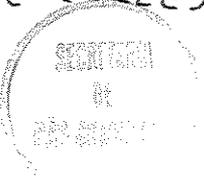


EXEMPLAR CORRESPONDE À REDAÇÃO FINAL DA TESE  
DEFENDIDA PELO CANDIDATO SÉRGIO TADEU MEIRELLES  
APROVADA PELA COMISSÃO JULGADORA.

*S. Joly*



# **Ecologia da Vegetação de Afloramentos Rochosos do Litoral da Região Sudeste**

**Sergio Tadeu Meirelles**

**Orientador : Carlos A. Joly**

**Tese apresentada ao Conselho de Pós  
Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia  
da Universidade Estadual de Campinas como  
parte dos pré-requisitos para a obtenção do  
título de. Mestre em Ciências Biológicas  
Modalidade Ecologia.**

M478e  
12328/BC

**Campinas - SP Junho de 1990**



**Dedicado a**

**Esmeralda Meirelles (in memoriam)**

**A minha mãe, Hilda e a minha tia Emília**

## **Agradecimentos**

**Considero que a realização deste trabalho seria impossível sem o auxílio de muitas pessoas de meu convívio. Entre estas, algumas se destacaram pela impossibilidade de se constatar a diferença entre a dose de amor e ajuda material dedicadas a mim e ao meu trabalho. Consciente de que a simples referência a seus nomes está muito aquém do que eu gostaria de expressar em reconhecimento, quero agradecer em especial:**

**Ao Professor Dr. Carlos A. Joly, um grande amigo e orientador, por todo apoio, estímulo, paciência e carinho.**

**A Profa. Déla Maria pela confiança, dedicação, apoio material, apoio emocional, e tudo aquilo que se pode esperar de um grande amigo.**

**A Profa. Dra. Nanuza de Menezes pela ajuda objetiva através das indicações sobre as áreas de trabalho e por sua extrema simpatia.**

**A Prof. Dra. Marico Meguro, por seu estímulo e sua orientação madura sobre todo o trabalho.**

**Ao Prof. Dr. Fernando Martins pela correção e os conselhos utilíssimos a respeito da tese.**

**Aos Professores João Semir, Hermógenes e Ângela pela identificação do material botânico.**

**Ao Prof. Flávio, pelo auxílio em muitas partes da tese.**

**A Lana (Jardim Botânico - RJ) pela identificação das Criptógamas.**

**Ao Prof. Gabrielli pela ajuda com o computador e pela amizade.**

**Aos colegas de laboratório sob minha orientação, pela amizade e colaboração, Eduardo Arcoverde, Alexandre Camilo, Fernanda Reinert, Paulo Henrique, Valéria, Ana Cláudia, Ana Angélica, Marcelo.**

**Aos Professores do Departamento de Ecologia que contribuíram para este trabalho.**

**Sem desmerecer aquelas pessoas com quem mantive um contato predominantemente acadêmico, gostaria de agradecer ao meus amigos, aqueles que são o verdadeiro motivo de estar aqui e tentar dizer alguma coisa a alguém.**

**A Cláudia Dansa, por tudo que aprendemos e esquecemos juntos e separados.**

**A José R. Lemella por todo apoio e terna amizade.**

**A Luis Rodder meu querido amigo e colega de turma.**

**A Raul F. de Sousa e sua profunda amizade.**

**A Ludmilla, uma pessoa mais que especial.**

**A Dulce pela amizade e pelas dicas sobre a tese.**

**Ao Marcio Zikan pela super amizade.**

**Aos meus colegas de turma, Cláudia, Paulo Tri, Marici, Evandro, Ze Trigo.**

## ÍNDICE DE ASSUNTOS

<b>Introdução</b> . . . . .	1
Terminologia . . . . .	4
Distribuição . . . . .	6
Características da vegetação . . . . .	10
Aspectos serais da vegetação rupícola litorânea . . . . .	12
Sucessão na vegetação rupícola nigeriana . . . . .	13
Sucessão na vegetação granítica norte-americana. . . . .	14
Características adaptativas da vegetação rupícola . . . . .	15
Características das adaptações à seca. . . . .	22
Estratégias de Evitação . . . . .	22
Estratégias de Tolerância . . . . .	25
Características fisiológicas de adaptação ao estresse hídrico da vegetação associada com habitats rupestres . . . . .	30
Formas de vida na vegetação rupícola . . . . .	32
 <b>Objetivos</b> . . . . .	 34
 <b>Materiais e métodos</b> . . . . .	 35
Áreas de Trabalho . . . . .	35
Localização e descrição das áreas . . . . .	38
Levantamento florístico . . . . .	48
Análise da similaridade entre as áreas . . . . .	48
Estrutura da Comunidade Insular . . . . .	49
Análise da Distribuição das Espécies em Ilhas de Solo. . . . .	51

	ii
Cálculos de Riqueza, Diversidade e Equabilidade . . . . .	54
Testes de Associação Interespecífica . . . . .	54
Levantamento das Características Adaptativas . . . . .	55
Fenologia . . . . .	55
Formas de Vida . . . . .	56
Determinação de níveis de hidratação do solo . . . . .	58
Conteúdo de água do solo - Amostras de solo coletadas	
em campo . . . . .	59
Conteúdo de água de ilhas de solo . . . . .	59
Análises em folhas . . . . .	60
Déficite de saturação hídrica DSH . . . . .	60
Conteúdo de clorofila . . . . .	61
Classificação e agrupamento das Características	
Fisiológicas . . . . .	62
Tolerância à dessecação . . . . .	63
Testes de Tolerância à Dessecação . . . . .	66
Tolerância à dessecação em amostras de folha . . . . .	66
Tolerância à dessecação em propágulos e plântulas . . . . .	66
Tolerância à dessecação em plantas adultas íntegras . . . . .	67
Metabolismo ácido de Crassuláceas "CAM" . . . . .	68
Presença de tipo fotossintético C4 . . . . .	69
Plantas com o tipo fisiológico indeterminado . . . . .	69
Número de amostras e análises dos dados . . . . .	71
Análises de Regressão . . . . .	71

<b>Resultados</b>	72
Espécies encontradas	72
Espécie e áreas de ocorrência	75
Lista de famílias, espécies e formas de vida	79
Levantamento Florístico	86
Características da Subcomunidade de ilhas de solo sobre a rocha.	87
Características gerais das espécies encontradas	89
Evidências de Tolerância à Dessecação	123
Levantamento das espécies com tipos fotossintéticos CAM e C4.	138
<b>Discussão</b>	139
Levantamento de espécies	139
Semelhanças Florísticas com Outros Tipos de Vegetação	140
Comparações com outras Comunidades	150
Flora rupestre africana	150
Flora granítica norte-americana.	151
Campo rupestre e flora rupícola do litoral	153
Flora granítica e flora epifítica	154
Outros tipos de vegetação provavelmente relacionados	155
Similaridade entre as áreas	158
Características das subcomunidades vegetais associadas à rocha.	161
Características das Ilhas de Solo	166

Processos dinâmicos encontrados nas estruturas	
insulares . . . . .	173
Formas-de-Vida . . . . .	176
Fenologia e Características da Biologia Reprodutiva das	
Espécies . . . . .	198
Características Fisiológicas de Resistência à Seca . . . . .	200
Tolerância à dessecação. . . . .	202
Comportamento no ambiente natural . . . . .	203
Tolerância à dessecação em propágulos . . . . .	204
Peciloclorofilia . . . . .	205
Subgrupos de Plantas Revivescentes . . . . .	207
Processos de Evitação associados à Tolerância . . . . .	208
Processos de "Evitação" . . . . .	209
Tipos fotossintéticos C4 e CAM . . . . .	212
Distribuição dos Tipos Fisiológicos . . . . .	213
Distribuição de Plantas Tolerantes à Dessecação . . . . .	213
Distribuição de Plantas Evitadoras da Dessecação . . . . .	216
Frequência relativa dos tipos fisiológicos entre as	
classes de tamanho de ilhas de solo . . . . .	220
Fanerógamas tolerantes à dessecação . . . . .	220
Criptógamas tolerantes à dessecação . . . . .	221
Frequência relativa do grupo de plantas	
não-tolerantes . . . . .	223
Espécies Tolerantes à Dessecação X Não-tolerantes . . . . .	225
Sucessão . . . . .	227
Sucessão em Ilhas de Solo . . . . .	228

Outras Seres Prováveis . . . . .	235
Modelos Sucessionais . . . . .	238
Semelhanças com outras litosseres. . . . .	239
Discussão Geral . . . . .	241

Referências Bibliográficas . . . . .	247
--------------------------------------	-----

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 - Desenho da paisagem litorânea do Rio de Janeiro, evidenciando a fisionomia de morros com superfície rochosa exposta e florestas (segundo Lamego, 1948). . . . .	1
Figura 2 - Estrutura do morro do "Pão-de-açúcar" (RJ), evidenciando os planos de clivagem e lascas de esfoliação, responsáveis pelo aspecto (segundo Lamego, 1948). . . . .	2
Figura 3 - Morro do Alto Moirão, 372m (Itaipuaçu-RJ). Foto digitalizada mostrando áreas de vegetação florestal no topo e nos vales (áreas escuras) e vegetação rupestre nas vertentes (áreas claras pontilhadas). . . . .	2
Figura 4 - Áreas de vegetação rupestre referidas no texto. Regiões escuras correspondem à áreas de excedente hídrico; áreas pontilhadas são desertos (segundo Geiger, 1965 apud Larcher, 1977). . . . .	8
Figura 5 - Classificação das estratégias de resistência ao estresse hídrico segundo Levitt (1980). . . . .	18
Figura 6 - Localização das áreas utilizadas. . . . .	37
Figura 7 - Localização das áreas situadas nas cidades de Rio de Janeiro e Niterói. Escala 1:400000. . . . .	37
Figura 8 - Área de Pedra do Itanhangá - Barra da Tijuca (RJ). Curvas de nível- 20 metros por divisão. . . . .	40
Figura 9 - Área de trabalho do morro da Urca (RJ). Curvas de nível - 20 metros por divisão. . . . .	41

Figura 10 - Pedra de Itacoatiara (Estado do Rio de Janeiro). Curvas de nível - 20 metros por divisão. . . . .	42
Figura 11 - Mapa da área de Ilha de Santana indicando aproximadamente os pontos de amostragem das ilhas de solo e observação da flora rupícola. Curvas de nível - 20 metros por divisão. . . . .	45
Figura 12 - Método de medida das ilhas de solo sobre a rocha. . . . .	50
Figura 13 - Classificação de estratégias de resistência ao estresse hídrico utilizada. . . . .	62
Figura 14 - Proporção de cada classe de tamanho de ilha de solo entre as unidades amostradas, considerando 11 classes. . . . .	88
Figura 15 - Freqüência de cada classe de tamanho na amostragem total, considerando-se o agrupamento em 8 classes. . . . .	88
Figura 16 - Distribuição apresentada por espécies do gênero <u>Hippeastrum</u> entre as classes de tamanho de ilha de solo. . . . .	89
Figura 17 - Proporção das ocorrências de <u>Anthurium</u> sp.2 entre classes de tamanho de ilha de solo, considerando-se 8 classes . . . . .	90
Figura 18 - Proporção de ocorrência de espécies do gênero <u>Vernonia</u> entre as classes de tamanho de ilhas de solo amostradas. . . . .	93

- Figura 19 - Proporção de ocorrência das espécies do gênero Pitcairnia nas classes de tamanho de ilha de solo (considerando 10 classes). . . . . 96
- Figura 20 - Proporção de ocorrência de Tillandsia araujei entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando o agrupamento em 8 classes). . . . . 96
- Figura 21 - Proporção de ocorrência das espécies epifíticas do gênero Tillandsia entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando o agrupamento em 8 classes). . . . . 97
- Figura 22 - Proporção de ocorrência de Vriesea neoglutinosa entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando o agrupamento em 8 classes). . . . . 98
- Figura 23 - Proporção de ocorrência de Vriesea geniculata, V. imperialis e Vriesea sp. entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando-se o agrupamento em 8 classes). . . . . 100
- Figura 24 - Proporção de ocorrência de Cephalocereus fluminensis entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando 9 classes). . . . . 100
- Figura 25 - Proporção de ocorrência de Cereus obtusus entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando-se o agrupamento em 8 classes). . . . . 101
- Figura 26 - Proporção de ocorrência de Rhipsalis cereoides entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando-se o agrupamento em 8 classes). . . . . 102

- Figura 27 - Proporção de ocorrência de Kalanchoe brasiliensis entre as classes de tamanho de ilhas de solo . . . . . 104
- Figura 28 - Proporção de ocorrência de Cyperus sp. nas classes de tamanho das ilhas de solo (considerando-se o agrupamento em 10 classes). . . . . 105
- Figura 29 - Proporção de ocorrência de Trilepis lhotszkvana entre as classes de tamanho de ilha de solo (considerando-se 10 agrupamentos). . . . . 106
- Figura 30 - Proporção de ocorrência de Trilepis microstachya entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando 10 agrupamentos). . . . . 106
- Figura 31 - Proporção de ocorrência de Manihot inflata e Croton compressus nas classes de tamanho das ilhas de solo sobre a rocha. Considerando-se 10 classes. . . . . 107
- Figura 32 - Proporção de ocorrência Stillingia dichotoma nas classes de tamanho das ilhas de solo. . . . . 108
- Figura 33 - Proporção de ocorrência de Tibouchina heteromalla nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha. . . . . 109
- Figura 34 - Proporção de ocorrência de espécies do genero Epidendrum nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha. . . . . 111
- Figura 35 - Proporção de ocorrência de espécies do genero Préscottia ao longo das classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha. . . . . 112

- Figura 36 - Proporção de ocorrência de Pseudolaelia vellozicola entre as classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha (considerando o agrupamento em 10 classes). . . . . 112
- Figura 37 - Proporção de ocorrência de espécies do genero Doryopteris nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha. . . . . 116
- Figura 38 - Proporção de ocorrência de Selaginella convoluta nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha. . . 117
- Figura 39 - Proporção de ocorrência de Selaginella sellowii entre as classes de tamanho das ilhas de solo sobre a rocha (considerando-se 10 classes de tamanho). . . . . 117
- Figura 40 Frequencia Proporção de ocorrência especies da familia Velloziaceae nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha. . . . . 119
- Figura 41 - Proporção de ocorrência de Pleurostima purpurea nas classes de tamanho das ilhas de solo sobre a rocha. . . . . 119
- Figura 42 - Proporção de ocorrência de Pleurostima fanniei nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha. . . 120
- Figura 43 - Proporção de ocorrência de Pleurostima seubertiana entre as classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha (considerando o agrupamento em 10 classes). . . . . 121
- Figura 44 - Proporção de ocorrência de Vellozia candida nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha. . . . 121

Figura 45 - Proporção de ocorrência de <u>Vellozia crassicaulis</u> entre as classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha (considerando 10 grupos). . . . .	121
Figura 46 - Proporção de ocorrência de <u>Xerophyta plicata</u> entre as classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha (10 classes). . . . .	122
Figura 47 - Equilíbrio do conteúdo de água foliar com o solo em plantas envasadas de <u>Anemia</u> sp. e <u>Doryopteris</u> sp.. CRAS - conteúdo relativo de água do solo. . . . .	124
Figura 48 - Dessecação (A) e re-hidratação (B) de ramos de <u>S.sellowii</u> . . . . .	127
Figura 49 - Dessecação de <u>Trilepis lhotszkyana</u> .CRAS-Conteúdo relativo de água do solo; CRA-Conteúdo relativo de água foliar; CRC-Conteúdo relativo de clorofila. . . . .	129
Figura 50 - Relação entre o conteúdo relativo de água do solo e características de hidratação (DSH) e conteúdo de clorofila foliar. Testes em uma "ilha" contendo <u>Pleurostima purpurea</u> . . . . .	130
Figura 51-Variação no déficit de saturação (DSHM) e conteúdo relativo de clorofila (CRCLM) de folhas em <u>V.candida</u> em relação ao conteúdo relativo de água do solo (CRAS). . . . .	134
Figura 52 Freqüências das espécies na amostragem total de ilhas de solo. . . . .	140
Figura 53 Habitats típicos dos gêneros e espécies (B) encontrados. . . . .	156

Figura 54 - Agrupamento de suculentas em ilha de solo.. . . .	161
Figura 55 Representação do perfil de uma "ilha de solo" típica. Escala aprox. 130. . . . .	164
Figura 56 Representação de uma área de limite floresta-rocha, observando-se a faixa de distribuição das espécies típicas, representadas pelas linhas na metade inferior. Cada divisão horizontal equivale a 50 cm. . . . .	165
Figura 57 Diversidade, equabilidade e número de espécies entre as classes de tamanho de ilhas de solo segundo o índice de Brillouin. . . . .	167
Figura 58 Relação entre a área insular e o número de espécies. Gráfico A - Eixo horizontal linear; Gráfico B - Eixo horizontal logarítmico. . . . .	168
Figura 59 Relação entre a classe de tamanho de ilhas de solo e o número de espécies encontrado. Reta ajustada pela regressão linear ( $r = 0.86$ ; $p < 0.00001$ ). . . . .	168
Figura 60 Proporção entre as formas de vida encontrados nas espécies levantadas. . . . .	176
Figura 61 Frequência relativa de suculentas nas classes de tamanho de ilhas de solo. Os dados correspondem a 12 espécies. . . . .	177
Figura 62 Frequência relativa dos subgrupos de suculentas entre as diferentes classes de tamanho de ilha de solo. . . . .	178

Figura 63	Ocorrência de espécies atmosféricas entre as classes de tamanho de ilha de solo, reunindo três subclasses. . . . .	180
Figura 64	Ocorrência discriminada das subclasses de atmosféricas entre as classes de tamanho de ilha de solo incluindo atmosféricas, epífitas, epilíticas e caméfitas suculentas atmosféricas. . . . .	180
Figura 65	- Ocorrência de caméfitas-tanque entre as classes de tamanho de ilha de solo. . . . .	182
Figura 66	- Ocorrência das espécies higroscópicas entre as classes de tamanho de ilhas de solo. . . . .	184
Figura 67	- Ocorrência discriminada das subclasses de caméfitas higroscópicas entre as classes de tamanho de ilhas de solo. . . . .	185
Figura 68	- Ocorrência de espécies semi-higroscópicas entre as classes de tamanho de ilha de solo. . . . .	186
Figura 69	- Ocorrência de hemicriptófitas entre as classes de tamanho de ilha de solo. . . . .	188
Figura 70	- Ocorrência de hemicriptófitas entre as classes de tamanho de ilhas de solo, discriminando-se as espécies do gênero <u>Pitcairnia</u> , outras espécies com a mesma forma de vida e <u>P.albiflos</u> . . . . .	188
Figura 71	Ocorrência de Geófitas entre as classes de tamanho de ilha de solo. . . . .	190
Figura 72	- Ocorrência de terófitas entre as classes de tamanho de ilhas de solo. . . . .	193

- Figura 73 - Ocorrência de caméfitas arbustivas entre as classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha. . . . 195
- Figura 74 - Ocorrência de micro e nanofanerófitas entre as classes de tamanho de ilhas de solo. . . . . 196
- Figura 75 - Ocorrência de micro e nanofanerófitas comparada aos grupos de epífitas atmosféricas e o de higroscópicas umbrófilas, entre as classes de tamanho de ilhas de solo. . . . . 197
- Figura 76 - Frequência de espécies floridas durante o ano. . 198
- Figura 77 - Proporção entre os tipos de comportamento foliar durante períodos secos apresentados pelas espécies encontradas. . . . . 200
- Figura 78 - Ocorrência das fanerógamas com sinais de tolerância à dessecação entre as classes de tamanho de ilha de solo.  $r = 0,974$   $p < 0.001$ . . . . . 214
- Figura 79 - Ocorrência das criptógamas umbrófilas com sinais de tolerância à dessecação entre as classes de tamanho de ilha de solo ( $r = 0,880$  ;  $0,001 < p < 0,005$ ). . . . . 215
- Figura 80 - Frequência relativa das criptógamas heliófilas que apresentam sinais de tolerância à dessecação nas classes de tamanho de ilha de solo.  $r = 0.554$ ;  $p > 0.1$ . . 215
- Figura 81 - Curva da frequência de ocorrência de criptógamas heliófilas com sinais de tolerância à dessecação entre as classes de tamanho de ilhas de solo, executada pelo ajuste polinomial. . . . . 217

- Figura 82 - Ocorrência de plantas consideradas não-tolerantes à dessecação entre as classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear  $r = 0.94$ ;  $p < 0.001$ . . . . . 217
- Figura 83 - Ocorrência das espécies com o tipo fisiológico provável CAM entre as classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear  $r = 0.968$ ;  $p < 0.001$ . . . . . 218
- Figura 84 - Ocorrência das espécies que apresentam sistema fotossintético C4 entre as classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear  $r = 0.830$ ;  $0.05 > p > 0.012$ . . . . 218
- Figura 85 - Freqüência relativa das espécies tolerantes à dessecação fanerógamas nas classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear  $r = -0.98$ ;  $p < 0.0001$ . . . . . 221
- Figura 86 - Freqüência relativa de criptógamas tolerantes à dessecação umbrófilas, entre as classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear -  $r = 0.944$ ;  $p < 0.001$ . . . . 222
- Figura 87 - Freqüência relativa do grupo das criptógamas heliófilas nas classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear;  $r = -0.4124$ ;  $p > 0.3$ . . . . . 223
- Figura 88 - Freqüência relativa das plantas consideradas "evitadoras típicas", nas classes de tamanho de ilhas de solo. . . . . 223
- Figura 89 - Freqüência relativa das espécies com características do tipo fotossintético C4 nas classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão -  $r = 0.85$ ;  $p < 0.05$ . . . . . 225

- Figura 90 - Freqüência relativa das espécies com o tipo fotossintético CAM, relacionada à classe de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear  $r=0.85$ ;  $p<0.05$ . . . . . 224
- Figura 91 - Comparação entre a freqüência relativa de plantas tolerantes à dessecação e plantas não-tolerantes nas classes de tamanho de ilhas de solo. . . . . 226
- Figura 92 - Relação entre a freqüência relativa de plantas tolerantes à dessecação e plantas não tolerantes nas classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear  $r=-0.86$ ;  $p<0.05$ . . . . . 226
- Figura 93 - Freqüência das espécies na constituição de ilhas monoespecíficas, indicando sua importância como colonizadoras. . . . . 231
- Figura 94 - Representação das associações observadas na flora pioneira. A espessura da linha representa a probabilidade de associação e a distância o nível de associação. . . . . 232
- Figura 95 - Representação esquemática da zonação circular de uma ilha de solo com espécies características nas unidades da área de Itacoatiara-RJ. . . . . 233
- Figura 96 - Sucessão provável em ilhas de solo sobre a rocha, considerando áreas c/ Selaginella sellowii. As setas representam os sentidos sugeridos na sucessão. . . . . 238
- Figura 97 - Modelo do processo sucessional provável considerando pioneiras atmosféricas. . . . . 239

Figura 98 - Sucessão provável em paredões verticais. . . . .	239
Figura 99 - Sucessão provável à partir do estabelecimento de <u>Vriesea geniculata</u> . . . . .	240

## DENDROGRAMAS

Dendrograma 1- Similaridade entre as áreas . . . . .	159
Dendrograma 2 - Similaridade entre as classes de tamanho de ilhas de solo quanto a frequência de espécies . . . . .	170

## ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1 - Algumas espécies tolerantes à dessecação e seus habitats característicos. . . . .	28
Tabela 2 - Pioneiras das litosseres citadas e características provavelmente relacionadas com este hábito. . . . .	31
Tabela 3 - Areas escolhidas para levantamento de espécies e análises da comunidade. . . . .	36
Tabela 4 - Areas de acesso difícil, utilizadas apenas para observação geral da flora e levantamento. . . . .	35
Tabela 5 - Número de amostras e intervalo de área em dm <sup>2</sup> de cada classe de tamanho de ilha de solo. . . . .	87
Tabela 6 Resumo das observações relacionadas à tolerância à dessecação nas espécies com sinais típicos . . . . .	123
Tabela 7 - Teste de tolerância à dessecação em plântulas. Porcentagem de indivíduos sobreviventes a 10% de UR e sob atmosfera saturada (controle). . . . .	124
Tabela 8 - Déficit de saturação foliar (DSH) e conteúdo absoluto de clorofila em <u>Pleurostima purpurea</u> no estado verde e dessecado, em campo. . . . .	131
Tabela 9 - Déficit de saturação foliar (DSH) e conteúdo de clorofila em folhas de <u>Pleurostima seubertiana</u> coletadas no estado dessecado e submetidas a 10% UR. Recuperadas e não recuperadas. . . . .	132
Tabela 10 - <u>Vellozia candida</u> , estado das folhas no campo . .	135

Tabela 11 - <u>Vellozia crassicaulis</u> estado de hidratação e conteúdo de clorofila de folhas colhidas em estado dessecado no campo e submetidas ao equilíbrio com o ar a 10% UR. . . . .	135
Tabela 12 - <u>Vellozia variegata</u> , estado de hidratação e conteúdo de clorofila ( $\mu\text{g}$ Clorof./ g de peso seco). . .	136
Tabela 13 - <u>Xerophyta plicata</u> , estado de hidratação e recuperação de secções foliares coletadas no campo em estado dessecado. . . . .	137
Tabela 14 Espécies verificadas quanto à presença de anatomia Kranz (tipo fotossintético C4).. . . . .	138
Tabela 15 Espécies Testadas quanto à presença do tipo fotossintético CAM.. . . . .	138
Tabela 16 - Características de distribuição dos taxa encontrados. . . . .	157
Tabela 17 - Índices de riqueza diversidade e equabilidade, calculados à partir do levantamento de espécies constituintes de unidades de ilhas de solo. . . . .	166
Tabela 18 - Adaptações prováveis das espécies encontradas, considerando os resultados de testes e referências do tipo fisiológico no gênero . . . . .	210
Tabela 19 - Espécies "pioneiras" e suas áreas de ocorrência. . . . .	231

## Resumo

A vegetação de afloramentos rochosos do litoral da região sudeste é praticamente desconhecida do ponto de vista ecológico. A ausência ou pouca profundidade do solo, típicas destas formações, criam condições de seca extrema nos períodos entre as chuvas. Tal característica influenciaria a composição florística, a forma de organização e as características adaptativas dos vegetais encontrados. Parte da vegetação se encontra organizada em "ilhas" formadas provavelmente pela instalação de plantas pioneiras em sítios favoráveis da rocha. Estas "ilhas" tenderiam a crescer caracterizando uma "sucessão" vegetal.

Devido à importância das condições limitantes neste tipo de substrato, foram previstas semelhanças com outros tipos de vegetação associada a afloramentos rochosos.

Com o objetivo de se produzir uma abordagem inicial onde se observam a influência do substrato pétreo sobre as características da vegetação, foram examinadas a composição florística, as características de organização e as adaptações provavelmente relacionadas à vida rupestre.

Foram selecionadas 11 áreas onde foram feitos levantamentos das espécies componentes. Em 7 destas áreas a vegetação em "ilhas de solo" foi examinada, observando-se, em cada unidade insular a área total de superfície e as espécies presentes.

Em cada espécie foram examinadas a forma de vida e a presença de tipos fisiológicos com significado adaptativo em relação a escassez de água.

As áreas examinadas mostram uma composição florística própria, bastante distinta das formações vegetais próximas. Na vegetação organizada em ilhas de solo observam-se relações entre composição de espécies e a área insular. De forma geral se observa um aumento da diversidade com o aumento da área da ilha. A maior parte das espécies é seletiva em relação à área mínima de ilha de solo onde ocorre.

Entre as características adaptativas das espécies levantadas encontra-se uma grande proporção de espécies tolerantes à dessecação. Este tipo de adaptação é considerado raro entre plantas vasculares, principalmente angiospermas.

Espécies com distintas características adaptativas à seca são encontradas em frequências distintas em unidades insulares de diferentes tamanhos. Em geral espécies com características de maior resistência à seca, como as tolerantes à dessecação, são relativamente mais freqüentes em unidades menores. As espécies provavelmente mais sensíveis à seca encontram-se com maior freqüência relativa nas unidades de área maior.

As características de composição de espécies das ilhas de solo com diferentes áreas de cobertura podem ser interpretadas como se fossem produzidas por um processo sucessional clássico de "substituição". As espécies ao se instalarem contribuiriam para a acumulação solo sobre a rocha criando condições microclimáticas favoráveis para a instalação de outras espécies e assim por diante.

## Summary

Ecological aspects of the vegetation that grows in the rock outcrops from the seashore of southeastern Brazil are almost unknown. Due to the absence or the shallowness of the soil, so typical of this habitat, the vegetation is subjected to a strong water deficit during the interval between showers. The floristic composition, the structure of these communities and the physiological adaptations of the plants are strongly influenced by this characteristic.

Eleven areas were selected for the present study. In each area the species and the form of their distribution were recorded. A special attention was dedicated to the organizational characteristics of the vegetation found in "soil islands" over the rocks. Adaptive characteristics examined in the vegetation were the presence of desiccation tolerance, crassulacean acid metabolism and C<sub>4</sub> type of photosynthesis.

The rock outcrops vegetation examined showed a typical floristic composition. It is very distinct from closer areas and from other kinds of vegetation related to rocky substrates. The soil islands showed an exponential species/area relation, a characteristic also present in other rock floras from other sites of the world.

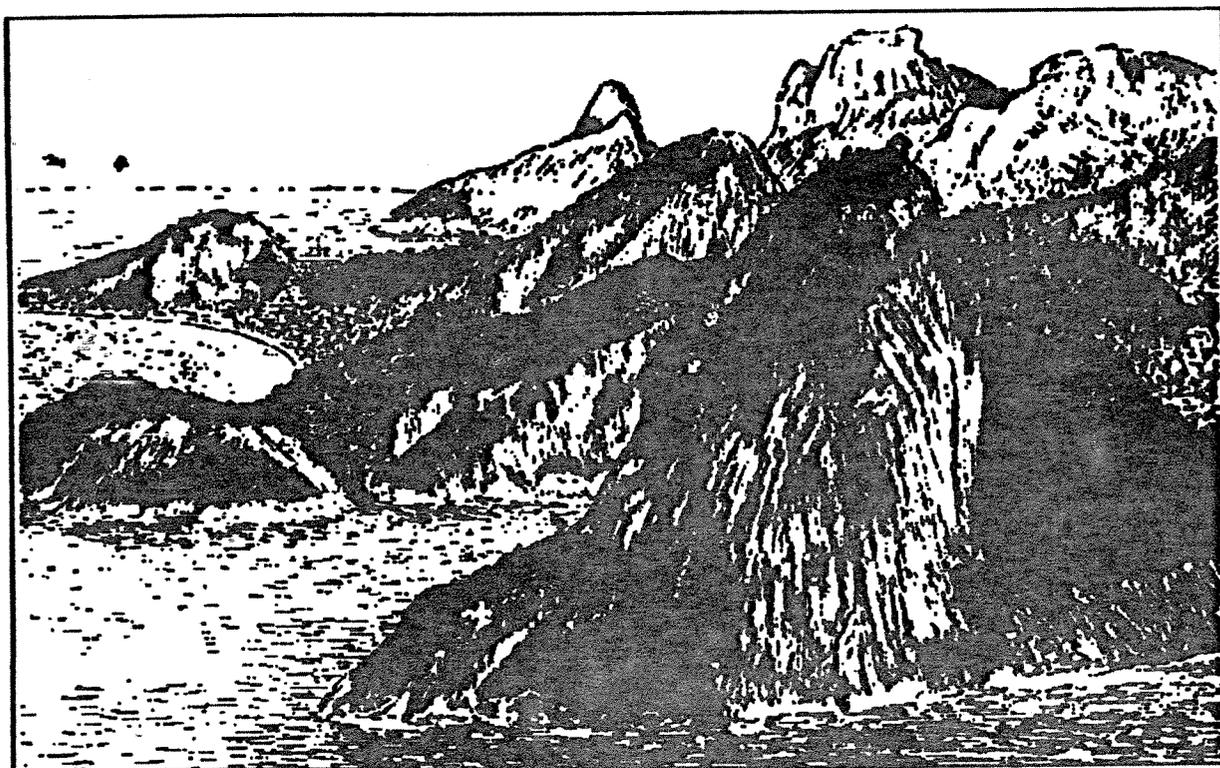
The striking high proportion of desiccation tolerant plants among the species and their frequency in samples were the most remarkable aspect of the vegetation studied. This adaptation, rare in vascular plants, specially angiosperms, is a common feature in rock floras all over the world.

Soil islands with unequal cover areas are explored by proportions of plants with different adaptations showing the distinct capacity of survival under water stress. Desiccation tolerance appears to be the most resistant kind of adaptation. Desiccation tolerant plants are capable to install in small soil islands, subjected to longer lasting water stress.

A seral characteristic is suggested from the appearance of the soil islands vegetation, considering that they are capable to grow, showing a succession of different species composition.

**Introdução**

Entre as paisagens litorâneas da Região Sudeste, são freqüentes áreas extensas de afloramentos rochosos, com inclinações variadas, que fazem parte da fisionomia dos maciços e outras elevações (figura 1). Entre as rochas constituintes predominam gnaisses e granitos que, devido à esfoliação, apresentam-se expostos em diversos locais. O perfil característico destas formações é dado pelos planos de clivagem específicos (Lamego, 1948). Um exemplo típico, bem conhecido, é o morro do Pão de Açúcar, localizado na cidade do Rio de Janeiro (figura 2). Na superfície das rochas expostas, quase desprovidas de solo, encontra-se uma vegetação típica, cuja aparência



**Figura 1** - Desenho da paisagem litorânea do Rio de Janeiro, evidenciando a fisionomia de morros com superfície rochosa exposta e florestas (segundo Lamego, 1948).

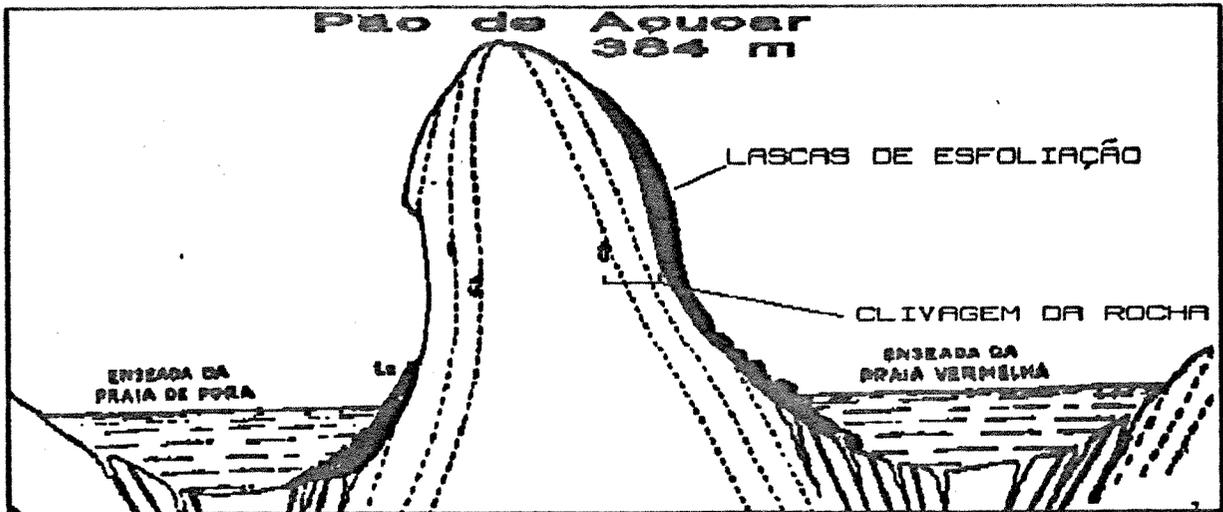


Figura 2 - Estrutura do morro do "Pão-de-açúcar" (RJ), evidenciando os planos de clivagem e lascas de esfoliação, responsáveis pelo aspecto (segundo Lamego, 1948).

contrasta fortemente com a da mata atlântica que, por vezes, lhe faz limite. Aquela é freqüentemente citada em algumas descrições da vegetação do litoral (Gardner, 1846; Segadas-Vianna, 1972) sendo, contudo, raramente abordada como um tipo característico. Formações vegetais semelhantes ocorrem no interior do continente,



Figura 3 - Morro do Alto Moirão, 372m (Itaipuaçu-RJ). Foto digitalizada mostrando áreas de vegetação florestal no topo e nos vales (áreas escuras) e vegetação rupestre nas vertentes (áreas claras pontilhadas).

geralmente associadas a grandes inclinações e altitudes das superfícies de afloramento rochoso. Tais formações correspondem às vezes a morros inteiros de rocha aparente, recebendo denominações como, "monadnocks" (Guerra, 1975) e "pães-de-açúcar" (Maio, 1987). Além disso, áreas de rocha exposta podem ser encontradas em meio à floresta de encosta nos locais de maior inclinação da superfície. Os limites da vegetação rupícola com a floresta são aparentemente tão abruptos quanto o são as mudanças de inclinação encontradas. Na formação típica, a área próxima ao sopé e ao cume do morro, apresenta-se coberta de vegetação alta e arbórea, enquanto as vertentes possuem uma vegetação baixa, herbáceo-arbustiva (figura 3). Nas vertentes menos inclinadas, ocorrem plantas em pequenos acúmulos de solo, que se encontram associados à desniveis, rochas soltas ou fendas.

Os agrupamentos de plantas podem ocorrer diretamente sobre a rocha lisa a partir da instalação de algum indivíduo de uma espécie "colonizadora", cujo estabelecimento provocaria uma acumulação de solo orgânico. Esta forma de estabelecimento dá origem a uma comunidade que se caracteriza pela distribuição em moitas ou "ilhas" de tamanho variado delimitadas por rocha nua. Outra parte da vegetação instala-se diretamente sobre a rocha (epilítica), raramente acumulando solo, que na maior parte das vezes constitui-se apenas de particulado grosso que se desprende da superfície. Nesta última forma de estabelecimento, indivíduos ou grupos de indivíduos de uma mesma espécie costumam ocorrer

separados pela rocha nua, dispendo-se em populações delimitáveis. Em algumas áreas encontram-se agrupamentos de várias espécies, constituídos por indivíduos não enraizados superfície rochosa que se amontoam, formando "ilhas" sem solo. Nos pontos de inclinação próxima a 90° (paredões) predominam plantas instaladas diretamente sobre a rocha, sendo ausentes ilhas de solo e outras formas de consorciação.

Considerando-se o conjunto de plantas associadas á área de afloramento rochoso uma comunidade, as diferentes formas de agrupamento, associadas às diversas características do substrato constituem "subcomunidades".

Estas encostas rochosas, principalmente as localizadas na cidade do Rio de Janeiro, têm sido objeto de estudo pela preocupação surgida com sua estabilidade durante chuvas intensas. Acidentes causados pela modificação da cobertura vegetal são comuns durante o verão, quando a pluviosidade é maior. Os trabalhos realizados a este respeito consistem em levantamentos e descrições detalhadas da vegetação que ocorre na superfície rochosa (Oliveira et al., 1975; Carauta & Oliveira, 1982).

### Terminologia:

Inexiste uma designação própria rotineira para este tipo de vegetação, refletindo o desconhecimento de suas características de composição de espécies, organização fitossociológica e distribuição geográfica. No litoral, estas áreas foram incluídas,

pela classificação de Rizzini ( 1979), no complexo da restinga, recebendo a simples denominação de "litoral rochoso". A aplicação deste termo parece inapropriada, considerando-se que os fatores determinantes da fisionomia e origem da restinga (como o substrato arenoso ) não estão relacionados aos das áreas de rocha exposta. Acresce a isto o fato de que áreas com vegetação rupícola que apresentam as mesmas características daquelas encontradas no litoral ocorrem no interior do continente, distantes das restingas, não podendo portanto ser consideradas apenas uma parte daquele complexo ambiental.

A partir de considerações sobre as características dinâmicas de alguns tipos de vegetação, Rizzini inclui entre outros, o conjunto de plantas encontradas sobre a rocha dentro do conceito de "comunidade seral", como "litosere", descrevendo seu "desenvolvimento" como se segue :

"(...) pouco a pouco se transformam (...) desde tipos mais simples (comunidades de vegetais pequenos) (...) na direção de tipos mais complexos (comunidades de vegetais maiores) (...)" (Rizzini, 1979).

Embora interessante, esta conceituação constitui mais propriamente uma hipótese do que uma designação, visto que "litosere" se aplica igualmente a qualquer "sere" em substrato rochoso. Além disto, este ponto de vista pode embutir a noção de que se trata de uma formação vegetal "transitória", ignorando

desta forma, suas particularidades ecológicas estáticas, ou seja, não se constituiria num tipo de vegetação definido. Nota-se aí, um abuso de terminologia e suposições excessivamente simplistas a respeito de uma comunidade cujas características dinâmicas são desconhecidas. Estes erros são comuns nas referências à sucessão (Drury & Nisbet, 1973), causados provavelmente pelo "modelo" clássico de sucessão primária que se impõe tautologicamente.

#### Distribuição :

Habitats com substrato rochoso ocorrem em várias regiões da Terra, em variados climas e tipos geológicos (Walter, 1971). Quase sempre a vegetação destas áreas apresenta contrastes de xerofitismo e hidrofiteísmo, sendo, contudo, a falta de água decorrente da ausência de solo a condição mais comum. Apesar do predomínio da condição xérica, muitas referências mostram este tipo de vegetação em regiões sem um período de seca intensa habitual (fig. 4- 7,6), ou até mesmo em áreas cujo balanço hídrico apresenta um largo excedente (fig. 4; 3,4,5b). Em regiões desérticas (fig. 4, 5a), a vegetação rupícola apresenta uma fisionomia diferenciada, sendo freqüentemente associada à fendas, áreas de drenagem e outros locais de acúmulo de água da chuva ou de orvalho.

No Brasil, tipos de vegetação associados ao substrato sáxio como o campo rupestre e a caatinga rochosa, assemelham-se às áreas de afloramento granítico do litoral pela fisionomia. Contudo, as diversas características climáticas e de substrato,

além do desconhecimento da estrutura da vegetação, não permitem que sejam estabelecidas as devidas relações.

Descrições da vegetação de algumas áreas de afloramento rochoso situadas na América do Sul (Rundel et al., 1980; Granville, 1982), América do Norte (Oosting & Anderson, 1939; McVaugh, 1943; Burbank & Platt, 1964), África (Richards, 1957; Hambler, 1964; Gaff, 1971; Gaff & Ellis, 1974; Ayensu, 1973b) e Austrália (Gaff & Zee, 1976; Gaff & Latz, 1978), permitem observar semelhanças com as encontradas no litoral sudeste. Isto se dá principalmente pelas características da formação rochosa e da forma como a vegetação ocorre em sua superfície.

Na América do Sul, descrições da vegetação rupícola que mostram aspectos semelhantes à encontrada em nosso litoral, se referem aos afloramentos rochosos da Guiana Francesa {fig. 4, 3}(Granville, 1982) e à região costeira do deserto de Atacama, no norte do Chile {fig. 4, 2}(Rundel et al., 1980).

Na África, descrições dos inselbergs graníticos da Nigéria {fig. 4, 4}, fazem referência à presença de uma grande área de rochas expostas, com vegetação distribuída em "ilhas" e outros agrupamentos (Richards, 1957; Hambler, 1964), assemelhando-se portanto às áreas rochosas do nosso litoral quanto à fisionomia. Outras áreas semelhantes no continente africano podem ser identificadas, partindo-se da descrição superficial de locais onde ocorrem espécies saxícolas pertencentes às famílias Velloziaceae, Cyperaceae e Poaceae. Assim, encontramos áreas

semelhantes no Noroeste da África do Sul (Gaff, 1971; Gaff & Ellis, 1974), África Central e Madagascar {fig. 4, 5}(Ayensu, 1973b). Ainda no hemisfério sul, os locais de ocorrência de *Borvia nitida* e outras plantas revivescentes na Austrália

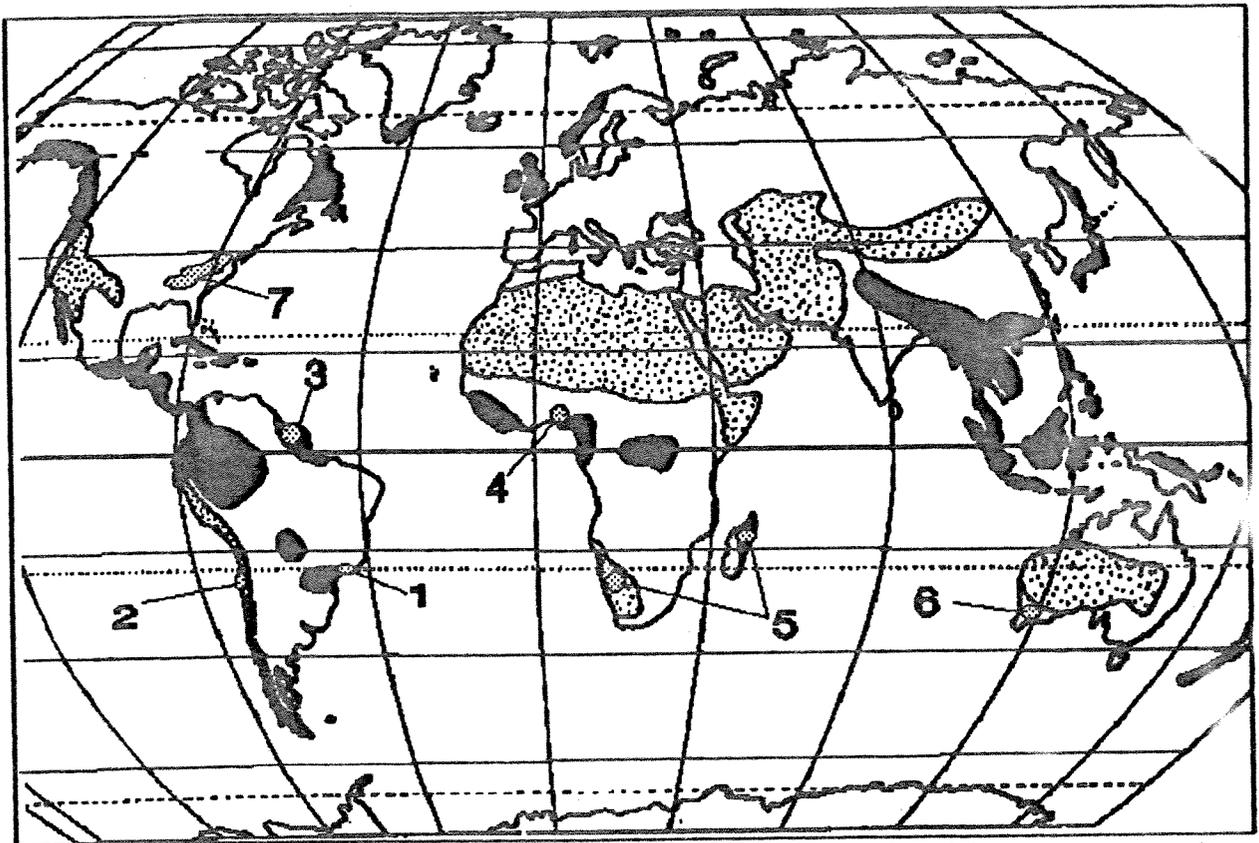


Figura 4 - Áreas de vegetação rupestre referidas no texto. Regiões escuras correspondem à áreas de excedente hídrico; áreas pontilhadas são desertos (segundo Geiger, 1965 apud Larcher, 1977).

{fig.4,6} (Gaff & Zee, 1976; Gaff & Latz, 1978), apresentam uma vegetação com fisionomia semelhante à encontrada nos afloramentos rochosos de nosso litoral.

No hemisfério norte, as referências mais freqüentes à

regiões fisionomicamente semelhantes, tratam da vegetação de "domos" graníticos dos Estados Unidos {fig. 4, 7}. Este tipo de vegetação é mais freqüente na região sudeste (Oosting & Anderson, 1939; McVaugh, 1943; Burbank & Platt, 1964), ocorrendo esparsamente no restante do território. Nestas áreas a vegetação se apresenta distribuída em fendas ou na superfície lisa, formando ilhas delimitadas por rocha exposta. As formações geológicas que suportam esta vegetação também são semelhantes às encontradas em Idanre na Nigéria e no Rio de Janeiro, constituindo-se em "domos" ou "monadnocks" de granito-gnaiss.

As características modulares encontradas nestas comunidades permitem interpretá-las como "ecossistemas" nos quais padrões de produção, consumo e fluxo de material podem ser detectados e medidos (Hay, 1973).

Estas comunidades constituem-se nas mais detalhadamente estudadas. A maior parte dos trabalhos envolve a comunidade de ilhas de solo e enfoca: levantamentos gerais (McVaugh, 1943; Winterringer & Vestal, 1956; Wyatt & Fowler, 1977); características sucessionais (Whitehouse, 1933; Oosting & Anderson, 1937, 1939; Keever et al., 1951; Burbank & Platt, 1964; Shure & Ragsdale, 1977; Phillips, 1981; Burbank & Phillips, 1983); ecologia evolutiva (Murdy, 1968); dinâmica de populações (Sharitz & McCormick, 1973; Houle & Phillips, 1988, 1989); ecossistemologia (Hay, 1973); autoecologia (Wiggs & Platt, 1962; Ware, 1972).

Características da vegetação:

Uma das características das comunidades rupícolas que identificam a presença de um processo seral é a estrutura "insular" da vegetação, que se encontra relacionada à bem estabelecidos casos de sucessão autógena, tanto sobre a rocha (Burbank & Philips, 1983) como em outros substratos (Archer et al., 1988).

Na maior parte das descrições da vegetação associada ao substrato rochoso, a estrutura das comunidades insulares é interpretada como produto de um processo sucessional em curso, sendo as distintas fases, aparentes nos diversos tipos de agrupamento encontrados.

A sucessão sobre a rocha constitui-se numa *prisere*, no caso uma *xerosere* (Weaver & Clements, 1929), onde a incapacidade do substrato em manter a água para absorção, pela ausência ou pequena quantidade de solo, se constitui no principal fator limitante. Nestes locais a água apenas se encontra disponível em curtos períodos após a precipitação atmosférica, sob a forma de chuva ou orvalho.

O início da colonização deste substrato dá-se quase sempre por algas azuis e líquens, capazes de resistir ao equilíbrio do conteúdo de água de seus tecidos com o ar. Devido às características do hábito de crescimento e do balanço de carbono nestas espécies, esta "fase" seral geralmente não é capaz de acumular solo estável e profundo. Contudo, a superfície

colonizada é favorável à instalação de vegetais simples e até mesmo plantas vasculares (Grubb, 1987).

A colonização do substrato destas áreas por plantas vasculares, é considerada mais efetiva no sentido de alterá-lo, permitindo o estabelecimento de outras plantas. A estrutura destas plantas permite uma captação e fixação de partículas mais eficiente, além de enriquecer o substrato com material proveniente de partes mortas (Shure & Ragsdale, 1977).

As litoseres consideradas, apresentam-se distintas quanto às espécies que participam das diversas fases e às adaptações nelas encontradas, relacionadas com a capacidade de ocupar um determinado "estágio".

Na formação de ilhas de solo, as unidades se iniciam com uma "nucleação", provocada pela instalação de plantas capazes de reter ou construir um substrato firme, capaz de resistir à erosão pelo escoamento de água e manter-se aderido à superfície apesar das inclinações e instabilidade do substrato. Estas características são dadas geralmente pela instalação de plantas vasculares que germinam e desenvolvem-se onde uma quantidade mínima de solo se torna disponível, quer seja logo após a colonização da superfície por algas e líquens, quer em pequenas depressões da superfície suficientes para acumulação de partículas.

Processos dinâmicos relacionados ao habitat rupestre:

Aspectos serais da vegetação rupícola litorânea

A abordagem da vegetação rupícola litorânea como "comunidades serais", ou seja, "litoseres", é encontrada em todos os trabalhos onde é citada. Referenciando-se pela terminologia e dialética Clementsiana, seus autores (Rizzini, 1979; Oliveira et al., 1975; Carauta & Oliveira, 1982), apresentam uma descrição, caracterizando a flora e indicando alguns de seus componentes como prováveis participantes dos "passos" na colonização da superfície rochosa.

Como estágios da colonização do substrato rochoso, estas comunidades evoluiriam na direção de algum dos tipos de vegetação situados nas proximidades.

Oliveira et al. (1975), a partir da observação destas áreas sugerem empiricamente uma sucessão partindo do estabelecimento de Doryopteris sp., uma criptógama vascular, cujo comportamento em relação à seca sobre a rocha considera como "higroscópico". Seguindo-se a esta "fase" pioneira ocorreria o estabelecimento de Selaginella sp. e Kalanchoe brasiliensis Camb.. Outras espécies de menor porte ocorreriam em locais de acumulação de solo, criando condições para o aparecimento de um tipo arbóreo-arbustivo, que daria origem à própria floresta de encosta.

Esta consideração embora provável, envolve suposições sobre dinâmica sucessional, necessitando, portanto, de uma análise mais profunda dos fatores que influenciam a ocupação do substrato e a

distribuição das espécies encontradas, bem como das características fitossociológicas específicas, buscando sinais da presença de processos temporais nas associações.

#### Sucessão na vegetação rupícola nigeriana:

Descrições da vegetação das áreas rochosas de Idanre (Richards, 1957; Hambler, 1964) mostram a presença de um tipo semelhante ao encontrado nos afloramentos rochosos do litoral fluminense, distinguindo-se deste, pela vegetação circundante, que, no caso das regiões nigerianas, é a savana rochosa.

Na vegetação granítica Nigeriana, a espécie vegetal "pioneira" (Richards, 1957) é a angiosperma Trilepis pilosa Boeckl.. Nestas áreas, grupos de T.pilosa formam "moitas" de diversos tamanhos, constituindo o início da comunidade de "ilhas" de solo sobre a rocha. As outras espécies que constituem esta comunidade surgem sobre "ilhas" de Trilepis, sendo as menores unidades exploradas por pequenas caméfitas e gramíneas hemicriptofíticas. Com o aumento da área insular, instalam-se espécies de maior porte (arbustos e caméfitas maiores). A estrutura dos agrupamentos de T.pilosa permite a interceptação de partículas mantendo-as fixadas no substrato através do denso enraizamento. Além de contribuir para a formação de ilhas através de aquisição de material exógeno, T.pilosa apresenta bainhas foliares resistentes, que permanecem no caule, aumentando o volume da unidade e acrescentando matéria orgânica ao substrato

através de sua lenta decomposição. Estas modificações diminuem a velocidade da perda de água, reduzindo a intensidade dos fatores limitantes encontrados sobre a rocha, permitindo portanto, o estabelecimento de espécies mais exigentes.

#### Sucessão na vegetação granítica norte-americana.

As descrições da vegetação rupestre do sudeste norte-americano assemelham-se à de outras áreas de afloramento rochoso pela forma de distribuição das plantas, observando-se a proximidade de formações florestais e vegetação insular sobre a rocha.

A sucessão caracterizada nas ilhas de solo destes locais, apresenta componentes e forma de organização, que dependem de características como inclinação e irregularidade da superfície. Assim, observam-se tipos insulares derivados de concavidades capazes de acumular água e tipos originados pela acumulação de solo em depressões rasas não inundáveis.

Na superfície rochosa não inundada encontra-se como "pioneira", a angiosperma Diamorpha cymosa (Nutt.) Britton, dominante nas unidades de menor tamanho (McVaugh, 1943). D. cymosa é uma crassulácea tipicamente suculenta, com características de interação com o substrato insular semelhantes a T. pilosa na vegetação granítica nigeriana, isto é, seu estabelecimento induz à acumulação de partículas e suas partes senescentes contribuem para aumentar o volume e o conteúdo de matéria orgânica do solo.

Ilhas de pequeno volume são ocupadas inteiramente por esta espécie, que, através do incremento na capacidade de retenção de água do substrato, permite o estabelecimento de líquens e plantas anuais, que acabam por eliminá-la, ocorrendo, portanto, um tipo sucessional por "substituição", com mecanismos de "facilitação" (Burbanck & Platt, 1964).

#### Características adaptativas da vegetação rupícola:

Considerando-se que o estresse hídrico constitui o principal fator que se impõe como restrição à sobrevivência no substrato rochoso (Weaver & Clements, 1929; Oosting & Anderson, 1939; Hambler, 1964), a vegetação encontrada deve apresentar características fortemente relacionadas com a manutenção de uma economia hídrica apropriada.

Na medida que neste habitat se apresentam diferentes tipos de substrato, distintos na capacidade de retenção de água, encontra-se microhabitats diversos quanto ao nível de seca. Diante desta heterogeneidade, diferentes estratégias poderiam estar envolvidas com a exploração do substrato, encontrando-se proporções distintas destas em comunidades submetidas à intensidades de estresse diferentes. A relação entre proporção de estratégias e qualidade do habitat, seria um produto da capacidade de sobrevivência e/ou habilidade competitiva quanto ao aproveitamento da água (Eissenstat & Caldwell, 1988).

#### Classificação de estratégias:

As estratégias de resistência ao estresse hídrico apresentam padrões que motivaram a criação de sistemas de classificação, divergentes quanto à relação entre as características adaptativas abordadas e a terminologia utilizada.

Um dos problemas envolvidos com a classificação de estratégias, é a conceituação do que seria um vegetal adaptado à seca. Considera-se aqui o significado ecológico de xerofitismo (Ferri, 1963; Rizzini, 1977), ou seja, são xerófitas, plantas que habitam ambientes considerados xéricos. O conceito de ambiente xérico é aqui aplicado ao microhabitat. Desta forma, pode-se considerar como xéricos, aqueles locais onde, durante algum período, a disponibilidade de água se apresenta nula ou insuficiente para compensar a demanda de evaporação (Jones, 1986). A partir desta conceituação, praticamente todos os habitats podem apresentar microhabitats xéricos. Além disso o nível de seca que resulta num estresse aplicado à planta, depende essencialmente da forma como as variações no conteúdo de água no ambiente alteram o organismo vegetal. Assim, um mesmo nível de seca poderia suscitar respostas num indivíduo, enquanto não as produziriam em outro.

Um dos sistemas de classificação, criado por Kearney & Shantz (1911 apud Parker, 1968), distribui as estratégias de resistência à seca encontradas em xerófitas, em quatro grupos:

Fugitivas (drought escaping ) - Terófitas em geral, passam o

período extremamente seco na forma de sementes resistentes à dessecação, que podem eventualmente se deslocar, alcançando lugares favoráveis ou permanecerem dormentes no solo, germinando no período propício.

**Evitadoras (drought evading )** - Plantas que regulam o uso da água, absorvendo mais quando necessário e evitando perdas excessivas.

**Tolerantes (drought enduring )** - Plantas que não conservam água, perdendo folhas e/ou alcançando níveis baixos de hidratação sem perecer.

**Resistentes à seca (drought resistant )** - Extremas conservadoras, apresentando geralmente suculência elevada.

Parker (1968) considerou o sistema de Kearney & Shantz ineficiente por ignorar alguns parâmetros fisiológicos importantes e pela própria conceituação de xerofitismo usada. Acrescenta-se a isto a ausência de uma equiponderância entre os processos envolvidos na definição de uma mesma classe ( p.ex. a importância da restrição de perdas d'água é muito distinta da suculência, enquanto a perda de folhas durante a seca é comparada com a capacidade de suportar dessecação dos tecidos).

Um critério epistemologicamente mais correto é proposto por Levitt ( 1980), a partir de sua "Teoria geral do estresse", que distribui as estratégias de resistência ao estresse hídrico em

dois grupos principais (figura 5):

Evitação do estresse hídrico - sobrevivência através da manutenção de um alto potencial hídrico interno.

Tolerância ao estresse hídrico - sobrevivência sob um baixo potencial hídrico interno.

A classe das plantas "evitadoras" seria caracterizada pela posse de estruturas anatômicas ou respostas fisiológicas que, sob

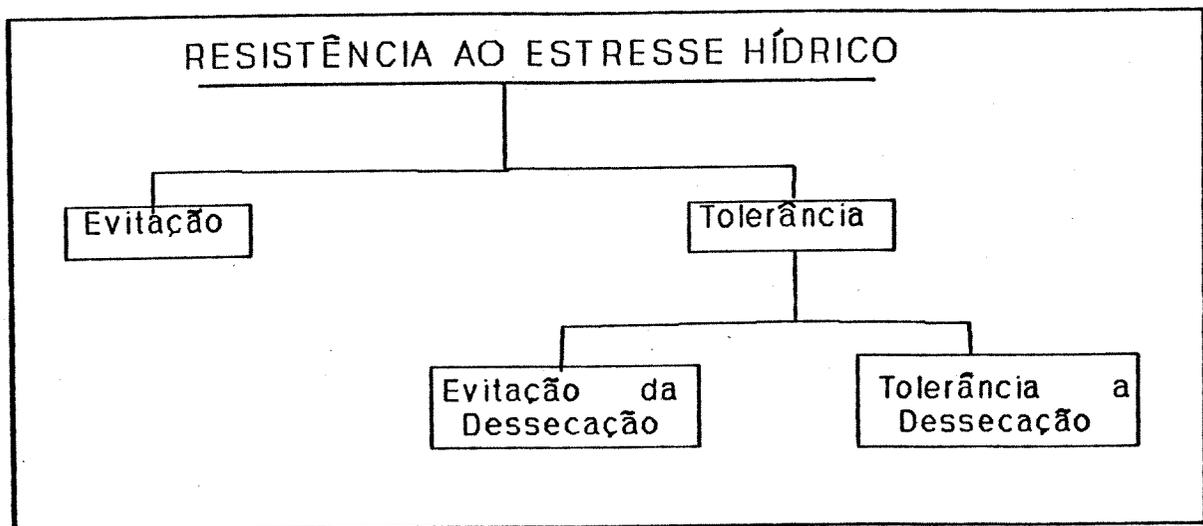


Figura 5 - Classificação das estratégias de resistência ao estresse hídrico segundo Levitt (1980).

estresse, funcionariam restringindo o equilíbrio do potencial hídrico dos tecidos com o do meio externo. Isto seria alcançado limitando-se a transpiração ou tornando mais eficiente a absorção de água a fim de compensar as perdas. No caso de ausência de água no ambiente, o processo predominante é a restrição da transpiração, através do controle estomático e da barreira cuticular (Hsiao, 1973).

Plantas tolerantes suportariam o equilíbrio de seus tecidos com o baixo potencial hídrico do meio, através da evitação ou tolerância da desidratação. A evitação da desidratação ocorreria pela manutenção de um potencial osmótico abaixo do potencial hídrico envolvente, possibilitando a preservação de um conteúdo de água no protoplasma que permitisse as atividades fisiológicas (alguns fungos possuem esta habilidade). A tolerância à dessecação envolveria por sua vez uma evitação ou tolerância dos danos surgidos com a perda de água pelos tecidos. A evitação dos danos envolve processos de proteção de constituintes protoplasmáticos e preservação de reservas energéticas. A tolerância aos danos consiste, entre outros processos, na síntese "de novo" de proteínas e eliminação de metabólitos tóxicos surgidos com alteração de vias biossintéticas durante a dessecação (Levitt, 1980).

Vários sistemas de classificação podem ser encontrados reunindo conceitos aplicados em outros. Um exemplo é a classificação utilizada por Jones et al. (1981), que se trata da reinterpretação de algumas classes do sistema de Kearney & Shantz segundo as estratégias propostas por Levitt, considerando três classes principais :

- Plantas que completam seu ciclo de vida antes de serem submetidas a déficits hídricos elevados (fugitivas). Como características adaptativas relacionadas com este hábito, estas plantas apresentariam uma ontogênese rápida aliada a

uma grande plasticidade fenotípica.

- Plantas tolerantes à seca que mantêm um alto potencial hídrico nos tecidos. Isto seria possibilitado através de sistemas eficientes de aquisição de água e pela redução das perdas transpiratórias.
- Plantas que toleram a seca mantendo um baixo potencial hídrico nos tecidos. Esta estratégia associa-se à capacidade de manutenção do turgor pela acumulação de solutos e à tolerância à dessecação protoplasmática.

Observa-se que, entre os critérios comuns às diferentes classificações expostas, o mais coerente, pela sua amplitude e caráter distintivo seria aquele que determina a divisão das adaptações entre processos de "evitação" e "tolerância". A estratégia de "fuga" é considerada à parte na maioria das classificações, contudo, poderia ser compreendida como uma estratégia tipicamente "evitadora". A evitação neste caso se daria pela ocultação da fase mais sensível do ciclo de vida, durante períodos de seca. A inconsistência da caracterização da estratégia de fuga é reforçada pelo fato de que praticamente qualquer espécie tem a chance de manter um banco de sementes resistentes, que permaneceria como reserva para o restabelecimento de uma população, se os indivíduos adultos fossem aniquilados por uma seca muito intensa. Estas plantas poderiam, portanto, ser classificadas como tolerantes ou evitadoras em níveis habituais de seca. O geofitismo, uma

---

resposta tipicamente evitadora, seria uma forma de "fuga" já que o período desfavorável é contornado por um hábito "resistente". Assim, o tipo "fugitivo" poderia ser considerado como um processo de "evitação", já que implicaria na proteção de estruturas incapazes de "tolerar" o estresse hídrico.

Características das adaptações à seca.

As diferentes estratégias correspondem a diversos acessórios adaptativos, que podem ser observados ao nível da estrutura e fisiologia do vegetal. Estas adaptações teriam por objetivo possibilitar um balanço positivo de carbono nas condições restritivas encontradas. Neste sentido, características fisiológicas podem ser consideradas de maior importância, na medida em que produziriam respostas mais rápidas às variações na disponibilidade de recursos como a água (Nobel, 1978).

Estratégias de Evitação:

Entre os vegetais vasculares, predominam processos de evitação (Levitt, 1980; Crawford, 1989). Estes são comumente associados à diminuição da intensidade dos fatores que acarretariam um aumento da transpiração ( temperatura e condições de fluxo da superfície foliar ) e à regulação direta desta através do controle da abertura estomática.

Características foliares, como, menor superfície de interceptação da radiação, aumento da resistência da camada envolvente ao fluxo de vapor d'água e barreiras mecânicas, constituem geralmente as adaptações anatómicas e morfológicas relacionadas com a evitação do estresse hídrico (Ehleringer, 1976; Levitt, 1980).

O processos fisiológicos envolvidos mais importantes relacionam-se com a restrição da abertura estomática como forma

de limitar a transpiração. Neste caso, coloca-se em jogo a perda de água envolvida na absorção de  $\text{CO}_2$ , já que uma diminuição da abertura estomática provocará uma redução da transpiração, mas dificultará a difusão do gás carbônico do ar para o interior do mesofilo (Martin et al., 1983; Mooney, 1986).

Entre as características fisiológicas com valor adaptativo em relação à resistência ao estresse hídrico, devem ser considerados os sistemas de fixação de carbono  $\text{C}_4$  e CAM (Doliner & Jolliffe, 1979). Suas vantagens em condições de estresse hídrico provem da otimização do balanço entre a perda de água e absorção do  $\text{CO}_2$  (Jones, 1986; Mooney, 1986). Em ambos tipos fotossintéticos, a posse de um sistema de fixação com alta afinidade pela fonte de carbono permitiria um baixo ponto de compensação de gás carbônico, reduzindo o efeito da diminuição de sua pressão parcial pelo aumento da resistência estomática (Lawlor, 1987; Mooney, 1986).

