UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE

PROGRAMA DE PÓS- GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

ESTRUTURA DA COMUNIDADE E CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DOS COMPONENTES DA VEGETAÇÃO DE UM AFLORAMENTO ROCHOSO EM ATIBAIA - SP

SÉRGIO TADEU MEIRELLES

Tese de Doutorado apresentada ao programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Departamento de Botânica da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências, área de concentração em Ecologia.

SÃO CARLOS - SP

1996

FICHA CATALOGRÁFICA

MEIRELLES, Sérgio Tadeu

Estrutura da Comunidade e Características Funcionais dos Componentes da Vegetação de um Afloramento Rochoso em Atibaia - SP. Sérgio Tadeu Meirelles São Carlos, UFSCar, 1996.

270p.il., tabelas, gráficos.

Tese de Doutorado - Universidade Federal de São Carlos UFSCar.

Palavras Chave: 1. Vegetação rupestre; 2. Estrutura da comunidade; 3. Fenologia; 4. Discriminação Isotópica; 5. Eficiência de uso da água.
I.Meirelles, S.T. II. Título.

Prof. Dr. José Antonio P.V. de Moraes

Orientador

Em memória de

César Augusto Lucas

Dedico este trabalho a Hilda Tavares Meirelles ;

Emilia Meirelles e à falecida Esmeralda Meirelles

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus colegas ex-alunos e professores que contribuíram para a realização deste trabalho, especialmente (a ordem não constitui um posto de mérito):

Fábio Augusto Vitta - pelo interesse e dedicação na identificação do material botânico e pela ajuda em campo;

Prof. Dr. José Antônio P.V. de Moraes - pela orientação deste trabalho e pela paciência ao relevar os diversos problemas surgidos durante o curso da elaboração da tese;

Prof. Dr. Waldir Mantovani - pelo apoio, pela identificação do material botânico e pelas sugestões além de, como chefe do DEG, permitir minha dedicação exclusiva a este trabalho;

Prof. Dr. Carlos A. Joly - pela confiança no meu trabalho e pelo apoio sempre renovado;

Prof. Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos - pelas discussões inteligentes e troca de idéias e informações e pelo seu profundo interesse na abordagem fisioecológica;

Prof. Dr. Wellington Delliti - pelo interesse apoio e confiança no meu trabalho, além de ter viabilizado meu contato com o CENA - ESALQ - Piracicaba;

Prof. Dr Reynaldo Vitória - por tornar disponíveis todos os recursos para elaboração das análises de razão isotópica nos laboratórios do CENA - ESALQ - Piracicaba;

Prof. Dr. Martinelli - pela ajuda durante o período de análises no CENA;

Profa. Dra. Vera Lúcia Imperatriz - pelo apoio em vários momentos difíceis e por ter concedido parte dos recursos do Lab. de Apidologia para pagamento das análises de razão isotópica;

Profa. Dra. Fernanda Reinert Thomé - pela amizade e cooperação, além de seu amor pela fisioecologia vegetal;

Edson Grandisoli - pela ajuda em campo e o apoio conferido pela sua amizade durante o período;

Profa. Dra. Marisa Bittencourt - pelo apoio no meu trajeto no DEG e ajuda valiosa na elaboração do modelo da área de trabalho;
Profa. Dra. Marico Meguro - pelo apoio e confiança e pelas discussões prolíficas e orientação;
Bernadette Prieto - pelo apoio inestimável como secretária e como ser humano.
Mário Barroso - pela ajuda no campo e pelas sugestões.

Aos técnicos do CENA, especialmente à Tunica, ao Pingin e outros.

Agradeço aos meus amigos não diretamente envolvidos com meu trabalho, pela ajuda e pela própria amizade, certamente a ajuda mais preciosa. Assim agradeço a:
André Luiz Filgueira Gomes;
Luiz Paulo S. Portugal;
Patrícia - UNICAMP
Ana - esposa de Eduardo Arcoverde;
Valéria - ex aluna, alguém muito especial;
Cynthia
Márcia Rodrigues

Pela identificação do material botânico agradeço:

Olga Yano - Instituto de Botânica de São Paulo
Jefferson Prado - Pteridófitas - Instituto Botânico;
Eneida Martins - Dep. Bot. - IB - USP
Lucia Kawasaki - Instituto de Botânica de São Paulo
Angela Borges Martins - Dep. Botânica - UNICAMP
Cassia Sakuragi - Dep. Bot. - IB - USP
Julie - Depto de Botânica - UNICAMP

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS XII
LISTA DE TABELAS XVI

RESUMO XVII

INTRODUÇÃO GERAL 1

CAPÍTULO I 4

INTRODUÇÃO 4
Estrutura da Comunidade 10
Sucessão 11
Ilhas de solo como modelos ecológicos 12
Fisioecologia de comunidades vegetais 14
OBJETIVOS 16
JUSTIFICATIVA 16
MATERIAL E MÉTODOS 18
Área 18
Composição florística 21
Caracterização das formas-de-vida 22
Estudo da estrutura da comunidade 23
Análise da cobertura por fotos 24
Parâmetros da comunidade 25
Classe de tamanho insular 28
Riqueza, Diversidade e Equabilidade 28
Análise de agrupamento das unidades insulares 31
Ordenação 32
Acompanhamento fenológico 33
Características reprodutivas polinização e dispersão 34
Ciclo de vida 35
RESULTADOS 36
Características gerais da vegetação 41
Formas de vida 42
-Análise da Comunidade 44
Freqüência absoluta e valor de importância 45
Importância das espécies nas unidades insulares 50
Parâmetros relacionados à área insular 54
Ordenação da comunidade 61
Análise de agrupamento 61
Análise de Ordenação 67
Fenologia 73
Acompanhamento da cobertura por fotografias 89
Análise da cobertura da unidade A4 91
Análise da cobertura da unidade A3 94
Análise da unidade C8 97
Cobertura da Ilha C9 98
Análise da cobertura da Ilha D4 100
DISCUSSÃO 103
Florística 103
Comparações com outros levantamentos 107
Características da Comunidade 111
Formas de Vida 111
.Características da comunidade insular 115
Freqüência nas unidades insulares 116
Cobertura e Freqüência 119
Expressão das espécies nas classes de tamanho insular 120
Espécies de ilhas pequenas 121
Espécies de tamanhos insulares intermediários 122

