios adicionais). Esse padrão também pode servir como um guia para monitoramento de áreas de conservação do ecossistema.

14) De uma forma geral, o conjunto dos principais PFTs em cada habitat demonstrou envolver a disponibilidade de recursos reprodutivos (flores e/ou frutos) em ambas as estações, permitindo atrair fauna polinizadora e dispersora de sementes nas estações seca e chuvosa. Esse é um padrão importante na perspectiva da restauração ecológica, que deve, assim, almejar essa disponibilidade de recursos reprodutivos ao longo de ambas estações, na etapa de seleção das espécies para se iniciar um projeto de restauração, assim como durante o monitoramento do mesmo. Esse padrão também pode servir como um guia para monitoramento de áreas de conservação do ecossistema.

15) Tipos funcionais de plantas formado por espécies não-micorrízicas se mostraram melhor representados nos habitats quartzíticos. Ainda, no estrato herbáceo, as espécies não-micorrízicas apresentaram necessariamente raízes ‘sandbinding’. De uma forma geral, isso pode sugerir uma menor dependência das espécies à associações micorrízicas nos habitats quartzíticos, geologicamente mais antigos e onde os teores de nutrientes são ainda menores. Ali o custo-benefício das associações micorrízicas pode não valer a pena e o desenvolvimento de outras estratégias de aquisição de recursos (como as raízes ‘sandbinding’) seria, assim, mais efetivo para as plantas. Os maiores teores de glomalina encontrados nos habitats de canga corroboram esse padrão. Nos habitats de canga, a disponibilidade de nutrientes é maior, embora estejam

potencialmente sob outras condições ambientais extremas, como solos mais rasos, temperaturas diárias mais altas, e amplitudes maiores de temperatura sazonal e anualmente (Ferrari et al. 2016, Schaefer et al 2016). As micorrizas podem contribuir de alguma forma na maneira como as espécies lidam com essas condições. Já é sabido, por exemplo, que os FMA possuem papel também na proteção das plantas contra patógenos (Lambers & Oliveira 2019). Contudo, isso é um campo para investigações mais detalhadas que podem elucidar melhor o padrão e as interações envolvidas nos diferentes habitats/substratos do campo rupestre.

16) Combinações centrais de atributos (*core PFTs*) foram identificadas a partir dos perfis funcionais das comunidades vegetais, podendo ser consideradas como combinações básicas ou fundamentais a serem representadas em projetos de restauração ecológica no campo rupestre, sendo elas:

- a) porte arbustivo, polinização por insetos, anemocoria, associação micorrízica e floração em ambas estações;
- b) porte arbustivo, polinização por insetos, anemocoria, associação micorrízica e floração na estação seca;
- c) porte arbustivo, polinização por insetos, autocoria, associação ou não com micorrizas, floração na estação chuvosa;
- d) porte arbustivo, polinização por insetos, zoocoria, associação micorrízica, floração e frutificação em ambas estações;
- e) porte herbáceo, polinização por vento, zoocoria e associação micorrízica;
- f) porte herbáceo, polinização por vento, anemocoria e associação micorrízica;
- g) porte herbáceo, polinização por inseto, autocoria, sem associação micorrízica e com raízes ‘sandbinding’.

Para a combinação de atributos especificada no item c acima, é imprescindível que tanto espécies não-micorrízicas quanto espécies micorrízicas sejam contempladas. Há que se considerar a importância de proporcionar uma redundância funcional dentro de cada combinação central descrita (Walker 1992, Pillar et al 2013), conforme discutido no Capítulo 2. Dessa forma, será contemplada uma variabilidade potencial de responsividade das espécies dentro de cada grupo a ser representando, garantindo maior estabilidade e resiliência do ecossistema em restauração frente a potenciais

distúrbios e mudanças ambientais ao longo do tempo, assim como as mudanças inerentes do processo de restauração em si (Temperton et al 2019).