O sistema fotossintético  $\text{C}_4$  seria vantajoso pelo seu efeito concentrador de gás carbônico, que reduziria a fotorrespiração, otimizando a fixação final pela enzima ribulose bifosfato carboxilase oxigenase. No entanto, suas vantagens adaptativas diminuem em ambientes sombreados (baixa eficiência quântica) e muito frios (onde a fotorrespiração das plantas  $\text{C}_3$  não é tão importante) (Mooney et al., 1974; Singh et al., 1974; Jones, 1976; Medina 1977; Korner et al., 1988; Cavagnaro, 1988; Crawford, 1989). Este tipo fotossintético é ausente de regiões desérticas,

evidenciando sua incapacidade de sobreviver em condições extremas de seca (Medina, 1977; Mooney, 1986).

O tipo fisiológico CAM, apresenta uma otimização da perda de água envolvida nas trocas gasosas, através da absorção de gás carbônico durante o período noturno, quando é baixa a evapotranspiração potencial. Neste período ocorre uma fixação inicial do carbono, que é liberado e refixado durante o período de iluminação (Ting, 1985; Lawlor, 1987). Estas características conferem uma eficiência máxima à relação entre quantidade de carbono fixado por água perdida (Ting, 1985; Mooney, 1986). Contudo, plantas CAM apresentam taxas de fixação de CO<sub>2</sub> muito baixas quando comparadas com as de outros tipos fotossintéticos (Jones, 1976), o que poderia reduzir suas habilidades competitivas durante condições favoráveis de suprimento hídrico. Além deste comportamento típico, algumas plantas, quando submetidas à estresse intenso apresentam um sistema de reciclagem do carbono fixado no próprio tecido (CAM idling), quando então os estômatos não abrem, nem mesmo durante o período noturno (Ting, 1985; Mooney, 1986).

O tipo fotossintético CAM é o mais bem sucedido em condições de seca extrema, sendo o que alcança maior proporção nos desertos e em outros locais de estresse hídrico intenso, onde estejam ausentes prováveis competidores (Mooney et al., 1974, Mooney, 1986; Ziegler, 1981).

Estratégias de Tolerância:

A tolerância à dessecação se constitui na estratégia de resistência ao estresse hídrico predominante nos vegetais não-vasculares (Singh et al., 1984), onde o único meio ativo de retenção de água ocorre através do aumento da concentração protoplásmica (Levitt, 1980; Medina, 1977), já que barreiras físicas à transpiração e sistemas de absorção eficientes não encontram-se desenvolvidos (Proctor, 1981). Além de algas eucarióticas e briófitas, diversos táxons de plantas vasculares exibem a capacidade de suportar o equilíbrio dos tecidos com o ar de baixa umidade relativa (Hamblen, 1964; Stuart, 1968; Genkel & Pronina, 1969; Gaff, 1971, 1977, 1986; Owoseye & Sanford, 1972; Genkel et al., 1974; Gaff & Ellis, 1974; Meguro et al., 1977; Gaff & Churchill, 1976; Montenegro et al., 1979; Eickmeier, 1979; Bewley, 1979; Bewley & Krochko, 1980; Levitt, 1980). Nas plantas vasculares, contudo, a tolerância à dessecação assume um aspecto distinto daquele encontrado nos vegetais simples (Bewley, 1979), sendo as modificações relacionadas com a desidratação mais pronunciada, principalmente no sistema de membranas e em organelas (Bartley & Hallam 1979; Hallam & Gaff, 1978; Hallam & Luff 1980a, 1980b; Hetherington et al., 1982). Além disso, na maior parte das plantas vasculares, o processo de tolerância à dessecação encontra-se associado a estratégias de evitação durante níveis menos intensos de estresse hídrico (Owoseye &

Sanford, 1972; Meguro et al., 1977).

O processo de dessecação inicia-se num determinado nível de estresse hídrico, sendo geralmente precedido de modificações no protoplasma, relacionadas com a evitação de estresses secundários. Neste período ocorrem principalmente produção de RNAm e proteínas (Thymms et al., 1982), decomposição de reservas energéticas e produção de substâncias "protetoras de membranas" (Bewley, 1979; Kaiser et al., 1985). Adicionalmente, podem ocorrer processos de controle da velocidade de desidratação, conferindo tempo necessário à preparação protoplasmática.

No estado desidratado, toda atividade fisiológica se encontra suspensa (anabiose), ocorrendo geralmente modificações na área foliar, com encolhimentos ordenados segundo as tensões dos tecidos, o que geralmente sugere a presença de processos de restrição da perda de água (Pessin, 1924; Diogo, 1926). Como regra, a atividade fisiológica e a aparência normal são readquiridas gradualmente com a absorção de água. Algumas angiospermas monocotiledôneas apresentam mudanças de cor durante o processo de desidratação, relacionadas à diminuição no conteúdo absoluto de clorofila. Este processo é denominado peciloclorofilia (Hamblen, 1961; Genkel & Pronina, 1968; Hetherington & Smillie, 1982). Assim como as outras características do estado normal, a concentração normal de clorofila é readquirida após a rehidratação.

A estratégia de tolerância à dessecação envolve gastos

energéticos tanto nos processos de preparação para a desidratação quanto na recuperação do estado normal (Genkel et al., 1970; Bewley, 1979; Bewley & Krochko, 1980; Gaff & Ziegler, 1989). Esta característica, reunida à paralisação fisiológica durante o estado dessecado, o que inclui a fotossíntese, e por conseguinte a fixação de carbono (Schwab et al., 1989), tornaria esta adaptação aparentemente desvantajosa em relação à processos que permitem o crescimento contínuo.

No entanto, considerando-se os danos causados por altas temperaturas a tecidos em níveis sub-ótimos de hidratação, presume-se que a tolerância à dessecação seja uma forma de contornar estes prejuízos através da adoção de um estado resistente anabiótico, semelhante à semente (Bewley, 1979; Bewley & Krochko, 1980). Com efeito, observa-se que na pteridófito Notholaena parryi a desidratação leva a uma diminuição da temperatura ótima para absorção de CO<sub>2</sub>, que, não sendo alcançada pelo tecido foliar, levaria a um aumento da fotorrespiração (Nobel, 1978). Além disso, considera-se que o aumento de temperatura decorrente da restrição da transpiração pelo fechamento estomático, também provocaria uma estimulação do processo respiratório (Bewley, 1979). Portanto, a manutenção da atividade fisiológica normal nesta situação poderia levar a um estresse secundário de esgotamento de reservas. Um processo possivelmente eficaz para a evitação deste estresse secundário seria a entrada em anabiose no período crítico. Contudo, eventos

de dessecação e rehidratação muito freqüentes, principalmente com períodos curtos de disponibilidade de água, tenderiam à produzir um balanço de carbono negativo. Alguns autores, à partir do estudo da tolerância à dessecação em briófitas e pteridófitas, acreditam ser esta a razão pela qual plantas com esta estratégia seriam ausentes em desertos extremos e falhariam em ocupar locais muito expostos (Nobel, 1978; Eickmeier, 1979; Alpert & Oechel, 1985). Tais considerações aparentemente não se confirmam nas angiospermas tolerantes à dessecação.

A tolerância à dessecação é mais conhecida em algas de zona inter-marés e briófitas. As informações sobre características ecológicas de angiospermas tolerantes à dessecação como distribuição geográfica, habitats típicos e o acompanhamento do processo em condições naturais, permanecem desconhecidas ou necessitam de complementação.

Plantas tolerantes à dessecação, encontram-se mais freqüentemente em regiões de intenso estresse hídrico seguido de água disponível em abundância (Walter, 1971). Um exemplo da exclusão de angiospermas tolerantes à dessecação em locais extremamente secos seria a sua distribuição no deserto de Namib. Nesta área extremamente seca, tais plantas são encontradas apenas nas maiores altitudes, onde a precipitação é relativamente maior (na forma de orvalho ou chuva), acumulando água em algumas depressões rochosas (Gaff, 1977; Walter, 1971). Em áreas tão distintas como os desertos de Karroo (Africa do Sul) e Sonora

(América do Norte), criptógamas tolerantes à dessecação (Cheilantes, Notholaena, Selaginella) ocorrem apenas em fendas protegidas da radiação e da dessecação rápida (Spalding, 1906; Walter, 1971).

Tabela 1 - Algumas espécies tolerantes à dessecação e seus habitats característicos.

<u>ESPECIE</u>	<u>HABITAT</u>	<u>REFERENCIA</u>
<u>Grimmia laevigata</u>	rupícola-superfície	Alpert e Oechel, 1984
<u>Polypodium polypodioides</u>	epífita	Stuart, 1968
<u>Notholaena parryi</u>	rupícola - fissuras	Nobel, 1978
<u>Selaginella lepidophyla</u>	rupícola-superfície	Eickmeier, 1979
<u>Myrothamnus flabelifolia</u>	rupícola - fissuras	Walter, 1972
<u>Satureja gilliesii</u>	rupícola - fissuras	Montenegro et al., 1978
<u>Trilepis pilosa</u>	rupícola-superfície	Hambler, 1964
<u>Borya nitida</u>	rupícola-superfície	G a f f e Churchill, 1976
<u>Xerophyta schitzleinia</u>	rupícola-superfície	Owoseye e Sanford, 1972
<u>Xerophyta plicata</u>	rupícola-superfície	Meguro et al, 1977

A maior parte das plantas tolerantes à dessecação conhecidas ocorrem em substrato rochoso (Tabela 1), instaladas em solo raso sobre a rocha, em fissuras e sob pedras deslocadas (Gaff, 1971, 1977, 1986; Gaff & Ellis, 1974; Gaff & Latz, 1978). Gaff (1977), atribuiu o sucesso desta estratégia ao intenso estresse hídrico verificado na superfície rochosa pela ausência de solo. A ocorrência nestes locais é, contudo, imprevista por Bewley & Krochko (1980), talvez por terem estes autores utilizado como base para a interpretação da tolerância à dessecação, características fisiológicas conhecidas em pteridófitas.

#### Características fisiológicas de adaptação ao estresse hídrico da vegetação associada com habitats rupestres:

A capacidade de colonização do substrato rochoso é freqüentemente relacionada com adaptações peculiares das espécies "pioneiras".

As estratégias fisiológicas de resistência à seca encontradas na vegetação rupícola variam quanto à capacidade de retenção de água do substrato onde as plantas se encontram. Comunidades separadas geograficamente podem apresentar diferentes estratégias, ocupando habitats com intensidades de estresse semelhantes. Isto dá-se provavelmente, porque outros fatores além do estresse hídrico estão envolvidos no valor adaptativo das estratégias de resistência à seca.

Na vegetação granítica Nigeriana, as ilhas de solo se

iniciam com a instalação da angiosperma T.pilosa. Esta espécie apresenta tolerância à dessecação, acompanhada da capacidade de perda e recuperação da clorofila (peciloclorofilia) (Hamblen, 1961). Esta adaptação, ao conferir uma extrema resistência à seca completa do substrato, tornaria possível a capacidade de instalação e desenvolvimento nas condições limitantes da superfície rochosa, o que possibilitaria uma colonização bem sucedida, dando início ao processo sucessional (Tabela 2).

Gaff (1977) observou que, nas litoseres africanas, as plantas pioneiras e as que se seguem imediatamente à sua instalação apresentam tolerância à dessecação. O mesmo se dá nas áreas rochosas do sudoeste australiano, onde a pioneira é a

Tabela 2 - Pioneiras das litoseres citadas e características provavelmente relacionadas com este hábito. (1-Hamblen, 1964; 2,3-Gaff, 1977; 4-McVaugh, 1943; 5-Oliveira et al., 1975; 6-Gaff & Churchill, 1976).

LOCAL	PIONEIRA	CARACTERISTICA FISIOLÓGICA
Nigeria(1)	<u>Trilepis pilosa</u>	Toler. dessecação.
Namíbia(2)	<u>Chamaegigas intrepidus</u>	Toler. dessecação.
Zimbábue(3)	<u>Craterostigma monroi</u>	Toler. dessecação.
E.U.A.(4)	<u>Diamorpha cymosa</u>	Evitadora provav. CAM
Brasil(5)	<u>Doryopteris</u> sp.?	? higroscópica
Austrália(6)	<u>Borya nitida</u>	Toler. dessecação.

liliácea Borya nitida, que apresenta tolerância à dessecação e peciloclorofilia (Gaff & Churchill, 1976).

Na vegetação granítica norte-americana, a espécie considerada "pioneira" é a angiosperma suculenta D. cymosa, que apresenta extrema resistência a variações do conteúdo de água do substrato, suportando inundações e dessecação. A resistência à seca do substrato se dá, neste caso, através de estratégias de preservação de água, acompanhadas provavelmente de CAM, típico da família Crassulaceae. Além da capacidade de sobreviver à seca através de processos de evitação típicos, esta espécie possui estratégia do tipo "fugitivo", senescendo e atravessando o período de déficit de chuvas na forma de sementes. Estas características determinariam sua capacidade de sobreviver nos estágios serais iniciais, onde são inexistentes competidores e sombreamento (Wiggs, 1962).

Observações efetuadas por Oliveira et al. (1975) indicam que a ocupação dos primeiros estágios da sucessão sobre rochas do litoral fluminense é efetuada por Doryopteris sp., que apresenta o comportamento "higroscópico", subentendendo a posse, por esta espécie, de alguma característica especial de resposta ao conteúdo de umidade do ambiente, provavelmente a tolerância à dessecação.

#### Formas de vida na vegetação rupícola

Uma comunidade pode ser caracterizada pela proporção de "soluções" estruturais encontradas entre as espécies que a

constituem, produzidas por pressões seletivas específicas do ambiente físico e das interações bióticas. Estas "soluções" tanto se referem à forma quanto a qualquer outra característica que possua um significado adaptativo na utilização dos recursos (Raven, 1986).

Conjuntos de caracteres relacionados a algum fator limitante do ambiente podem ser agrupados, formando "escalas de forma de vida". Raunkiaer (1934 apud Crawley, 1986), classificou as formas de vida levando em conta caracteres que supunha serem relacionados com adaptações ao estresse hídrico e de congelamento. Nesta classificação foi considerada a posição das gemas de brotamento em relação ao solo. A escala de Raunkiaer fornece os princípios para a classificação "ecológica" das comunidades, podendo ser aperfeiçoada na aplicação a comunidades distintas, considerando-se outros fatores limitantes e outras características adaptativas.

Nas comunidades rupícolas conhecidas, constituídas por plantas agrupadas em ilhas de solo, a proporção entre as formas de vida varia segundo a área da ilha e a profundidade do solo, passando de pequenas ilhas ocupadas apenas por caméfitas a unidades de tamanho intermediário, exploradas por terófitas e hemicriptófitas, sendo as unidades maiores as únicas onde se encontram fanerófitas (Oosting & Anderson, 1939; Hambler, 1964; Burbank & Platt; 1964).

Objetivos:

A partir de observações superficiais da vegetação rupícola do litoral do Estado do Rio de Janeiro, levando-se em conta as características de tipos semelhantes encontrados em outros locais e algumas observações prévias desta mesma vegetação, foi sintetizada a seguinte hipótese a ser corroborada:

- As espécies da vegetação rupícola devem apresentar características de adaptação à extrema carência de água discerníveis, que se relacionam com os padrões de agrupamento aparentes em sua fisionomia. Estas características estão intimamente associadas ao tipo de substrato, assemelhando-se, portanto, a outros tipos de vegetação relacionados com as condições comuns ao substrato pétreo.

Os objetivos deste trabalho, relacionados a esta hipótese podem ser definidos nas seguintes questões:

- Quais as características de composição de espécies e organização da comunidade rupícola observada no litoral do Estado do Rio de Janeiro ?
- Como as espécies se organizam na comunidade de ilhas de solo ? Quais as prováveis causas desta organização ?
- Que estratégias estão envolvidas na ocupação deste ambiente diante da capacidade restrita de preservação de água pelo substrato ? Como elas se relacionam com a distribuição das espécies nos diferentes substratos ?
- De que forma esta vegetação se assemelha nos aspectos florísticos e estruturais à outras comunidades vegetais de substrato rochoso localizadas no Brasil e em outros países ?

## MATERIAIS E MÉTODOS

### Áreas de Trabalho

O trabalho foi realizado em áreas de afloramentos rochosos, próximas do litoral e no interior do Estado do Rio de Janeiro (figuras 6 e 7). A escolha das áreas foi feita levando-se em conta a facilidade de acesso à vegetação da rocha, sendo selecionadas aquelas que permitiam alcançar a vegetação e possibilitasse a coleta de espécimes e medições. Considerou-se que, em geral, rochas com menos de 70 graus de inclinação forneciam condições apropriadas, durante tempo seco. Foram observadas, contudo, as áreas de inclinação superior, adjacentes às escolhidas com o objetivo de detectar as espécies presentes. A partir destes parâmetros, foram selecionadas 7 áreas de trabalho, identificadas na tabela 3:

Tabela 3 - Áreas escolhidas para levantamento de espécies e análises da comunidade.

NOME	CODIGO	LOCALIZAÇÃO
Pedra do Itanhangá	[BA]	Rio de Janeiro - RJ
Pedra da Urca	[UR]	Rio de Janeiro - RJ
Pedra de Itacoatiara	[IT]	Niterói - RJ
Pedra do Imbuí	[IM]	Niterói - RJ
Reserva Biol. Araras	[AR]	Araras - RJ
Pedra Dubois	[MA]	Madalena - RJ
Ilha de Santana	[SA]	Macaé - RJ

Tabela 4 - Areas de acesso difícil, utilizadas apenas para observação geral da flora e levantamento.

Area	Código	Localização
Pedra da Itaúna [IU]		Barra da Itaúna - RJ
Pedra da Panela [PA]		Jacarepaguá - RJ
Pedra do Andaraí[GR]		Grajaú - RJ
Monte Agá [PI]		Piúma - ES

Além das áreas selecionadas quanto à possibilidade de acesso para medições, foram escolhidas 4 áreas de difícil alcance, nas quais a flora foi examinada apenas quanto à composição (tabela 4).

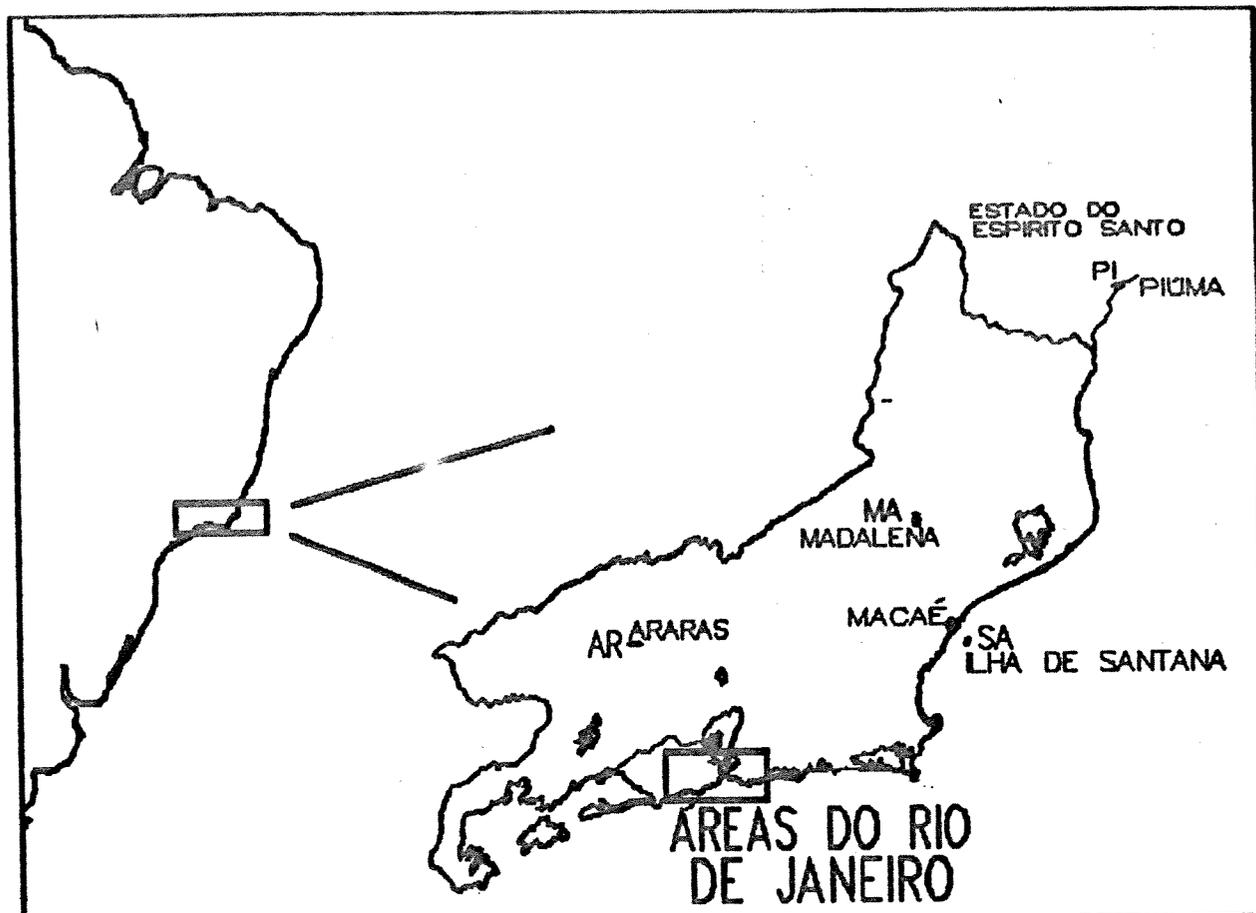


Figura 6 - Localização das áreas utilizadas.

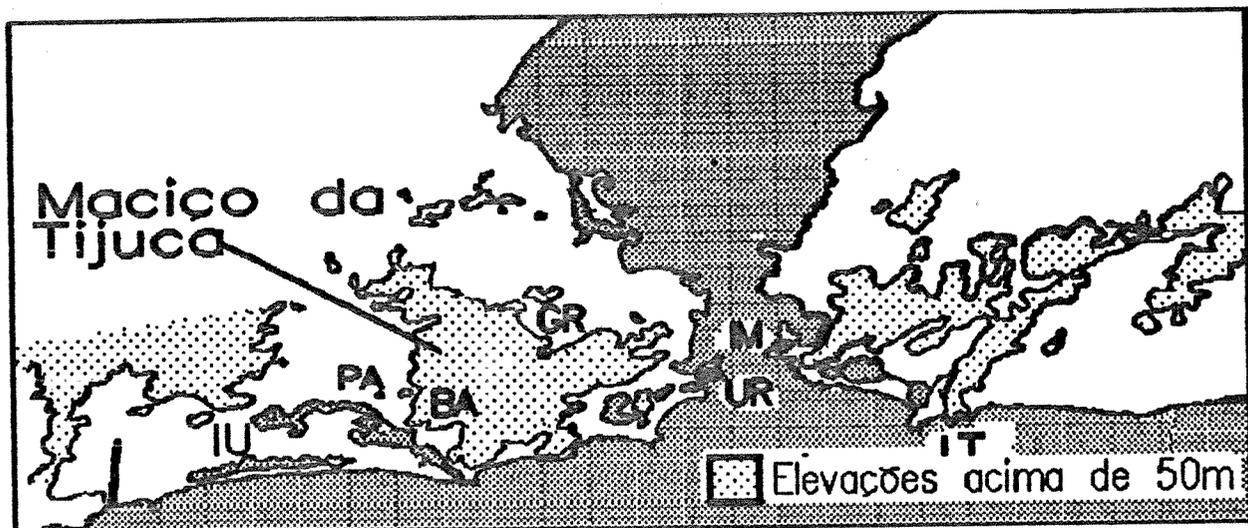


Figura 7 - Localização das áreas situadas nas cidades de Rio de Janeiro e Niterói. Escala 1:400000.

Localização e descrição das áreas:Características do substrato:

A caracterização do substrato das áreas situadas no Rio de Janeiro corresponde à apresentada por Lamego (1948). Assim, predomina o gnaisse lenticular em todas áreas utilizadas. Algumas formações (IU, PA) são também descritas como constituídas por granito (Segadas-Vianna, 1972).

Características do clima :

As áreas situadas na cidade do Rio de Janeiro e Niterói (BA, IU, IT, IM, PA, LA, UR, GR), localizadas em altitudes inferiores a 200m, foram consideradas dentro do mesmo tipo climático, definido como tropical quente-superúmido ou Af de Köppen (Nimer, 1979). A pluviosidade anual se situa entre 1250 e 1500 mm, não apresentando seca ou com um período de subseca no inverno. A temperatura média anual é de 24°C sendo a máxima absoluta de 38° e a mínima absoluta próxima a 8°C (Nimer, 1979).

Ilha de Santana (SA), localizada à noroeste da cidade do Rio de Janeiro, próxima ao litoral de Macaé, apresenta o clima caracterizado como tropical quente úmido, com 1 a 2 meses secos por ano, sendo a pluviosidade anual de 1000 a 1250 mm. A temperatura média anual é próxima a 24°C, com máxima absoluta de 40°C e mínima absoluta de 8°C (Nimer, 1979).

Nas regiões situadas acima de 500 m (AR, MA), o clima é considerado como Cf de Köppen, ou tropical subquente superúmido, sem seca (AR) ou com subseca (MA) sendo o período de menor

pluviosidade no inverno. A precipitação anual se aproxima de 2250mm em Araras (AR) e 1250 em Madalena (MA). A temperatura mínima e máxima absoluta são, respectivamente, 4°C e 36°C, sendo a média anual em torno de 22°C (MA).

A área situada no litoral do Estado de Espírito Santo (PI), apresenta clima tropical quente-úmido com até 3 meses secos. A temperatura média anual é de 24°C com máxima e mínima absolutas, respectivamente, 40 e 8°C. A pluviosidade situa-se entre 1250 e 1500 mm anuais.

Pedra do Itanhangá (Barra da Tijuca - RJ) :( lat.=-22°59'46; long.=43°19'00'' )

Encosta beirando a lagoa de Jacarepaguá (figura 8), separada desta por uma estrada. Eleva-se a altura de 50 metros, apresentando orientação geral sul sudeste com inclinação entre 30 e 90°. A vegetação sobre a rocha consiste em ilhas de solo e comunidade de Vriesea geniculata (Wawra) Wawra. A área de rocha exposta é delimitada por floresta de encosta e cobertura de Panicum maximum Jacq., este último envolvendo a maior parte da área de estudo. As perturbações mais freqüentes são as queimadas durante o inverno e o verão, além da coleta de plantas durante seu período de floração.

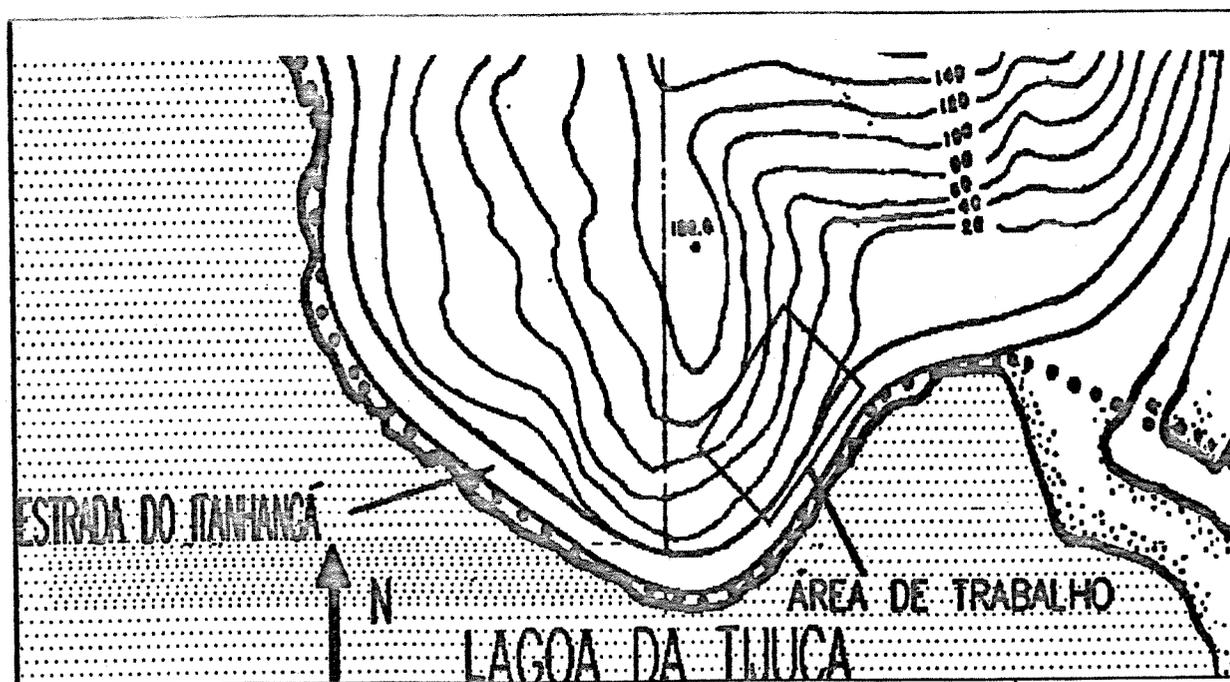


Figura 8 - Área de Pedra do Itanhangá - Barra da Tijuca (RJ).  
Curvas de nível- 20 metros por divisão.

Pedra da Urca (Praia Vermelha - RJ):

( lat.  $-22^{\circ}57'13''$ ; long.  $43^{\circ}59'39''$  )

Encosta a beira-mar (figura 9), constituída de gnaisse lenticular (segundo Lamêgo, 1948), com inclinação geral de  $60^{\circ}$  chegando a

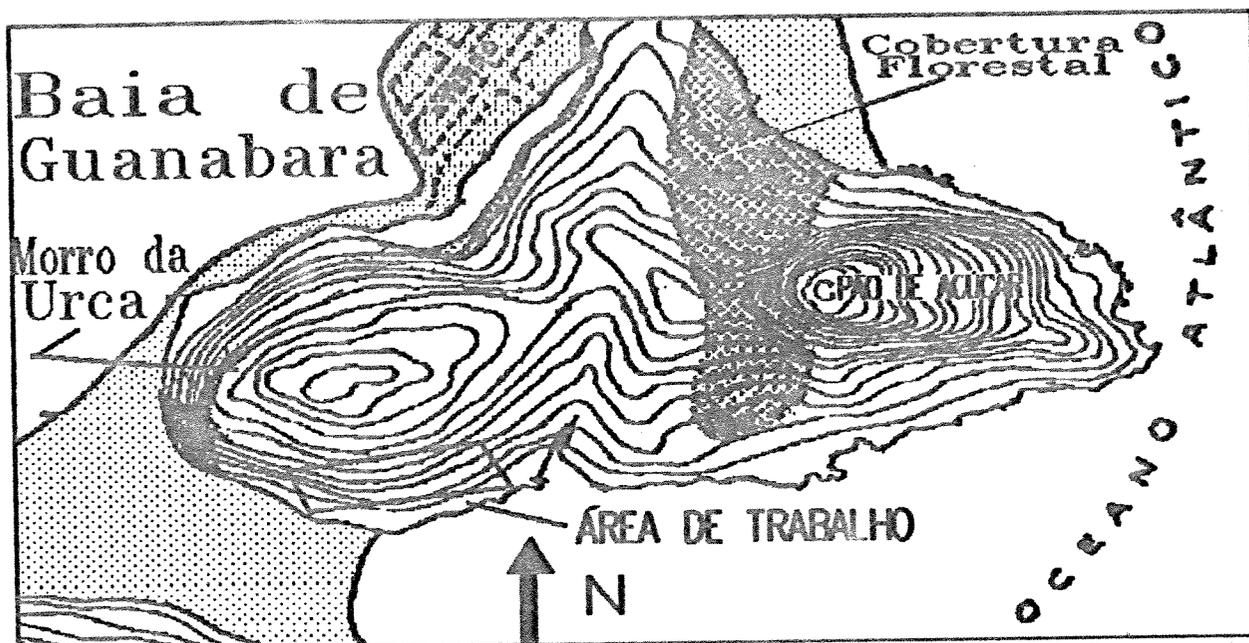


Figura 9 - Área de trabalho do morro da Urca (RJ). Curvas de nível - 20 metros por divisão.

$90^{\circ}$ . A área amostrada situa-se na altitude de 50 a 100 m aproximadamente. A vegetação se distribui em ilhas de solo, de tamanho variado que chegam a formar pequenas "ilhas de floresta" compostas de árvores e arbustos. Apresenta um grande número de plantas instaladas sobre a rocha nua, o que se constitui na única forma de instalação nas maiores inclinações. A vegetação rupícola é delimitada pela floresta de encosta. As fontes de perturbação mais freqüentes são o pisoteio e a coleta de espécimes, ocorrendo queimadas periódicas em alguns pontos

Metodologia:

Pedra de Itacoatiara (Itacoatiara - Niterói - RJ):

(lat. -22°58'33''; long. 43°01'31'')

Morro de gnaiss lenticular com afloramentos de granito e diabásio, apresentando desde regiões planas no topo até vertentes de 90° (figura 10). A vegetação é constituída quase somente de "ilhas de solo" e agrupamentos instalados diretamente sobre a rocha. Apresenta uma ilha florestal de cume à aproximadamente 220m de altitude. Apresenta a maior área disponível para medições, pela freqüência de pontos planos e baixas inclinações em geral. As fontes de perturbação constituem-se no pisoteio e coleta de espécimes. É freqüentemente atingida pelo fogo, sem

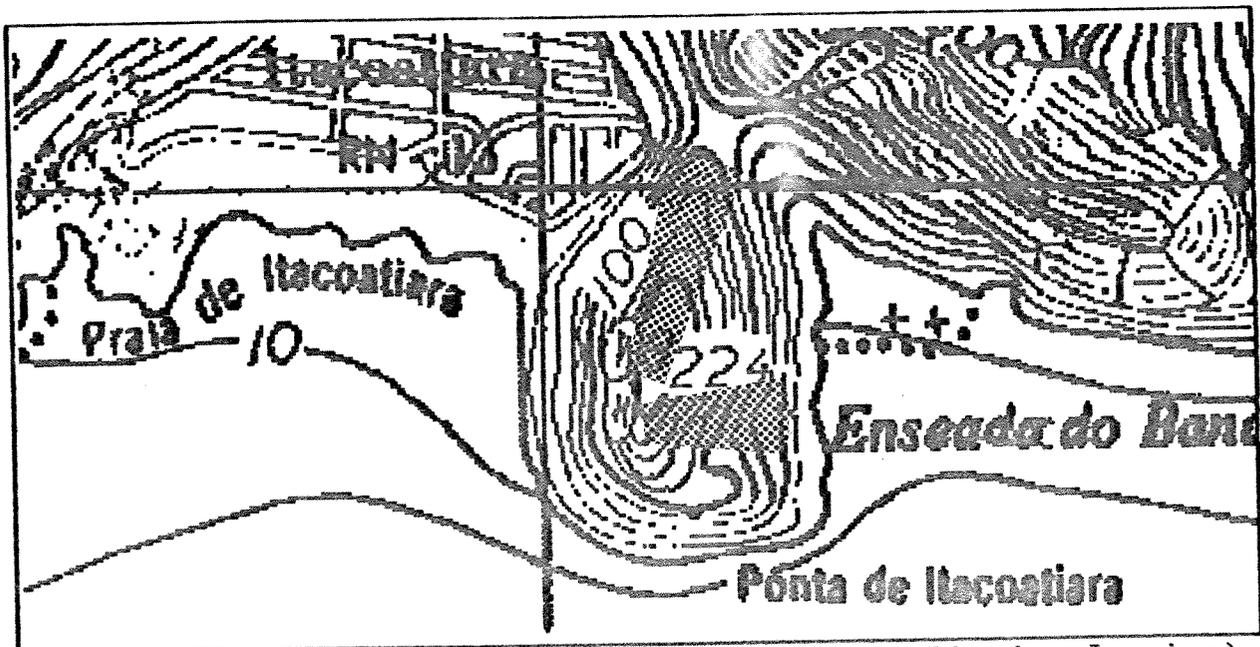


Figura 10 - Pedra de Itacoatiara (Estado do Rio de Janeiro).  
Curvas de nível - 20 metros por divisão.

apresentar grandes áreas danificadas. A vegetação rupícola é limitada pela floresta de encosta e a linha da maré.

Fortaleza do morro do Pico - Imbuí (Niterói - RJ):  
(lat. -22°56'03''; long. 43°07'13'')

Area semelhante à Pedra da Urca quanto à constituição da rocha e proximidade do mar. A parte explorada localiza-se no topo do morro junto ao forte do Rio Branco, onde ocorrem inclinações em torno de 30° dirigidas predominantemente à noroeste. A vegetação apresenta-se em ilhas de solo. A área de rocha exposta examinada é definida pelos bordos de uma floresta de encosta e vertentes de mais de 90° de inclinação. Não foram notados sinais de perturbação freqüente.

Reserva biológica de Araras (Araras - RJ):

(lat. -22°25'51''; long. 43°14'41'')

Area situada a aproximadamente 1000 metros acima do nível do mar, integrada à Serra dos Orgãos. Apresenta inclinações em torno de 50° na direção norte-nordeste. Neste local são freqüentes muitas rochas soltas e canais de rolamento ou "calhas" por onde a água da chuva é drenada com maior freqüência e intensidade, permanecendo o escoamento algum tempo após a precipitação. A vegetação é constituída de "ilhas de solo" e de áreas contínuas, distribuídas em faixas paralelas à inclinação. A fonte de perturbação predominate é o fogo, cujas conseqüências são aparentes em diversos trechos.

Pedra Dubois (Madalena - RJ):(lat. -21°56'49''; long. 42°01'24'')

Area localizada a 100 km do litoral, a nordeste da cidade do Rio de Janeiro. Situa-se a aproximadamente 980 e 1000 metros acima do nível do mar, num maciço integrado a serra litorânea. Constitui-se num "pão-de-açúcar" granítico-gnáissico, sendo a área examinada localizada num declive de aproximadamente 45° dirigido a noroeste. A vegetação apresenta uma fisionomia semelhante à observada na área de Araras, com canais de rolamento de água de chuva separando faixas de vegetação composta de "ilhas" e áreas contínuas de solo raso, sendo limitada por florestas residuais e pastagens abandonadas. A perturbação mais evidente é o fogo, que ao ser ateado às pastagens, atinge a vegetação rupestre.

Pedra da Itaúna (Restinga da Itaúna - RJ):(lat. -22°58'33''; long. 43°01'31'')

Esta formação constitui-se num "Mendip" (Segadas-Vianna, 1972), isto é, uma ilha oceânica captada pelo cordão da restinga e incluída no continente. Consiste num pequeno "pão-de-açúcar" de granito (Segadas, 1972) com aproximadamente 50 metros de altitude. Apresenta inclinações elevadas na maior parte de seus limites, sendo a vegetação encontrada extremamente alterada pelo fogo. Os pontos de solo mais profundo aparecem ocupados por Panicum maximum Jacq.. Seus limites dão-se com áreas alagáveis e



Figura 11 - Mapa da área de Ilha de Santana indicando aproximadamente os pontos de amostragem das ilhas de solo e observação da flora rupícola. Curvas de nível - 20 metros por divisão.

uma floresta de restinga remanescente. A vegetação distribuiu-se em ilhas, formadas em sua maior parte pelo material acumulado junto a plantas de *Vriesea geniculata*, freqüentes nas maiores inclinações.

Ilha de Santana (Litoral de Macaé - RJ):

(lat. -22°25'; long. 41°42')

Ilha oceânica distando aproximadamente 10 km do litoral da cidade de Macaé (figura 11). As áreas examinadas estão localizadas no interior da ilha e próximo à rebentação, respectivamente a 100 e 3 metros de altitude, com inclinações em torno de 30° dirigidas a leste. As áreas de rocha exposta examinadas ocorrem em

"clareiras" em meio à mata e próximas à rebentação, predominantemente arbustiva. A vegetação rupícola apresenta-se em áreas contínuas de solo raso, raramente distribuída em ilhas de solo sobre a rocha. Os sinais de perturbação são raros, sendo os mais evidentes relacionados a fogo e coleta de espécimes.

Pedra da Panela (Restinga de Jacarepaguá - RJ - RJ):

(lat. -22°58'; long.43°20'32'')

Mendip semelhante ao anterior, sendo que a vegetação observada aparecia instalada diretamente sobre as rochas das vertentes. O topo, largo e plano, apresenta a característica "ilha florestal de cume". A área foi apenas percorrida, sendo coletado material na vertente sudeste. Esta formação é delimitada pela Lagoa de Jacarepaguá e pastagens. A região que se podia alcançar apresentava-se extremamente afetada pelo fogo.

Pedra do Andaraí (Grajaú - RJ):

(lat.-22°55'31''; long.43°16'14'')

Formação do tipo "pão-de-açúcar" localizada na zona norte da cidade do Rio de Janeiro, situado entre a área urbanizada do bairro do Grajaú e os limites do Parque Nacional da Floresta da Tijuca. Consiste em declives rochosos com inclinação média maior que 60°, apresentando vegetação organizada em ilhas de solo nas menores inclinações e plantas instaladas diretamente sobre a rocha nos "paredões" verticais. A área observada apresenta uma inclinação dirigida a nordeste, sendo a rocha freqüentemente

recortada por fendas, onde se estabelecem arbustos e plantas invasoras. A área é freqüentemente alterada por incêndios, com grande parte da vegetação original substituída por Panicum maximum, que se constitui também na única cobertura vegetal que delimita a flora rupícola.

Monte Agá (Piúma - ES):

(lat. -20°50'00''; long. 40°43'06'')

Morro litorâneo com uma inclinação média de 45°. A área observada apresenta uma inclinação direcionada predominante a sul, sendo a vegetação organizada em "ilhas" aparentemente coalescidas, formando áreas contínuas de solo raso limitadas por canais de rolamento de água de chuva. Encontra-se delimitada por pastagens na maior parte de sua extensão. Apresenta sinais de perturbação por fogo, evidentes por trechos cobertos de Melinis minutiflora P. Browne.

Levantamento florístico:

Para determinar a composição da flora vascular das áreas indicadas, foram feitas inicialmente visitas com o objetivo de recolher material para identificação. Tentou-se coletar amostras de todas as plantas que ocorriam nos pontos que podiam ser alcançados. As amostras foram herborizadas e entregues a especialistas para identificação.

A composição da flora de áreas de acesso muito difícil, tais como paredes verticais, foi estimada através da coleta de indivíduos que se desprendiam da rocha, caindo sobre a base. Como complementação, estas áreas foram observadas através de binóculos, identificando-se assim espécies já encontradas em outras áreas e discernindo aquelas que não tivessem sido coletadas de alguma forma.

Análise da similaridade entre as áreas:

Após o levantamento, os dados obtidos para cada área foram comparados quanto ao grau de similaridade, utilizando-se uma matriz de presença e ausência de espécies na qual a presença era representada pelo número 1 (um) e a ausência pelo 0 (zero). Considerando-se cada área uma unidade taxonômica operacional (OTU), a comparação foi feita utilizando-se o coeficiente de Morisita (modificado por Horn). Este coeficiente compara os pares de OTUs levando em conta, inclusive, ausências mútuas. A partir dos dados de similaridade foi construído um dendrograma através

de uma análise de agrupamento adotando-se a média não ponderada, tendo sido escolhido este método por ser considerado o mais parcimonioso.

### Estrutura da Comunidade Insular:

Após o levantamento preliminar através da coleta arbitrária de espécimes, procedeu-se a um levantamento sistemático dos agrupamentos naturais, que consistiam em grupos de plantas instalados sobre a rocha em "ilhas de vegetação". Foram determinadas as espécies presentes e a área de cobertura dos agrupamentos. Foram escolhidas unidades cujos limites com a rocha-base podiam ser distinguidos, isto é, podiam ser contornados e sua "borda" claramente definida. Na maior parte das vezes tentou-se amostrar toda a área disponível da rocha que podia ser alcançada. Assim, a área total amostrada dependia da área de rocha que podia ser alcançada adequadamente, o que variou entre os locais escolhidos.

Foram observadas também as espécies que ocorriam fora de "ilhas de vegetação", ou seja, sobre a rocha e em fendas.

A área das "ilhas" foi determinada através de dois diâmetros perpendiculares, um tomado ao maior comprimento da unidade (  $d_1$  ) e o outro, passando pelo centro deste (  $d_2$  ). A área da unidade foi estimada considerando-se o seu formato geral como o de uma elipsóide ( fig. 12 ), sendo então a área (A) obtida através da fórmula :  $\text{área (dm}^2\text{)} = d_1/2 \times d_2/2 \times \pi \text{ (Pi)}$  ( fórmula 1 )

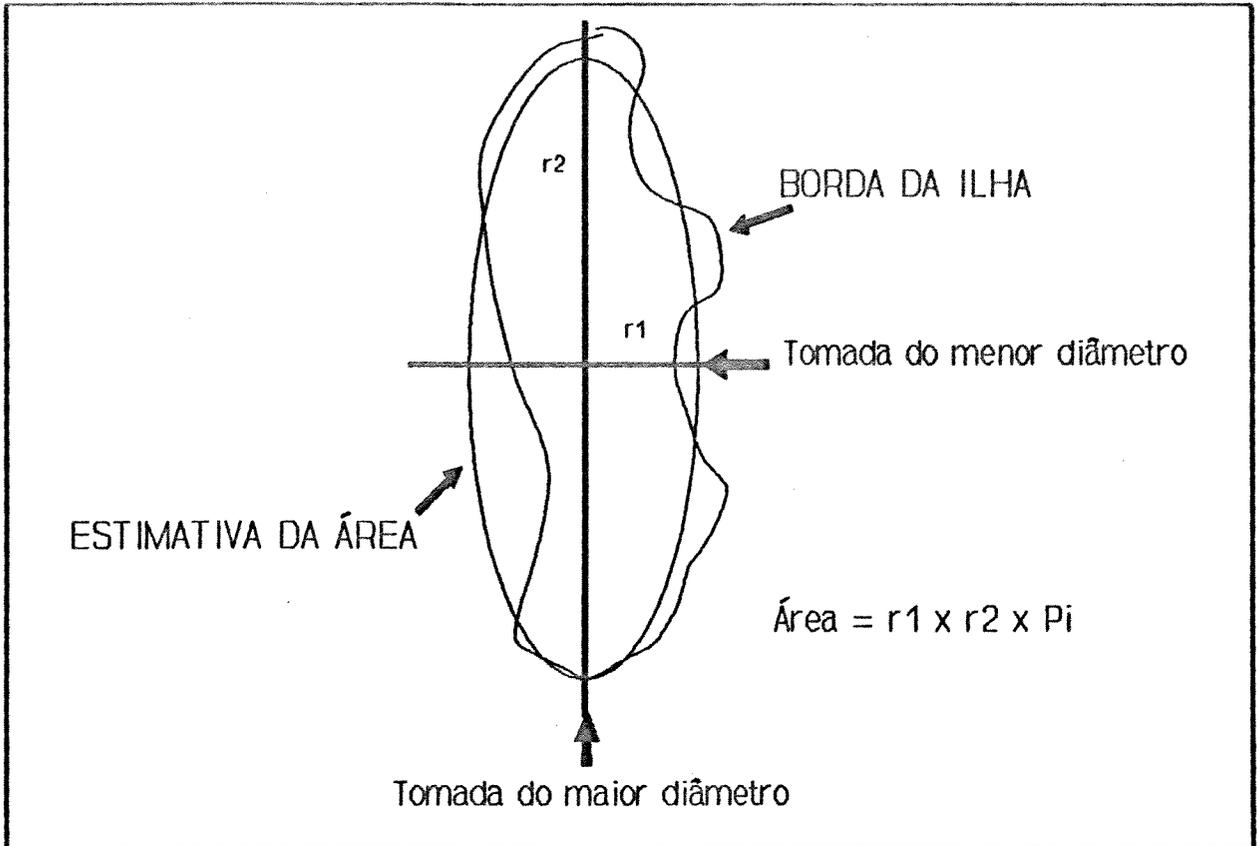


Figura 12 - Método de medida das ilhas de solo sobre a rocha (d1 - diâmetro transversal; d2 - diâmetro longitudinal).

Foram consideradas como menores unidades amostráveis, ilhas maiores que 1 decímetro no eixo maior. Foram amostradas unidades até um tamanho máximo estabelecido em torno de 200 decímetros no maior comprimento.

Ao serem tomadas medidas da área da unidade, eram verificadas as espécies componentes do agrupamento, considerando-se para isto indivíduos jovens e adultos.

As comunidades de plantas de grandes inclinações foram apenas observadas quanto à composição de espécies. Da mesma forma foram tratadas as áreas com menos de 30 unidades de "ilhas de

solo", que podiam ser medidas.

As amostras de espécies encontradas em "ilhas" sobre a rocha foram consideradas suficientes quando apresentavam uma curva cumulativa de número de espécies por área amostrada adequadamente estabilizada (Pielou, 1977). Isto foi observado à partir da regressão linear entre o número de espécies encontradas e o logaritmo da área amostrada. Um grau de correlação alto ( $R^2 \geq 0.5$  com  $p \leq 0.05$ ) indicava uma amostragem suficiente. Na maior parte das áreas isto foi alcançado com menos de 40 unidades.

#### Análise da Distribuição das Espécies em Ilhas de Solo.

Com o objetivo de estabelecer relações entre a ocorrência das espécies e a qualidade do substrato, foram efetuados agrupamentos das medidas de área em intervalos de classe (Sokal & Rolf, 1979). O intervalo utilizado foi determinado através do melhor ajuste da relação curvilínea entre a área insular e o número de espécies, observado através da regressão linear. O melhor ajuste foi obtido pela transformação da área insular (em  $dm^2$ ) no seu logaritmo neperiano. Foi considerado, portanto, um intervalo logarítmico, sendo a classe obtida através do inteiro do logaritmo neperiano somado a 1, (Fórmula 2). Desta forma, foram distinguidas 11 "classes de tamanho", utilizadas em sua totalidade ou em parte, segundo a necessidade de operar-se com um número mínimo de amostras em cada classe. Considerando-se as diferenças no número de amostras, principalmente nas classes

extremas, 8 agrupamentos foram considerados suficientes e utilizados na maior parte das análises.

Classe = inteiro de (  $\ln(A) + 1*$  ) (fórmula 2)

(A = área )

\* - A presença de números negativos entre os logaritmos calculados tornou necessária a adição da unidade.

#### Características de distribuição das espécies.

Partindo do agrupamento em classes de tamanho foi verificada a proporção do total de ocorrências com que cada espécie ocorria em uma dada classe (Prop(ec)%).

- 1) Dividiu-se o número de ocorrências da espécie (Noec) numa dada classe pelo número de amostras desta classe (Nac).

- 2) Para cada espécie foi executada uma somatória dos valores obtidos nas diferentes classes (n = número de classes).

$$\sum_{i=1}^{i=n} ((Noec)/(Nac))$$

- 3) O valor obtido em (1) em cada classe foi dividido pelo valor da somatória e expresso em porcentagem.

$$Prop(ec)\% = \left\{ \frac{[(Noec)/(Nac)]}{\sum_{i=1}^{i=n} [(Noec)/(Nac)]} \right\} \times 100$$

Frequência Relativa :

Foram consideradas duas medidas relacionadas à frequência relativa nas classes de tamanho de ilha, sendo utilizadas apenas espécies ou grupos de espécies com mais de 10 ocorrências em todas as amostras.

- Frequência relativa nas classes de tamanho de ilha (FRec%) - Razão entre a frequência absoluta de uma dada espécie em todas as amostras pertencentes a uma classe de tamanho de ilha (Fec) e a frequência total das espécies encontradas nesta classe (Ftc) ou seja:

$$FRec\% = (Fec / Ftc) \times 100.$$

- Índice de predominância relativa (Idre) - Considerado a partir da maior frequência relativa nas classes de tamanho de ilha, obtendo-se a razão entre o grau de dominância de uma espécie numa dada classe (Dec) e o grau máximo desta mesma espécie observado entre todas as classes (Decmax). Foi utilizado para comparação entre espécies e grupos de espécies

$$Idre = ( FRec / FRecmax )$$

Cálculos de Riqueza Diversidade e Equabilidade:

A partir do levantamento dos componentes das ilhas de solo, considerando-se o número de amostras em que ocorriam, foram calculados índices de riqueza de espécies, diversidade e equabilidade. Os índices aplicados foram os seguintes (todos apud Magurran, 1988, Ludwig & Reynolds, 1988) :

Riqueza : Margalef (1958); Menhinick (1964).

Diversidade : Simpson (1949); Shannon e Weaver (1949); Hill(1) (1973); Hill(2) (1973); Brillouin (Pielou 1969).

Equabilidade : J de Pielou (1977); Sheldon (1969); Heip (1974); Hill (1973); Hill (seg. Alatalo, 1981).

Testes de Associação Interspecífica:

Para análise de agrupamentos entre espécies observados em algumas comunidades foi empregado o método da tabela de contingência 2X2 (Kershaw & Looney, 1985), a partir de dados de presença e ausência em unidades naturais (ilhas de solo ou agrupamentos naturais). Foi utilizado como medida de associação o índice de Ochiai(1957 apud Ludwig & Reynolds, 1988).

Levantamento das Características AdaptativasFenologia

As observações realizadas consistiram no acompanhamento do estado fenológico das populações, levando-se em conta os estádios de floração (ou estágio fértil em criptógamas ), estádios de dormência (em geófitas e hemicriptófitas ) e queda de folhas. Tais observações foram consideradas para cada espécie. Foi considerado que o estado fenológico apresentado por uma espécie era aquele que se verificava em mais de uma área (quando a espécie ocorria em pelo menos duas áreas ).

O estado de hidratação e mudanças na cor da folha nas plantas revivescentes eram considerados estados "fenológicos" em relação às observações de tolerância à dessecação, sendo analisados separadamente dos outros.

Formas de Vida

Com o objetivo de agrupar características complexas encontradas na vegetação e observar suas relações com os padrões de organização, foi utilizada uma classificação de formas de crescimento vegetativo, baseada em modelos gerais encontrados em outras floras.

Para a designação dos "hábitos", a abordagem foi tomada da classificação proposta por Raunkiaer (1934 apud Crawley, 1986), revista por Ellenberg & Mueller-Dombois (1967).

Algumas classes adicionais são sugeridas a partir de observações da arquitetura geral da planta e do comportamento da estrutura foliar, considerando particularidades do habitat rupestre, como ausência e/ou pouca profundidade do solo e prováveis respostas às fontes de estresse mais comuns nestes locais. Assim, o critério predominante foi o agrupamento de características que apresentariam efeitos distintos quanto à exposição à fonte de estresse. Sob estas considerações, são consideradas as seguintes "formas-de-vida" adicionais :

Epilíticas - Classe de plantas instaladas diretamente sobre a superfície rochosa através de raízes fixadoras.

Atmosféricas - Subclasse de plantas capazes de absorção da água atmosférica através de estruturas especializadas em sua

superfície ( tricomas, velame, etc....)mantendo uma independência relativa do solo, utilizando o substrato como ponto de fixação, incluem-se aí a maior parte das epífitas.

Higroscópicas- subclasse criada em substituição à de pecilohídricas, sendo o termo original considerado inapropriado já que pressupõe um conhecimento do balanço hídrico da planta. Pertencem a esta subclasse plantas que apresentam sinais de dessecação evidenciáveis através de enrolamento de folhas acompanhado ou não de perda de clorofila, obrigatoriamente seguidos da recuperação da aparência normal quando a disponibilidade de água no ambiente atinge graus habituais. Geralmente apenas criptógamas apresentam este comportamento.

Semi-higroscópicas- subclasse de formas de vida, na qual as plantas apresentam respostas do tipo higroscópico apenas em condições extremas de seca, evidenciadas através de enrolamento das folhas com ou sem descoloração, sendo a forma original e a cor readquiridas após recuperação do conteúdo de água do substrato. Esta subclasse corresponde apenas à fanerógamas tolerantes à dessecação (p.ex. Xerophyta plicata Spreng.).

Tanque - Subclasse de plantas cuja forma adulta apresenta reserva de água não tecidual, geralmente rosetas cujas bainhas foliares são capazes de acumular água de chuva.

---

Para representação da frequência de formas de vida nas ilhas de solo, plantas que pertenciam a mesma classe foram agrupadas e frequência calculada a partir do total de ocorrências nas classes de tamanho, da mesma forma que a distribuição das ocorrências de cada espécie ou grupos de espécies com alguma característica em comum.

Características fisiológicas de adaptação ao estresse hídrico.Métodos GeraisDeterminação de níveis de hidratação do solo

Conteúdo de água - Amostras de solo coletadas em campo foram acondicionadas em vidros herméticos, sendo em seguida levadas ao laboratório, pesadas e mantidas em estufa a 70° durante pelo menos 24 horas, sendo então feita a última pesagem. A proporção de água (CA%) com base no peso fresco, foi determinada relacionando-se o peso inicial (Pi) ao peso final dessecado (Ps) através da fórmula:

$$CA = \left| \frac{Pi - Ps}{Pi} \right| \times 100 \quad (\text{fórmula 3})$$

Conteúdo de água de ilhas de solo - Devido à pequena quantidade de solo de onde se poderiam tomar amostras repetidas, unidades constituídas de solo e planta extraídas da rocha, tiveram seu conteúdo de água estimado indiretamente.

A estimativa do peso dessecado (Cm) foi obtida pelo equilíbrio contínuo da unidade com o ar até obtenção de peso constante. O peso no estado de máxima hidratação foi obtido através da re-hidratação da unidade até a saturação, seguida da drenagem da água gravitacional.

Considerando-se o peso no estado de maior dessecação como o "peso seco", o conteúdo máximo de água (CM) foi estimado pelo peso de máxima hidratação subtraído do peso dessecado (Cm).

Assim, a estimativa do conteúdo instantâneo de água (Ci) do

solo durante observações da dessecação gradual da unidade, foi obtida pela razão entre peso instantâneo subtraído do peso dessecado e o conteúdo máximo de água.

$$\text{CRAS\%} = \left| \frac{\text{CI} - \text{Cm}}{\text{CM}} \right| \times 100 \quad (\text{fórmula 4})$$

### Análises em folhas

Déficite de saturação hídrica DSH (Weatherley, 1950 apud Barrs, 1968; Slavik, 1974)- Amostras do limbo de folhas maduras não senescentes foram tomadas em pontos intermediários do comprimento. Estas secções foram pesadas para obtenção do peso fresco (PF) e em seguida postas a flutuar sobre água destilada em refrigerador durante pelo menos 24 horas, sendo obtido o peso saturado (PS). Por fim, as amostras permaneceram em estufa a 70°C durante 24 horas obtendo-se assim o peso seco (Ps).

A partir destes dados também foram obtidos o conteúdo relativo e absoluto de água (CRA e CAA).

$$\text{CRA} = \left| \frac{\text{PF} - \text{Ps}}{\text{PS} - \text{Ps}} \right| \times 100 \quad (\text{fórmula 5})$$

$$\text{DSH} = 100 - \text{CRA} \quad (6)$$

$$\text{CAA} = \left| \frac{\text{PF} - \text{Ps}}{\text{Ps}} \right| \times 100 \quad (7)$$

Conteúdo de clorofila - Amostras de lâmina foliar foram tomadas em duplicata, sendo uma parte usada para determinação do conteúdo de água, peso seco e DSH e a outra destinada à quantificação de

clorofila total. As amostras foram trituradas em almofariz com areia e acetona a 80%. Em seguida a suspensão obtida foi filtrada a vácuo. O extrato teve sua absorbância lida no comprimento de onda de 652 nm em um espectrofotômetro Beckmann Mod. 1098. A absorbância obtida foi relacionada com a concentração de clorofila por peso seco de folha (Ps) através da seguinte fórmula empírica (Arnon, 1949; Coombs et al., 1985):

$$\text{Clorofila total } (\mu\text{g} / \text{ml}) = \left| \frac{A(652) \times 1000}{32,5} \right| / (\text{Ps})$$

(fórmula 9)

Conteúdo relativo de clorofila (CRC) - Nas plantas que apresentavam variação no conteúdo de clorofila, uma medida relativa de sua concentração instantânea (CIC) foi calculada, levando-se em conta os conteúdos máximo (CMC) e mínimo (CmC).

$$\text{CRC } (\%) = \left| \frac{\text{CIC} - \text{CmC}}{\text{CMC} - \text{CmC}} \right| \times 100 \quad (\text{fórmula 10})$$

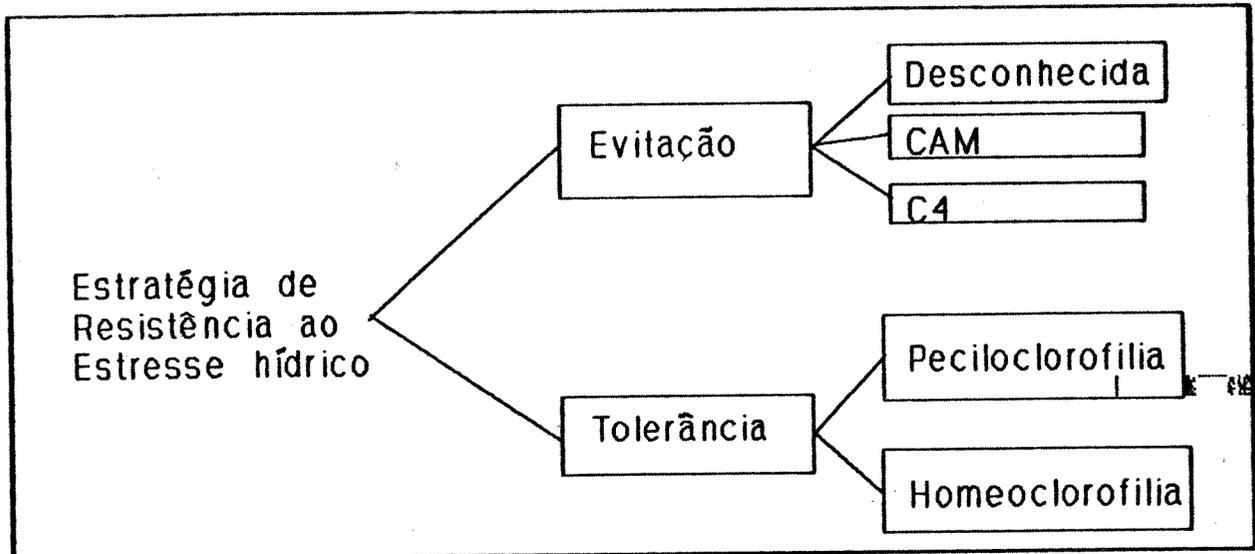


Figura 13 - Classificação de estratégias de resistência ao estresse hídrico utilizada.

#### Classificação e agrupamento das Características Fisiológicas:

Para proporcionar uma interpretação padronizada do conjunto de características fisiológicas provavelmente relacionadas a adaptação ao estresse hídrico, as indicações obtidas para cada espécie foram agrupadas segundo a classificação geral dos tipos de estresse proposta por Levitt (1972). Foram adicionadas classes que correspondem a alguns padrões fisiológicos associados ao tipo de estratégia determinada, tais como padrões fotossintéticos e conservação da clorofila nas plantas tolerantes à dessecação (figura 13).

As subclasses não estão necessariamente relacionadas com o mecanismo de resistência ao estresse hídrico, sendo referidas por sua utilidade na discussão dos resultados.

Tolerância à dessecação

Foi tomado como indicio de tolerância à dessecação a ocorrência de enrolamento de folhas acompanhado ou não de amarelecimento durante períodos de seca, seguidos da recuperação da cor e desenrolamento após as chuvas.

As espécies que apresentaram estes sinais foram submetidas aos seguintes testes:

- Observação em campo do conteúdo relativo de água de folhas no estado dessecado.
- Testes de tolerância à dessecação no laboratório através de indução de dessecação em plântulas, plantas adultas, propágulos e secções de folhas, seguidos de testes para verificar a vitalidade do material após a dessecação.

Controle da umidade relativa:

A obtenção de baixa umidade relativa para o controle da indução à dessecação foi feita utilizando-se o método de soluções saturadas de sais com tensão de vapor conhecida (Winston e Bates, 1960). A umidade relativa utilizada para os testes de indução da dessecação em plântulas e propágulos foi de 10%, obtida por uma solução saturada de  $\text{CaCl}_2$ , em recipientes de plástico herméticamente fechados de volume aproximado de 500  $\text{cm}^3$ . A solução saturada era preparada utilizando-se  $\text{CaCl}_2$  comercial adicionado à água destilada e aquecido até a dissolução. Quantidades maiores eram adicionadas até a formação de cristais.

Em seguida a solução era esfriada e a suspensão de cristais derramada num recipiente de polietileno. Antes de ser utilizado nos testes, o recipiente preparado era mantido herméticamente fechado durante pelo menos 24 horas, período no qual se dava o equilíbrio do ar circundante com a solução. O material a ser exposto era protegido de contato direto com a solução mas mantido em equilíbrio com o ar do interior do recipiente.

#### Preparação de plântulas:

Foram coletadas sementes maduras das espécies selecionadas durante o período apropriado e mantidas em vidros lacrados após permanecerem em dessecador durante pelo menos uma semana. As sementes selecionadas para os testes foram lavadas em Triton a 10% sendo em seguida submersas por 1 minuto em solução de hipoclorito de sódio a 0.5%. A suspensão de sementes era filtrada através do papel que serviria como substrato para germinação, sendo este e as sementes retidas lavados com água destilada sobre funil de Büchner até ser retirado todo o detergente. O papel de filtro contendo sementes foi colocado em placa de Petri e mantido sob iluminação constante de duas lâmpadas fluorescentes de 40W a 10cm de distância em temperatura ambiente máxima de 28°C e mínima de 25°C. Após o período mínimo de 1 mês as plântulas eram repicadas, eliminando-se as menos desenvolvidas. O papel de filtro contendo plântulas enraizadas foi então recortado em duas partes com número aproximadamente igual de indivíduos, sendo uma

secção usada como controle e a outra destinada aos testes.

### Preparação de propágulos

Secções capazes de enraizar e desenvolver-se foram obtidas de plantas adultas e mantidas sobre papel de filtro saturado de água destilada sob iluminação constante até mostrarem sinais de crescimento. Os propágulos enraizados foram selecionados quanto à uniformidade de tamanho. As unidades escolhidas foram desinfectadas com uma solução de  $1.10^{-3}$  de Merpacine ( Acetato de difenil-mercúrio Bayer ) e lavadas em água destilada, em seguida foram mantidas em placas de Petri sobre papel de filtro saturado de água destilada até o desenvolvimento de novas partes vegetativas. O papel de filtro contendo propágulos foi recortado em duas partes de forma a obter-se um número de plantas semelhantes em cada uma, destinando-se uma parte ao controle em atmosfera saturada de vapor d'água e a outra, aos testes de indução de dessecação.

Testes de Tolerância à Dessecação :Tolerância à dessecação em amostras de folha

Folhas de plantas no estado dessecado foram obtidas no campo e levadas ao laboratório acondicionadas em sacos plásticos, contendo o mínimo de ar. O material foi dividido em secções, sendo cada parte destinada a uma das seguintes análises e testes.

- medição do DSH;
- conteúdo de clorofila;
- capacidade de recuperação após a dessecação;
- testes de tolerância à dessecação a 10% U.R. durante o período de um mês.

Folhas dessecadas em condições naturais e folhas adicionalmente submetidas à U.R. de 10% foram testadas quanto à capacidade de recuperação fisiológica parcial, submetendo-se secções à re-hidratação em placas de Petri com papel de filtro saturado de água destilada sob iluminação constante. A capacidade de recuperação foi observada nas plantas peciloclorófilas pelo ressurgimento de clorofila. Nas plantas homeoclorófilas, o critério utilizado para atestar a viabilidade do tecido foi a recuperação da forma original sem áreas de infiltração (hidratação do apoplasto).