Espécies favorecidas pelo tamanho insular 123
Tamanho insular e *Hippeastrum damazianum* 124
Riqueza, diversidade e equabilidade *125*
Riqueza e área insular 125
Parâmetros da curva S-A 126
Hipóteses sobre a relação S - A *127*
Diversidade nas ilhas de solo *130*
Área insular e diversidade *131*
Variação sazonal da diversidade 131
Ordenação da Comunidade *133*
Agrupamento das espécies por correlação da cobertura 134
Agrupamento das unidades insulares *138*
Ordenação *139*
Ilhas de *Tillandsia araujei* 141
Fenologia e Cobertura *142*
Caracteres vegetativos 142
Geófitas 143
Hemicriptófitas 144
Perenes de vida curta 144
Perenidade e dinâmica dos módulos 145
Arbustos decíduos 146
Terófitas 146
Caracteristicas reprodutivas *148*
Reprodução vegetativa 149
Reprodução por sementes 149
Floração 150
Polinização 154
Dispersão *155*
Colonização e Sucessão *159*
Hipótese de estabilidade incipiente 160
Hipótese de estado estável 161
CONCLUSÕES 163

CAPÍTULO II **166**

INTRODUÇÃO 166
Razão Isotópica e eficiência no uso da água *171*
Caracteristicas adaptativas e razão isotópica *171*
Microhabitat e razão isotópica *173*
Vegetação rupícola e razão isotópica *174*
OBJETIVOS 175
MATERIAL E MÉTODOS 176
Coleta de dados de trocas gasosas no campo *180*
Comparações e testes de hipóteses *181*
RESULTADOS 181
Grupos de razão isotópica *184*
Variações no fracionamento *187*
Variações sazonais 188
Variações relacionadas ao hábitat *189*
Parâmetros de trocas gasosas obtidos no campo *191*
DISCUSSÃO 193
Grupos de valores de razão isotópica *193*
Valores de *Ci* estimados e medidos no campo 196
Tipos fotossintéticos CAM e C4 ..... *196*
Razão isotópica em Bromeliaceae *197*
Tipo fotossintético e ocupação do substrato *201*
Variação no fracionamento em espécies CAM *202*
Tipos fotossintéticos de Poaceae na comunidade *209*
Variações sazonais na razão isotópica das plantas do grupo II *213*
Variação sazonal da razão isotópica em Anthurium sp.novae *213*
Variação sazonal de $\delta^{13}C$ em Tibouchina mosenii e Stevia hypericifolia *219*

Variação sazonal da razão isotópica em *Tibouchina mosenii* 219
Variação sazonal da razão isotópica em *Stevia hypericifolia* 223
Variações da razão isotópica em relação ao microhabitat *225*
Fracionamento isotópico e microhabitat em *Hippeastrum damazianum* *226*
Razão isotópica e microhabitat em *Tibouchina ursina* 230
Razão isotópica e microhabitat em *Anthurium* sp.novae 235
Razão isotópica e forma de vida *238*
CONCLUSÕES 247

