



ANA LÍVIA DE CARVALHO RODRIGUES

**MICROCLIMA E CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DA
VEGETAÇÃO REGULAM A DINÂMICA DA
SERRAPILHEIRA AO LONGO DE UM GRADIENTE
ALTITUDINAL EM FLORESTA MONTANA TROPICAL**

**LAVRAS – MG
2026**

ANA LÍVIA DE CARVALHO RODRIGUES

**MICROCLIMA E CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DA
VEGETAÇÃO REGULAM A DINÂMICA DA SERRAPILHEIRA AO
LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL EM FLORESTA
MONTANA TROPICAL**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, área de concentração em Botânica Aplicada, para a obtenção do título de Mestre.

Orientador
Prof. Dr. Rubens Manoel dos Santos

**LAVRAS – MG
2026**

**Ficha Catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração
de Ficha Catalográfica da Biblioteca Universitária da UFLA, com
dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Rodrigues, Ana Livia de Carvalho.

Microclima e características funcionais da vegetação regulam a dinâmica da serrapilheira ao longo de um gradiente altitudinal em floresta montana tropical / Ana Livia de Carvalho Rodrigues. - 2026.

57 p.

Orientador: Rubens Manoel dos Santos

Dissertação (Mestrado Acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2026.
Bibliografia.

1. Serrapilheira. 2. Microclima. 3. Florestas Tropicais Montanas. 4. Gradiente Altitudinal. 5. Características Funcionais. I. Manoel dos Santos, Rubens. II. Universidade Federal de Lavras. III. Título.

ANA LÍVIA DE CARVALHO RODRIGUES

**MICROCLIMA E CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DA VEGETAÇÃO
REGULAM A DINÂMICA DA SERRAPILHEIRA AO LONGO DE UM GRADIENTE
ALTITUDINAL EM FLORESTA MONTANA TROPICAL**

**MICROCLIMATE AND PLANT FUNCTIONAL TRAITS REGULATE LITTER
DYNAMICS ALONG AN ELEVATIONAL GRADIENT IN A TROPICAL MONTANE
FOREST**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, área de concentração em Botânica Aplicada, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 30 de março de 2026.
Dr. Rubens Manoel dos Santos UFLA
Dra. Polyanne Aparecida Coelho UFLA
Dra. Gisele Cristina de Oliveira Menino IFGOIANO

Orientador
Prof. Dr. Rubens Manoel dos Santos

**LAVRAS – MG
2026**

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Universidade Federal de Lavras (UFLA), ao Departamento de Ciências Florestais (DCF), ao Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada e ao Laboratório de Fitogeografia e Ecologia Evolutiva pela oportunidade, estrutura e apoio ao desenvolvimento deste trabalho.

O presente estudo foi realizado com apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), por meio dos processos APQ-02645-23 e BPD-00202-22, que financiaram a pesquisa que deu origem a esta dissertação e ao futuro artigo científico.

O presente trabalho foi realizado com apoio da coordenação de aperfeiçoamento de pessoal de nível superior – Brasil (CAPES) – código de financiamento 001, pela concessão da bolsa de mestrado, fundamental para a realização desta pesquisa.

Agradeço também ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento de projetos de pesquisa.

Estendo meus agradecimentos a todos os projetos que já financiaram e que atualmente apoiam as pesquisas desenvolvidas no Laboratório de Fitogeografia e Ecologia Evolutiva, incluindo a FAPEMIG (RED-00330-16), o CNPq (bolsa de produtividade 313632/2021-9 e projetos 403475/2023-6 e 402682/2019-0), o PELD-PEAK (446053/2024-4) e o Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia — Biodiversidade do Solo (INCT), com financiamento do CNPq (406658/2022-6), CAPES e FAPEMIG.

Agradeço ao Parque Nacional do Itatiaia, Unidade de Conservação que protege cerca de 28.000 hectares de Mata Atlântica, sendo de suma importância para o desenvolvimento científico e para a conservação da biodiversidade.

Ao professor Rubens Manoel dos Santos, agradeço à paciência, empatia, orientação, dedicação, ensinamentos e pelas boas risadas ao longo dessa trajetória.

Aos meus colegas de laboratório, que tornaram essa caminhada mais leve durante os inúmeros campos realizados, foram muitos campos e muitas pessoas que contribuíram para essa jornada.

Em especial, agradeço à Tatiane, pelo imenso apoio durante o processo de escrita, e ao Cleber, pelo auxílio na elucidação das ideias do artigo.

*“Quando tentamos isolar qualquer coisa na natureza, descobrimos
que ela está ligada a todo o resto do universo.”*
John Muir (1911).

RESUMO

A dinâmica da serrapilheira é um processo fundamental para a ciclagem de nutrientes e a manutenção da produtividade em florestas tropicais, especialmente em ambientes montanos, onde gradientes altitudinais promovem fortes variações ambientais em curtas distâncias. Nesta dissertação, investigamos como variáveis microclimáticas e atributos da vegetação influenciam os padrões de aporte e decomposição da serrapilheira ao longo de um gradiente altitudinal (1700 a 2500 m) em uma floresta tropical montana atlântica no Brasil. O estudo foi conduzido em parcelas permanentes distribuídas em cinco cotas altitudinais, nas quais foram monitorados o aporte e a decomposição de serrapilheira, por meio de *litterbags*, além do registro contínuo de variáveis microclimáticas, como temperatura, precipitação e umidade. Também avaliamos atributos estruturais e funcionais da comunidade arbórea. Os resultados indicaram que o aporte de serrapilheira esteve positivamente associado à temperatura média, à precipitação e à variabilidade térmica, o que sugere forte controle microclimático sobre a produção de matéria orgânica. A decomposição, por sua vez, foi influenciada por atributos funcionais da vegetação, com espécies associadas a estratégias aquisitivas apresentando maior perda de massa. Em conjunto, os resultados demonstram que pequenas variações microclimáticas ao longo do gradiente altitudinal afetam significativamente os fluxos de matéria orgânica e a ciclagem de nutrientes, enquanto a composição funcional da vegetação modula a composição qualidade e degradação da serrapilheira. Os resultados reforçam a importância da integração entre medições microclimáticas e atributos funcionais para compreender o funcionamento de florestas montanas tropicais e antecipar suas respostas às mudanças climáticas.

Palavras-chave: serrapilheira; microclima; florestas tropicais montanas; gradiente altitudinal; características funcionais.

ABSTRACT

Litter dynamics represent a fundamental process for nutrient cycling and the maintenance of productivity in tropical forests, especially in montane environments, where altitudinal gradients promote strong environmental variation over short distances. In this dissertation, we investigated how microclimatic variables and vegetation attributes influence patterns of litterfall and decomposition along an altitudinal gradient (1,700 to 2,500 m) in an Atlantic montane tropical forest in Brazil. The study was conducted in permanent plots distributed across five elevation levels, where litterfall and decomposition were monitored using litterbags. In addition, we continuously recorded microclimatic variables, including temperature, precipitation, and humidity. Structural and functional vegetation attributes associated with the tree community were also assessed. The results indicated that litterfall was positively associated with mean temperature, precipitation, and thermal variability, highlighting a strong microclimatic control over organic matter production. Furthermore, vegetation functional traits influenced decomposition, with traits associated with acquisitive strategies promoting greater mass loss. Overall, the findings demonstrate that small microclimatic variations along the altitudinal gradient can significantly alter organic matter fluxes and nutrient cycling, while the functional composition of vegetation modulates litter quality. These results underscore the importance of integrating microclimatic measurements and functional traits to better understand the functioning of montane tropical forests under climate change.

Keywords: litter dynamics; microclimate; tropical montane forests; elevational gradient; plant functional traits.

INDICADORES DE IMPACTO

Os resultados desta dissertação contribuem para o avanço do conhecimento sobre os mecanismos ecológicos que regulam o funcionamento de florestas tropicais montanas, no que se refere à dinâmica da serrapilheira. Ao demonstrar que variáveis microclimáticas, como temperatura, precipitação e umidade, exercem forte influência sobre os fluxos de aporte e decomposição da serrapilheira, este estudo evidencia a importância do microclima na regulação da produtividade e dos processos de transformação da matéria orgânica nesses ecossistemas. Além disso, identificar a influência das características funcionais da vegetação sobre a dinâmica da serrapilheira destaca a importância da composição funcional das comunidades vegetais na determinação da composição do material orgânico que retorna ao solo e na velocidade de sua decomposição. Esses resultados reforçam que a interação entre condições ambientais e atributos funcionais das plantas constitui um componente-chave na regulação da ciclagem de nutrientes e produtividade em florestas tropicais de montanha. Do ponto de vista aplicado, o conhecimento gerado por este estudo subsidia estratégias de monitoramento, conservação e restauração em ambientes montanos, ao evidenciar o papel das variações microclimáticas e da composição funcional da vegetação na regulação de processos ecológicos essenciais, como a produção e decomposição da serrapilheira. Esses achados oferecem bases científicas para o desenvolvimento de indicadores ecológicos de sucesso e para a seleção de espécies e arranjos funcionais em projetos de restauração, com vistas a otimizar a ciclagem de nutrientes. Em um contexto de mudanças climáticas globais, a compreensão desses mecanismos torna-se particularmente relevante para aprimorar modelos preditivos sobre o funcionamento de ecossistemas sensíveis, como as florestas tropicais montanas, permitindo antecipar respostas às alterações nas condições hidroclimáticas. Além disso, os resultados contribuem para a definição de áreas prioritárias para conservação, ao destacar a importância da manutenção de condições microclimáticas locais para a estabilidade dos processos e serviços ecossistêmicos. Dessa forma, esta pesquisa fortalece iniciativas de conservação da biodiversidade e manejo sustentável de ecossistemas florestais, ao integrar conhecimento ecológico a aplicações práticas em planejamento ambiental. Os resultados dialogam diretamente com os Objetivos de Desenvolvimento Sustentável, especialmente a Vida Terrestre (ODS 15), a Ação contra a Mudança Global do Clima (ODS 13) e a Saúde e Bem-estar (ODS 3), ao evidenciar que a manutenção do funcionamento desses ecossistemas é fundamental para a regulação climática, a conservação da biodiversidade e a provisão de serviços ecossistêmicos essenciais às sociedades humanas.

IMPACT INDICATORS

The results of this dissertation contribute to advancing knowledge on the ecological mechanisms that regulate the functioning of montane tropical forests, particularly regarding litter dynamics. By demonstrating microclimatic variables, such as temperature, precipitation, and humidity, exert strong influence on litterfall and decomposition fluxes, this study highlights the importance of microclimate in regulating productivity and organic matter transformation processes in these ecosystems.

Furthermore, identifying the influence of vegetation functional traits on litter dynamics underscores the role of functional composition of plant communities in determining both the quality of organic material returned to the soil and the rate of its decomposition. These findings reinforce that the interaction between environmental conditions and plant functional attributes constitutes a key component in regulating nutrient cycling and productivity in montane tropical forests. From an applied perspective, the knowledge generated by this study supports strategies for monitoring, conservation, and restoration in montane environments by emphasizing the role of microclimatic variability and vegetation functional composition in regulating essential ecological processes, such as litter production and decomposition. These findings provide a scientific basis for the development of ecological success indicators and for the selection of species and functional assemblages in restoration projects, aiming to optimize nutrient cycling. In the context of global climate change, understanding these mechanisms becomes particularly relevant for improving predictive models of ecosystem functioning in sensitive systems such as montane tropical forests, allowing for better anticipation of responses to changes in hydroclimatic conditions. Additionally, the results contribute to the identification of priority areas for conservation by highlighting the importance of maintaining local microclimatic conditions for the stability of ecosystem processes and services. Thus, this research strengthens biodiversity conservation initiatives and the sustainable management of forest ecosystems by integrating ecological knowledge with practical applications in environmental planning. The findings are directly aligned with the Sustainable Development Goals, particularly Life on Land (SDG 15), Climate Action (SDG 13), and Good Health and Well-being (SDG 3), by demonstrating that maintaining the functioning of these ecosystems is essential for climate regulation, biodiversity conservation, and the provision of ecosystem services critical to human societies.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	12
REFERENCIAL TEÓRICO	13
1 FLORESTAS TROPICAIS DE MONTANHA	13
2 DINÂMICA DA SERRAPILHEIRA E CICLAGEM DE NUTRIENTES EM FLORESTAS TROPICAIS	14
3 DIVERSIDADE FUNCIONAL E TAXONÔMICA NO FLUXO E DECOMPOSIÇÃO DA SERRAPILHEIRA	17
4 IMPORTÂNCIA DAS CONDIÇÕES MICROCLIMÁTICAS	18
5 MUDANÇAS CLIMÁTICAS E REGULAÇÃO DA DINÂMICA DA SERRAPILHEIRA	19
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	20
ARTIGO	28
1 INTRODUÇÃO.....	29
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	31
2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	31
2.2 COLETA DE DADOS	32
2.2.1 Amostragem da vegetação.....	33
2.2.2 Fluxo e decomposição da serrapilheira e propriedades do solo nas cotas	33
2.2.3 Caracterização climática.....	34
2.2.4 Características funcionais	34
2.3 ANÁLISE DE DADOS	35
3 RESULTADOS.....	36
4 DISCUSSÃO.....	42
5 CONCLUSÃO	47
6 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	48
MATERIAL SUPLEMENTAR	56

INTRODUÇÃO GERAL

A produtividade que mantém as formações de florestas tropicais está diretamente ligada a dinâmica e decomposição da camada de serrapilheira que fica sobre o solo (Sayer et al., 2020; Elbasiouny et al., 2022). A ciclagem da matéria orgânica é um processo fundamental na manutenção das formações tropicais. Isso porque, além do fato dos solos de regiões tropicais serem antigos e intemperizados, as condições ambientais de altas temperaturas e precipitação dos trópicos, levam ao constante processo de liberação e lixiviação dos nutrientes (Targhetta; Kesselmeier; Wittmann, 2015; Vieira et al., 2023). Assim, em situações de desmatamento, por exemplo, e a retirada da biomassa vegetal, a principal fonte de aporte de matéria orgânica do ecossistema edáfico (folhas senescentes, troncos e galhos caídos) é cessada, bem como aporte de nutrientes e os ciclos biogeoquímicos (Begon, M.; Townsend, C. R.; Harper, J. L., 2007; Puig, 2008; Elbasiouny et al., 2022; Leal et al., 2024).

Florestas tropicais montanas estão submetidas a processos ainda mais intensos de empobrecimento do solo, uma vez que estão sob condições climáticas rigorosas, como a diminuição da temperatura com o aumento da altitude, altos índices de radiação solar e elevadas taxas de precipitação aliadas à presença constante de neblina, também conhecida como chuva oculta (Eller et al., 2020; Kohler; Maselli, 2009). Além disso, as mudanças abruptas do relevo ao longo do gradiente altitudinal torna o processo de lixiviação, bem como os outros fatores supracitados, ainda mais acentuados (Körner, 2007; Körner et al., 2017). Esse conjunto de fatores leva a características edáficas de baixa fertilidade, e ressaltam a importância do aporte de serrapilheira em áreas de montanhas para a manutenção da vegetação.

Nesse sentido, entende-se que a dinâmica dos ecossistemas, especialmente em florestas nebulares, depende dos ciclos biogeoquímicos, que garantem a reciclagem de nutrientes, como carbono e o nitrogênio, elementos indispensáveis para a vida, desde os produtores até os decompositores (Elbasiouny et al., 2022; Meng et al., 2022). Entre estes ciclos, destaca-se a decomposição de serrapilheira, que pode ser resumida como o processo de imobilização e liberação de nutrientes (Aerts, 1997). Um processo realizado por microorganismos da biota do solo, que estão presentes na matéria orgânica morta advinda do processo de senescência natural das plantas, de galhos, frutos, flores e principalmente das folhas, como também do ciclo de vida da fauna que abriga o habitat (Andrade et al., 1999).

Cabe ressaltar que a eficiência no processo de decomposição é complexa, e regida pelo conjunto das interações bióticas e abióticas (Handa et al., 2014; Sayer et al., 2020; Elbasiouny et al., 2022). A decomposição é mediada, por exemplo, pelas estratégias de sobrevivência de

plantas que estão no habitat. As características funcionais das plantas refletem os processos fisiológicos, e determinam a capacidade das espécies de evitar ou tolerar o estresse ambiental (Andrade et al., 1999; Handa et al., 2014; Fagundes et al., 2022). Durante o processo de fotossíntese, são sintetizados diversos compostos orgânicos com composições químicas distintas entre as espécies, que condicionam diferentes facilidades e dificuldades à decomposição (De Groote *et al.*, 2018; Fagundes et al., 2022). Conhecidos como *trade-offs* de investimento em sobrevivência ou crescimento, plantas com estratégias aquisitivas irão apresentar baixo investimento na composição e durabilidade dos tecidos, o que facilita o processo de quebra. Por outro lado, plantas com características conservativas investem na durabilidade e robustez de seus tecidos, e impõem dificuldades ao processo de decomposição (Szefer *et al.*, 2017; Fagundes et al., 2022).