Tolerância à dessecação em propágulos e plântulas

Plântulas e propágulos foram expostos ao ar livre (aproximadamente 60% U.R.) até que apresentassem sinais de

dessecação sendo em seguida submetidos à umidade relativa de 10% sobre  $\text{CaCl}_2$ . O controle permaneceu em placa de Petri com papel de filtro saturado de água destilada, o que mantinha a umidade relativa próxima a 100%. A comprovação da tolerância à dessecação era estabelecida após a recuperação do material, observada através do restabelecimento da aparência normal, como o desenrolamento das folhas e recuperação da clorofila, além de sinais posteriores de crescimento como desenvolvimento de raízes e/ou folhas novas.

#### Tolerância à dessecação em plantas adultas íntegras

Unidades de planta e solo (ilhas) foram extraídas da rocha integralmente e levadas ao laboratório onde permaneceram em estufa sob iluminação natural. Para cada experimento foram utilizadas uma a duas ilhas contendo a mesma espécie. A dessecação foi induzida através da suspensão de regas. O controle foi mantido com o solo saturado de água. Durante o processo de dessecação foram acompanhados o conteúdo relativo de água do solo (CRAS), o conteúdo relativo de água e o conteúdo de clorofila das folhas (CRA e CCl), sendo as amostras tomadas diariamente em mais de um eixo aéreo. O processo de recuperação do estado de hidratação normal foi acompanhado em algumas espécies. Para isto foram coletadas amostras em espaços de 60 minutos a partir da reposição de água na unidade até que o material se mostrasse saturado.

Metabolismo ácido de Crassuláceas "CAM"

Para estabelecer a ocorrência provável de CAM nas espécies encontradas, foram considerados os seguintes critérios :

- Referências bibliográficas indicando a ocorrência de CAM no gênero. No caso de grupos inteiramente constituídos por plantas CAM, a referência bibliográfica foi considerada como suficiente para determinar que a espécie é provavelmente CAM.
- Crassitude visível acompanhada de absorção de CO<sub>2</sub> no escuro.

A confirmação da presença de metabolismo CAM, quando necessária, foi obtida através da detecção da emissão de gás carbônico no escuro pelo método do indicador de Vermelho de Cresol (Lieth, 1960), descrito como se segue:

Secções de folha ou folhas inteiras com a região do corte impermeabilizada por lanolina foram acondicionadas em tubos de ensaio contendo 1ml de solução de Vermelho de Cresol em tampão.

Vermelho de Cresol	- 10 mg
NaHCO <sub>3</sub>	- 84 mg
KCl	- 7460 mg
Agua destilada	- 1000 ml

As amostras eram dispostas nos tubos de forma a não entrarem em contato com a solução. O conjunto permanecia no escuro durante 12 horas, sendo observada a resposta sobre a coloração do indicador.

A presença de metabolismo CAM era notada através da manutenção da coloração normal ou arroxeadada da solução de Cresol sob as folhas das plantas testadas, quando comparada com a solução de um recipiente contendo uma secção de folha de planta do tipo C3 (para isto foram utilizadas leguminosas em geral).

#### Presença de tipo fotossintético C4

Secções foliares de plantas das famílias Cyperaceae, Poaceae, Euphorbiaceae e Asteraceae foram examinadas quanto à presença de anatomia "Kranz". Foram feitos cortes transversais da bainha foliar utilizando-se uma lâmina de barbear, sendo o material inserido em pecíolo de embaúba. Os cortes foram corados em solução de Lugol a 1% e observados em microscópio óptico. A presença de células com grãos de amido e cloroplastos diferenciados formando "coroa" em torno dos feixes vasculares além da contagem de células entre as bainhas, foi considerada como indicativa de tipo metabólico C4 (Oliveira et al., 1973; Hattersley & Watson, 1975; Brown, 1975).

#### Plantas com o tipo fisiológico indeterminado

Dentro deste grupo encontram-se as espécies de famílias ou gêneros que não apresentam referências da presença de alguma das características fisiológicas citadas e não foram observados sinais evidentes destas através dos métodos utilizados. Para estes casos, a estratégia de resistência ao estresse hídrico foi

---

considerada tipicamente "evitadora", já que os indícios considerados dentro da categoria de tolerância à dessecação são muito evidentes. Dentro desta categoria foram consideradas principalmente árvores e arbustos dadas as raras ocorrências de tipos fisiológicos específicos que possuam valor adaptativo na resistência ao estresse hídrico (Percy & Troughton, 1974).

Número de amostras e análises dos dados:

O número de amostras em todos os experimentos, considerando-se indivíduos vegetais, secções foliares e plântulas, esteve submetido à disponibilidade de material. Foi considerado basicamente um mínimo de 30 amostras quando se tratavam de variáveis que poderiam apresentar-se numa larga faixa de valores e que poucas amostras não representariam adequadamente os efeitos do tratamento. Os valores estatísticos considerados próprios para demonstração de efeitos dos tratamentos foram média e desvio padrão (Sokal & Rohlf, 1979).

Análises de Regressão:

Para serem mensuradas relações que se apresentaram relevantes na discussão, foram analisadas correlações e regressões entre as variáveis em questão. Utilizou-se a regressão paramétrica no caso do envolvimento de variáveis escalares e a correlação de postos de Spearman no caso de variáveis ordinais (Siegel, 1975).

As relações entre classes de tamanho de ilhas de solo e outras variáveis foram submetidas aos dois tipos de correlação quando foi necessário obter uma reta de ajuste. Neste caso, a variável representada pela classe de tamanho contém, além do próprio valor de classe (ordinal) um valor escalar, já que é produto de uma transformação.

**Resultados**Espécies encontradas

Nas páginas seguintes apresenta-se uma listagem das famílias e espécies encontradas nas áreas levantadas. Nomes de espécies precedidos pelo símbolo "■" se referem a aquelas encontradas na amostragem das ilhas de solo sobre a rocha, as demais foram apenas observadas instaladas em outras subcomunidades relacionadas com o substrato rochoso ou ocorriam em locais de acesso difícil para medições.

Parte do material relacionado encontra-se depositado no herbário da Universidade Estadual de Campinas. O número consecutivo à espécie corresponde ao registro no respectivo herbário.

LISTA DE FAMILIAS E ESPECIES ENCONTRADAS :

ANARILIDACEAE

- Hippeastrum sp.

AGAVACEAE

- Furcraea gigantea Vent.

APOCYNACEAE

- Mandevilla crassinoda Gardner

ARACEAE

- Anthurium solitarium Schott.
- Anthurium sp.

ARECACEAE

- Arecastrum rozanoffianum (Chamisso) Baccari

ASTERACEAE

- Bacharis trinervis Pers.
- Ecilia sagitata (Vahl.) DC
- Eupatorium mexia  
Vanilloseopsis erithropappa Sch.Bip.
- Vernonia sp.
- Vernonia longo-angustata Barroso
- Vernonia scorpioides Pers.
- Vernonia geminata Less.

BOMBACACEAE

- Ceiba eriantha (Cav.) Schum.
- Ceiba sp.

BRONELIACEAE

- Aechmea nudicaulis Griseb.
- Neoregelia cruenta (R.Graham) L.B.Smith
- Pitcairnia flamma Lindl.
- Pitcairnia albiflos Herb.
- Pitcairnia staminea Lodd.
- Pitcairnia sp.1
- Pitcairnia sp.2
- Tillandsia araujei Mez.
- Tillandsia dura Baker
- Tillandsia gardneri Lindl.
- Tillandsia malemontii Glaz. ex Me.
- Tillandsia tricholepis Baker
- Tillandsia stricta Soland.
- Vriesea brassicoides (Baker) Mez.
- Vriesea imperialis Corrière
- Vriesea neoglutinosa Mez
- Vriesea oligantha (Baker) Mez
- Vriesea geniculata (Wawra) Wawra
- Vriesea sp.

CACTACEAE

- Cephalocereus sp.
- Cephalocereus fluminensis (Niq.) Br. e Rose
- Cereus obtusus Hawort
- Cereus pernambucensis Lemaire
- Rhipsalis cereoides (Bachlberg e Voll.) Cast.
- Opuntia sp.

CONVOLVULACEAE

- Evolvulus sp.
- Ipomoea caerulea Bello

CRASSULACEAE

- Kalanchoe brasiliensis Camb.

CYPERACEAE

- Cyperus sp.
- Fimbristylis sp.
- sp.1
- Trilepis lhotzkiana Nees
- Trilepis microntachya H. Pfeiff.

EUPHORBIACEAE

- Croton compressus Lam.
- Euphorbia comosa Vell.
- Manihot inflata Muell. Arg.
- Phyllanthus submarginatus Muell. Arg.
- Stillingia dichotoma Muell. Arg.

GESNERACEAE

- Codonophora sellosana Hanst.
- Sinningia cardinalis (Lehmann) H.E. Moore
- Sinningia sp.2
- sp.3

GUTTIFERAE

- Kielmeyera sp.
- Clusia sp.

LEGUMINOSAE

- Chamaecrista militans L.
- Crotalaria sp.1

MALVACEAE

- Sida sp.

MORACEAE

- Ficus enorais (Mart. ex Niq.) Niq.

• = Incluída na subcomunidade de Ilhas de Solo

## MELASTOMATACEAE

- Tibouchina corymbosa Cogn.
- Tibouchina heteromalla Cogn.
- Tibouchina grandiflora Cogn.

## ORCHIDACEAE

- Brassavola tuberculata Hooker
- Brassavola sp.2
- Cyrtopodium andersonii Cogn.
- Epidendrum ellipticum Sesse et Moc.
- Epidendrum harrissoniae Hook. f.
- Prescottia sp.
- Pseudolaelia vellozicola (Hoene) C. Porto e Brade
- sp.4

## OXALIDACEAE

- Oxalis sp.

## PIPERACEAE

- Peperomia incana (How.) Hook

## POACEAE

- Melinis minutiflora P. Browne
- Panicum maximum Jacq
- Ryncholytrum repens (Willd.) C.E. Hubb.
- sp.1

## STERCULIACEAE

- Walteria indica Linn.

## POLYPODIACEAE

- Microgramma vacciniifolia (Langed. e Fisch.) Copel.
- Polypodium loriceum L.
- Polypodium sp.2

## PORTULACACEAE

- Portulaca hirsutissima Camb.
- Portulaca oleraceae Spreng.
- Talinum sp.

## RUBIACEAE

- Borreria verticillata (L.) S.F.W. May

## SCHIZAEACEAE

- Anemia villosa Humb. e Bonpl. ex Willd
- Anemia elegans

## SELAGINELLACEAE

- Selaginella selowii Hieron.
- Selaginella convoluta (Arn.) Spring.
- Selaginella sulcata (Desv.) Spring ex Mart.

## PTERIDACEAE

- Doryopteris collina (Raddi) J.Sa.
- Hemionitis tomentosa (Lam.) Raddi.
- Doryopteris sp.2

## VELLOZIACEAE

- Pleurostima purpurea (Hook.) Raf.
- Pleurostima fanniei Menezes
- Pleurostima seubertiana (Goeth. et Henr.) Menezes
- Pleurostima spectabilis (Smith et Ayensu) Menezes
- Vellozia candida Nikan
- Vellozia crassicaulis Mart. ex Schult. f.
- Vellozia variegata Goethart et Heniard
- Xerophyta plicata Spreng.

• = Incluída na subcomunidade de Ilhas de Solo.

ESPECIES

AREAS DE OCORRENCIA

■ - PRESENÇA    ☐ - AUSENCIA

	BA	UR	PA	IU	IT	IM	SA	MA	AR	PI	GR
<u>Aechmaea nudicaulis</u>	☐	☐	☐	☐	■	☐	☐	☐	☐	☐	☐
<u>Anemia sp.3</u>	☐	■	☐	☐	■	☐	☐	☐	☐	☐	■
<u>Anemia villosa</u>	■	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	■
<u>Anthurium solitarium</u>	■	■	■	■	■	■	■	☐	☐	☐	■
<u>Anthurium sp.</u>	☐	☐	☐	☐	■	☐	☐	☐	■	☐	■
<u>Bacharis trinervis</u>	☐	■	☐	☐	■	☐	☐	☐	☐	☐	☐
<u>Brassavola sp.2</u>	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	■	☐
<u>Brassavola tuberculata</u>	☐	■	■	☐	■	☐	☐	☐	☐	☐	■
<u>Ceiba erianthos</u>	■	■	☐	☐	☐	■	☐	☐	☐	■	☐
<u>Ceiba sp.</u>	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	■	■	☐
<u>Cephalocereus fluminensis</u>	☐	■	☐	■	■	■	■	☐	☐	☐	■
<u>Cephalocereus sp.</u>	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	■	☐
<u>Codonophora selleana</u>	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	■	■	☐
<u>Croton compressus</u>	☐	■	☐	☐	■	■	■	☐	☐	☐	■
<u>Cyperus sp.</u>	■	■	■	■	■	■	■	☐	☐	☐	■
<u>Cyrtopodium andersonii</u>	■	☐	■	☐	☐	■	■	■	■	■	■
<u>Doryopteris collina</u>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<u>Doryopteris sp.2</u>	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	■	■	☐
<u>Epidendrum elipticum</u>	■	■	■	☐	■	■	■	■	■	■	■
<u>Epidendrum harrisoniae</u>	☐	■	■	☐	☐	☐	☐	☐	■	☐	☐
<u>Eupatorium sp.</u>	■	■	■	■	■	☐	☐	☐	☐	☐	☐
<u>Evolvulus sp.</u>	☐	☐	■	☐	■	☐	☐	☐	☐	☐	☐



<u>Polypodium</u> sp.2	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Polypodium</u> <u>loriceum</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Portulaca</u> <u>hirsutissima</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Pseudolaelia</u> <u>vellozicola</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Rhipsalis</u> <u>cereoides</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Rynchelytrum</u> <u>repens</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Selaginella</u> <u>convoluta</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Selaginella</u> <u>selowii</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Sinningia</u> sp.2	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Sinningia</u> <u>cardinalis</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
GESNERIACEAE sp.3	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Stillingia</u> <u>dichotoma</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Talinum</u> sp.	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Tibouchina</u> <u>heteromalla</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Tibouchina</u> <u>corymbosa</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Tibouchina</u> sp.	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Tillandsia</u> <u>malemontii</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Tillandsia</u> <u>gardneri</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Tillandsia</u> <u>araujei</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Tillandsia</u> <u>dura</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Tillandsia</u> <u>stricta</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Trilepis</u> <u>microstachya</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Trilepis</u> <u>lhotzkiana</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Vanillosmopsis</u> <u>erithropappa</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻
<u>Vellozia</u> <u>variegata</u>	☰ ☱ ☲ ☳ ☴ ☵ ☶ ☷ ☸ ☹ ☺ ☻

Resultados

<u>Vellozia crassicaulis</u>	
<u>Vellozia candida</u>	
<u>Vernonia sp.</u>	
<u>Vernonia scorpioides</u>	
<u>Vernonia geminata</u>	
<u>Vernonia longo-angustata</u>	
<u>Vriesea sp.</u>	
<u>Vriesea oligantha</u>	
<u>Vriesea brassicoides</u>	
<u>Vriesea imperialis</u>	
<u>Vriesea neoglutinosa</u>	
<u>Vriesea geniculata</u>	
<u>Walteria indica</u>	
<u>Xerophyta plicata</u>	

## LISTA DE FAMILIAS, ESPECIES E FORMAS DE VIDA :

Estão relacionadas a seguir as espécies e as respectivas classes de forma de vida segundo a escala de Raunkiaer revista por Elleberg e Mueller-Dombois (1967) acrescida de algumas classes propostas neste trabalho.

## AMARILIDACEAE

Hippeastrum sp. . . . . .GEOFITA

## AGAVACEAE

Furcraea gigantea Vent. . . . . .HEMICRIPTOFITA SUCCULENTA

## APOCYNACEAE

Mandevilla crassinoda Gardner . . . . .LIANA GEOFITICA

## ARACEAE

Anthurium solitarium Schott. . . . .HEMICRIPTOFITA

Anthurium sp. . . . .HEMIEPIFITA

## ARECACEAE

Arecastrom romanzoffianum (Chamisso)Beccari . . . . .FANEROFITA ESCAPOSA

## ASTERACEAE

Bacharis trinervis Pers. . . . .CAMEFITA ARBUSTIVA

Emilia sagitata (Vahl.) DC . . . . .TEROFITA

Eupatorium maxie . . . . .CAMEFITA SUBARBUSTIVA

---

<u>Vanillosmopsis erithropappa</u> Sch.Bip. . . . .	.MICROFANEROFITA
<u>Vernonia</u> sp. . . . .	CAMÉFITA ARBUSTIVA
<u>Vernonia longo-angustata</u> Barroso . . . . .	CAMÉFITA ARBUSTIVA
<u>Vernonia scorpioides</u> Pers. . . . .	CAMÉFITA ARBUSTIVA
<u>Vernonia geminata</u> Less. . . . .	CAMÉFITA ARBUSTIVA

## BOMBACACEAE

<u>Ceiba erianthos</u> (Cav.) Schum. . . . .	.MICROFANEROFITA
<u>Ceiba</u> sp. . . . .	.MICROFANEROFITA

## BROMELIACEAE

<u>Aechmaea nudicaulis</u> Griseb. . . . .	.EPIFITA E EPILITICA TANQUE
<u>Neoregelia cruenta</u> (R.Graham)L.B.Smith . . . . .	.HEMICRIP. ROSETADA TANQUE
<u>Pitcairnia flammea</u> Lindl. . . . .	HEMICRIPTOFITA REPTANTE
<u>Pitcairnia albiflos</u> Herb. . . . .	HEMICRIPTOFITA REPTANTE
<u>Pitcairnia staminea</u> Lodd. . . . .	HEMICRIPTOFITA REPTANTE
<u>Pitcairnia</u> sp.1 . . . . .	HEMICRIPTOFITA REPTANTE
<u>Pitcairnia</u> sp.2 . . . . .	HEMICRIPTOFITA REPTANTE
<u>Tillandsia araujei</u> Mez. . . . .	.EPILITICA ATMOSFÉRICA
<u>Tillandsia dura</u> Baker . . . . .	.EPILITICA ATMOSFÉRICA
<u>Tillandsia gardneri</u> Lindl. . . . .	.EPIFITA ATMOSFÉRICA
<u>Tillandsia malemontii</u> Glaz. ex Mez. . . . .	.EPIFITA ATMOSFÉRICA
<u>Tillandsia tricholepis</u> Baker . . . . .	.EPIFITA ATMOSFÉRICA
<u>Tillandsia stricta</u> Soland. . . . .	.EPIFITA ATMOSFÉRICA
<u>Vriesea brassicoides</u> (Baker) Mez. . . . .	.EPILITICA TANQUE

<u>Vriesea imperialis</u> Corriére . . . . .	EPILITICA TANQUE
<u>Vriesea neoqlutinosa</u> Mez . . . . .	EPIFITA TANQUE
<u>Vriesea oligantha</u> (Baker)Mez . . . . .	EPIFITA TANQUE
<u>Vriesea geniculata</u> (Wawra)Wawra . . . . .	EPILITICA TANQUE
<u>Vriesea</u> sp. . . . .	EPILITICA TANQUE

## CACTACEAE

<u>Cephalocereus</u> sp. . . . .	CAMEFITA SUCULENTA
<u>Cephalocereus fluminensis</u> (Miq.)Br.e Rose . . . . .	CAMEFITA SUCULENTA
<u>Cereus obtusus</u> Hawort . . . . .	CAMEFITA SUCULENTA
<u>Cereus pernanbucensis</u> Lemaire . . . . .	CAMEFITA SUCULENTA
<u>Rhipsalis cereoides</u> (Bachlberg e Voll.) Cast. . . . .	CAMEFITA SUCULENTA
<u>Opuntia</u> sp. . . . .	CAMEFITA SUCULENTA

## CONVOLVULACEAE

<u>Evolvulus</u> sp. . . . .	TEROFITA
<u>Ipomoea caerulea</u> Bello . . . . .	LIANA TEROFITICA

## CRASSULACEAE

<u>Kalanchoe brasiliensis</u> Camb. . . . .	CAMEFITA SUCULENTA
---	--------------------

## CYPERACEAE

<u>Cyperus</u> sp. . . . .	HEMICRIPTOFITA ROSETADA
<u>Fimbristylis</u> sp. . . . .	TEROFITA
sp.1 . . . . .	HEMICRIPTOFITA

- Trilepis lhotzkiana Nees . . . . . .HEMICRIPT. REPTANTE SEMI-HIGROSCOPICA  
Trilepis microstachya H. Pfeiff. . . . . .HEMICRIP.REPTANTE SEMI-HIGROSC.

## EUPHORBIACEAE

- Croton compressus Lam. . . . . .MICROFANEROFITA  
Euphorbia comosa Vell. . . . . .TEROFITA  
Manihot inflata Muell.Arg. . . . . .GEOFITA  
Phyllanthus submarginatus Muell. Arg. . . . . .CAMEFITA HERBACEA  
Stillingia dichotoma Muell. Arg. . . . . .MICROFANEROFITA

## GESNERACEAE

- Codonophora selloana Hanst. . . . . .GEOFITA  
Sinningia cardinalis (Lehmann) H.E. Moore . . . . . .GEOFITA  
Sinningia sp.2 . . . . . .GEOFITA  
 sp.3 . . . . . .GEOFITA

## GUTTIFERAE

- Kielmeyera sp. . . . . .MICROFANEROFITA  
Clusia sp. . . . . .MICROFANEROFITA

## LEGUMINOSAE

- Chamaecrista nictitans L. . . . . .NANOFANEROFITA  
Dialaria striata Schrank . . . . . .TEROFITA

## MALVACEAE

Sida sp. . . . . TEROFITA

## MORACEAE

Ficus enormis (Mart.ex Miq.)Miq. . . . . MESOFANEROFITA

## MELASTOMATACEAE

Tibouchina corymbosa Cogn. . . . . MICROFANEROFITA

Tibouchina heteromalla Cogn. . . . . NANOFANEROFITA

Tibouchina grandiflora Cogn. . . . . MICROFANEROFITA

## ORCHIDACEAE

Brassavola tuberculata Hooker . . . . . EPIFITA E EPILITICA ATMOSFÉRICA

Brassavola sp.2 . . . . . EPIFITA ATMOSFÉRICA

Cyrtopodium andersonii Cogn. . . . . CAMÉFITA

Epidendrum elipticum Sesse et Moc. . . . . CAMÉFITA SUCULENTA ATMOSF.

Epidendrum harrisoniae Hook. f. . . . . CAMÉFITA SUCULENTA ATMOSF.

Prescottia sp. . . . . HEMICRIPTOFITA SUCULENTA ROSETADA

Pseudolaelia vellozicola (Hoene)C.Porto e Brade . . . . . EPIFITA ATM.SUC.

sp.4 . . . . . HEMICRIPTOFITA REPTANTE

## OXALIDACEAE

Oxalis sp. . . . . TEROFITA

## PIPERACEAE

Peperomia incana (How.) Hook . . . . . CAMÉFITA REPTANTE SUCULENTA

## POACEAE

Melinis minutiflora P.Browne . . . . . HEMICRIPTOFITA REPTANTE

Panicum maximum Jacq . . . . . HEMICRIPTOFITA

Rynchelytrum repens(Willd.) C.E. Hubb. . . . . HEMICRIPTOFITA

sp.1

## STERCULIACEAE

Walteria indica Linn. . . . . CAMÉFITA ARBUSTIVA

## POLYPODIACEAE

Microgramma vacciniifolia (Langsd.e Fisch.)Copel. . . . . EPIFITA

Polypodium loricum L. . . . . HEMICRIPTOFITA REPTANTE

Polypodium sp.2 . . . . . HEMICRIPTOFITA REPTANTE

## PORTULACACEAE

Portulaca hirsutissima Camb. . . . . CAMÉFITA SUCULENTA

Portulaca oleraceae Spreng. . . . . CAMÉFITA SUCULENTA

Talinum sp. . . . . GEOFITA SUCULENTA

## RUBIACEAE

Borreria verticillata (L.) G.F.W. Mey . . . . . TEROFITA

## SCHIZAEACEAE

<u>Anemia villosa</u> Humb.e Bonpl. ex Willd . . . . .	HEMICRIPTOFITA HIGROSCOPICA
<u>Anemia elegans</u> . . . . .	HEMICRIPTOFITA HIGROSCOPICA

## SELAGINELLACEAE

<u>Selaginella selowii</u> Hieron. . . . .	HEMICRIPTOFITA HIGROSCOPICA
<u>Selaginella convoluta</u> (Arn.) Spring. . . . .	HEMICRIPTOFITA HIGROSCOPICA
<u>Selaginella sulcata</u> (Desv.) Spring ex Mart . . . . .	HEMICRIPTOFITA HIGROSCOPICA

## PTERIDACEAE

<u>Doryopteris collina</u> (Raddi) J.Sm. . . . .	HEMICRIPTOFITA HIGROSCOPICA
<u>Hemionitis tomentosa</u> (Lam.) Raddi. . . . .	HEMICRIPTOFITA HIGROSCOPICA
<u>Doryopteris</u> sp.2 . . . . .	HEMICRIPTOFITA HIGROSCOPICA

## VELLOZIACEAE

<u>Pleurostima purpurea</u> (Hook.) Raf. . . . .	HEMICRIP. REPTANTE SEMI-HIGROSC.
<u>Pleurostima fanniei</u> Menezes . . . . .	HEMICRIP. REPTANTE SEMI-HIGROSC.
<u>Pleurostima seubertiana</u> (Goeth.et Henr.) Menezes . . . . .	" " "
<u>Pleurostima spectabilis</u> (Smith et Ayensu) Menezes . . . . .	" " "
<u>Vellozia candida</u> Mikan . . . . .	CAMÉFITA SEMI-HIGROSC.
<u>Vellozia crassicaulis</u> Mart. ex Schult. f. . . . .	CAMÉFITA SEMI-HIGROSC.
<u>Vellozia variegata</u> . . . . .	CAMÉFITA SEMI-HIGROSC.
<u>Xerophyta plicata</u> Spreng. . . . .	CAMÉFITA SEMI-HIGROSCOPICA

Levantamento Florístico:

Foram encontradas ao todo, 104 espécies, distribuídas em 66 gêneros e 30 famílias. A amostragem de ilhas de solo revelou 69 espécies (70% da amostragem total). As espécies excluídas da amostragem de ilhas foram aquelas cuja presença foi observada em unidades não acessíveis para medição ou fora dos limites considerados para amostragem. Também se encontram incluídas algumas espécies que ocorriam em outras subcomunidades locais como paredões, subcomunidade dominada por Vriesea geniculata e "ilhas florestais".

Características da Subcomunidade de ilhas de solo sobre a rocha.

Foram amostradas ao todo 318 ilhas de solo sendo a área total amostrada de 119666 dm<sup>2</sup>. A menor unidade amostrada apresentou 0.2 dm<sup>2</sup> e a maior 12959.10 dm<sup>2</sup>. Foram definidas 11 classes de tamanho a partir da fórmula 2 (Tabela 5). A classe 10/11 não foi considerada na amostragem por ser representada em uma única amostra. Considerando-se as diferenças no número de amostras em cada classe (figura 14), foram feitos agrupamentos a fim de obter-se um número mínimo de 20 amostras em cada intervalo. Assim, foram reunidas as classes extremas (0,1,8,9,10), resultando em 8 classes, que se apresentaram na proporção apresentada no gráfico da figura 15. Na análise da distribuição das espécies segundo a área das ilhas de solo, foram utilizadas as duas formas de agrupamento, conforme indicado em cada legenda.

Tabela 5 - Número de amostras e intervalo de área em dm<sup>2</sup> de cada classe de tamanho de ilha de solo.

CLASSE	N	MIN	MAX
0	05	0.20	0.85
1	17	1.18	2.35
2	44	2.80	7.07
3	52	7.49	20.03
4	74	20.78	53.67
5	39	56.55	146.87
6	28	149.23	381.70
7	28	414.69	1413.72
8	23	2256.64	3259.40
9	07	3264.40	5584.18
10	01	12959.10	12959.10

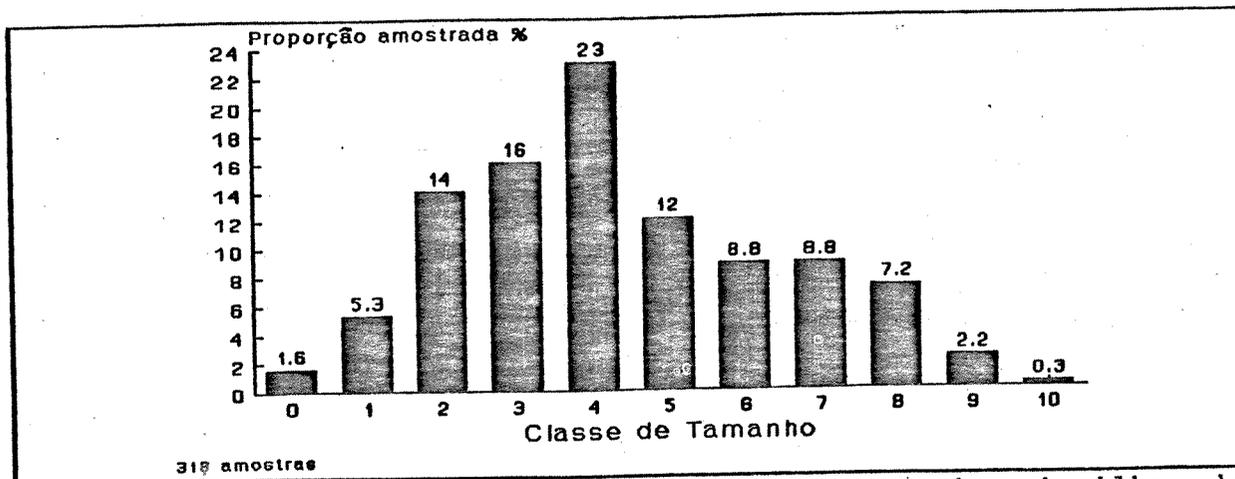


Figura 14 - Proporção de cada classe de tamanho de ilha de solo entre as unidades amostradas, considerando 11 classes.

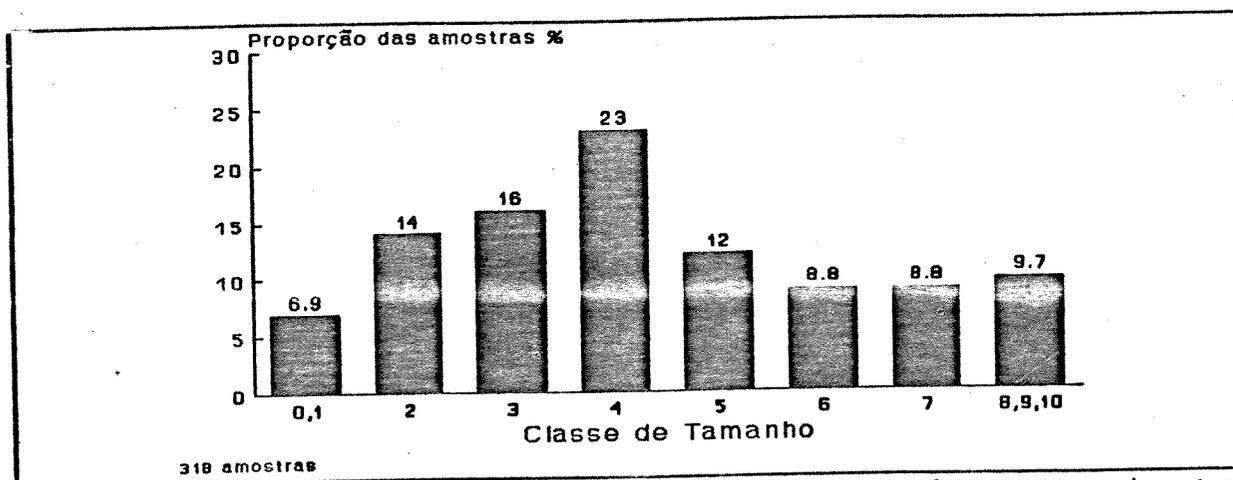


Figura 15 - Frequência de cada classe de tamanho na amostragem total, considerando-se o agrupamento em 8 classes.

CARACTERÍSTICAS GERAIS DAS ESPÉCIES ENCONTRADASAMARILIDACEAEHippeastrum spp.

Espécies deste gênero foram encontradas apenas em ilhas de solo, distribuindo-se entre as classes de tamanho conforme o gráfico da figura 16. Apresentam o hábito geofítico, formando bulbos. A parte aérea desaparece em períodos de seca extrema mantendo-se o órgão de reserva acima da superfície do solo, principalmente quando instalado nas ilhas de menor área. A floração foi observada entre agosto e novembro na maior parte das áreas, ocorrendo reprodução vegetativa através de bulbilhos que se formam nas plantas mais desenvolvidas.

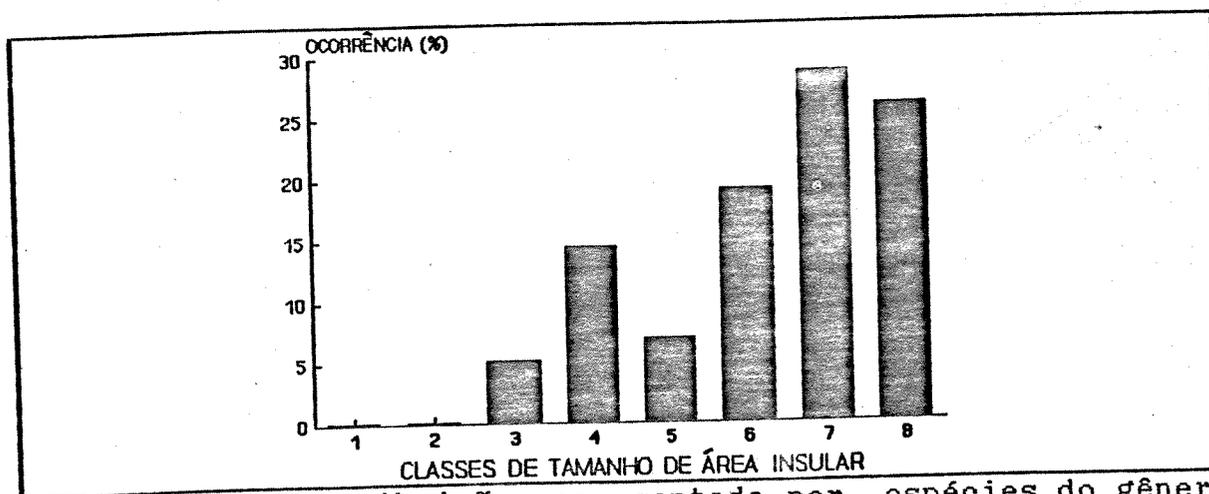


Figura 16 - Distribuição apresentada por espécies do gênero Hippeastrum entre as classes de tamanho de ilha de solo.

ARACEAEAnthurium spp.

Foram encontradas duas espécies deste gênero com características distintas quanto à forma de vida e ao habitat.

Anthurium solitarium apresentou forma de vida hemicriptofítica reptante ou epilítica. Indivíduos desta espécie foram encontrados em ilhas de solo e mais raramente instalados diretamente sobre a rocha. Não foram encontrados nas unidades de ilhas de solo amostradas. Não apresentaram qualquer modificação visível das folhas durante os períodos de seca prolongada. Não foram observados em estado fértil durante o trabalho.

Anthurium sp.2 foi encontrado em 6 unidades de ilha de solo. Sua distribuição proporcional às classes de tamanho de ilha apresentou-se conforme o gráfico da figura 17. A forma de vida foi classificada como predominantemente hemiepifítica, considerando que seus ápices crescem a partir de um caule trepador com raízes que alcançam o solo ou rocha. Não foi observada qualquer manifestação de murchamento ou outra modificação da aparência foliar durante a seca. O período fértil situa-se no final do inverno e primavera.

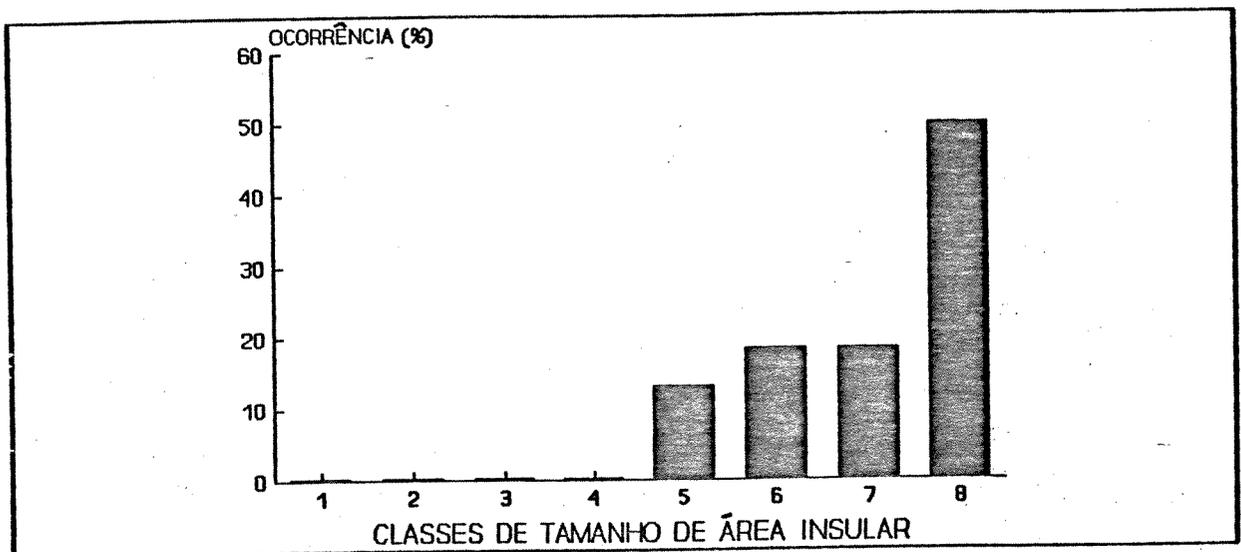


Figura 17 - Proporção das ocorrências de Anthurium sp.2 entre classes de tamanho de ilha de solo, considerando-se 8 classes (1=0,1; 8=8,9,10).

ASTERACEAE

As espécies encontradas que pertencem à esta família consistiram em sua maior parte em caméfitas arbustivas e subarbustivas. Os sinais de respostas ao estresse hídrico, quando observados, foram murchamento e perda de folhas. Algumas espécies apresentam sistema radicular com espessamentos, sem constituir claramente órgãos subterrâneos de reserva.

Bacharis trinervis

Caméfitas arbustivas. Foi observada em ilhas de solo e limites de floresta com a rocha, tendo sido encontrada em 3 ilhas amostradas das classes maiores (8,9,10). Apresentou durante o período de seca o murchamento e\ou perda das folhas, com sua recuperação por rebrotamento. Florescem no período de fevereiro a março.

Eupatorium mexie

Apresentou-se como caméfitas subarbustivas, ocorrendo em ilhas de solo ou bordas de outros tipos de vegetação. Foi encontrado em 7 unidades de ilha pertencentes às classes 6(1),7(2) e 8-9-10(4). Durante períodos de seca apresenta murchamento acentuado, raramente seguido de perda de folhas. Floresce no período de novembro a dezembro.

Vanillosmopsis erithropappa

Microfanerófita. Esta espécie foi encontrada apenas nos

locais de maior altitude (AR e MA), ocorrendo principalmente no limite de florestas com área rochosa. Na amostragem de ilhas de solo, verificou-se a presença de um único indivíduo em uma unidade da classe 9(ou 8 considerando 8 classes). Apresentou queda de folhas durante seca prolongada (Junho-Julho de 1988). Não foi observada em estado de floração, apresentando aquênios maduros em Junho-Julho.

Vernonia geminata, Vernonia longo-angustata, Vernonia sp.4

Caméfitas arbustivas semelhantes a B.trinervis. Foram observadas principalmente em ilhas de solo de área média e grande, distribuindo-se conforme o gráfico na figura 18. V.geminata, V.longo-angustata, apresentaram murchamento e queda de folhas durante o período seco. Apresentaram-se em flor no final do inverno e durante a primavera.

Vernonia scorpioides

Apresentou-se como a caméfitas arbustiva mais comum nas áreas examinadas. Foi observada em ilhas de solo e em subcomunidades de Vriesea geniculata, distribuindo-se entre as diferentes classes de tamanho conforme as outras espécies do gênero. Nos períodos de seca apresentou murchamento e queda de folhas. Foi observada em flor durante o ano todo, exceto no período de julho a agosto.

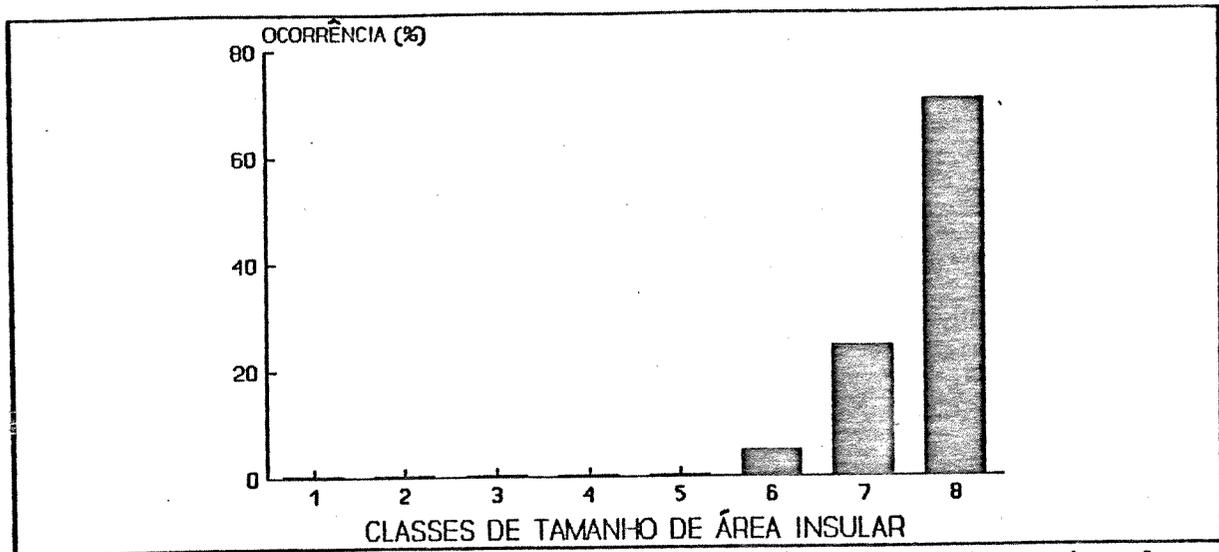


Figura 18 - Proporção de ocorrência de espécies do gênero *Vernonia* entre as classes de tamanho de ilhas de solo amostradas.

#### BOMBACACEAE

##### *Ceiba erianthos*

Nanofanerófita, apresentando hábito semelhante a "krumholtz" quando ocorre sobre solo raso e fendas, adquirindo porte ereto em ilhas de solo muito grandes e ilhas de floresta na rocha. São especialmente comuns em áreas de fronteira da floresta de encosta litorânea com afloramentos rochosos. Foi encontrada em 4 ilhas de solo das classes 6(1), 7(1) e 8-9-10(2) (classificação em 8 grupos). Foi observada queda completa de folhas no período de seca, com rebrotamento à partir de gemas resistentes. A maioria dos indivíduos observados apresentou-se em flor durante os meses de maio e junho.

BROMELIACEAE

Nas áreas examinadas, a família bromeliaceae apresentou-se sob diversas formas-de-vida, considerando-se entre elas algumas classes e subclasses adicionais propostas na metodologia (Metodologia, pg.56).

Aechmaea nudicaulis

Esta espécie se apresentou como epífita-tanque ou epilítica-tanque. Ocorreu instalada sobre plantas em ilhas e diretamente sobre a rocha em agrupamentos com outras plantas epilíticas. Foi encontrada em apenas 1 ilha de solo da classe 6. Apresenta-se em flor durante os meses de junho a setembro. Não apresentou modificações na aparência foliar durante períodos de seca.

Neoregelia cruenta

Bromelia hemicriptófita escaposa rosetada da subclasse tanque. Foi observada na borda e sob a cobertura de ilhas grandes, não tendo sido, contudo, encontrada na amostragem de ilhas dentro dos limites considerados. Não foram observadas mudanças na conformação e textura das folhas durante o período seco.

Pitcairnia spp.

As espécies pertencentes a este gênero apresentaram forma de

vida hemicriptofítica reptante. Foram encontradas somente em ilhas de solo, distribuindo-se ao longo das classes de tamanho conforme o gráfico da figura 19. Plantas instaladas em ilhas de solo apresentam brotamentos a partir da base do caule criando grupos densos de ápices. Apresentam crassitude visível, com enrolamento das folhas no sentido da largura, durante os períodos secos. Resistem a queimadas através de rebrotamento, que se dá a partir do caule semi-enterrado. A floração ocorreu durante o verão e o outono.

#### Tillandsia spp.

As espécies deste gênero apresentaram-se sob a classe de forma de vida epifítica ou epilítica sendo todas do subgrupo atmosférico. Não foram observados sinais de murchamento ou enrolamento de folhas. Apresentam succulência, esclerofilia e tricomas absorventes.

#### Tillandsia araujei e T.dura

T.araujei ocorreu apenas nas áreas mais próximas do litoral, instalada diretamente sobre a rocha (epilítica) ou raramente como epífita em ilhas de solo, ocorrendo inclusive em paredes verticais. A distribuição observada em ilhas de solo está representada no gráfico da figura 20. Apresentam-se em flor durante dezembro e janeiro.

T.dura somente ocorreu em paredes verticais sobre a rocha

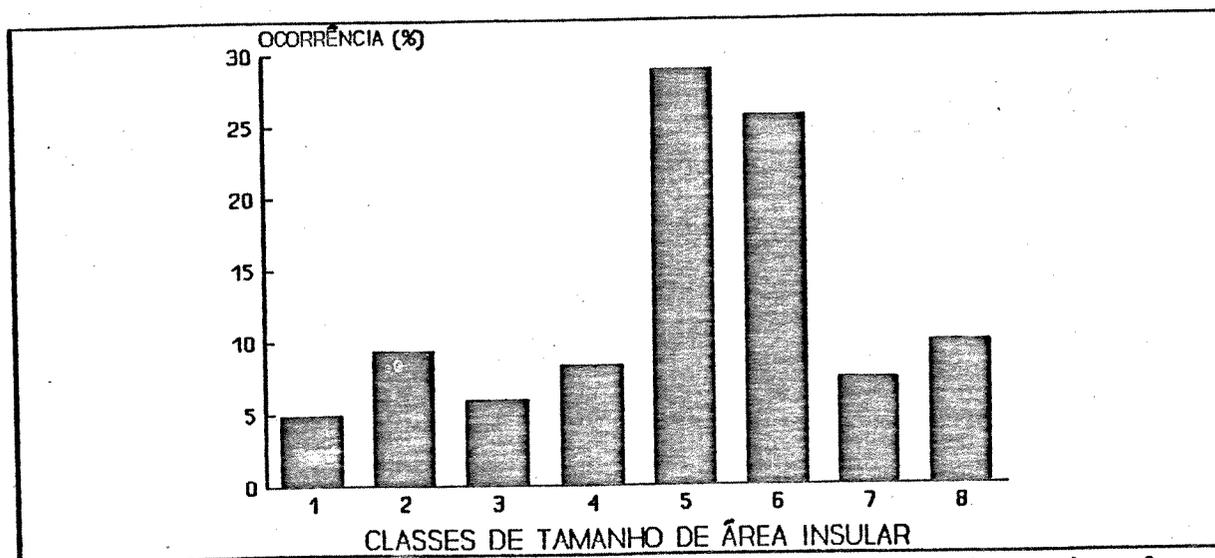


Figura 19 - Proporção de ocorrência das espécies do gênero *Pitcairnia* nas classes de tamanho de ilha de solo (considerando 10 classes).

nua (epilítica), em agrupamentos, não tendo sido, portanto, encontrada nas amostras de ilhas de solo.

*T.stricta*, *T.gardneri* e *T.malemontii*

Estas espécies são epífitas atmosféricas comuns a todo o litoral, tendo sido encontradas instaladas sobre as espécies

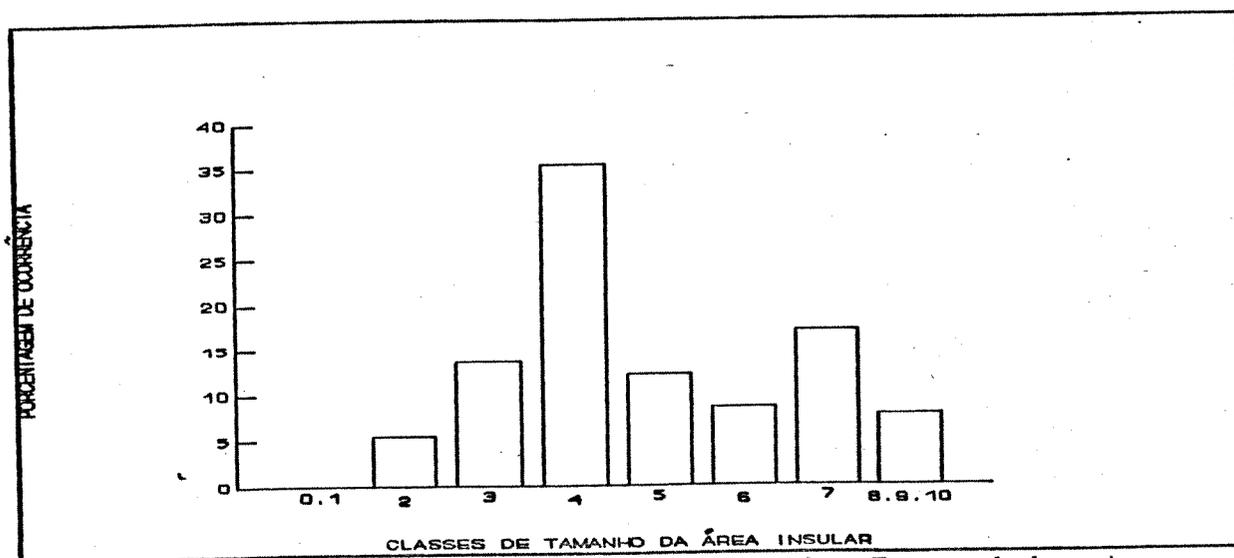


Figura 20 - Proporção de ocorrência de *T.araujei* entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando o agrupamento em 8 classes).

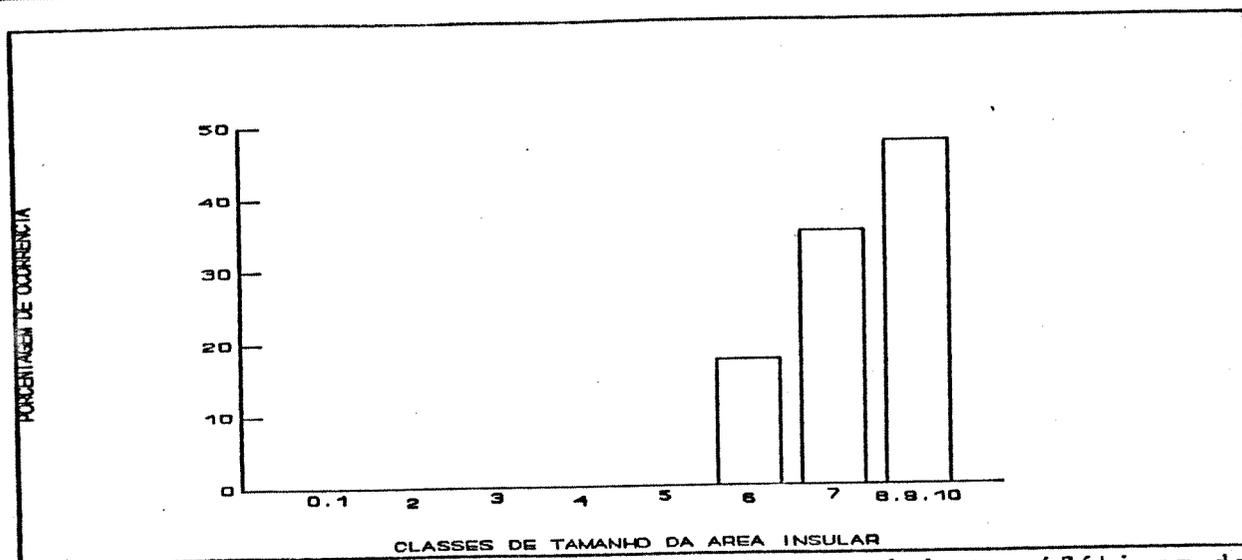


Figura 21 - Proporção de ocorrência das espécies epifíticas do gênero *Tillandsia* entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando o agrupamento em 8 classes).

rupícolas com superfície rígida e perene como árvores, arbustos e caules de caméfitas e suculentas grandes. A distribuição observada está representada no gráfico da figura 21. *T. malemontii* e *T. stricta* apresentaram floração durante o período de agosto a novembro e *T. gardneri* em fevereiro e março.

#### Vriesea spp.

As espécies deste gênero se incluem no tipo tanque epifítico ou epilítico. Em nenhuma espécie foram observadas alterações na conformação e textura foliar durante o período seco.

#### Vriesea brassicoides

Os indivíduos desta espécie ocorriam somente sobre a rocha nua, ou seja com forma de vida epilítica-tanque. Localizaram-se exclusivamente em superfícies rochosas com inclinação próxima à

90°. A floração se dá no período de setembro à dezembro.

### Vriesea neoglutinosa

Esta espécie foi encontrada em ilhas de solo apresentando forma de vida epifítica-tanque. A ocorrência destas plantas sobre o solo ou rocha nua foi provavelmente acidental. Sua presença foi verificada em 14 ilhas de solo amostradas, sendo a distribuição quanto à classe de tamanho das ilhas apresentada no gráfico da figura 22. Apresenta-se em floração de outubro à novembro.

### Vriesea oligantha

Foi observada como epífita-tanque, exclusivamente sobre Xerophyta plicata (Velloziaceae). Não se apresentou em nenhuma amostra de ilha de solo, tendo sido observada somente na área de Piúma - ES (PI).

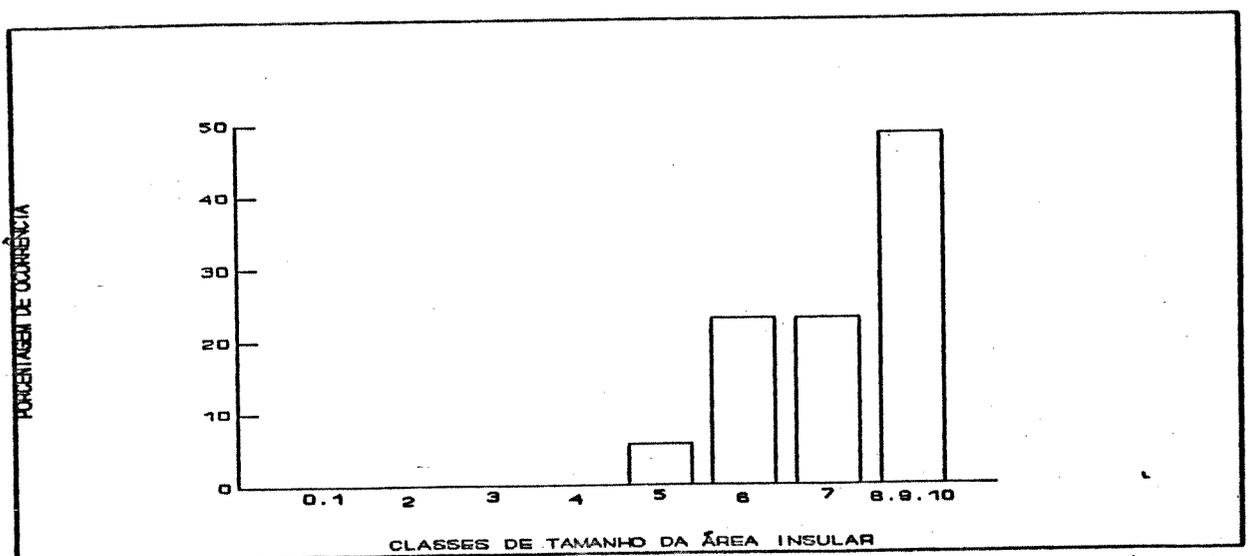


Figura 22 - Proporção de ocorrência de V. neoglutinosa entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando o agrupamento em 8 classes).

Vriesea            geniculata;            Vriesea            imperialis            e  
Vriesea sp. subgen. Alcantarea .

Estas espécies apresentaram hábito semelhante, tendo sido encontradas instaladas diretamente sobre a rocha ou em ilhas de solo grandes. Todas se incluem predominantemente no tipo de forma de vida epilítica-tanque. A proporção com que se encontram nas classes de tamanho amostradas se apresenta no gráfico da figura 23. A floração foi observada durante a primavera e o início do verão.

#### CACTACEAE

As espécies pertencentes a esta família foram encontradas em todos os habitats disponíveis na rocha, ocorrendo sobre a superfície nua, ilhas de solo e fissuras, sendo que suas plântulas foram observadas somente em ilhas de solo. Apresentaram as características de suculência e afilia típicas do grupo, incluindo-se portanto na classe de caméfitas e fanerófitas suculentas. Durante períodos de seca prolongados (2 meses) ocorria diminuição do volume do caule em todas as espécies, após chuvas regulares o volume normal era readquirido. Apesar de plantas adultas terem sido encontradas instalando-se diretamente sobre a rocha, plântulas somente ocorriam sobre o solo, o que sugere em muitos casos uma "migração" do solo para a rocha.

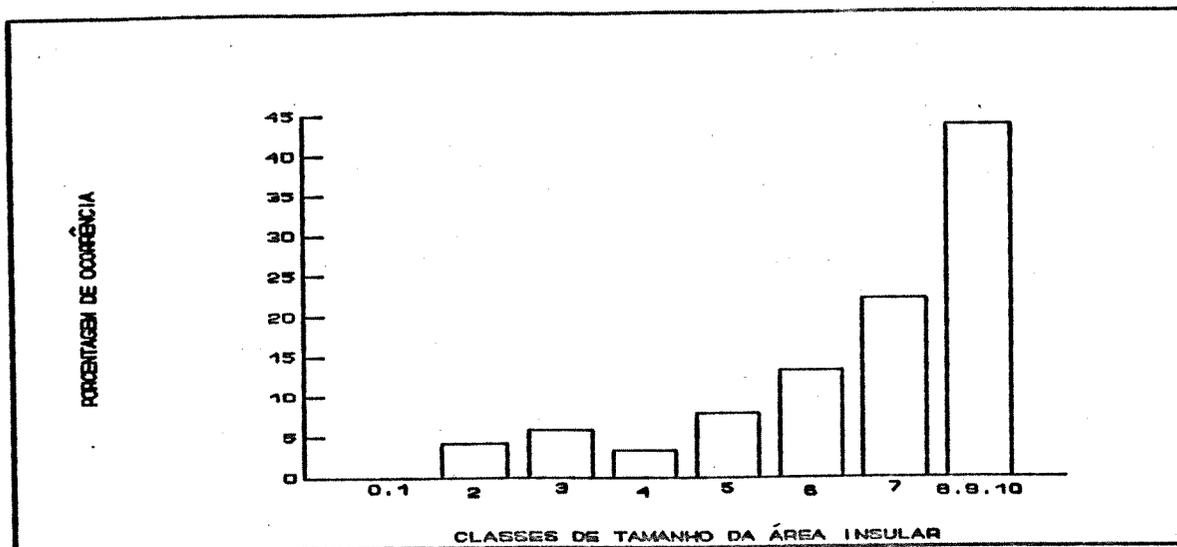


Figura 23 - Proporção de ocorrência de *Vriesea geniculata*, *V. imperialis* e *Vriesea* sp. entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando-se o agrupamento em 8 classes).

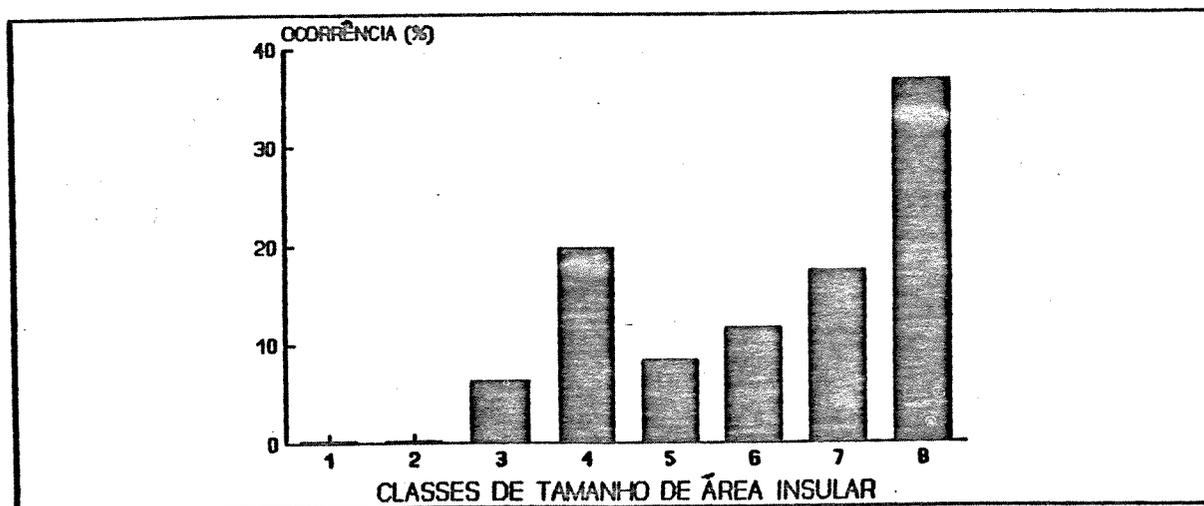


Figura 24 - Proporção de ocorrência de *Cephalocereus fluminensis* entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando 8 classes).

### Cephalocereus fluminensis e Cephalocereus sp.2

*C. fluminensis* apresentou a forma jovem e adulta em habitats diferentes, sendo as plântulas encontradas sobre ilhas de solo pequenas e fendas da rocha, enquanto adultos ocorriam diretamente sobre a superfície de rocha pouco inclinada, às vezes com raízes

inseridas em alguma ilha de solo próxima. A sua distribuição entre as classes de tamanho de ilha de solo está representada no gráfico da figura 24. Foi observado em estado fértil em curtos períodos distribuídos durante todo o ano. Cephalocereus sp.2 foi observado apenas na área de Piúma, enraizando sob rochas deslocadas.

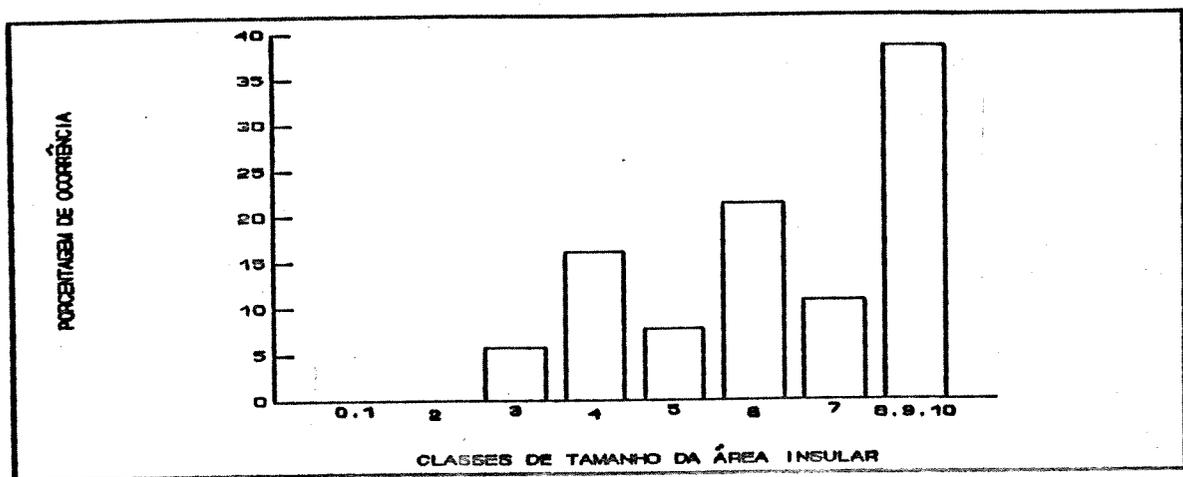


Figura 25 - Proporção de ocorrência de Cereus obtusus entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando-se o agrupamento em 8 classes).

### Cereus obtusus

Sua distribuição apresentou-se de forma semelhante a C.fluminensis, incluindo, no entanto, inclinações próximas a 90°. Plântulas foram observadas em fendas e ilhas de solo. Sua distribuição em ilhas de solo está representada no gráfico da figura 25. Não foi observado em flor ou fruto durante o trabalho.

### Opuntia sp.

E provavelmente uma espécie introduzida, tendo sido encontrada em apenas uma área (IM), ocupando a região central de ilhas de solo medianas e a borda de formações arbóreo-arbustivas

delimitadas pela rocha. Não foi observada em flor ou fruto durante o trabalho.

### Pilocereus arrabidae

Sua ocorrência deu-se em áreas próximas a restingas (IU, BA, PA), tendo sido introduzido provavelmente a partir destas formações. Os indivíduos foram observados sobre a rocha, principalmente em fendas e pequenas ilhas de solo, não tendo sido encontrados, no entanto, em nenhuma unidade insular amostrada. Não foi observado em flor, frutificando nos meses de fevereiro e março.

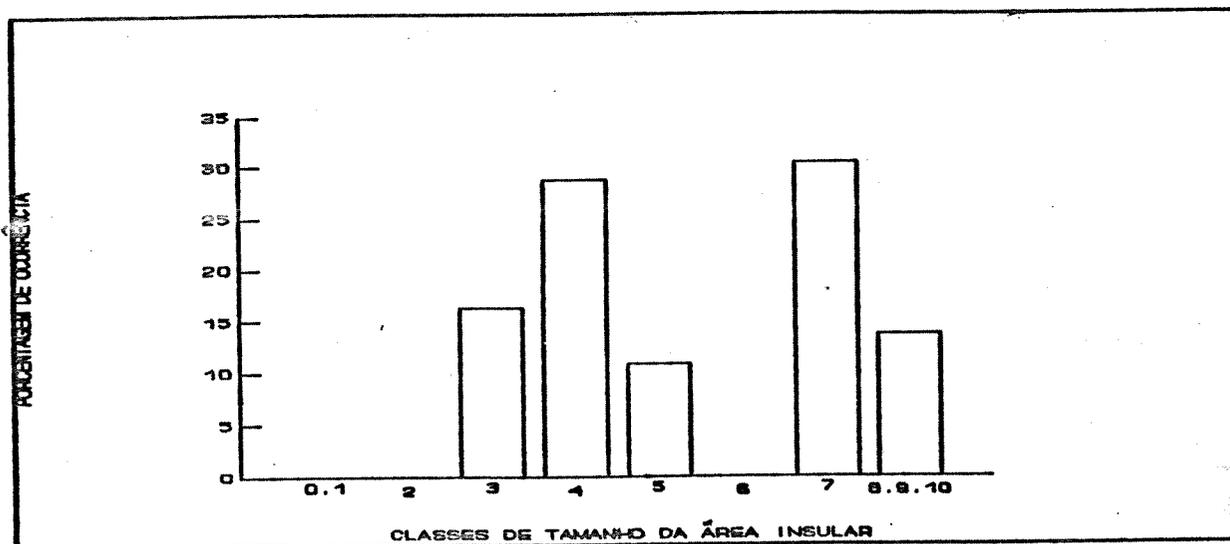


Figura 26 - Proporção de ocorrência de R. cereoides entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando-se o agrupamento em 8 classes).