CONSIDERAÇÕES FINAIS 249

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 251

Lista de Figuras

FIGURA 1- DIAGRAMA POLAR MOSTRANDO A ORIENTAÇÃO DO DECLIVE DAS ILHAS ANALISADAS NO AFLORAMENTO ROCHOSO DE ATIBAIA - SP. A DISPERSÃO DOS PONTOS (QUADRADOS VAZADOS) CORRESPONDENTES ÀS UNIDADES EM RELAÇÃO AO CENTRO FOI FEITA PAR FACILITAR A VISUALIZAÇÃO. 19
FIGURA 2 - PLUVIOSIDADE DIÁRIA ENTRE OS ANOS DE 1993 E 1995 NA ESTAÇÃO DE ATIBAIA (DAEE- SP). A LINHA INTEIRA INDICA O PERÍODO DE OBSERVAÇÃO CONTÍNUO. A LINHA TRACEJADA INDICA O PERÍODO DE OBSERVAÇÃO ESPARSA E CONTINUIDADE DA COLETA DE MATERIAL PARA ANÁLISE. 20
FIGURA 3- ESPECTRO BIOLÓGICO DO TOTAL DE ESPÉCIES ENCONTRADAS NO AFLORAMENTO ROCHOSO DA PEDRA GRANDE COMPARADO À PROPORÇÃO NORMAL DE RAUNKIAER. MM - MEGA E MESOFANERÓFITA; MIC -MICROFANERÓFITA ; NA -NANOFANERÓFITA ; CAM - CAMÉFITA ; HEM-HEMICRIPTÓFITA ; GEO-GEÓFITA ;TERO-TERÓFITA ; LIA -LIANA ; EPI- EPÍFITA ; SUC-SUCULENTA; HID - HIDRÓFITA. 43
FIGURA 4 - ESPECTRO BIOLÓGICO LEVANDO EM CONTA APENAS AS ESPÉCIES ENCONTRADAS NAS ILHAS DE SOLO COMPARADO À PROPORÇÃO NORMAL DE RAUNKIAER. NOME DAS CLASSES COMO A FIG.2. 43
FIGURA 5 HISTOGRAMA DAS CLASSES DE TAMANHO INSULAR AMOSTRADAS CALCULADAS A PARTIR DA TRANSFORMAÇÃO DA ÁREA. O NÚMERO ACIMA DA BARRA CORRESPONDE AO VALOR REPRESENTADO. 44
FIGURA 6 VALORES DE FREQÜÊNCIA ABSOLUTA DAS ESPÉCIES NAS UNIDADES INSULARES. A ESPÉCIE COM MAIOR FREQÜÊNCIA É *HIPPEASTRUM DAMAZIANUM* (97% DAS UNIDADES EXAMINADAS). 46
FIGURA 7- HISTOGRAMA DOS VALORES DE FREQÜÊNCIA DAS ESPÉCIES ENCONTRADAS NAS UNIDADES INSULARES. 47
FIGURA 8 - ESPÉCIES COMPONENTES DAS ILHAS DE SOLO ORDENADAS QUANTO AO ÍNDICE DE IMPORTÂNCIA CALCULADO A PARTIR DA CLASSE DE COBERTURA E FREQÜÊNCIA ABSOLUTA. FORAM CONSIDERADAS AS ESPÉCIES COM VALOR DE IMPORTÂNCIA MAIOR DO QUE 1. 48
FIGURA 9 -HISTOGRAMA DOS VALORES CORRESPONDENTES AO ÍNDICE DE IMPORTÂNCIA. O INTERVALO DE CLASSE UTILIZADO FOI DE 8.4. 49
FIGURA 10 - (1 A 8)PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DO VALOR DE IMPORTÂNCIA (ORDENADAS) NAS CLASSES DE TAMANHO DE ILHAS DE SOLO (ABCISSAS) DAS ESPÉCIES COM MAIOR FREQÜÊNCIA. O MAIOR VALOR DE IMPORTÂNCIA VERIFICADO ATRAVÉS DO ÍNDICE BASEADO NA ESCALA DE COBERTURA É 100%. 51
FIGURA 11 - RELAÇÃO ENTRE A RIQUEZA DE ESPÉCIES (*S*) E A ÁREA INSULAR (*A*) NAS FORMAÇÕES EM ILHAS DE SOLO NO AFLORAMENTO ROCHOSO DA PEDRA GRANDE-ATIBAIA - SP. PONTOS INTERPOLADOS EM ESCALAS LINEARES DE NÚMERO DE ESPÉCIES E ÁREA EM METROS QUADRADOS. 54
FIGURA 12 - SOBREPOSIÇÃO DA CURVA ESTIMADA PELA FUNÇÃO LOGARÍTMICA OBTIDA PELA ANÁLISE DE REGRESSÃO LINEAR UTILIZANDO-SE A VARIÁVEL INDEPENDENTE TRANSFORMADA PELO LOGARITMO NATURAL. A EQUAÇÃO CORRESPONDENTE À CURVA É REPRESENTADA EMBAIXO À DIREITA. R^2 - COEFICIENTE DE DETERMINAÇÃO. 55