Com isso, pode-se partir da premissa que as interações entre os fatores bióticos e abióticos do ambiente modulam o processo de ciclagem de nutrientes, a manutenção dos ciclos biogeoquímicos e a produtividade, os quais são influenciados pela dinâmica da serrapilheira, de aporte e decomposição. Diante do atual cenário de oscilações climáticas intensas e persistentes, e da perda da biodiversidade, esta dissertação propõe-se a estudar a dinâmica de serrapilheira, proxy, ou seja, um indicador indireto de produtividade em ecossistemas, ao longo de um gradiente altitudinal sob regime de proteção integral, com o objetivo de avaliar como variáveis microclimáticas, características do solo, composição de espécies e grupos funcionais exercem efeitos sobre os padrões de aporte e decomposição da serrapilheira ao longo do gradiente altitudinal.

REFERENCIAL TEÓRICO

1 Florestas tropicais de montanha

As florestas de montanha ocorrem em todos os continentes e distribuem-se ao longo de gradientes latitudinais e altitudinais, representando aproximadamente um terço da área ocupada por florestas naturais no planeta (Körner et al., 2017). Além de comporem paisagens de grande relevância ecológica, regiões montanhosas fornecem água doce para cerca de metade da população mundial e apresentam elevadas taxas de biodiversidade e endemismo (Kohler; Maselli, 2009; Körner et al., 2017). Essa diversidade está associada à forte heterogeneidade ambiental gerada por mudanças abruptas nas condições climáticas, edáficas e topográficas ao longo do gradiente altitudinal, as quais produzem grande variedade de habitats e microclimas em curtas distâncias geográficas (Körner, 2007; Begon, Townsend e Harper, 2007).

No Brasil, aproximadamente 17% do território é ocupado por áreas montanhosas, o que posiciona o país entre aqueles com maior extensão desse tipo de ambiente no mundo (Aquino, 2022). Nessas regiões, as florestas desempenham papel importante na regulação hidrológica e na proteção contra processos erosivos (Giambelluca, Gerold, 2011; Eller et al., 2020; Vieira Pompeu et al., 2026). A vegetação contribui para a interceptação da chuva, retenção de água no solo e manutenção dos fluxos hídricos ao longo do ano, além de favorecer a conservação de nutrientes por meio da ciclagem de matéria orgânica.

O aumento da altitude ao longo de uma paisagem caracteriza os chamados gradientes altitudinais, que atuam como importantes filtros ambientais. Esses gradientes estão associados à diminuição da temperatura, alterações no regime de precipitação, maior frequência de imersão da vegetação em nuvens e variações na radiação solar incidente (Körner, 2007; Kohler; Maselli, 2009; Eller et al., 2020). Outros fatores ambientais, como velocidade dos ventos, substrato geológico e processos de formação do solo, também variam ao longo da altitude e alteram a estrutura e composição das comunidades vegetais (Steward, 1989; Körner, 2007).

Entre os ecossistemas montanos destacam-se as florestas tropicais nebulares, caracterizadas pela presença frequente ou permanente de neblina e nuvens baixas que interceptam a vegetação (Grubb, 1977; Jarvis e Mulligan, 2011a; Eller et al., 2020). Essas florestas geralmente ocorrem entre 1200 e 2500 m de altitude e apresentam temperaturas mais baixas e elevada umidade em comparação com outras florestas tropicais (LaBastille e Pool, 1978; Stadtmüller, 1987; Hemp, 2011). Nessas condições, observa-se redução da altura do dossel, maior abundância de epífitas e mudanças na composição de espécies e nas características funcionais das plantas ao longo do gradiente altitudinal (Givnish, 1998; Sundqvist et al., 2013; Eller et al., 2020).

Dessa forma, gradientes altitudinais representam importantes laboratórios naturais para o estudo de processos ecológicos, pois permitem investigar como variações ambientais modulam a estrutura e o funcionamento das comunidades biológicas ao longo do espaço (Körner, 2007; Sundqvist et al., 2013).

2 Dinâmica da serrapilheira e ciclagem de nutrientes em florestas tropicais

A ciclagem de nutrientes em ecossistemas florestais refere-se ao conjunto de processos responsáveis pela transferência de elementos químicos entre os compartimentos bióticos e abióticos do ecossistema, que incluem a absorção de nutrientes pelas plantas, sua incorporação na biomassa, a redistribuição interna nos tecidos vegetais e o retorno ao solo por meio da queda de resíduos vegetais e da decomposição da serrapilheira (Steward, 1989; Vitousek e Sanford,

1986). Esse processo constitui um dos principais mecanismos de manutenção da fertilidade do solo e da produtividade em florestas tropicais, especialmente em ambientes onde os nutrientes disponíveis no solo são limitados e grande parte do capital nutricional encontra-se estocado na biomassa vegetal (Vitousek e Sanford, 1986; Andrade et al., 1999).

A serrapilheira representa uma das principais vias de retorno de nutrientes ao solo em ecossistemas florestais, sendo composta principalmente por folhas, ramos, estruturas reprodutivas e outros detritos vegetais provenientes da vegetação (Sayer et al., 2020). O aporte de serrapilheira é controlado pela combinação de fatores abióticos e bióticos, que incluem variáveis climáticas, como temperatura, precipitação e sazonalidade, eventos físicos, como ventos e tempestades, além da estrutura e composição da vegetação, características edáficas e distúrbios naturais e antrópicos (Giweta, 2020). Após sua deposição no solo, esse material passa por processos de fragmentação e decomposição conduzidos por microrganismos e fauna edáfica, como resultado há a mineralização dos nutrientes e sua posterior reincorporação ao sistema solo-planta (Vitousek e Sanford, 1986). Dessa forma, a dinâmica da serrapilheira, que inclui tanto o aporte quanto a decomposição, exerce papel central na regulação da ciclagem de nutrientes e no funcionamento dos ecossistemas florestais.

A velocidade e a eficiência da ciclagem de nutrientes são determinadas por um conjunto de fatores abióticos e bióticos que atuam de maneira interdependente. Entre os fatores abióticos, as condições climáticas, particularmente temperatura e disponibilidade hídrica, desempenham papel fundamental na regulação da atividade microbiana e da decomposição da matéria orgânica (Aerts, 1997; Bradford et al., 2014). Em ambientes tropicais, variações na temperatura e na umidade podem ter impacto direto na atividade dos organismos decompositores e nas taxas de mineralização dos nutrientes, e assim afetar a velocidade de transformação da serrapilheira e o retorno de nutrientes ao solo (Bradford et al., 2014).

Em gradientes altitudinais, as mudanças nas condições climáticas tornam-se particularmente relevantes para os processos de ciclagem e aporte de serrapilheira. O aumento da altitude geralmente está associado à redução da temperatura média, alterações nos regimes de precipitação e mudanças na disponibilidade hídrica, fatores que podem reduzir a atividade microbiana, diminuir as taxas de decomposição da matéria orgânica e alterar os padrões de deposição de serrapilheira no solo (Salinas et al., 2011; Sundqvist et al., 2013). Além disso, variações topográficas, como declividade e posição na paisagem, tem efeitos nas propriedades do solo, drenagem, retenção de nutrientes e interceptação de neblina, que, portanto, contribui

para a heterogeneidade ambiental e para a variação espacial dos processos de ciclagem ao longo dos gradientes montanos (Salinas et al., 2011).

Além dos fatores climáticos e edáficos, os atributos da vegetação também exercem forte influência sobre a ciclagem de nutrientes. A composição de espécies e as características funcionais das plantas determinam a quantidade e a composição da serrapilheira produzida, que está diretamente relacionada aos processos de decomposição (Cornwell et al., 2008; Freschet et al., 2012). Espécies com estratégias mais aquisitivas, geralmente caracterizadas por maior área foliar específica e tecidos menos densos, tendem a produzir serrapilheira com maior teor de nutrientes e menor investimento estrutural, o que favorece sua decomposição mais rápida. Em contraste, espécies associadas a estratégias mais conservativas apresentam folhas mais espessas e com maior investimento em compostos estruturais, como lignina e celulose, o que resulta em material foliar mais recalcitrante e de decomposição mais lenta (Wright et al., 2004; Cornwell et al., 2008).

Outro componente importante da ciclagem de nutrientes é a atividade da comunidade decompositora, composta por microrganismos e fauna do solo responsáveis pela fragmentação e transformação da matéria orgânica. A diversidade e a composição dessas comunidades podem ser modificadas tanto pelas condições ambientais quanto pela qualidade do substrato disponível, o que reforça o caráter integrado dos processos que regulam a ciclagem de nutrientes nos ecossistemas florestais (Swift et al., 1979; Bradford et al., 2014). Alterações na composição da vegetação e nas condições ambientais podem, portanto, modificar as interações entre produtores primários e decompositores. Além de afetar as taxas de decomposição e a disponibilidade de nutrientes no sistema (Handa et al., 2014).

A fertilidade do solo também desempenha papel importante na dinâmica da ciclagem, uma vez que a disponibilidade de nutrientes pode regular tanto a produção quanto a qualidade da serrapilheira. Gradientes de fertilidade podem determinar mudanças na composição funcional das comunidades vegetais e, consequentemente, na natureza do material orgânico que retorna ao solo (Ge et al., 2013; Hobbie, 2015). Em ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes, as plantas tendem a apresentar estratégias mais conservativas de uso de recursos, ao produzir folhas mais duráveis e estruturalmente reforçadas, o que pode resultar em menor velocidade de decomposição e maior acúmulo de matéria orgânica no solo (Hobbie, 2015).

Dessa forma, a ciclagem de nutrientes em ecossistemas florestais resulta da interação entre fatores climáticos, propriedades edáficas, composição da vegetação e atividade da comunidade decompositora. Em florestas tropicais de montanha, essas interações tornam-se

ainda mais complexas devido à forte heterogeneidade ambiental associada aos gradientes altitudinais. Compreender como variáveis microclimáticas e características funcionais da vegetação regulam a dinâmica da serrapilheira é essencial para elucidar os mecanismos que controlam os fluxos de matéria e energia nesses ecossistemas, bem como para prever como esses processos podem responder às mudanças ambientais.

3 Diversidade funcional e taxonômica no fluxo e decomposição da serrapilheira

A diversidade biológica atua diretamente sobre o fluxo de serrapilheira, bem como sobre sua decomposição e a ciclagem de nutrientes nos ecossistemas. Diferentes dimensões da biodiversidade, como diversidade taxonômica e funcional, podem afetar a dinâmica da matéria orgânica ao modificar as interações entre plantas, microrganismos e fauna decompositora (Szefer et al., 2017; Coelho de Souza et al., 2019). Comunidades com maior número de espécies tendem a apresentar maior diversidade de estratégias ecológicas e maior complementaridade no uso de recursos, o que pode resultar em maior diversidade de estruturas vegetais e composições químicas da serrapilheira, e contribuir diretamente as taxas de decomposição (Szefer et al., 2017; Fagundes et al., 2022).

Entre os componentes da diversidade funcional, as características foliares desempenham papel central na determinação da composição da serrapilheira e da velocidade de decomposição. Essas características refletem diferentes estratégias ecológicas associadas ao chamado espectro econômico foliar, que representa um gradiente entre estratégias aquisitivas e conservativas de uso de recursos (Chave et al., 2009; Apgaua et al., 2017). Espécies com estratégias aquisitivas geralmente apresentam folhas com menor investimento estrutural, maiores teores de nutrientes e maior área foliar específica, o que resulta em material foliar mais facilmente degradável e com maior velocidade de liberação de nutrientes no solo. Em contraste, espécies associadas a estratégias conservativas produzem folhas com maior investimento em compostos estruturais, como lignina e celulose, além de menores concentrações de nutrientes, assim há uma serrapilheira mais recalcitrante e com decomposição mais lenta (Chave et al., 2009; Apgaua et al., 2017).

Evidências empíricas reforçam a importância da diversidade funcional na regulação dos processos de decomposição. Em um estudo global publicado por Susan Handa et al. (2014, *Nature*) demonstraram que a diversidade funcional da serrapilheira e dos organismos decompositores aumenta a eficiência da decomposição e a liberação de carbono e nitrogênio no solo. Os autores também observaram que a perda de biodiversidade pode reduzir significativamente as taxas de decomposição e ciclagem de nutrientes em diferentes

ecossistemas. Esses resultados destacam a importância de compreender como diferentes dimensões da biodiversidade modulam os processos de ciclagem de nutrientes, especialmente em ambientes sujeitos a fortes filtros ambientais, como as florestas tropicais montanas.

4 Importância das condições microclimáticas

O microclima corresponde ao conjunto de condições climáticas observadas em escalas espaciais e temporais reduzidas, geralmente próximas à superfície do solo ou dentro da estrutura da vegetação, podendo diferir significativamente das condições climáticas registradas em estações meteorológicas convencionais (Geiger et al., 2003; Zellweger et al., 2020). Essas variações ambientais em pequena escala são condicionadas por fatores como cobertura vegetal, topografia, estrutura do dossel, umidade do solo e exposição solar. Como resultado, tem-se mosaicos de condições térmicas e hídricas dentro dos ecossistemas (De Frenne et al., 2021; Pincebourde e Woods, 2020). Dessa forma, o microclima representa a escala climática mais diretamente experimentada pelos organismos e, conseqüentemente, pode ser um fator determinante sobre processos ecológicos locais.

Nas últimas décadas, o estudo do microclima tem ganhado destaque na ecologia, especialmente com o avanço de sensores climáticos de alta resolução que permitem monitorar variáveis ambientais em escalas mais próximas da experiência dos organismos (Lembrechts et al., 2019). Nesse contexto, o microclima é reconhecido como um importante mediador entre as condições climáticas regionais e os processos ecológicos que ocorrem nos ecossistemas, capaz de modificar o crescimento das plantas, distribuição de espécies e dinâmica da matéria orgânica (De Frenne et al., 2021; Zellweger et al., 2020).

Em ecossistemas florestais, a estrutura da vegetação exerce forte controle sobre o microclima local. O dossel atua como um filtro físico que regula a incidência de radiação solar, a velocidade do vento e a evapotranspiração, e cria ambientes mais estáveis em comparação às áreas abertas (De Frenne et al., 2021; Hylander et al., 2015). Essa heterogeneidade microclimática pode gerar variações importantes de temperatura e umidade no interior da floresta, fatores que exercem efeito diretamente sobre a atividade microbiana e os processos de decomposição da matéria orgânica no solo (Aerts, 1997; Bradford et al., 2014).

Em gradientes altitudinais, as variações microclimáticas tornam-se particularmente relevantes. Uma vez que mudanças relativamente pequenas na altitude podem resultar em alterações significativas na temperatura, na disponibilidade hídrica e na amplitude térmica ao longo do ambiente (Körner, 2007; Sundqvist et al., 2013). Essas variações podem modificar

diretamente o funcionamento dos ecossistemas montanos, bem como afetar processos como produtividade vegetal, fenologia e ciclagem de nutrientes (Sundqvist et al., 2013; De Frenne et al., 2021). Em particular, temperatura e umidade são reconhecidas como importantes controladores da atividade de microrganismos decompositores, pois alteram a velocidade de decomposição da serrapilheira e a liberação de nutrientes no solo (Aerts, 1997; Bradford et al., 2014).

Nesse contexto, compreender a dinâmica microclimática torna-se fundamental para interpretar a variação espacial e temporal da dinâmica da serrapilheira em florestas tropicais montanas. Alterações na temperatura e na disponibilidade hídrica podem modificar tanto o fluxo de entrada de serrapilheira no sistema quanto os processos de decomposição e mineralização da matéria orgânica, o que afeta diretamente a ciclagem de nutrientes no ecossistema. Assim, a incorporação de medições microclimáticas em escala local permite compreender de forma mais precisa os fatores que regulam o funcionamento dos ecossistemas florestais ao longo de gradientes ambientais.