### Rhipsalis cereoides

Esta espécie apresentou forma de vida caméfitica suculenta reptante. Adultos ocorreram principalmente sobre a rocha nua, sendo plântulas e indivíduos jovens presentes em ilhas de solo pequenas. Ocorre reprodução vegetativa através de secções do

caule com raízes adventícias, que se destacam e caem sobre a rocha e outras ilhas de solo. A distribuição de 11 indivíduos nas ilhas de solo encontra-se representada no gráfico da figura 26. Floresce durante o ano todo.

### CONVOLVULACEAE

#### Evolvulus sp.

Terófito, ocorre em ilhas de solo, principalmente em unidades perturbadas por fogo. Foi encontrada em 5 ilhas amostradas, pertencendo às classes 7(2) e 8-9-10(3). Apresenta murchamento, não tendo sido observada, no entanto, perda de folhas. Grande quantidade de indivíduos mortos é encontrada durante o período seco, plântulas surgem no início do período úmido.

### GUTTIFERAE

#### Kielmeyera sp. e Clusia sp.

Microfanerófitas, encontradas em ilhas de solo e fissuras na rocha. Ambas espécies foram encontradas em 2 ilhas amostradas, sendo Kielmeyera encontrada nas classes 7(1) e 8-9-10(1) e Clusia nas classes 5(1) e 8-9-10(1). Kielmeyera sp. apresenta queda de folhas durante o período de seca, enquanto Clusia sp. não mostrou nenhuma alteração de textura e formato das folhas, que apresentam suculência. A floração em Clusia foi observada durante os meses de maio e junho. Não foi observada floração em Kielmeyera sp..

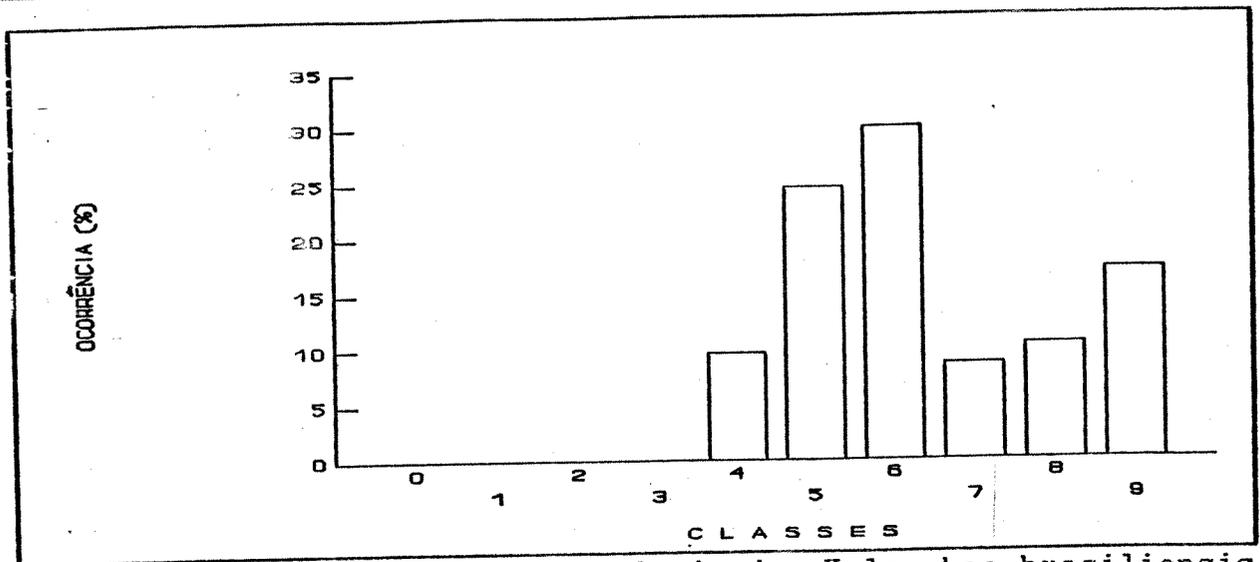


Figura 27 - Proporção de ocorrência de *Kalanchoe brasiliensis* entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando o agrupamento em 10 classes).

### CRASSULACEAE

#### *Kalanchoe brasiliensis*

Caméfito suculento. Ocorreu em ilhas de solo pequenas e na borda de ilhas grandes. Sua distribuição entre as classes de tamanho de ilhas de solo encontra-se representada no gráfico da figura 27. Apresenta murchamento e perda de folhas nos períodos secos (plantas instaladas em substrato raso). Floresce em julho-agosto.

### CYPERACEAE

#### *Cyperus* sp.

Hemicripófita escaposa rosetada. Surgiu em ilhas de solo e bordas de outros tipos de vegetação. Sua distribuição entre as classes de tamanho de ilha encontra-se representada no gráfico da figura 28. Não foi observado murchamento durante períodos secos. Apresenta-se em flor e fruto no período de agosto a dezembro.

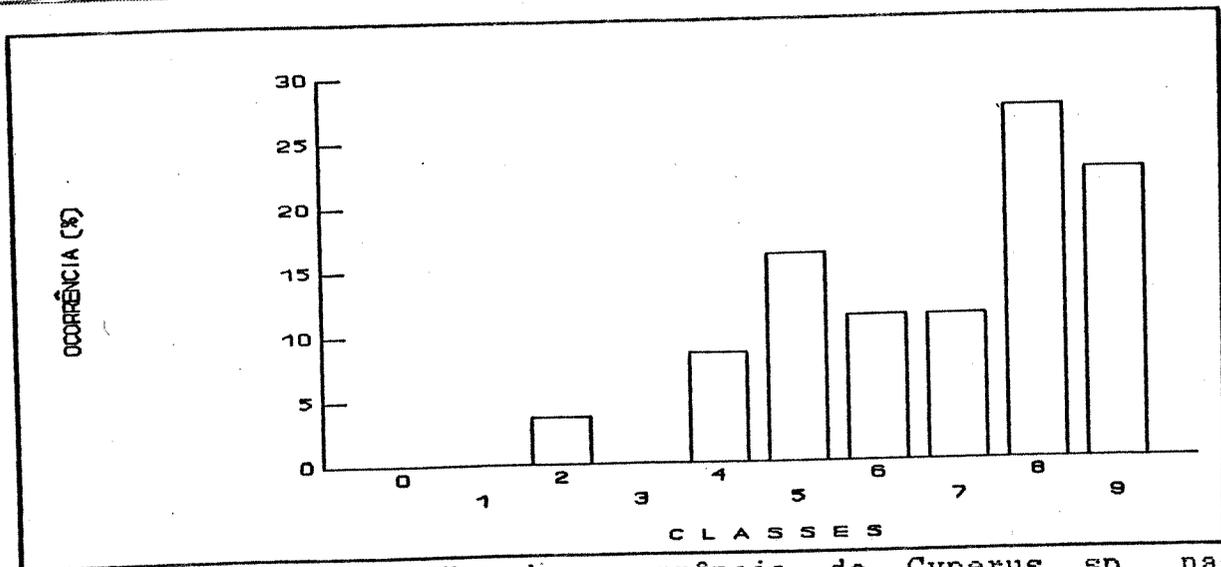


Figura 28 - Proporção de ocorrência de *Cyperus* sp. nas classes de tamanho das ilhas de solo (considerando-se o agrupamento em 10 classes).

Recupera-se de queimadas por rebrotamento.

#### Trilepis lhotzkiana e T. microstachia

T. lhotzkiana apresenta forma de vida hemicriptofítica reptante semi-higroscópica enquanto T. microstachia consiste numa caméfito pulvinada semi-higroscópica. Estas espécies ocupam as menores unidades de solo encontradas sobre a rocha. Diferem quanto à distribuição entre as classes de tamanho de ilhas de solo, conforme se observa nos gráficos das figuras 29 e 30. Constituem-se nas angiospermas "pioneiras" na maior parte das áreas. Ambas espécies apresentam enrolamento e descoloração de folhas durante os períodos de seca, acompanhados pela recuperação do estado normal após a rehidratação. Tal comportamento é tomado como indicador de tolerância à dessecação e peciloclorofilia. Florescem no período de dezembro a janeiro.

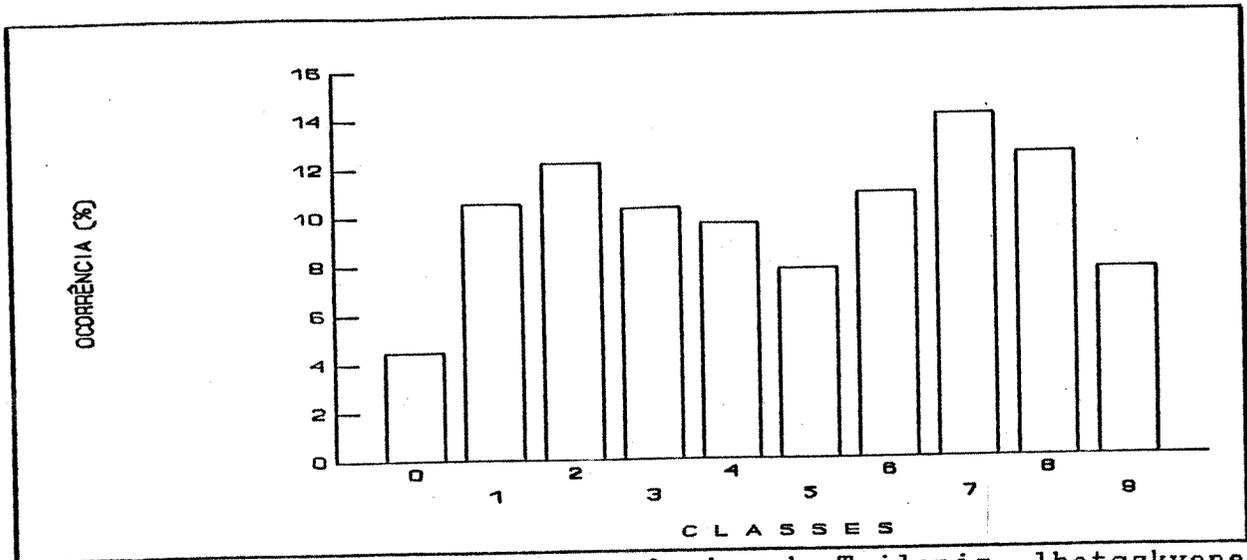


Figura 29 - Proporção de ocorrência de Trilepis lhotszkviana entre as classes de tamanho de ilha de solo (considerando-se 10 agrupamentos).

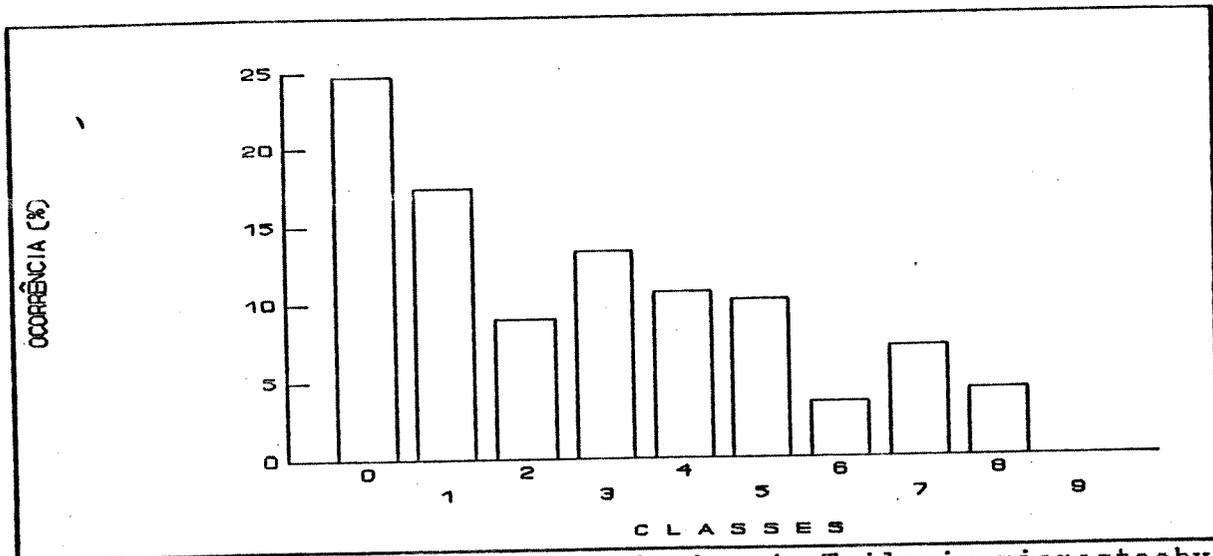


Figura 30 - Proporção de ocorrência de Trilepis microstachya entre as classes de tamanho de ilhas de solo (considerando 10 agrupamentos).

## EUPHORBIACEAE

### Croton compressus e Manihot inflata

C.compressus apresentou uma forma de vida microfanerofítica, enquanto Manihot inflata se constitui numa geófita. Ambas as

espécies foram encontradas em ilhas de solo e nos limites entre vegetação florestal e a rocha. A distribuição destas espécies quanto à classe de tamanho de ilha de solo semelhante, encontrando-se representadas no gráfico da figura 31. Apresentaram murchamento e perda de folhas durante períodos de seca (geralmente durante o inverno). Florescem no período de novembro a janeiro.

Phyllanthus submarginatus

Caméfito subarborescente encontrada em ilhas de solo grandes e na borda de outros tipos de vegetação, sempre umbrófila. Sua presença foi observada em 3 unidades da classe de tamanho 8 (8-9-10). Apresenta queda de folhas nos períodos de seca. Floresce durante o ano todo, exceto nos períodos de seca extrema.

Stillingia dichotoma

Microfanerófita herbácea. Adultos foram observados em ilhas

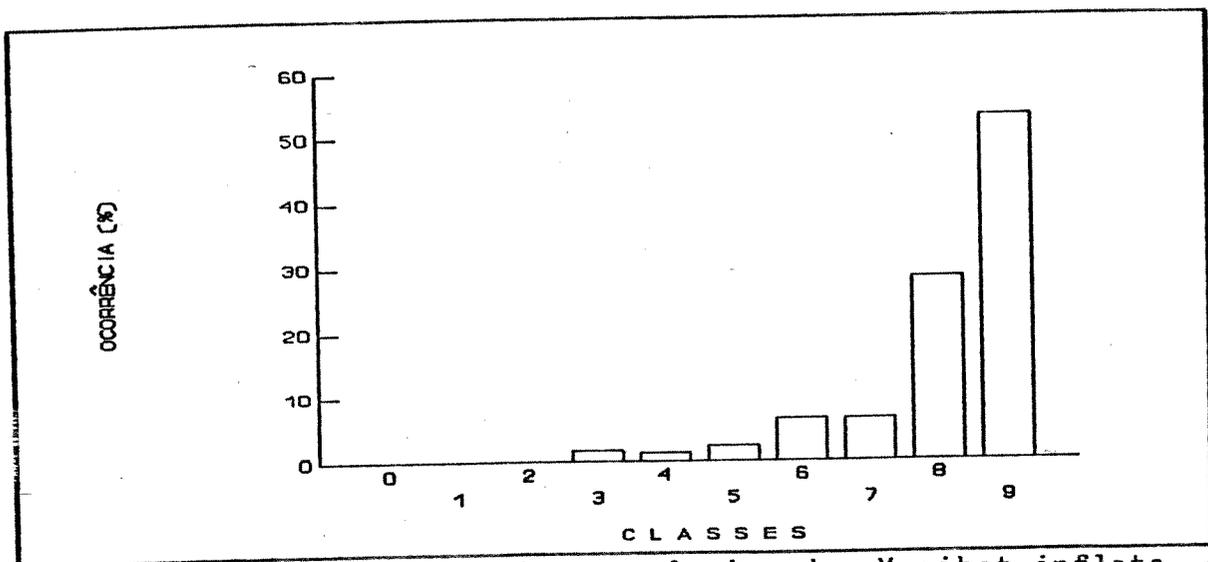


Figura 31 - Proporção de ocorrência de Manihot inflata e Croton compressus nas classes de tamanho das ilhas de solo sobre a rocha. Considerando-se 10 classes.

de solo, ilhas florestais e bordas de mata próxima à rocha. Sua distribuição entre as classes de tamanho de ilhas de solo encontra-se representada no gráfico da figura 32. Apresenta murchamento e queda de folhas durante períodos de seca extrema. A floração ocorre em março.

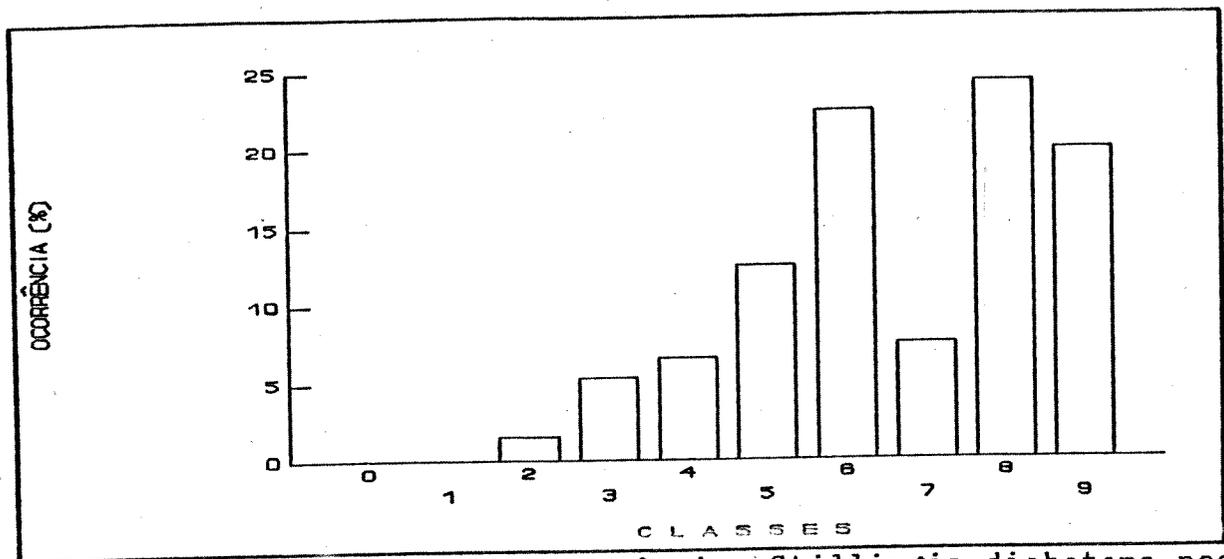


Figura 32 - Proporção de ocorrência *Stillingia dichotoma* nas classes de tamanho das ilhas de solo.

### GESNERACEAE

#### *Sinningia* spp. e *Codonophora selloana*

Geófitas bulbosas, com tubérculos instalados em bordas de ilhas de solo e limites de outros tipos de vegetação com a rocha. Estas espécies foram encontradas em 4 ilhas amostradas que pertenciam às classes 4(2), 6(1) e 8(1)(considerando o agrupamento em 8 classes). A maioria das espécies foi observada em floração durante os meses de maio e junho.

MELASTOMATACEAETibouchina corymbosa

Microfanerófita, ocorreu em ilhas de solo grandes e fissuras na rocha. Foi observada em 5 ilhas amostradas, pertencentes às classes de tamanho 7(1) e 8-9-10(4). Encontra-se em flor durante o ano todo, exceto no período de seca (julho a agosto). Raramente apresenta murchamento e perda de folhas.

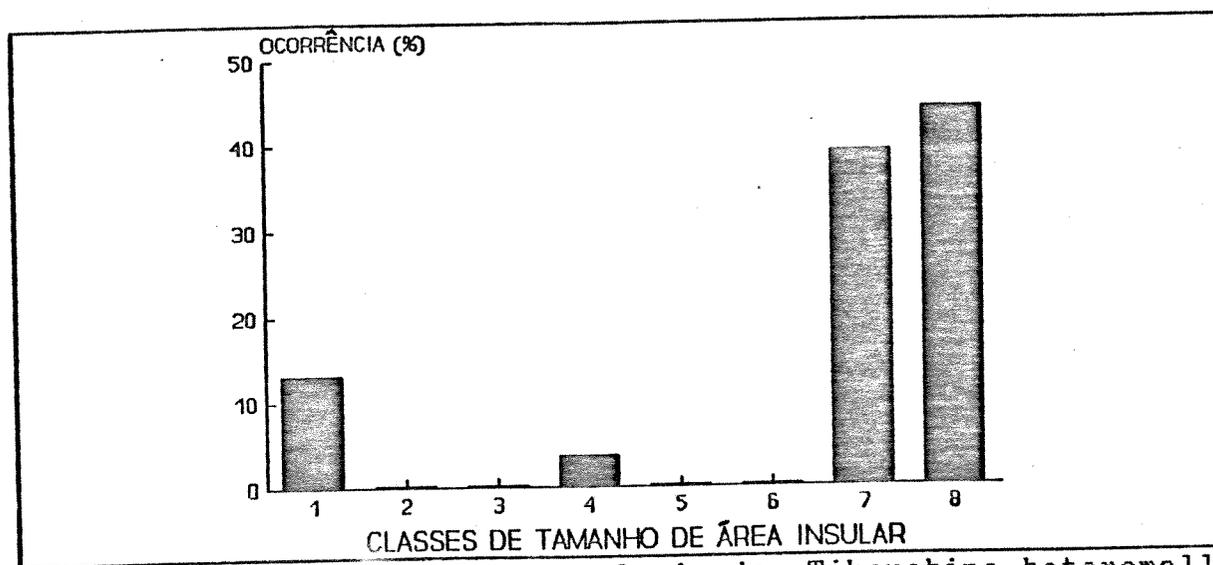


Figura 33 - Proporção de ocorrência de Tibouchina heteromalla nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha.

Tibouchina heteromalla

Nanofanerófita, ocorreu em ilhas de solo e associada às rochas deslocadas. Sua distribuição entre as classes de tamanho de ilha de solo amostradas se encontra representada no gráfico da figura 33. Apresenta murchamento durante o período de seca, acompanhado, em situações extremas de perda das folhas. Floresce o ano todo exceto durante a estação seca.

ORCHIDACEAEBrassavola tuberculata

Apresentou forma de vida epilítica ou epifítica atmosférica. Distribui-se sobre a rocha nua plana e em inclinações próximas a 90°, tendo sido encontradas como epífitas eventuais em Vellozia candida e Xerophyta plicata. No habitat epifítico foi encontrada em 9 ilhas de solo amostradas, que correspondiam às classes 4(7), 5(1) e 7(1). Não apresentou murchamento ou qualquer modificação na estrutura foliar durante períodos de seca. A floração foi observada durante todo o ano.

Cyrtopodium andersonii

Caméfita herbácea cespitosa, foi observada em ilhas de solo tendo ocorrido em 1 amostra pertencente à classe 8-9-10. Durante o período de seca ocorre perda de folhas, rebrotando à partir de pseudobulbos durante o período úmido. Floresce no período de setembro a novembro.

Epidendrum spp.

Caméfita suculenta, ocorre em ilhas de solo e em limites de outros tipos de vegetação com a rocha. Sua distribuição entre as classes de tamanho de ilhas de solo se apresenta no gráfico da figura 34. Foram observados períodos de floração em massa nos meses de outubro e maio.

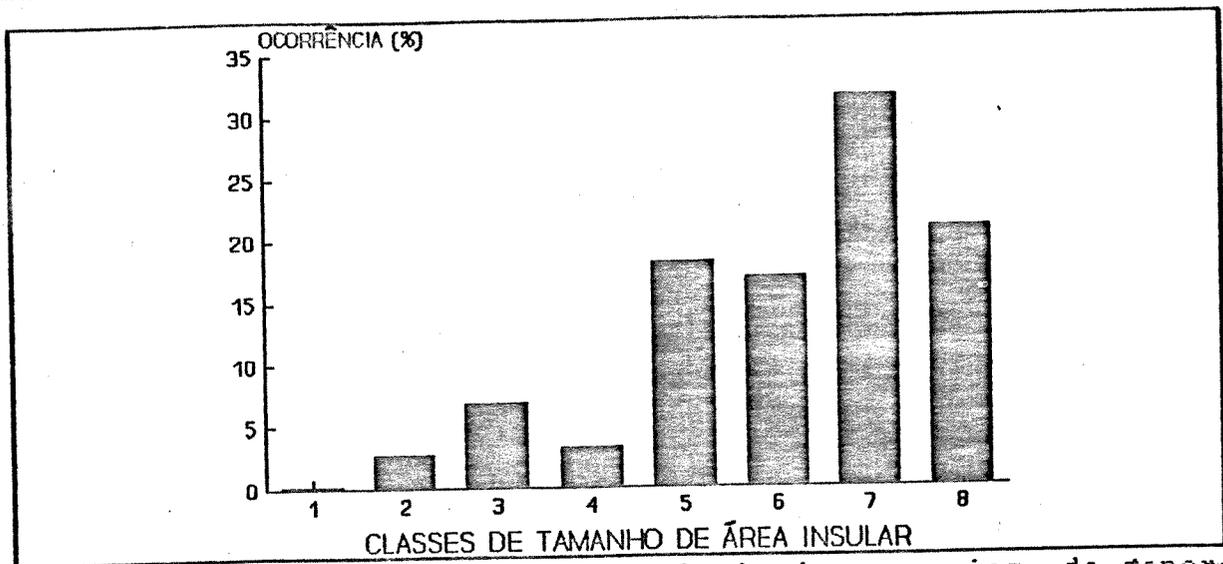


Figura 34 - Proporção de ocorrência de espécies do gênero Epidendrum nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha.

Prescottia sp.

Hemicriptófita escaposa rosetada. Os indivíduos observados ocorreram apenas em ilhas de solo sobre a rocha. Sua distribuição entre as classes de tamanho encontra-se representada no gráfico da figura 35. Apresentam murchamento durante o período seco, rebrotando a partir de meristemas próximos à superfície. Florescem no período de junho a setembro.

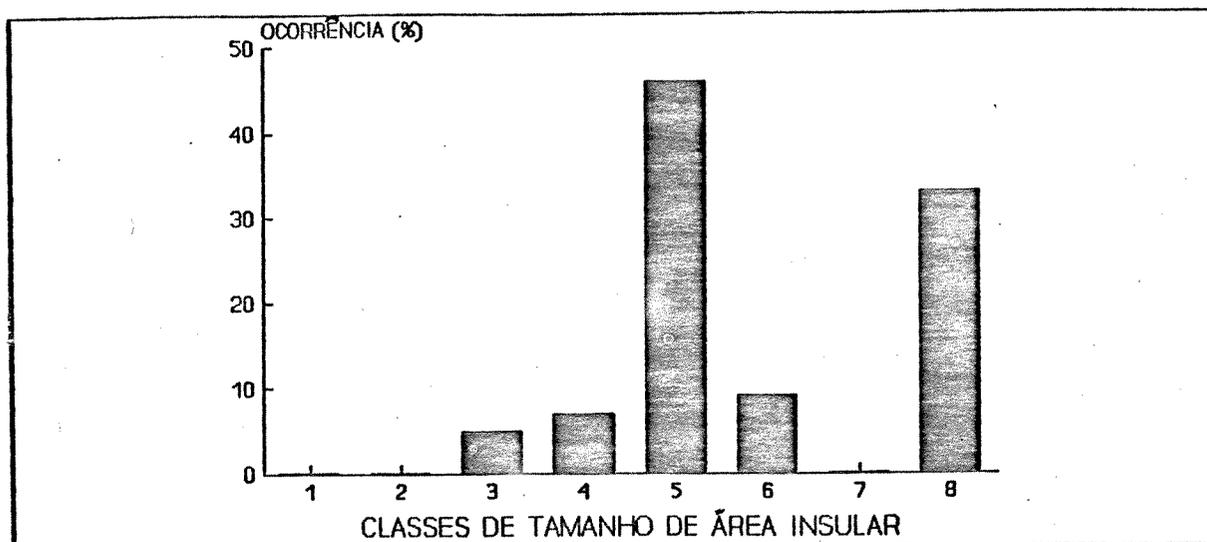


Figura 35 - Proporção de ocorrência de espécies do gênero Prescottia ao longo das classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha.

#### Pseudolaelia vellozicola

Epífita atmosférica ou epilítica (provavelmente acidental). Foi encontrada na forma epifítica em ilhas de solo, sendo sua distribuição representada no gráfico da figura 36. Apresenta

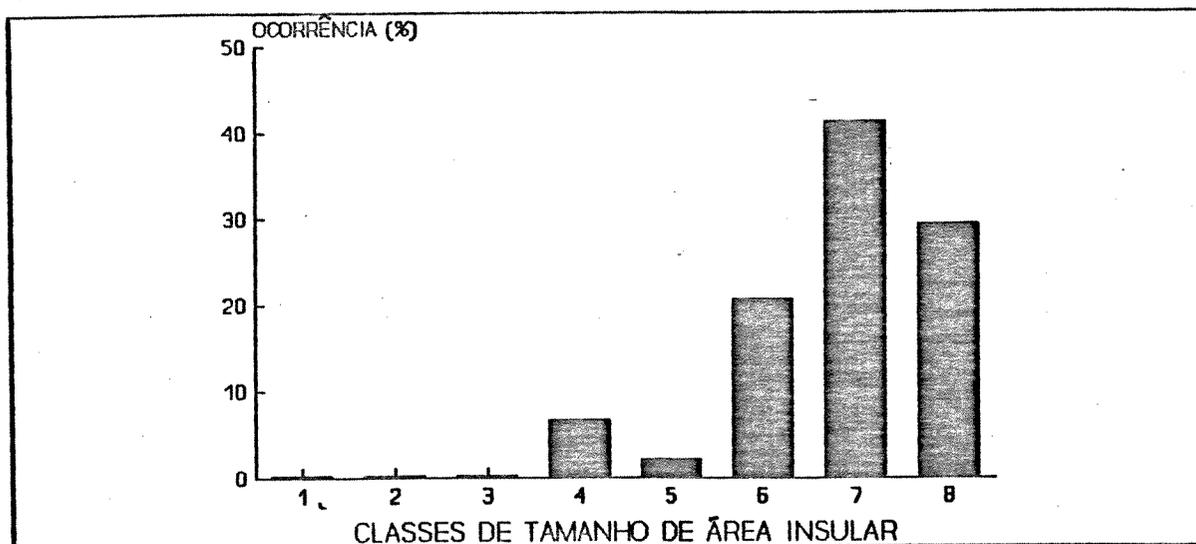


Figura 36 - Proporção de ocorrência de Pseudolaelia vellozicola entre as classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha (considerando o agrupamento em 10 classes).

murchamento do pseudobulbo e das folhas durante períodos de seca. Floresce de março a agosto. Suas forófitas mais freqüentes eram espécies da família Velloziaceae e plantas do gênero Trilepis.

#### POACEAE

##### Melinis minutiflora

Hemicriptófita reptante. Encontra-se em ilhas de solo, fissuras e áreas de vegetação queimada próximas da rocha. Foram evitadas na amostragem ilhas com sinais evidentes de perturbação, contudo esta espécie foi observada em 2 unidades aparentemente íntegras da classe de tamanho 7. A parte aérea senesce durante períodos secos, ocorrendo rebrotamento do rizoma no período favorável. Floresce no período de junho a julho.

##### Panicum maximum

Hemicriptófita. Esta espécie apareceu associada à queimadas em vegetação de solo profundo. Ilhas que apresentavam esta espécie foram excluídas da amostragem por mostrarem sinais de perturbação recente. Apresenta perda de folhas durante a seca com rebrotamento à partir de gemas próximas da superfície do solo.

##### Rynchelytrum repens

Hemicriptófita, ocorrem em fendas e ilhas de solo, principalmente de maior tamanho. Foram observadas em 5 amostras de ilhas pertencentes às classes 7(2) e 8-9-10(3). A parte aérea apresenta-se dessecada durante o período sem chuvas. Não foram observadas manifestações da estrutura foliar relacionadas à seca. Apresentou-se em estado fértil durante a primavera e o início do

verão.

### STERCULIACEAE

#### Walteria indica

Caméfitas subarborescente. Ocorreu em ilhas de solo e fendas, sendo encontrados 2 indivíduos nas classes de tamanho 7(1) e 8(1). Mostraram murchamento e perda de folhas durante períodos de seca prolongada. Apresentou-se em flor durante a primavera e o verão.

### POLYPODIACEAE

#### Microgramma vaccinifolium

Epífita. Foi observada sobre estruturas perenes de caméfitas e fanerófitas, mais freqüentemente sobre plantas lenhosas. Surgiu em 3 amostras de ilhas de solo das classes 6(1), 7(1) e 8(1). Não foram observados sinais de murchamento ou perda de folhas durante o período de seca. O estado fértil verifica-se durante todo o ano.

#### Polypodium loriceum

Hemicriptófita reptante. Encontra-se apenas em ilhas de solo, sob a sombra de outras plantas, tendo sido amostrado um indivíduo numa ilha da classe de tamanho 5. Observou-se flexão dos folíolos no sentido adaxial durante períodos de seca. Não foi observada perda de folhas durante a seca no campo, porém exemplares mantidos em dessecação no laboratório sofrem desfolhamento, sendo o rizoma capaz de rebrotar e produzir novas frondes. Mostrou-se em estado fértil durante todo o ano.

PORTULACACEAE

Portulaca hirsutissima, Portulaca sp.2 e Talinum sp.

As espécies do gênero Portulaca encontradas são caméfitas suculentas. Ocorreram apenas em ilhas de solo, sendo mais freqüentes em unidades degradadas, distribuindo-se sempre na borda ou em solo raso. Ocorreram em 3 ilhas de solo amostradas, pertencentes às classes 4(1), 5(1) e 7(1).

Talinum apresenta hábito geofítico, ocorrendo nos mesmos habitats de Portulaca, instalando-se também em fendas. Não foi observado em nenhuma unidade de ilha de solo amostrada. Ambas espécies apresentam-se em flor durante todo o verão. Ocorrendo murchamento e perda de folhas nos períodos de seca prolongado, rebrotando quando a disponibilidade hídrica do solo era normalizada.

PTERIDACEAE

Doryopteris collina e Doryopteris sp.2

Caméfitas higroscópicas, ocorrendo à sombra de pedras deslocadas e na borda de ilhas de solo grandes. Sua distribuição ao longo das classes de tamanho está representada no gráfico da figura 37. As folhas apresentam enrolamento sobre a face adaxial durante os períodos secos, sem mostrar descoloração, recuperando-se após a re-hidratação.

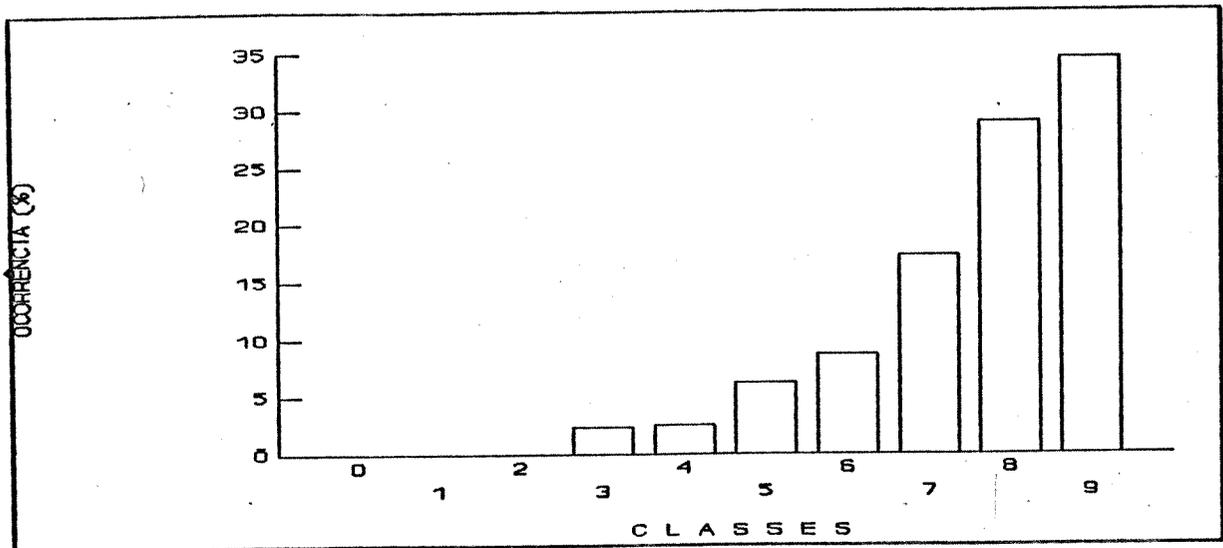


Figura 37 - Proporção de ocorrência de espécies do genero Doryopteris nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha.

### SCHIZAEACEAE

#### Anemia villosa; A.elegans

Caméfitas higroscópicas. Ocupam geralmente bordas de ilhas de solo grandes onde recebem predominantemente radiação difusa e filtrada pela vegetação insular (umbrófilas). Foram observadas em 8 ilhas amostradas pertencentes às classes de tamanho 5(1), 7(3) e 8-9-10(4). Apresentam enrolamento de folhas sem descoloração durante os períodos secos, recuperando a forma normal após as chuvas. O estado fértil foi observado de setembro a dezembro.

### SELAGINELLACEAE

#### Selaginella convoluta

Hemicriptófita higroscópica. Ocorrem em ilhas de solo e sob pedras deslocadas. Sua distribuição entre as classes de tamanho de ilhas de solo está representada no gráfico da figura 38.

Apresenta enrolamento de folhas sem perda de pigmentos, recuperando a aparência normal quando re-hidratada. Não foi observada em estado fértil.

### Selaginella selowii

Caméfito higroscópico, ocorre apenas em ilhas de solo rasas ou na borda de ilhas maiores, apresentou-se capaz de se estabelecer na fina crosta de algas azuis sobre a rocha, constituindo-se na planta vascular "pioneira" das áreas onde

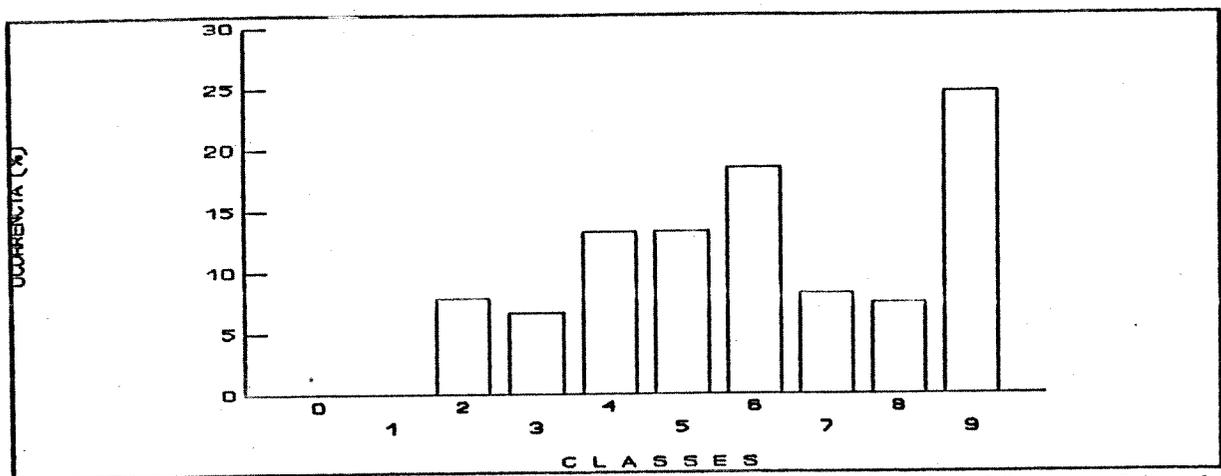


Figura 39 - Proporção de ocorrência de Selaginella selowii entre as classes de tamanho das ilhas de solo sobre a rocha (considerando-se 10 classes de tamanho).

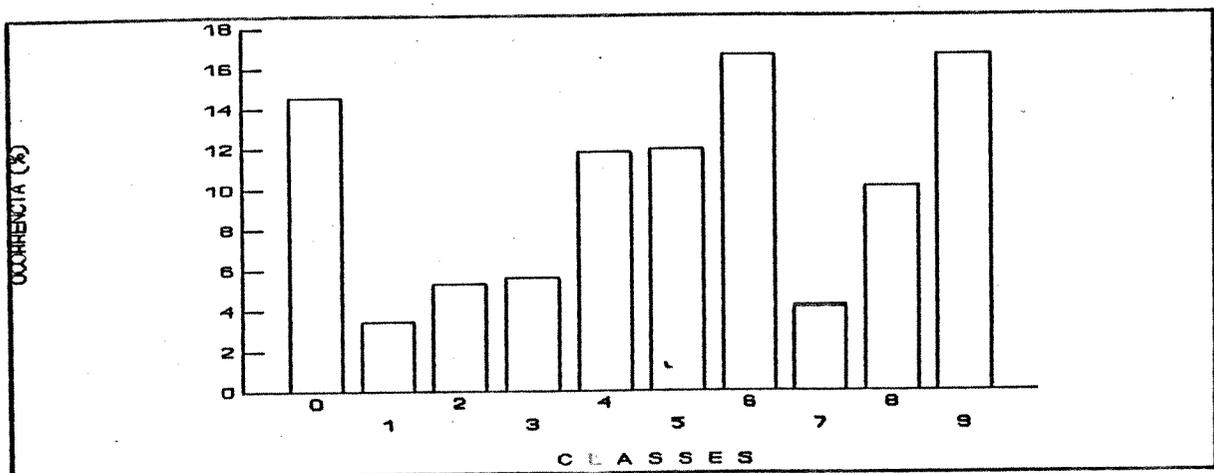


Figura 38 - Proporção de ocorrência de Selaginella convoluta nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha.

---

ocorre. Sua forma de distribuição entre as classes de tamanho de ilha de solo encontra-se representada no gráfico da figura 39. Apresenta comportamento semelhante a S.convoluta no período seco, ocorrendo contração e enrijecimento dos tecidos sem mudanças de coloração. Apresenta-se no estado fértil durante todo o ano.

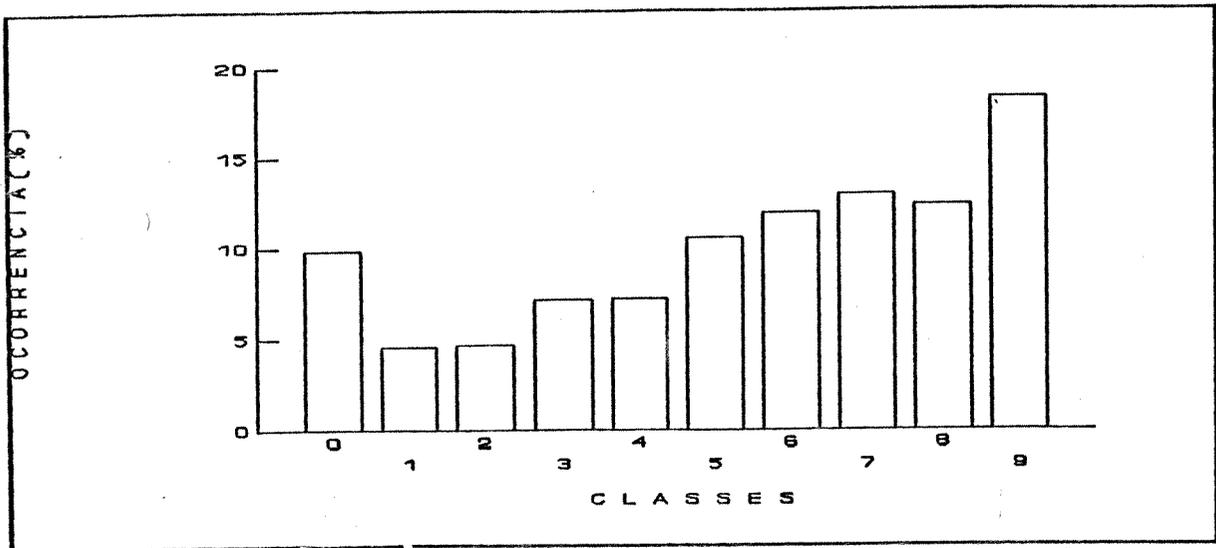


Figura 40 Proporção de ocorrência espécies da família Velloziaceae nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha.

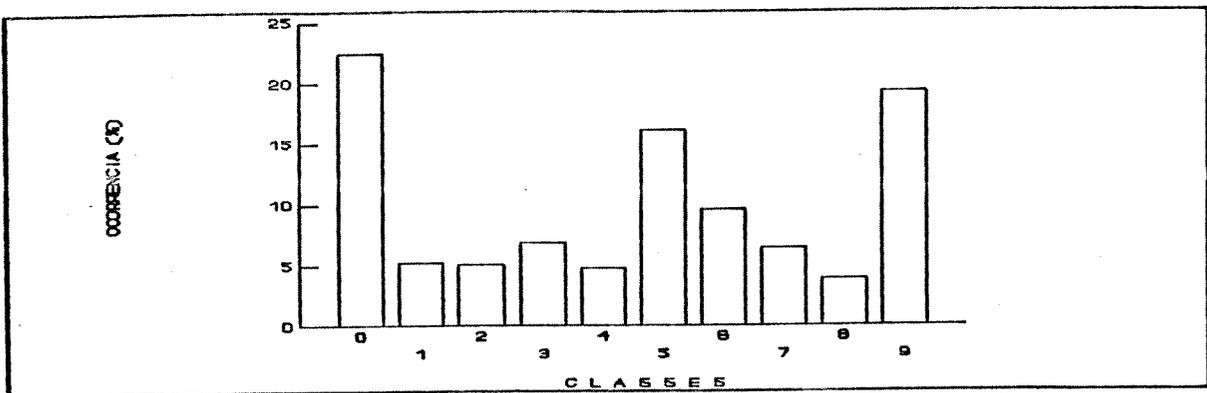


Figura 41 - Proporção de ocorrência de *Pleurostima purpurea* nas classes de tamanho das ilhas de solo sobre a rocha.

### VELLOZIACEAE

Todas espécies encontradas pertencentes a esta família apresentaram comportamento semi-higroscópico. Ocorrem em todas as áreas rupestres pouco perturbadas, ocupando solos pouco profundos, sejam pequenas ilhas ou bordos de ilhas maiores e ilhas florestais. A distribuição geral entre as classes de tamanho de ilhas de solo encontra-se no gráfico da figura 40. As

espécies dos gêneros Vellozia e Xerophyta apresentaram em geral um período de floração definido, enquanto Pleurostima apresentou-se neste estado em curtos períodos durante todo o ano. São facilmente observáveis plântulas de todas as espécies junto aos adultos e em pequenas quantidades de solo. Todas as espécies observadas mostraram enrolamento ou dobramento da lâmina foliar no sentido da largura durante períodos de seca, acompanhados de descoloração. A recuperação da cor e da forma seguia-se à re-hidratação do solo.

Pleurostima fanniei; P. purpurea; P. seubertiana e P. spectabilis.

Apresentaram forma de vida hemicriptofítica reptante semi-higroscópica. Distribuem-se sobre a rocha formando ilhas-touceiras ou apresentam-se junto a outras ilhas em indivíduos isolados (P. spectabilis). A forma de distribuição de P. fanniei, P. purpurea e P. seubertiana está representada respectivamente nos gráficos das figuras 41, 42 e 43. P. spectabilis ocorre apenas na área de Monte Agá-Piúma (ES).

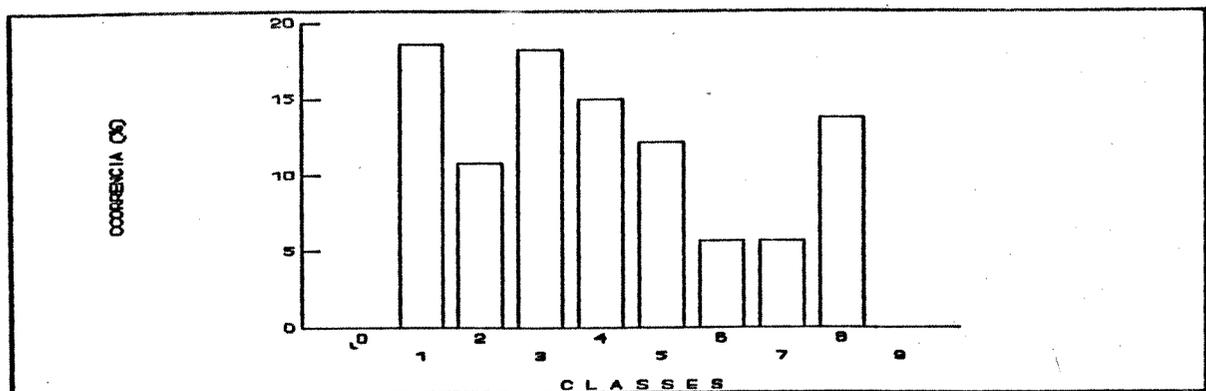


Figura 42 - Proporção de ocorrência de Pleurostima fanniei nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha.

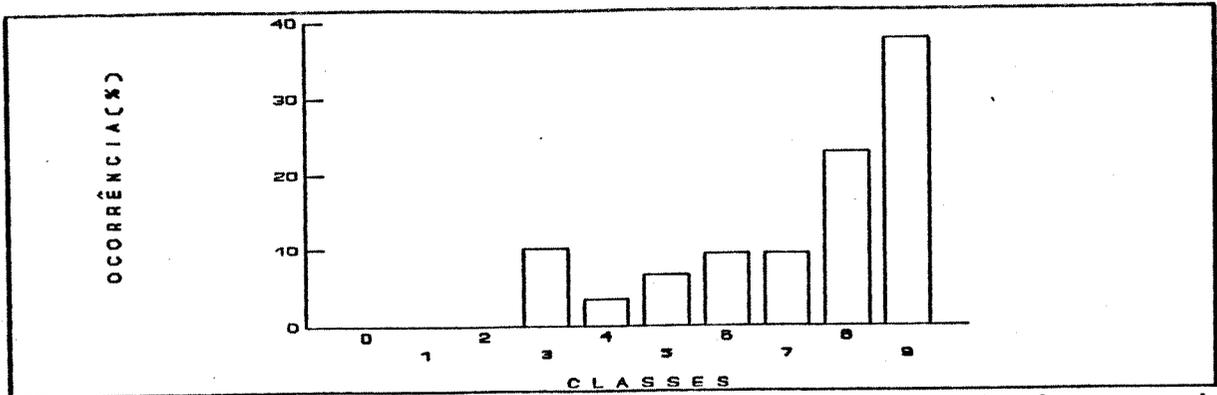


Figura 43 - Proporção de ocorrência de Pleurostima seubertiana entre as classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha (considerando o agrupamento em 10 classes).

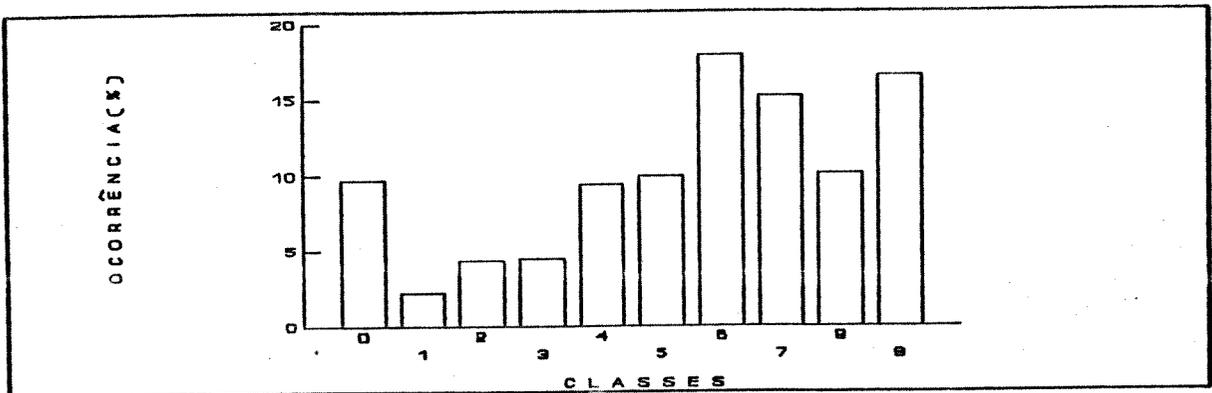


Figura 44 - Proporção de ocorrência de Vellozia candida nas classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha.

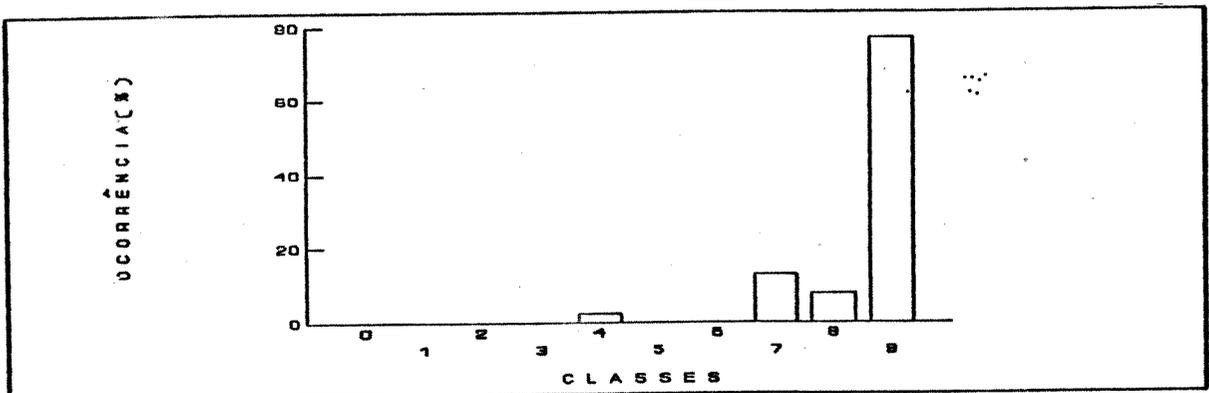


Figura 45 - Proporção de ocorrência de Vellozia crassicaulis entre as classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha (considerando 10 grupos).

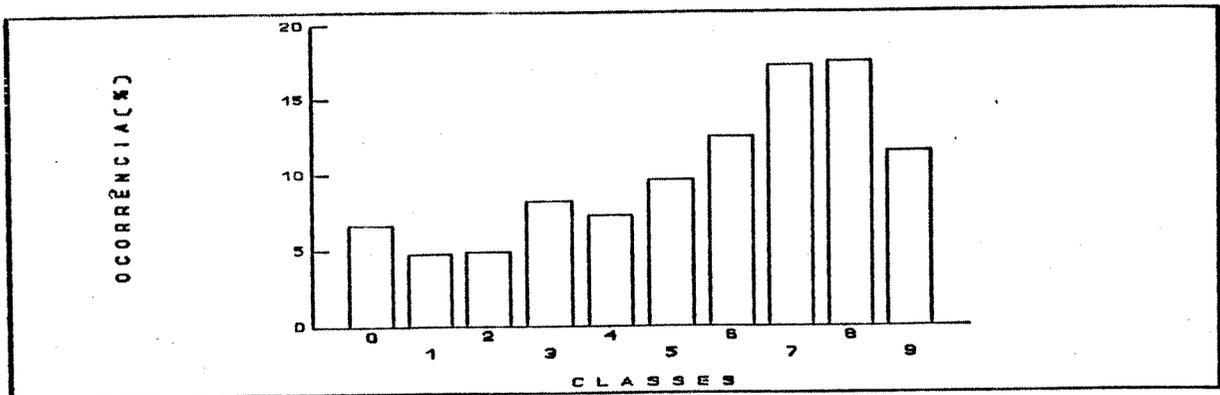


Figura 46 - Proporção de ocorrência de Xerophyta plicata entre as classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha (10 classes).

Vellozia candida; V. crassicaulis; V. variegata e Xerophyta plicata são caméfitas semi-higroscópicas. Ocorrem em ilhas de solo e limites de outros tipos de vegetação com a rocha. A distribuição de Vellozia candida, V. crassicaulis e Xerophyta plicata entre as classes de tamanho de ilhas sobre a rocha encontram-se representadas respectivamente nos gráficos das figuras 44, 45 e 46. V. variegata ocorreu em apenas uma ilha amostrada, pertencente à classe de tamanho 8-9-10.

Evidências de Tolerância à Dessecação :

As evidências da presença de tolerância à dessecação em espécies com o comportamento típico encontram-se resumidas nas tabelas 6 e 7).

Tabela 6 Resumo das observações relacionadas à tolerância à dessecação nas espécies com sinais típicos ({+}=apresentou; {-}=não apresentou; {?}= não observado).

ESPÉCIE	DSH>85% NO CAMPO	PERDA DE COR	SOBREVIVÊNCIA PLÂNTULAS à 10% U.R.	RECUPER. FOLIAR à 10% U.R.
<u>Anemia villosa</u>	+	-	?	+
<u>Anemia elegans</u>	+	-	?	+
<u>Doryopteris collina</u>	+	-	?	+
<u>Hemionitis tomentosa</u>	+	-	?	+
<u>Pleurostima purpurea</u>	+	+	100%	+
<u>P.fanniei</u>	+	+	100%	?
<u>P.seubertiana</u>	+	+	<100%	+
<u>Selaginella sellowii</u>	+	-	100%	+
<u>S.convoluta</u>	+	-	100%	+
<u>Trilepis lhotzkiana</u>	+	+	100%	+
<u>Trilepis microstachya</u>	?	+	100%	?
<u>Vollozia candida</u>	+	+	100%	+
<u>V.crassicaulis</u>	+	+	100%	+
<u>V.variegata</u>	+	+	<100%	+
<u>Xerophyta plicata</u>	+	+	100%	+

Doryopteris collina, Hemionitis tomentosa, Anemia villosa e A.elegans.

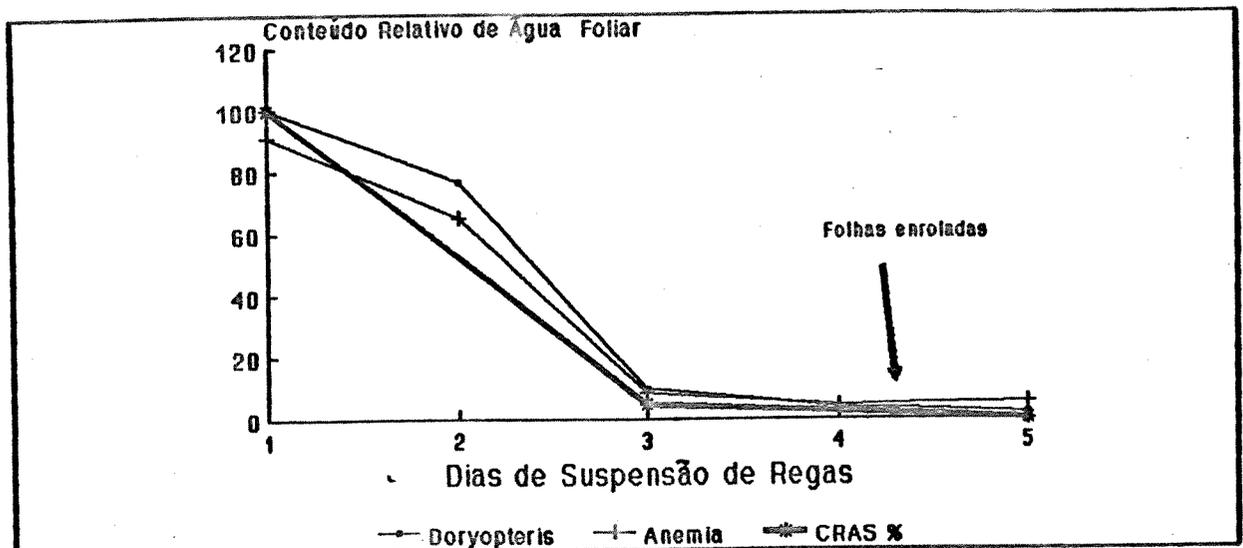
Nestas espécies, a indicação da presença de tolerância à dessecação foi o enrolamento das folhas, que, na Doryopteris se dava em direção à face adaxial e em Anemia e Hemionitis ocorria na direção abaxial. Estas espécies não apresentaram mudanças de cor durante a dessecação, o que indica a presença de homeoclorofilia. A recuperação ao estado dessecado foi observada

**Tabela 7** - Teste de tolerância à dessecação em plântulas. Porcentagem de indivíduos sobreviventes a 10% de UR e sob atmosfera saturada (controle).

ESPECIE	Núm. de amostras		Sobrevivência(%)	
	10%;Cont.	10%UR	10%UR	CONTROLE(100%)
<u>Pleurostima purpurea</u>	33;100	. 100%	. . 45%	
<u>P.seubertiana</u>	20;17	. 100%	. . 100%	
<u>P.fanniei</u>	36;50	. 100%	. . ***	
<u>Trilepis lhotszkyana</u>	93;97	. 100%	. . 53.61%	
<u>T.microstachya</u>	30;27	. 100%	. . 100%	
<u>Vellozia candida</u>	145;56	. 97%	. . 30%	
<u>V.crassicaulis</u>	80;120	. 95%	. . 100%	
<u>V.variegata</u>	100;100	. 55%	. . 15%	

\*\*\* - Danificadas por fungo.

apenas em folhas desenvolvidas jovens e folhas em desenvolvimento, as folhas senescentes não readquirem a aparência normal, tornando-se pardacentas e enroladas quando re-hidratadas. No campo, folhas de Doryopteris sp. no estado dessecado apresentaram um CRA que variava entre 17.78 e 2.49 ( $x = 7.358 \pm 3.312$ ;  $n = 40$ ). Em Anemia a aparência dessecada era relacionada



**Figura 47** - Equilíbrio do conteúdo de água foliar com o solo em plantas envasadas de Anemia sp. e Doryopteris sp.. CRAS - conteúdo relativo de água do solo.

à um CRA de 0.26% a 9.72% ( $\bar{x} = 4.810 \pm 2.616$ ;  $n = 15$ ). Em plantas envasadas foi observado o equilíbrio com o solo conforme o gráfico da figura 47. Hemionitis foi observada durante períodos de seca apresentando folhas enroladas e endurecidas sendo que as frondes neste estado apresentavam recuperação após as chuvas.

#### Salaginella sellowii e S.convoluta

Estas espécies apresentaram o comportamento "revivescente" típico, contraindo sua estrutura durante períodos de seca. Estas espécies foram encontradas sempre em locais expostos à radiação solar direta. S.sellowii e S.convoluta diferem quanto ao hábito do esporófito. S.convoluta apresenta-se em touceiras que se formam a partir do crescimento de meristemas próximos à superfície do solo. A estrutura fotossintetizante emerge do solo e ramifica-se de forma ereta. Durante o período seco enrola-se da extremidade ao "pecíolo" na direção abaxial. O enraizamento se dá entre pedregulhos ou em "ilhas" de solo compacto firmemente aderidas à rocha, neste caso, o substrato é um emaranhado denso de raízes esclerificadas.

S.sellowii apresenta um hábito rasteiro, sendo as folhas distribuídas ao longo do eixo de crescimento. O substrato em "ilhas" homogêneas constitui-se de uma camada do solo de menos de 5 mm de espessura. Durante o período seco, as micrófilas se curvam no sentido adaxial, comprimindo-se ao caule. A região próxima do ápice vegetativo se apresenta ligeiramente elevada

enquanto o caule a 2 ou 3 cm abaixo é paralelo à superfície. Ocorre a produção de raízes adventícias em toda extensão do caule, "sustentando" este à distancia aproximada de 2cm da rocha. Raízes com pêlos absorventes surgem apenas quando o substrato apresenta-se úmido, tornando-se esclerificadas durante o período seco. Aparentemente, estas espécies diferem no tempo durante o qual as "folhas" permanecem hidratadas após a chuva. S.sellowii apresentou um tempo de hidratação aproximado de 2 horas (gráfico da figura 48,B) sendo que o processo de desidratação de ramos ocorria aproximadamente no mesmo tempo (gráfico da figura 48,A). S.convoluta apenas se apresentou em estado dessecado durante períodos de seca de mais de uma semana (10 a 11 dias aprox.) na área BA (Itanhangá-RJ). No estado dessecado em campo S.sellowii apresentou um conteúdo relativo de água entre 0.0 (< 0.01%) e 13.8% ( $\bar{x} = 2.448 \pm 3.314$ ;  $n = 45$ ) enquanto S.convoluta dessecada, no mesmo local apresentava um CRA entre 19.29 e 0.0%(< 0.01%).

Em ambas espécies se verificou conservação de clorofila no estado dessecado.

#### Trilepis lhotzkiana e T.michrostachya

Estas espécies constituem-se nas angiospermas mais freqüentemente observadas em estado dessecado no campo. A dessecação foi caracterizada pelo enrolamento da lâmina foliar a partir dos bordos no sentido abaxial. Durante a dessecação

ocorriam mudanças na coloração, que passava de verde a amarelo-alaranjada. A recuperação verificava-se rapidamente após a chuva, sendo alcançada inicialmente a forma normal e em seguida a coloração verde. T.lhotzkiana e T.michrostachya diferem quanto ao porte e algumas características do hábito de crescimento.

T.lhotzkiana apresenta-se em touceiras formando "ilhas" onde é a única espécie constituinte ou tende a distribuir-se na borda de ilhas onde são encontradas outras espécies. As folhas senescentes permanecem no caule, constituindo a maior parte do volume da "touceira". Os indivíduos crescem estendendo-se para fora da "ilha", desta forma o caule envolvido por restos foliares torna-se decubente e se apresenta exposto nas plantas mais velhas, servindo de suporte a epífitas (Briófitas e Pseudolaelia vellozicola ). A manifestação de tolerância à

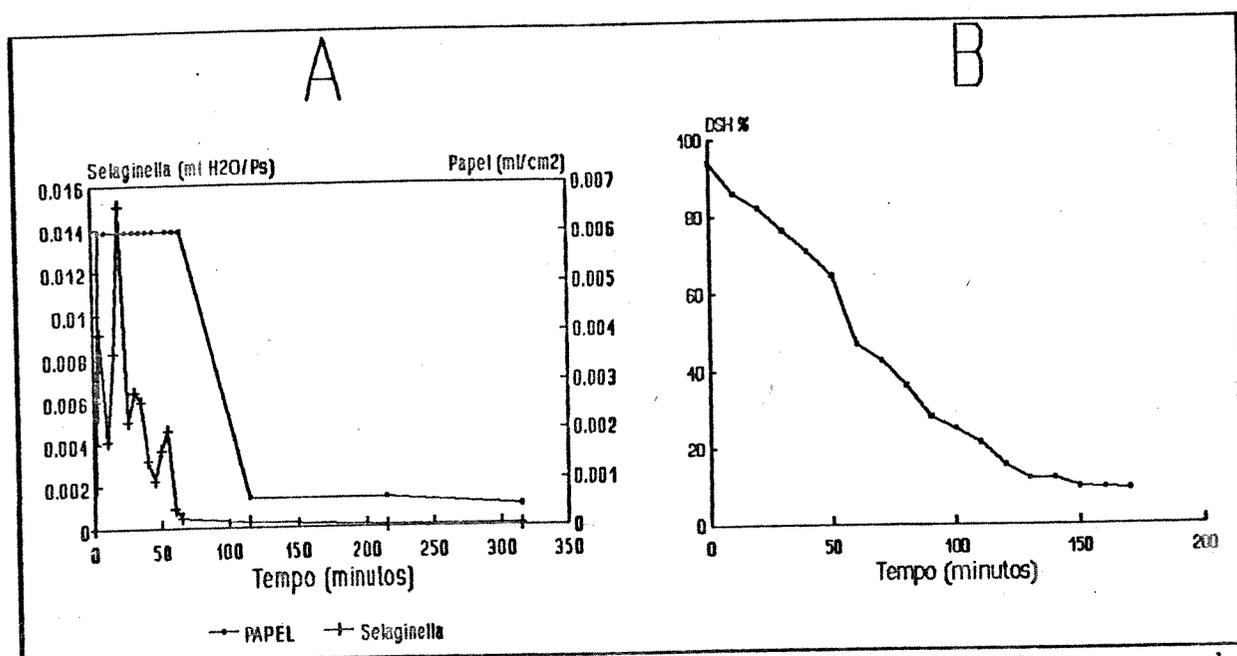


Figura 48 - Dessecação (A) e re-hidratação (B) de ramos de S.sellowii.

dessecação acompanhada de peciloclorofilia em T.lhotzkiana foi observada em plantas instaladas em ilhas de solo (gráfico da figura 49). Foram quantificados o conteúdo relativo de água de secções foliares (CRA), o conteúdo relativo de água do conjunto solo-planta (referido como conteúdo relativo de água do solo; CRAS) e o conteúdo relativo de clorofila (clorofila total; CRC). No campo, plantas de T.lhotzkiana com aparência desidratada apresentaram um conteúdo relativo de água aproximado de 7 % e um conteúdo de clorofila máximo de 220.0 e um mínimo de 0.0  $\mu\text{g/gPs}$ . Plântulas submetidas a 10% U.R. durante o período de 1 mês apresentaram 100% de recuperação (56 plântulas). Adultos e plântulas submetidos à dessecação no laboratório apresentaram a extremidade distal das folhas lesada, no entanto a área não recuperada representava menos que 1/3 da extensão da bainha.