FIGURA 13 - SOBREPOSIÇÃO DA CURVA ESTIMADA PELA FUNÇÃO EXPONENCIAL, OBTIDA PELA ANÁLISE DE REGRESSÃO LINEAR UTILIZANDO-SE A VARIÁVEL DEPENDENTE TRANSFORMADA PELO LOGARITMO NATURAL. A EQUAÇÃO CORRESPONDENTE À CURVA É REPRESENTADA ACIMA DESTA.....55
FIGURA 14 - SOBREPOSIÇÃO DA CURVA ESTIMADA PELA FUNÇÃO POTÊNCIA OBTIDA PELA ANÁLISE DEREGRESSÃO LINEAR DAS VARIÁVEIS DEPENDENTE E INDEPENDENTE TRANSFORMADAS PELO LOGARITMO NATURAL. A EQUAÇÃO CORRESPONDENTE À CURVA É REPRESENTADA EMBAIXO À DIREITA.....56
FIGURA 15- RIQUEZA POR CLASSE DE TAMANHO INSULAR. O PARÂMETRO USADO É O NÚMERO DE ESPÉCIES. OS VALORES CORRESPONDENTES ESTÃO REPRESENTADOS ACIMA DE CADA BARRA.57
FIGURA 16 HISTOGRAMA DOS VALORES DE DIVERSIDADE NAS ILHAS DE SOLO SOBRE A ROCHA UTILIZANDO-SE OS VALORES DA ESCALA DE ABUNDÂNCIA, SEGUNDO O ÍNDICE DE SHANNON-WIENER NA BASE NEPERIANA. O INTERVALO CORRESPONDE AO VALOR DE DIVERSIDADE DE 0.35 59
FIGURA 17 HISTOGRAMA DE VALORES DE EQUABILIDADE NAS ILHAS DE SOLO SOBRE A ROCHA UTILIZANDO-SE O ÍNDICE *J* DE PIELOU. O INTERVALO CORRESPONDE A APROXIMADAMENTE 0.4.....59
FIGURA 18 - VARIAÇÃO DA DIVERSIDADE ESPECÍFICA SEGUNDO O ÍNDICE DE SHANNON-WIENER EM RELAÇÃO AO TAMANHO INSULAR. A EQUAÇÃO CORRESPONDE AO AJUSTE DA CURVA SEGUNDO A FUNÇÃO LOGARÍTMICA.....60
FIGURA 19 - DENDROGRAMA RESULTANTE DO AGRUPAMENTO PELO MÉTODO DE CENTROIDE NÃO PONDERADA, APLICADO AOS VALORES DA MATRIZ DE SIMILARIDADE OBTIDA PELO COEFICIENTE DE CORRELAÇÃO DE POSTOS DE SPEARMAN APLICADO À MATRIZ DE COBERTURA DAS ESPÉCIES POR UNIDADE INSULAR. A COR DISTINGUE OS GRUPOS PRINCIPAIS. EM AZUL IDENTIFICA-SE UMA MAIORIA DE ESPÉCIES DO DECLIVE DIRIGIDO A OESTE, EM VERMELHO ESTÃO AQUELAS MAIS ABUNDANTES NO DECLIVE A NOROESTE E EM VERDE O GRUPO DE ESPÉCIES EM ILHAS SEM SOLO. AS ESPÉCIES ESTÃO IDENTIFICADAS PELA DESIGNAÇÃO DO GÊNERO OU SUAS PRIMEIRAS LETRAS E O NOME ESPECÍFICO. 64
FIGURA 20- PÁGINA ANTERIOR DENDROGRAMA ELABORADO A PARTIR DO AGRUPAMENTO DAS UNIDADES INSULARES PELA COMPOSIÇÃO EM ESPÉCIES UTILIZANDO O ÍNDICE DE SIMILARIDADE DE JACCARD AGRUPADO PELO MÉTODO DE VIZINHO MAIS PRÓXIMO. AS LETRAS E NÚMEROS CORRESPONDEM AOS CÓDIGOS DE IDENTIFICAÇÃO DAS ILHAS. OS GRUPOS PRINCIPAIS ESTÃO IDENTIFICADOS POR ALGARISMOS ROMANOS E ALGUNS SUBGRUPOS ESTÃO REFERENCIADOS POR NÚMEROS. AS UNIDADES RESSALTADAS POR AZUL PERTENCEM À FACE NOROESTE, AS DEMAIS À FACE OESTE. O GRUPO CORRESPONDENTE À UNIDADES DE T.ARAUJEI É REPRESENTADO EM VERDE. OS INTERVALOS SOB A FIGURA EQUIVALEM A 0.25 SEGUNDO O ÍNDICE DE JACCARD.. 66
FIGURA 21 - DENDROGRAMA CORRESPONDENTE AO AGRUPAMENTO DAS ESPÉCIES COM SOMATÓRIA DA CLASSE DE ABUNDÂNCIA MAIOR QUE 20. O AGRUPAMENTO FOI FEITO PELO MÉTODO DE CENTRÓIDE NÃO PONDERADA, UTILIZANDO-SE OS VALORES DE AFINIDADE CALCULADOS PELO COEFICIENTE DE CORRELAÇÃO DE POSTOS DE SPEARMAN. OS NÚMEROS À DIREITA CORRESPONDEM À GRUPOS RELEVANTES. A ESCALA SOB O DENDROGRAMA CORRESPONDE A UM INTERVALO DE 0 A 1. AS ESPÉCIES ESTÃO INDICADAS PELOS SEUS GÊNEROS OU AS QUATRO PRIMEIRAS LETRAS DO GÊNERO E O NOME ESPECIFICO. 66
FIGURA 22 INTERPOLAÇÃO DOIS PRIMEIROS EIXOS DE AUTOVALORES ATRIBUÍDOS A ILHAS DE SOLO PELA ANÁLISE DE CORRESPONDÊNCIA ELABORADA ATRAVÉS DA MATRIZ QUE INCLUIA ESPÉCIES MENOS ABUNDANTES. EM AZUL ESTÃO RESSALTADAS AS ILHAS SITUADAS NA FACE NOROESTE E VERMELHO, AS DA FACE OESTE. OS SÍMBOLOS CORRESPONDEM À IDENTIFICAÇÃO DAS UNIDADES. 69
FIGURA 23 - INTERPOLAÇÃO DOS DOIS PRIMEIROS EIXOS DE AUTOVALORES DAS ESPÉCIES OBTIDOS PELA ANÁLISE DE CORRESPONDÊNCIA. ORDENAÇÃO EXECUTADA A PARTIR DA MATRIZ COMPLETA, INCLUINDO AS ESPÉCIES MENOS ABUNDANTES. OS NOMES DOS ELEMENTOS CORRESPONDEM ÀS 4 PRIMEIRAS LETRAS DO GÊNERO.....70
FIGURA 24 - INTERPOLAÇÃO DOS DOIS PRIMEIROS EIXOS DE AUTOVALORES DA MATRIZ DE ESPÉCIES MAIS ABUNDANTES, RESULTANTE DA ANÁLISE DE CORRESPONDÊNCIA. OS CÓDIGOS IDENTIFICAM AS ESPÉCIES PELAS 4 PRIMEIRAS LETRAS DO GÊNERO.....71
FIGURA 25 - INTERPOLAÇÃO DOS DOIS PRIMEIROS EIXOS CORRESPONDENTES À ORDENAÇÃO DAS ILHAS A PARTIR DA MATRIZ DE ESPÉCIES MAIS ABUNDANTES. AS COR AZUL INDICA UNIDADES