Seleção de espécies para restauração ecológica em campo rupestre

Nesta seção é apresentada uma sugestão de abordagem para selecionar espécies iniciais a serem utilizadas na restauração ecológica de áreas de campo rupestre, considerando a canga e o campo rupestre quartzítico separadamente. A abordagem também pode ser utilizada como referência no monitoramento de áreas em restauração e em ações de enriquecimento dessas áreas. Essa abordagem foi estruturada a partir dos perfis funcionais formulados com o sistema de PFTs desenvolvido no Capítulo 2.

A estrutura da abordagem para seleção das espécies aqui sugerida se dá sobre três componentes principais:

- 1) as combinações centrais de atributos (*core* PFTs);
- 2) combinações específicas de atributos ou tipos funcionais de identidade;
- 3) espécies ameaçadas e de interesse.

O primeiro componente se refere as combinações centrais de atributos, correspondentes aos tipos funcionais centrais identificados no Capítulo 2, como descrito na seção 3.2. O segundo componente se refere a tipos funcionais específicos às cangas ou aos habitats quartzíticos, adicionando, assim, maior identidade aos respectivos tipos de campo rupestre. O terceiro componente se refere a espécies nativas do campo rupestre com algum grau de ameaça de extinção e a espécies nativas pelas quais exista algum tipo de interesse específico, podendo ser de origem econômica ou não, dependendo dos objetivos do projeto de restauração. Recomenda-se que todos os três componentes e seus respectivos subcomponentes (tipos funcionais ou PFTs) sejam representados.

O Quadro 1 sintetiza a estruturação acima descrita. As espécies listadas para cada tipo funcional correspondem às espécies amostradas no presente estudo. Portanto, em primeira instância, a aplicação da presente sugestão com utilização das espécies aqui listadas deve ser direcionada para áreas a serem restauradas na região da Serra da Calçada, porção sul da Cadeia do Espinhaço, Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, onde o presente estudo foi realizado. Há, nessa região, muitas áreas degradadas e, portanto, as espécies aqui sugeridas podem servir como referência para que essas áreas

possam ser devida e ecologicamente restauradas, buscando reverter a perda de biodiversidade e serviços ecossistêmicos desencadeados pela degradação. Há intensa atividade minerária no entorno da Serra da Calçada e sugerimos que as empresas responsáveis façam uso do conhecimento aqui discriminado para o planejamento, implementação e monitoramentos da restauração das áreas afetadas por essas atividades. Para outras regiões, embora a presente abordagem também seja sugerida, o ideal é que áreas localizadas nas respectivas regiões sejam utilizadas como referência para determinação da lista de espécies para cada tipo funcional.

No Quadro 1, a seguir, também são apresentadas sugestões de abundância dos tipos funcionais e das espécies, por hectare. Essas abundâncias foram baseadas nos dados fitossociológicos das áreas de estudo da presente pesquisa, da seguinte forma: para a abundância média total recomendada para cada tipo funcional, em cada tipo de campo rupestre (canga ou quartzítico), considerou-se a soma da densidade de cada espécie componente de determinado tipo funcional em cada habitat, em seguida calculou-se a média dos habitats de canga e a média dos habitats quartzíticos. Para a abundância mínima recomendada por espécie, calculou-se a densidade média entre as espécies que compõem determinado tipo funcional em cada habitat, em seguida fez-se a média dos habitats de canga e a média dos habitats quartzíticos. Para os tipos funcionais de vegetação herbácea, a densidade considerada foi a cobertura (m^2) de cada espécie por hectare, enquanto para a vegetação arbustiva a densidade considerada foi o número de indivíduos de cada espécie por hectare.