Plantas de T.michrostachya apresentaram-se menores que T.lhotzkiana, com folhas mais curtas, formando rosetas de 3,5 a 4,0 cm de diâmetro. Os ápices se apresentam densamente agrupados formando "almofadas". No campo esta espécie foi observada formando ilhas pequenas além de se situarem estritamente na borda de ilhas grandes. Restos foliares permanecem no caule da mesma forma que em T.lhotzkiana, contribuindo para o volume da "ilha". A capacidade de tolerar a dessecação foi verificada em plântulas expostas a 10% UR durante 30 dias, observando-se a recuperação de 100% dos indivíduos (n=36).

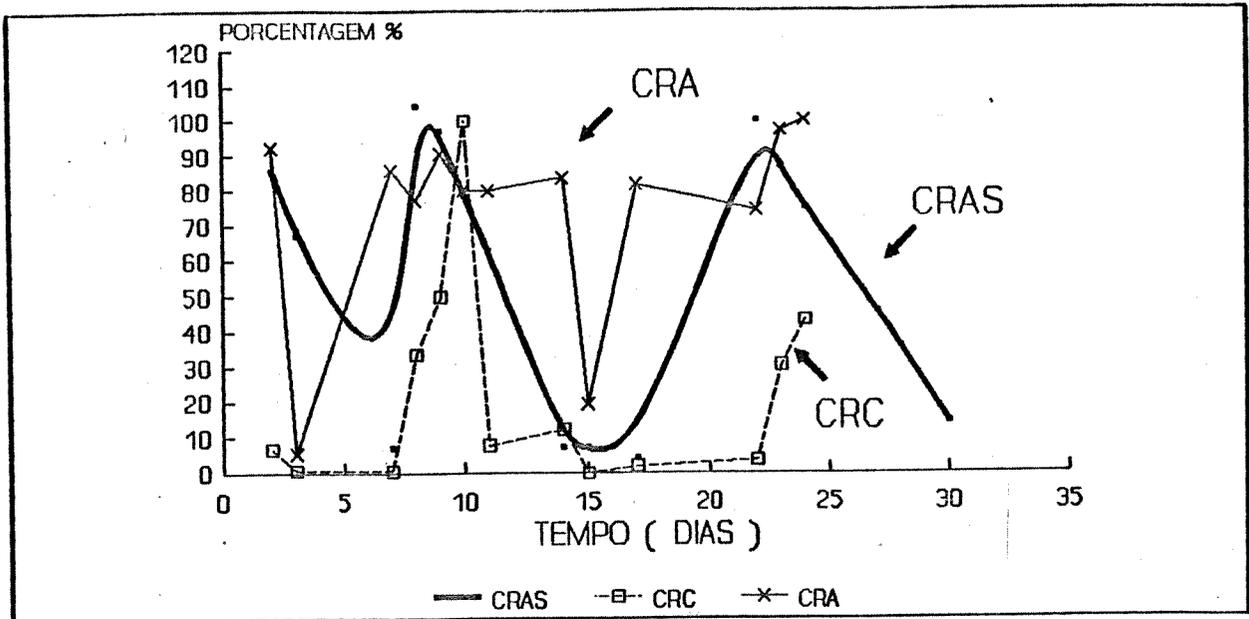


Figura 49 - Dessecação de *Trilepis lhotszkiana*. CRAS - Conteúdo relativo de água do solo; CRA - Conteúdo relativo de água foliar; CRC - Conteúdo relativo de clorofila.

### VELLOZIACEAE

Todas as espécies pertencentes a esta família apresentaram características de tolerância à dessecação e peciloclorofilia, ocorrendo diferenças no hábito e em algumas características do habitat.

#### Subfamília Barbacenioidae

##### *Pleurostima purpurea*

O caule apresenta-se decubente, conservando restos da bainha foliar, o que constitui boa parte da "ilha" de vegetação ocupada pela planta. Indivíduos de *P. purpurea* constituem "ilhas" inteiras, completamente expostas à radiação ou distribuem-se na borda de ilhas grandes em locais levemente sombreados. Populações podem ser encontradas na borda de calhas de escoamento de água

da chuva e nascentes em meio à rocha. Plântulas foram observadas em bordas de ilhas e em pequenos acúmulos de solo em irregularidades da rocha. Durante o processo de dessecação ocorre enrolamento da bainha foliar, de forma semelhante a *T. lhotzkiana*, seguido de mudanças na coloração, passando de verde a amarelo. A recuperação dá-se em seguida à hidratação do solo, ocorrendo uma recuperação da forma foliar seguida da reaquisição gradativa da cor verde (ocorre em "manchas"). A tolerância à dessecação foi observada em unidades de solo e planta, estabelecendo-se a relação entre o conteúdo de água do solo, déficit de saturação e conteúdo de clorofila. Ilhas de *P. purpurea* podiam ser continuamente submetidas à dessecação e re-hidratação, mostrando padrões de variação do estado de hidratação foliar e conteúdo de clorofila recorrentes (gráfico da figura 50). No campo, estas

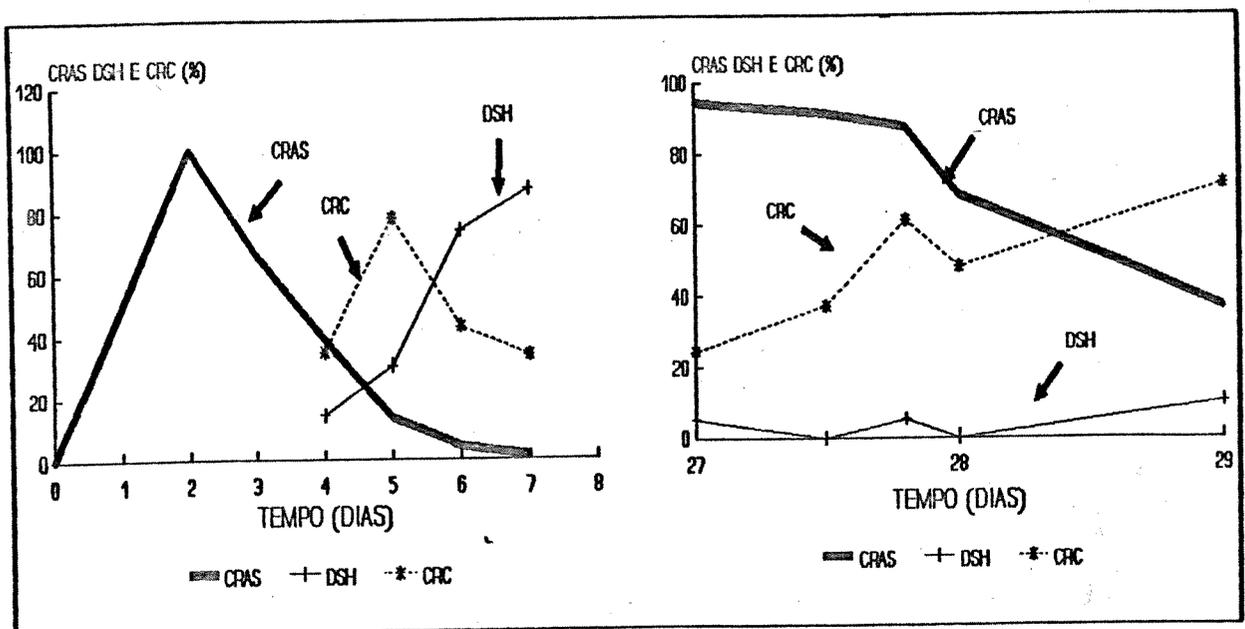


Figura 50 - Relação entre o conteúdo relativo de água do solo e características de hidratação (DSH) e conteúdo de clorofila foliar. Testes em uma "ilha" contendo *P. purpurea*

variações se apresentaram relacionadas com a frequência de precipitação, sendo que o tempo de seca necessário para induzir o estado dessecado dependia do tamanho da ilha de solo e da posição relativa da planta dentro da unidade. A variação no déficit de saturação e no conteúdo de clorofila correspondentes ao estado "verde" e dessecado são apresentadas na tabela 8. Observou-se sobrevivência de 100% das plântulas submetidas ao equilíbrio com o ar de 10%U.R. Plântulas desenvolvidas em umidade saturada como controle apresentaram-se freqüentemente atacadas por fungos.

Tabela 8 - Déficit de saturação foliar (DSH) e conteúdo absoluto de clorofila (em microgramas por grama de peso seco{Ps}) em P. purpurea no estado verde e dessecado, em campo.

ESTADO	DSH	Cont. de Clorofila
Verde	0,0% ( $\leq 0,4\%$ )	$\approx 18136.22 \mu\text{g/gPs}$ .
Dessecado	100% ( $\geq 98.0\%$ )	0.0 ( $< 67.04$ ) $\mu\text{g/gPs}$

### Pleurostima fanniei

Esta espécie apresentou um hábito semelhante a P. purpurea, possuindo, contudo, folhas mais largas e curtas. Não foi observada constituindo ilhas de solo e planta muito pequenas (talvez pelo próprio porte). Indivíduos jovens foram observados em solo raso numa área queimada e em ranhuras na rocha. 100% das plântulas submetidas à 10% de UR apresentaram-se recuperadas (n=36). A peciloclorofilia foi observada em folhas destacadas no

estado dessecado e recuperadas no laboratório.

Pleurostima seubertiana

P.seubertiana mostrou um hábito de crescimento distinto das outras espécies deste gênero, possuindo folhas delgadas e curtas e caule decubente com grandes entrenós. Desta forma, embora as folhas fossem persistentes, sua disposição na estrutura da planta não permitia a superposição, não produzindo aumento da espessura do caule e do volume da ilha de solo. Ao contrário de outras do gênero, esta espécie não se apresentou formando ilhas de solo homogêneas, localizando-se predominantemente na borda de ilhas grandes.

Tabela 9 - Deficite de saturação foliar (DSH) e conteúdo de clorofila em folhas de P.seubertiana coletadas no estado dessecado e submetidas a 10% UR. Recuperadas e não recuperadas.

CONDIÇÃO	DSH Inicial	Cont.Clorof( $\mu\text{g/gPs}$ ).
Campo	95.29 $\pm$ 2.70	24.37 $\pm$ 24.11
Recuperada do Campo	95.25 $\pm$ 0.80	338.79 $\pm$ 135.29
Submetida a 10%UR	94.43 $\pm$ 3.78	18.92 $\pm$ 29.74
Recup. de 10% UR	94.23 $\pm$ 0.39	372.97 $\pm$ 186.37

(n = 6)

Foi observada em estado dessecado no ambiente, apresentando folhas dobradas na direção adaxial. Neste estado apresentava coloração amarelo-castanha, evidenciando modificações no conteúdo de clorofila. A partir destas evidências, secções foliares foram

examinadas quanto ao conteúdo de clorofila no estado dessecado e quanto à capacidade de resistir ao equilíbrio com umidade relativa de 10% durante 30 dias. Os resultados encontram-se representados na tabela 9. Plântulas submetidas ao equilíbrio com atmosfera de 10% durante 30 dias apresentaram sobrevivência de 40% (n=28).

#### Subfamília Vellozioideae

##### Vellozia candida

A espécie em questão, assim como outras do mesmo gênero, diferiu das pertencentes à subfamília Barbacenioidae pelo hábito ereto e por apresentar abscisão foliar, sendo que apenas as bainhas foliares permaneciam no caule. O crescimento de raízes adventícias, que percorrem o caule a partir de cada axila foliar contribui para a maior parte do volume do "tronco", que alcança a altura de 1.50 m em plantas adultas (IT-Itacoatiara (RJ)). V.candida foi encontrada em ilhas de solo pequenas, e borda de ilhas grandes. Em todos os locais esta espécie aparecia freqüentemente associada a Trilepis lhotzkiana. V.candida apresentou durante períodos secos, enrolamento das folhas na direção da face adaxial, acompanhado de descoloração, passando de verde-escura a amarelo-creme. O processo de dessecação e perda de clorofila foi observado em uma ilha de solo contendo alguns indivíduos, submetida à desidratação e re-hidratação sucessivas. A relação entre o CRAS e as características de hidratação foliar e conteúdo de clorofila estão representados no gráfico da figura

51 (CRCL - conteúdo relativo de clorofila-média de 5 amostras). Em campo, *V.candida* apresentou uma oscilação comparável na hidratação foliar e no conteúdo de clorofila relacionado com o conteúdo de água no solo, conforme a tabela 10.

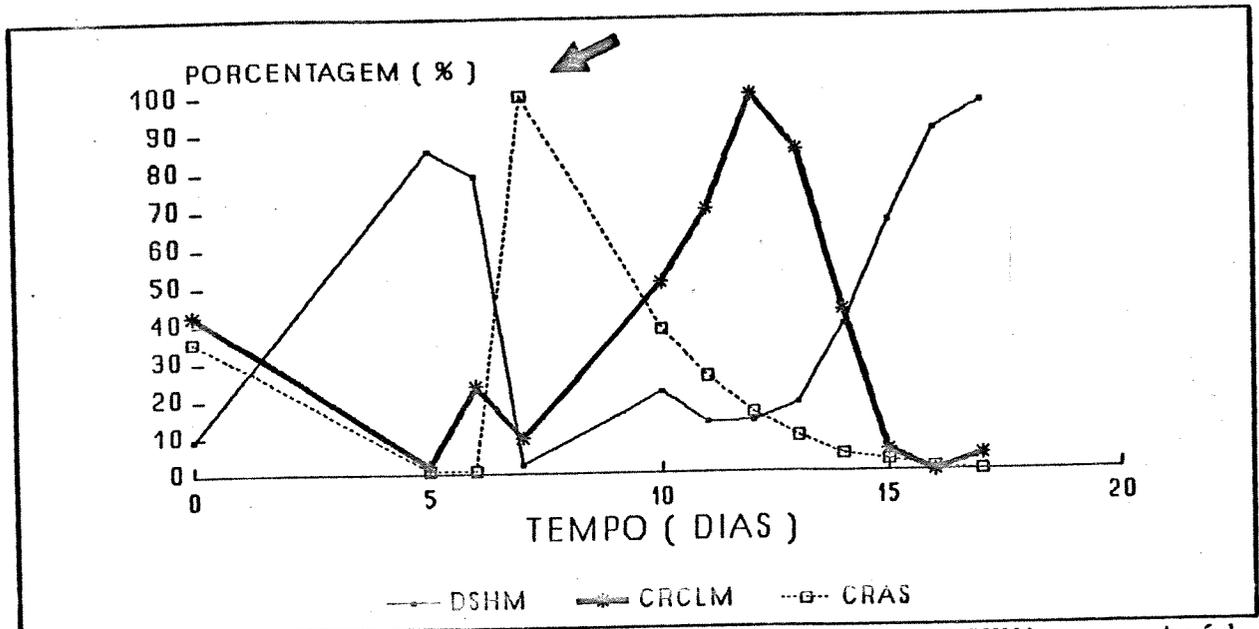


Figura 51-Variação no déficit de saturação (DSHM) e conteúdo relativo de clorofila (CRCLM) de folhas em *V.candida* em relação ao conteúdo relativo de água do solo (CRAS). Seta-ponto de rehidratação.

### Vellozia crassicaulis

*V.cassicaulis* apresentou um hábito de crescimento ereto semelhante a *V.candida*, diferindo desta e das demais espécies deste gênero pela cobertura massiva de restos foliares que permaneciam em torno do caule. As folhas apresentavam-se cobertas de cera e mostrando uma coloração azul-esverdeada. Indivíduos adultos ocorriam principalmente na borda de ilhas de solo com vegetação maciça, não tendo sido observada em ilhas pequenas ou em agrupamentos muito abertos. Durante o período seco

Tabela 10 - V.candida, estado das folhas no campo. CAS% - conteúdo de água do solo em % do peso seco; CRA - conteúdo relativo de água foliar; Clorof.- conteúdo de clorofila por Peso seco (Ps) de folha (máximos e mínimos entre 30 valores)

Estado	CAsolo%	CRA%	Clorof. $\mu$ /gPs
Verde	44.61	100.00	5563.89
Dessecado	1.41	0.00	0.00

V.crassicaulis apresentou enrolamento das folhas de forma semelhante a V.candida, ocorrendo concomitantemente mudanças de coloração, quando, então, a folha passava de verde-azulado a amarelo. Esta variação de cor e sua relação com o conteúdo de clorofila e déficit de saturação foram observados em amostras de folhas (Tabela 11). Foi observado 100% (n=36) de sobrevivência em plântulas submetidas à dessecção sobre CaCl<sub>2</sub> (10% UR) durante 30 dias.

#### Vellozia variegata

Tabela 11 - V.crassicaulis: estado de hidratação e conteúdo de clorofila de folhas colhidas em estado dessecado no campo e submetidas ao equilíbrio com o ar a 10% UR.

Condição	DSH Inicial	Cont.Clorof. $\mu$ g/gPs
Campo	87.43 $\pm$ 2.19	183.22 $\pm$ 241.41
Recuperada do Campo	87.73 $\pm$ 1.82	690.46 $\pm$ 237.30
Submetida a 10%UR	99.93 $\pm$ 0.14	0.00 $\pm$ 000.00
Recup. de 10% UR	99.92 $\pm$ 0.13	2078.71 $\pm$ 326.35

n = 8

Esta espécie apresentou o menor porte entre as encontradas neste gênero, possuindo folhas estreitas e curtas e com caule mais fino. As folhas apresentavam abscisão a uma certa distância do ápice, restando as bainhas foliares em torno do caule. Sua distribuição ocorria exclusivamente na borda de ilhas de solo grandes, principalmente junto a canais de rolamento de água de chuva na rocha. Indivíduos jovens foram freqüentemente observados sob plantas adultas. Plantas adultas durante períodos de seca apresentavam ligeira diminuição da área foliar com modificações da coloração.

Tabela 12 - V.variegata, estado de hidratação e conteúdo de clorofila ( $\mu\text{g}$  Clorof./ g de peso seco).

Condição	DSH Inicial	Cont.Clorof.
Campo	91.04 $\pm$ 6.53	032.93 $\pm$ 241.41
Recuperada do Campo *	83.32 $\pm$ 5.68	1583.78 $\pm$ 664.08
Submetida a 10%UR	89.87 $\pm$ 8.26	123.07 $\pm$ 125.59
Recup. de 10% UR	89.66 $\pm$ 1.23	1175.22 $\pm$ 179.97

n = 12; \* n = 24

A área foliar encontrou-se reduzida por contração do tecido entre pregas do esclerênquima. Secções foliares colhidas em estado dessecado foram testadas quanto à capacidade de recuperação e resistência ao equilíbrio com umidade relativa de 10% durante 30 dias (Tabela 12). A recuperação da clorofila, atestando a viabilidade do tecido, foi observada .

Xerophyta plicata

A principal distinção entre X.plicata e o restante das espécies encontradas pertencentes à esta subfamília foi a forma de contração das folhas no período seco, que se processava segundo os feixes longitudinais de esclerênquima, sem o enrolamento e contração encontrados nas outras espécies. Os indivíduos de X.plicata apresentaram o maior porte entre as espécies tolerantes à dessecação encontradas, alcançando até 2,23m (Agá - Piúma (ES)). Secções de folhas no estado dessecado, submetidas a testes para observar a recuperação do estado normal e resistência ao equilíbrio com atmosfera de UR próxima a 10% comportaram-se de acordo com o obtido nas outras espécies com sinais de tolerância à dessecação (Tabela 13).

Tabela 13 - X.plicata, estado de hidratação e recuperação de secções foliares coletadas no campo em estado dessecado.

Condição	DSH Inicial	Cont.Clorof.µg/gPs
Campo . . . . .	89.97 ± 1.84	012.75 ± 006.54
Recuperada do Campo	87.66 ± 2.06	831.38 ± 1125.0
Submetida a 10%UR .	83.25 ± 12.7	---.--- ± ---.---
Recup. de 10% UR .	86.13 ± 7.37	---.--- ± -----

n = 15

Levantamento das espécies com tipos fotossintéticos CAM e C4.

18 espécies foram testadas quanto à presença dos tipos fotossintéticos CAM e C4. As análises foram efetuadas naquelas que apresentaram material em quantidade disponível para os testes. Foram incluídas aquelas pertencentes à famílias onde ocorrem estes tipos fotossintéticos, cujos gêneros não foram caracterizados fisiologicamente em trabalhos anteriores. Os resultados obtidos encontram-se expostos nas tabelas 14 e 15.

Tabela 14 Especies verificadas quanto à presença de anatomia Kranz (tipo fotossintético C4).{-} = ausente; {+} = presente.

<u>Espécie</u>	<u>Resultado</u>
<u>Cyperus sp.</u>	+
<u>Melinis minutiflora</u>	+
<u>Panicum maximum</u>	+
<u>Poaceae sp.1</u>	+
<u>Rynchelytrum repens</u>	+

Tabela 15 Especies Testadas quanto à presença do tipo fotossintético CAM. {-} = ausente; {+} = presente.

<u>Espécies</u>	<u>Resultado</u>
-----------------	------------------

<u>Croton compressus</u>	-
<u>Kalanchoe brasiliensis</u>	+
<u>Prescottia sp.</u>	-
<u>Pseudolaelia vellozicola</u>	+
<u>Rhipsalis cereoides</u>	+
<u>Stillingia dichotoma</u>	-
<u>Vriesea neoglutinosa</u>	-
<u>Vriesea geniculata</u>	-
<u>Evolvulus sp.</u>	-
<u>Tillandsia araujei</u>	+
<u>Pitcairnia albiflos</u>	-
<u>Cyrtopodium andersonii</u>	-
<u>Portulaca hirsutissima</u>	-

**Discussão:**Levantamento de espécies

O levantamento efetuado mostrou-se satisfatoriamente consistente com o único já realizado, considerando-se que este se restringe à área do morro da Urca (Carauta & Oliveira, 1982) ou seja, apenas um ponto de amostragem. Da mesma forma, coincide com a descrição das áreas rupestres restritas à cidade do Rio de Janeiro feita por Oliveira et al. (1975). As diferenças encontradas devem-se à inclusão, nos referidos levantamentos, de formações vegetais próximas à floresta de encosta e à atenção especial a espécies arbóreas.

Entre as espécies encontradas, predominam aquelas típicas de habitats rupestres, seguindo-se as que ocorrem em grande diversidade de habitats, espécies típicas do litoral e espécies associadas a perturbações em geral (figura 53 (B)). A espécie mais freqüente nas amostras de ilha de solo é a ciperácea *Trilepis lhotzkiana* (mais de 16% das amostras), seguida por espécies da família Velloziaceae (figura 52).

A ausência de componentes arbóreos e outros grupos na vegetação rupícola, abundantes nas formações vegetais limítrofes, é provavelmente relacionada à limitada capacidade do substrato de servir como suporte mecânico e fonte de água apropriados à espécies de grande porte. A exceção constitui-se em algumas espécies das famílias Bombacaceae, Moraceae e Clusiaceae, que

apresentam porte arbóreo e são capazes de estabelecimento em solo pouco profundo. Esta característica excluiria conjuntamente as espécies associadas à presença de uma cobertura vegetal e à pequena amplitude das variações na umidade do ar e do solo.

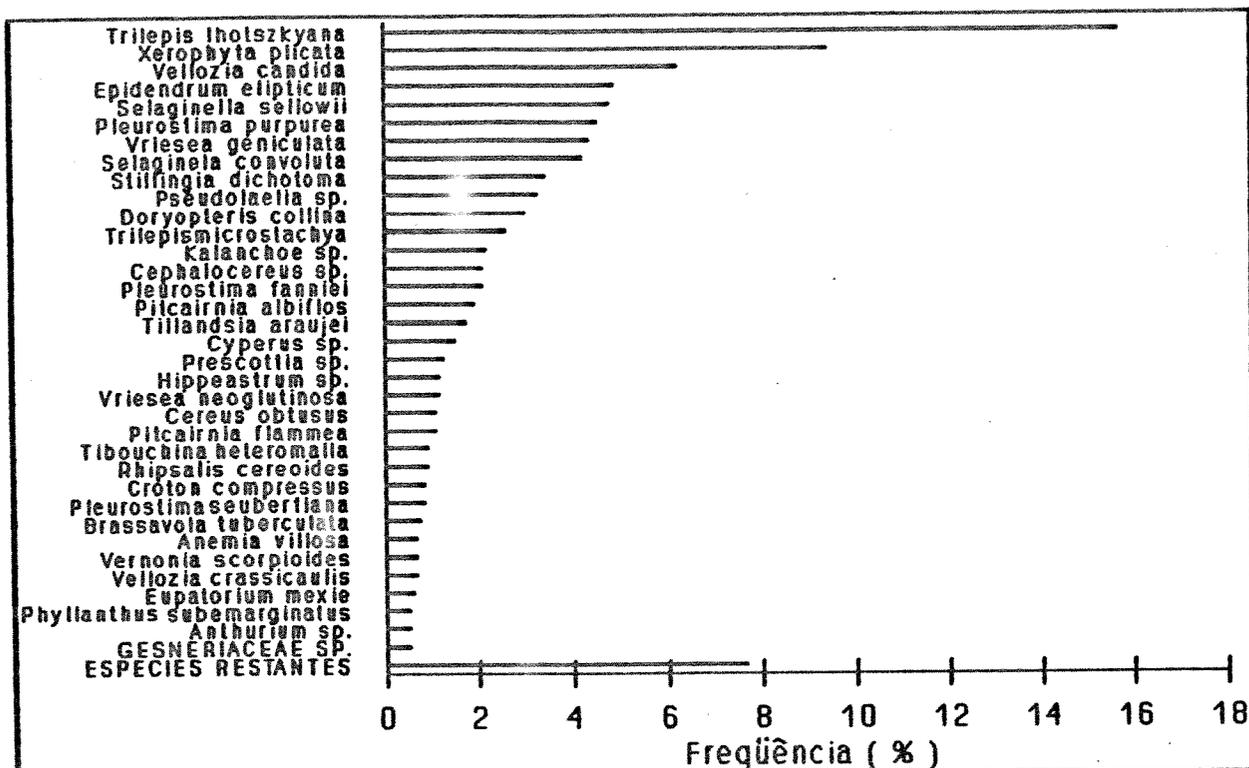


Figura 52. Frequências das espécies na amostragem total de ilhas de solo.

#### Semelhanças Florísticas com Outros Tipos de Vegetação:

As famílias Gramineae, Velloziaceae, Bromeliaceae, Asteraceae, Cactaceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Orchidaceae, Melastomataceae e a classe das criptógamas, sobressaíram pela importância na constituição das comunidades e número de espécies, permitindo seu uso na comparação entre a flora estudada e outras formações vegetais.

Asteraceae :

Pertence à esta família, a maior parte das micro e nanofanerófitas encontradas na flora examinada. Algumas espécies encontram-se relacionadas à perturbações, sendo comuns em comunidades invasoras de locais afastados do litoral. Vernonia scorpioides, que está entre as espécies mais constantes entre as áreas amostradas, pode ser considerada tipicamente uma planta ruderal. No entanto, observa-se que esta espécie não se apresenta relacionada especialmente com áreas queimadas, além de não ser encontrada na sucessão secundária em ilhas de solo, nem em locais perturbados de outros tipos de vegetação vizinhos. A ocorrência de espécies ruderais em floras de granito-gnaiss já foi citada em trabalhos sobre comunidades vegetais rupícolas do sul dos EUA. Estas espécies ocorrem como constituintes habituais, não relacionados aos típicos processos de perturbação (Wyatt & Fowler, 1977).

A família Asteraceae apresenta uma elevada importância na flora de campos rupestres, tanto pelo número de espécies como pela grande diversidade de hábitos e outras características adaptativas (Leitão Filho & Semir, 1987), o que contrasta com a vegetação estudada.

A flora rupícola americana apresenta-se semelhante à estudada quanto à participação deste grupo, verificando-se um pequeno número de espécies (McVaugh, 1943; Winterringer & Vestal,

1956). Entre estas, Viguiera porteri se mostra um elemento conspícuo nas ilhas de solo, apresentando, portanto, uma posição na comunidade similar à de Vernonia scorpioides na flora estudada. Aparentemente, não é um grupo importante na flora africana de rochas expostas, embora seja um dos constituintes típicos da fisionomia de grandes elevações onde predomina um substrato rochoso (Walter, 1971; Knapp, 1973).

#### Cyperaceae :

Esta família encontra-se representada na flora estudada pelo gênero cosmopolita Cyperus e espécies do gênero Trilepis, que podem ser consideradas exclusivas da vegetação rupestre tropical. Espécies do gênero Trilepis são um componente importante da vegetação de afloramentos rochosos guianense e africana, apresentando um hábito razoavelmente uniforme (Richards, 1957; Hambler, 1961, 1964; Koyama & Maguire, 1965; Knapp, 1973; Granville, 1982). Embora tenha sido encontrado um número de espécies pequeno nesta família, sua freqüência na amostragem e sua contribuição para a fisionomia da vegetação torna-a ecologicamente importante. Espécies do gênero Trilepis foram encontradas em 20% das amostras de ilhas de solo (figura 52), sendo o constituinte principal desta subcomunidade.

Velloziaceae :

Espécies desta família estão entre as mais freqüentes nas amostras, principalmente Xerophyta plicata e Vellozia candida (figura 52). Esta família pode ser considerada exclusivamente rupícola (Ayensu, 1973a; 1973b), ocorrendo nas floras saxícolas tropicais africanas e sul-americanas em climas úmidos e semi-áridos. Vellozia crassicaulis, encontrada na área de Araras (RJ), é a espécie mais freqüente na área de campo rupestre de Nova Lima -MG (Andrade et al., 1986), incluindo-se também no levantamento florístico da serra do Cipó (Giulietti et al., 1987). Este grupo pode ser considerado um elo importante entre a flora rochosa litorânea e o campo rupestre.

O gênero Xerophyta é comum à flora examinada e às comunidades vegetais de afloramento granítico africanas com fisionomia semelhante (Owoseye & Sanford, 1972; Knapp, 1973 ). Este grupo é ausente das demais floras rupícolas utilizadas para comparação.

Bromeliaceae :

Esta família apresentou o maior número de espécies, constituindo um grupo mais expressivo na flora examinada do que em outras floras relacionadas com o substrato rochoso, principalmente considerando-se a diversidade de hábitos. Além disto, deve-se a esta família boa parte da fisionomia da vegetação rupícola litorânea, onde algumas espécies se constituem

no componente principal de subcomunidades encontradas sobre a rocha, como por exemplo a flora epilítica.

Os gêneros Vriesea e Tillandsia, apresentam espécies epifíticas e saxícolas, com hábitos semelhantes. Algumas espécies, como Tillandsia araujei e T. dura são descritas como típicas de ambos os substratos (Pereira & Pereira, 1972). Contudo, a frequência com que estas espécies foram observadas como epifitas é muito baixa em relação à encontrada como epilíticas. Os indivíduos observados como epifitos ocorrem somente na vegetação que envolve a encosta e sobre plantas de ilhas de solo, em cujos limites são encontrados muitos indivíduos epilíticos. Portanto sua ocorrência como epífita pode ser meramente accidental, uma vez que os indivíduos epifíticos somente se localizam na flora associada à formação rochosa, sendo ausentes na floresta de encosta e em outros ambientes onde predomina um tipo de vegetação claramente distinto.

#### Cactaceae :

A família Cactaceae é um constituinte importante da fisionomia da flora rupestre litorânea, tendo sido representada por mais espécies conhecidas nesta do que no campo rupestre e nas outras floras associadas ao substrato rochoso utilizadas para comparação. Algumas espécies desta família, como Cereus obtusus, Cereus pernambucensis e Opuntia sp. são comuns à flora de restingas arenosas. Cephalocereus fluminensis e Rhipsalis

cereoides são exclusivos da flora rupícola litorânea. R. cereoides é, aparentemente, endêmico de áreas de afloramento rochoso do litoral da região de Itacoatiara-RJ, ocorrendo como epífita em vegetação aberta marginal à rocha. Áreas do interior do Estado do Rio de Janeiro distinguiram-se pela ausência de espécies desta família.

#### Euphorbiaceae :

Entre as espécies pertencentes à esta família, encontradas nas áreas levantadas, destacou-se Stillingia dichotoma, como a micro-nanofanerófita mais freqüente nas amostragens de ilhas de solo (figura 52). Entre os gêneros apenas Stillingia não foi verificado entre os levantamentos da flora de campos rupestres, onde esta família apresenta um número maior de espécies. A espécie Croton compressus é freqüente em todas as formações arbustivas relacionadas com o substrato rochoso, principalmente nos limites entre florestas e áreas de afloramento rochoso. Na flora rupestre africana são encontradas principalmente espécies suculentas do gênero Euphorbia, e Phyllanthus (Brenan, 1951; Knapp, 1973). Na flora Norte-Americana apenas Crotonopsis eliptica apresenta-se claramente associado ao substrato rochoso (McVaugh, 1943).

Gramineae

Na flora rupícola examinada as gramíneas encontram-se associadas principalmente com perturbações causadas pelo fogo. As espécies encontradas com maior frequência foram aquelas provavelmente associadas a perturbação (elementos florísticos infestantes), pelo menos quanto a Melinis minutiflora, Panicum maximum e Rhynchelytrum repens. A pequena representação deste grupo na flora estudada, tanto no número de espécies quanto na frequência nas amostragens, contrasta fortemente com sua predominância na maior parte das floras rupícolas descritas para África, Estados Unidos e Austrália (Richards, 1957; Hambler, 1964; Gaff & Ellis, 1974; Gaff & Latz, 1978; Gaff, 1986). Na flora de campos rupestres o grupo é representado por espécies próprias, sendo a família predominante, mesmo em áreas pouco perturbadas (Giullotti et al., 1987; Andrade et al., 1986).

Melastomataceae :

As espécies desta família, encontradas na flora rupícola litorânea, estão entre os componentes fanerofíticos mais frequentes (logo após Stillingia dichotoma), capazes de instalar-se em unidades de ilha de solo muito pequenas (figura 52). Em alguns locais, principalmente nas áreas mais inclinadas, as espécies, Tibouchina heteromalla e T. corymbosa dominam a fisionomia da vegetação. Esta família está entre os componentes

habituais da vegetação associada a substrato pétreo com excesso ou falta de água. Os campos rupestres apresentam um número muito maior de espécies e de formas de vida, sendo um dos componentes distintivos desta vegetação. Na flora rupestre africana usada para comparação, ocorrem algumas espécies do gênero Dissotis, que se encontram associadas a ilhas de solo de Trilepis (Brenan, 1951). Esta espécie apresenta um hábito semelhante à T.heteromalla que nas áreas examinadas também ocorre associada à ilhas de Trilepis. Nas descrições da flora de ilhas de solo sobre granito norte-americana, observam-se espécies do gênero Rhedia que apresentam hábito e habitat correspondente às Melastomataceae encontradas (McVaugh, 1943; Winterringer & Vestal, 1956).

#### Orchidaceae :

Embora tenham sido encontradas poucas espécies no levantamento realizado, esta família é muito conspícua em todas as áreas. Na área do litoral examinada é um dos grupos que constituem a flora epilítica, contribuindo para a fisionomia da vegetação de vertentes muito inclinadas.

Gêneros e espécies comuns ao campo rupestre estão entre os que ocorrem também em comunidades vizinhas, sendo de pouco valor para comparações.

Brassavola tuberculata e Epidendrum elipticum são espécies distribuídas em uma grande diversidade de habitats associados a

substratos pobres, ocorrendo nas restingas litorâneas e nos campos rupestres, como epífitas e psamófilas. Contudo, a frequência com que surgem em algumas das comunidades estudadas torna estas espécies componentes importantes. Pseudolaelia vellozicola foi encontrada sempre como epífita, invariavelmente associada à presença de Velloziaceae, possivelmente seu substrato preferencial.

Embora situadas dentro da área de ocorrência, este táxon não é encontrado como constituinte das floras rupestres africana e americana.

Nas áreas estudadas, o número de espécies pertencentes à esta família encontra-se provavelmente muito diminuído devido à coletas seletivas. Outros levantamentos em áreas próximas, nas quais foram incluídos pontos de difícil acesso (Carauta & Oliveira, 1982), mostraram um número muito maior de espécies.

#### Criptógamas :

A maior parte das criptógamas encontradas são típicas de habitats rupestres, sendo que apenas Microgramma vaccinifolia ocorre em praticamente todos os tipos de vegetação do litoral.

O gênero Selaginella é comum a todas as áreas rupestres utilizadas para comparação. As espécies deste gênero, encontradas nas áreas examinadas pertencem a subgrupos de criptógamas rupícolas também encontrados na flora norte-americana, onde se apresentam em comunidades de ilhas de solo (McVaugh, 1943). As

criptógamas S.sellowii e S.convoluta pertencem, respectivamente, ao grupo de S.rupestris e S.lepidophylla (Tryon & Tryon, 1982). Na África, S.niam-niamensis é provavelmente o "equivalente ecológico" de S.convoluta, ocorrendo num habitat semelhante ao das áreas estudadas (Richards, 1956; Hambler; 1964a). Na flora australiana ocorrem diversas espécies deste gênero com hábitos semelhantes ao encontrado nas espécies da flora estudada. Nos levantamentos de áreas de campo rupestre, utilizados para comparação, este gênero não apresenta nenhum representante.

Espécies do gênero Doryopteris são tipicamente rupícolas, sendo comuns a todas as áreas examinadas. Este gênero é citado como integrante das floras rupestres tropicais sul-americanas, africanas e australianas utilizadas para comparação (Richards, 1956; Gaff, 1977; Gaff & Latz, 1978; Granville, 1982). Este gênero encontra-se representado também em levantamentos da flora de campos rupestres (Giulietti et al., 1987).

Anemia villosa é sempre encontrada associada à formações rochosas no litoral e no interior do país (Sylvestre L. com. pess.), incluindo campos rupestres.

Hemionitis tomentosa encontra-se geralmente associada às rochas e áreas limítrofes onde o substrato apresenta-se com escoamento de água freqüente. Sua área de distribuição está definida para a América do Sul (Christensen, 1913).

As espécies de criptógamas encontradas se enquadram no tipo "queilantóide", devido à suas características de respostas ao

estresse hídrico. Espécies com este hábito são comuns na flora associada ao substrato rochoso em todo o mundo, ocupando principalmente fendas.

### Comparações com outras Comunidades

#### Flora rupestre africana

Entre as características que provavelmente representam semelhanças importantes entre a flora examinada e a flora rupestre africana, representada pela vegetação de inselbergs graníticos de Idanre-Nigéria, destacam-se a presença de plantas relacionadas taxonomicamente em habitats correspondentes e a presença de padrões de distribuição semelhantes. Alguns exemplos relevantes podem ser considerados os seguintes:

- Espécies africanas dos gêneros Trilepis e Xerophyta ocorrem em subcomunidades (sic) de solo raso, que correspondem às "ilhas de solo", descritas neste trabalho (Richards, 1956; Hambler, 1964b; Owoseye & Sanford, 1972).

- Criptógamas vasculares que se distribuem na sombra de vegetação mais alta e em fendas sombreadas na rocha, como Doryopteris sp. (Gaff, 1977) também podem ser consideradas dentro das similaridades importantes entre a flora de granito africana e a flora rupícola estudada.

- Alguns elementos mais freqüentes na vegetação arbustiva e arbórea de inselbergs e "domos" graníticos são espécies das famílias Bombacaceae e Moraceae, que integram também a flora de

"savanas rochosas" (Richards, 1956; Knapp, 1973 ). Estas famílias são também comuns à floresta de encosta rochosa que faz limite com as áreas examinadas (Carauta & Oliveira, 1982).

As diferenças se estabelecem no evidente ciclo de terófitas, que correspondem à perturbações periódicas produzidas pelo fogo nas áreas africanas (Hamblen, 1964). A ausência no continente africano de espécies representativas das famílias Bromeliaceae e Cactaceae, que na flora rupícola brasileira são capazes de se estabelecerem diretamente sobre a rocha, provavelmente se reflete em algumas diferenças observadas, como a ausência de uma flora epilítica típica.

#### Flora granítica norte-americana.

A vegetação de "domos" graníticos do continente norte-americano apresenta poucas semelhanças com a flora analisada no que concerne a grupos taxonômicos, pelo menos ao nível dos gêneros encontrados.

A estrutura da comunidade vegetal destes locais coincide com a flora analisada quanto à formação de "ilhas de solo", a exploração de fendas na rocha e a presença de "ilhas" florestais (McVaugh, 1943; Winterringer, 1956; Burbank & Platt, 1964, Wyatt & Fowler, 1977). Entre estas floras podem ser considerados alguns "equivalentes ecológicos" constituídos por espécies taxonomicamente relacionadas que exploram substratos semelhantes em ambas regiões, como por exemplo:

- Selaginella rupestris, do mesmo subgênero e de hábito idêntico a S. sellowii, ocorre como formadora de ilhas em algumas sub-áreas da flora de domos;
- Os gêneros Talinum e Portulaca ocorrem associados à substrato formado por areia grossa depositada em depressões na rocha (Ware, 1972);
- Criptógamas queilantóides ocupam sombras de rochas deslocadas e fendas sombreadas (Walter, 1971).

Devido à localização numa zona temperada, os padrões de variação climática sazonal nas comunidades rupestres norte-americanas influenciam a composição e estrutura da vegetação, e obviamente são os responsáveis pela maior parte das diferenças. Entre estas, as mais definidas consistem na importância relativamente maior de Briófitas e Líquens em várias subcomunidades de "domos" norte-americanos, assim como de Gramineae (Poaceae) que constituem o grupo de fanerógamas mais expressivo nas "ilhas de solo raso".

Em geral, as regiões descritas na literatura correspondem a mosaicos ambientais onde se encontram habitats inundáveis ao lado de áreas secas e rochas expostas. Esta característica proporciona uma diversidade maior de substratos que a observada na flora litorânea examinada neste trabalho, refletindo-se principalmente na distinção quanto aos componentes hidrofíticos, que são habituais na flora granítica norte-americana e ausentes na flora examinada.

Campo rupestre e flora rupícola do litoral :

Comparações baseadas nos levantamentos da flora de campos rupestres de Morro do Chapéu em Nova Lima-MG (Andrade et al., 1986) e da serra do Cipó (Giulietti et al., 1987 ) mostraram-se inapropriadas devido á diferenças na abordagem metodológica. Além disto, as áreas de campo rupestre referidas correspondem a grandes regiões contínuas típicas de altitudes elevadas e integram várias fisionomias. Em contraste, as áreas litorâneas foram observadas como uma série de áreas isoladas de pequena superfície, localizadas desde próximas ao nível do mar até a altitude aproximada de 1000 metros.

A ausência, nos levantamentos de campo rupestre, de descrições das subcomunidades encontradas e sua composição de espécies não permitem comparações possíveis quanto à estrutura geral da vegetação.

O campo rupestre em geral constitui-se num conjunto de comunidades vegetais associadas a padrões muito diversos de substrato, ocorrendo próximas áreas com excesso de água e pontos mais áridos. Em distinção às áreas de rocha exposta, encontramos nos campos rupestres o predomínio de um substrato arenoso com uma profundidade média maior, além de áreas periodicamente ou permanentemente alagadas. No substrato da flora granítica, as diferenças se constituem basicamente na quantidade de solo disponível e na inclinação da superfície. Não foram observados aí, sítios alagadiços que sustentem qualquer tipo de flora

hidrófila. Isto se reflete na ausência das famílias Xyridaceae e Eriocaulaceae na flora estudada, sendo constituintes importantes da flora de campos rupestres.

As semelhanças maiores entre o campo rupestre e a flora litorânea observada provavelmente ocorrem entre as subcomunidades que formam ilhas nas superfícies rochosas, onde se encontram velozíáceas e bromeliáceas (segundo observação efetuada na área de campo rupestre de Conceição de Ibitipoca-MG). Contudo, a literatura disponível para comparação não distingue o tipo de substrato em que a espécie foi encontrada, não sendo portanto possível quantificar as semelhanças.

#### Flora granítica e flora epifítica:

As famílias Araceae, Bombacaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Clusiaceae, Crassulaceae, Gesneraceae, Melastomataceae, Moraceae, Orchidaceae, Piperaceae, Polypodiaceae e Selaginellaceae (Tryon & Tryon, 1982), encontram-se representados na flora rupícola estudada e na flora epifítica neotropical por espécies de hábito de crescimento semelhante (Gentry & Dodson, 1987; Benzing, 1987). Tal coincidência se estende à ocorrência de gêneros comuns a ambos os habitats. Além disto, algumas espécies encontradas são descritas também como epífitas. Estas semelhanças provavelmente estão relacionadas à existência nestes taxa de uma relativa independência do solo como fornecedor de água e nutrientes. A distinção entre os habitats epifítico e saxícola se daria,

portanto, pela disponibilidade de radiação. Portanto, as diferenças florísticas encontradas residem na ausência, no habitat epifítico, de espécies heliófilas com hábitos arbustivo, tais como Velloziaceae, Asteraceae e outros. Tais diferenças são obviamente relacionadas com o nível de radiação e a ausência total de substrato para suporte destas formas de vida.

Outros tipos de vegetação provavelmente relacionados:

A flora das áreas rochosas mais próximas do litoral apresentou alguns componentes comuns aos outros tipos de vegetação associados à proximidade do mar. Algumas espécies são comuns às praias e restingas como Aechmea nudicaulis, Neoregelia cruenta, Pilocereus arrabidae, Tillandsia stricta, Tillandsia gardneri, Vriesea neoglutinosa (Ormond, 1960; Segadas-Vianna, 1972). Além disto, os gêneros Anthurium sp., Brassavola sp., Clusia sp., Cyrtopodium sp. e Hyppeastrum sp. encontram-se representados nos habitats graníticos e de restinga por espécies de hábitos semelhantes.

As florestas de encosta vizinhas aos afloramentos rochosos apresentam provavelmente uma composição florística muito influenciada pela sua proximidade, de forma semelhante à savana rochosa africana (Richards, 1956; Knapp, 1975). Contudo, não foi possível observar este efeito já que as áreas de vegetação arbórea foram excluídas. Entre as espécies encontradas sobre a rocha, Ceiba erianthos e Ficus enormis foram as únicas em comum com a floresta litorânea.

A partir das semelhanças com outras comunidades vegetais, os gêneros e espécies encontrados, podem ser distinguidos cinco grupos principais (figura 53); Tabela 16):

- Gêneros que contém espécies típicas de áreas rochosas;
- Gêneros com espécies epifíticas e rupícolas;
- Gêneros com espécies típicas do litoral;
- Gêneros que contém espécies que ocorrem distribuídas em uma grande diversidade de ambientes próximos das áreas estudadas;
- Gêneros e/ou espécies tipicamente relacionadas com perturbações na vegetação próxima.

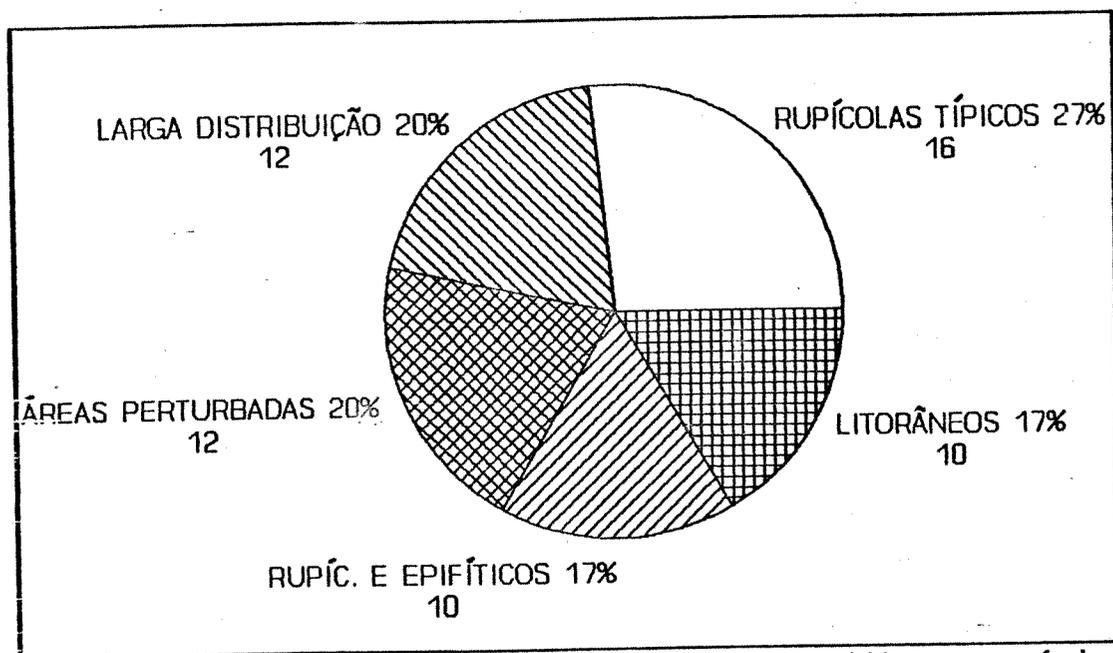


Figura 53 Habitats típicos dos gêneros e espécies encontrados.

Tabela 16 - Características de distribuição dos taxa encontrados.

Gêneros c/ espécies tipicamente rupícolas:

<u>Ceiba;</u>	<u>Cephalocereus;</u>	<u>Chamaecrista</u>
<u>Codonophora;</u>	<u>Doryopteris;</u>	<u>Fourcroyea</u>
<u>Kalanchoe;</u>	<u>Phyllanthus;</u>	<u>Pitcairnia</u>
<u>Pleurostima;</u>	<u>Selaginella;</u>	<u>Stillingia</u>
<u>Talinum;</u>	<u>Trilepis;</u>	<u>Vanillosoopsis</u>
<u>Vallozia;</u>	<u>Xerophyta</u>	

Gêneros c/ espécies rupícolas e epifíticas:

<u>Brassavola;</u>	<u>Cyrtopodium;</u>	<u>Epidendrum</u>
<u>Prescottia;</u>	<u>Peperomia;</u>	<u>Polypodium</u>
<u>Rhipsalis;</u>	<u>Sinningia;</u>	<u>Tillandsia</u>
<u>Vriesea</u>		

Espécies e gêneros típicos de vegetação litorânea:

<u>Aechmaea nudicaulis;</u>	<u>Anthurium sp.;</u>	<u>Cereus obtusus</u>
<u>Clusia sp.;</u>	<u>Hippeastrum sp.;</u>	<u>Kielmeyera sp.</u>
<u>Mandevilla crassinoda;</u>	<u>Neoregelia cruenta;</u>	<u>Opuntia sp.</u>
<u>Pilocereus arrabidaei;</u>	<u>Portulaca hirsutissima</u>	

Gêneros que ocorrem em grande diversidade de ambientes próximos às áreas estudadas:

<u>Aneia;</u>	<u>Baccharis;</u>	<u>Eupatorium;</u>
<u>Croton;</u>	<u>Cyperus;</u>	<u>Evolvulus;</u>
<u>Ficus;</u>	<u>Manihot;</u>	<u>Phyllanthus;</u>
<u>Tibouchina;</u>	<u>Vernonia</u>	

Espécies comuns a áreas perturbadas próximas:

<u>Borreria verticillata;</u>	<u>Crotalaria stricta;</u>	<u>Emilia sagitata</u>
<u>Euphorbia comosa;</u>	<u>Fimbristylis sp. ;</u>	<u>Iponoea coerulea</u>
<u>Heilinis minutiflora;</u>	<u>Oxalis sp. ;</u>	<u>Panicum maximum</u>
<u>Portulaca oleracea;</u>	<u>Rynchelytrum repens ;</u>	<u>Sida sp.</u>
<u>Walteria indica;</u>		

Similaridade entre as áreas

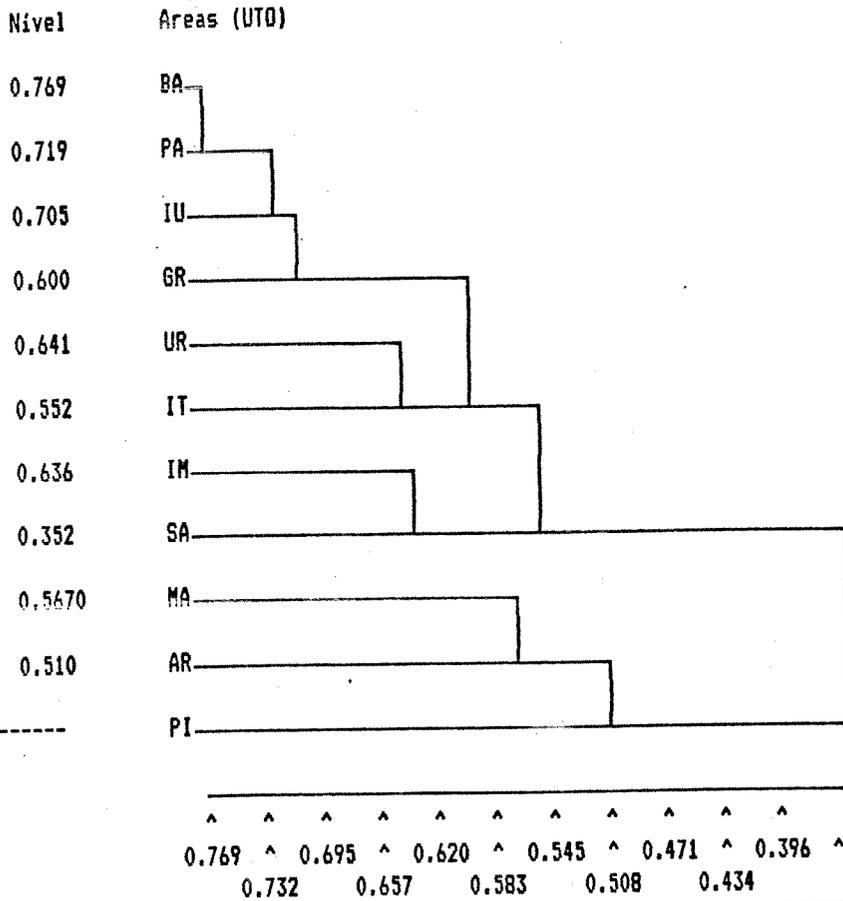
Quanto à amplitude de distribuição, evidenciaram-se desde espécies comuns a todas áreas até aquelas restritas a apenas um local. Tais características relacionam-se provavelmente à distribuição dos pontos de amostragem e particularidades de dispersão e exigências de habitat das espécies encontradas.

O agrupamento efetuado a partir das espécies encontradas nas áreas amostradas resultou no dendrograma 1. Neste gráfico observa-se uma distinção primária entre dois grupos abaixo do nível de 0.4 segundo o coeficiente de Morisita (modificado por Horn), que corresponde à diferenciação entre as áreas mais próximas e distantes da costa do Rio de Janeiro.

Podemos observar assim um agrupamento entre as áreas localizadas próximo ao litoral do Rio de Janeiro, ou seja: BA (Itanhangá), PA (Pedra da Panela), IU (Pedra da Itaúna), UR (Pedra da Urca), IT (Itacoatiara), GR (Pedra do Andaraí), IM (Morro do Imbuí) e SA (Ilha de Santana). Outro agrupamento distingue destas as áreas de Madalena (MA), Araras (AR) e Piúma (PI), localizadas no interior do Estado do Rio de Janeiro e no litoral do Espírito Santo.

**Dendrograma 1** - Agrupamento das áreas quanto a similaridade na ocorrência de espécies, utilizando-se o coeficiente de similaridade de morisita (modificado por Horn). O método de agrupamento adotado é do tipo "Média não ponderada".

Escala = 0.76920 A 0.35153



- BA - Pedra do Itanhangá (Barra da Tijuca (RJ)).
- PA - Pedra da Panela (Jacarepaguá (RJ)).
- IU - Pedra da Itaúna (Recreio (RJ)).
- GR - Pedra do Andaraí (Grajaú (RJ)).
- UR - Morro da Urca (Urca (RJ)).
- IT - Ponta de Itacoatiara (Itacoatiara (Niterói)).
- IM - Morro do Pico (Imbuí (Niterói)).
- SA - Ilha de Santana (Litoral de Macaé (Estado do Rio)).
- MA - Pedra Dubois (Santa Maria Madalena (Estado do Rio)).
- AR - Pedra da Maria Comprida (Araras (Estado do Rio)).
- PI - Monte Agá (Pídma (Estado do Espírito Santo))

Entre as áreas do litoral do Rio de Janeiro podem ser ressaltados 3 subgrupos, formados por BA-PA-IU-GR, UR-IT e IM-SA.

A segregação entre estes grupos está relacionada provavelmente à localização geográfica e à frequência de perturbações, principalmente queimadas. No primeiro caso enquadra-se a distinção entre as áreas localizadas no litoral do Rio de Janeiro e as demais, devida, provavelmente, ao isolamento geográfico e às características climáticas diversas. Entre as espécies que contribuem para a distinção entre estas áreas, as pertencentes à família Velloziaceae exercem provavelmente o maior efeito, sendo Vellozia candida e Pleurostima purpurea as comuns ao litoral do Rio de Janeiro, e as demais, presentes nas áreas do interior do estado e no Espírito Santo. Xerophyta plicata é comum a algumas regiões segregadas, porém, nas áreas examinadas no litoral, esta espécie é encontrada somente em Ilha de Santana (Macaé), a área do litoral mais afastada da cidade do Rio de Janeiro.

A ausência de espécies de Velloziaceae está associada geralmente a áreas próximas à cidade do Rio de Janeiro muito atingidas pelo fogo. Nestes locais (PA, IU, GR), predominava o grupo Vriesea geniculata - Doryopteris collina - Selaginella selowii - Cyperus sp. e eventualmente Cephalocereus fluminensis e Anemia villosa. Entre estas espécies, Doryopteris collina é comum a todas áreas, evidenciando sua resistência a perturbações.

Características das subcomunidades vegetais associadas à rocha.

A flora das áreas examinadas apresentou-se distribuída em diversos padrões de substrato que se distinguem quanto à presença ou ausência de solo e sua forma de acumulação. Cada subcomunidade mostrou-se, na maior parte das vezes, composta das mesmas espécies, que no entanto, ocorriam em proporções diversas. Assim, foram distinguidas as seguintes subcomunidades.

Solo ausente:

Subcomunidade epilítica ( Plantas instaladas diretamente sobre a rocha ) - Entre as áreas examinadas, apresentou-se com maior coberturas nas áreas de UR, IT, GR, BA, PA. Nestas áreas a subcomunidade epilítica era composta principalmente por Tillandsia araujei, Vriesea geniculata, Brassavola tuberculata, Vriesea brassicoides,

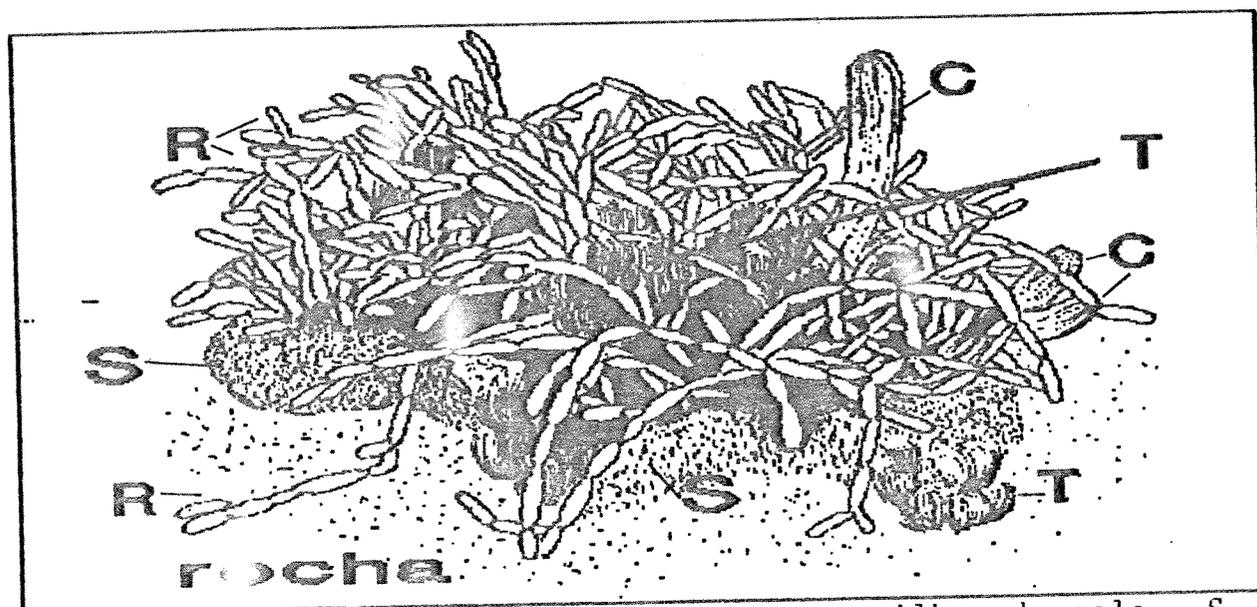


Figura 54 - Agrupamento de suculentas em ilha de solo. S - Selaginella sellowii, R-Rhipsalis cereoides, T - Tillandsia araujei, C-Cephalocereus fluminensis. Escala aprox. 1:10.

Tillandsia dura, Rhipsalis cereoides (apenas adultos se tornam epilíticos), Cephalocereus fluminensis (apenas adultos). Outras espécies que se apresentaram no habitat epilítico como Aechmea nudicaulis e Pseudolaelia vellozicola são provavelmente epífitas que se torna epilíticas acidentalmente.

Subcomunidade de paredões (Plantas instaladas em inclinações iguais ou maiores que 90°) - Apresentou-se formada por espécies epilíticas nos paredões das áreas de UR, BA, IT, GR. As espécies constituintes foram Vriesea brassicoides, Tillandsia araujei e Brassavola tuberculata. Entre estas espécies V.brassicoides é a única exclusiva de paredões.

Subcomunidades epilíticas dominadas por Vriesea geniculata e V.imperialis - Estas comunidades formam-se à partir da instalação de indivíduos de V.geniculata ou V.imperialis sobre a rocha, o que, através da formação de rizomas com grande quantidade de bainhas foliares mortas, propicia a instalação de outras espécies. As comunidades dominadas por V.geniculata são encontradas no litoral enquanto aquelas onde predomina V.imperialis ocorrem no interior do estado. Seus componentes mais freqüentes são Doryopteris collina, Stillingia dichotoma, Manihot inflata, Vernonia scorpioides e Anemia spp.

Subcomunidades instaladas em solo.

Subcomunidade fissurícola (Instalada em fendas na rocha ou sob grandes porções de rocha deslocada) - Apresentou-se composta tipicamente de nanofanerófitas e microfanerófitas provavelmente mais exigentes quanto ao volume de solo. Todas as áreas examinadas apresentaram esta subcomunidade, sendo que apresentavam em geral pequena área de cobertura, motivo pelo qual não foi abordada na análise da organização. As espécies mais características foram Tibouchina corymbosa, Ficus spp., Ceiba erianthos, Kielmeyera sp.. A partir da instalação de indivíduos em fendas, a formação de xilopódios e raízes adventícias próximas ao ponto de inserção do caule na fenda, cria condições para fixação de outras plantas, formando "ilhas de solo" associadas a rachaduras. Plantas de outras comunidades também ocorrem em fissuras, principalmente naquelas de pouca profundidade, estas propiciariam também a formação de "ilhas de solo".

Subcomunidade de ilhas de solo (Figura 54 e 55)- Apresentou-se formada por plantas instaladas em acúmulos de solo delimitáveis. Originam-se provavelmente pela interceptação contínua de solo através da instalação de indivíduos de uma espécie "pioneira" (Selaginella sp., Trilepis spp., Vellozia spp.; Pleurostima spp.; Xerophyta spp.), ou a partir da acumulação de material em qualquer outra subcomunidade. Constituiu-se na "comunidade-padrão" da vegetação instalada

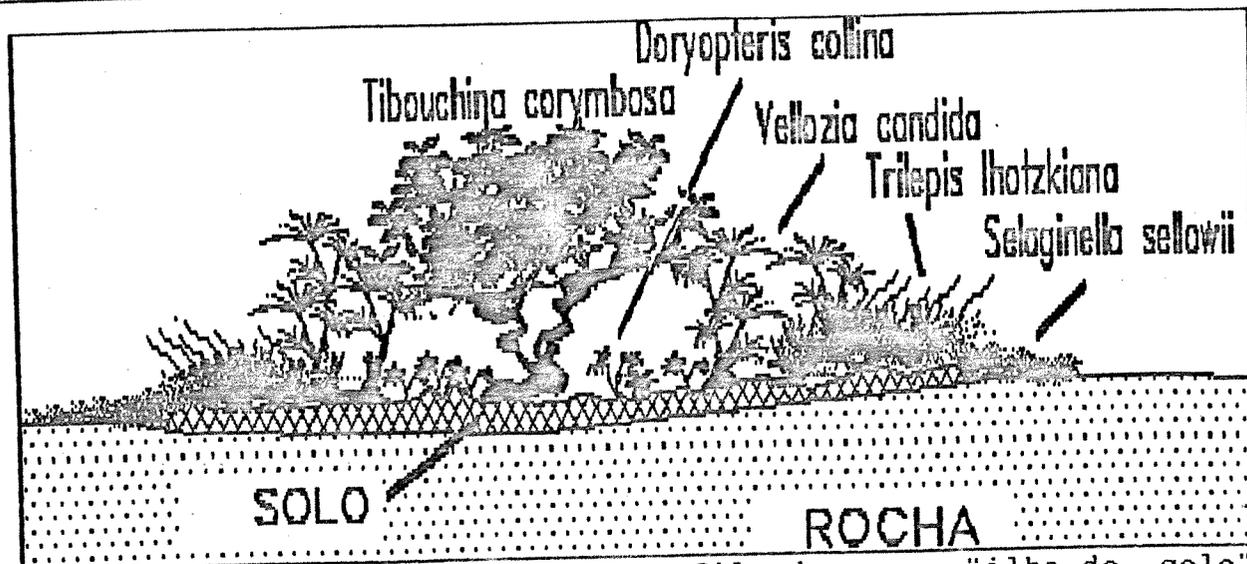


Figura 55 Representação do perfil de uma "ilha de solo" típica. Escala aprox. 1:30.

sobre rocha, ocorrendo em todas as áreas examinadas. As unidades apresentam relações características entre área de cobertura, organização interna, número de espécies e composição taxonômica. Além disso, a composição florística da unidade também é influenciada pela área de cobertura.

Subcomunidades de áreas contínuas - Formam-se provavelmente pela coalescência de unidades insulares, preservando as características de solo de pouca profundidade e composição de espécies. Diferem principalmente pela ausência de uma "borda" delimitável dentro do raio de 15 metros. Uma formação típica é a comunidade de plantas entre canais de rolamento de água na rocha.