OBSERVADAS NA VERTENTE NOROESTE. A COR VERMELHA CORRESPONDE A UNIDADES DA VERTENTE OESTE. 72
FIGURA 26 *PANICUM CYANESCENS* - PROPORÇÃO DA POPULAÇÃO NAS ILHAS EM FLOR, ESTADO VEGETATIVO, FRUTO, DORMENTE E EXPRESSA PELO VALOR DE IMPORTÂNCIA (EIXO À DIREITA) NAS UNIDADES INSULARES NO PERÍODO DE JUNHO DE 1993 A MARÇO DE 1994. 83
FIGURA 27 -*TILLANDSIA ARAUJEI* - PROPORÇÃO DA POPULAÇÃO DAS ILHAS EM FLOR, FRUTO E COBERTURA EXPRESSA PELO VALOR DE IMPORTÂNCIA (EIXO À DIREITA) NO PERÍODO DE JUNHO DE 1993 A MARÇO DE 1994. A ESPÉCIE NÃO APRESENTOU DORMÊNCIA, E HAVIAM ÁPICES VEGETATIVOS CONTINUAMENTE. 83
FIGURA 28 *STEVIA HYPERICIFOLIA* - PROPORÇÃO DA POPULAÇÃO DAS ILHAS EM ESTADOS VEGETATIVO, EM FLORAÇÃO, FRUTIFICAÇÃO, DORMÊNCIA E COBERTURA EXPRESSA PELO VALOR DE IMPORTÂNCIA (EIXO À DIREITA) NO PERÍODO DE JUNHO DE 1993 A MARÇO DE 1994. 84
FIGURA 29 *NOTHOSCORDUM GRACILE* - PROPORÇÃO DA POPULAÇÃO DAS ILHAS EM ESTADOS VEGETATIVO, EM FLORAÇÃO, FRUTIFICAÇÃO, DORMÊNCIA E COBERTURA EXPRESSA PELO VALOR DE IMPORTÂNCIA (EIXO À DIREITA) NO PERÍODO DE JUNHO DE 1993 A MARÇO DE 199484
FIGURA 30 *DYCKIA PSEUDOCOCCINEA* - PROPORÇÃO DA POPULAÇÃO DAS ILHAS EM ESTADO VEGETATIVO, EM FLORAÇÃO E VARIAÇÃO DA COBERTURA EXPRESSA PELO VALOR DE IMPORTÂNCIA (EIXO À DIREITA) NO PERÍODO DE JUNHO DE 1993 A MARÇO DE 1994. 85
FIGURA 31 *TIBOUCHINA MOSENII* - PROPORÇÃO DA POPULAÇÃO DAS ILHAS EM ESTADOS VEGETATIVO, EM FLORAÇÃO, FRUTIFICAÇÃO, DORMÊNCIA E COBERTURA EXPRESSA PELO VALOR DE IMPORTÂNCIA (EIXO À DIREITA) NO PERÍODO DE JUNHO DE 1993 A MARÇO DE 199485
FIGURA 32 *AXONOPUS BARBIGERUS* - PROPORÇÃO DA POPULAÇÃO DAS ILHAS EM ESTADOS VEGETATIVO, EM FLORAÇÃO, FRUTIFICAÇÃO, DORMÊNCIA E COBERTURA EXPRESSA PELO VALOR DE IMPORTÂNCIA (EIXO À DIREITA) NO PERÍODO DE JUNHO DE 1993 A MARÇO DE 199486
FIGURA 33 *ANTHURIUM* SP.NOVAE - PROPORÇÃO DA POPULAÇÃO DAS ILHAS EM ESTADOS VEGETATIVO, EM FLORAÇÃO, FRUTIFICAÇÃO, DORMÊNCIA E COBERTURA EXPRESSA PELO VALOR DE IMPORTÂNCIA (EIXO À DIREITA) NO PERÍODO DE JUNHO DE 1993 A MARÇO DE 199486
FIGURA 34 - *HIPPEASTRUM DAMAZIANUM* - PROPORÇÃO DA POPULAÇÃO DAS ILHAS EM ESTADOS VEGETATIVO, EM FLORAÇÃO, FRUTIFICAÇÃO, DORMÊNCIA E COBERTURA EXPRESSA PELO VALOR DE IMPORTÂNCIA (EIXO À DIREITA) NO PERÍODO DE JUNHO DE 1993 A MARÇO DE 1994. 87
FIGURA 35 - *TIBOUCHINA URSINA* - PROPORÇÃO DA POPULAÇÃO DAS ILHAS EM ESTADOS VEGETATIVO, EM FLORAÇÃO, FRUTIFICAÇÃO, DORMÊNCIA E COBERTURA EXPRESSA PELO VALOR DE IMPORTÂNCIA (EIXO À DIREITA) NO PERÍODO DE JUNHO DE 1993 A MARÇO DE 199487
FIGURA 36 - *ALSTROEMERIA NEMOROSA* - PROPORÇÃO DA POPULAÇÃO DAS ILHAS EM ESTADOS VEGETATIVO, EM FLORAÇÃO, FRUTIFICAÇÃO, DORMÊNCIA E COBERTURA EXPRESSA PELO VALOR DE IMPORTÂNCIA (EIXO À DIREITA) NO PERÍODO DE JUNHO DE 1993 A MARÇO DE 199488
FIGURA 37 *EPIDENDRUM ELONGATUM* - PROPORÇÃO DA POPULAÇÃO DAS ILHAS EM ESTADOS VEGETATIVO, EM FLORAÇÃO, FRUTIFICAÇÃO, DORMÊNCIA E COBERTURA EXPRESSA PELO VALOR DE IMPORTÂNCIA (EIXO À DIREITA) NO PERÍODO DE JUNHO DE 1993 A MARÇO DE 199488
FIGURA 38 *CUPHEA THYMOIDES*- PROPORÇÃO DA POPULAÇÃO DAS ILHAS EM ESTADOS VEGETATIVO, EM FLORAÇÃO, FRUTIFICAÇÃO, DORMÊNCIA E COBERTURA EXPRESSA PELO VALOR DE IMPORTÂNCIA (EIXO À DIREITA) NO PERÍODO DE JUNHO DE 1993 A MARÇO DE 1994. 89
FIGURA 39 ASPECTOS DA VARIAÇÃO SAZONAL DA COBERTURA DA UNIDADE A4 ENTRE OS MESES DE MARÇO, JULHO E DEZEMBRO. 92
FIGURA 40 COBERTURA DE *DYCKIA PSEUDOCOCCINEA* EM RELAÇÃO AO TOTAL COBERTO NA UNIDADE INSULAR A4 AVALIADA ATRAVÉS DE FOTOS DIGITALISADAS, TOMADAS ENTRE OS ANOS DE 1993 E 1994. 93
FIGURA 41 COBERTURAS RELATIVAS DOS COMPONENTES DA UNIDADE A4 ESTIMADAS ATRAVÉS DE FOTOS ENTRE OS ANOS DE 1993 E 1994 NO AFLORAMENTO DA PEDRA GRANDE - ATIBAIA - SP. FOI EXCLUIDA A ESPÉCIE *DYCKIA PSEUDOCOCCINEA* PARA EVIDENCIAR A VARIAÇÕES NOS OUTROS CONSTITUINTES DA UNIDADE. 94
FIGURA 42 COBERTURA DAS ESPÉCIES GEOFÍTICAS NA ILHA A3 ANALISADA ATRAVÉS DE FOTOS E EXPRESSA COMO PROPORÇÃO DA MAIOR ÁREA RELATIVA À UNIDADE, ALCANÇADA DURANTE O PERÍODO ENTRE MARÇO DE 1993 E MARÇO DE 1994. 96
FIGURA 43 COBERTURA DA ILHA A3 CORRESPONDENTE ÀS ESPÉCIES SEM DORMÊNCIA DURANTE A ESTAÇÃO SECA. OS VALORES DE COBERTURA CORRESPONDEM AO PADRONIZADO EM RELAÇÃO AO MAIOR ALCANÇADO DURANTE O PERÍODO DE OBSERVAÇÃO. 96