Quadro 1. Abordagem estruturada para seleção de espécies para restauração ecológica de campo rupestre quartzítico e de campo rupestre ferruginoso (canga), com base na combinação de atributos de história de vida das espécies amostradas em áreas referência, conforme sistema de tipos funcionais de plantas (PFT) desenvolvido no Capítulo 2. Em negrito, espécies polinizadas por insetos e por aves. No PFT G15, espécies indicadas por (M) fazem associação micorrízica, enquanto as outras não.

		Canga		Quartzito	
Descrição resumida		Espécies	Abundância	Espécies	Abundância
PFTs centrais					
G2	Herbáceas, polinizadas pelo vento, anemocóricas, micorrízicas.	<i>Axonopus siccus</i> , <i>Echinolaena inflexa</i> , <i>Paspalum polyphyllum</i> , <i>Paspalum brachytrichum</i>	cobertura média total do PFT: 40 m ² /ha; cobertura mínima por espécie: 13 m ² /ha	<i>Axonopus marginatus</i> , <i>Axonopus siccus</i> , <i>Echinolaena inflexa</i> , <i>Paspalum erianthum</i> , <i>Paspalum polyphyllum</i> , <i>Paspalum lineare</i> , <i>Trichanthecium cyanescens</i> , <i>Aulonemia effusa</i> , <i>Mesosetum loliiforme</i>	cobertura média total do PFT: 104 m ² /ha; cobertura mínima por espécie: 15 m ² /ha
G4	Herbáceas, polinizadas pelo vento, zoocóricas, micorrízicas.	<i>Andropogon bicornis</i> , <i>Trachypogon spicatus</i> , <i>Panicum sellowii</i>	cobertura média total do PFT: 87 m ² /ha; cobertura mínima por espécie: 44 m ² /ha	<i>Apochloa euprepes</i> , <i>Panicum sellowii</i> , <i>Trachypogon spicatus</i>	cobertura média total do PFT: 85 m ² /ha; cobertura mínima por espécie: 39 m ² /há
G5	Herbáceas, polinizadas pelo vento e por insetos, autocóricas ou autocóricas e anemocóricas, não-micorrízicas, com raízes 'sandbinding'.	<i>Rhynchospora ciliolata</i>	cobertura média total do PFT: 33 m ² /ha; cobertura mínima por espécie: 33 m ² /ha	<i>Rhynchospora ciliolata</i> , <i>Xyris peregrina</i>	cobertura média total do PFT: 53 m ² /ha; cobertura mínima por espécie: 26 m ² /ha
G8	Arbustivas, polinizadas por insetos, anemocóricas, micorrízicas, com floração somente na estação seca.	<i>Peixotoa tomentosa</i> , <i>Eremanthus glomerulatus</i> , <i>Eremanthus incanus</i> , <i>Chresta sphaerocephala</i>	densidade média total do PFT: 1410 indivíduos/ha; densidade mínima por espécie: 365 indivíduos/ha	<i>Actinocephalus bongardii</i> , <i>Peixotoa tomentosa</i> , <i>Eremanthus incanus</i> , <i>Trembleya laniflora</i> , <i>Calea fruticosa</i>	densidade média total do PFT: 1195 indivíduos/ha; densidade mínima por espécie: 262 indivíduos/ha
G9	Arbustivas, polinizadas por insetos, anemocóricas, micorrízicas, com floração em ambas estações.	<i>Lychnophora pinaster</i> , <i>Baccharis pingraea</i> , <i>Baccharis reticularia</i> , <i>Diplusodon microphyllum</i> , <i>Lepidploa rufogrisea</i> , <i>Cyrtocymura scorpioides</i> , <i>Banisteriopsis malifolia</i> , <i>Chromolaena barbacensis</i> , <i>Aspilia foliosa</i> , <i>Dasyphyllum sprengelianum</i> , <i>Hololepis pedunculata</i>	densidade média total do PFT: 4615 indivíduos/ha; densidade mínima por espécie: 593 indivíduos/ha	<i>Chromolaena barbacensis</i> , <i>Lippia lupulina</i> , <i>Banisteriopsis malifolia</i> , <i>Senecio pohlii</i> , <i>Dasyphyllum sprengelianum</i> , <i>Baccharis reticularia</i> , <i>Aspilia foliacea</i> , <i>Aspilia foliosa</i> , <i>Trichogonia hirtiflora</i>	densidade média total do PFT: 715 indivíduos/ha; densidade mínima por espécie: 92 indivíduos/ha