Subcomunidade limítrofe floresta-rocha - Comunidade de plantas instaladas no limite de florestas ou outras formações

vegetais onde predominam nanofanerófitas e microfanerófitas como cobertura, com afloramentos rochosos. Nestes a flora é diferenciada pela influência predominante do solo raso e das condições microclimáticas encontradas na região de afloramento rochoso. A composição de espécies assemelha-se à encontrada em ilhas de solo, sendo as espécies situadas em

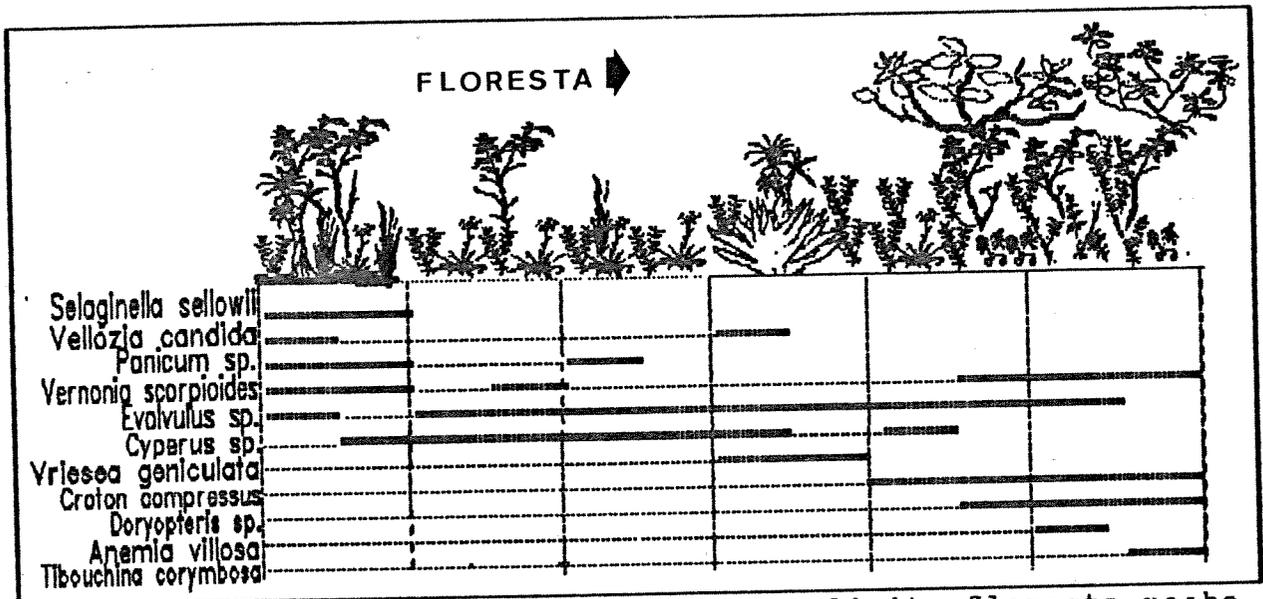


Figura 56 Representação de uma área de limite floresta-rocha, observando-se a faixa de distribuição das espécies típicas, representadas pelas linhas na metade inferior. Cada divisão horizontal equivale a 50 cm.

locais mais próximos a rocha, aquelas predominantes nas menores unidades de ilha (Figura 56).

Subcomunidades de Ilhas Florestais - Constituem-se em ilhas de solo, geralmente situadas no cume ou em largos "degraus" da encosta, onde o volume de solo permite a instalação de fanerófitas na área central. A composição de espécies é

intermediária entre a floresta de encosta e a de ilhas de solo sobre a rocha, sendo freqüente nestas áreas a *Arecaceae* *Arecastrum romanzoffianum* (Chamisso) Beccari.

### Características das Ilhas de Solo :

A flora de ilhas de solo consistiu num subgrupo das espécies encontradas em todo o levantamento, sendo que 69 espécies apresentaram mais de uma ocorrência entre as amostras. A frequência relativa de ocorrência está representada no gráfico da figura 52. A partir das ocorrências de cada espécie no total de amostras, os índices de riqueza, diversidade e equabilidade calculados apresentaram-se segundo a tabela 17.

O índice de diversidade de Shanon-Wiener obtido é próximo a áreas de campo rupestre (Andrade et al., 1986) e vegetação florestal (Cassavan et al., 1984). A riqueza de espécies é previsivelmente menor em relação a este ambiente. Contudo as

Tabela 17 - Índices calculados à partir do levantamento de espécies constituintes de unidades naturais de ilhas de solo.

#### RIQUEZA

Numero de especies = 69  
Margalef = 9.603343  
Menhinick = 2.001051

#### DIVERSIDADE

Simpson = 0.054764  
Shannon e Wiener = 3.404594 nat  
Hill 1 = 30.10206  
Hill 2 = 18.26016

#### EQUABILIDADE

J'de Pielou = 0.8040879  
Snelson = 0.4362618  
Helm = 0.4279715  
Hill = 0.6066082  
Hill (seg. Alatalo) = 0.5930908

diferenças na forma de amostragem e área total utilizada não permitem comparações adequadas.

A diversidade (segundo o índice de Brillouin {Pielou, 1969 apud Magurran, 1988}) apresenta-se distinta entre as classes de tamanho de ilhas de solo (figura 57). A equabilidade (segundo o mesmo índice) mostra, contudo, uma razoável uniformidade entre os agrupamentos. Esta observação deve ser considerada de valor limitado, na medida em que os índices foram baseados em dados de frequência das espécies nas unidades insulares, o que tende a mascarar a abundância da espécie dentro das unidades. Considerando-se que as diferenças entre os hábitos de crescimento tenderiam a tornar algumas comparações impossíveis, pode-se tomar

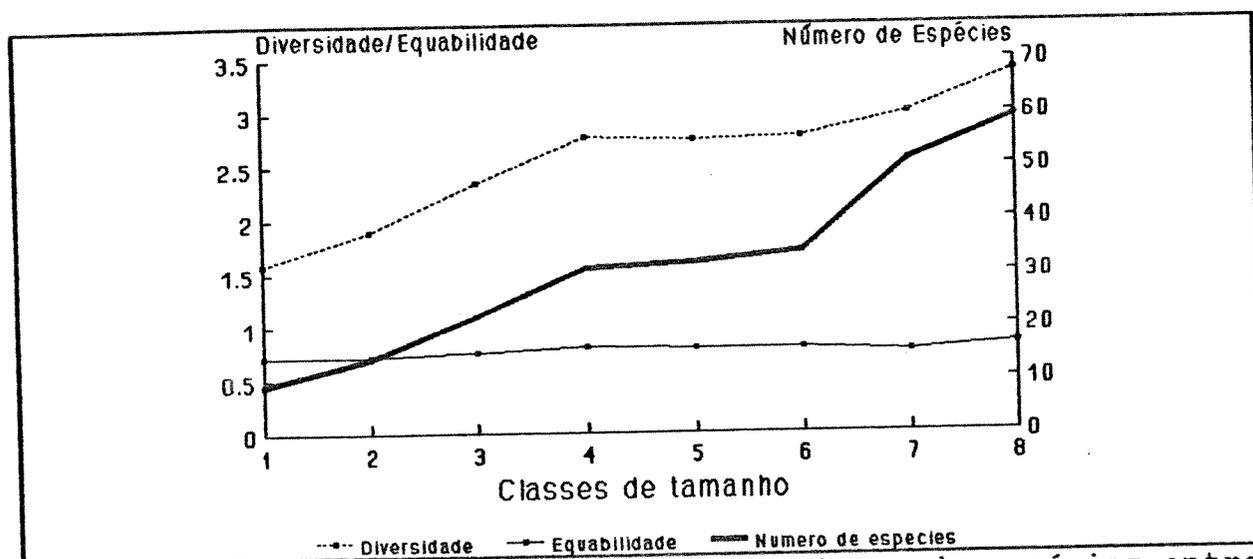


Figura 57 Diversidade, equabilidade e número de espécies entre as classes de tamanho de ilhas de solo segundo o índice de Brillouin.

esta observação válida como uma tendência geral.

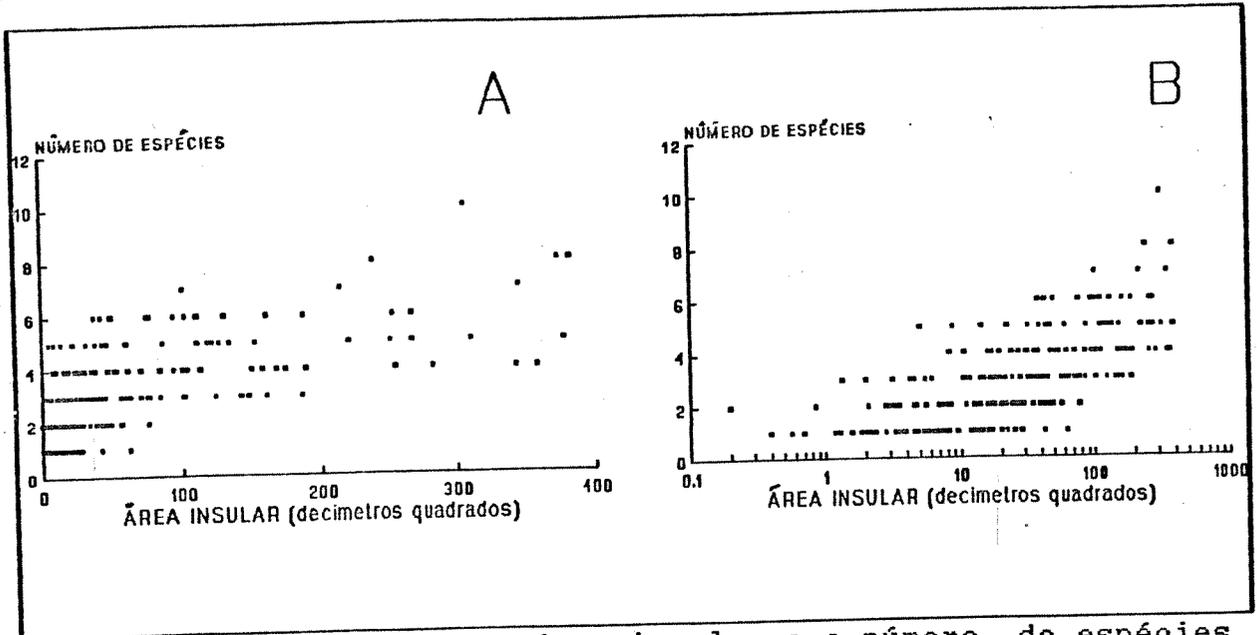


Figura 58 Relação entre a área insular e o número de espécies. Gráfico A - Eixo horizontal linear; Gráfico B - Eixo horizontal logarítmico.

A relação entre a área estimada e o número de espécies encontrado nas ilhas (figura 58-A) apresentou-se tipicamente

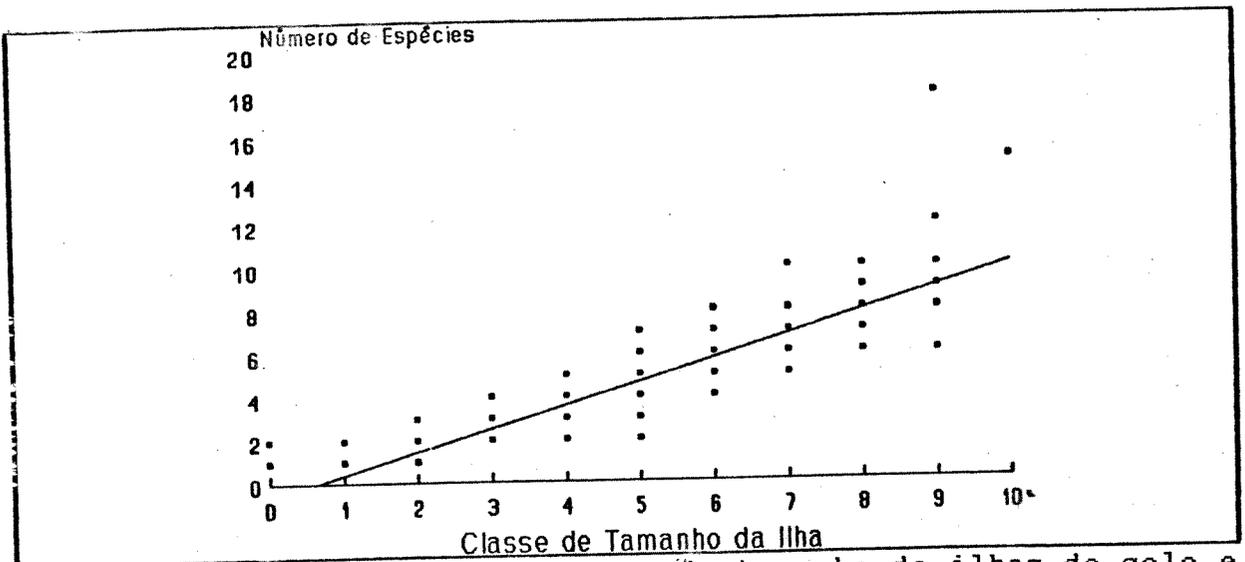
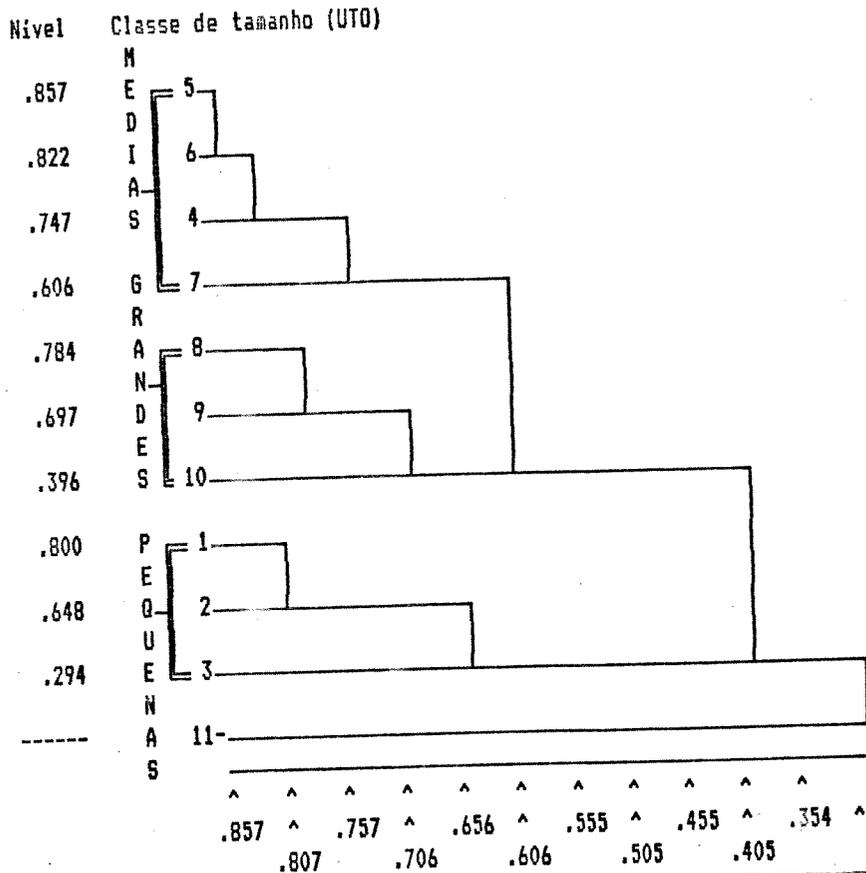


Figura 59 Relação entre a classe de tamanho de ilhas de solo e o número de espécies encontrado. Retra ajustada pela regressão linear ( $r = 0.86$ ;  $p < 0.00001$ ).

logarítmica (figura 58-B). O número de espécies encontradas nas unidades e suas classes de tamanho (figura 59), mostraram-se altamente correlacionados ( $r = 0.87$ ;  $p < 0.00001$ ). Este efeito é provocado pelo método de agrupamento (que emprega o logaritmo da área (fórmula 2.2)).

A utilização de classes de tamanho como tentativa de um agrupamento mais "natural" mostrou-se parcialmente bem sucedida na medida em que foi observada uma segregação entre as espécies, relacionada às classes de tamanho propostas. Uma análise da similaridade entre estas classes, utilizando-se a frequência de espécies como carácter, mostrou um agrupamento em três classes básicas (Dendrograma D.2), que seriam: Ilhas grandes (classes 8,9,10); Ilhas de tamanho intermediário (classes 4,5,6 e 7) e Ilhas pequenas (classes 1, 2 e 3).

**Dendrograma 2** - Agrupamento entre as classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha, considerando a frequência das espécies encontradas. Baseado em 86 espécies. Tipo de Coeficiente :Morisita (mod. Horn); Tipo de agrupamento :média não ponderada. Escala do dendrograma = 0.85710 A 0.29393



A relação logarítmica entre área e número de espécies é observada numa grande variedade de formações "insulares" (Begon et al., 1986). Considera-se que este efeito se dá provavelmente por um aumento na diversidade de habitats decorrente do aumento da complexidade estrutural da ilha, relacionado à sua área e às próprias espécies que são capazes de nela se instalar.

O aumento da heterogeneidade espacial dado pelo aumento da área de superfície é evidente nas formações insulares observadas,

principalmente no sentido horizontal. Características semelhantes têm sido relacionadas ao aumento da diversidade biótica de algumas comunidades (Roth, 1976).

O padrão observado poderia ser relacionado com um aumento da diversidade de condições microclimáticas e de qualidade de substrato. Presume-se que um aumento da área de superfície da ilha corresponde ao aumento na sua capacidade de reter água. Além disto, um aumento na área de superfície pode corresponder a um acréscimo no volume de solo disponível para instalação de raízes. Tais modificações tornariam a ilha de solo mais propícia à fixação de vegetais com uma dependência maior de água e substrato, tanto maior sua área.

Este ponto de vista está de acordo com a proposição de Lack para avifauna de ilhas (apud Begon, 1986). Este autor sugeriu uma justificativa ecológica para o número de espécies em ilhas, partindo do pressuposto de que a avifauna poderia ter acesso a todas as formações insulares. O número de espécies de aves nas ilhas seria assim dependente da quantidade de habitats adequados às espécies que chegam (Roth, 1976). A correspondência deste efeito com o encontrado nas ilhas de solo pode ser traçada diretamente. As espécies encontradas nas ilhas de solo sobre a rocha reproduzem-se principalmente através de sementes, sendo a reprodução vegetativa eficiente apenas dentro dos limites da ilha de solo. Acrescenta-se a isto o fato de que a forma predominante de dispersão das espécies encontradas é a anemocoria. Supõe-se,

portanto, que as espécies rupícolas poderiam alcançar qualquer ponto da superfície rochosa através de suas sementes, sendo seu estabelecimento nos locais alcançados dependente da existência de condições adequadas.

Os desvios observados na relação espécies-área podem ser relacionados a fatores como:

- o número limitado de espécies disponíveis para a colonização de ilhas de uma determinada área de cobertura;
- a inexistência de uma diferenciação significativa da qualidade de habitat quando a formação insular atinge uma determinada área de cobertura.

Portanto, os desvios encontrados na relação espécies-área também reforçariam a teoria de Lack, visto que esta considera importante a "qualidade" ambiental das ilhas. É provável que a relação entre a diversidade de habitats e a área insular não se dê diretamente, considerando-se que os padrões de arranjos do substrato e da vegetação presente (que constitui por si mesma habitats bastante variados) estão submetidos a uma grande diversidade de fatores. Assim, o aumento da área da ilha seria, em média, relacionado com o aumento da diversidade de habitats. Além disto, ao dar-se primazia à capacidade de dispersão, deve-se supor que falhas eventuais provocam "vazios" em habitats disponíveis. Tal efeito se torna evidente em algumas áreas examinadas, onde parte das espécies foi eliminada por perturbações e o tempo necessário para que estas áreas fossem

alcançadas por sementes provenientes de outros locais não tenha sido suficiente para recolonização.

Processos dinâmicos encontrados nas estruturas insulares:

Um outro fator envolvido na forma como as espécies exploram as ilhas de solo é a sua característica dinâmica. As ilhas de solo podem ter seu volume e área de cobertura modificados através do acúmulo e perda de material captado da rocha ou produzido pelos vegetais.

O aumento da área da unidade se dá através da interceptação de partículas pelo corpo do(s) vegetal(is) nela instalados, além do acúmulo de material produzido pelo próprio vegetal (folhas senescentes, ramos, etc.). O tipo de partícula interceptada e seu destino dependem da estrutura da planta instalada sobre a rocha e sua utilização do substrato.

Plantas que utilizam a rocha apenas como ponto de fixação e dispensam o solo como fonte de água e nutrientes (orquídeas e bromeliáceas atmosféricas e bromélias-tanque) não enraízam no solo fino e assim não contribuiriam para sua estabilização, o que não permitiria um aumento da área insular. Um processo diferenciado ocorre com as plantas que se instalam inicialmente em pequenas porções de solo em reentrâncias da rocha. Estas espécies geralmente apresentam um sistema radicular muito ramificado que tende a fixar a pequena quantidade de solo encontrada e permitir a aderência de mais partículas (p.ex.

Trilepis spp.). Coincidentemente produzem grande quantidade de matéria seca que permanece na própria ilha de solo, aumentando seu volume e área de cobertura.

A diminuição ou eliminação das ilhas de solo são produzidas pela ocorrência de erosão muito intensa ou pela modificação de suas características pelos vegetais residentes. O escoamento de água da chuva na superfície da rocha é provavelmente o principal fator de extração do material que constitui o substrato insular. O efeito de mobilização do material da ilha de solo se verifica pela turbulência no fluxo de água de escoamento, gerada pela própria estrutura da ilha. A formação de turbulências no fluxo de água sobre a rocha depende da intensidade do fluxo, das características da superfície circundante e do formato da ilha de solo (Businger, 1975). Assim, uma maior ou menor chance de extração de seu material ou eliminação completa estariam relacionadas às modificações estruturais que afetariam o escoamento de água e o fluxo de ar em seu contorno. Tais modificações poderiam ser produzidas pelo crescimento da área da ilha, devido à instalação de vegetais e acúmulo de material, ou pela presença de plantas com elementos estruturais que aumentariam o fluxo turbulento de ar e água em torno da unidade, facilitando sua eliminação da superfície da rocha.

Estes processos também foram relatados detalhadamente em ilhas de solo de outras localidades como as ilhas de Trilepis pilosa da flora granítica Nigeriana (Hamblen, 1964),

sendo descritos também como parte da dinâmica da vegetação de "domos" graníticos norte - americana ( Winterringer & Vestal, 1956).

Desta forma, os acréscimos e decréscimos das ilhas de solo pela instalação e desenvolvimento dos vegetais e por processos de senescência e morte poderiam contribuir tanto para a permanência como para a destruição de suas estruturas. Isto torna a relação entre área e número de espécies submetida a uma interação complexa de fatores bióticos e abióticos, que vão definir o destino da estrutura, "selecionando" a composição de espécies e a complexidade ambiental capaz de alcançar.

Formas-de-Vida

O agrupamento primário dos tipos de forma de vida encontrados entre as espécies, resultou nas proporções observadas no gráfico da figura 90.

As diferenças observadas quanto à distribuição das formas de

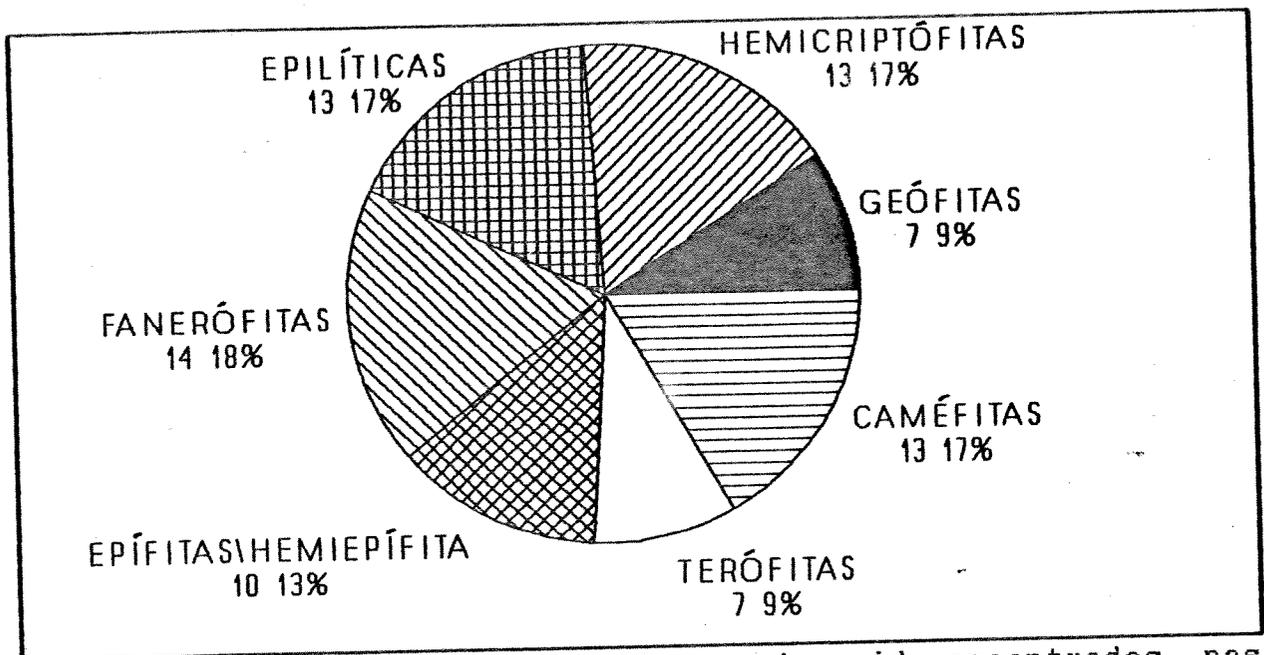


Figura 60 Proporção entre as formas de vida encontrados nas espécies levantadas.

vida entre as classes de tamanho de ilha podem estar relacionados à distinções na aptidão para explorar os diferentes habitats presentes.

Suculentas - A característica mais notável na distribuição de plantas desta subclasse (figura 61) seria a quase ausência nas menores unidades (classes 0 e 1 de tamanho). Esta distribuição contrasta com as observações gerais da vegetação, segundo as

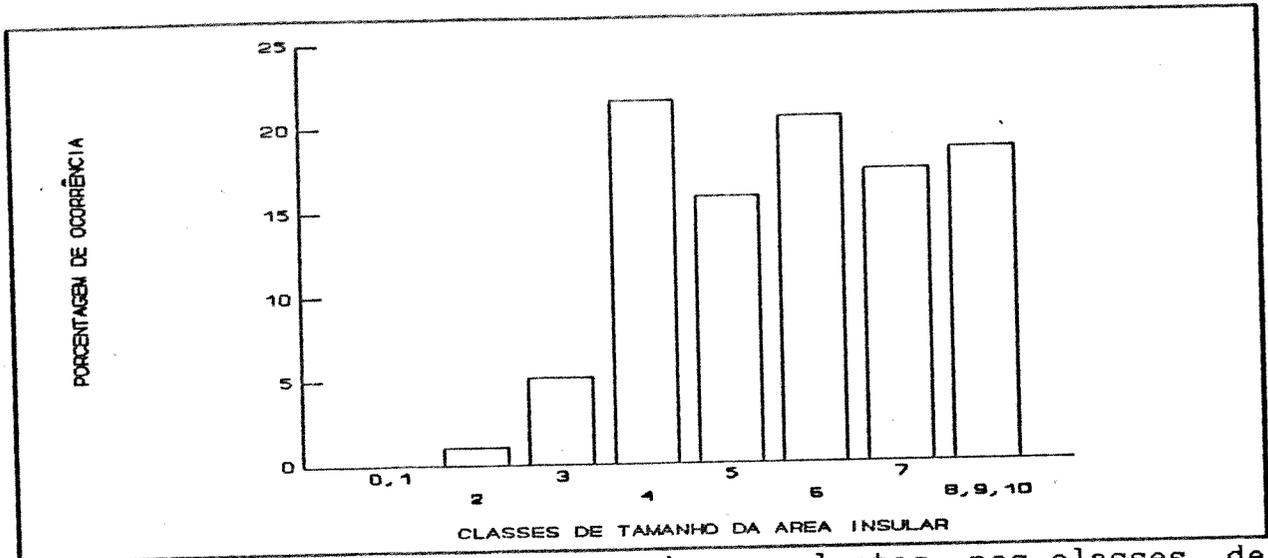


Figura 61 Frequência relativa de suculentas nas classes de tamanho de ilhas de solo. Os dados correspondem a 12 espécies.

quais esta forma de vida parece explorar eficientemente a superfície nua da rocha, caracterizando a subcomunidade atmosférica, constituída basicamente de Tillandsia araujei e Brassavola tuberculata. Este grupo consiste em três subgrupos delimitáveis, sendo a distribuição observada um efeito da reunião de plantas com habitats distintos. Assim, o gráfico resultante consiste numa combinação da distribuição de epilíticas suculentas atmosféricas, epífitas suculentas atmosféricas e caméfitas suculentas. Observa-se, através do gráfico de distribuição dos subgrupos (figura 62), que ocorre, em geral, uma maior frequência nas unidades de maior área. Entre estes, nota-se uma diferença de distribuição mais evidente entre o de epífitas suculentas e os outros.

A distribuição observada nas epífitas provavelmente se deve em grande parte às exigências de suporte. Sendo assim, a

distribuição deste subgrupo corresponde à distribuição típica de fanerófitas-suporte.

A distribuição da subclasse de plantas atmosféricas segue aproximadamente a do grupo anterior, distinguindo-se deste pela presença em menores unidades de solo e um decréscimo nas maiores. Estas diferenças devem-se provavelmente à independência de suporte elevado e de solo (o que possibilita sua ocorrência em unidades menores) associada à necessidade de radiação (que se torna limitante nas unidades maiores).

O grupo de caméfitas suculentas ocorre em proporção maior nas classes de tamanho intermediárias. Sua exclusão das classes extremas deve-se provavelmente à necessidade de solo e de

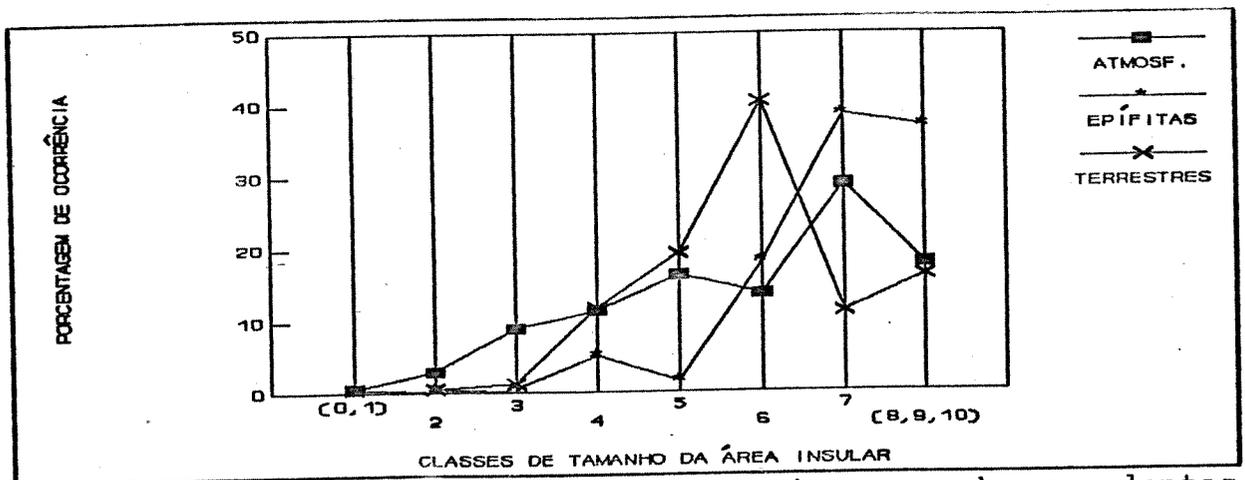


Figura 62. Frequência relativa dos subgrupos de suculentas entre as diferentes classes de tamanho de ilha de solo.

radiação, sendo o solo menos abundante nas unidades menores e a luz solar disponível apenas próximo às bordas de ilhas maiores dado o sombreamento por plantas de porte mais elevado na área

central das ilhas grandes. Ilustra este aspecto a distribuição de Kalanchoe sp. e Portulaca spp., caméfitas suculentas que ocupam as bordas de ilhas grandes e áreas contínuas formando "coroas". Populações menores são encontradas sobre a rocha formando ilhas de tamanho intermediário. Uma distribuição semelhante é encontrada em Sedum spp., da flora granítica norte-americana onde ocupa depressões rasas e secas na rocha.

#### Plantas Atmosféricas.

Este subgrupo reúne as espécies com independência do substrato para absorção de água e nutrientes e desprovidas de tanque, possuindo tricomas ou velame. As espécies que apresentam esta característica distribuem-se em três grupos, segundo o substrato utilizado para fixação: atmosféricas epilíticas; Caméfitas suculentas atmosféricas e epífitas atmosféricas. A ocorrência de espécies atmosféricas entre as classes de tamanho de ilhas de solo é diretamente proporcional à área que representam. Verifica-se, no entanto, uma irregularidade devida, provavelmente, à reunião de subgrupos (figura 63) com diferentes exigências de habitat (figura 64). O grupo das atmosféricas epifíticas difere nitidamente do grupo de atmosféricas epilíticas quanto à distribuição. Enquanto o primeiro se apresenta progressivamente mais freqüente nas classes de área maior, o segundo ocorre em maior proporção nas classes de tamanho intermediárias, excluindo-se das classes extremas.

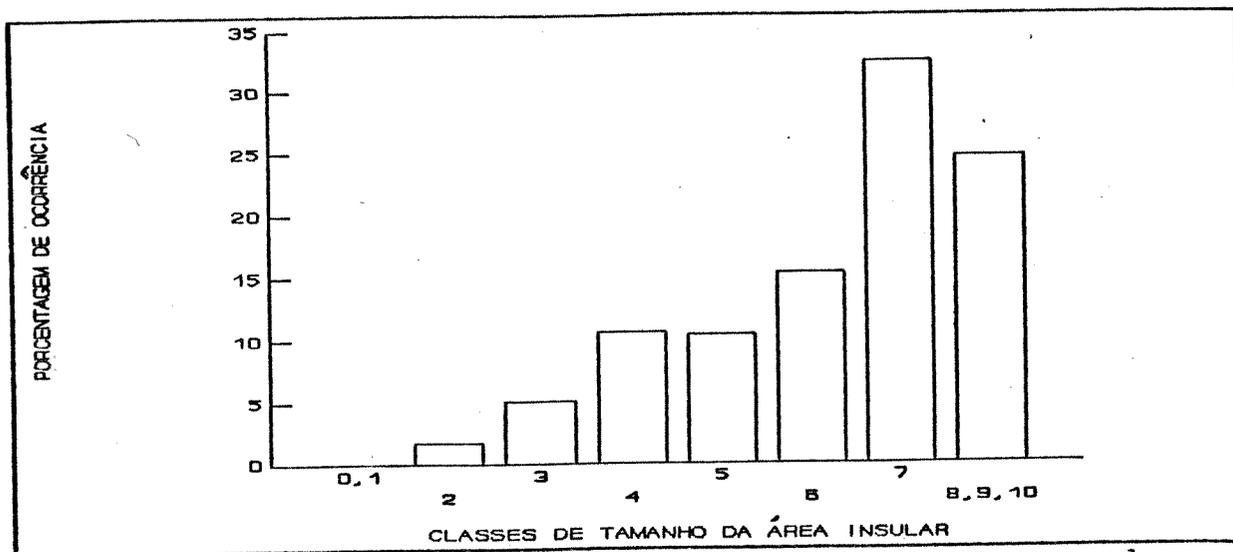


Figura 63 Ocorrência de espécies atmosféricas entre as classes de tamanho de ilha de solo, reunindo três subclasses.

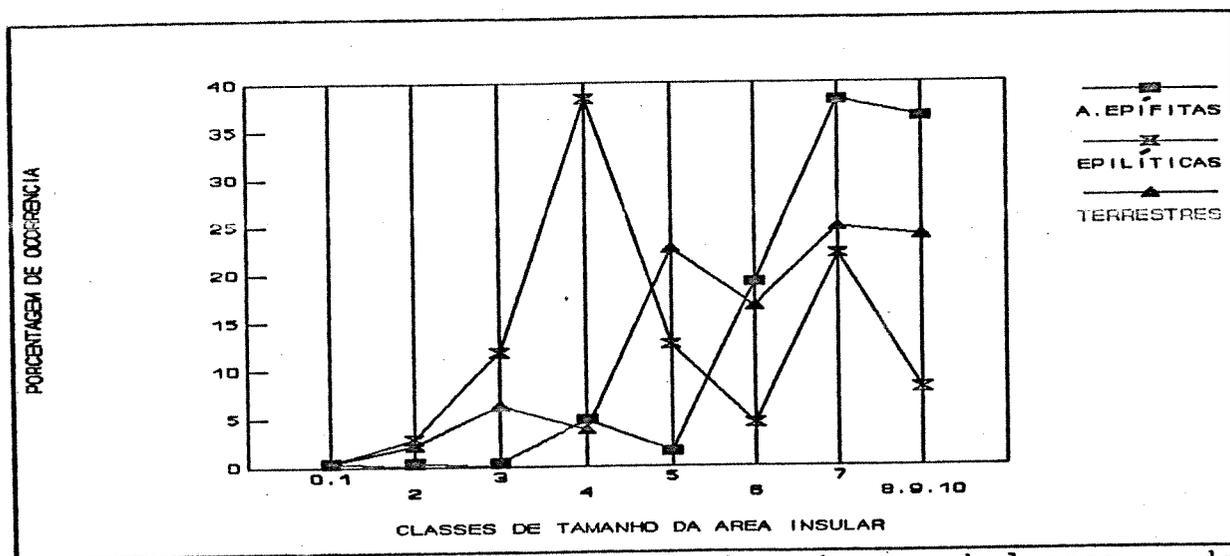


Figura 64 Ocorrência discriminada das subclasses de atmosféricas entre as classes de tamanho de ilha de solo incluindo: atmosféricas, epífitas, epilíticas e caméfitas suculentas atmosféricas.

A distribuição das atmosféricas epífíticas pode ser facilmente justificada pela exigência de substrato para fixação. Sendo este mais abundante nas ilhas de área de cobertura maior, onde são mais frequentes plantas com hábito fanerofítico e

caméfitas de maior porte. As atmosféricas epilíticas, além de instalarem-se diretamente sobre a rocha, são ocupantes "acidentais" de ilhas de solo, assumindo aí um hábito "epifítico", amontoando-se sobre a vegetação da ilha sem se fixar em qualquer substrato, mantendo-se porém, expostas à insolação direta. Nesta situação encontram-se excluídas completamente de ilhas de solo muito pequenas já que estas se aproximam da escala de tamanho dos indivíduos. A exclusão verificada nas ilhas maiores é provavelmente um efeito do sombreamento efetivo pelas espécies de maior porte aí presentes, que não permitem a fixação acidental das atmosféricas em seus galhos.

Subclasse Tanque :

Este grupo é constituído exclusivamente por bromeliáceas com capacidade de acumular água e restos vegetais nas bainhas foliares, constituindo assim um "tanque" de onde podem absorver água e nutrientes através de tricomas especializados e/ou raízes. As espécies agrupadas nesta classe dividem-se em epífitas epilíticas e terrestres (únicamente Neoregelia cruenta), sendo Vriesea geniculata a espécie epilítica predominante e V.neoglutinosa a bromélia-tanque epifítica mais abundante. Ambas

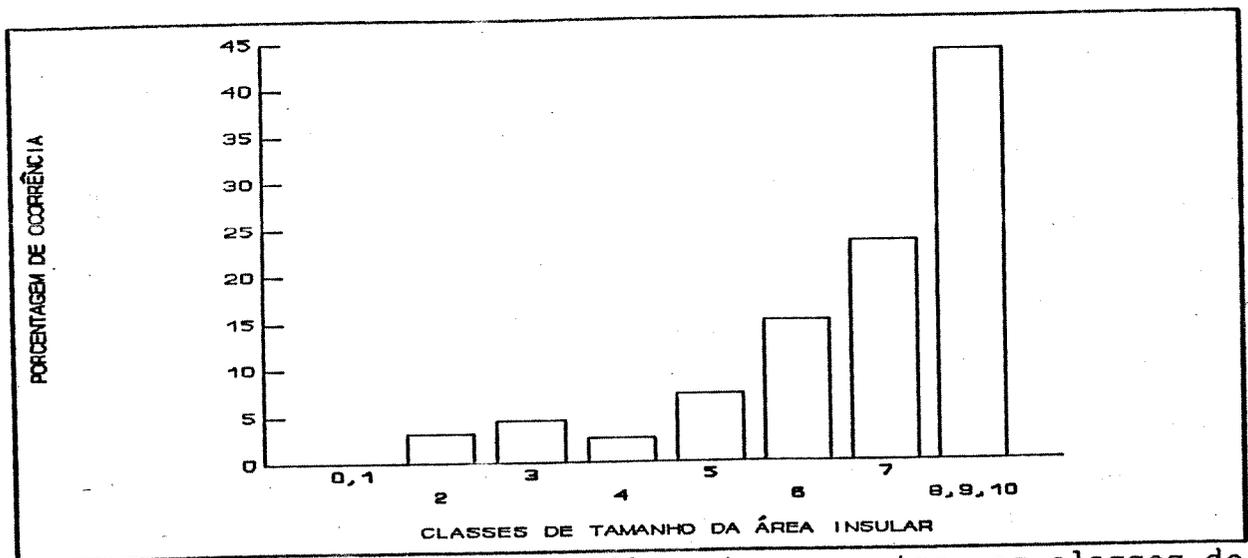


Figura 65 - Ocorrência de caméfitas-tanque entre as classes de tamanho de ilha de solo.

foram encontradas mais freqüentemente nas unidades de maior área de cobertura, conforme se pode observar no gráfico da figura 65. Esta distribuição provavelmente reflete a necessidade de suporte das epífitas como V.neoglutinosa e o grande porte da epilítica V.geniculata. A distribuição de epífitas estaria relacionada,

---

portanto, ao aumento da disponibilidade de fanerófitas e caméfitas grandes verificada com o crescimento da área insular. O aumento da frequência de V. geniculata observado com o aumento da área insular deve-se ao fato de que esta espécie integra apenas ilhas com área relativamente grande por ser sua própria área de cobertura comparável às dimensões das ilhas de solo intermediárias.

Caméfitas e Hemicriptófitas Higroscópicas e Semi-higroscópicas

As espécies higroscópicas e semi-higroscópicas apresentaram padrões distintos de distribuição ao longo das classes de tamanho

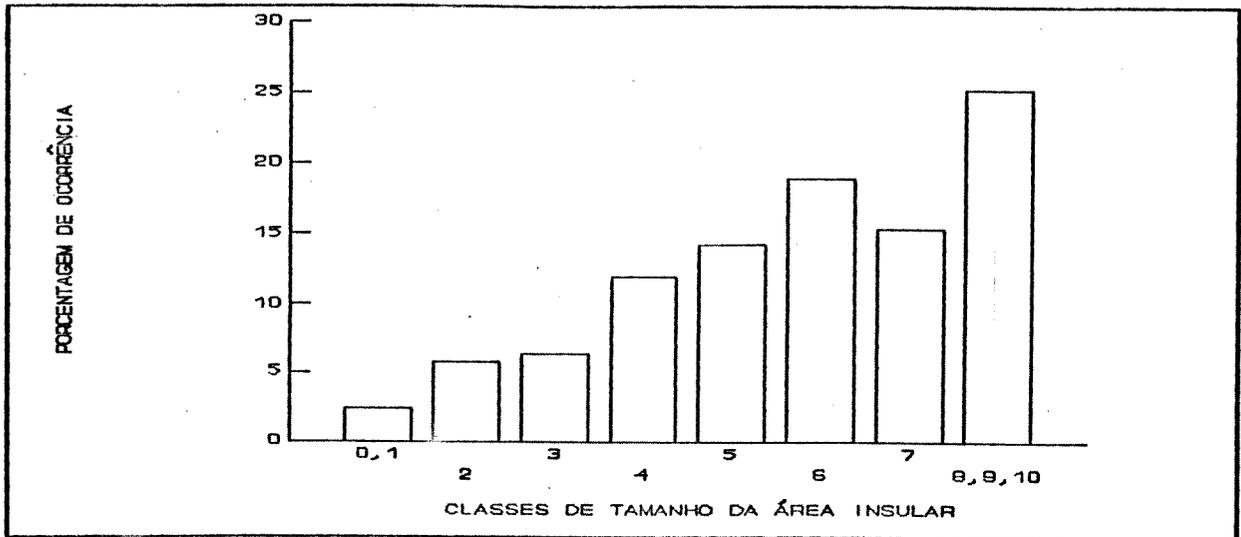


Figura 66 - Ocorrência das espécies higroscópicas entre as classes de tamanho de ilhas de solo.

de ilha de solo.

Hemicriptófitas higroscópicas

Todas as espécies higroscópicas encontradas são criptógamas vasculares com o comportamento "queilantóide" (Walter, 1971), incluindo a típica revivescente Selaginella convoluta. A frequência do aparecimento deste grupo tende a aumentar com a área da ilha de solo (figura 66). Estas espécies podem ser divididas em dois grupos básicos, distinguidos pela capacidade de explorar ambientes mais ou menos sombreados. As espécies higroscópicas heliófilas apresentaram uma distribuição equilibrada entre as classes de tamanho de ilhas de solo,

ocorrendo um ligeiro aumento nas classes intermediárias. Nas higroscópicas umbrófilas a distribuição apresenta uma tendência definida, observando-se uma frequência maior nas unidades de maior área. Tais características de distribuição devem-se provavelmente às necessidades específicas de qualidade de radiação. A distribuição das higroscópicas umbrófilas obedece à disponibilidade de radiação, sendo plantas com esta forma de vida mais comuns nas ilhas em que encontram-se espécies de maior porte e com maior capacidade de interceptação da luz. As espécies heliófilas provavelmente apresentam sua distribuição afetada pela necessidade de luz solar. Sendo este recurso mais escasso nas ilhas de maior tamanho pela competição com espécies de maior porte, sua ocorrência aí tenderia a ser menor que nas ilhas de pequena área.

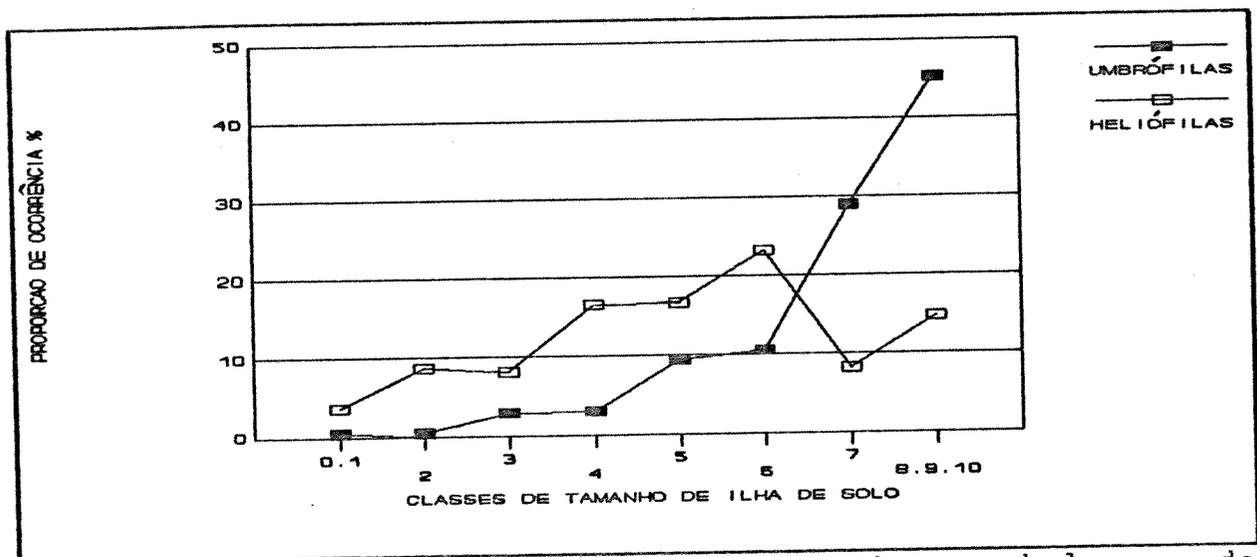


Figura 67 - Ocorrência discriminada das subclasses de caméfitas higroscópicas entre as classes de tamanho de ilhas de solo.

Uma importante distinção entre estes dois grupos pode ser notada através da capacidade de ocupar as unidades de solo das classes de tamanho 0, 1 e 2 (figura 67). As espécies higroscópicas umbrófilas são ausentes destas unidades, sendo as higroscópicas heliófilas um dos componentes típicos das ilhas de pequena área. Estas características de distribuição podem ser compreendidas de forma mais profunda se levarmos em conta as implicações fisiológicas dos hábitos, sendo portanto discutidas de forma mais profunda na secção de características fisiológicas com valor adaptativo à seca.

#### Semi-Higroscópicas.

As caméfitas e hemicriptófitas semi-higroscópicas se apresentam distribuídas de forma constante ao longo das classes de tamanho de ilha de solo (figura 68). Um ligeiro aumento em

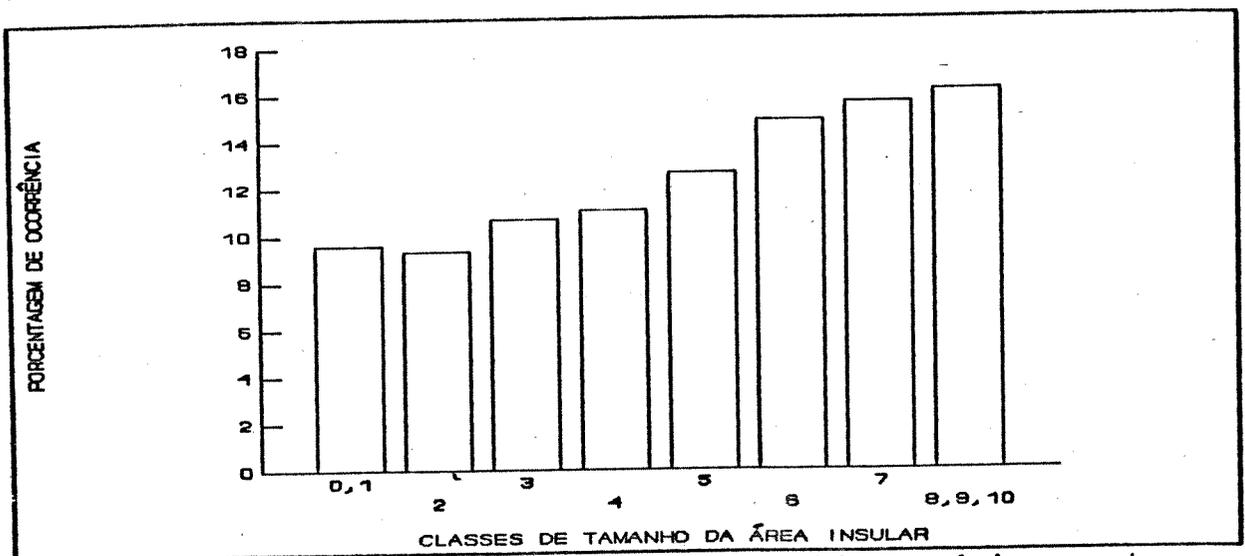


Figura 68 - Ocorrência de espécies semi-higroscópicas entre as classes de tamanho de ilha de solo.

direção às classes de maior área pode ser notado, contudo sem a expressão observada em outros grupos. A grande proporção com que ocorre nas ilhas de menor tamanho distingue esta subclasse das demais.

Neste grupo, as características fisiológicas relacionadas à forma de vida tornam-se mais importantes na interpretação da forma como se distribui ao longo das classes de tamanho de ilha. As características morfo-anatômicas encontram-se menos envolvidas e apresentam-se mais semelhantes às de plantas com outras respostas à seca. Como exemplo pode ser citada a espécie Myrothamnus flabelifolia, na qual se podem considerar ausentes características anatômicas foliares específicas que justifiquem diretamente o comportamento "higroscópico" (Walter, 1971). Os processos fisiológicos provavelmente envolvidos, incluiriam sistemas de regulação da perda de água e de proteção de membranas.

#### Hemicriptófitas não Higroscópicas (figura 69):

A frequência com que hemicriptófitas são encontradas nas classes de tamanho de ilhas de solo é aproximadamente proporcional à área que representam. Observa-se que unidades de área maior apresentam uma maior frequência de espécies hemicriptofíticas. Conforme observamos no gráfico, isto parece não ocorrer de maneira linear. Esta forma de distribuição deve-se, provavelmente, como em outros casos, à combinação dentro do

grupo, de plantas com exigências diversas quanto à características ambientais que estão envolvidas no aumento da área insular. Entre as espécies envolvidas, as pertencentes ao gênero *Pitcairnia*, especialmente *P. albiflos*, contribuem de forma definida para a irregularidade da distribuição, apresentando maior frequência nas unidades de tamanho intermediário. A

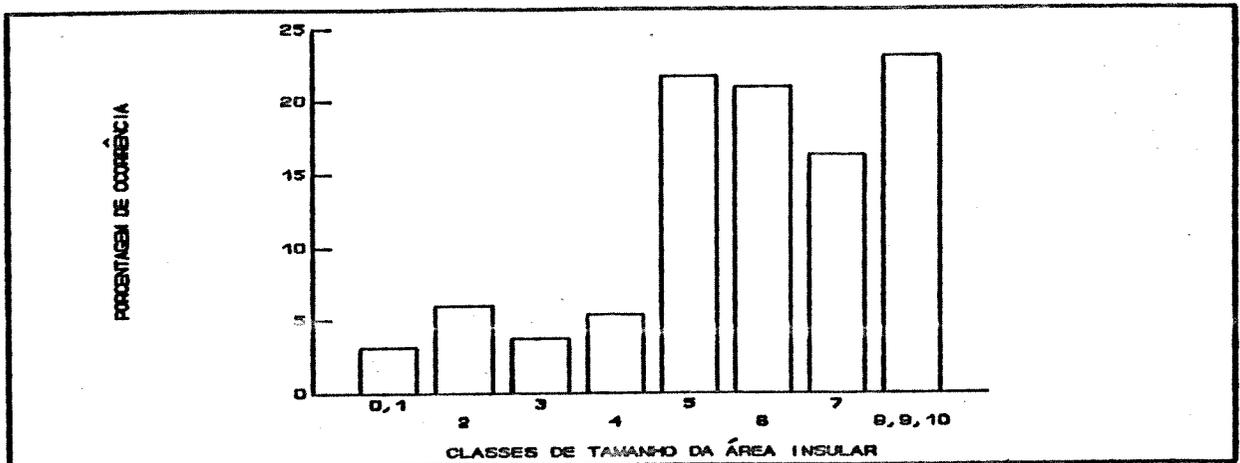


Figura 69 - Ocorrência de hemipterófitas entre as classes de tamanho de ilha de solo.

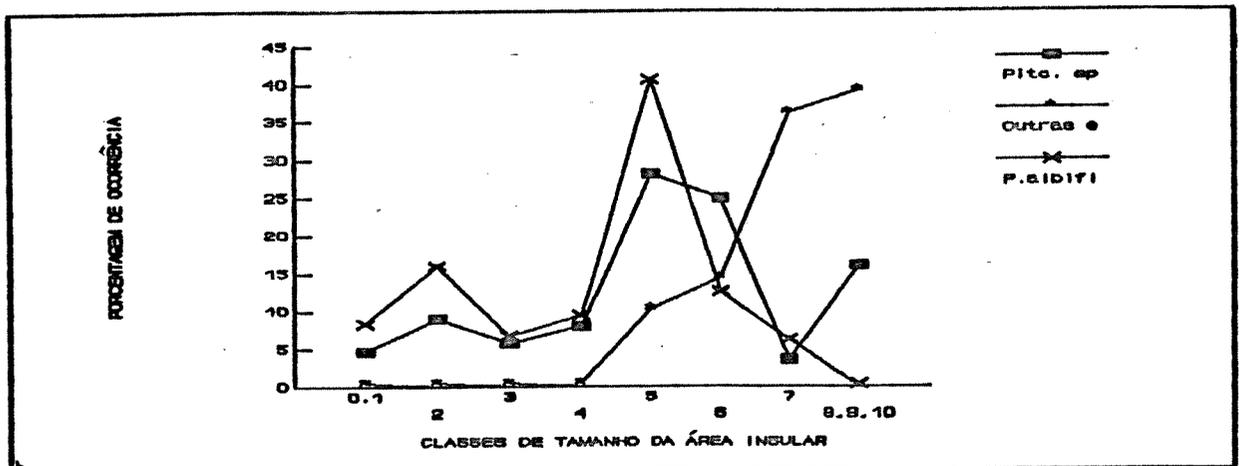


Figura 70 - Ocorrência de hemipterófitas entre as classes de tamanho de ilhas de solo, discriminando-se as espécies do gênero *Pitcairnia*, outras espécies com a mesma forma de vida e *P. albiflos*.

freqüência das outras hemicriptófitas reunidas apresenta-se relacionada diretamente com o tamanho da ilha. Esta distinção pode ser observada no gráfico da figura 70.

As hemicriptófitas encontradas distinguem-se quanto à necessidade de luz solar direta. As plantas do gênero Pitcairnia são predominantemente heliófilas, enquanto as outras espécies, principalmente polipodiáceas, são freqüentes em habitats sombreados. Caracteriza-se como exceção a estes grupos, o de gramíneas heliófilas, mais freqüentes em ilhas de tamanho maior. Isto se deve provavelmente à associação deste grupo com perturbações provocadas pelo fogo, sendo as unidades maiores em geral mais afetadas por este tipo de alteração. Além disto, as unidades maiores apresentam uma estrutura mais heterogênea, encontrando-se áreas com uma profundidade de solo adequada sob uma cobertura menos densa, permitindo assim a instalação de plantas heliófilas que necessitem de uma quantidade maior de substrato.

### Geófitas

A classe das Geófitas apresentou a distribuição típica da maioria dos outros grupos (figura 71), sendo mais freqüentes espécies desta categoria nas ilhas de maior área. Além da ocorrência em ilhas de solo, plantas com esta forma de vida podem ser encontradas ocupando fendas e até mesmo a superfície da rocha. Quando encontradas em ilhas de tamanho médio e grande, as

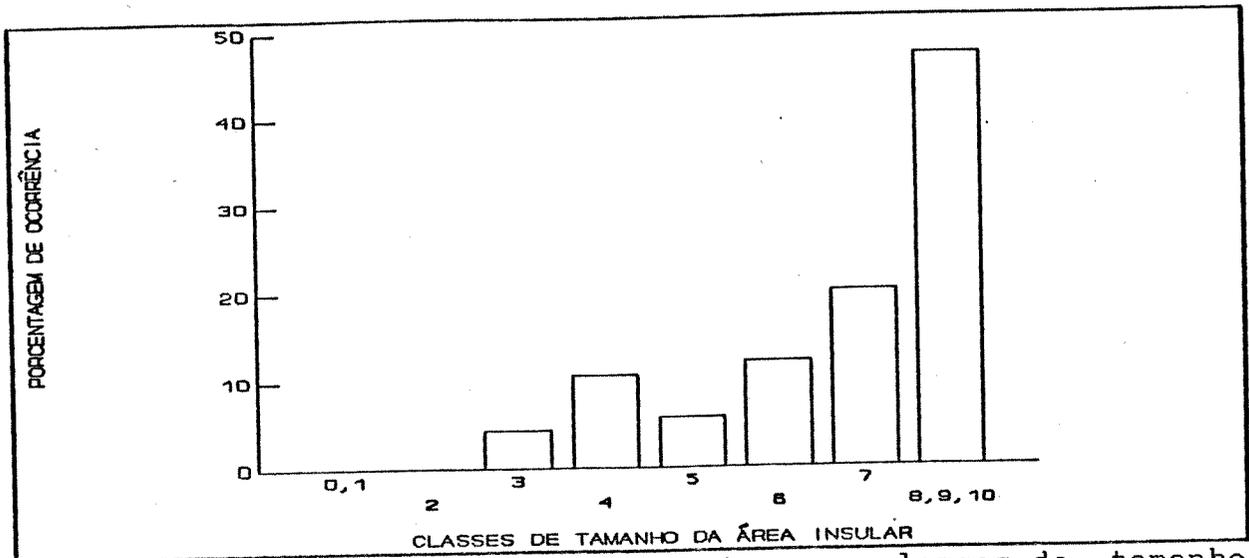


Figura 71 Ocorrência de Geófitas entre as classes de tamanho de ilha de solo.

geófitas ocorrem predominantemente nas bordas, sendo os órgãos de reserva expostos.

As espécies geofíticas encontradas não apresentaram em campo o típico período de dormência, no qual perdem a parte aérea e permanecem no solo sob a forma de um órgão de reserva, protegido das condições extremas do ambiente. Contudo, o comportamento de dormência foi observado em laboratório em algumas espécies como Hyppeastrum spp. e Sinningia cardinalis, que perdem a parte aérea quando mantidas fora do solo durante algum tempo. A aparente ausência de um período de dormência no campo, poderia estar relacionada, portanto, à frequência com que ocorrem secas suficientemente intensas ou prolongadas a ponto de induzir o comportamento típico. De outra forma, pode-se considerar que o hábito geofítico encontrado, não corresponde propriamente ao

significado adaptativo que lhe é dado na escala de formas de vida.

O órgão de reserva enterrado, na maior parte das plantas tem sua funcionalidade dada por permanecer razoavelmente isolado das condições desfavoráveis da superfície, preservando assim tecidos meristemáticos e material para emergir no período propício. No entanto, observa-se que na flora granítica a escassez de solo obriga os órgãos de reserva a permanecerem em exposição parcial ou total, instalando-se às vezes diretamente sobre a rocha. Assim, no caso da vegetação estudada, além de desempenharem a função de órgãos de dormência durante períodos extremamente desfavoráveis, os bulbos e tubérculos poderiam exercer a função de um substrato virtual, permitindo a permanência da planta em condições de ausência de solo, conservando a água eventualmente absorvida. Além disto, diante das condições extremas encontradas por plantas na superfície rochosa a necessidade prioritária de controle da perda de água seria restritiva à absorção de CO<sub>2</sub>. Neste sentido, o balanço de carbono poderia ser mantido pelo órgão de reserva, que se constituiria numa fonte de material energético e estrutural para o crescimento e reprodução mesmo durante períodos em que a absorção de carbono não fosse possível. Isto parece de acordo com o observado em Sinningia cardinalis, na qual a formação do tubérculo inicia-se tão logo a planta germina sobre a fina camada de solo que cobre algumas partes da rocha, sendo o crescimento da parte "aérea" lento e o carbono fixado

---

provavelmente destinado em maior proporção à formação do órgão de reserva. Desta forma, a estrutura da planta adulta poderia se manter, mesmo na falta de um substrato consistente, sendo suas necessidades providas pelo tubérculo fortemente fixado à rocha.

Terófitas

Plantas com forma de vida terofítica ocorreram apenas em formações insulares grandes submetidas a perturbações, podendo portanto serem tidas como "invasoras". Excetuando-se Evolvulus sp., todas outras espécies com esta forma de vida ocorrem como invasoras em outros tipos de vegetação próximos.

A ocorrência proporcional às classes de tamanho de ilha (figura 72), reflete o sucesso relativo da forma de vida terofítica nas unidades maiores. Esta distribuição decorre

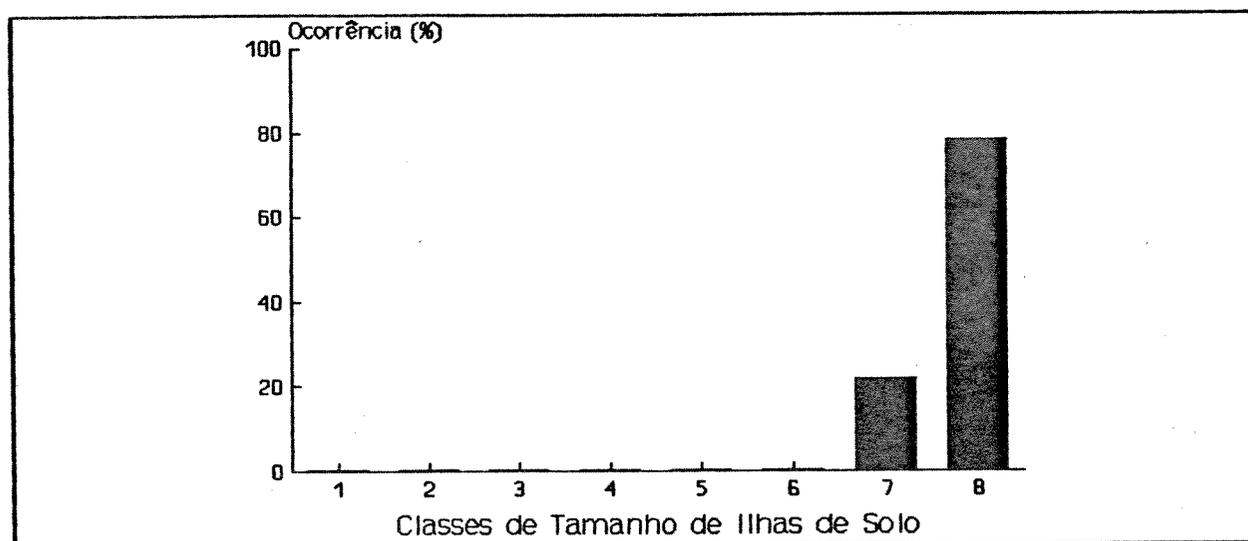


Figura 72 - Ocorrência de terófitas entre as classes de tamanho de ilhas de solo.

provavelmente da estratégia "oportunista" encontrada entre as espécies terofíticas invasoras, que ocupariam preferencialmente locais com uma disponibilidade de recursos farta e baixa competição. As ilhas maiores apresentam em relação às menores, condições mais amenas em relação a seca e profundidade do solo.

Além disto se apresentam mais expostas a ação do fogo e têm mais chance de apresentar pequenos sítios expostos. A área de superfície exposta sob efeito da queima da vegetação ou por falhas na cobertura, aliada à maior capacidade de retenção de água encontrada entre as ilhas maiores, seriam características propícias à instalação de terófitas. A exclusão observada entre as ilhas menores estaria relacionada à intensidade da seca nestas unidades, já que a vegetação baixa nelas encontrada não representaria obstáculo à emergência da maioria das espécies terofíticas. O ciclo de vida destas espécies estaria regulado tanto pela recuperação das unidades após o fogo, com o consequente aumento do sombreamento por plantas típicas de ilhas maiores, quanto por secas intensas eventuais, que tornariam mesmo ilhas maiores inapropriadas para plantas com forma de vida terofítica.

#### Plantas com Porte Arbustivo

##### Caméfitas arbustivas, Micro e Nanofanerófitas:

Plantas de porte arbustivo podem ser encontradas dispersas sobre a rocha nos diferentes substratos disponíveis, excluindo-se a superfície desnuda. Assim, caméfitas arbustivas, micro e nanofanerófitas constituem componentes da flora de fendas, bordas de floresta e ilhas de solo.