5 Mudanças climáticas e regulação da dinâmica da serrapilheira

A ciclagem de nutrientes está diretamente associada aos ciclos biogeoquímicos globais, especialmente aos ciclos do carbono (C) e do nitrogênio (N), que regulam a dinâmica da matéria orgânica e a produtividade dos ecossistemas (Sayer et al., 2020; Niu et al., 2023). Esses ciclos são fortemente interconectados, uma vez que o carbono capturado pelas plantas por meio da fotossíntese é incorporado à biomassa e posteriormente transferido ao solo através do aporte de serrapilheira e da decomposição da matéria orgânica. Ao mesmo tempo, o nitrogênio constitui um nutriente essencial para o crescimento das plantas, componente fundamental de proteínas, enzimas e clorofila, o que o torna um dos principais fatores limitantes da produtividade em muitos ecossistemas terrestres (Smith et al., 2015; Elbasiouny et al., 2022; Niu et al., 2023).

Mudanças nas condições climáticas podem alterar significativamente a dinâmica desses ciclos biogeoquímicos. O aumento da temperatura, por exemplo, tende a estimular a atividade microbiana e acelerar a decomposição da matéria orgânica, e assim intensificar os processos de mineralização e a liberação de nutrientes no solo (Elbasiouny et al., 2022; Niu et al., 2023). No entanto, quando a taxa de liberação de nutrientes excede a capacidade de absorção pela vegetação, esses nutrientes podem ser perdidos por processos como lixiviação e volatilização, o que reduz sua disponibilidade para as plantas.

Além disso, o aumento das concentrações atmosféricas de dióxido de carbono pode alterar a composição química dos tecidos vegetais, e por sua vez modificar a razão carbono:nitrogênio (C:N) da serrapilheira. Materiais vegetais com maiores proporções de carbono em relação ao nitrogênio tendem a apresentar decomposição mais lenta, pois os microrganismos decompositores necessitam de maiores quantidades de nitrogênio para metabolizar compostos ricos em carbono (Niu et al., 2023). Dessa forma, mudanças na composição da serrapilheira podem contribuir diretamente para as taxas de decomposição e a disponibilidade de nutrientes.

Alterações no equilíbrio entre os ciclos do carbono e do nitrogênio, frequentemente descritas como mudanças no acoplamento C–N, podem resultar em mudanças significativas na dinâmica de armazenamento e liberação de carbono nos ecossistemas (Niu et al., 2023). O aumento das taxas de decomposição associado ao aquecimento climático pode intensificar a liberação de carbono para a atmosfera, e assim reduzir o potencial de sequestro de carbono nos solos e na biomassa vegetal e contribuir para retroalimentar o processo de mudança climática.

Em ecossistemas montanos, esses efeitos podem ser modulados por variações microclimáticas ao longo do gradiente altitudinal, e afetar de forma heterogênea os processos de decomposição e ciclagem de nutrientes (Körner, 2007; Sundqvist et al., 2013; Zellweger et al., 2020). No entanto, ainda são limitados os estudos que integram medições microclimáticas *in situ* para compreender esses efeitos em gradientes altitudinais tropicais. Dessa forma, compreender a interação entre mudanças climáticas, microclima e características da vegetação torna-se fundamental para prever respostas do funcionamento dos ecossistemas florestais frente às mudanças climáticas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aerts, R. (1997). Climate, Leaf Litter Chemistry and Leaf Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos*, 79(3), p.439. doi:<https://doi.org/10.2307/3546886>.

Andrade, A.G. de Urquiaga, S. and Faria, S.M. de (1999). Ciclagem de nutrientes em ecossistemas florestais. www.infoteca.cnptia.embrapa.br. [online] Available at: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/337399>.

Apgaua, D.M.G., Tng, D.Y.P., Cernusak, L.A., Cheesman, A.W., Santos, R.M., Edwards, W.J. and Laurance, S.G.W. (2016). Plant functional groups within a tropical forest exhibit different

wood functional anatomy. *Functional Ecology*, 31(3), pp.582–591. doi:<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12787>.

Atkinson, B.W. (2003). The climate near the ground, sixth edition, R. Geiger, R. H. Aron and P. Todhunter, Rowman and Littlefield Publishers, Lanham, MD, USA, 2003. No. of pages xviii +584. ISBN 0-7425-1857-4. *International Journal of Climatology*, 23(14), pp.1797–1798. doi:<https://doi.org/10.1002/joc.967>.

Begon, M., R. Townsend, C. and L. Harper, J. (n.d.). *Ecologia: De Indivíduos a Ecosystemas*. 4ª edição ed. 4: Artmed.

Bradford, M.A., Berg, B., Maynard, D.S., Wieder, W.R. and Wood, S.A. (2015). Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology*, 104(1), pp.229–238. doi:<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12507>.

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. and Zanne, A.E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), pp.351–366. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>.

Cleveland, C.C., Townsend, A.R., Taylor, P., Alvarez-Clare, S., Bustamante, M.M.C., Chuyong, G., Dobrowski, S.Z., Grierson, P., Harms, K.E., Houlton, B.Z., Marklein, A., Parton, W., Porder, S., Reed, S.C., Sierra, C.A., Silver, W.L., Tanner, E.V.J. and Wieder, W.R. (2011). Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: a pan-tropical analysis. *Ecology Letters*, 14(9), pp.939–947. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01658.x>.

Coelho de Souza, F., Dexter, K.G., Phillips, O.L., Pennington, R.T., Neves, D., Sullivan, M.J.P., Alvarez-Davila, E., Alves, Á., Amaral, I., Andrade, A., Aragao, L.E.O.C., Araujo-Murakami, A., Arets, E.J.M.M., Arroyo, L., Aymard C., G.A., Bánki, O., Baraloto, C., Barroso, J.G., Boot, R.G.A. and Brien, R.J.W. (2019). Evolutionary diversity is associated with wood productivity in Amazonian forests. *Nature Ecology & Evolution*, 3(12), pp.1754–1761. doi:<https://doi.org/10.1038/s41559-019-1007-y>.

Dalling, J.W., Heineman, K., González, G. and Ostertag, R. (2015). Geographic, environmental and biotic sources of variation in the nutrient relations of tropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology*, 32(5), pp.368–383. doi:<https://doi.org/10.1017/s0266467415000619>.

De Frenne, P., Lenoir, J., Luoto, M., Scheffers, B.R., Zellweger, F., Aalto, J., Ashcroft, M.B., Christiansen, D.M., Decocq, G., De Pauw, K., Govaert, S., Greiser, C., Gril, E., Hampe, A., Jucker, T., Klings, D.H., Koelemeijer, I.A., Lembrechts, J.J., Marrec, R. and Meeussen, C. (2021). Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology*, 27(11), pp.2279–2297. doi:<https://doi.org/10.1111/gcb.15569>.

De Groote, S.R.E., Vanhellemont, M., Baeten, L., De Schrijver, A., Martel, A., Bonte, D., Lens, L. and Verheyen, K. (2018). Tree species diversity indirectly affects nutrient cycling through the shrub layer and its high-quality litter. *Plant and Soil*, 427(1-2), pp.335–350. doi:<https://doi.org/10.1007/s11104-018-3654-1>.

Eichenberg, D., Trogisch, S., Huang, Y., He, J.-S. and Bruehlheide, H. (2014). Shifts in community leaf functional traits are related to litter decomposition along a secondary forest succession series in subtropical China. *Journal of Plant Ecology*, 8(4), pp.401–410. doi:<https://doi.org/10.1093/jpe/rtu021>.

Elbasiouny, H., El-Ramady, H., Elbehiry, F., Rajput, V.D., Minkina, T. and Mandzhieva, S. (2022). Plant Nutrition under Climate Change and Soil Carbon Sequestration. *Sustainability*, 14(2), p.914. doi:<https://doi.org/10.3390/su14020914>.

Eller, C.B., Meireles, L.D., Sitch, S., Burgess, S.S.O. and Oliveira, R.S. (2020). How Climate Shapes the Functioning of Tropical Montane Cloud Forests. *Current Forestry Reports*, 6(2), pp.97–114. doi:<https://doi.org/10.1007/s40725-020-00115-6>.

Fagundes, N., Gianasi, F. and Santos, R. (2022). *Ecologia funcional, Anatomia ecológica, Tradeoffs em plantas, Functional traits, Diversidade funcional*. 1st ed. Editora UFPA.

Fontana, A., Loss, A. and de Araújo Pedron, F. (n.d.). *Compêndio de Solos do Brasil*. 1st ed. 2024.

Freschet, G.T., Aerts, R. and Cornelissen, J.H.C. (2012). A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, 26(1), pp.56–65. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01913.x>.

G., J.A.V. and Givnish, T.J. (1998). Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology*, 86(6), pp.999–1020.

doi:<https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00325.x>.

Ge, X., Zeng, L., Xiao, W., Huang, Z., Geng, X. and Tan, B. (2013). Effect of litter substrate quality and soil nutrients on forest litter decomposition: A review. *Acta Ecologica Sinica*, [online] 33(2), pp.102–108. doi:<https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2013.01.006>.

Giambelluca, T.W. and Gerold, G. (2011). *Hydrology and Biogeochemistry of Tropical Montane Cloud Forests*. [online] doi:https://doi.org/10.1007/978-94-007-1363-5_11.

Giweta, M. (2020). Role of litter production and its decomposition, and factors affecting the processes in a tropical forest ecosystem: A review. *Journal of Ecology and Environment*, 44(1). doi:<https://doi.org/10.1186/s41610-020-0151-2>.

Grubb, P.J. (1977). Control of Forest Growth and Distribution on Wet Tropical Mountains: with Special Reference to Mineral Nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8(1), pp.83–107. doi:<https://doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.000503>.

Handa, I.T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M.P., Bruder, A., Butenschoten, O., Chauvet, E., Gessner, M.O., Jabiol, J., Makkonen, M., McKie, B.G., Malmqvist, B., Peeters, E.T.H.M., Scheu, S., Schmid, B., van Ruijven, J., Vos, V.C.A. and Hättenschwiler, S. (2014). Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature*, [online] 509(7499), pp.218–221. doi:<https://doi.org/10.1038/nature13247>.

Hemp, A. (2011). *Altitudinal zonation and diversity patterns in the forests of Mount Kilimanjaro, Tanzania*. [online] doi:<https://doi.org/10.1017/CBO9780511778384.014>.

Hobbie, S.E. (2015). Plant species effects on nutrient cycling: revisiting litter feedbacks. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(6), pp.357–363. doi:<https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.03.015>.

Hylander, K., Ehrlén, J., Luoto, M. and Meineri, E. (2015). Microrefugia: Not for everyone. *AMBIO*, [online] 44(S1), pp.60–68. doi:<https://doi.org/10.1007/s13280-014-0599-3>.

Jarvis, A. and Mulligan, M. (2011). The climate of cloud forests. *Cambridge University Press eBooks*, pp.39–56. doi:<https://doi.org/10.1017/cbo9780511778384.005>.

Kohler, T. and Maselli, D. (2009). Thomas et al. Mountains and climate change: from understanding to action.

- Körner, C. (2007). The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), pp.569–574. doi:<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>.
- Körner, C., Jetz, W., Paulsen, J., Payne, D., Rudmann-Maurer, K. and M. Spehn, E. (2016). A global inventory of mountains for bio-geographical applications. *Alpine Botany*, 127(1), pp.1–15. doi: <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0182-6>.
- LaBastille, A. and Pool, D.J. (1978). On the Need for a System of Cloud-forest Parks in Middle America and the Caribbean. *Environmental Conservation*, 5(3), pp.183–190. doi:<https://doi.org/10.1017/s0376892900005890>.
- Leal, P.L., Carvalho, F. de, Souza, C.R. de, Pompeu, P.V., Fontes, M.A.L., Santos, R.M. dos, Silva, C.A. and Moreira, F.M. de S. (2024). Properties related to communities of arbuscular mycorrhizal fungi along an altitudinal gradient in a Brazilian cloud forest. *Acta Botanica Brasílica*, [online] 38. doi:<https://doi.org/10.1590/1677-941x-abb-2023-0081>.
- Lembrechts, J.J., Lenoir, J., Roth, N., Hattab, T., Milbau, A., Haider, S., Pellissier, L., Pauchard, A., Ratier Backes, A., Dimarco, R.D., Nuñez, M.A., Aalto, J. and Nijs, I. (2019). Comparing temperature data sources for use in species distribution models: From in-situ logging to remote sensing. *Global Ecology and Biogeography*, 28(11), pp.1578–1596. doi:<https://doi.org/10.1111/geb.12974>.
- Meng, S., Peng, T., Liu, X., Wang, H., Huang, T., Gu, J.-D. and Hu, Z. (2022). Ecological Role of Bacteria Involved in the Biogeochemical Cycles of Mangroves Based on Functional Genes Detected through GeoChip 5.0. *mSphere*, 7(1). doi:<https://doi.org/10.1128/msphere.00936-21>.
- Nascimento, A.S., Moraes, L.G. da S. and Moreira, É. da C. (2024). Bioeconomia e mudanças climáticas: experiências de cooperativas agroextrativistas na Amazônia brasileira. *Sustainability in Debate*, 15(2), pp.137–168. doi:<https://doi.org/10.18472/sustdeb.v15n2.2024.54143>.
- Niu, S., Song, L., Wang, J., Luo, Y. and Yu, G. (2023). Dynamic carbon-nitrogen coupling under global change. *Science China. Life Sciences/Science China. Life sciences*, 66(4), pp.771–782. doi:<https://doi.org/10.1007/s11427-022-2245-y>.

Paiva, A.O., Silva, L.C.R. and Haridasan, M. (2015). Productivity-efficiency tradeoffs in tropical gallery forest-savanna transitions: linking plant and soil processes through litter input and composition. *Plant Ecology*, 216(6), pp.775–787. doi:<https://doi.org/10.1007/s11258-015-0466-8>.

Pincebourde, S. and Woods, H.A. (2020). There is plenty of room at the bottom: microclimates drive insect vulnerability to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, 41, pp.63–70. doi:<https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.07.001>.

Puig, H. (2008). *A floresta tropical úmida*. Editora Unesp.

Rahbek, C., Borregaard, M.K., Colwell, R.K., Dalsgaard, B., Holt, B.G., Morueta-Holme, N., Nogues-Bravo, D., Whittaker, R.J. and Fjeldså, J. (2019). Humboldt’s enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science*, [online] 365(6458), pp.1108–1113. doi:<https://doi.org/10.1126/science.aax0149>.

Salinas, N., Cosio, E.G., Silman, M., Meir, P., Nottingham, A.T., Roman-Cuesta, R.M. and Malhi, Y. (2021). Editorial: Tropical Montane Forests in a Changing Environment. *Frontiers in Plant Science*, 12. doi:<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.712748>.

Sayer, E.J., Chadtip Rodtassana, Sheldrake, M., Bréchet, L.M., Ashford, O.S., Lopez-Sangil, L., Kerdraon-Byrne, D., Castro, B., Turner, B.L., S. Joseph Wright and Edmund V.J. Tanner (2020). Revisiting nutrient cycling by litterfall—Insights from 15 years of litter manipulation in old-growth lowland tropical forest. *Advances in ecological research/Advances in Ecological Research*, 62, pp.173–223. doi:<https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2020.01.002>.

Smith, P., House, J.I., Bustamante, M., Sobocká, J., Harper, R., Pan, G., West, P.C., Clark, J.M., Adhya, T., Rumpel, C., Paustian, K., Kuikman, P., Cotrufo, M.F., Elliott, J.A., McDowell, R., Griffiths, R.I., Asakawa, S., Bondeau, A., Jain, A.K. and Meersmans, J. (2015). Global pressures on soils change from land use and management. *Global Change Biology*, 22(3), pp.1008–1028. doi:<https://doi.org/10.1111/gcb.13068>.

Stadtmüller, T. and de, T. (2026). *Cloud forests in the humid tropics:: a bibliographic review* /: Thomas Stadtmüller. [online] *United Nations Digital Library System*. United Nations University; Available at: <https://digitallibrary.un.org/record/54968> [Accessed 18 Mar. 2026].

Steward (1989). Space-for-Time Substitution as an Alternative to Long-Term Studies. *Springer eBooks*, pp.110–135. doi:https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7358-6_5.

Sundqvist, M.K., Giesler, R. and Wardle, D.A. (2011). Within- and Across-Species Responses of Plant Traits and Litter Decomposition to Elevation across Contrasting Vegetation Types in Subarctic Tundra. *PLoS ONE*, 6(10), p.e27056. doi:<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027056>.