<p>G15 Arbustivas, polinizadas por insetos e/ou aves, autocóricas, sementes pequenas, com floração somente na estação chuvosa, micorrízicas ou não.</p>	<p><i>Lippia grata</i> (M), <i>Vellozia variabilis</i>, <i>Vellozia intermedia</i> (M), <i>Vellozia caruncularis</i> (M)</p>	<p>densidade média total do PFT: 3190 indivíduos/ha; densidade mínima por espécie: 1439 indivíduos/ha</p>	<p><i>Lippia grata</i> (M), <i>Vellozia caruncularis</i> (M), <i>Vellozia compacta</i>, <i>Spigelia sellowiana</i> (M)</p>	<p>densidade média total do PFT: 2785 indivíduos/ha; densidade mínima por espécie: 814 indivíduos/ha</p>
<p>G18 Arbustivas, polinizadas por insetos, zoocóricas, micorrízicas, com floração e/ou frutificação em ambas estações.</p>	<p><i>Miconia theaezans</i>, <i>Miconia pepericarpa</i>, <i>Leandra aurea</i>, <i>Byrsonima sericea</i>, <i>Byrsonima variabilis</i>, <i>Monteverdia gonoclada</i>, <i>Cordia rigida</i>, <i>Psidium salutare</i>, <i>Lychnophora syncephala</i>, <i>Lantana camara</i>, <i>Ocotea tristis</i>, <i>Myrcia retorta</i>, <i>Myrcia obovata</i>, <i>Eugenia puniceifolia</i>, <i>Ilex nummularia</i>, <i>Guapira obtusata</i></p>	<p>densidade média total do PFT: 930 indivíduos/ha; densidade mínima por espécie: 81 indivíduos/ha</p>	<p><i>Byrsonima subterranea</i>, <i>Solanum subumbellatum</i>, <i>Leandra aurea</i>, <i>Miconia theaezans</i>, <i>Miconia pepericarpa</i>, <i>Myrcia retorta</i>, <i>Smilax oblongifolia</i>, <i>Ilex nummularia</i>, <i>Erytroxylum suberosum</i></p>	<p>densidade média total do PFT: 1020 indivíduos/ha; densidade mínima por espécie: 162 indivíduos/ha</p>
PFTs específicos				
<p>G6 Herbáceas, polinizadas por insetos, autocóricas, micorrízicas, com floração em ambas estações.</p>	<p><i>Sisyrinchium vaginatum</i>, <i>Vellozia graminea</i></p>	<p>cobertura média total do PFT: 3 m²/ha; cobertura mínima por espécie: 1,4 m²/ha</p>	<p>x</p>	<p>x</p>
<p>G13 Arbustivas, polinizadas por insetos ou por insetos e aves, autocóricas ou autocóricas e anemocóricas, micorrízicas, com floração em ambas estações.</p>	<p><i>Pleroma heteromallum</i>, <i>Stachytarpheta glabra</i>, <i>Microstachys corniculata</i>, <i>Eriope macrostachya</i></p>	<p>densidade média total do PFT: 1395 indivíduos/ha; densidade mínima por espécie: 434 indivíduos/ha</p>	<p>x</p>	<p>x</p>
<p>G16 Arbustivas, polinizadas por insetos ou por insetos e aves, zoocóricas, micorrízicas, com floração e frutificação somente na estação chuvosa.</p>	<p><i>Myrsine lancifolia</i>, <i>Symphopappus brasiliensis</i>, <i>Solanum isodynamum</i>, <i>Lantana lundiana</i>, <i>Psychotria velloziana</i></p>	<p>densidade média total do PFT: 3755 indivíduos/ha; densidade mínima por espécie: 798 indivíduos/ha</p>	<p>x</p>	<p>x</p>
<p>G3 Herbáceas, polinizadas pelo vento, anemocóricas, não-micorrízicas, com raízes 'sandbinding'.</p>	<p>x</p>	<p>x</p>	<p><i>Bulbostylis paradoxa</i>, <i>Lagenocarpus rigidus</i>, <i>Rhynchospora holoschoenoides</i></p>	<p>cobertura média total do PFT: 144 m²/ha; cobertura mínima por espécie: 48 m²/ha</p>