Nas ilhas de solo sobre a rocha este grupo é encontrado predominantemente nas unidades de maior área (figuras 73 e 74). Uma exceção se constitui na espécie Tibouchina heteromalla, capaz

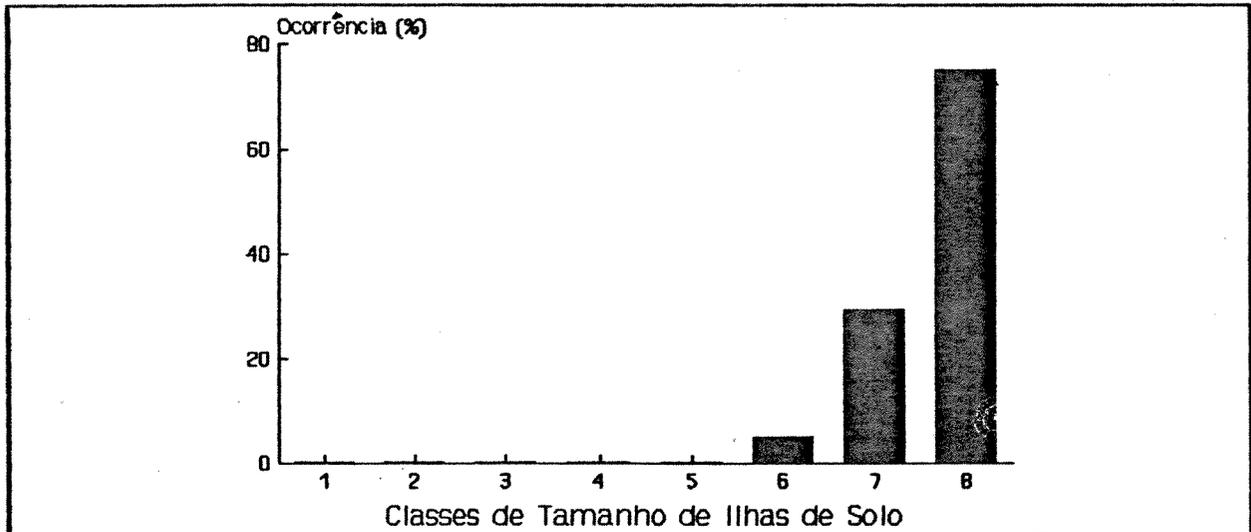


Figura 73 - Ocorrência de caméfitas arbustivas entre as classes de tamanho de ilhas de solo sobre a rocha.

de instalar-se em unidades de solo muito pequenas, contudo indivíduos adultos emitem raízes que alcançam outras unidades e/ou as introduzem em fendas próximas, as quais, provavelmente, passam a agir como extensões da unidade principal.

A distribuição deste grupo deve-se provavelmente ao aumento da capacidade de suporte mecânico encontrada em unidades de maior área, a qual se constitui numa exigência básica de plantas de maior porte, incapazes de se fixarem à rocha por meios próprios.

Além do controle da transpiração através de adaptações anatômicas e fisiológicas, o grupo raramente apresenta mecanismos especiais considerados eficientes diante de seca extrema. Isto contribuiria para justificar a distribuição observada, considerando-se a premissa de que ilhas de solo maiores apresentam condições menos extremas de seca, o que favoreceria a instalação de vegetais menos resistentes.

Poucas espécies de grande porte são encontradas na flora das áreas examinadas. As "árvores" encontradas não ultrapassam 4 metros de altura. Foi considerado, no entanto, que as espécies arbóreas encontradas sofriam um processo de "nanificação" pelas condições de pouca profundidade do solo e efeito intenso de ventos e seca, sendo indivíduos de porte normal encontrados em bordas de floresta limitadas pela rocha e ilhas de solo de grande

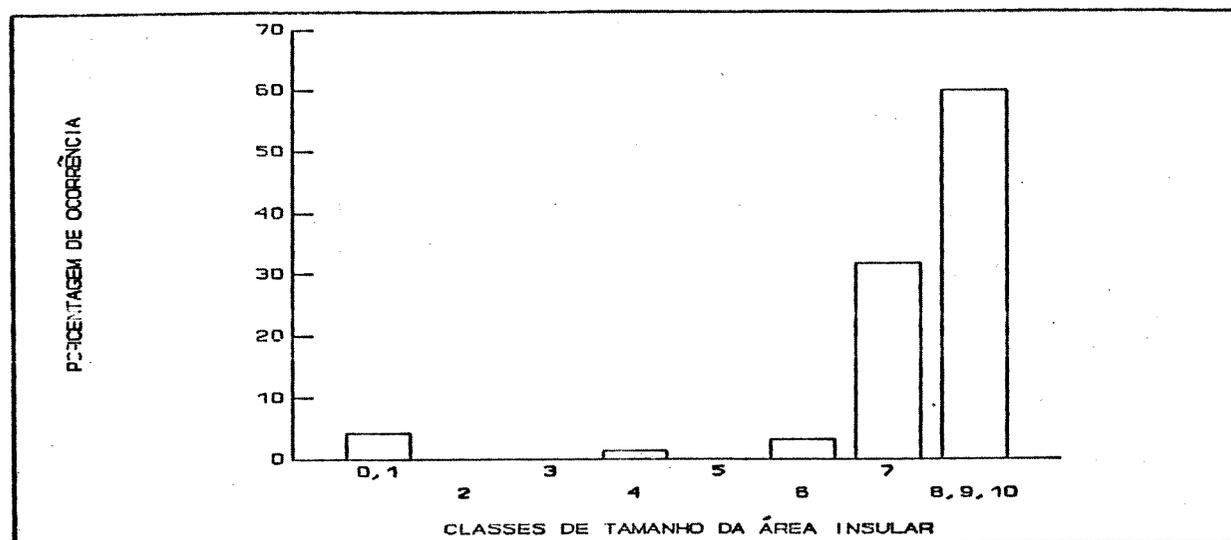


Figura 74 - Ocorrência de micro e nanofanerófitas entre as classes de tamanho de ilhas de solo.

área ("ilhas de floresta", não incluídas nas análises).

Entre as espécies encontradas, verifica-se o hábito "estrangulador" ou hemiepifítico, que na rocha se caracteriza por uma instalação inicial do tipo epilítico. A planta assim instalada, desenvolve raízes até o encontro com um substrato firme (Ficus spp. e Ceiba erianthos). A única fanerófita que não apresenta este comportamento é Tibouchina corymbosa, que se

estabelece diretamente sobre o solo de ilhas de maior área.

A distribuição das subclasses de formas de vida arbustivas pode estar relacionada com a distribuição de outros grupos (figura 75), como epífitas e espécies umbrófilas em geral. Isto dá-se provavelmente por serem as fanerófitas fonte de suporte e sombra para estas espécies, condicionando assim sua distribuição.

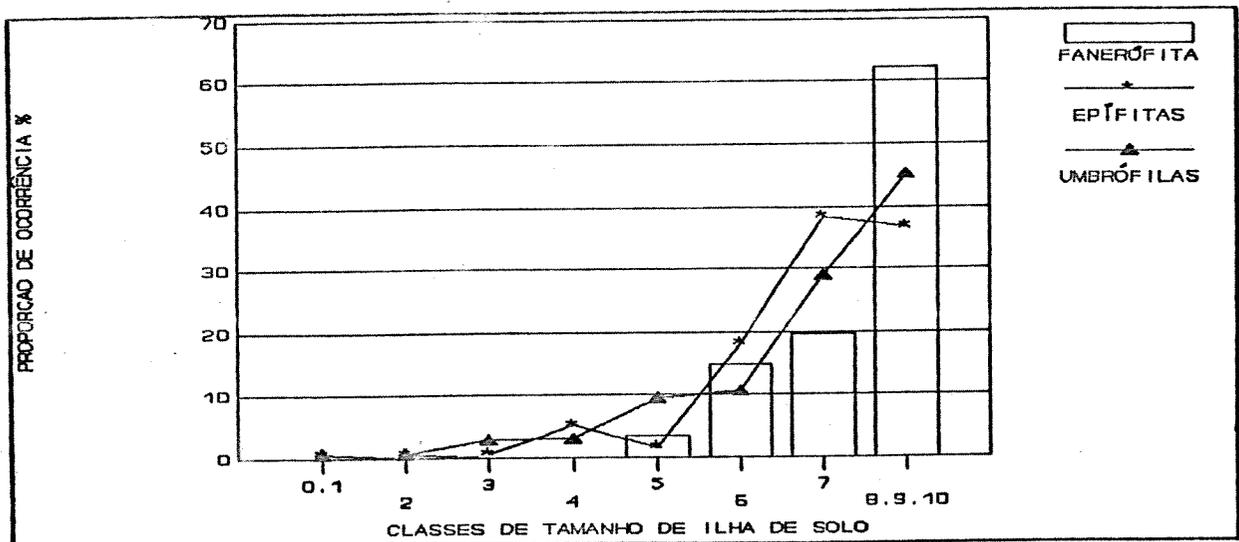


Figura 75 - Ocorrência de micro e nanofanerófitas comparada aos grupos de epífitas atmosféricas e o de higroscópicas umbrófilas, entre as classes de tamanho de ilhas de solo.

Fenologia e Características da Biologia Reprodutiva das Espécies encontradas.

Quanto à duração e periodicidade com que se apresentavam no estado fértil, as espécies encontradas apresentaram padrões básicos

- Floração durante todo o ano, em ciclos irregulares (Ex. Pleurostima spp.);
- Floração ininterrupta;

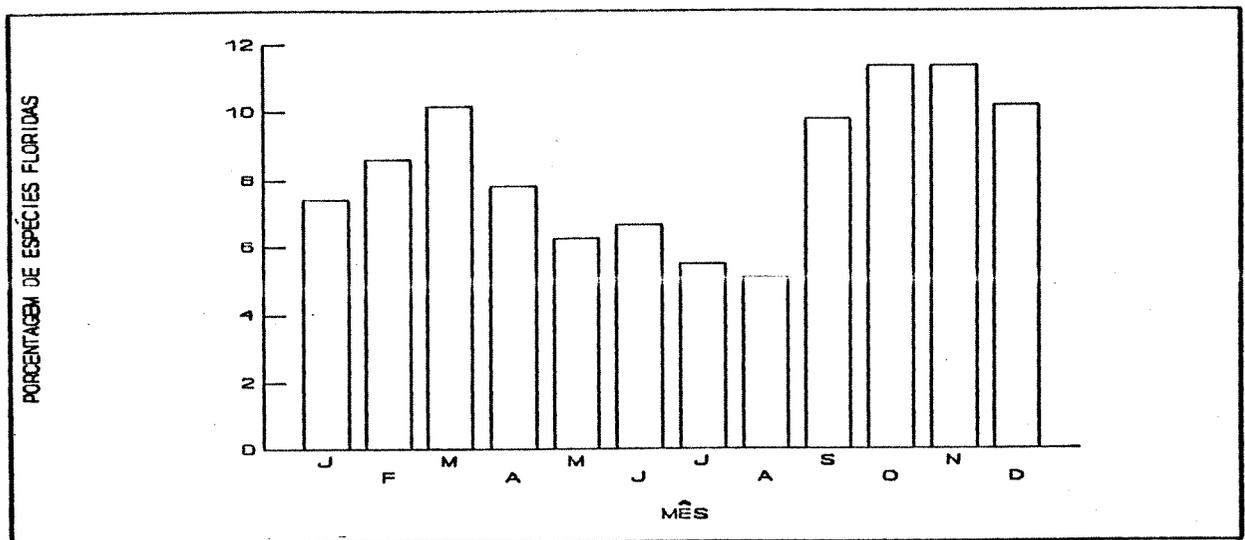


Figura 76 - Freqüência de espécies floridas durante o ano.

- Floração durante o período seco (de Junho a Agosto)(p.ex. Kalanchoe sp.);
- Floração imediatamente anterior ao período seco (Pitcairnia spp.);
- Floração após o período seco (Primavera-Verão) (A maioria das espécies).

Em geral o período em que um menor número de espécies

apresentam-se floridas é o inverno (figura 76), ou seja, durante o período de seca mais freqüente.

A manifestação irregular do período fértil, principalmente em Pleurostima spp., relacionou-se provavelmente à pequenos períodos de seca esporádicos durante o ano. Normalmente a floração se seguia ao período de chuvas que ocorria após as secas.

A floração de algumas espécies seguia-se a um período de seca prolongado, geralmente após o inverno. Nestes casos observou-se que a floração não se processava imediatamente, mas sim durante um período seco de curta duração que se seguia às chuvas pós-invernais. Em anos com o inverno úmido, o período fértil de Vellozia candida, Xerophyta plicata e outras espécies de floração primaveril, observou-se tardiamente, ocorrendo somente após algum período de seca, mesmo de pequena duração.

O amadurecimento dos frutos, na maioria das espécies durou aproximadamente 1 mês após o final da floração. As sementes são em geral anemocóricas com alguns casos de autocoria.

A perda periódica de folhas coincidiu com o inverno (estação mais seca), ocorrendo mesmo quando este período se apresentava atipicamente úmido. No restante do ano, a perda de folhas também foi observada durante o verão em pequenos períodos de seca.

Características Fisiológicas de Resistência à Seca:Caracterização dos Tipos Fisiológicos

A abordagem inicial, visando a definir as adaptações fisiológicas que confeririam vantagens na resistência ao estresse hídrico, distinguiu seis categorias quanto ao comportamento foliar, agrupadas em duas classes, a de plantas "revivescentes" (aquelas que apresentam enrolamento e dessecação de folhas, seguido de recuperação) e a de "não revivescentes" (aquelas que

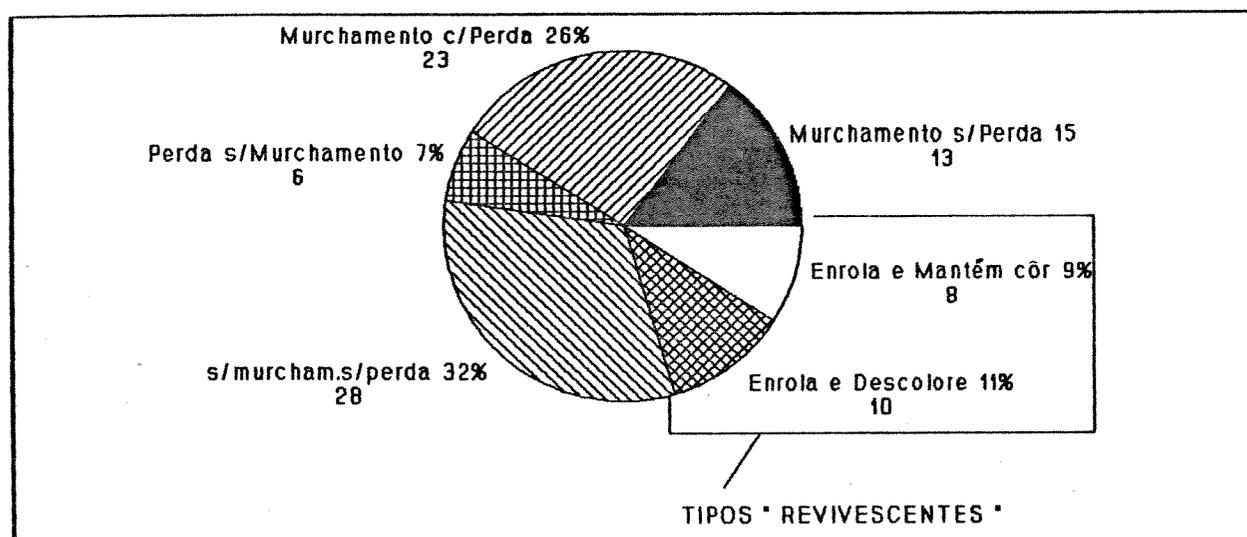


Figura 77 - Proporção entre os tipos de comportamento foliar durante períodos secos apresentados pelas espécies encontradas. Número de espécies abaixo da legenda e porcentagem ao lado.

apresentavam murchamento e/ou perda das folhas ou nenhuma manifestação visível).

Estes tipos de comportamento foram relacionados a respostas fisiológicas específicas. Assim, considerou-se que murchamento e queda de folhas são respostas típicas de plantas cujas adaptações

à seca envolvem principalmente processos de regulação da perda de água. Sob estresse intenso, algumas espécies diminuiriam a área disponível para evaporação através da perda de folhas, evitando que os meristemas sofressem grau intenso de desidratação e fossem danificados. Este é o comportamento mais comum nas espécies encontradas, correspondendo a 32% do total.

As manifestações de murchamento, sem perda de folhas, resultaram freqüentemente na morte de ápices ou de plantas inteiras. Este comportamento é encontrado principalmente em terófitas, que se instalam após queimadas intensas. Possivelmente, manifestações de murchamento em algumas plantas prosseguiriam com perda de folhas, não observada, causando uma superestimativa do número de plantas que apresentavam apenas murchamento.

Os tipos "revivescentes" apresentaram um murchamento foliar caracteristicamente ordenado, consistindo em enrolamentos e/ou dobraduras segundo as tensões do tecido e seus pontos de maior resistência. Este murchamento apresentou-se associado a um aumento da rigidez, sendo que em algumas espécies era acompanhado de mudanças na coloração, que passava de verde a amarela ou arroxeadada. A recuperação do estado normal após o término da seca foi a regra nestes casos.

A relação entre o comportamento foliar durante o período seco, com o tipo fisiológico de adaptação ao estresse hídrico foi estabelecida a partir da interpretação da revivescência como uma

evidência da presença de tolerância à dessecação, sendo o tipo "evitador da dessecação" considerado principalmente por exclusão.

#### Tolerância à dessecação.

Na flora levantada 15 espécies mostraram características de plantas tolerantes à dessecação, o que corresponde à aproximadamente 15% do total de espécies e a 22% das espécies encontradas em ilhas de solo.

A relação entre a capacidade de tolerar a dessecação e o comportamento "revivescente" foi estabelecida superficialmente pela associação entre este e os altos níveis de déficit de saturação hídrica verificados no estado "dessecado". O conteúdo relativo de água das folhas revivescentes, desseccadas em condições naturais, variou entre um máximo de 15 e um mínimo próximo a 0%. As medidas menores verificaram-se em plantas com folhas mais flácidas e com uma tendência à crassitude. Tais medidas são comparáveis às encontradas em plantas tolerantes africanas e australianas nas mesmas condições (Gaff & Latz, 1978; Gaff, 1986), e em criptógamas queilantóides de deserto (Walter, 1971). Considerando-se que plantas tolerantes à dessecação são habitualmente pouco crassas e sobrevivem ao nível médio de 13% CRA (87% DSH), podem-se levar em conta os resultados obtidos no sentido de reforçar a indicação inicial da presença de tolerância à dessecação nas espécies revivescentes encontradas.

Comportamento no ambiente natural :

No campo, plantas revivescentes se apresentavam dessecadas após um período sem chuvas, que variava segundo o tipo de substrato e a espécie envolvida. A relação entre o conteúdo de água no solo e o estado da planta foi facilmente notada em ilhas de solo. Ilhas de solo maiores geralmente apresentavam condições nas quais os indivíduos de espécies tolerantes à dessecação podiam manter-se em estado hidratado por mais tempo. Ilhas de solo menores, pelo contrário, secavam rapidamente, sendo os indivíduos nelas encontrados mais freqüentemente observados no estado dessecado. Plantas de maior porte apresentavam uma "resiliência" maior, demorando a responder à seca do substrato. Plantas pequenas ou de folhas estreitas rapidamente respondiam à seca com enrolamento foliar. Durante o verão, sob radiação intensa, plantas em estado dessecado podiam ser encontradas após 1 semana sem chuvas. O período de 2 semanas sem chuvas e céu limpo foi considerado o ideal para observarem-se plantas no estado dessecado no campo.

Aparentemente, a capacidade de absorção de água atmosférica sob a forma de vapor é muito pequena e provavelmente pouco importante para o processo de re-hidratação. Secções foliares de criptógamas e fanerógamas revivescentes falharam em absorver água de atmosfera saturada. No entanto, criptógamas apresentaram a capacidade de absorver água líquida pela superfície da folha (ecto-hidria), como briófitas. Fanerógamas apenas absorveram água

através das estruturas de transporte íntegras (a partir do solo) ou através das bordas cortadas das secções foliares. Em relação às criptógamas, os resultados concordam com os encontrados por Spalding (1906) em Notholaena.

Tolerância à dessecação em propágulos:

Invariavelmente, plântulas e propágulos de espécies com comportamento foliar revivescente apresentaram a capacidade de recuperação após serem submetidas a 10% UR. Esta característica pode ser considerada o mais forte indicador da presença de tolerância à dessecação na espécie, já que, neste caso, todo o organismo está em equilíbrio com a umidade ambiente. Isto elimina o problema de se estender o comportamento dos tecidos para a planta inteira, como se observa nos testes utilizando folhas. Ao contrário das plantas adultas, plântulas apresentam poucas estruturas que venham a interferir no contato entre os tecidos e o ar circundante, obtendo-se, portanto, uma exposição maior dos seus tecidos ao tratamento.

A característica de resistência enquanto jovem constitui-se certamente num fator decisivo no estabelecimento destas espécies no habitat rochoso, já que, neste estágio, a simplicidade estrutural não permite um relativo isolamento, possível nas plantas adultas.

Nas espécies nas quais nem plântulas nem propágulos puderam ser obtidos, a confirmação da presença de tolerância à dessecação

se apóia somente na capacidade de recuperação da planta inteira no campo, tendo-se estimado seu conteúdo relativo de água (CRA) das folhas durante o estado dessecado. A medida que a caracterização definitiva da presença de tolerância à dessecação foge ao escopo deste trabalho, estes resultados foram considerados suficientes para discussão.

#### Peciloclorofilia :

A dessecação foi, em alguns casos, acompanhada de descoloração do limbo, quando então sua cor passava de verde à amarela. Esta característica foi observada em 60% das espécies tolerantes à dessecação.

A descoloração se processava geralmente em velocidades diferentes em várias regiões das folhas, observando-se assim, "manchas" verdes e amarelas em toda sua extensão. Em alguns casos a cor final era roxa ou roxo-esverdeada, provavelmente devido ao acúmulo de antocianinas. A mudança de cor durante o dessecamento iniciava-se quando as folhas já se encontravam enroladas. A duração deste processo variou principalmente com a espécie e com a posição da folha na roseta, sendo que folhas mais próximas do ápice se apresentavam secas antes das outras. Não foi observado nas diversas espécies o tempo de privação de água necessário para que o processo se iniciasse. Contudo, notou-se no campo que indivíduos pequenos de Pleurostima purpurea passavam de um estado completamente verde a completamente amarelo em aproximadamente 2

Discussão:

horas.

As espécies que manifestaram enrolamento das folhas acompanhado de mudanças de coloração apresentaram um decréscimo absoluto na quantidade de clorofila, confirmando a presença de peciloclorofilia associada à dessecação. As criptógamas revivescentes não apresentaram modificações na coloração e, correspondentemente, não apresentaram diminuição notável do conteúdo de clorofila durante a dessecação. Estas observações coincidem com as feitas sobre as plantas tolerantes à dessecação da flora Africana (Gaff, 1971, 1977, 1986).

A recuperação da clorofila por secções de folhas desseçadas foi observada em todas as espécies que mostraram sinais de tolerância à dessecação, certificando a recuperação do tecido, já que está relacionada com um processo ativo (Virgin, 1965) de ressíntese ou reparação.

Características taxonômicas associadas:

Entre as espécies revivescentes encontradas nota-se que algumas características associadas à dessecação aparecem em grupos relacionados taxonomicamente. Todas as veloziáceas encontradas apresentaram comportamento revivescente, associado à peciloclorofilia, compartilhando esta característica com as espécies africanas (Ayensu, 1973a, 1973b). Esta mesma coincidência, apresenta-se no gênero Trilepis (Hamblen, 1961), sendo as duas espécies encontradas revivescentes e



"prateadas"). Assim, tanto a peciloclorofilia quanto o aumento da refletividade foliar durante o estado dessecado estariam relacionados com o hábito heliófilo em plantas tolerantes à dessecação.

#### Processos de Evitação associados à Tolerância :

Apesar de a característica efetiva na resistência à seca entre as plantas tolerantes à dessecação ser a propriedade de entrar em equilíbrio com o ambiente em níveis extremos de estresse hídrico, as espécies incluídas nesta categoria, podem apresentar, em condições de estresse moderado, sistemas de restrição das perdas de água, conforme observado em Xerophyta plicata (Meguro et al, 1977). Um exemplo disto verifica-se na relação entre o déficit de saturação foliar (DSH) e o conteúdo de água do solo em Pleurostima purpurea e Vellozia candida, quando as ilhas de solo em que se encontram instaladas são submetidas à dessecação pela suspensão de regas (figuras 50 e 51). Observa-se nestes gráficos que as curvas de desidratação do solo e perda de água pelas folhas se encontram deslocadas. Este lapso, seria possivelmente, a expressão de algum mecanismo de restrição do equilíbrio entre a planta e o solo. Tal período corresponderia provavelmente ao mínimo necessário para entrarem em ação mecanismos de preparação dos tecidos que sempre precedem o processo de equilíbrio.

Processos de "Evitação":

Supõe-se que as espécies que não apresentaram sinais de tolerância à dessecação resistam ao estresse hídrico apenas através de estratégias do tipo "evitador" (evitador da dessecação, sensu Levitt, 1980). Estas espécies sobreviveriam mantendo uma regulação das perdas de água, restringindo o equilíbrio com o ambiente no período seco. Os processos envolvidos nesta estratégia diferem entre si quanto ao mecanismo de restrição. Tais distinções refletem-se na eficiência em manter um balanço positivo de carbono nas condições limitantes encontradas, temporal e espacialmente.

Todas as modalidades de mecanismos de "evitação" envolvem basicamente um controle da transpiração através da regulação da abertura estomática. Outras características, como a espessura da barreira cuticular e adaptações que influenciam no acoplamento do vegetal com a atmosfera (área, forma, características radiativas, aerodinâmicas e relação superfície-volume), interagem com a regulação estomática para produzir mecanismos de isolamento mais efetivos. Diferentes padrões de metabolismo podem ser encontrados associados aos processos de restrição da transpiração conferindo vantagens no balanço de carbono (Levitt, 1980).

**Tabela 18 - Adaptações prováveis das espécies encontradas, considerando os resultados de testes e referências do tipo fisiológico no gênero. {+} = Presente; {-} = Ausente; {+?} = Evidências inconsistentes.**

<u>Espécies</u>	<u>CAM, CA</u>	<u>Toler.à dessec.</u>	<u>Obs.e Referências</u>
<u>Anchoaea nudicaulis</u>	CAM		Griffiths, 1988; Coutinho, 1963, 1969
<u>Anemia elegans</u>		+	Enrolamento de folhas
<u>Anemia villosa</u>		+	Verificado
<u>Brassavola sp.2</u>	CAM		Coutinho, 1963, 1969
<u>Brassavola tuberculata</u>	CAM		Coutinho, 1963, 1969
<u>Cephalocereus fluminensis</u>	CAM		Szarek & Ting, 1977
<u>Cephalocereus sp.</u>	CAM		"
<u>Clusia sp</u>	CAM?		Ting et al, 1987
<u>Croton compressus</u>	-		Verificado
<u>Cyperus sp.</u>	CA		Anatomia Kranz
<u>Cyrtopodium andersonii</u>	-		Coutinho, 1963, 1969
<u>Doryopteris collina</u>		+	Verificado
<u>Doryopteris sp.2</u>		+?	Enrolamento das folhas
<u>Epidendrum ellipticum</u>	CAM		Coutinho, 1963, 1969
<u>Epidendrum harrisoniae</u>	CAM		"
<u>Evolvulus sp.</u>	-		Verificado
<u>Ficus</u>	CAM?		Ting et al, 1987
<u>Freycottia sp.</u>	-		Verificado
<u>Hemionitis tomentosa</u>		+	Enrolamento de folhas
<u>Kalanchoe brasiliensis</u>	CAM		Verificado; Medina, 1982; Schaffer & Luttge, 1988
<u>Hellinis minutiflora</u>	CA		Anatomia Kranz
<u>Opuntia sp.</u>	CAM		Szarek & Ting, 1977
<u>Panicum maximum</u>	CA		Anatomia Kranz
<u>Cereus pernaebucensis</u>	CAM		Szarek & Ting, 1977
<u>Cereus obtusus</u>	CAM		"
<u>Pitcairnia albiflos</u>	-		Medina et al, 1977; Luttge, 1986
<u>Pitcairnia sp.2</u>	-		"
<u>Pitcairnia flammea</u>	-		"
<u>Pitcairnia sp.1</u>	-		"
<u>Pitcairnia staminea</u>	-		"
<u>Pleurostima purpurea</u>		+	Verificado
<u>Pleurostima spectabilis</u>		+	Verificado
<u>Pleurostima seubertiana</u>		+	Verificado
<u>Pleurostima fanniei</u>		+	Verificado
<u>Poaceae sp.1</u>	CA		Anatomia Kranz
<u>Portulaca hirsutissima</u>	CA		Lawlor, 1987; Guralnick & Ting, 1988
<u>Pseudolaelia velozicola</u>	CAM		Verificado
<u>Rhipsalis cereoides</u>	CAM		Verificado
<u>Rynchelytrum repens</u>	CA		Anatomia Kranz
<u>Selaginella convoluta</u>		+	Verificado
<u>Selaginella selowii</u>		+	Verificado
<u>Stillingia dichotoma</u>	-		Verificado
<u>Talinum sp.</u>	CA		Lawlor, 1987
<u>Tillandsia ealemontii</u>	CAM		Medina et al, 1977

## Continuação:

Espécies	CAM,CA	Toler.À dessec.	Obs.e Referências
<u>Tillandsia gardneri</u>	CAM		**
<u>Tillandsia araujei</u>	CAM		**
<u>Tillandsia dura</u>	CAM		Medina et al., 1977
<u>Tillandsia stricta</u>	CAM		Griffiths & Smith, 1983
<u>Trilepis microstachya</u>		+	Verificado
<u>Trilepis lhotzkiana</u>		+	Verificado
<u>Vellozia variegata</u>		+	Verificado
<u>Vellozia crassicaulis</u>		+	Verificado
<u>Vellozia candida</u>		+	Verificado
<u>Vriesea sp.</u>	-		Medina et al., 1977
<u>Vriesea oligantha</u>	-		**
<u>Vriesea brassicoides</u>	-		**
<u>Vriesea imperialis</u>	-		**
<u>Vriesea neoglutinosa</u>	-		Verificado
<u>Vriesea geniculata</u>	-		Verificado
<u>Xerophyta plicata</u>		+	Meguro et al., 1975

Tipos fotossintéticos C4 e CAM:

Os principais tipos distinguidos foram plantas com metabolismo C4 e sistema CAM (metabolismo ácido de crassuláceas). Foi considerado que a presença de tipos fisiológicos dentro do gênero, mesmo não se conhecendo sua extensão entre as espécies, indicava a possibilidade de sua manifestação. Levando-se em conta que existiria como pré-adaptação ou seria possível manifestar-se no caso de o processo ser facultativo.

As espécies não revivescentes, que não apresentaram bainha do feixe vascular do tipo "kranz", e que não pertenciam a gêneros nos quais teriam sido encontrados tipos fotossintéticos caracteristicamente CAM ou C4, foram consideradas simplesmente "evitadoras". Esta consideração faz-se a partir do preceito de que as manifestações de tolerância à dessecação envolvem um comportamento foliar suficientemente evidente, já que se processa a perda de grande proporção do conteúdo de água.

Foram consideradas 20 espécies (aproximadamente 19% das espécies encontradas) como provavelmente CAM (Tabela D.2), levando-se em conta a verificação direta e referências bibliográficas. Este tipo fotossintético conferiria às espécies rupícolas um alto grau de isolamento das características microclimáticas encontradas durante o dia, favoráveis a um aumento da evapotranspiração (Lutge, 1987). O característico comportamento estomático destas espécies (com a abertura estomática no final do período de iluminação e um fechamento no

início do período de iluminação mais intensa) coincide com períodos de formação de orvalho, favorecendo a absorção de gases numa atmosfera saturada de água, reduzindo, portanto, as perdas por transpiração. Esta característica favoreceria também as epífitas, confrontadas com o mesmo problema de escassez de substrato para a absorção de água e secas freqüentes, típicas do habitat epifítico (Benzing & Renfrow, 1971a, 1971b; Berry, 1975; Benzing, 1976, 1987; Luttge, 1987).

#### Distribuição dos Tipos Fisiológicos :

Os tipos descritos apresentaram distribuições diferenciadas ao longo das classes de tamanho de ilhas de solo. As distinções foram percebidas através da freqüência relativa e do índice de predominância.

#### Distribuição de Plantas Tolerantes à Dessecação

Entre as espécies tolerantes à dessecação, são distinguidas quanto à distribuição, 3 subgrupos, a saber:

- Fanerógamas heliófilas (figura 78);
- Criptógamas umbrófilas (figura 79);
- Criptógamas heliófilas (figura 80).

Estes grupos diferem na proporção com que são encontrados nas ilhas de distintas classes de tamanho, notando-se a ausência de alguns nas menores unidades. A partir da regressão entre a área

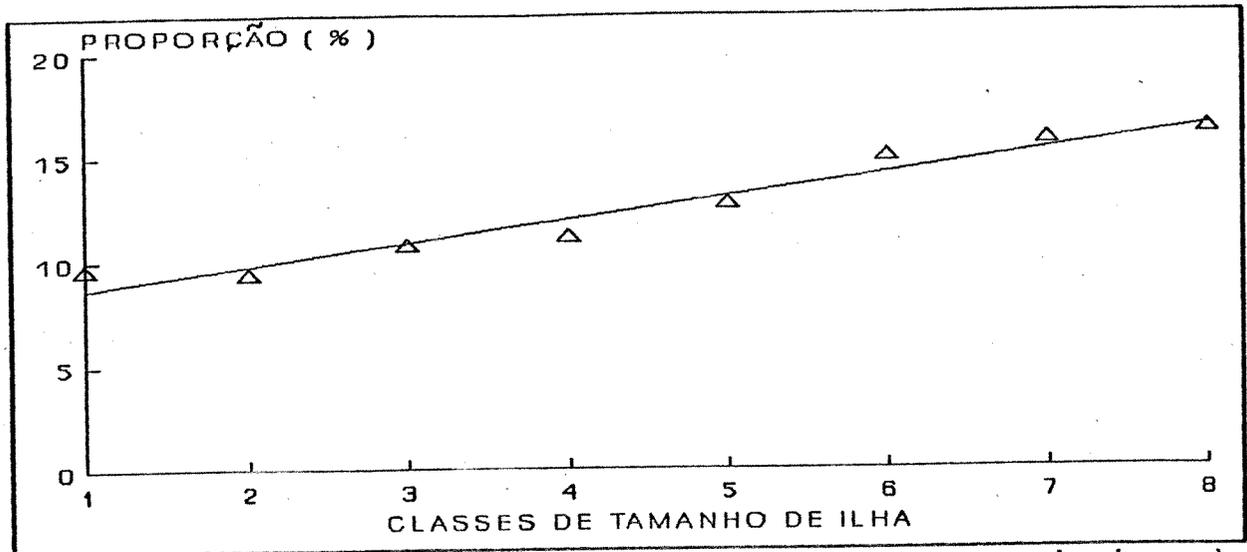


Figura 78 - Ocorrência das fanerógamas com sinais de tolerância à dessecação entre as classes de tamanho de ilha de solo.  $r = 0,974$   $p < 0.001$ .

transformada em classe e a proporção dos indivíduos encontradas nesta classe podem ser observadas diferenças na inclinação das retas e no ponto de intersecção do eixo horizontal, evidenciando a influência do aumento da área insular na proporção de ocorrência.

As fanerógamas com sinais de tolerância à dessecação apresentam a proporção de ocorrência altamente correlacionada com a classe de tamanho da ilha ( $r = 0.974$ ). A reta da regressão apresenta uma baixa inclinação comparada aos outros tipos fisiológicos ( $\theta = 47.47^\circ$ ), evidenciando uma distribuição menos intensamente afetada pelo tamanho da ilha de solo. Observa-se também que a equação da reta mostra um baixo coeficiente linear ( $b = 8.69$ ), evidenciando a grande proporção deste grupo nas menores unidades insulares, uma característica geral das plantas com sinais de tolerância à dessecação.

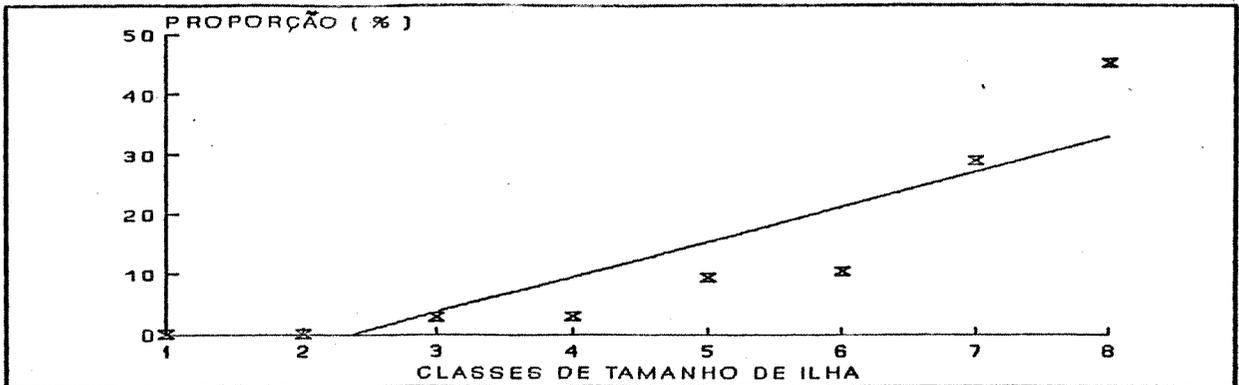


Figura 79 - Ocorrência das criptógamas umbrófilas com sinais de tolerância à dessecação entre as classes de tamanho de ilha de solo ( $r = 0,880$  ;  $0,001 < p < 0,005$ ).

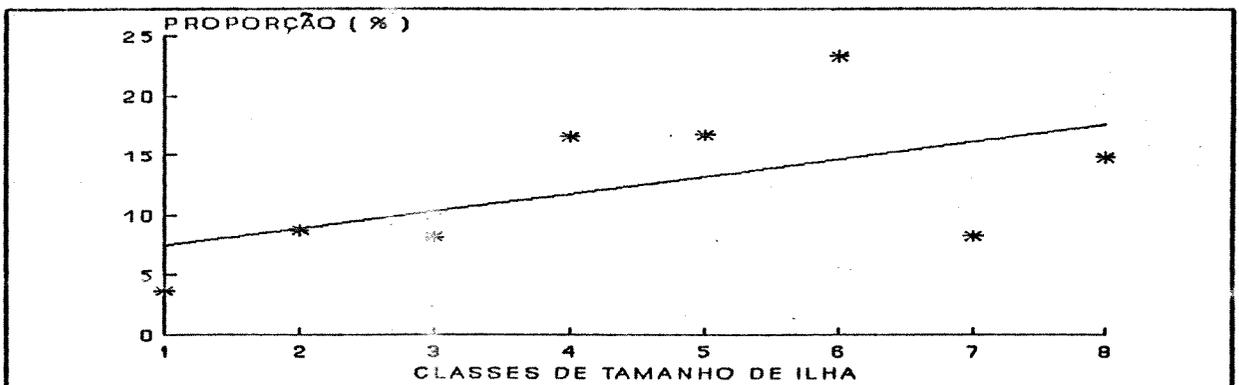


Figura 80 - Frequência relativa das criptógamas heliófilas que apresentam sinais de tolerância à dessecação nas classes de tamanho de ilha de solo.  $r = 0.554$ ;  $p > 0.1$ .

As criptógamas que apresentaram revivescência foram divididas em duas subclasses, relacionadas ao habitat radiativo. Estas subclasses apresentam suas ocorrências distribuídas distintamente quanto à classe de tamanho da ilha.

As espécies de habitat umbrófilo apresentam sua distribuição altamente correlacionada ( $r = 0.88$ ) com a classe de tamanho insular, sendo que a reta projetada apresenta uma elevada inclinação, evidenciando a influência do aumento da área. A

intersecção em um ponto alto do eixo horizontal, evidencia sua ausência das unidades de menor área.

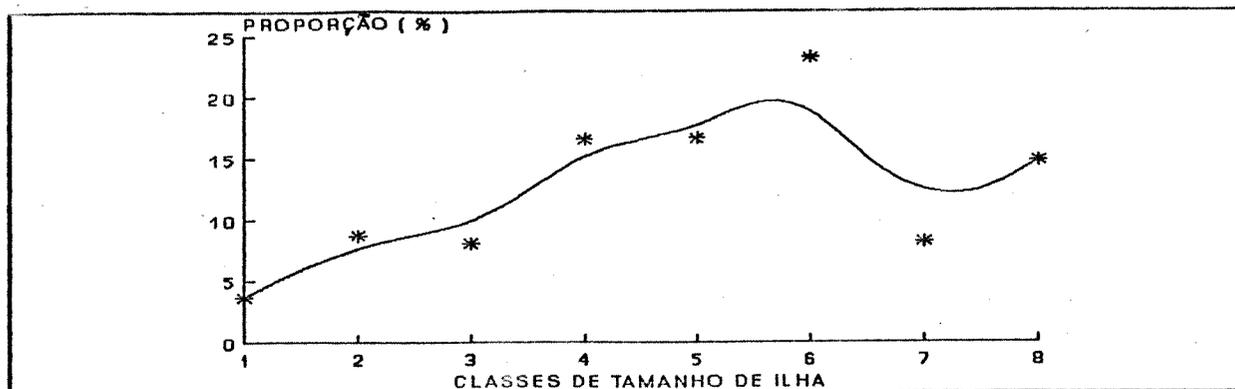


Figura 81 - Curva da frequência de ocorrência de criptógamas heliófilas com sinais de tolerância à dessecação entre as classes de tamanho de ilhas de solo, executada pelo ajuste polinomial.

A distribuição do grupo de criptógamas heliófilas nas diferentes classes de tamanho de ilhas de solo se apresenta irregular, o que se pode observar na baixa correlação com a classe de tamanho insular e sua menor significância ( $r = 0.554$  ;  $p > 0.1$  ). Este grupo ocorre nas menores classes de tamanho, sendo mais freqüente nas classes intermediárias. A sequência se traduz numa curva (figura 81) com o ápice nas classes intermediárias.

#### Distribuição de Plantas Evitadoras da Dessecação

A distribuição das plantas evitadoras entre as classes de tamanho de ilha de solo, coincide com a de outros grupos, observando-se uma freqüência de ocorrência maior nas classes de tamanho correspondentes à ilhas de maior área, sendo esta altamente correlacionada com o valor de classe ( $r = 0.9367$ ;

$p < 0.001$ ). A forma geral de distribuição (figura 82) pode ser

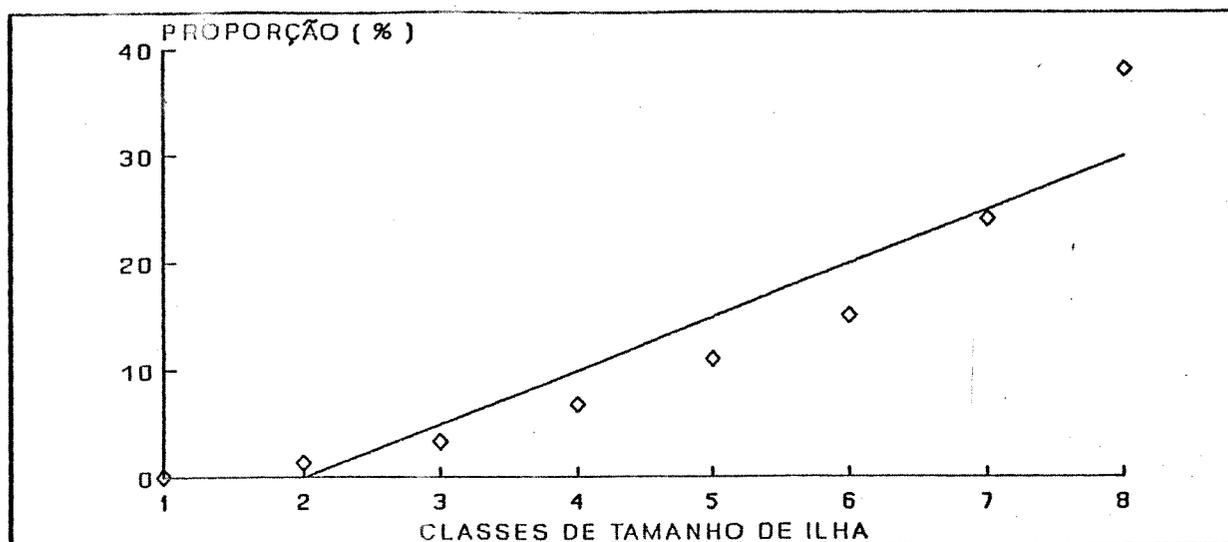


Figura 82 - Ocorrência de plantas consideradas não-tolerantes à dessecação entre as classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear:  $r = 0.94$ ;  $p < 0.001$ .

considerada (como nas outras classes) como efeito do aumento da diversidade nas classes maiores. Contudo observa-se em relação a distribuição de tipos tolerantes à dessecação, uma frequência relativamente mais baixa nas classes menores, o que se reflete no coeficiente linear da equação da reta projetada ( $b = - 5.03$ ). Torna-se portanto evidente a raridade de plantas não tolerantes nas menores unidades de ilhas de solo. Esta característica se deve possivelmente à menor resistência à seca encontrada nas plantas não-tolerantes à dessecação, que seriam portanto excluídas das menores unidades, normalmente mais áridas.

Os subgrupos de plantas não-tolerantes à dessecação, identificados através do provável tipo fotossintético, isto é,

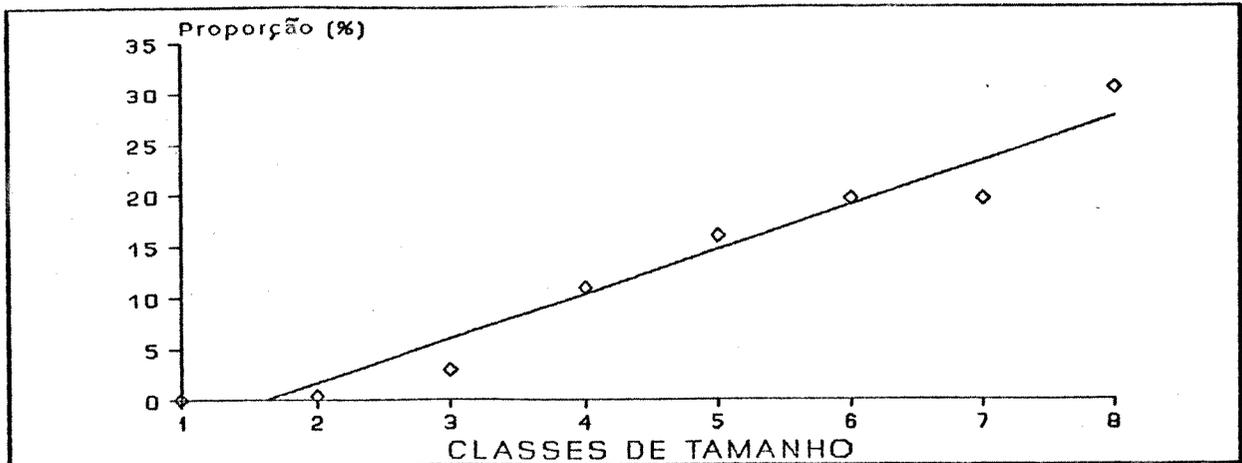


Figura 83 - Ocorrência das espécies com o tipo fisiológico provável CAM entre as classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear:  $r = 0.968$ ;  $p < 0.001$ .

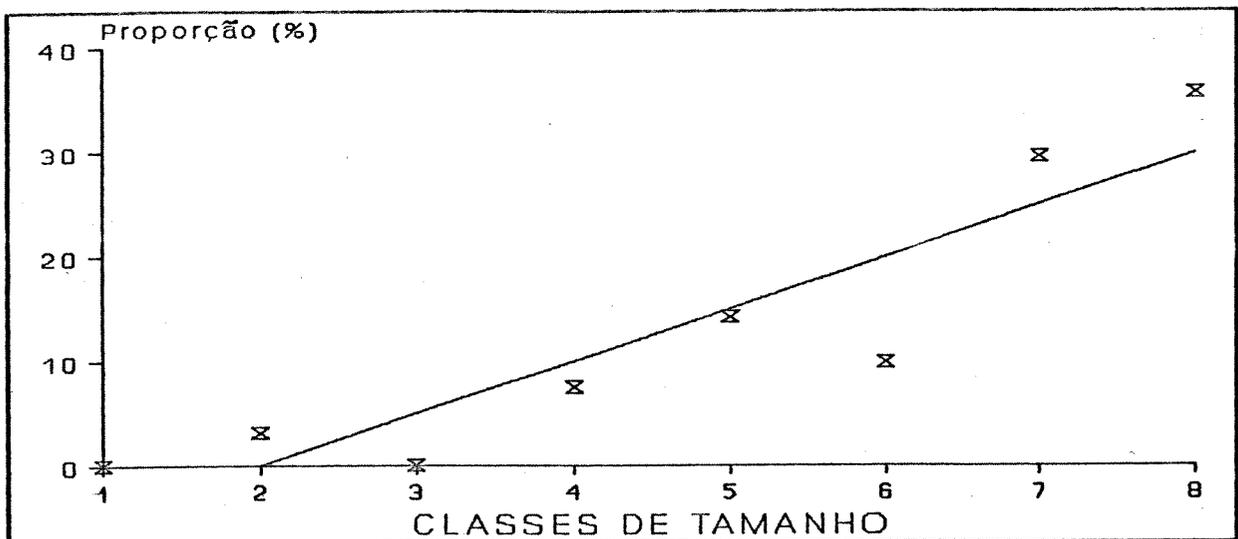


Figura 84 - Ocorrência das espécies que apresentam sistema fotossintético C4 entre as classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear :  $r = 0.830$ ;  $0.05 > p > 0.012$ .

CAM e C4 apresentaram uma distribuição de ocorrências superficialmente semelhante. Verifica-se contudo, um grau de correlação maior entre a distribuição de plantas CAM (figura 83) e o valor da classe de tamanho ( $r = 0.968$ ;  $p < 0.001$ ) do que o observado na mesma relação em plantas C4 (figura 84;  $r = 0.863$ ;

$p < 0.05$ ). Observa-se ainda, entre as plantas C4 uma ligeira tendência à ocorrer em menor proporção que CAM em unidades de classes menores, visível no valor do coeficiente linear (CAM = -1.88; C4 = -3.29). Estes resultados podem ser considerados mais válidos em relação às espécies C4, por apresentarem um hábito de crescimento semelhante e mesmas características de habitat luminoso (sempre heliófilas). No caso das plantas CAM, uma importante característica de distribuição é a ocorrência na completa ausência de solo, o que não foi avaliado, já que as classes de tamanho se referem somente à ilhas e não a indivíduos instalados isoladamente. Considerando-se que a ausência de solo em superfícies expostas é a condição mais extrema encontrada, estas plantas poderiam ser consideradas as mais resistentes. No entanto, o grupo no qual ocorre este tipo fotossintético engloba tanto espécies heliófilas quanto umbrófilas, que apresentam diferentes hábitos de crescimento. Assim, a distribuição final observada é resultado de um balanço entre as características de habitat dos diversos grupos.

Aparentemente as espécies C4 não prescindem de solo profundo para o desenvolvimento, sendo comuns em ilhas maiores submetidas a efeitos do fogo e em fendas. Ilhas menores e bordas de ilhas e florestas são isentas de espécies com este tipo fotossintético. Apesar disto, nas unidades maiores espécies C4 são ausentes da área central das ilhas, geralmente ocupadas por arbustos que provocam um relativo sombreamento. A característica ausência em

locais sombreados corresponde ao comumente encontrado neste grupo em tipos de vegetação da Região Sudeste (Klink & Joly, 1989). No entanto, a completa ausência de gramíneas C3 nas ilhas mais sombreadas pode ser relacionada com o aspecto limitante da seca mesmo em unidades de maior área.

Distribuição comparada das características fisiológicas observadas:

Frequência relativa dos tipos fisiológicos entre as classes de tamanho de ilhas de solo:

As características de frequência relativa expressas pelo índice de predominância dos tipos fisiológicos refletem mais claramente os aspectos adaptativos relacionados à ocupação das ilhas de solo. Isto ocorre na medida que a frequência relativa leva em conta proporções entre as espécies, diminuindo o efeito do aumento da diversidade verificado pelo aumento da área das unidades.

Características da frequência relativa de plantas tolerantes à dessecação:

Fanerógamas tolerantes à dessecação :

As fanerógamas tolerantes à dessecação (figura 85) apresentam uma frequência relativa inversamente proporcional ao valor da classe de tamanho insular ( $r = -0.9702$ ;  $p < 0.0001$ ), sendo o máximo absoluto situado na classe 1 (0-1). Esta relação estabelece inequivocamente a competência desta estratégia nas

menores unidades de ilhas de solo. Nas unidades maiores, embora

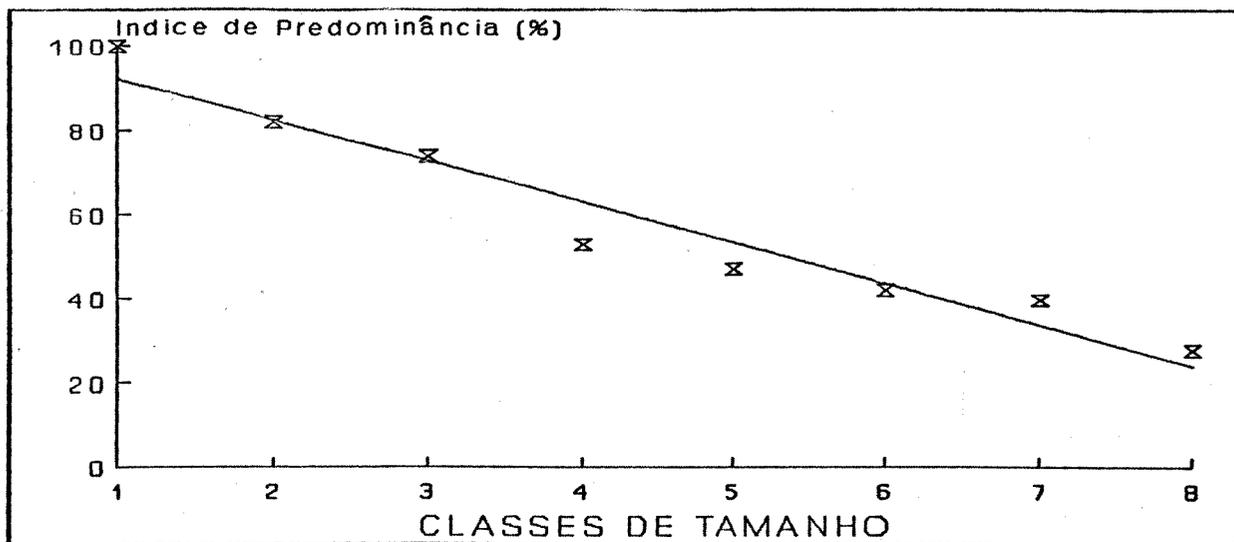


Figura 85 -Frequência relativa das espécies tolerantes à dessecação fanerógamas nas classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear :  $r=-0.98$ ;  $p<0.0001$ .

plantas tolerantes à dessecação não sejam excluídas, a presença de muitas espécies não-tolerantes nas mesmas unidades tornam esta estratégia proporcionalmente menos freqüente.

#### Criptógamas tolerantes à dessecação :

O grupo da criptógamas tolerantes à dessecação apresenta-se constituído de dois subgrupos com habitats muito distintos, o que obriga a uma análise em separado de suas formas de distribuição e freqüência relativa entre as classes de tamanho de ilhas.

As criptógamas tolerantes à dessecação umbrófilas (figura 86) apresentaram uma freqüência relativa positivamente correlacionada ao valor de classe ( $r=0.944$ ;  $p<0.001$ ). Torna-se evidente nesta relação que seu habitat "ótimo" esta relacionado à presença de cobertura vegetal, obviamente a fonte de sombra necessária, sendo

evidente a frequência relativa 0 (zero) nas classes 0 e 1 dadas pela ausência de cobertura eficaz. Considerando-se assim, poderia se observar uma correlação positiva entre a frequência relativa do grupo das criptógamas umbrófilas e o grupo formado pelas

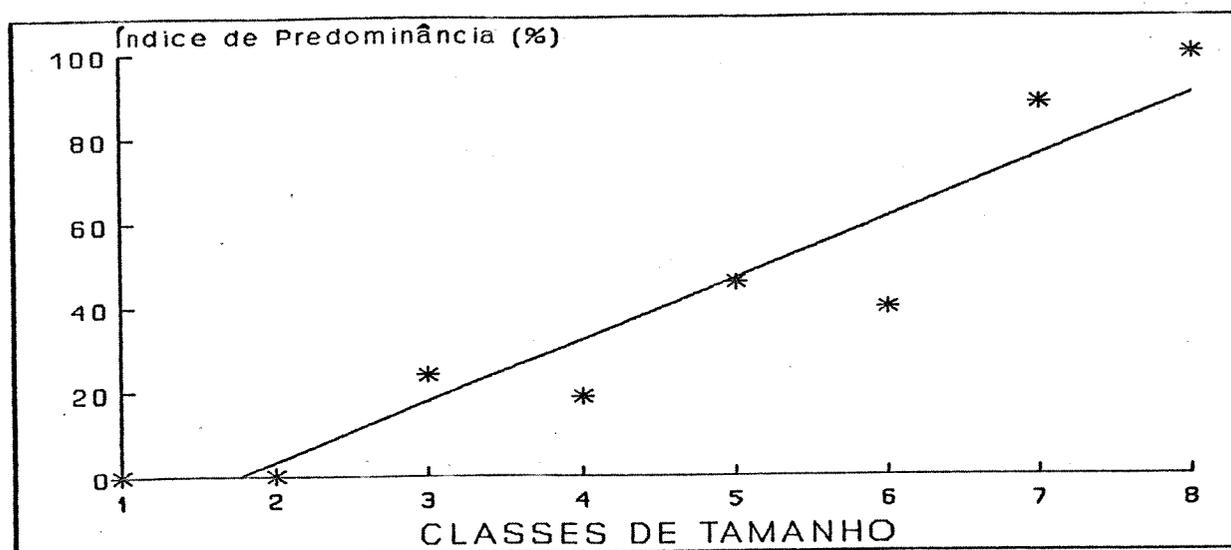


Figura 86 - Frequência relativa de criptógamas tolerantes à dessecação umbrófilas, entre as classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear-  $r=0.944$ ;  $p<0.001$ .

espécies de hábito fanerofítico, formado predominantemente por arbustos, mais frequentes nas unidades maiores.

A frequência relativa verificada no grupo das criptógamas tolerantes à dessecação heliófilas, não apresentou uma relação linear significativa com o valor da classe de tamanho insular ( $r = -0.413$ ;  $p > 0.3$ ). A relação assim se assemelha à uma curva sendo a frequência relativa maior nas classes intermediárias (figura 87). Pode-se considerar, neste caso, tanto o efeito do predomínio das fanerógamas tolerantes nas menores unidades,

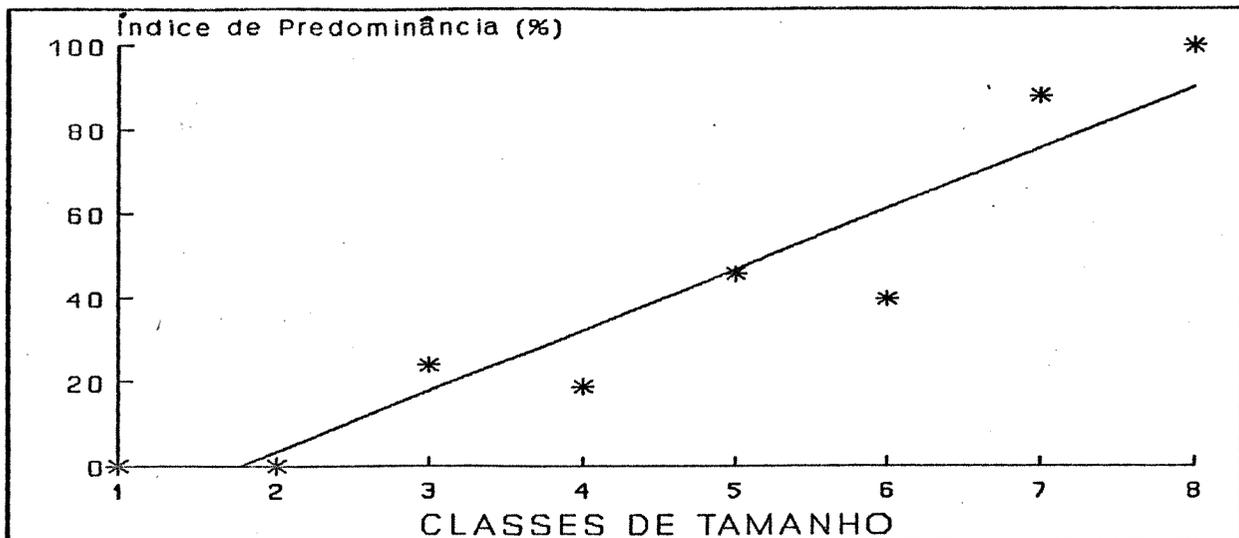


Figura 87 - Frequência relativa do grupo das criptógamas heliófilas nas classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear;  $r = -0.4124$ ;  $p > 0.3$ .

quanto sua restrição nas maiores pelo sombreamento. A pequena amostragem de unidades contendo *Selaginella sellowii*, uma criptógama heliófila predominante nas menores unidades, torna pouco evidente o sucesso aparente desta estratégia nas classes 0 e 1.

Frequência relativa do grupo de plantas não-tolerantes:

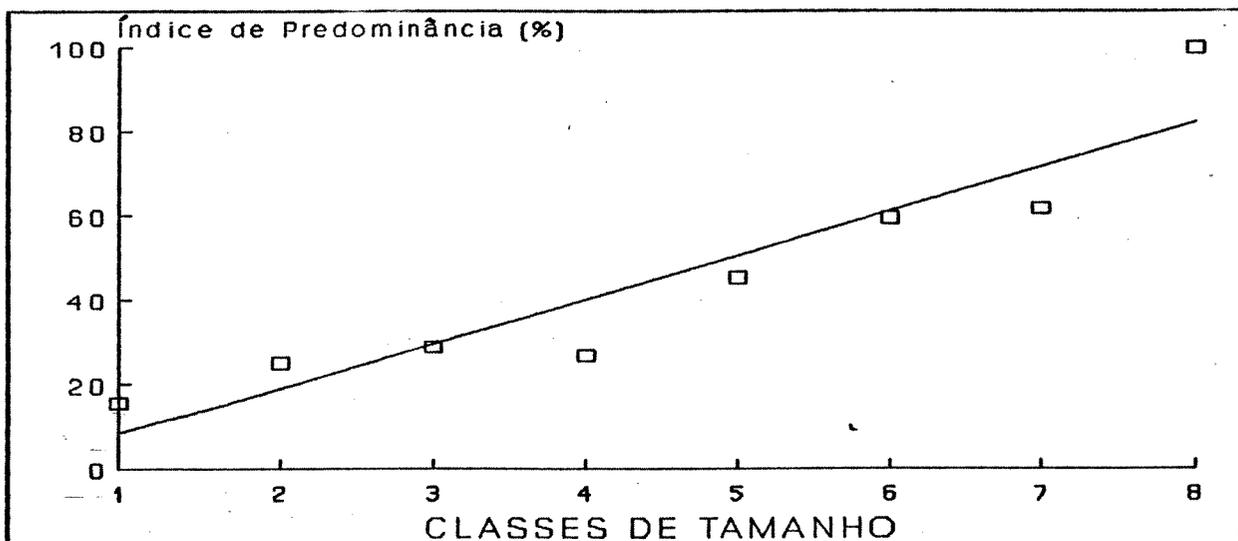


Figura 88 - Frequência relativa das plantas consideradas "evitadoras típicas", nas classes de tamanho de ilhas de solo.

O conjunto de espécies identificadas como não tolerantes à dessecação apresenta a freqüência relativa diretamente proporcional ao valor de classe ( $r = 0.944$ ;  $p < 0.001$ ), com um máximo na classe de maior valor (figura 88). Assim como outros grupos cuja predominância ocorre nas maiores classes, a freqüência relativa nas classes 0 e 1 é nula. Esta relação poderia ser atribuída à menor capacidade de resistir à seca (provavelmente o principal fator limitante nas menores ilhas de solo), e à sua habilidade competitiva superior às plantas tolerantes à dessecação nas maiores unidades.

Os subgrupos de plantas não-tolerantes, constituídos pelas espécies de tipo fotossintético CAM e C4 apresentam relação semelhante entre freqüência relativa e classe de tamanho (figuras 89 e 90). A relação observada no grupo CAM é o resultado da combinação de espécies com características de hábito e habitat diferentes. A ligeira inflexão observada na curva entre as classes intermediárias reflete a tendência das espécies

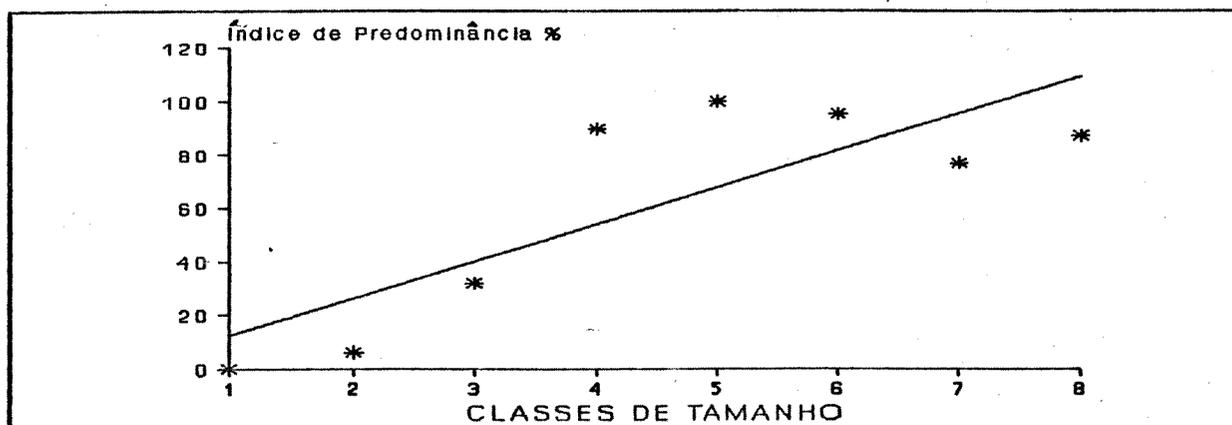


Figura 90 - Freqüência relativa das espécies com o tipo fotossintético CAM, relacionada à classe de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear:  $r=0.85$ ;  $p<0.05$ .

heliófilas de serem excluídas das classes superiores. No entanto, a presença de espécies umbrófilas (como as epífitas), resulta numa compensação na freqüência relativa entre as ilhas de maior tamanho. A freqüência relativa das espécies caracterizadas como C4 tende a uma diminuição nas classes maiores, provavelmente pelo efeito do sombreamento, mais intenso pela presença de fanerófitas.