Szefer, P., Carmona, C.P., Chmel, K., Konečná, M., Libra, M., Molem, K., Novotný, V., Segar, S.T., Švambergová, E., Topliceanu, T.-S. and Lepš, J. (2017). Determinants of litter decomposition rates in a tropical forest: functional traits, phylogeny and ecological succession. *Oikos*, 126(8), pp.1101–1111. doi:<https://doi.org/10.1111/oik.03670>.

Targhetta, N., Kesselmeier, J. and Wittmann, F. (2015). Effects of the hydroedaphic gradient on tree species composition and aboveground wood biomass of oligotrophic forest ecosystems in the central Amazon basin. *Folia Geobotanica*, 50(3), pp.185–205. doi:<https://doi.org/10.1007/s12224-015-9225-9>.

Urban, M.C. (2024). Climate change extinctions. *Science*, 386(6726), pp.1123–1128. doi:<https://doi.org/10.1126/science.adp4461>.

Vieira Pompeu, P., Mulligan, M., Adrian Bruijnzeel, L., Pires-Oliveira, J.C., Ponette-González, A.G., Brauman, K.A., Eisenlohr, P.V., Flörke, M., Leite Fontes, M.A., Petry, P. and da Rocha, H.R. (2026). Most South American cloud forests are likely to disappear under high-end climate change. *Journal for Nature Conservation*, [online] 90, p.127192. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jnc.2025.127192>.

Vieira, C., Gabriel Caixeta Martins, Sílvio Júnio Ramos, Ludmila de Freitas and Amorim, I. (2023). Bioeconomia na Amazônia: importância da matéria orgânica do solo para a manutenção dos sistemas produtivos. *Research, Society and Development*, 12(2), p.e28512240261-e28512240261. doi:<https://doi.org/10.33448/rsd-v12i2.40261>.

Vitousek, P.M. (1984). Litterfall, Nutrient Cycling, and Nutrient Limitation in Tropical Forests. *Ecology*, 65(1), pp.285–298. doi:<https://doi.org/10.2307/1939481>.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C. and Midgley, J.J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, [online] 428(6985), pp.821–827. doi:<https://doi.org/10.1038/nature02403>.

Wright, S.J. (2010). The future of tropical forests. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1195(1), pp.1–27. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05455.x>.

Wright, S.J. and Cornejo, F.H. (1990). Seasonal Drought and Leaf Fall in a Tropical Forest. *Ecology*, 71(3), pp.1165–1175. doi:<https://doi.org/10.2307/1937384>.

Zellweger, F., Frenne, P.D., Lenoir, J., Vangansbeke, P., Verheyen, K., Bernhardt-Römermann, M., Baeten, L., Hédli, R., Berki, I., Brunet, J., Calster, H.V., Chudomelová, M., Decocq, G., Dirnböck, T., Durak, T., Heinken, T., Jaroszewicz, B., Kopecký, M., Máliš, F. and Macek, M. (2020). Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science*, [online] 368(6492), pp.772–775. doi:<https://doi.org/10.1126/science.aba6880>.

Zeng, Z., Wang, D., Yang, L., Wu, J., Ziegler, A.D., Liu, M., Ciais, P., Searchinger, T.D., Yang, Z.-L., Chen, D., Chen, A., Li, L.Z.X., Piao, S., Taylor, D., Cai, X., Pan, M., Peng, L., Lin, P., Gower, D. and Feng, Y. (2020). Deforestation-induced warming over tropical mountain regions regulated by elevation. *Nature Geoscience*, 14(1), pp.23–29. doi:<https://doi.org/10.1038/s41561-020-00666-0>.

ARTIGO

Artigo redigido para submissão à revista *Journal of Mountain Science* (fator de impacto: 2,5).

MICROCLIMA E CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DA VEGETAÇÃO REGULAM A DINÂMICA DA SERRAPILHEIRA EM UM GRADIENTE ALTITUDINAL TROPICAL

Ana Livia de Carvalho Rodrigues ^{1*}; Rubens Manoel dos Santos²

¹Federal University of Lavras, 37200-900, Lavras, Minas Gerais, Brazil. Department of
Forestry Sciences, Laboratory of Phytogeography and Evolutionary Ecology

²Federal University of Lavras, 37200-900, Lavras, Minas Gerais, Brazil. Department of
Forestry Sciences, Laboratory of Phytogeography and Evolutionary Ecology

* analivia.crrodrigues@gmail.com

1 INTRODUÇÃO

As florestas de montanha representam cerca de um terço da área ocupada por florestas naturais no mundo e ocorrem em todos os continentes ao longo de gradientes latitudinais e altitudinais (Körner et al., 2017). Além de exuberantes, regiões montanhosas fornecem água doce para metade da população humana e apresentam elevadas taxas de biodiversidade e endemismo (Kohler; Maselli, 2009; Vieira Pompeu et al., 2026). Essa diversidade está associada às mudanças abruptas nas condições climáticas, edáficas e topográficas ao longo do gradiente altitudinal, que geram grande heterogeneidade ambiental e diversidade de habitats (Körner, 2007; Sundqvist et al., 2013). Nesse contexto, florestas tropicais de montanha desempenham um papel fundamental na manutenção da biodiversidade, regulação do ciclo hidrológico e armazenamento de carbono (Bruijnzeel et al., 2011; Salinas et al., 2021; Vieira Pompeu et al., 2026).

Esses ecossistemas, em função de sua complexidade, são sensíveis às mudanças climáticas, uma vez que o aumento da temperatura pode alterar a estrutura das comunidades e promover deslocamentos altitudinais de espécies (Colwell et al., 2008; Freeman et al., 2018; Bax; Castro-Nunez; Francesconi, 2021). Evidências recentes indicam que florestas tropicais montanas já estão respondendo às mudanças climáticas por meio de alterações na composição das comunidades vegetais, como o aumento na abundância relativa de espécies associadas a ambientes mais quentes (Fadrique et al., 2018). Essas mudanças podem alterar a estrutura funcional da vegetação e modificar processos ecossistêmicos fundamentais, como a produtividade primária líquida e a ciclagem de nutrientes.

Em florestas tropicais montanas, o aumento da altitude está associado a mudanças em diversos fatores ambientais, tais como redução da temperatura, alterações no regime de precipitação, maior incidência de radiação, variações na velocidade do vento e mudanças nas propriedades do solo e na disponibilidade de nutrientes (Steward, 1989; Körner, 2007; Sundqvist et al., 2013; Eller et al., 2020). Essas variações atuam como filtros ambientais que modificam a estrutura das comunidades vegetais e a expressão de características funcionais das plantas ao longo de gradientes montanos (Sundqvist et al., 2013; Díaz et al., 2016). Por isso, a altitude é frequentemente utilizada como proxy para condições ambientais em estudos ecológicos. No entanto, o microclima, ou seja, o clima local de um ambiente específico, determinado por fatores como vegetação, relevo, solo e disponibilidade de água, pode apresentar variações significativas mesmo entre áreas situadas em elevações semelhantes, em função de fatores locais como estrutura do dossel, topografia e cobertura vegetal (De Frenne et

al., 2019). Nesse contexto, medições microclimáticas ao longo do gradiente tornam-se fundamentais para compreender como variações locais de temperatura e disponibilidade hídrica interagem com a vegetação na regulação de processos ecológicos (Zellweger et al., 2020). Apesar de sua reconhecida importância, ainda são relativamente escassos os estudos que incorporam medições microclimáticas *in loco* com alta resolução temporal, especialmente em ambientes tropicais montanos. Essa lacuna se mostra particularmente relevante, uma vez que esses ecossistemas apresentam elevada heterogeneidade ambiental, na qual médias climáticas derivadas de dados macroclimáticos ou interpolados frequentemente não capturam adequadamente a sua variabilidade climática (De Frenne et al., 2019; Zellweger et al., 2020).

Entre os processos que regulam o funcionamento e a produtividade dos ecossistemas florestais, destaca-se a dinâmica da serrapilheira, a qual corresponde à camada de material orgânico depositada sobre o solo, composta principalmente por resíduos vegetais em diferentes estágios de decomposição (Sayer et al., 2020; Elbasiouny et al., 2022). O aporte de serrapilheira representa uma das principais vias de transferência de matéria orgânica da vegetação para o solo. Isso porque contribui para a ciclagem de nutrientes, manutenção da fertilidade do solo e armazenamento de carbono (Prescott, 2010; Bradford et al., 2017). A decomposição desse material modula a velocidade com que os nutrientes retornam ao sistema e, portanto, afeta diretamente o funcionamento dos ecossistemas florestais (Ostertag et al., 2021). Em florestas tropicais, tanto o fluxo quanto a decomposição da serrapilheira são fortemente relacionados às condições ambientais. Especialmente temperatura e disponibilidade hídrica, que regulam a produtividade da vegetação e os processos de transformação da matéria orgânica (Aerts, 1997; Chave et al., 2010). Além disso, características da vegetação também podem desempenhar papel importante nesse processo, uma vez que a composição funcional das comunidades impacta tanto a quantidade quanto a composição da serrapilheira produzida (Wright et al., 2004; Handa et al., 2014; Díaz et al., 2016).

Assim, compreender como variações microclimáticas e atributos da vegetação interagem ao longo de gradientes altitudinais é fundamental para prever o funcionamento de florestas tropicais montanhas sob cenários de mudanças climáticas.

Apesar disso, ainda são relativamente poucos os estudos que integram medições microclimáticas diretas e características estruturais e funcionais da vegetação para compreender como esses fatores interagem na regulação da dinâmica da serrapilheira em florestas tropicais de montanha. Diante desse contexto, nesse estudo avaliamos como variações microclimáticas medidas *in loco* e atributos da comunidade vegetal mediam o aporte e a decomposição da

serrapilheira ao longo de um gradiente altitudinal em uma floresta tropical montana. Testamos as hipóteses de que: (1) variações microclimáticas regulam o fluxo e a decomposição da serrapilheira, com maiores taxas em ambientes mais quentes e úmidos; e (2) a estrutura da comunidade vegetal, expressa pela riqueza de espécies e pela composição funcional, modula esses processos ao longo do gradiente.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

Para responder as hipóteses propostas, instalamos um experimento ao longo de um gradiente altitudinal no Parque Nacional do Itatiaia (PNI), na cadeia montanhosa da Serra da Mantiqueira ($22^{\circ}21''$ e $44^{\circ}43'S$ – Figura 01). O PNI está localizado entre duas megacidades brasileiras e garante a proteção integral de uma área de 28.084,35 hectares de Mata Atlântica (ICMbio., 2019).

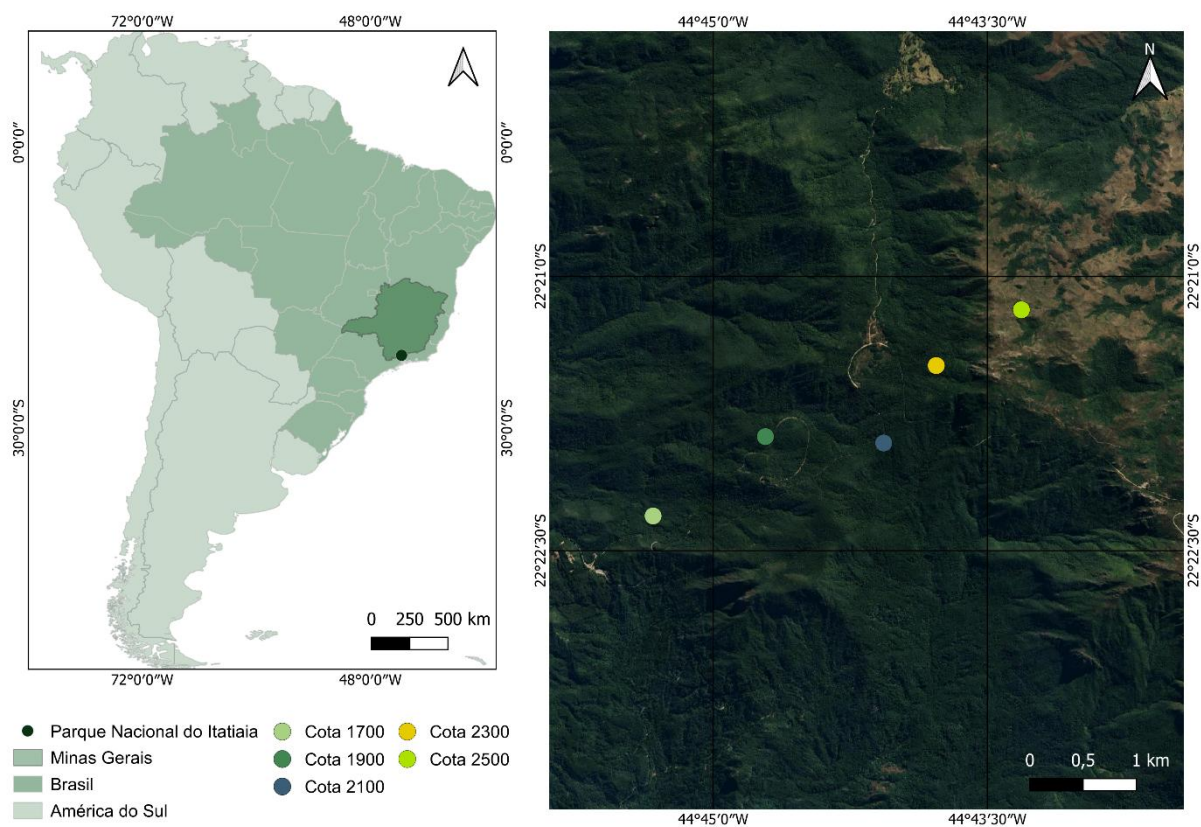


Figura 01. Localização das áreas de estudo no Parque Nacional do Itatiaia (PNI). À esquerda, mapa de localização do PNI em relação a América do Sul. À direita, imagem de satélite indicando a distribuição espacial das cinco cotas altitudinais amostradas ($n=70$, equivalente a 2,8 hectares). **Fonte:** da autora (2026).

O gradiente amostrado neste estudo está distribuído em cinco altitudes (1700, 1900, 2100, 2300 e 2500 m), nas quais a estrutura da vegetação, as características do solo e as condições microclimáticas se modificam (Figura 02). Segundo a classificação climática de Köppen-Geiger, o parque está inserido em uma faixa climática mesotérmica do tipo Cwb, caracterizada por verões brandos e chuvosos e invernos secos, com ocorrência frequente de temperaturas negativas e geadas (Ab’Sáber, 2003; Moreira et al., 2020). Nesses locais, a altitude favorece a formação de neblina e de chuvas ocultas, o que favorece a manutenção de elevada umidade nos ambientes florestais (Pereira et al., 2006). Em função das condições de relevo, altitude e microclima, a vegetação ao longo da Serra da Mantiqueira distribui-se em um mosaico de fitofisionomias florestais e campestres, que reflete a heterogeneidade ambiental do gradiente altitudinal e seus efeitos sobre processos ecossistêmicos, como a produção de serrapilheira (Benites et al., 2007; ICMBio, 2019).

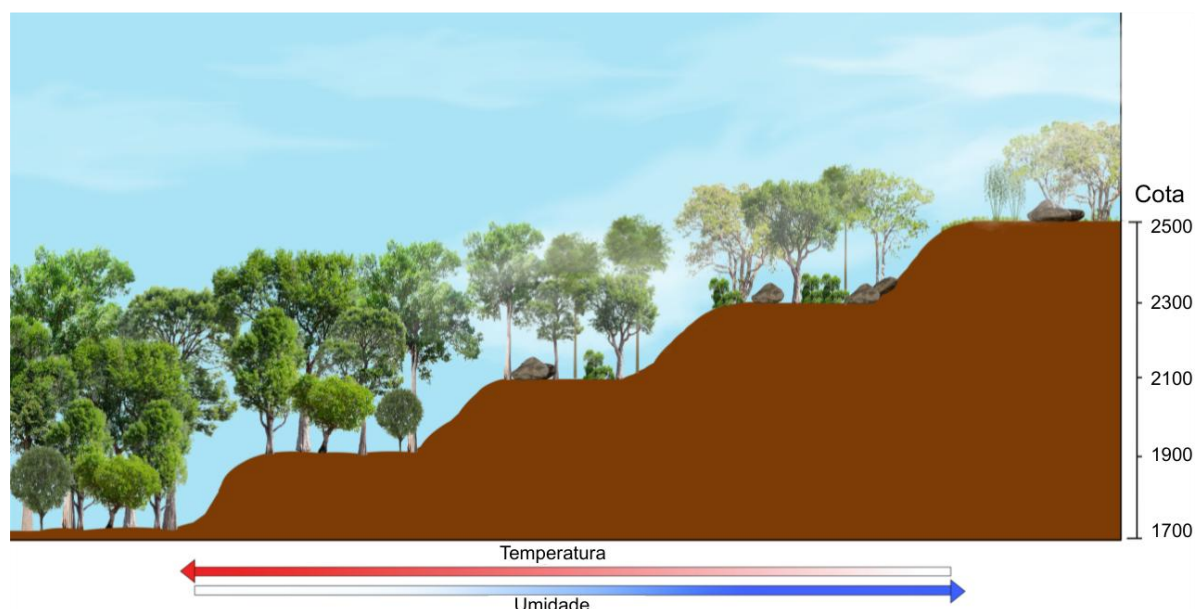


Figura 02. Diagrama conceitual do gradiente altitudinal amostrado no Parque Nacional do Itatiaia (1700–2500 m). Ao longo do aumento da altitude, observa-se a mudança na estrutura da vegetação, associada à redução da temperatura e ao aumento da umidade. **Fonte:** Urbano (2025).