G10 Arbustivas, polinizadas por insetos, anemocóricas, micorrízicas, floração somente na estação chuvosa.	x	<i>Microlicia martiana</i> , <i>Chromolaena squalida</i> , <i>Pterocaulon alopecurioides</i> densidade média total do PFT: 970 indivíduos/ha; densidade mínima por espécie: 864 indivíduos/ha
Espécies adicionais Espécies ameaçadas de extinção e espécies de interesse.	Ex: espécies ameaçadas de extinção	Ex: espécies ameaçadas de extinção

A respeito do G15, conforme já discutido anteriormente, espécies não-micorrízicas e espécies micorrízicas devem ser simultaneamente utilizadas, visto a importância de ambas para a heterogeneidade do ecossistema, assim como para proporcionar redundância funcional. As espécies micorrízicas do G15 estão demarcadas com “(M)” no quadro. Em negrito, estão as espécies que, além de serem polinizadas por insetos, são polinizadas também por aves, sendo, assim, de relevância ainda maior para atratividade da fauna e, portanto, devendo ser priorizadas sempre que possível.

É importante ressaltar que as espécies *Actinocephalus bongardii*, *Vellozia intermedia*, *Vellozia variabilis*, *Vellozia compacta* e *Vellozia caruncularis*, apresentadas no quadro, foram consideradas como arbustivas mesmo não sendo espécies lenhosas. Elas foram assim consideradas por possuírem porte arbustivo, sendo essa a distinção realizada na separação herbáceo/arbustivo da amostragem das espécies.

Amplamente utilizado na restauração ecológica, o método ‘framework species’ se baseia em estabelecer, em um mesmo plantio, determinada mistura de 30 a 40 espécies, as quais vão agir como blocos construtores do ecossistema. Embora desenvolvido e aplicado primariamente em restauração de ambientes florestais, o método tem como objetivo oferecer as condições para acelerar a regeneração natural em favor do desenvolvimento de um ecossistema diverso, resiliente e auto-sustentável (Goosem and Tucker 2012). Dentro da abordagem de seleção de espécies aqui proposta, pode ser interessante testar a aplicação de um total mínimo de espécies selecionadas para introdução no sistema a ser restaurado, em um mesmo momento de plantio, baseando-se no método ‘framework species’. Considerando-se a utilização de todas as espécies listadas no Quadro 1 para cada PFT, e um mínimo de cinco espécies ameaçadas de extinção ou de interesse, por exemplo, tem-se um total de 52 a 57 espécies. A riqueza

média de espécies encontrada no presente estudo, incluindo os morfotipos não identificados, foi de 60 nos habitats ferruginosos e 72 nos habitats quartzíticos. Assim, considerando as espécies selecionadas para se iniciar um projeto de restauração como blocos construtores do sistema, a exemplo do método ‘framework species’, pode-se sugerir, inicialmente, um total mínimo de 50 a 60 espécies para introdução no sistema a ser restaurado, dentro da abordagem aqui proposta para o campo rupestre. No entanto, o ajuste necessário para determinação desse total mínimo de espécies, assim como da representação mínima dos grupos funcionais como aqui sugerido e suas respectivas abundâncias, só será possível a partir da aplicação prática e monitoramento constante. Dessa forma, estudos experimentais devem ser iniciados em campo o quanto antes para que resultados possam ser obtidos e testados amplamente. É necessário frisar que o que está sendo aqui proposto não corresponde a uma receita pronta e, muito menos, garantia de sucesso, mas sim uma recomendação, cientificamente embasada, para ser colocada em prática, testada e aprimorada a partir de um monitoramento constante, acompanhado de um manejo adaptativo.