FIGURA 44 VARIAÇÃO DA COBERTURA DA ESPÉCIES COMPONENTES DA ILHA C8 REPRESENTADA COMO PROPORÇÃO DA COBERTURA MÁXIMA ALCANÇADA NO PERÍODO ANALISADO POR FOTOS. 98
FIGURA 45 VARIAÇÃO NAS COBERTURAS DOS COMPONENTES GEOFÍTICOS DA ILHA C9 ENTRE MARÇO DE 1993 E MARÇO DE 1994. 99
FIGURA 46 VARIAÇÃO NAS COBERTURAS DAS GRAMÍNEAS *AXONOPUS BARBIGERUS* E *PANICUM CYANESCENS* NA ILHA C9. 100
FIGURA 47 VARIAÇÃO NAS COBERTURAS DAS ESPÉCIES DE FOLHAGEM PERENE ENTRE MARÇO DE 1993 E MARÇO DE 1994. 100
FIGURA 48 VARIAÇÕES NAS COBERTURAS DAS ESPÉCIES GEOFÍTICAS ENTRE MARÇO DE 1993 E MARÇO DE 1994, *TIBOUCHINA MOSENII* E *HIPPEASTRUM DAMAZIANUM*. 101
FIGURA 49 - VARIAÇÕES NAS COBERTURAS DE ESPÉCIES PERENES NA ILHA D4 PADRONIZADA POR ESPÉCIE. EM RELAÇÃO AO MÁXIMO PELA ÁREA INSULAR. 102
FIGURA 50 - PRECIPITAÇÃO CHUVOSA DIÁRIA EM ATIBAIA ENTRE OS ANOS DE 1993 E 1995, ASSINALANDO OS PERÍODOS DE COLETA CORRESPONDENTES AO FINAL DA ESTAÇÃO SECA (A) E O FINAL DA ESTAÇÃO CHUVOSA (B). A ESTAÇÃO NÃO FORNECEU MEDIDAS CORRESPONDENTES AOS MESES DE JUNHO E AGOSTO DE 1995. 178
FIGURA 51- GRUPOS PRINCIPAIS DE VALORES DE RAZÃO ISOTÓPICA ENCONTRADOS NAS ESPÉCIES ANALISADAS EM ATIBAIA - SP. A LINHA VERTICAL CORRESPONDE À AMPLITUDE DOS VALORES E A ALTURA DA CAIXA AO DESVIO PADRÃO. A LINHA HORIZONTAL CORRESPONDE À MÉDIA. 185
FIGURA 52 - VALORES DE RAZÃO ISOTÓPICA DAS ESPÉCIES ANALISADAS EM ATIBAIA. A ALTURA DO RETÂNGULO CORRESPONDE À AMPLITUDE DA DISTRIBUIÇÃO ESTIMADA DOS VALORES. A LINHA HORIZONTAL ASSINALA O VALOR MÉDIO. 187
FIGURA 53 - COMPARAÇÃO ENTRE OS VALORES DE RAZÃO ISOTÓPICA CORRESPONDENTES AO FINAL DO PERÍODO DE CHUVAS COM VALORES DO FINAL DO PERÍODO DE SECA (CHUVA; SECA)..... 188
FIGURA 54- AMPLITUDE E MEDIANA DOS VALORES OBTIDOS POR STEWART ET AL. (1995) EM ESCALA GEOGRÁFICA RELACIONANDO A RAZÃO ISOTÓPICA DA VEGETAÇÃO E A PLUVIOSIDADE OBSERVADA NO CONTINENTE AUSTRALIANO. OS VALORES OBTIDOS EM ATIBAIA FORAM ACRESCENTADOS (EM VERMELHO). OBSERVA-SE A DISPARIDADE DOS DADOS OBTIDOS. 194
FIGURA 55 - VALORES DE RAZÃO ISOTÓPICA EM BROMELIACEAE OBTIDOS EM ATIBAIA, COMPARADOS AOS VALORES COMPILADOS POR CRAIG (1994) A PARTIR DE DIVERSOS AUTORES (BROMCAM E BROMC3)..... 197
FIGURA 56 - *ANTHURIUM* SP.NOVAE - ESTIMATIVA DOS VALORES DA RAZÃO ENTRE A CONCENTRAÇÃO DE CO_2 SUB-ESTOMÁTICA (*Ci*) E A CONCENTRAÇÃO DO AR (*Ca*), NO FINAL DA ESTAÇÃO CHUVOSA E NO FINAL DA ESTAÇÃO SECA. A VARIAÇÃO EM CADA PERÍODO ESTÁ REPRESENTADA PELA MÉDIA E DESVIO PADRÃO. 214
FIGURA 57 - VARIAÇÃO DO VALOR DE DISCRIMINAÇÃO ISOTÓPICA DE *TIBOUCHINA MOSENII* ENTRE O FINAL DO PERÍODO DE CHUVAS E O FINAL DO PERÍODO DE SECA. A LINHA VERTICAL REPRESENTA A AMPLITUDE E AS LINHAS HORIZONTAIS CORRESPONDEM À VARIAÇÃO PREVISTA. DIFERENÇA SIGNIFICATIVA AO NÍVEL DE 95% PELO TESTE DE SOMA DE POSTOS. 218
FIGURA 58- FRACIONAMENTO ISOTÓPICO EM *HIPPEASTRUM DAMAZIANUM* EM PLANTAS INSTALADAS EM DOIS TAMANHOS INSULARES. A DIFERENÇA OBTIDA NÃO É SIGNIFICATIVA AO NÍVEL DE 95%. 226
FIGURA 59- RAZÃO *Ci/Ca* PROJETADA A PARTIR DA RAZÃO ISOTÓPICA DE AMOSTRAS DE INDIVÍDUOS DE *T. URSINA* INSTALADOS EM UNIDADES INSULARES DE DIVERSOS TAMANHOS. 232
FIGURA 60- VARIAÇÃO NA CONCENTRAÇÃO INTERNA DE CARBONO (*Ci* EM $\mu MOL.MOL^{-1}$) ENTRE AMOSTRAS DE *ANTHURIUM SP.NOVAE* TOMADAS NO FINAL DO PERÍODO CHUVOSO ENTRE ILHAS DE SOLO PEQUENAS E GRANDES. 237
FIGURA 61 - RELAÇÃO ENTRE FRACIONAMENTO ISOTÓPICO ($\Delta^{o}/_{oo}$) E FORMA DE VIDA OU TIPO FOTOSSINTÉTICO, CONSIDERADO OS VALORES AGRUPADOS A PARTIR DE ESPÉCIES COM OS ATRIBUTOS REFERIDOS {C4 & CAM (N=6); FANERÓFITAS (N=5); CAMÉFITAS (N=1); HEMICRIPTÓFITAS (N=6); GEÓFITAS (N=6); TERÓFITAS (N=1) }..... 240