2.2 Coleta de dados

Adotamos um delineamento integrado ao longo de um gradiente altitudinal, combinando medições microclimáticas de alta resolução, atributos funcionais da vegetação e processos ecossistêmicos.

2.2.1 Amostragem da vegetação

O experimento de fluxo e decomposição de serrapilheira foi instalado em 15 parcelas permanentes (400 m²) de inventário florestal distribuídas ao longo do gradiente altitudinal. A amostragem da vegetação incluiu a mensuração de todos os indivíduos arbóreos com DAP ≥ 5 cm na altura de referência (1,30 m) e indivíduos multicaules foram incluídos com base no diâmetro quadrático médio (Souza et al., 2021). Todos os indivíduos foram marcados, tiveram o ponto de medição (POM) registrado e foram identificados em campo por especialistas, com nomenclatura padronizada segundo APG IV e REFLOA (Angiosperm Phylogeny Group, 2016; REFLOA, 2020). Os dados brutos do inventário estão hospedados na plataforma ForestPlots.net e encontram-se disponíveis mediante solicitação.

2.2.2 Fluxo e decomposição da serrapilheira e propriedades do solo nas cotas

Para avaliar o aporte e a decomposição de serrapilheira ao longo do gradiente altitudinal (1700–2500 m), três parcelas do inventário florestal foram selecionadas aleatoriamente em cada cota. Nessas parcelas foram instalados coletores de serrapilheira (0,5 × 0,5 m), totalizando 15 unidades. A serrapilheira acumulada (folhas, galhos, flores e frutos) foi coletada mensalmente durante 20 meses, de junho de 2024 a dezembro de 2025, pesada e convertida para Mg ha⁻¹.

Durante as atividades de campo mensais, a serrapilheira acumulada nos coletores foi utilizada para a montagem de sacos de decomposição (*litterbags*). Em cada mês, o material coletado foi acondicionado em um *litterbag*, devidamente identificado com o mês de instalação, e posteriormente fixado na base dos respectivos coletores, permanecendo em campo para avaliação da perda de massa ao longo do tempo.

Esse procedimento foi repetido mensalmente ao longo de um ano (junho de 2024 a julho de 2025) resultando em um conjunto de *litterbags* com diferentes tempos de exposição no ambiente, ao final do período amostral, foram obtidos 195 *litterbags*. Após julho de 2025, quando se completou um ano de instalação dos *litterbags*, a coleta de serrapilheira para a montagem de novos sacos foi interrompida. A partir desse momento, o material acumulado nos coletores passou a ser apenas quantificado em campo, por meio de pesagem e registro em planilhas. Paralelamente, todos os *litterbags* previamente instalados continuaram sendo periodicamente pesados conforme o protocolo estabelecido, garantindo a continuidade das avaliações de perda de massa sem a inclusão de novas unidades amostrais no experimento. A umidade do solo foi monitorada mensalmente ao lado de cada coletor por meio de amostras secas em estufa (70 °C por 72 h). Adicionalmente, amostras compostas de solo (0–20 cm) foram

coletadas nas parcelas para avaliação de fertilidade e textura, com análises químicas e granulométricas realizadas conforme protocolo da Embrapa (2006).

2.2.3 Caracterização climática

Em cada cota altitudinal, instalamos dois equipamentos de captura de dados meteorológicos de temperatura e precipitação. Os aparelhos selecionados foram um termo-higrometro HOBO MX2301A, que registra os dados de temperatura, umidade do ar e ponto de orvalho, e um pluviômetro Aero Hobo Onset Plug-and-Play, para a coleta e mensuração da precipitação. Os dispositivos foram programados para fazer a leitura do ambiente de hora em hora e posteriormente calculamos as médias mensais para cada variável. Além disso, foi instalado um coletor de chuva oculta de 0,50 x 0,50 m a seis metros do solo que conta com um recipiente de armazenamento de água. A mensuração da chuva oculta mensal, foi realizada com a quantificação do volume de água armazenado no recipiente.

Cabe destacar que, sempre que possível, instalamos os equipamentos meteorológicos no interior de parcelas que continham os coletores de serrapilheira ou em áreas imediatamente adjacentes, incluindo ambientes mais abertos, como clareiras. Essa estratégia teve como objetivo capturar a variabilidade microclimática em escala fina e garantir maior representatividade das condições ambientais diretamente associadas às unidades experimentais.

2.2.4 Características funcionais

Para a obtenção dos valores das características funcionais por espécie, foram amostrados três indivíduos. Os dados utilizados neste estudo são provenientes do banco de dados do Laboratório de Fitogeografia e Ecologia Evolutiva (LEAF) da Universidade Federal de Lavras. Para padronizar a coleta das características funcionais em campo, cada indivíduo selecionado apresentou bom estado fitossanitário, com folhas saudáveis e, sempre que possível, livres de sinais de herbivoria. Foram coletados ramos terminais de aproximadamente um metro de comprimento, expostos plenamente à luz solar.

A partir desses ramos, coletaram-se amostras foliares, em espécies com limbo foliar repartido (folhas compostas ou recompostas), o folíolo ou folíolulo foi considerado como unidade foliar. O material coletado foi acondicionado em sacos plásticos devidamente identificados, de modo a evitar a dessecação das folhas frescas, e foi posteriormente triado e processado conforme os protocolos do Manual para padronização de coleta, triagem e tratamento dos dados de características funcionais de plantas (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2016).

Quantificamos as seguintes características funcionais de folhas e ramos: área foliar específica ($\text{mm}^2\text{mg}^{-1}$), teor de matéria seca foliar (mg), conteúdo de matéria seca (mg.g^{-1}), massa foliar fresca (g) e densidade da madeira (g/cm^3) (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al.) Essas características estão associados a diferentes estratégias de aquisição e conservação de recursos nas plantas.

2.3 Análise de dados

Para testar a hipótese proposta, analisamos os dados por meio de três modelos lineares de efeitos mistos ajustados no ambiente R (R Core Team, 2026). A seleção do melhor modelo foi realizada com base no Critério de Informação de Akaike (AIC). Adicionalmente, avaliamos a multicolinearidade entre variáveis explicativas por meio do Fator de Inflação da Variância (VIF), para remover variáveis altamente correlacionadas ($\text{VIF} > 5$). As análises foram realizadas utilizando os pacotes lme4, MuMIn, performance, vegan e ggplot2 (Bates et al., 2015; Barton, 2020; Lüdtke et al., 2021; Oksanen et al., 2019; Wickham, 2016). Para garantir a comparabilidade entre as variáveis explicativas, todos os conjuntos de dados foram padronizados para a mesma escala por meio da função *scale()* do R.

O primeiro modelo corresponde a um modelo global de aporte de serrapilheira (Mg ha^{-1}), monitorado mensalmente durante um período de 20 meses. Considerando que três coletores de serrapilheira foram alocados em parcelas distintas dentro de cada cota, utilizamos como variáveis preditoras características referentes à parcela quando disponíveis, como riqueza de espécies e médias ponderadas da comunidade de características funcionais. Incluímos no modelo a área foliar específica, conteúdo de matéria seca da folha, massa fresca da folha e massa seca da folha. Para as variáveis climáticas, utilizamos dados em nível de cota (foi instalado somente um equipamento para precipitação e temperatura em cada cota) referentes ao mês de amostragem. Desse modo, foram inseridas as variáveis de: temperatura média, coeficiente de variação da temperatura, temperatura máxima, temperatura mínima, ponto de orvalho, amplitude térmica e soma da precipitação mensal. Assim, para cada observação mensal de aporte de serrapilheira foram associadas as condições climáticas correspondentes ao respectivo mês de coleta.

Adicionalmente, realizamos uma análise de séries temporais para avaliar a dinâmica temporal do aporte de serrapilheira ao longo do período de monitoramento. Os dados mensais foram organizados como séries temporais para cada parcela dentro de cada cota e decompostos utilizando o método STL (Seasonal-Trend decomposition using Loess), que separa os componentes de tendência, sazonalidade e ruído. A partir do componente de tendência,

estimamos a inclinação de regressões lineares ao longo do tempo para cada série temporal. Os valores de inclinação foram posteriormente resumidos por cota por meio da média e do desvio padrão.

Em seguida, utilizamos a mesma estrutura do modelo global para realizar análises separadas por cota. Nesse caso, a variável resposta permaneceu o aporte mensal de serrapilheira (Mg ha^{-1}), bem como o conjunto de variáveis preditoras. No entanto, os dados foram filtrados para selecionar apenas as observações referentes a cada cota de interesse.

Por fim, construímos um terceiro modelo voltado para a análise da decomposição da serrapilheira, expressa como perda de massa. Para esse modelo utilizamos os dados obtidos por meio dos *litterbags*. Considerando que o peso desses saquinhos é diretamente afetado pela umidade do ambiente, realizamos uma correção do peso com base nos dados de umidade do solo coletados mensalmente nas proximidades dos *litterbags*. Dessa forma, para cada amostragem mensal foi calculada a umidade do solo e utilizada para corrigir o peso observado dos saquinhos, com vistas a reduzir a influência da água retida no material. A partir do peso corrigido, calculamos a perda de massa (diferença entre o peso inicial e peso final) dos *litterbags*. Para essa análise utilizamos o período compreendido entre junho de 2024 e agosto de 2025, uma vez que nesse último mês os saquinhos apresentaram condições mais secas e estáveis, o que permitiu uma estimativa mais precisa da massa final.

Como os *litterbags* foram instalados em momentos distintos ao longo do experimento, o tempo de permanência no campo variou entre as unidades amostrais. Para controlar essa diferença de tempo de exposição, incluímos no modelo o termo de offset ($\log(\text{tempo})$), no qual o tempo corresponde ao número de meses em que cada *litterbag* permaneceu no campo. Nesse modelo, a variável resposta correspondeu à perda de massa corrigida dos *litterbags*. As variáveis preditoras seguiram lógica semelhante aos modelos anteriores, e incluiu variáveis climáticas em nível de cota (soma da precipitação mensal, número de dias com chuva, umidade relativa do ar, temperatura mínima, coeficiente de variação da temperatura e umidade do solo) e variáveis da comunidade (riqueza de espécies e CWM de características funcionais, como densidade da madeira, massa seca da folha, conteúdo de matéria seca da folha, massa foliar fresca e área foliar específica). No modelo de decomposição as variáveis climáticas foram calculadas como a média do período em que cada *litterbag* permaneceu no campo.

3 RESULTADOS

Ao longo dos 20 meses de monitoramento *in loco*, foi constatada uma ampla variação microclimática entre as cotas altitudinais (Figura 03). A temperatura média decresceu de 14,2

°C (1700 m) para 10,1 °C (2500 m), acompanhada pela diminuição da temperatura máxima média (23,3 °C para 17,0 °C) e da temperatura mínima média, que atingiu 2,3 °C na cota mais alta (Figura 03 A). Em contraste, o coeficiente de variação da temperatura aumentou ao longo do gradiente, o que indica maior variabilidade térmica em maiores altitudes e, consequentemente, maior instabilidade microclimática no topo do gradiente (Figura 03 B).

A precipitação média mensal não apresentou tendência linear, uma vez que variou entre 152 mm na cota mais baixa, 108–153 mm nas cotas intermediárias e reduzir para 70 mm na cota mais alta. O número de dias com chuva manteve-se semelhante entre as cotas, o que sugere variação principalmente na intensidade dos eventos pluviométricos (Figura 03 C). A contribuição da chuva oculta aumentou com a altitude, sendo esse, um padrão típico de florestas tropicais de montanha condicionadas pela nebulosidade (Figura 03 D). Cabe ressaltar que há um efeito direto das condições topográficas ao longo do gradiente, na qual cotas mais expostas a declividade como a 2100 e 2300 estão condicionadas a maior exposição de nebulosidade.

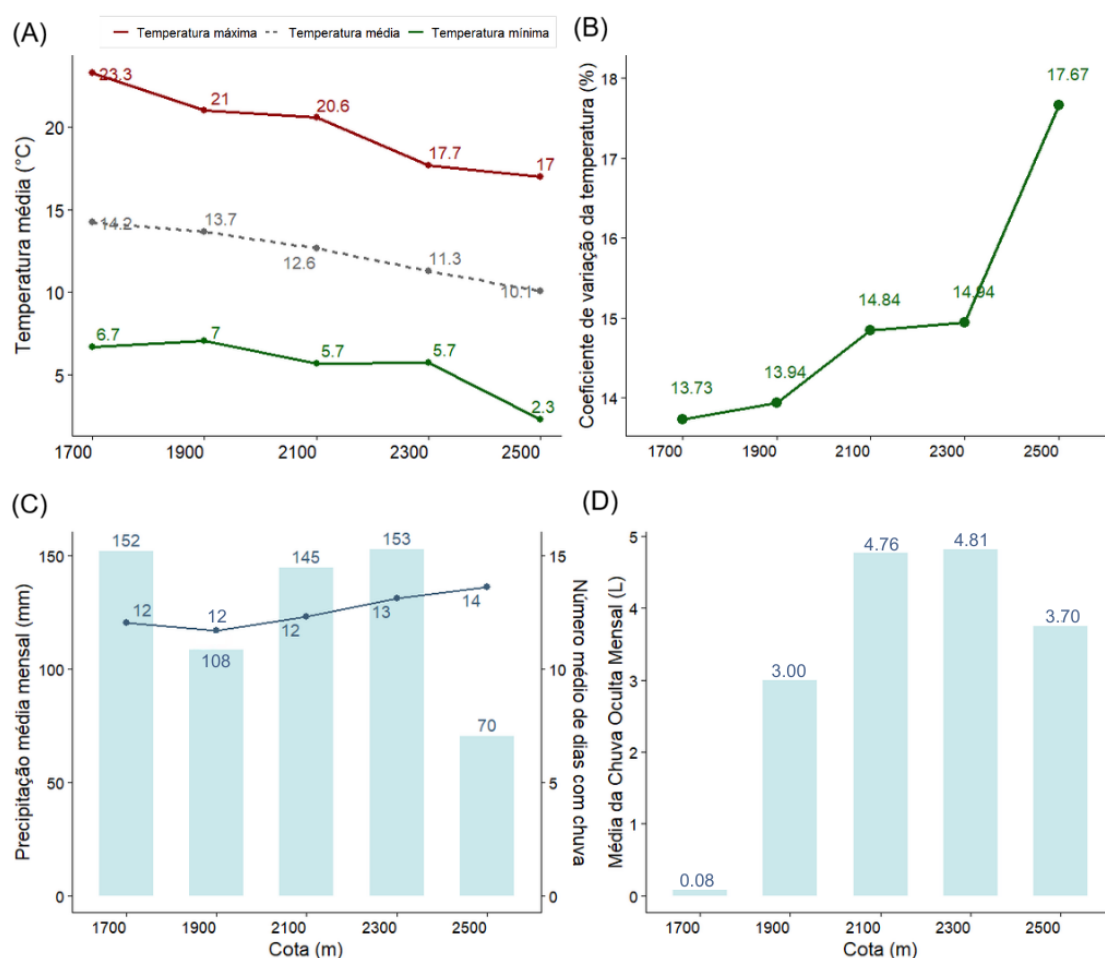


Figura 03. Variação microclimáticas ao longo do gradiente altitudinal durante 20 meses de monitoramento. (A) temperatura máxima, média e mínima (°C); (B) coeficiente de variação da temperatura (%); (C) precipitação média mensal nas barras (mm) e número médio de dias com chuva (linha); e (D) média mensal de chuva oculta (L).