Um importante critério a ser também considerado é a disponibilidade e a produção de mudas nativas de campo rupestre. O cultivo de muitas espécies é ainda um desafio e o de muitas outras ainda nem foi testado. Esse é um campo que ainda precisa ser bastante desenvolvido, reforçando-se a necessidade de investimento em práticas, pesquisas e tecnologias voltadas para a produção de mudas de espécies nativas de campo rupestre, tanto ferruginoso quanto quartzítico, abrangendo uma variedade de espécies coerente com a diversidade requerida para uma restauração ecológica efetiva. A abordagem aqui sugerida também pode orientar nesse sentido, de forma que se busque contemplar os tipos funcionais centrais, assim como os de identidade, na produção e cultivo de mudas nativas, como subsídio para ações de restauração ecológica no campo rupestre.

Os atributos das espécies têm se mostrado relevantes para identificar combinações que podem gerar um efeito não apenas inicial no estabelecimento e crescimento das plantas, mas também podem direcionar o desenvolvimento da comunidade em longo prazo. Dessa forma, a seleção das espécies embasada na combinação de atributos quando do planejamento da restauração pode afetar diretamente o desenvolvimento dos sistemas restaurados (Rosenfield & Muller 2020). A abordagem de seleção de espécies aqui proposta deve ser, assim, testada e monitorada na prática para que se possa avançar na construção do conhecimento necessário para a restauração ecológica do campo rupestre.

Referências

- Abrahão A, Costa PDB, Lambers H, Andrade SAL, Sawaya ACHF, Ryan MH, Oliveira RS. 2019. Soil types select for plants with matching nutrient-acquisition and -use traits in hyperdiverse and severely nutrient-impoverished campos rupestres and cerrado in Central Brazil. *Journal of Ecology* 107: 1302– 1316.
- Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ, Lamont BB, Ojeda F, Burrows GE, Enright NJ, Knox KJE. 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* 197: 19– 35.
- Cusser S, Goodell K. 2013. Diversity and distribution of floral resources influence the restoration of plant–pollinator networks on a reclaimed strip mine. *Restoration Ecology* 21: 713–21.
- Fernandes GW. 2016. The Megadiverse Rupestrian Grassland. In: Fernandes GW (Ed.), *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 3–14.
- Fernandes GW, Toma TSP, Angrisano P, Overbeck G. 2016. Challenges in the Restoration of Quartzitic and Ironstone Rupestrian Grasslands. In: Fernandes GW (Ed.), *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 449-478.
- Fernandes GW, Bahia TO, Alemeida HA, Conceição AA, Loureiro CG, Luz GR, Neves ACO, Oki Y, Pereira GCN, Pirani JR, Viana PL, Negreiros D. 2020. Floristic and functional identity of rupestrian grasslands as a subsidy for environmental restoration and policy. *Ecological Complexity* 43: 100833.
- Ferrari LT, Schaefer CEGR, Fernandes RBA, Mendonça BAF, Gjorup DF, Corrêa GR, et al. 2016. Thermic and hydric dynamics of ironstone (Canga) and quartzite rupestrian grasslands in the Quadrilátero Ferrífero: the ecological importance of water In: Fernandes GW (Ed.), *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 71–85.
- Fokom R, Adamou S, Teugwa MC, Begoude Boyogueno AD, Nana WL, Ngonkeu MEL, Tchameni NS, Nwaga D, Tsala Ndzomo G, Amvam Zollo PH. 2012. Glomalin related soil protein, carbon, nitrogen and soil aggregate stability as

affected by land use variation in the humid forest zone of south Cameroon. *Soil and Tillage Research* 120: 69–75.