Lista de tabelas

TABELA 1 - DESIGNAÇÃO DAS CLASSES OU POSTOS DAS ESPÉCIES PELA CONTRIBUIÇÃO NA COBERTURA DAS UNIDADES INSULARES. 24
TABELA 2 -LISTA DE ESPÉCIES E FORMAS-DE-VIDA ENCONTRADAS NA VEGETAÇÃO SOBRE ROCHA NA PEDRA GRANDE. ATIBAIA - SP. ☼ - PRESENTE NAS ILHAS DE SOLO. ≈ - OCORRE EM FENDAS ⩛ -EPILÍTICA. AUSENTE - ÁREAS LIMÍTROFES. 37
TABELA 3 - RESULTADOS DA ANÁLISE DE REGRESSÃO DOS DADOS DE ÁREA INSULAR E RIQUEZA EM ESPÉCIES. AS EQUAÇÕES FORAM ELABORADAS A PARTIR DAS RELAÇÕES PRESUMIDAS PELO ASPECTO DA CURVA. CADA COEFICIENTE É APRESENTADO ACOMPANHADO DO VALOR DE SIGNIFICÂNCIA (H_0 >0.05). Z- COEFICIENTE ANGULAR; C COEFICIENTE LINEAR; A -ÁREA INSULAR EM METROS QUADRADOS E S RIQUEZA EM NÚMERO DE ESPÉCIES. 56
TABELA 4 - VALORES DE DIVERSIDADE E DE EQUABILIDADE DO CONJUNTO DAS ILHAS DE SOLO UTILIZANDO A FREQÜÊNCIA RELATIVA E O ÍNDICE DE IMPORTÂNCIA. QUANDO NÃO ESPECIFICADO, A BASE DO LOGARITMO É NEPERIANA. 58
TABELA 5 - ESPÉCIES DA VEGETAÇÃO INSULAR AMOSTRADAS PARA A ANÁLISE DA RAZÃO ISOTÓPICA. O VALOR CORRESPONDENTE AO HÁBITAT SE REFERE AO TAMANHO DA ILHA. PEQUENA - CLASSES DE TAMANHO 1 E 2; MÉDIA - 4 E 5; GRANDE - 6 A 8. PARA AUTORIA E CARACTERÍSTICAS DAS ESPÉCIES REFERIR-SE À TABELA 2 - PÁGINA 33. 177
TABELA 6- MEDIANAS DOS VALORES DE RAZÃO ISOTÓPICA OBTIDOS E DOS PARÂMETROS CALCULADOS. δ‰ - RAZÃO ISOTÓPICA DE CARBONO 13 E 12; Δ‰ - DISCRIMINAÇÃO ISOTÓPICA CORRESPONDENTE AO AR E *Ci* µMOL/MOL - VALOR PROJETADO DE CONCENTRAÇÃO DE CO_2 NA CÂMARA SUBESTOMÁTICA * MÉDIA 182
TABELA 7- PARÂMETROS DESCRITIVOS DOS VALORES DE RAZÃO ISOTÓPICA SEPARADOS EM GRUPOS. OS GRUPOS IDENTIFICADOS POR SMITH & EPSTEIN (1971) CORRESPONDEM A TIPO1 E TIPO2 E OS DADOS OBTIDOS CORRESPONDEM A ATIBAIA I E II 184
TABELA 8- DIFERENÇAS NAS MEDIANAS DOS VALORES DE RAZÃO ISOTÓPICA E PROBABILIDADE PARA REJEIÇÃO DE H_0 ENTRE OS PERÍODOS SECO E CHUVOSO EM AMOSTRAS COLETADAS EM ILHAS DE SOLO NA PEDRA GRANDE - ATIBAIA. * - NÃO REJEITA H_0 189
TABELA 9- VALORES DE RAZÃO ISOTÓPICA DE AMOSTRAS DE INDIVÍDUOS INSTALADOS EM UNIDADES DE TAMANHO DIFERENTE COMPARADOS CONSIDERANDO AS CLASSES 1 E 4 DE TAMANHO INSULAR. O VALOR DE P SE REFERE AO VALOR OBTIDO NO TESTE DE SOMA DE POSTOS DE WILCOXON-MANN WHITNEY (* - NÃO REJEITA H_0) 190
TABELA 10 - VALORES DE RAZÃO ISOTÓPICA DE AMOSTRAS DE INDIVÍDUOS DE *TIBOUCHINA URSINA* INSTALADOS EM ILHAS DE TAMANHO DIVERSO CONSIDERANDO 3 TAMANHOS DIFERENTES. O VALOR DE P SE REFERE AO VALOR OBTIDO NO TESTE DE SOMA DE POSTOS DE W.-MANN-WHITNEY. * -NÃO REJEITA H_0 190
TABELA 11 - *CLUSIA CRIUVA* - VALORES DE CONCENTRAÇÃO DE CO_2 E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA MEDIDOS NO CAMPO. N=102; *Ca* - CONC.GÁS CARBÔNICO EXTERNA À FOLHA; *Ci*- CONC.GÁS CARBÔNICO SUBESTOMÁTICA; *G* - CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA. 191
TABELA 12 - *TIBOUCHINA URSINA* - VALORES DE CONCENTRAÇÃO DE CO_2 E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA MEDIDOS NO CAMPO. N=27; *Ca* - CONC.GÁS CARBÔNICO EXTERNA À FOLHA; *Ci*- CONC.GÁS CARBÔNICO SUBESTOMÁTICA; *G* - CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA. 191
TABELA 13 - *ANTHURIUM* SP.NOVAE - VALORES DE CONCENTRAÇÃO DE CO_2 E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA MEDIDOS NO CAMPO. N=26; *Ca* - CONC.GÁS CARBÔNICO EXTERNA À FOLHA; *Ci*- CONC.GÁS CARBÔNICO SUBESTOMÁTICA; *G* - CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA 192
TABELA 14 - *HIPPEASTRUM DAMAZIANUM* - VALORES DE CONCENTRAÇÃO DE CO_2 E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA MEDIDOS NO CAMPO. N=26; *Ca* - CONC.GÁS CARBÔNICO EXTERNA À FOLHA; *Ci*- CONC.GÁS CARBÔNICO SUBESTOMÁTICA; *G* - CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA 192
TABELA 15 - *PANICUM CYANESCENS* - VALORES DE CONCENTRAÇÃO DE CO_2 E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA MEDIDOS NO CAMPO. N=14; *Ca* - CONC.GÁS CARBÔNICO EXTERNA À FOLHA; *Ci*- CONC.GÁS CARBÔNICO SUBESTOMÁTICA; *G* - CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA 192
TABELA 16 OCORRÊNCIA DE *PITCAIRNIA FLAMMEA* E *DYCKIA PSEUDOCOCCINEA* EM UNIDADES INSULARES. FOI OBSERVADA UMA ASSOCIAÇÃO NEGATIVA SIGNIFICATIVA AO NÍVEL DE 95% (χ= 5.31; P=0.04). 200