O efeito das condições microclimáticas e das características da vegetação sobre o aporte de serrapilheira ao longo do gradiente altitudinal foi avaliada por meio de um modelo linear de efeitos mistos (Figura 04 A). O coeficiente de variação da temperatura e a amplitude térmica apresentaram efeitos positivos sobre o aporte, fato que indica um maior fluxo de serrapilheira em ambientes com maior variabilidade térmica. A temperatura média e a soma da precipitação mensal também apresentaram relação positiva com o aporte. Entre os atributos da vegetação, a massa foliar fresca apresentou efeito positivo, enquanto a riqueza de espécies e a massa seca da folha apresentaram relação negativa com o aporte de serrapilheira. O efeito da área foliar sobre o aporte apresentou efeito positivo (p-value = 0.048).

A análise da tendência temporal do aporte indicou maiores inclinações nas cotas de 2100 e 1900 m, enquanto a cota de 2500 m apresentou a menor inclinação. A cota de 1700 m apresentou maior variabilidade temporal do aporte, evidenciada pela maior amplitude do intervalo de confiança associado à estimativa da inclinação. Fato esse que sugere maior heterogeneidade na dinâmica do aporte nessa cota (Figura 04 B).

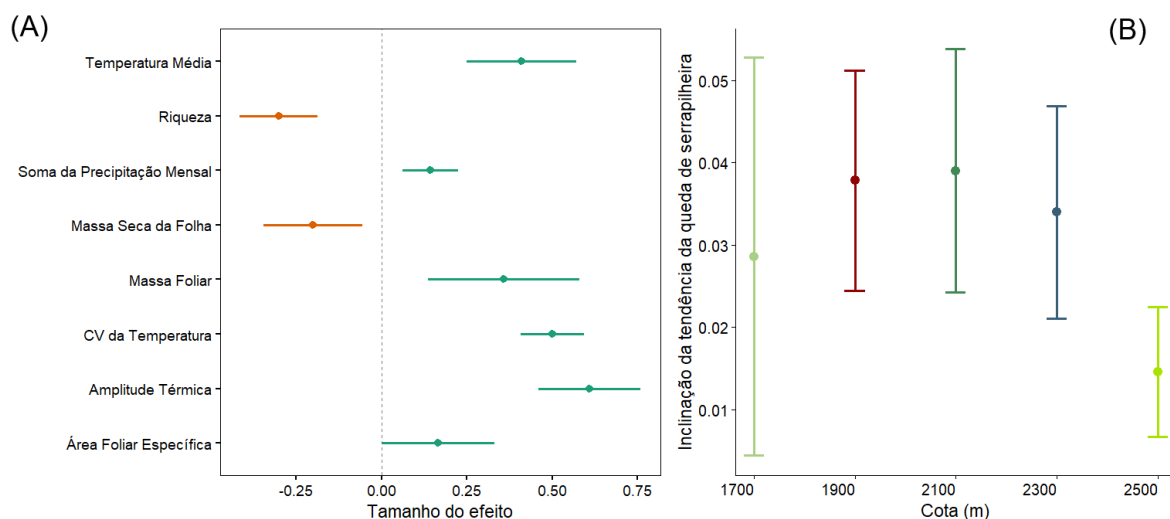


Figura 04. Resultados do modelo linear de efeitos mistos avaliando a influência de variáveis microclimáticas e atributos da vegetação sobre o aporte de serrapilheira ao longo do gradiente altitudinal. (A) Tamanho do efeito das variáveis explicativas incluídas no modelo. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes e as barras horizontais correspondem aos intervalos de confiança (95%). Valores positivos indicam associação positiva com o aporte, enquanto valores negativos indicam associação negativa. A linha vertical tracejada representa ausência de efeito. (B) Inclinação da tendência temporal do aporte de serrapilheira nas diferentes cotas altitudinais.

De forma complementar, avaliou-se a relação entre as variáveis microclimáticas e bióticas sobre o aporte de serrapilheira em cada cota altitudinal (Figura 05). Os modelos ajustados separadamente por cota indicaram que os fatores associados ao aporte variam ao

longo do gradiente. De modo geral, as variáveis microclimáticas exerceram influência predominante em todas as altitudes, enquanto as características funcionais da vegetação apresentaram efeito apenas na cota mais elevada.

Observou-se ainda que, com o aumento da altitude, o controle do aporte passa de maior associação com condições térmicas médias para maior efeito das oscilações e dos extremos térmicos. A precipitação média mensal apresentou relação positiva com o fluxo de serrapilheira na cota 1700, 1900 e 2500, o que reforça o papel das condições microclimáticas na regulação do aporte de serrapilheira (Figura 05).

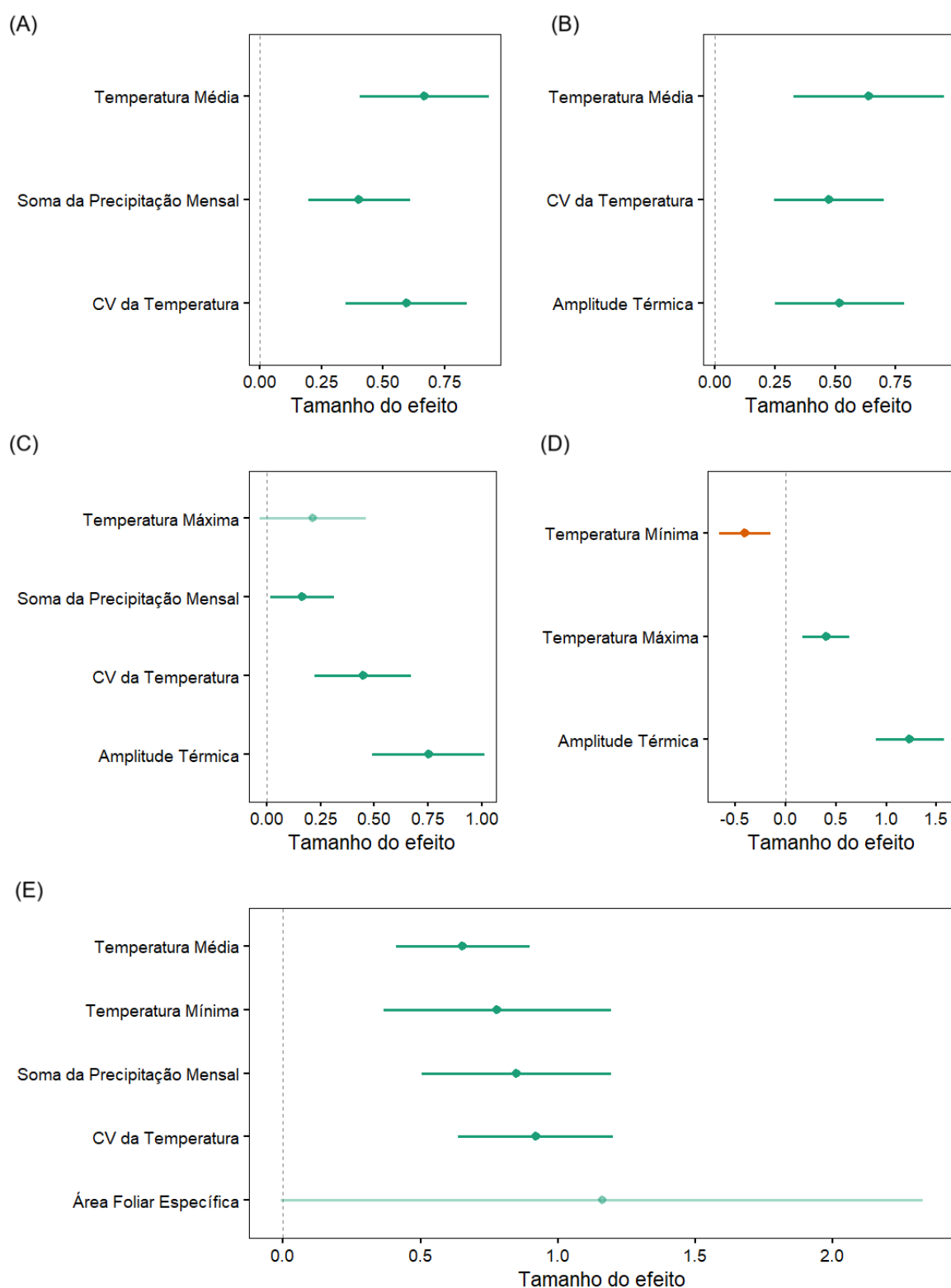


Figura 05. Tamanho do efeito das variáveis climáticas e bióticas sobre o aporte de serrapilheira em cada cota altitudinal: (A) 1700 m, (B) 1900 m, (C) 2100 m, (D) 2300 m e (E) 2500 m. Os pontos representam as estimativas dos coeficientes obtidos a partir dos modelos lineares de efeito misto ajustados separadamente para cada altitude, e as barras horizontais correspondem aos intervalos de confiança (95%).

Por sua vez, o aporte de serrapilheira variou ao longo do tempo, em que maiores valores de ocorreram em meses com maior precipitação e temperaturas médias mais elevadas, enquanto os menores valores foram registrados nos períodos mais secos e frios. São observados picos de aporte no final de cada ciclo anual nas diferentes cotas altitudinais. Apesar dessas variações ao longo do tempo, a magnitude do aporte diferiu entre as cotas, com valores geralmente mais elevados nas cotas intermediárias em comparação à cota mais elevada (Figura 06).

Destaca-se, ainda, a ocorrência de um pico expressivo de aporte no mês de dezembro de 2025 em todas as cotas altitudinais. Esse padrão pode estar associado a alterações recentes no regime de precipitação (Figura S1), nas quais se observa uma tendência de concentração das chuvas em períodos mais curtos, com início mais tardio da estação chuvosa. Esse deslocamento temporal e maior intensidade dos eventos pluviométricos podem ter intensificado a queda de material vegetal em um curto intervalo de tempo, o que resultou no aumento do aporte de serrapilheira nesse mês específico. Tal comportamento pode refletir respostas da vegetação a alterações recentes no regime pluviométrico, associadas a variações interanuais da precipitação, anomalias climáticas e eventos extremos, que tem alterado a sazonalidade e distribuição das chuvas em regiões tropicais.

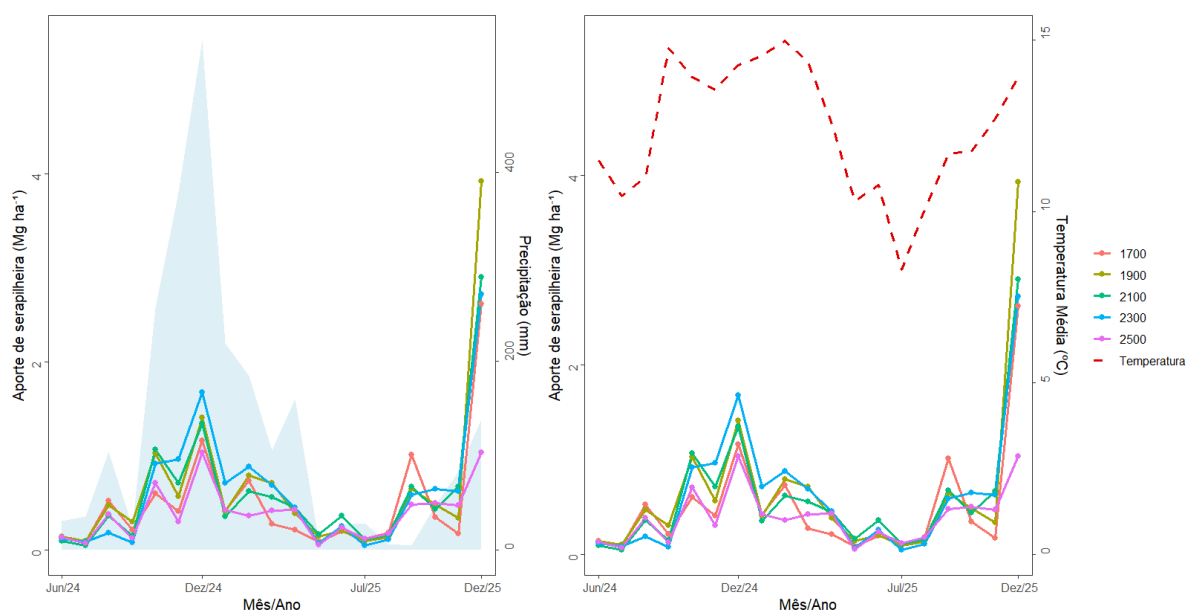


Figura 06. Variação mensal do aporte de serrapilheira ao longo do gradiente altitudinal durante o período de monitoramento. As linhas coloridas representam o aporte nas diferentes cotas altitudinais, enquanto a linha tracejada indica a variação da temperatura média mensal.

Por fim, o modelo global de decomposição (aqui expressa em perda de massa), indicou que tanto variáveis microclimáticas quanto características funcionais da vegetação exercem efeito sobre o processo de decomposição ao longo do gradiente altitudinal (Figura 07). Entre as

variáveis microclimáticas, destacaram-se os efeitos positivos do coeficiente de variação da temperatura, da umidade do ar e do número de dias com chuva. Entre as características funcionais, observou-se que a massa foliar fresca e a área foliar específica estão associadas positivamente à perda de massa da serrapilheira. Por outro lado, a massa seca da folha apresentou efeito negativo.

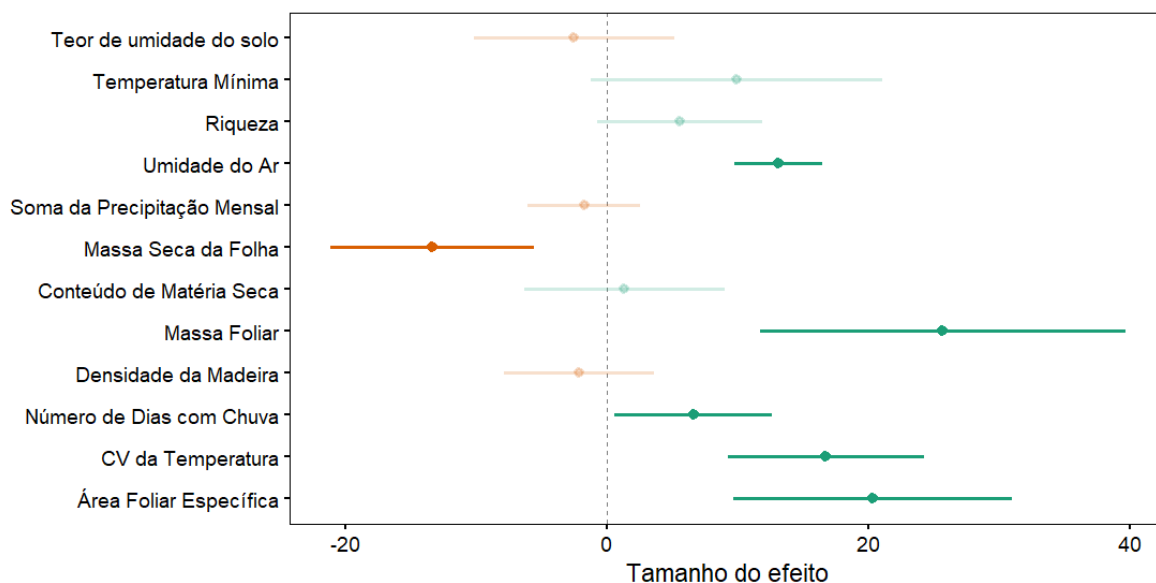


Figura 07. Tamanho do efeito das variáveis microclimáticas, edáficas e atributos funcionais da vegetação sobre a taxa de decomposição da serrapilheira no modelo global. Os pontos representam os coeficientes padronizados estimados pelo modelo, enquanto as barras horizontais indicam os intervalos de confiança (95%). Valores positivos indicam associação positiva com a decomposição, enquanto valores negativos indicam associação negativa. A linha vertical tracejada representa ausência de efeito.

4 DISCUSSÃO

Nossos resultados corroboraram com nossa primeira hipótese, demonstramos que variações microclimáticas ao longo do gradiente altitudinal exercem forte controle sobre a dinâmica da serrapilheira em florestas montanas tropicais. Tanto o fluxo quanto a decomposição foram positivamente associados a variáveis relacionadas à temperatura e à disponibilidade hídrica. O que indica que o microclima atua como importante regulador dos processos de produção e ciclagem da matéria orgânica (Kempainen et al., 2024).