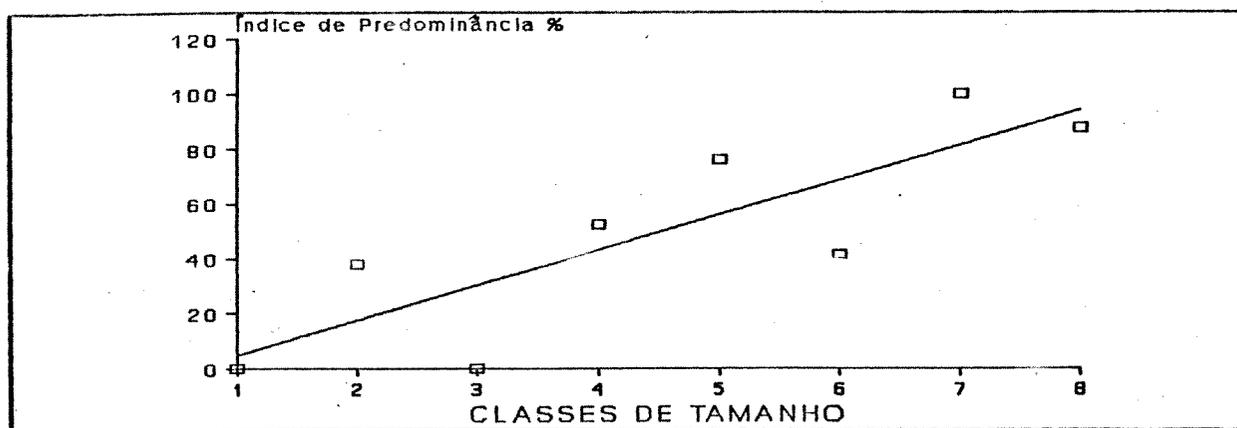


Figura 89 - Freqüência relativa das espécies com características do tipo fotossintético C4 nas classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão -  $r=0.85$ ;  $p<0.05$ .

#### Espécies Tolerantes à Dessecação X Não-tolerantes:

Conforme caracterizado, observa-se uma relação inversa na freqüência relativa das classes de tamanho de ilhas-de-solo entre plantas tolerantes e não-tolerantes ( $r = - 0.86$ ;  $p<0.05$ ) (figuras 91 e 92), sendo os índices máximos alcançados por estes grupos situados em extremos opostos. No caso das plantas tolerantes, a maior freqüência relativa ocorre na classe das menores ilhas de

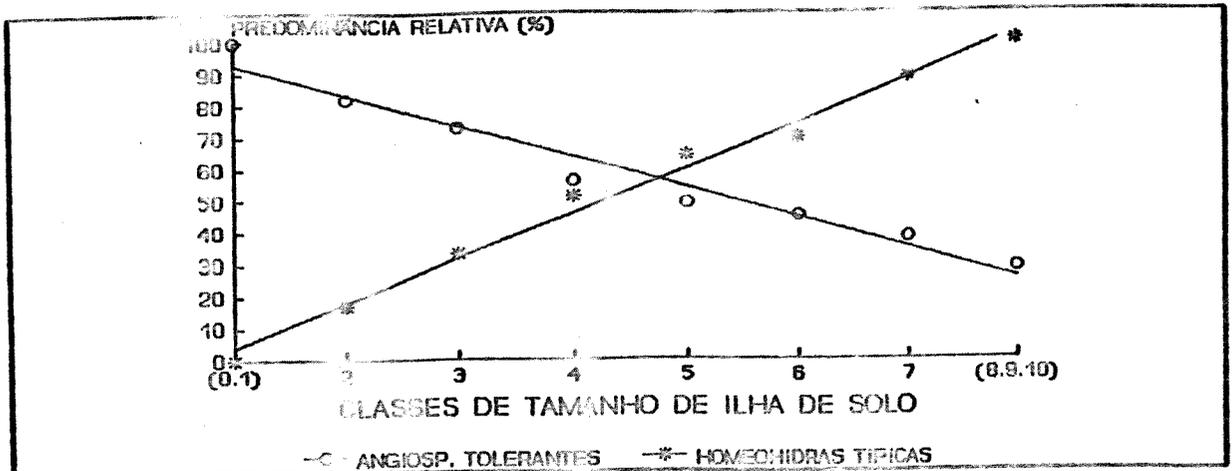


Figura 91 - Comparação entre a freqüência relativa de plantas tolerantes à dessecação e plantas não-tolerantes nas classes de tamanho de ilhas de solo.

solo e no caso das plantas não tolerantes na classe que corresponde à ilhas de maior área. Na medida em que a distinção entre as classes de

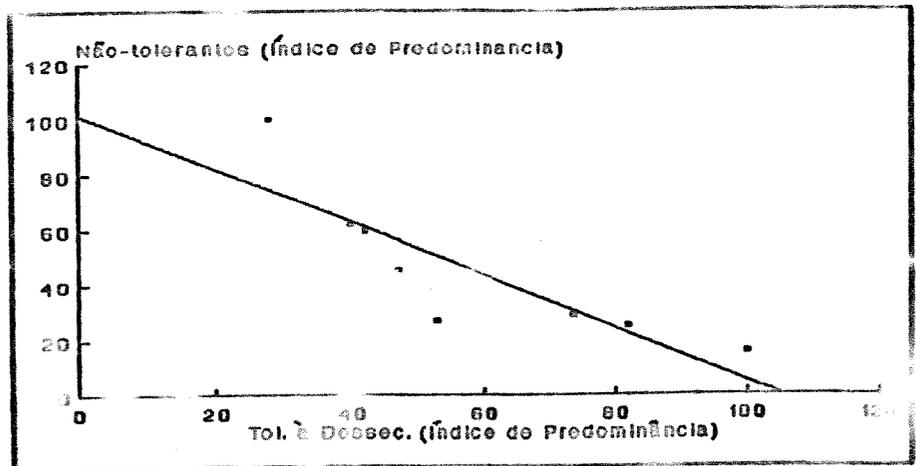


Figura 92 - Relação entre a freqüência relativa de plantas tolerantes à dessecação e plantas não tolerantes nas classes de tamanho de ilhas de solo. Regressão linear:  $r = -0.86$ ;  $p < 0.05$ .

tamanho que determinaria diferentes aptidões das estratégias de resistência ao estresse hídrico é a freqüência e duração do período de seca do substrato, pode-se concluir, segundo as relações observadas, que a capacidade de resistir a estas variações está entre os fatores distintivos do uso do substrato pelos grupos de plantas tolerantes e não-tolerantes.

SUCCESSAO:

A vegetação estudada exhibe padrões de distribuição das espécies que podem ser interpretados como processos de sucessão primária (autóctone) sobre a rocha ou sejam "litosseres".

Sob o conceito usual de sucessão, isto é, como "processo não sazonal, direcional e contínuo de colonização e extinção de espécies num dado local" (Begon et al, 1986), observa-se que nem todas as espécies que ocupam a superfície rochosa constituem participantes de processos sucessionais, considerando-se que relações temporais entre as espécies envolvendo facilitação ou inibição do estabelecimento não são claras nos padrões encontrados em algumas comunidades. Contudo, levando-se em conta que a presença de processos sucessionais nas comunidades é suposta a partir da distribuição das espécies, todas as características do estabelecimento dos indivíduos, que porventura influíssem na ocupação do substrato por outros, poderiam ser interpretadas como integrantes de processos sucessionais.

Espécies que se apresentavam capazes de estabelecimento sobre a rocha nua foram consideradas "pioneiras". Aquelas que evidentemente estabeleciam um substrato explorável por outras espécies foram consideradas "pioneiras-colonizadoras".

A superfície rochosa apresentou-se em sua maior parte coberta por algas azuis e líquens, grupos considerados como colonizadores universais. O desenvolvimento de algas azuis, principalmente em áreas de escoamento de água, dá origem a crostas de alguns

milímetros de espessura, que seriam provavelmente o substrato mais propício ao estabelecimento de pioneiras vasculares. Todavia, não se pode considerar este padrão em todas as comunidades, principalmente naquelas em que a germinação e desenvolvimento dos pioneiros são independentes do substrato (plantas atmosféricas), ou se fazem em áreas de acumulação superficial de partículas e em outras irregularidades da superfície ("bacias" e fendas). Pode-se considerar entretanto que a cobertura de algas azuis e líquens facilita a aderência de propágulos e permite manter a umidade da superfície durante tempo mais prolongado que a rocha absolutamente desnuda. A heterogeneidade da superfície rochosa, quando considerada na escala de tamanho dos propágulos das espécies pioneiras, permitiria, portanto, a diversidade de processos de colonização observada, já que as espécies apresentariam diferentes capacidades de estabelecimento nos microhabitats caracterizados pela microtopografia e qualidade de aderência (Harper et al., 1965; Zedler & Zedler, 1969).

#### Sucessão em Ilhas de Solo:

Entre as subcomunidades encontradas, as evidências de processos dinâmicos foram mais claras nas ilhas de solo sobre a rocha. A característica relação entre área de cobertura e número de espécies considerando-se a provável capacidade de "crescimento" da unidade, além da disposição das espécies nas

ilhas maiores, foram tomados como imagens estáticas de um processo temporal.

Na interpretação do processo sucessional provavelmente encontrado nas ilhas de solo, considera-se a existência de uma espécie colonizadora capaz de instalar-se na superfície com pouco solo ou apenas algas azuis e líquens. A instalação desta espécie levaria à fixação de partículas e acréscimo de material proveniente de suas partes, criando uma unidade delimitável com a rocha, constituída por solo e partes do vegetal. Num intervalo de tempo virtual, dado como o início da sucessão, a unidade seria constituída apenas pela espécie pioneira. A capacidade de captação e fixação de partículas pela unidade solo-planta assim formada influenciaria o progresso da sucessão, de acordo com as chances de acumulação e perda de material. Assim, quando as taxas de acumulação superassem as perdas, o volume de solo e a área de superfície da unidade insular tenderiam a crescer, aumentando a capacidade de suporte mecânico e retenção de água. Além disso, a maior área insular, associada à maior interferência no fluxo de ar, aumentaria as chances de interceptação de diásporas.

O crescimento da unidade insular exhibe um padrão que consiste no aumento da profundidade do solo na região central e um aumento do perímetro marginal. Este padrão de crescimento provavelmente forma um gradiente horizontal, no qual as condições do ambiente físico tendem a ser mais semelhantes às da rocha nua ou de unidades insulares menores quanto mais se aproxima da borda da

ilha.

Ao estabelecerem-se, as espécies colonizadoras tornariam disponíveis sítios onde seriam encontradas condições mais amenas que no restante da superfície rochosa, permitindo a instalação de espécies incapazes de agir como "pioneiras". A instalação destas espécies configuraria o passo seguinte na sucessão, no qual a estrutura da unidade seria influenciada pelas relações interespecíficas, resultando em acréscimos e/ou substituições de espécies.

A fase inicial da colonização do substrato rochoso está representada provavelmente nas unidades insulares que contêm apenas uma espécie. A possibilidade de substituição imediata da espécie colonizadora por outra espécie criaria uma "pseudo-pioneira". No entanto, este evento pode ser considerado raro, dada as observações de estágios intermediários da substituição e pela sua baixa freqüência nas unidades menores, consideradas como amostras confiáveis de colonizadoras.

Levando-se em conta as espécies constituintes de unidades monoespecíficas, foram definidas segundo as áreas estudadas 8 pioneiras (Tabela 19), que apresentam freqüências diferentes na constituição das unidades (figura 93).

A presença destas espécies em unidades diespecíficas indicaria seu valor como colonizadora, já que se pode presumir o aparecimento da espécie companheira como uma consequência do processo de facilitação criado pela instalação da pioneira.

Tabela 18 - Espécies "pioneiras" e suas áreas de ocorrência.

Espécies\Áreas	BA	GR	IT	UR	IN	MA	AR	SA	PI
<i>Trilepis lhotskyana</i>	■		■				■		■
<i>Pleurostima purpurea</i>				■	■		■		
<i>Xerophyta plicata</i>					■		■	■	■
<i>Selaginella sellowii</i>	■	■	■						■
<i>Vellozia candida</i>	■								
<i>Trilepis microstachya</i>					■				
<i>Pitcairnia albiflos</i>				■					
<i>Tillandsia araujei</i>	■	■	■						

- BA - Pedra do Itanhangá (RJ).
- GR - Pedra do Perdido (RJ).
- IT - Pedra de Itacoatiara (Niterói-RJ).
- UR - Pedra da Urca (RJ).
- IN - Morro do Pico (Niterói-RJ).
- MA - Pedra do Bois (Madalena-RJ).
- AR - Reserva Biológica de Araras (Araras-RJ).
- SA - Ilha de Santana (Macaé-RJ).

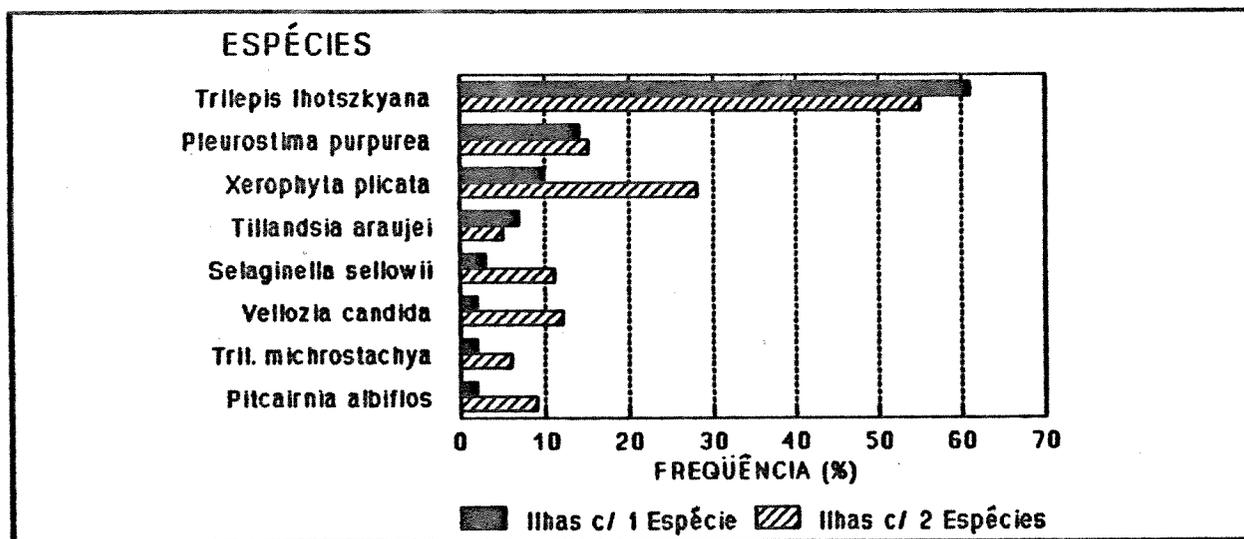


Figura 93 - Frequência das espécies na constituição de ilhas monoespecíficas, indicando sua importância como colonizadoras.

Conforme observado no gráfico, *Trilepis* e outras espécies pioneiras agem como participantes de unidades de duas espécies na proporção com que aparecem em unidades monoespecíficas.

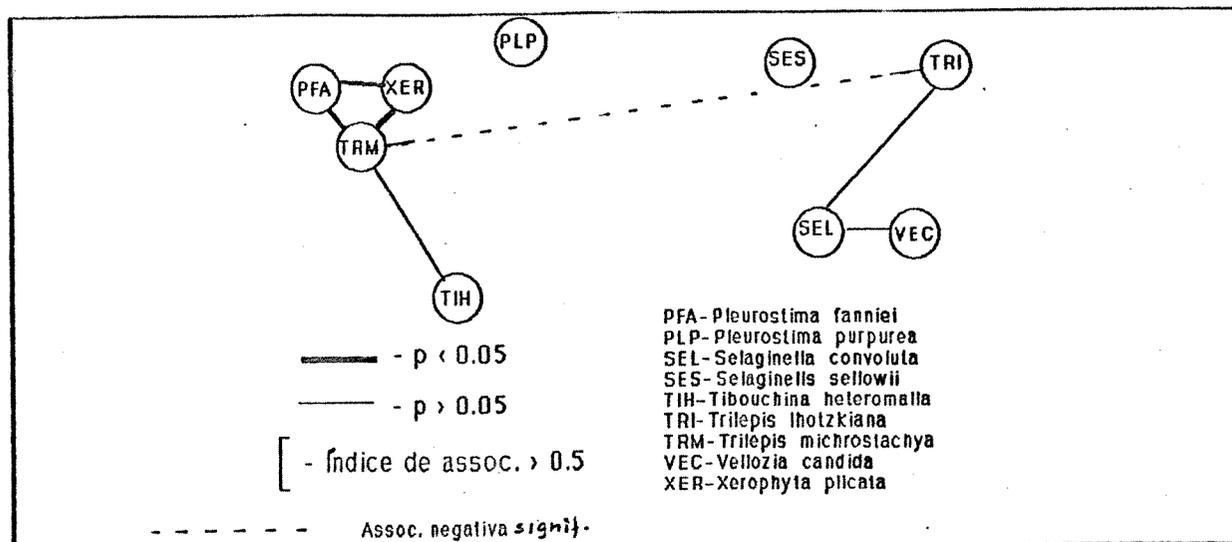


Figura 94 - Representação das associações observadas na flora pioneira. A espessura da linha representa a probabilidade de associação e a distância o nível de associação.

As áreas examinadas continham mais de uma pioneira, geralmente associadas a diferentes substratos. A espécie colonizadora mais freqüente foi *Trilepis lhotzkiana* Nees, não exercendo este papel quando estava completamente ausente ou quando *Selaginella sellowii* e *Pleurostima purpurea* eram encontradas na comunidade. Assim, o grupo de espécies colonizadoras constitui um complexo de associações (figura 94), nas quais se observa uma tendência geral de mútua exclusão, compreensível na medida que a ocupação inicial em "ilhas" se processa por indivíduos. Entre as espécies que se apresentam como pioneiras, sem aparentemente estabelecer condições para acumulação e fixação de solo, foram encontradas *Vriesea geniculata*, *Tillandsia araujei* e *Brassavola tuberculata*.

A seleção entre potenciais colonizadores dá-se provavelmente através de mecanismos distintos, envolvendo competição por sítios

favoráveis na rocha inexplorada ou diferenças nas exigências mínimas de substrato.

Considerando a comunidade de "ilhas de solo" como um produto da dinâmica sucessional, as diferenças quanto à área das unidades poderiam ser atribuídas aos processos conseqüentes à colonização, ou seja sucessão e retrogressão. Dada a capacidade de agregação das partículas pelas plantas colonizadoras, as chances de crescimento da unidade instalada vão depender principalmente da capacidade de permanência da ilha na superfície rochosa e, portanto, da capacidade de fixação desta no substrato. Fatores como a inclinação da superfície e a intensidade do fluxo de água no local contribuiriam para a remoção da unidade, diminuindo a freqüência de ilhas maiores em canais de rolamento de água da chuva e altas inclinações.

A forma característica da "ilha de solo", dada pelo aumento da

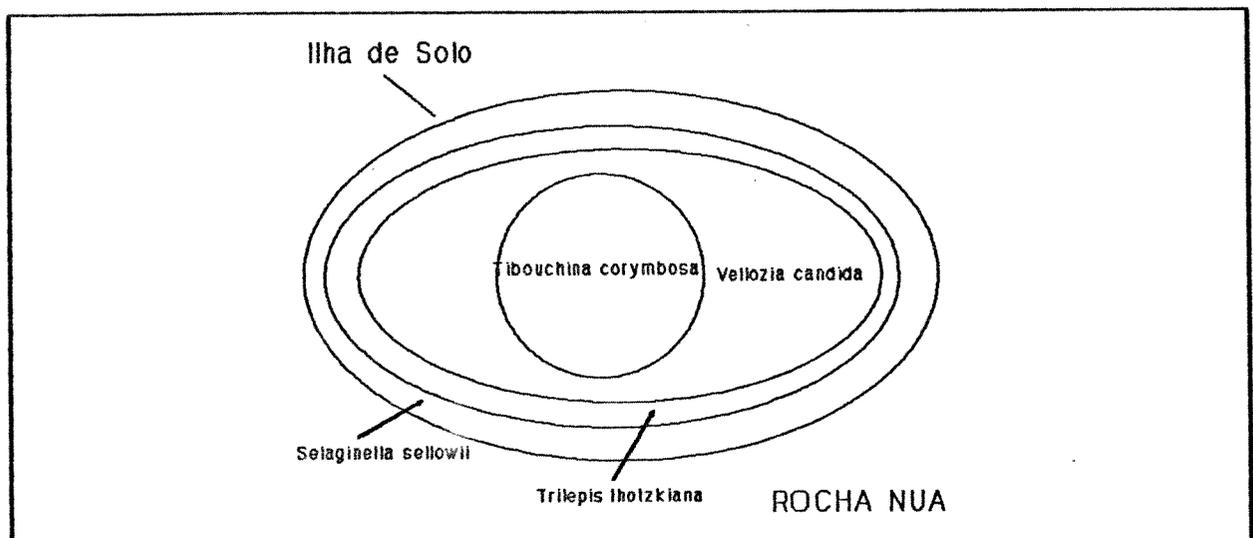


Figura 95 - Representação esquemática da zonation circular de uma ilha de solo com espécies características nas unidades da área de Itacoatiara-RJ.

profundidade do substrato em direção ao seu "centro", tende a preservar na borda da unidade condições próximas das vigentes em locais de solo raso, semelhantes a ilhas pequenas. Nas ilhas de solo maiores esta característica produz uma zonação concêntrica (figura 95), que reproduziria a provável "sequência sucessional", sendo que as áreas mais próximas do centro corresponderiam a estágios sucessionais mais avançados, enquanto as áreas marginais refletiriam fases próximas da colonização. Com efeito, espécies colonizadoras, constituintes das unidades menores encontram-se próximas à borda das unidades maiores, enquanto a área central geralmente é ocupada por arbustos e vegetais umbrófilos. Preserva-se, assim, a maioria das espécies componentes dos vários estádios sucessionais, ocorrendo um número proporcional à área e complexidade estrutural da unidade. Esta característica do processo sucessional leva à acumulação de espécies componentes durante o avanço da sere, criando a típica curva da relação entre área insular e número de espécies e o aumento de diversidade nas classes maiores.

Pode-se presumir, portanto, que a ocupação dos diferentes "estádios" sucessionais, caracterizados pela área das ilhas de solo, encontra-se altamente relacionada com as exigências das plantas quanto à qualidade e quantidade de luz, suporte e água. O aumento da heterogeneidade horizontal destas características durante o crescimento da área insular seria o responsável pelo aumento na diversidade de habitats e, conseqüentemente, de

espécies. Isto dá-se claramente em relação às "formas-de-vida", sendo evidente a seqüência caméfitas-hemicriptófitas-nano e microfanerófitas (ou terófitas), também observada em outros tipos sucessionais semelhantes (Oosting & Anderson, 1939; Hambler, 1964).

Outro padrão interessante quanto à relação entre adaptações e "p sição" sucessional é a presença de tolerância à dessecação em todas as "pioneiras" legítimas (pioneiras-colonizadoras). Esta característica ecológica é partilhada com as espécies africanas tolerantes à dessecação, principais pioneiras das litosseres africanas (Gaff, 1977), sendo que espécies do gênero Trilepis desempenham o mesmo papel na flora estudada e em algumas comunidades rupícolas africanas (Richards, 1956; Hambler, 1964).

#### Outras Seres Prováveis :

Alem das "ilhas-de-solo", outras comunidades exibem características que correspondem provavelmente a processos sucessionais.

#### Comunidades fissurícolas :

Fendas na rocha são geralmente locais com disponibilidade de suporte e solo profundo, em meio à rocha nua, permitindo a instalação desde plantas tipicamente pioneiras até formas de vida mais exigentes quanto a suporte e volume de solo, o que depende da largura e profundidade da fenda. A instalação de plantas que crescem horizontalmente além da fenda, dá origem a ilhas de solo

atípicas, caracterizadas pela presença de arbustos em unidades às vezes muito pequenas. A partir da formação de uma unidade insular capaz de fixar partículas, os processos encontrados em ilhas de solo típicas fazem-se presentes, permitindo portanto a colonização da rocha.

Comunidades atmosféricas :

As únicas espécies vegetais capazes de instalação na rocha, na total ausência de solo, são aquelas que utilizam água atmosférica, ou sejam, bromélias-"tanque", bromélias-atmosféricas" e orquídeas com velamen.

A utilização do substrato rochoso por estas plantas restringe-se ao suporte mecânico. A estrutura fixadora constitui-se geralmente de raízes altamente esclerificadas, que aderem-se à rocha fortemente numa trama aberta, não apresentando a ramificação fina, característica de plantas que dependem do aproveitamento do substrato particulado. Devido a isto, estas plantas são ineficientes na interceptação de partículas finas. No entanto, a própria estrutura do caule e da roseta foliar permitem a acumulação de partículas grandes, em sua maioria, pedaços grandes de rocha e areia grossa, que permanecem desagregados. A instalação de outras espécies nestas unidades é muito rara. Contudo, considerando-se que modificações da superfície rochosa que permitam acumulação de material podem, de alguma forma, favorecer a instalação de outras plantas, é provável que algumas unidades insulares onde Tillandsia araujei se encontra tenham se

originado pela sua instalação pioneira.

Nas maiores inclinações, T. araujei e Vriesea brassicoides tendem a ocorrer em populações isoladas, absolutamente puras, consistindo, portanto, numa sucessão de um único passo, ou seja, a sucessão direta de Whittaker & Levin (1977 apud Miles, 1987).

Outros componente da flora epilítica, como as bromélias-tanque Vriesea geniculata e V. imperialis atuam como plantas pioneiras, formando comunidades constituídas por indivíduos isolados ou em pequenos grupos, uniformemente distribuídos (aprox. 1 indivíduo por m<sup>2</sup>). Suas bainhas foliares servem de suporte a Vernonia scorpioides, Stillingia dichotoma e Manihot inflata entre outras espécies menos freqüentes. Sob a sombra ocorrem freqüentemente Doryopteris collina e Anemia villosa.

Assim como em outras comunidades, a capacidade de V. geniculata atuar como colonizadora relaciona-se a sua propriedade de interceptação de partículas e fixação no substrato. O substrato formado por V. geniculata apresenta-se formado principalmente por restos de bainhas foliares e partes mortas do caule. As plantas mantêm-se fixas na rocha através de raízes esclerificadas que se instalam entre irregularidades da superfície, de forma semelhante a outras bromeliáceas epilíticas. Portanto, o solo formado não consiste propriamente em solo fixado, mas em restos temporariamente disponíveis como substrato. A formação de ilhas a partir da instalação desta espécie dependêria da colonização dos restos foliares por plantas capazes de estabilizar o substrato.

Além deste processo, a coalescência entre rizomas de V.geniculata e ilhas de solo contribuiria para uma acréscimo importante de material à unidade, contribuindo para o avanço sucessional. A presença de indivíduos adultos de V.geniculata e V.imperialis em ilhas de solo grandes expressa seu provável valor no processo sucessional.

Modelos Sucessionais:

A partir dos dados obtidos em ilhas de solo e observações em outras subcomunidades podem ser representados 4 processos serais a saber:

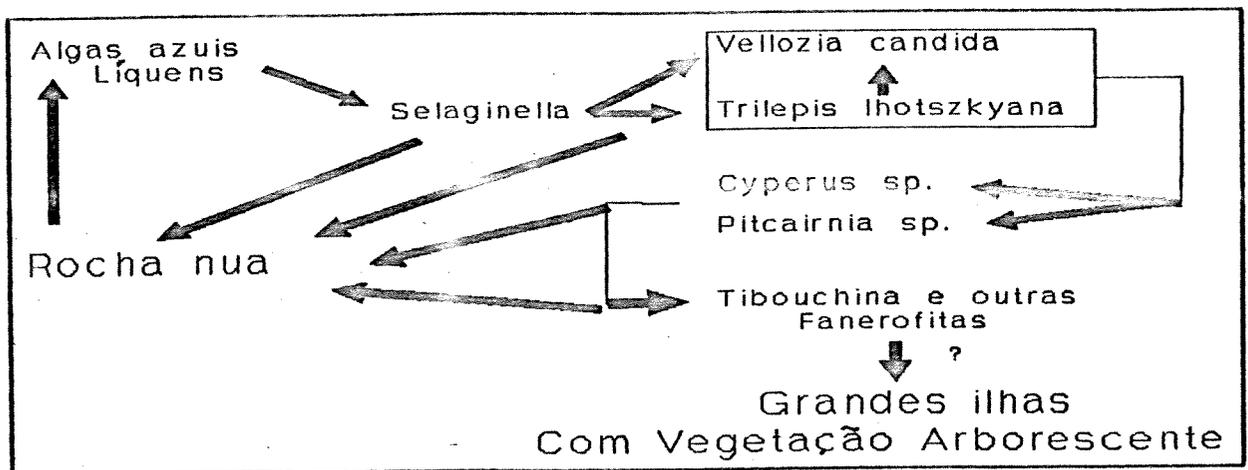


Figura 96 - Sucessão provável em ilhas de solo sobre a rocha, considerando áreas c/ Selaginella sellowii. As setas representam os sentidos sugeridos na sucessão.

- Sere de ilhas de solo (figura 96);
- Sere de atmosféricas (figura 97);
- Sere de altas inclinações (figura 98);
- Sere de Vriesea (figura 99).

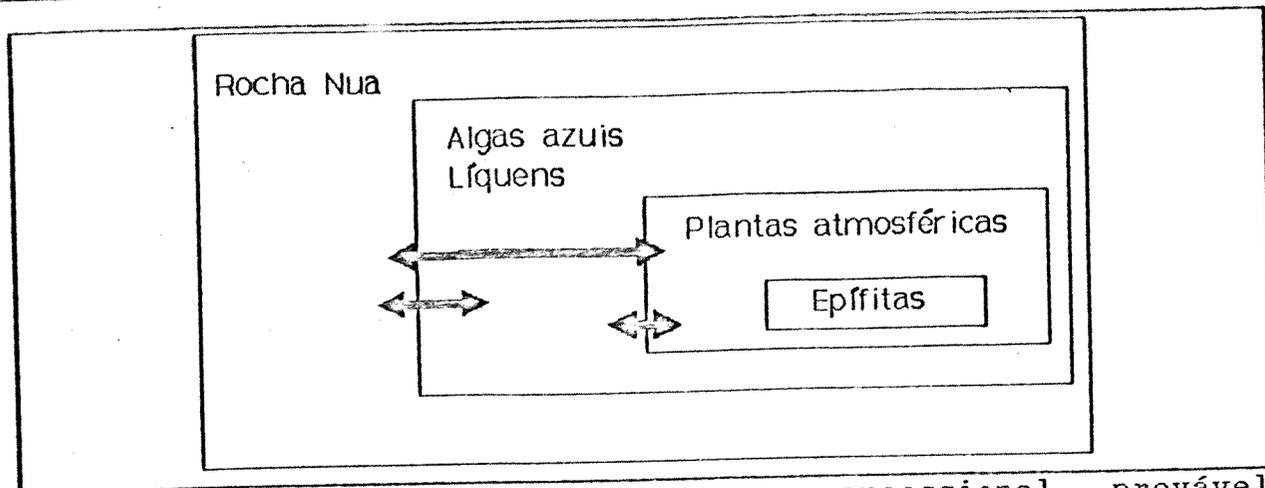


Figura 97 - Modelo do processo sucessional provável considerando pioneiras atmosféricas.

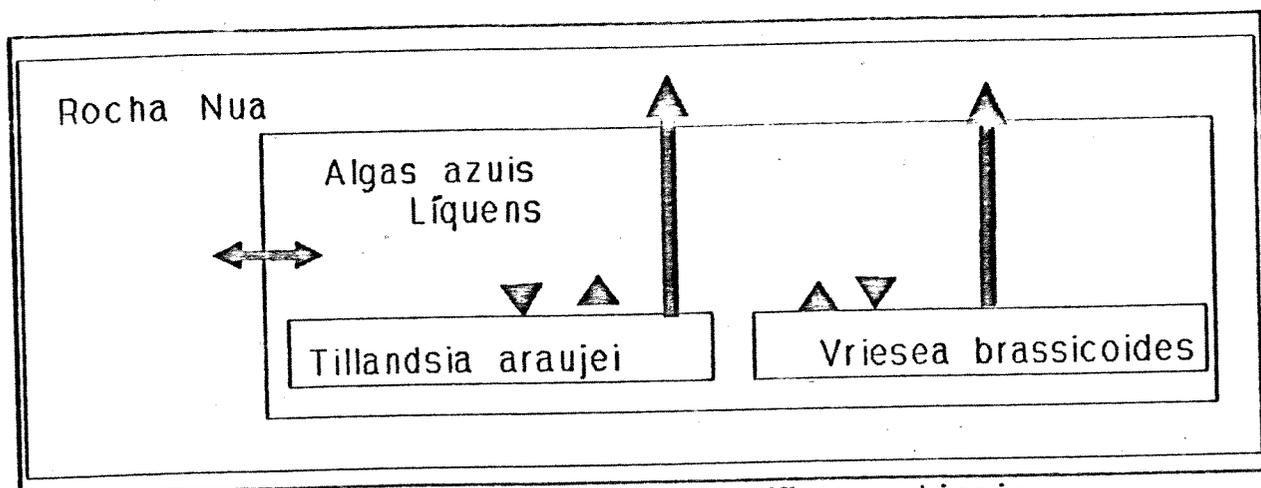


Figura 98 - Sucessão provável em paredes verticais.

#### Semelhanças com outras litosseres.

A flora em questão apresenta semelhanças com outras comunidades rupícolas consideradas serais em praticamente todos os aspectos que tangem a organização da comunidade. A única distinção faz-se quanto à ausência da flora atmosférica nas outras comunidades e a importância relativamente menor de

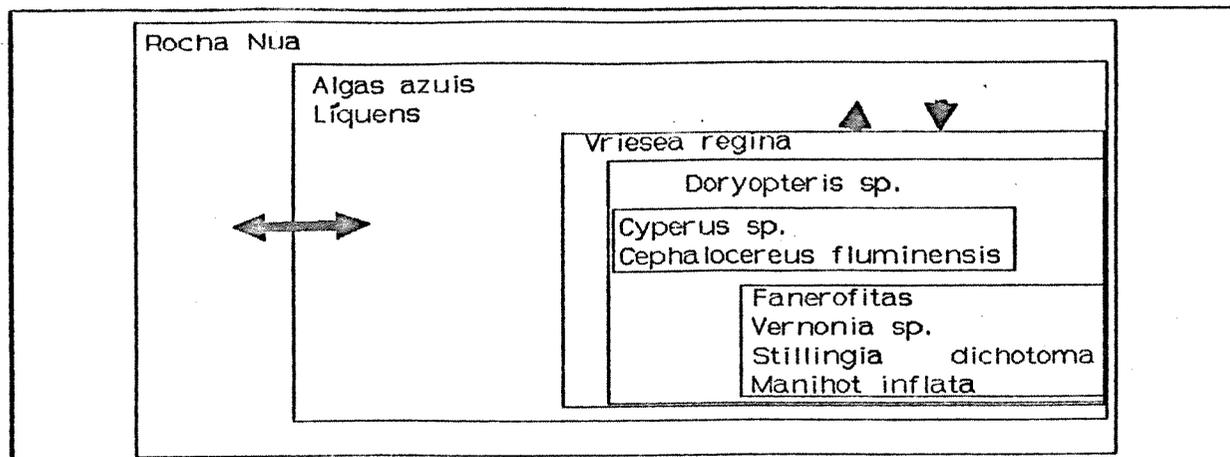


Figura 99 - Sucessão provável à partir do estabelecimento de *Vriesea geniculata*.

briófitas e líquens em estádios sucessionais superiores ao da colonização. A comunidade de ilhas de solo apresenta o mesmo padrão de "crescimento" encontrado em outras comunidades insulares, com a característica zonação circular.

As diferenças taxonômicas esperadas, considerando-se distância geográfica e distintos padrões climáticos, parecem ser reduzidas quando se consideram espécies do início sucessional. Exemplos mais evidentes são a presença de espécies do mesmo gênero e subgênero na comunidade examinada e em litosseres da Nigéria (Hamblen, 1964) e em algumas áreas dos EUA (Whitehouse, 1933; Oosting & Anderson, 1937, 1939; Keever et al, 1951).

Discussão Geral:

A composição florística e as características de organização da vegetação das áreas examinadas apresentou-se suficientemente distinta das comunidades próximas e de outros tipos de vegetação. Tal fato leva à sugestão de que seja considerada à parte nas descrições da vegetação das áreas onde ocorre. No entanto, deve-se considerar que comparações precisas com outras floras rupícolas brasileiras não foram possíveis, na medida que inexistem trabalhos abordando detalhadamente os padrões de organização destas comunidades e sua composição florística associada ao substrato.

A disponibilidade de estudos florísticos e fitossociológicos em comunidades semelhantes encontradas em outros países, permitem concluir que existe uma composição florística típica de afloramentos rochosos granítico-gnáissicos. Entre outras similaridades, ressaltam gêneros e famílias comuns entre as diversas áreas, tanto mais semelhantes quanto são extremas as condições ambientais e menor a distância geográfica. Verifica-se universalmente a presença do gênero Selaginella, sendo Doryopteris comum às regiões tropicais do hemisfério sul. A família Velloziaceae e o gênero Trilepis poderiam ser considerados os elementos comuns entre a flora sul-americana e africana. No entanto, a semelhança mais expressiva, ecologicamente, verifica-se na estrutura da comunidade, principalmente no padrão de organização em "ilhas de solo",

verificado em absolutamente todas as floras de substrato granítico-gnáissico utilizadas como referência. Esta semelhança estende-se à estrutura das unidades, indicando a presença de fatores determinantes semelhantes na sua formação. A flora epilítica, ou seja, aquela que se instala diretamente sobre a rocha, constitui-se na principal distinção entre as áreas estudadas e as descrições de outras comunidades de substrato rochoso. Sua independência de qualquer condição prévia de preparação do substrato para fixação permite a existência de uma comunidade instalada em superfícies inteiramente lisas e verticais, como as observadas nos paredões rochosos do litoral do Rio de Janeiro.

As adaptações relacionadas ao estresse hídrico, apresentadas pela vegetação, são típicas de regiões de seca intensa e duradoura (alta incidência de gêneros com tipo fotossintético CAM), clima semi-árido (tolerância à dessecação) e úmido (presença de plantas com tanque). Considerando-se que a precipitação chuvosa freqüente é uma das características do clima das regiões examinadas, sendo algumas áreas classificadas até como super-úmidas (Araras, RJ), conclui-se que fatores edáficos são os responsáveis pela condição de seca. Tais características tornam perfeitamente explicável a aparente contradição entre a presença de plantas que necessitam de água livre (bromélias-tanque), junto à aquelas capazes de sobreviver à duradoura seca do substrato.

A pressão seletiva em relação à conservação de água seria exercida pela irregularidade com que esta se apresenta disponível no substrato, uma vez que este seria insuficiente para sua preservação durante períodos prolongados, devido a seu pequeno volume ou sua completa ausência. No entanto, a alta frequência e volume das precipitações permitem a existência de estratégias incapazes de lidar com a ausência contínua de água no substrato. Assim, as estratégias encontradas poderiam ser resumidas nos seguintes tipos:

- Utilização exclusiva da água atmosférica: Levaria a uma independência da planta ao estado de hidratação do solo, permitindo uma maior eficiência em sua completa ausência.
- Independência da duração do período de seca do substrato: Permitiria um aproveitamento melhor das condições favoráveis esporadicamente disponíveis (estratégia de tolerância à dessecação), dispensando sistemas restritivos ao crescimento (como CAM) normalmente os únicos possíveis nas condições de solo extremamente escasso.
- Processos de restrição da transpiração: Seriam eficientes apenas diante de variações imprevisíveis de alta frequência e baixa amplitude do estresse hídrico (contornadas através do controle estomático) ou variações sazonais de grande amplitude (respondidas com perda periódica das folhas).

As características de distribuição das espécies nas diversas comunidades estão intimamente relacionadas com suas adaptações ao estresse hídrico. Nas condições mais extremas, a tolerância à dessecação é a adaptação mais freqüentemente bem-sucedida, considerando-se as floras rupícolas em geral. As espécies que apresentam CAM revelaram-se relativamente bem sucedidas na condição de completa ausência de solo.

As evidentes características "serais" encontradas na vegetação advêm da própria dificuldade encontrada na instalação sobre a superfície rochosa, particularmente quanto ao tempo de permanência das ilhas de solo, uma vez que a combinação entre a dureza da rocha, inclinação elevada e o escoamento da água de chuvas intensas, facilita a remoção de unidades instaladas na maior parte da superfície. O "tempo de vida" de cada unidade se refletiria nas suas características de tamanho e composição de espécies, portanto ocorreria uma apresentação constante dos vários estágios sucessionais que foram atingidos pelas unidades de colonização.

Embora em comunidades semelhantes tenha sido demonstrado o processo sucessional através do acompanhamento da vegetação de ilhas de solo, os resultados obtidos não permitem concluir que a estrutura da vegetação é produto de um processo temporal, já que, visto por outro lado, o padrão de organização da comunidade poderia ser produzido apenas pelo efeito de relações interespecíficas e pelas diferenças da eficiência em explorar os

habitats disponíveis, onde os recursos se encontram heterogeneamente distribuídos.

A presença de tolerância à dessecação na maior parte das espécies "pioneiras" é provavelmente o responsável pelas características de riqueza de espécies e diversidade encontradas nas ilhas de solo. Isto se dá na medida que se constituem nas únicas espécies capazes de suportar as bruscas e extremas modificações no conteúdo água do substrato exíguo. A produção de biomassa nestas condições, associada à capacidade de incorporação do material produzido ao substrato, agregando-o e interceptando mais partículas, constitui-se na fonte mais importante de modificação biótica da superfície rochosa que permite a ocupação posterior por outras plantas. A quase exclusiva associação entre plantas vasculares tolerantes à dessecação e as etapas iniciais da colonização do substrato rochoso em todo o mundo, constitui-se num ítem importante na compreensão do significado ecológico desta adaptação.

A vegetação estudada apresentou características interessantes no que tange os aspectos taxonômicos, ecológicos e fisiológicos. Sua composição florística ainda está por ser sistematicamente explorada, preservando certamente uma grande quantidade de trabalho. A "modularidade" encontrada nesta vegetação permite a aplicação de diversos conceitos de ecossistemas, ressaltando-se o aspecto da fácil determinação de origem e destino de materiais e

o papel dos diferentes constituintes das unidades de vegetação. O pequeno número de espécies em cada área, aliado a padrões de distribuição claramente definíveis, permite a aplicação de uma infinidade de modelos de ecologia de comunidades e ecossistemas. Os padrões indicadores de uma dinâmica sucessional na comunidade de ilhas de solo podem ser facilmente manipulados, sendo portanto uma das poucas seres terrestres tropicais que permitem experimentação.

As adaptações fisiológicas ao estresse hídrico encontradas são bastante diversas e intimamente relacionadas com a organização da comunidade. Entre elas inclui-se uma alta proporção de plantas vasculares tolerantes à dessecação, cuja raridade torna esta vegetação o substrato ideal para a compreensão da origem e do significado desta adaptação.

- Begon, M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R. 1986. Ecology. Blackwell Scientific Publications, London. 876 p.
- Benzing, D.H. 1976. Bromeliad trichomes, structure function and ecological significance. Selbyana 1 330-48.
- Benzing, D.H. 1987. Vascular epiphytism, taxonomic participation and adaptative diversity. Annals of the Missouri Botanical Garden 74(2):183-204.
- Benzing, D.H. & Renfrow, A. 1971a. Significance of the patterns of CO<sub>2</sub> exchange to the ecology and phylogeny of the Tillandsioideae (Bromeliaceae). Bulletin of the Torrey Botanical Club. 98(6):322-327.
- Benzing, D.H. & Renfrow, A. 1971b. The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among tillandsioid bromeliads. Botanical Gazette 132(1): 19-30.
- Berry, J.A. 1975. Adaptation of photosynthetic processes to stress. Science 188: 644-50.
- Bewley, J.D. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. Ann. Rev. Plant Physiol. 30 : 195 - 238.
- Bewley, J.D. & Krochko, J.E. 1980. Desiccation-tolerance. In: Lange; Nobel; Osmond; Ziegler (eds.). Physiological Plant Ecology (I); Responses to Environment A: 325-377. Academic Press, New York.
- Boeken, B. 1989. Life histories of desert geophytes-the demographic consequences of reproductive biomass partitioning patterns. Oecologia 80:278-283.

- Brenan, J.P.M. 1950. Plants of the Cambridge Expedition, 1947-1948: I. Kew Bull., 1950, 211-226.
- Brown, W.V. 1975. Variations in anatomy associations and origins of Kranz tissue. Amer. J. Bot. 62(4): 395-402.
- Burbanck, M.P. & Phillips, D.L. 1983. Evidence of plant succession on granite outcrops of the Georgia Piedmont. American Midland Naturalist 109(1):94-104.
- Burbanck, M.P. & Platt, R.B. 1964. Granite outcrop communities of the Piedmont Plateau in Georgia. Ecology 45 (2):292-306.
- Businger, J.A. 1975. Aerodynamics of vegetated surfaces In: Heat and Mass Transfer in the Biosphere I (Vries, D.A.de; Afgan, N.H. eds.). John Wiley & Sons, New York. p. 139-166.
- Carauta, J.P.P. & Oliveira, R.R.de. 1982. Fitogeografia das encostas do Pao de Acucar. Cadernos da FEEMA; ser. trab. tec. 2 :9-29.
- Cassavan, D.; Cesar, O.; Martins, F.R. 1984. Fitossociologia da vegetacao arborea da Reserva Estadual de Bauru - SP. Revta. brasil. Bot. 7:91-106.
- Cavagnaro, J.B. 1988. Distribution of C3 and C4 grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. Oecologia 76 :273-277.
- Coombs, J.; Hind, G.; Leegod, R.C.; Tieszen, L.L.; Vonshak, A. 1985. Analytical techniques. In: Coombs, J.; Hall D.O.; Long, S.P.; Scurlock J.M.O. (eds.). Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis 2 ed. Pergamon, Oxford. p. 219-227.

- Coutinho, L.M. 1963. Algumas informacoes sobre a ocorrencia do efeito de De Saussure em epifitas e erbaceas terrestres da mata pluvial. Bol. Fac. Fil. Cien. Letr. Univ. S. Paulo 88(2)- Botanica 20:81-98.
- Coutinho, L.M. 1969. Novas observacoes sobre a ocorrencia do efeito de De Saussure e suas relacoes com a succulencia temperatura foliar e os movimentos estomaticos. - Bol. Fac. Fil. Cienc. Letr. Univ. Sao Paulo 259: Botanica, 24:77-102.
- Crawford, R.M.M. 1989. Studies in Plant Survival. In: Anderson, D.J.; Greigh-Smith P.; Pitelka, F.A. (eds.). Studies in Ecology V.11. Blackwell, Oxford. 296 p. pags.
- Crawley, M.J. 1986. The structure of plant communities. In: Crawley, M.J. (ed.) Plant Ecology. Blackwell, Oxford. p.1-50
- Diogo, J.C. 1926. As folhas das vellozias e seu aparelho regulador da transpiracao. Arg. Mus. Nac. 28: 15-41.
- Doliner, L.H. & Jolliffe, P.A. 1979. Ecological evidence concerning the adaptive significance of the C4 dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. Oecologia 38:23-34.
- Drury, W.H. & Nisbet, I.C.T. 1973. Succession. Journal of the Arnold Arboretum; 54(3) :331-68.
- Ehleringer, J.; Bjorkman, O. 1976. Leaf pubescence: Effects on absorptance and photosynthesis in a desert shrub. Science, 192.
- Eickmeier, W.G. 1979. Photosynthetic recovery in the resurrection plant Selaginella lepidophylla after wetting. Oecologia 39 : 93 - 106.

- Eissenstat, D.M. & Caldwell, M.M. 1988. Competitive ability is linked to rates of water extraction: A field study of two aridland tussock grasses. Oecologia 75:1-7.
- Ferri, M.G. 1963. Evolucao do conceito de xerofitismo. Bol. Fac. Fil. Cien. Letr. U.S.P. 19: 102 - 114.
- Gaff, D.F. 1971. Desiccation-tolerant flowering plants in southern Africa. Science 174 : 1033-34.
- Gaff, D.F. 1977. Desiccation tolerant vascular plants of southern Africa. Oecologia 31 : 95 - 109.
- Gaff, D.F. 1986. Desiccation tolerant resurrection grasses from Kenya and West Africa. Oecologia 70:118-120.
- Gaff, D.F. & Ellis, R.P. 1974. Southern african grasses with foliage that revives after dehydration. Bothalia 11(3):305-308.
- Gaff, D.F. & Latz, P.K. 1978. The occurrence of resurrection plants in the australian flora. Aust. J. Bot. 26: 485 - 92.
- Gaff, D.F. & Churchill, D.M. 1976. Borya nitida an australian species in the Liliaceae with desiccation-tolerant leaves. Aust. J. Bot. 24: 209-224.
- Gaff, D.F. & Zee, S.Y.O. 1976. The fine structure of dehydrated and reviving leaves of Borya nitida Labill. - a desiccation-tolerant plant. Aust. J. Bot. 24:225-236.
- Gaff, D.F.; Ziegler, H. 1989. ATP and ADP contents in leaves of drying and rehydrating desiccation tolerant plants. Oecologia 78:407-410.
- Gardner, G. 1846. Viagem ao interior do Brasil. (Traducao de Milton Amado). Editora da Universidade de Sao Paulo-SP. 260p.

- Genkel, P.A.; Kurkova, E.B.; Pronina, N.D. 1970. Effect of dehydration on the course of photosynthesis in homeohydrous and poikilohydrous plants. Sovietic Plant Physiology 24 : 737 - 741.
- Genkel, P.A. & Pronina, N.D. 1974. The euxerophytic affiliation of Haberlea rhodopensis ( family Gesneriaceae ). Sovietic Plant Physiology; 20(4):815-818.
- Genkel, P.A. & Pronina, N.D. 1968. Factors underlying dehydration resistance in poikiloxerophytes. Sovietic Plant Physiology 15:68-74.
- Genkel, P.A. & Pronina, N.D. 1969. Anabiosis with desiccation of the poikiloxerophytic flowering plant Myrothamnus flabellifolia. Sovietic Plant Physiology 16:745-749.
- Gentry, A.H. & Dodson, C.H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. Annals of the Missouri Botanical Garden 74(2): 205-230.
- Giulietti, A.M.; Menezes, N.L.; Pirani, J.R.; Meguro, M.; Wanderley M.G.L. 1987. Flora da Serra do Cipó (Minas Gerais): Caracterizacão e lista das espécies. Boim Botanica USP 9: 1-151.
- Granville, J.J. de 1982. Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. In: Prance, G.T. (ed.). Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, New York. p.159-181.

- Griffiths, H. 1988. Carbon balance during CAM: an assessment of respiratory CO<sub>2</sub> recycling in the epiphytic bromeliads Aechmea nudicaulis and Aechmea fendleri. Plant Cell and Environment 11: 603-611.
- Griffiths, H. & Smith, J.A.C. 1983. Photosynthetic pathways in the Bromeliaceae of Trinidad: relations between life-forms habitat preference and the occurrence of CAM. Oecologia 60: 176-184.
- Grubb, P.J. 1987. Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants and fungi. In: Gray, A.J.; Crawley, M.J.; Edwards, P.J. (eds.). Colonization, Succession and Stability. 26 Symposium of the British Ecological Society. Blackwell, Oxford. p. 81-102.
- Guerra, A.T. 1975. Dicionario Geologico-Geomorfologico. 4 edicao. IBGE, Rio de Janeiro. 264 p.
- Guralnick, L.J. & Ting, I.P. 1988. Seasonal patterns of water relations and enzyme activity of the facultative CAM plant Portulacaria afra (L.) Jacq. Plant Cell and Environment 11: 811-818.
- Hallam, N.D. & Gaff, D.F. 1978. Re-organization of fine structure during rehydration of desiccated leaves of Xerophyta villosa. New Phytol. 81: 349-355.
- Hallan, N.D. & Luff, S.E. 1980. Fine structural changes in the mesophyll tissue of the leaves of Xerophyta villosa during desiccation. Bot. Gaz. 141(2): 173-179.
- Hallan, N.D. & Luff, S.E. 1980. Fine structural changes in the leaves of the desiccation-tolerant plant Talbotia elegans during extreme water stress. Bot. Gaz. 141(2): 180-187.

- Hambler, D.J. 1961. A poikilohydrous poikilochlorophyllous angiosperm from Africa. Nature 191 : 1415-1416.
- Hambler, D.J. 1964. The vegetation of granitic outcrops in western Nigeria. Journal of Ecology 52: 573-594.
- Harper, J.L.; Williams, J.T.; Sagar, G.R. 1965. The behaviour of seeds in soil (the heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed). Journal of Ecology 53:273-287.
- Hattersley, D.L. & Watson, L. 1975. Anatomical parameters for predicting photosynthetic pathways of grass leaves: the maximum lateral cell count and the maximum cells distant count. In: Hattersley, D.L. and Watson, L. (eds). Anatomical parameters of grass leaves. p. 325 - 333.
- Hay, J.D. 1973. An analysis of Diamorpha systems on granite outcrops. M.S. Thesis. Atlanta Georgia Emory Univ. 98 p.
- Hetherington, S.E.; Hallan, N.D.; Smillie, R.M. 1982. Ultrastructural and compositional changes in chloroplast thylakoids of leaves of Borya nitida during humidity-sensitive degreening. Aust. J. Plant Physiol. 9: 601 - 609.
- Hetherington, S.E. & Smillie, R.M. 1982. Humidity-sensitive degreening and regreening of leaves of Borya nitida Labill. as followed by changes in chlorophyll fluorescence. Aust. J. Plant Physiol. 9: 587 -599.
- Houle, G. & Phillips, D.L. 1988. The soil seed bank of granite outcrop plant communities. Oikos 52:87-93.
- Houle, G. & Phillips, D.L. 1989. Seed availability and biotic interactions in granite outcrop plant communities. Ecology 70 (5) :1307-1316.

- Haiao, C.T. 1973. Plant responses to water stress. Ann. Rev. Plant Physiol. 24: 519 - 570.
- Jones, G.H. 1986. Plants and microclimate. Cambridge University Press. 323 p.
- Jones, M.M.; Turner, N.C.; Osmond, C.B. 1981. Mechanisms of drought resistance. In: Paleg, L.G.; Aspinall D. (eds.). Drought Resistance in Plants. Academic Press, Sydney. 15-35 :492 p.
- Kaiser, K.; Gaff, D.F.; Outlaw Jr. W.H. 1985. Sugar contents of leaves of desiccation-sensitive and desiccation-tolerant plants. Naturwissenschaften 72:608-609.
- Keever, C.; Oosting, H.J.; Anderson, L.E. 1951. Plant succession on exposed granite of rocky face mountain Alexander county North Carolina. Bulletin of the Torrey Botanical Club 78(5):401-421.
- Kershaw, K.A. & Looney, J.H. 1985. Quantitative and dynamic plant ecology. Edward Arnold Publishers London. 282 p.
- Klink, C.A. & Joly, C.A. 1989. Identification and distribution of C3 and C4 grasses in open and shaded habitats in Sao Paulo State-Brazil. Biotropica 21 (1) :30-34.
- Knapp, R. 1973. Die Vegetation von Afrika. Verlag, Stuttgart.
- Korner, Ch.; Farquhar, G.D.; Roksandic, Z. 1988. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. Oecologia 74: 623-632.
- Koyama, T. & Maguire, B. 1965. Cyperaceae, tribe Lagenocarpaceae In: Maguire, B. The Botany of the Guayana Highland. VI. Mem. New York Bot. Gard. 12(1):8-53.

- Lamego, A.R. 1948. O homem e a Guanabara. Biblioteca Geografica Brasileira Serie A(5). IBGE, Rio de Janeiro. 294 p.
- Larcher, W. 1977 - Ecofisiologia Vegetal. Ediciones Omega, Barcelona, 306 p.
- Lawlor, D.W. 1987. Photosynthesis: metabolism, control and physiology. Longman, Singapore. 262 p.
- Leitao Filho, H.F. & Semir, J. 1987. Compositae. In: Giuliatti, A.M.; Menezes, N.L.; Pirani, J.R.; Meguro, M.; Wanderley, M.G.L. Flora da serra do Cipo, Minas Gerais: Caracterizacao e lista das especies. Bolm Botanica, Univ. S. Paulo 9: 1-151.
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses Vol. II. Academic Press, New York. 606 p.
- Lieth, H. 1960. Uber den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen I-II Mitt. Planta 54: 530-576.
- Ludwig, J.A.; Reynolds, J.F. 1988. Statistical Ecology. John Wiley & Sons, New York. 339 p.
- Luttge, U. 1987. Carbon dioxide and water demand: CAM; a versatile ecological adaptation exemplifying the need of integration in ecophysiological work. The New Phytologist 106:593-621.
- Luttge, U.; Klauke B; Griffiths, H.; Smith, J.A.C.; Stimmel K.H.- 1986. Comparative ecophysiology of CAM and C3 bromeliads. V. Gas exchange and leaf structure of the C3 bromeliad Pitcairnia integrifolia. Plant Cell and Environment 9 :411-419.
- Magurran, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Croom Helm-London. 179 pags.

- Maio, C.R. 1987. Geomorfologia do Brasil (3 edicao). Fundacao IBGE, Rio de Janeiro. 255 pags.
- Martin, E.S.; Donkin M.E.; Stevens, R.A. 1983. Stomata. Studies in Biology. Edward Arnold, London. 60 pags.
- McVaugh, R. 1943. The vegetation of the granitic flat-rocks of the southeastern United States. Ecological Monographs 2(13):119-166.
- Medina, E. & Troughton, J.H. 1974. Photosynthetic patterns in the Bromeliaceae. Annual Report of the Director Department of Plant Biology (Carnegie) :805 - 809.
- Medina, E. 1977. Introduccion a la ecofisiologia vegetal. Chesneau, E.V.(ed.). Departamento de Asuntos Cientificos de la Secretaria General de la Organizacion de los Estados Americanos, Washington, D.C. 102 p.
- Medina, E.; Delgado, M.; Troughton, J.H.; Medina, J.D. 1977. Physiological ecology of CO<sub>2</sub> fixation in Bromeliaceae. Flora 166:137-152.
- Medina, E. 1982. Temperature and humidity effects on dark CO<sub>2</sub> Fixation by *Kalanchoe pinnata*. Z. Pflanzenphysiol 107: 251-258.
- Elleberg, H. & Mueller-Dombois, D. 1967. A key to Raunkiaer life forms with revised subdivisions. In: Mueller-Dombois, D. & Elleberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley & Sons, New York. p. 449-65.
- Meguro, M.; Joly, C.A.; Bittencourt, M.M. 1977. Stress hidrico e alguns aspectos do comportamento fisiologico em Xerophyta plicata Spreng. (Velloziaceae). Boletim de Botanica da Universidade de Sao Paulo 5: 27 - 42.

- Menezes, N.L.de. 1980. Evolution in Velloziaceae with special reference to androecial characters. In: Petaloid Monocotyledons (Linn. Soc. Symposium Series). pags. 117 - 118.
- Miles, J. 1987. Vegetation succession: past and present perceptions. In: Gray, A.J.; Crawley, M.J.; Edwards, P.J. (eds.) Colonization, Succession and Stability. 26 Symposium of The British Ecological Society; pags. 1-30. Blackwell, London. p. 1-30.
- Montenegro, G.; Hoffmann, A.J.; Aljaro, M.E.; Hoffmann A.E. 1979. Satureja gilliesii, a poikilohydric shrub from the Chilean mediterranean vegetation. Can. J. Bot. 57: 1206-13.
- Mooney, H.A.; Troughton, J.H.; Berry, J.A. 1974. Arid climates and photosynthetic systems. Annual Report of the Director Department of Plant Biology Carnegie Institution California.:793 -805.
- Mooney, H.A. 1986. Photosynthesis. In: Crawley, M.J. (ed.) Plant Ecology. Blackwell, Oxford. p. 345-373.
- Murdy, W.H. 1968. Plant speciation associated within granite outcrop communities of the southastern Piedmont. Rhodora 70 :394-407.
- Nimer, E. 1979. Climatologia do Brasil. Serie Recursos Naturais e Meio Ambiente. IBGE, Rio de Janeiro. 421 p.
- Nobel, P.S. 1978. Microhabitat; water relations and photosynthesis of a desert fern Notholaena parryi. Oecologia 31: 239-309.

- Oliveira, B.A.D.; Faria, P.R.S. de; Souto, S.M.; Carneiro, A.M.; Dobereiner, J.; Aronovich, S. 1973. Identificacao de gramineas tropicais com via fotossintetica "C4" pela anatomia foliar. Pesq. Agropec. Bras. - Ser. Agro 8: 267 - 271.
- Oliveira, R.F. de; Coimbra, A.F. Filho; Silva, Z.L. da. 1975. Sobre a litosere : Algumas especies para revestimento de encostas rochosas. Brasil Florestal 6(24):3-18.
- Oosting, H.J. & Anderson, L.E. 1939. Plant succession on granite rock in eastern North Carolina. Botanical Gazette, 100:750-767.
- Oosting, H.J. & Anderson, L.E. 1937. The vegetation of a barefaced cliff in western North Carolina. Ecology 18(2):280-292.
- Ormond, W.T. 1960. Ecologia das restingas do sudeste do Brasil. Arquivos do Museu Nacional 50:185-236.
- Owoseye, A.J. & Sanford, W.W. 1972. An ecological study of Vellozia schnitzleinia a drought-enduring plant of northern Nigeria. Journal of Ecology 60 : 807 -17.
- Parker, J. 1968. Drought-resistance mechanisms. In: Kozlowski, T.T. (ed.). Water deficits and plant growth. Academic Press, New York. Vol I: p. 195-229.
- Pearcy, R.W. & Troughton, J.H. 1974. C4 photosynthesis in tree-form euphorbias in wet tropical sites in Hawaii. Annual Report of the Director Department of Plant Biology Carnegie Institution, California. p. 809-811.
- Pereira, E. & Pereira, C. 1972. Bromeliaceas da Guanabara: Genero Tillandsia. Leandra 3: 41-72.

- Passin, L.J. 1924. A physiological and anatomical study of the leaves of Polypodium polypodioides. American Journal of Botany 13:371-381.
- Phillips, D.L. 1981. Succession in granite outcrop shrub-tree communities. The American Midland Naturalist 106:313-317.
- Pielou, E.C. 1977. Mathematical Ecology. Wiley, New York.
- Proctor, M.C.F. 1981. Diffusion resistances in Bryophytes. In: Grace, J.; Ford, E.D.; Jarvis, P.G. (eds.), Plants and their Atmospheric Environment; Blackwell, London. p.219-229.
- Raven, J.A. 1986. Evolution of plant life forms. In: Givnish T.J. (ed.). On the economy of plant form and function. Cambridge University Press. pags. 421-477.
- Richards, P.W. 1957. Ecological notes on west african vegetation: I. The plant communities of the Idanre hills-Nigeria. Journal of Ecology 45:563-577.
- Rizzini, C.T. 1976. Tratado de Fitogeografia do Brasil. Volume I - Aspectos ecologicos. HUCITEC EDUSP, Sao Paulo. 375 p.
- Rizzini, C.T. 1979. Tratado de Fitogeografia do Brasil. Volume II - Aspectos sociologicos e floristicos. HUCITEC EDUSP Sao Paulo. 328 p.
- Roth, R.R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. -Ecology 57(4):773-782.
- Rundel, P.W.; Ehleringer, J.; Mooney, H.A.; Gulmon S.L. 1980. Patterns of drought response in leaf-succulent shrubs of the coastal Atacama desert in northern Chile. Oecologia 46:196-200.

- Schafer, C. & Luttge, U. 1988. Effects of high irradiances on photosynthesis growth and crassulacean acid metabolism in the epiphyte Kalanchoe uniflora. Oecologia 75: 567-574.
- Schwab, K.B.; Schreiber, U.; Heber, U. 1989. Response of photosynthesis and respiration of resurrection plants to desiccation and rehydration. Planta 177:217-227.
- Segadas-Vianna, F. 1972. Roteiro da excursao panoramica introdutoria a ecologia realizada na baixada de Jacarepagua. Curso oferecido para o Bacharelado em Ecologia. Depto. de Ecologia Instituto de Biologia - Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Sharitz, R.R. & McCormick, J.F. 1973. Population dynamics of two competing annual plant species. Ecology 54(4):723-740.
- Shure, D.J. & Ragsdale, H.L. 1977. Patterns of primary succession on granite outcrop surfaces. Ecology 58: 993-1006.
- Siegel, S. 1975. Estatistica nao-parametrica. McGraw-Hill.
- Singh, J.; Brackwell, B.A.; Miller, R.W.; Bewley, J.D.- 1984. Membrane organization of the desiccation-tolerant moss Tortula ruralis in dehydrated states. Plant Physiol. 75:1075 - 1079.
- Singh, M.; Ogren, W.L.; Widholm, J.M. 1974. Photosynthetic characteristics of several C3 and C4 plant species grown under different light intensities. Crop Science 14:563-566.
- Slavik, B. 1974. Methods of studying plant water relations. In: Jacobs J.; Lange, O.; Olson, J.S.; Wieser, W.(eds.). Ecological Studies, Vol. 9. Springer Verlag. 450p.

- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1979. Biometria (Principios y metodos estadisticos en la investigacion biologica). H. Blume Ediciones, Madrid. 832 p.
- Spalding, V.M. 1906. Absorption of atmospheric moisture by desert shrubs. Bull. Torrey Bot. Club, 33: 367-375.
- Stuart, T.S. 1968. Revival of respiration and photosynthesis in dried leaves of Polypodium polypodioides. Planta 83: 185-206.
- Szarek, S.R. & Ting, I.P. 1977. The occurrence of Crassulacean acid metabolism among plants. Photosynthetica 11(3):330-342.
- Thymms, M.J.; Gaff, D.F.; Hallam, N.D. 1982. Protein synthesis in the desiccation tolerant angiosperm Xerophyta villosa during dehydration. Journal of Experimental Botany 33(133):332-343.
- Ting, I.P. 1985. Crassulacean Acid Metabolism. Ann. Rev. Plant Physiol. 36: 595-623.
- Ting, I.P.; Hann, J.; Holbrook, N.M.; Putz, F.E.; Sternberg, L. da S. L.; Goldstein, G. 1987. Photosynthesis in hemiepiphytic species of Clusia and Ficus. Oecologia 74:339-346.
- Ting, I.P.; Lord, E.M.; Sternberg, L. da S. L.; DeNiro M.J. - 1985. Crassulacean acid metabolism in the strangler Clusia rosea Jacq. - Science 229:969-971.
- Tryon, R.M. & Tryon, A.F. 1982. Ferns and allied plants (with special reference to tropical America). Springer Verlag, New York.
- Virgin, H.I. 1965. Chlorophyll formation and water deficit. Physiologia Plantarum, 18:994-1000.
- Walter, H. 1972. Ecology of tropical and subtropical vegetation. - Van Nostrand Reinhold, New York. 539 pgs.

- Ware, S. 1972. Growth and dormancy in Talinum rhizomes. Ecology 53 (6):1195-1199.
- Weaver, J.E. & Clements, F.E. 1929. Plant Ecology. McGraw-Hill, Bombay. 601 pags.
- Whitehouse, E. 1933. Plant succession on central Texas granite. Ecology 14(4):391-410.
- Wiggs, D.N. & Platt, R.B. 1962. Ecology of Diamorpha cymosa. Ecology 43 (4):654-670.
- Winston, P.W. & Bates, D.H. 1960. Saturated solutions for the control of humidity in biological research. Ecology 1(41):232-237.
- Winterringer, G.S. & Vestal, A.G. 1956. Rock-ledge vegetation in southern Illinois. Ecological Monographs 26(2): 105-30.
- Wyatt, R. & Fowler, N. 1977. The vascular flora and vegetation of the North Carolina granite outcrops. - Bull. Torrey Bot. Club 104(3):245-253.
- Zedler, J.B. & Zedler, P.H. 1969. Association of species and their relationship to microtopography within old fields. - Ecology; 50 (3):432-442.
- Ziegler, H.; Batanouny, K.H.; Sankhla, N.; Vyas, O.P.; Stichler W. 1981. The photosynthetic pathway types of some desert plants from India, Saudi, Arabia, Egypt and Iraq. Oecologia 48(1):93-99.