Goosem S, Tucker NIJ. 2013. *Repairing the Rainforest* (second edition). Wet Tropics Management Authority and Biotropica Australia Pty. Ltd. Cairns.

Halle S, Fattorini M. 2004. *Advances in Restoration Ecology: Insights from Aquatic and Terrestrial Ecosystems*. In: Temperton et al. (Eds.) *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice*. Washington, D.C.: Island Press, pp. 10–33.

Howe HF. 2016. Making dispersal syndromes and networks useful in tropical conservation and restoration. *Global Ecology and Conservation* 6: 152–78.

Jacobi CM, Carmo FF, Vincent RC, Stehmann JR. 2007. Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 16: 2185–2200.

Lambers H, Oliveira RS. 2019. *Plant Physiological Ecology*, 3rd edn. Cham, Switzerland: Springer.

Montoya D, Rogers L, Memmott J. 2012. Emerging perspectives in the restoration of biodiversity-based ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 666–72.

Negreiros D, Le Stradic S, Fernandes GW, Rennó HC. 2014. CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant Ecology* 215: 379–388.

Neves DM, Dexter KG, Pennington RT, Bueno ML, Miranda PLS, Oliveira-Filho AT. 2017. Lack of floristic identity in campos rupestres – a hyperdiverse mosaic of rocky montane savannas in South America. *Flora* 238: 24–31.

Pillar VD, Blanco CC, Müller SC, Sosinski EE, Joner F, Duarte LDS. 2013. Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science* 24: 963–974.

Purin S, Rillig MC. 2007. The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: limitations, progress, and a new hypothesis for its function. *Pedobiologia* 51: 123–130.

Rillig MC. 2004. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science* 84: 355–363.

- Rillig MC, Ramsey PW, Morris S, Paul EA. 2003. Glomalin, an arbuscularmycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change. *Plant Soil* 253: 293–299.
- Rosenfiel MF, Muller SC. 2020. Ecologia funcional como ferramenta para planejar e monitorar a restauração ecológica de ecossistemas. *Oecologia Australis* 25, ahead of print. <https://revistas.ufrj.br/index.php/oa/article/view/25178>
- Schaefer CEGR, Cândido HG, Corrêa GR, Nunes JA, Arruda DM. 2016. The Physical environment of rupestrian grasslands (Campos rupestres) in Brazil: geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. In: Fernandes GW (Ed.), *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 15-53.
- Silveira FA, Negreiros D, Barbosa NP, Buisson E, Carmo FF, Carstensen DW, Conceição AA, Cornelissen TG, Echternacht L, Fernandes GW, Garcia QS, Guerra TJ, Jacobi CM, Lemos-Filho JP, Le Stradic S, Morellato LPC, Neves FS, Oliveira RS, Schaefer CE, Viana PL, Lambers H. 2016. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil* 403: 129–152.
- Temperton VM, Buchmann N, Buisson E, Durigan G, Kazmierczak L, Perring MP, de Sá Dechoum M, Veldman JW, Overbeck GE. 2019. Step back from the forest and step up to the Bonn Challenge: how a broad ecological perspective can promote successful landscape restoration. *Restoration Ecology* 27: 705– 719.
- Treseder KK, Allen MF. 2000. Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO₂ and nitrogen deposition. *New Phytologist* 147: 189–200.
- Treseder KK, Turner KM. 2007. Glomalin in ecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 71: 1257–1266.
- Walker B. 1992. Biological diversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23.
- Wright SF and Upadhyaya A. 1998. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 198: 97–107.
- Zobel M, Öpik M. 2014. Plant and arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities—Which drives which? *Journal of Vegetation Science* 25: 1133–1140.