Em concordância com nossa segunda hipótese, as características da comunidade vegetal também contribuíram para explicar a variação no fluxo e na decomposição da serrapilheira. Características associadas a estratégias conservativas, como maior massa seca foliar, estiveram relacionadas a menores taxas de aporte e decomposição, o que indica maior durabilidade dos

tecidos foliares. Em contraste, características associadas a estratégias mais aquisitivas, como maior área foliar específica, estiveram associadas a maiores taxas de decomposição. Esses padrões mostram que a composição funcional da vegetação modula a dinâmica da serrapilheira ao longo do gradiente altitudinal. E assim interfere tanto a quantidade quanto a composição da matéria orgânica que entra no sistema, uma vez que características foliares são determinantes importantes das taxas de decomposição da serrapilheira e interações entre diferentes tipos funcionais de plantas podem alterar a ciclagem de carbono e nutrientes nos ecossistemas (Cornwell et al., 2008; Handa et al., 2014).

Em específico, o fluxo de serrapilheira ao longo do gradiente altitudinal está positivamente associado à temperatura média e à soma da precipitação mensal. A disponibilidade hídrica contribui diretamente o crescimento vegetal, a produtividade primária e os padrões fenológicos das plantas, fatores que regulam a produção e a renovação foliar. Estudos comparativos entre biomas tropicais demonstram que regiões com maior precipitação tendem a apresentar maiores fluxos de serrapilheira. Que, portanto, refletem o efeito da água sobre a produtividade da vegetação e o turnover foliar. Em ambientes mais úmidos, a maior disponibilidade hídrica favorece a produção de biomassa e a renovação das folhas, e assim resulta em maior aporte de matéria orgânica ao solo (Tonin et al., 2017).

De modo semelhante, demonstramos que há uma relação positiva entre o coeficiente de variação da temperatura e amplitude térmica, o que indica que ambientes com maior variabilidade e oscilação térmica estão associados ao maior incremento de serrapilheira no sistema. Esse resultado evidencia que a dinâmica da serrapilheira é condicionada não apenas aos fatores ambientais médios, mas também à variabilidade microclimática. Em gradientes altitudinais, pequenas variações nas condições microclimáticas podem resultar em mudanças significativas nos processos ecológicos e no funcionamento dos ecossistemas (Sundqvist et al., 2013; Zellweger et al., 2020). Nesse contexto, a variabilidade térmica impulsiona tanto o turnover foliar quanto os processos de transformação da matéria orgânica no solo, os fluxos de matéria orgânica ao longo do gradiente (Tonin et al., 2017; Ostertag et al., 2021).

Observamos que, ao longo do gradiente altitudinal, o clima se destaca como o principal driver de produtividade em florestas tropicais de montanha (Sundqvist et al., 2013). Ao relacionarmos diretamente o fluxo de entrada de serrapilheira no sistema com temperatura e precipitação, é possível observar, que os picos de entrada de serrapilheira estão relacionados diretamente com os períodos de maior disponibilidade hídrica e maiores temperaturas (Chave et al., 2010; Zhang et al., 2014). Assim a precipitação atua como um impulsionador do fluxo de

serrapilheira, e modula a magnitude do aporte de matéria orgânica mesmo em ambientes com diferenças estruturais e altitudinais. Considerando o contexto atual de mudanças climáticas, esse padrão reforça a importância da precipitação como força reguladora da dinâmica da serrapilheira em florestas tropicais de montanhas. Em um estudo conduzido em florestas montanas do Panamá, verificou-se que, embora o aporte anual não acompanhasse diretamente a fertilidade do solo, sua variação temporal esteve fortemente associada ao regime de chuvas, com eventos de tempestade que respondem à uma parcela expressiva do aporte anual (Heineman et al., 2015).

Além disso, a relação negativa entre riqueza de espécies e massa seca foliar e o aporte de serrapilheira sugere que comunidades dominadas por estratégias mais conservativas e com menor número de espécies apresentam menor fluxo de matéria orgânica. Ademais, folhas com maior massa seca refletem maior investimento estrutural e maior longevidade foliar, características associadas a menor turnover e, conseqüentemente, a menores taxas de aporte de serrapilheira ao longo do tempo (Wright et al., 2004; Díaz et al., 2016).

De forma complementar, observamos diferentes tendências na dinâmica temporal do aporte de serrapilheira ao longo do gradiente altitudinal. Enquanto altitudes mais baixas apresentaram maior variabilidade temporal na queda de serrapilheira, altitudes mais elevadas tenderam a apresentar uma dinâmica mais homogênea ao longo do período de observação. Esse padrão está associado às mudanças na composição e riqueza de espécies ao longo do gradiente. Em florestas tropicais, comunidades mais diversas tendem a apresentar maior heterogeneidade fenológica, uma vez que diferentes espécies exibem padrões distintos de produção e queda de folhas ao longo do tempo, o que resulta em maior variabilidade no fluxo de serrapilheira (Wright & Cornejo, 1990; Wright, 2010; Giweta, 2020). Em contraste, comunidades menos diversas, frequentemente observadas em altitudes mais elevadas, podem apresentar dinâmica fenológica mais sincronizada e, conseqüentemente, fluxos de serrapilheira mais estáveis ao longo do tempo (Sundqvist et al., 2013; Girardin et al., 2010).

Em relação à decomposição da serrapilheira, demonstramos que conforme aumenta-se o número de dias com chuvas, umidade do ar e coeficiente de variação da temperatura, há maior perda de massa. Nesse sentido, a disponibilidade hídrica desempenha papel central na regulação da atividade dos decompositores e na dinâmica de decomposição em ecossistemas florestais, uma vez que, condições mais úmidas favorecem a atividade microbiana, a lixiviação de compostos solúveis e a atuação da fauna do solo (Cornwell et al., 2008; Su et al., 2023; Handa et al., 2014). Nesse contexto, uma síntese global recente demonstrou que alterações nos regimes

de precipitação podem modificar significativamente as taxas de decomposição da serrapilheira em ecossistemas terrestres. Além de evidenciar respostas assimétricas às alterações no regime hídrico (Su et al., 2023). Os autores destacam que, em ambientes naturalmente úmidos, os processos de decomposição tendem a ser particularmente sensíveis a variações nos padrões de precipitação e umidade, pois a atividade dos decompositores depende da manutenção de condições hidroclimáticas favoráveis.

De forma consistente, um estudo conduzido em um ecótono alpino demonstrou que fatores microclimáticos atuam como preditores mais fortes da decomposição (Chen et al., 2018). Nesse contexto, mudanças na frequência de eventos de precipitação e na variabilidade microclimática podem modular diretamente os processos de decomposição, e assim impactar a perda de massa da serrapilheira ao longo do gradiente ambiental, e consequentemente, a produtividade.

Além disso, ao longo do gradiente altitudinal, observamos que comunidades compostas por espécies com características funcionais mais conservativas apresentaram maior massa seca foliar, a qual esteve negativamente relacionada à perda de massa da serrapilheira, fato que indica menores taxas de decomposição. Em contraste, em cotas mais baixas, características associadas a estratégias mais aquisitivas, como maior área foliar específica, estiveram positivamente relacionadas à perda de massa. Esse padrão indica que, ao longo do gradiente, áreas com condições mais amenas estiveram associadas a maiores taxas de decomposição, enquanto cotas mais elevadas apresentaram menores taxas e maior influência da identidade das espécies (Esquivel et al., 2020).

Essa transição pode ser interpretada por meio do espectro econômico das folhas, no qual espécies conservativas investem mais em tecidos densos e compostos estruturais, como lignina e celulose, que por sua vez resulta resultando em material foliar mais recalcitrante e resistente à decomposição (Wright et al., 2004; Cornwell et al., 2008). Por outro lado, espécies com estratégias aquisitivas apresentam folhas mais finas e com maior área foliar específica, e assim produzem serrapilheira com maior teor de nutrientes e menor investimento estrutural. Isso favorece sua decomposição por microrganismos e fauna decompositora (Freschet et al., 2012). Estudos recentes em florestas tropicais montanas nos Andes corroboram esse padrão. Demonstrando que características funcionais como área foliar específica e teor de nitrogênio foliar são fortes preditores das taxas de decomposição da serrapilheira, enquanto folhas mais densas e estruturalmente reforçadas apresentam decomposição mais lenta (Castillo-Figueroa et al., 2025).

De modo geral, nossos resultados indicam que as variáveis microclimáticas desempenham papel predominante na regulação da dinâmica da serrapilheira ao longo do gradiente altitudinal. E que por sua vez afeta tanto o aporte quanto a decomposição da serrapilheira. Em contraste, as características funcionais da vegetação apresentaram efeitos mais específicos, principalmente associados às taxas de decomposição, o que sugere que a composição funcional da comunidade modula a composição e as características estruturais da serrapilheira.

Logo, pequenas variações em temperatura, precipitação e umidade podem modificar simultaneamente os fluxos de aporte e decomposição da serrapilheira, e por sua vez modificar processos-chave do sistema, como a ciclagem de nutrientes e o armazenamento de carbono no solo (De Frenne et al., 2021; Bradford et al., 2016). Em um contexto de mudanças climáticas, alterações nesses fatores podem impactar diretamente o funcionamento de florestas montanas tropicais, considerando que esses ecossistemas são particularmente sensíveis a mudanças ambientais e fundamentais para a manutenção de serviços ecossistêmicos como regulação climática, ciclagem de nutrientes e regulação hidrológica (Schroeder et al., 2024; Vieira Pompeu et al., 2026).

Por fim, consideramos que de forma integrada, este estudo avança na compreensão dos mecanismos que regulam o funcionamento de florestas tropicais montanas. Ao demonstrar, de maneira empírica e com base em dados microclimáticos coletados *in loco* ao longo de uma série temporal contínua, que a dinâmica da serrapilheira é resultado da interação entre condições microambientais e a composição funcional da vegetação (De Frenne et al., 2021; Zellweger et al., 2020; Cornwell et al., 2008). Desse modo, este trabalho contribui para superar abordagens baseadas exclusivamente em dados macroclimáticos, frequentemente incapazes de capturar a heterogeneidade desses ambientes (Sundqvist et al., 2013; Lembrechts et al., 2020).

Esses resultados fornecem bases aplicadas para a incorporação de variáveis microclimáticas em modelos de ciclagem de nutrientes e produtividade. Além disso, os padrões observados permitem utilizar a dinâmica da serrapilheira como indicador do ecossistema, o que possibilita o monitoramento de alterações ambientais a partir de mudanças nas taxas de deposição e decomposição ao longo do tempo. No contexto da restauração ecológica, os resultados indicam que a seleção de espécies com diferentes estratégias funcionais pode ser utilizada para modular a ciclagem de nutrientes e o acúmulo de matéria orgânica no solo, enquanto, para a conservação, evidenciam a necessidade de manter condições microclimáticas locais que sustentam o funcionamento desses processos. Dessa forma, ao traduzir relações entre

microclima, vegetação e processos ecológicos em variáveis mensuráveis e aplicáveis, este estudo contribui diretamente para o planejamento, manejo e avaliação de ecossistemas montanos frente às mudanças nas condições hidroclimáticas.

5 CONCLUSÃO

Os resultados deste estudo demonstram que a dinâmica da serrapilheira em florestas montanas tropicais ao longo do gradiente altitudinal é regulada principalmente pelas condições microclimáticas. Variáveis associadas à temperatura, precipitação e umidade relaciona-se diretamente tanto com o aporte quanto com a decomposição da serrapilheira, o que evidencia que pequenas variações microclimáticas podem alterar significativamente os fluxos de matéria orgânica e a ciclagem de nutrientes nesses ecossistemas. Nesse contexto, a mensuração direta das variáveis microclimáticas *in loco* mostrou-se fundamental para compreender como variações ambientais locais modulam processos ecológicos ao longo do gradiente.

Além disso, características funcionais da vegetação também contribuíram para explicar a variação na decomposição da serrapilheira, o que indica que a composição funcional das comunidades vegetais afeta a composição da matéria orgânica e sua degradabilidade. Em conjunto, esses resultados demonstram que a interação entre microclima e estrutura funcional da vegetação desempenha um importante papel na regulação da ciclagem de nutrientes e produtividade em florestas montanas tropicais, além de fornecer subsídios importantes para compreender como esses ecossistemas respondem as condições hidroclimáticas e prever respostas às mudanças climáticas futuras.

6 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ab'Sáber, A.A. (2003). Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. 4a edição ed. São Paulo: Ateliê Editorial.

Aerts, R. (1997). Climate, Leaf Litter Chemistry and Leaf Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos*, 79(3), p.439. doi: <https://doi.org/10.2307/3546886>.

Bartoń, K. (2020). MuMIn: Multi-Model Inference. [online] R-Packages. Available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. and Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), pp.1–48. doi: <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.

Bax, V., Castro-Nunez, A. and Francesconi, W. (2021). Assessment of Potential Climate Change Impacts on Montane Forests in the Peruvian Andes: Implications for Conservation Prioritization. *Forests*, 12(3), p.375. doi: <https://doi.org/10.3390/f12030375>.

Benites, Caiafa, A.N., Eduardo, Schaefer, C.E. and Ker, J.C. (2023). Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da mantiqueira e do espinhaço. *Floresta e Ambiente*, [online] 10, pp.76–85. Available at: <https://www.scielo.br/j/loram/a/QwbZkxMjS9CY4L39m9dzg4D/?lang=pt> [Accessed 17 Mar. 2026].

Bradford, M.A., Veen, G.F. (Ciska), Bonis, A., Bradford, E.M., Classen, A.T., Cornelissen, J.H.C., Crowther, T.W., De Long, J.R., Freschet, G.T., Kardol, P., Manrubia-Freixa, M., Maynard, D.S., Newman, G.S., Logtestijn, R.S.P., Viketoft, M., Wardle, D.A., Wieder, W.R., Wood, S.A. and van der Putten, W.H. (2017). A test of the hierarchical model of litter decomposition. *Nature Ecology & Evolution*, [online] 1(12), pp.1836–1845. doi: <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0367-4>.

Bradford, M.A., Wieder, W.R., Bonan, G.B., Fierer, N., Raymond, P.A. and Crowther, T.W. (2016). Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. *Nature Climate Change*, [online] 6(8), pp.751–758. doi: <https://doi.org/10.1038/nclimate3071>.

Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N. and Hamilton, L.S. (2011). *Tropical Montane Cloud Forests*. Cambridge University Press. doi: <https://doi.org/10.1017/cbo9780511778384>.

Castillo-Figueroa, D., Soler-Marín, D. and Posada, J.M. (2025). Functional Traits and Species Identity Drive Decomposition Along a Successional Gradient in Upper Andean Tropical Forests. *Biotropica*, 57(1). doi: <https://doi.org/10.1111/btp.13425>.

Chave, J., Navarrete, D., Almeida, S., Álvarez, E., Aragão, L.E.O.C., Bonal, D., Châtelet, P., Silva-Espejo, J.E., Goret, J.-Y., von Hildebrand, P., Jiménez, E., Patiño, S., Peñuela, M.C., Phillips, O.L., Stevenson, P. and Malhi, Y. (2010). Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences*, 7(1), pp.43–55. doi: <https://doi.org/10.5194/bg-7-43-2010>.

Chen, Y., Liu, Y., Zhang, J., Yang, W., He, R. and Deng, C. (2018). Microclimate exerts greater control over litter decomposition and enzyme activity than litter quality in an alpine forest-tundra ecotone. *Scientific Reports*, 8(1). doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33186-4>.

Colwell, R.K., Brehm, G., Cardelus, C.L., Gilman, A.C. and Longino, J.T. (2008). Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. *Science*, [online] 322(5899), pp.258–261. doi: <https://doi.org/10.1126/science.1162547>.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H. ter, Morgan, H.D., Heijden, M.G.A. van der, Pausas, J.G. and Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, [online] 51(4), p.335. doi: <https://doi.org/10.1071/bt02124>.

De Frenne, P., Lenoir, J., Luoto, M., Scheffers, B.R., Zellweger, F., Aalto, J., Ashcroft, M.B., Christiansen, D.M., Decocq, G., De Pauw, K., Govaert, S., Greiser, C., Gril, E., Hampe, A., Jucker, T., Klimes, D.H., Koelemeijer, I.A., Lembrechts, J.J., Marrec, R. and Meeussen, C. (2021). Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology*, 27(11), pp.2279–2297. doi: <https://doi.org/10.1111/gcb.15569>.

De Frenne, P., Zellweger, F., Rodríguez-Sánchez, F., Scheffers, B.R., Hylander, K., Luoto, M., Vellend, M., Verheyen, K. and Lenoir, J. (2019). Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nature Ecology & Evolution*, [online] 3(5), pp.744–749. doi: <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0842-1>.

Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönsch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P.B., Moles, A.T., Dickie, J., Gillison, A.N., Zanne, A.E. and Chave, J. (2015). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), pp.167–171. doi: <https://doi.org/10.1038/nature16489>.

Elbasiouny, H., El-Ramady, H., Elbehiry, F., Rajput, V.D., Minkina, T. and Mandzhieva, S. (2022). Plant Nutrition under Climate Change and Soil Carbon Sequestration. *Sustainability*, 14(2), p.914. doi: <https://doi.org/10.3390/su14020914>.

Eller, C.B., Meireles, L.D., Sitch, S., Burgess, S.S.O. and Oliveira, R.S. (2020). How Climate Shapes the Functioning of Tropical Montane Cloud Forests. *Current Forestry Reports*, 6(2), pp.97–114. doi: <https://doi.org/10.1007/s40725-020-00115-6>.

Esquivel, J., Byung Bae Park, Casanoves, F., Delgado, D., Park, G. and Finegan, B. (2019). Altitude and species identity drive leaf litter decomposition rates of ten species on a 2950 m altitudinal gradient in Neotropical rain forests. *Biotropica*, 52(1), pp.11–21. doi:<https://doi.org/10.1111/btp.12730>.

Fadrique, B., Báez, S., Duque, Á., Malizia, A., Blundo, C., Carilla, J., Osinaga-Acosta, O., Malizia, L., Silman, M., Farfán-Ríos, W., Malhi, Y., Young, K.R., Cuesta C., F., Homeier, J., Peralvo, M., Pinto, E., Jadan, O., Aguirre, N., Aguirre, Z. and Feeley, K.J. (2018). Widespread but heterogeneous responses of Andean forests to climate change. *Nature*, [online] 564(7735), pp.207–212. doi: <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0715-9>.

Floradobrasil.jbrj.gov.br. (n.d.). Public Search of Virtual Herbarium. [online] Available at: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/ConsultaPublicoHVUC/ConsultaPublicoHVUC.do>.

Freeman, B.G., Scholer, M.N., Ruiz-Gutierrez, V. and Fitzpatrick, J.W. (2018). Climate change causes upslope shifts and mountaintop extirpations in a tropical bird community. *Proceedings*

of the National Academy of Sciences, [online] 115(47), pp.11982–11987. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1804224115>.

Freschet, G.T., Aerts, R. and Cornelissen, J.H.C. (2012). A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, 26(1), pp.56–65. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01913.x>.

Girardin, C.A.J., Malhi, Y., Aragão, L.E.O.C., Mamani, M., Huasco, W., Durand, L., Feeley, K.J., Rapp, J., Silva-Espejo, J.E., Silman, M., Salinas, N. and Whittaker, R.J. (2010). Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology*, 16(12), pp.3176–3192. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02235.x>.

Giweta, M. (2020). Role of litter production and its decomposition, and factors affecting the processes in a tropical forest ecosystem: A review. *Journal of Ecology and Environment*, 44(1). doi: <https://doi.org/10.1186/s41610-020-0151-2>.

Handa, I.T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M.P., Bruder, A., Butenschoten, O., Chauvet, E., Gessner, M.O., Jabiol, J., Makkonen, M., McKie, B.G., Malmqvist, B., Peeters, E.T.H.M., Scheu, S., Schmid, B., van Ruijven, J., Vos, V.C.A. and Hättenschwiler, S. (2014). Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature*, [online] 509(7499), pp.218–221. doi: <https://doi.org/10.1038/nature13247>.

Heineman, K.D., Caballero, P., Morris, A., Velasquez, C., Serrano, K., Ramos, N., Gonzalez, J., Mayorga, L., Corre, M.D. and Dalling, J.W. (2015). Variation in Canopy Litterfall Along a Precipitation and Soil Fertility Gradient in a Panamanian Lower Montane Forest. *Biotropica*, 47(3), pp.300–309. doi:<https://doi.org/10.1111/btp.12214>.

Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. (2019). Parna do Itatiaia. [online] Available at: <https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/biodiversidade/unidade-de-conservacao/unidades-de-biomas/mata-atlantica/lista-de-ucs/parna-do-itatiaia>.

Kemppinen, J., Lembrechts, J.J., Koenraad Van Meerbeek, Jofre Carnicer, Nathalie Isabelle Chardon, Kardol, P., Lenoir, J., Liu, D., Maclean, I., Pergl, J., Saccone, P., Senior, R.A., Shen, T., Słowińska, S., Vigdis Vandvik, Jonathan von Oppen, Aalto, J., Ayalew, B., Bates, O. and Bertelsmeier, C. (2024). Microclimate, an important part of ecology and biogeography. *Global ecology and biogeography*, 33(6). doi: <https://doi.org/10.1111/geb.13834>.

Kohler, T. and Maselli, D. (2009). Thomas et al. Mountains and climate change: from understanding to action.

Körner, C. (2007). The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), pp.569–574. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>.

Körner, C., Jetz, W., Paulsen, J., Payne, D., Rudmann-Maurer, K. and M. Spehn, E. (2016). A global inventory of mountains for bio-geographical applications. *Alpine Botany*, 127(1), pp.1–15. doi: <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0182-6>.

Lüdecke, D., Ben-Shachar, M., Patil, I., Waggoner, P. and Makowski, D. (2021). performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *Journal of Open Source Software*, [online] 6(60), p.3139. doi: <https://doi.org/10.21105/joss.03139>.

Marina Muniz Moreira, Tatiana Tavares Carrijo, Alves-Araújo, A., Amorim, A.M., Rapini, A., Silva, Cosenza, B.A.P., Lopes, C., Camila Nardy Delgado, Cíntia Kameyama, Dayvid Rodrigues Couto, Elias, D., Monteiro, D., Diego Rafael Gonzaga, Eduardo Couto Dalcin, Elsie Franklin Guimarães, John, E., Matos, F.B., Gonçalves, R. and Alves, F. (2020). Using online databases to produce comprehensive accounts of the vascular plants from the Brazilian protected areas: The Parque Nacional do Itatiaia as a case study. *Biodiversity Data Journal*, 8. doi:<https://doi.org/10.3897/bdj.8.e50837>.

Oksanen, J. (2019). CRAN - Package vegan. [online] R-project.org. Available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>.

Ostertag, R., Restrepo, C., Dalling, J.W., Martin, P.H., Abiem, I., Aiba, S., Alvarez-Dávila, E., Aragón, R., Ataroff, M., Chapman, H., Cueva-Agila, A.Y., Fadrique, B., Fernández, R.D., González, G., Gotsch, S.G., Häger, A., Homeier, J., Iñiguez-Armijos, C., Llambí, L.D. and Moore, G.W. (2021). Litter decomposition rates across tropical montane and lowland forests

are controlled foremost by climate. *Biotropica*, [online] 54(2), pp.309–326. doi:<https://doi.org/10.1111/btp.13044>.

Pereira, I.M., Oliveira-Filho, A.T. de, Botelho, S.A., Carvalho, W.A.C., Fontes, M.A.L., Schiavini, I. and Silva, A.F. da (2006). Composição florística do compartimento arbóreo de cinco remanescentes florestais do maciço do itatiaia, minas gerais e rio de janeiro. *Rodriguésia*, 57(1), pp.103–126. doi:<https://doi.org/10.1590/2175-7860200657108>.

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C. and Buchmann, N. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, [online] 61(3), p.167. doi:<https://doi.org/10.1071/bt12225>.

Prescott, C.E. (2010). Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*, [online] 101(1-3), pp.133–149. doi:<https://doi.org/10.1007/s10533-010-9439-0>.

R Core Team (2026). R: A Language and Environment for Statistical Computing. [online] R Foundation for Statistical Computing. Available at: <https://www.r-project.org/>.

Salinas, N., Cosio, E.G., Silman, M., Meir, P., Nottingham, A.T., Roman-Cuesta, R.M. and Malhi, Y. (2021). Editorial: Tropical Montane Forests in a Changing Environment. *Frontiers in Plant Science*, 12. doi:<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.712748>.

Santos, H., Santos, J., Anjos, L.H., Oliveira, V., Oliveira, J., Coelho, M., Lumbreras, J. and Cunha, T. (2006). Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. 2. edição ed. [online] Embrapa Solos. Available at: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/338818> [Accessed 10 Mar. 2026].

Sayer, E.J., Chadtip Rodtassana, Sheldrake, M., Bréchet, L.M., Ashford, O.S., Lopez-Sangil, L., Kerdraon-Byrne, D., Castro, B., Turner, B.L., S. Joseph Wright and Edmund V.J. Tanner (2020). Revisiting nutrient cycling by litterfall—Insights from 15 years of litter manipulation in old-growth lowland tropical forest. *Advances in ecological research/Advances in Ecological Research*, 62, pp.173–223. doi:<https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2020.01.002>.

Schroeder, L., Robles, V., Jara-Arancio, P., Lapadat, C., Hobbie, S.E., Mary and Cavender-Bares, J. (2024). Drivers of plant diversity, community composition, functional traits, and soil processes along an alpine gradient in the central Chilean Andes. *Ecology and Evolution*, 14(2). doi:<https://doi.org/10.1002/ece3.10888>.

Souza, C., Coelho, F., Vinícius Andrade Maia, Natália de Aguiar-Campos, Polyanne Aparecida Coelho, Camila Laís Farrapo, Santos, M., Araújo, F.C., Gianasi, F.M., Gomes, G., Jean Daniel Morel, Alencar, C., Paulo Oswaldo Garcia, Paola Ferreira Santos, Silva, W.B., Aurélio, M. and Santos (2021). Tropical forests structure and diversity: A comparison of methodological choices. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(10), pp.2017–2027. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13670>.

Su, J., Zhao, Y. and Bai, Y. (2023). Asymmetric responses of leaf litter decomposition to precipitation changes in global terrestrial ecosystem. *Journal of Cleaner Production*, 387, p.135898. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2023.135898>.

Sundqvist, M.K., Sanders, N.J. and Wardle, D.A. (2013). Community and Ecosystem Responses to Elevational Gradients: Processes, Mechanisms, and Insights for Global Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, [online] 44(1), pp.261–280. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750>.

The Angiosperm Phylogeny Group (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), pp.1–20. doi: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>.

Tonin, A.M., José Gonçalves, Paulino Bambi, Marques, R., Malta, A., Lucas Eugenio Fontana, Hamada, N., Luiz Ubiratan Hepp, Lezan-Kowalczyk, V.G., Gustavo Rocha Leite, Luiza, A., Leonardo Kleba Lisboa, Rafael Maffei Loureiro, Martins, R.G., Medeiros, A.O., Morais, P.B., Moretto, Y., Oliveria, A., Márcia, E. and Ferreira, L.P. (2017). Plant litter dynamics in the forest-stream interface: precipitation is a major control across tropical biomes. *Scientific Reports*, 7(1). doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-10576-8>.

Vieira Pompeu, P., Mulligan, M., Adrian Bruijnzeel, L., Pires-Oliveira, J.C., Ponette-González, A.G., Brauman, K.A., Eisenlohr, P.V., Flörke, M., Leite Fontes, M.A., Petry, P. and da Rocha, H.R. (2026). Most South American cloud forests are likely to disappear under high-end climate

change. *Journal for Nature Conservation*, [online] 90, p.127192. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2025.127192>.

Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Use R! Cham: Springer International Publishing. doi: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C. and Midgley, J.J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, [online] 428(6985), pp.821–827. doi: <https://doi.org/10.1038/nature02403>.

Zellweger, F., Frenne, P.D., Lenoir, J., Vangansbeke, P., Verheyen, K., Bernhardt-Römermann, M., Baeten, L., Hédli, R., Berki, I., Brunet, J., Calster, H.V., Chudomelová, M., Decocq, G., Dirnböck, T., Durak, T., Heinken, T., Jaroszewicz, B., Kopecký, M., Máliš, F. and Macek, M. (2020). Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science*, [online] 368(6492), pp.772–775. doi:<https://doi.org/10.1126/science.aba6880>.

Zhang, H., Yuan, W., Dong, W. and Liu, S. (2014). Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity*, 20, pp.240–247. doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.01.003>.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Artigo redigido para submissão à revista *Journal of Mountain Science* (fator de impacto: 2,5).

MICROCLIMA E CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DA VEGETAÇÃO REGULAM A DINÂMICA DA SERRAPILHEIRA AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL EM FLORESTA MONTANA TROPICAL

Ana Livia de Carvalho Rodrigues ^{1*}; Rubens Manoel dos Santos²

¹Federal University of Lavras, 37200-900, Lavras, Minas Gerais, Brazil. Department of
Forestry Sciences, Laboratory of Phytogeography and Evolutionary Ecology

²Federal University of Lavras, 37200-900, Lavras, Minas Gerais, Brazil. Department of
Forestry Sciences, Laboratory of Phytogeography and Evolutionary Ecology

* analivia.crrodrigues@gmail.com

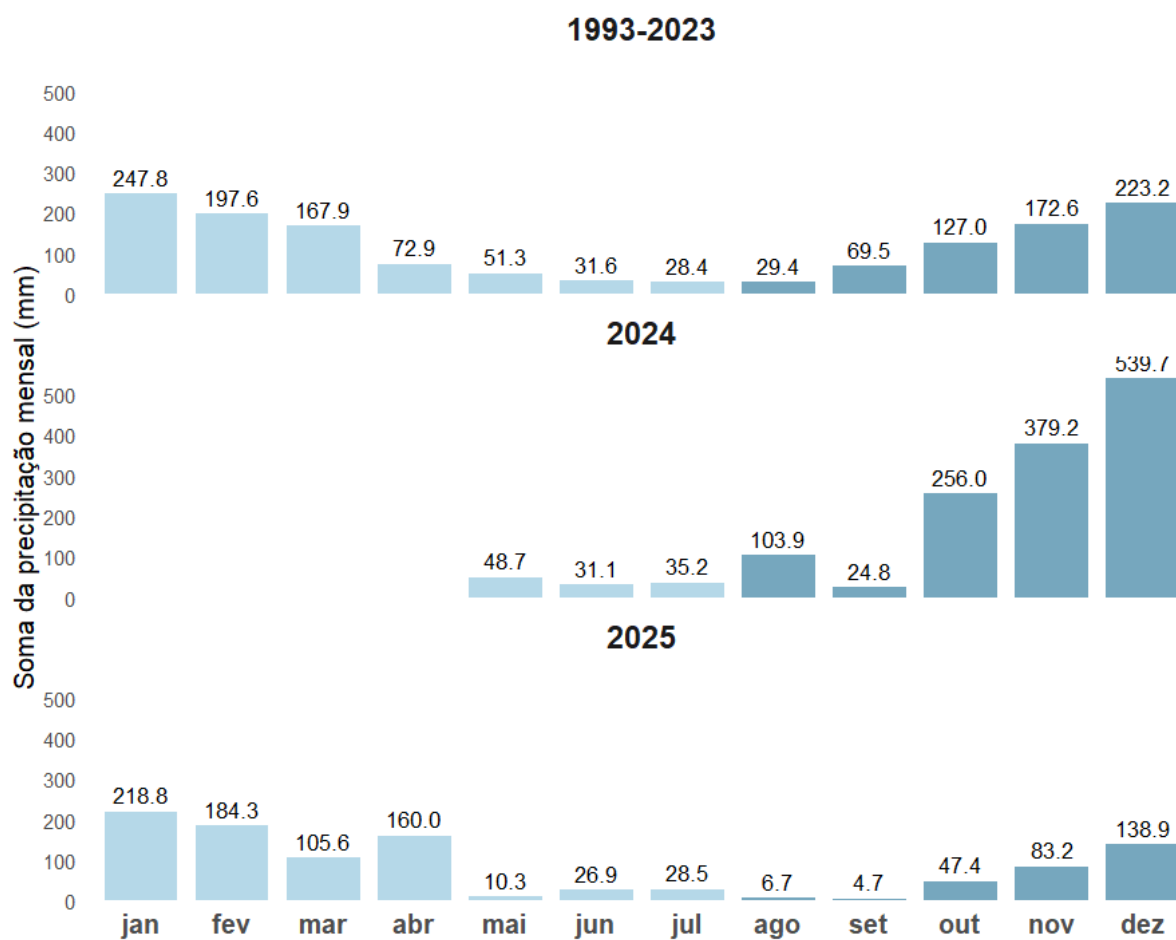


Figura S1. Soma da precipitação mensal (mm) para o período histórico (1993–2023), obtida a partir da média dos dados disponíveis na plataforma NASA POWER, e para os anos de 2024 e 2025, correspondentes a medições realizadas *in loco*. Os valores acima das barras representam a precipitação acumulada mensal.