Resumo

Formações vegetais rupestres em "ilhas de solo" apresentam características ideais para o estudo das relações entre processos no nível do indivíduo e a estrutura da comunidade. Como tentativa de se esclarecer a relação entre padrões de uso de água e carbono e a distribuição e organização da comunidade foram levantadas características básicas como composição florística, participação das espécies, organização, efeitos de insularidade e padrões de ciclo de vida de alguns componentes. Para se avaliar alguns parâmetros do uso da água e de fixação de carbono que pudessem caracterizar estratégias específicas, os componentes mais abundantes e alguns representantes de formas-de-vida específicas foram analisados quanto à razão de isótopos estáveis de carbono.

A área escolhida foi o afloramento rochoso da Pedra Grande no município de Atibaia - SP, localizada entre 1300 e 1400 m de altitude, com uma variação climática sazonal relacionada principalmente com períodos de dois a três meses sem chuvas. A comunidade foi descrita em termos de padrões básicos de composição e organização. Foram encontradas por volta de 100 espécies de plantas vasculares, sendo que 60% destas ocorriam em ilhas de solo. A maioria das espécies mais freqüentes nas ilhas de solo apresenta uma distribuição relacionada com afloramentos rochosos e áreas de altitude, principalmente numa faixa latitudinal correspondente ao sul da serra da Mantiqueira e o norte do Paraná. As cinco espécies mais freqüentes foram *Hippeastrum damazianum*, *Dyckia pseudococcinea*, *Axonopus barbigerus*, *Epidendrum elongatum* e *Tillandsia araujei*. As formas de vida predominantes em número de espécies nas ilhas de solo foram Hemicriptófita, Geófita e Terófita. Quanto à importância na cobertura, predominaram Geófitas e Hemicriptófitas, nesta ordem. A diversidade, considerando o conjunto de ilhas, foi relativamente alta (H'=3.985, base e). Considerando as unidades em separado, o valor mais freqüente ficou em torno de 2 (H', base e). O efeito da insularidade foi observado através de uma relação curvilínea tipo potência entre área insular e riqueza, encontrada em diversas formações insulares "sensu stricto" e ilhas ecológicas. A ordenação da comunidade permitiu distinguir um gradiente na composição entre ilhas dispostas desde a face noroeste até a face oeste do afloramento. A variação conjunta dos postos de cobertura das espécies permitiu ressaltar dois grupos, correspondentes à direção predominante do declive. O acompanhamento da cobertura e dos estágios fenológicos das espécies em ilhas marcadas permitiu ressaltar as características de dormência e perenidade da parte aérea além de diversos padrões de floração. Foram distinguidas espécies com floração contínua durante o ano e espécies com floração episódica no início do período chuvoso, no final do período chuvoso e uma espécie com floração durante o período seco. O acompanhamento da cobertura por fotos mostrou a participação diferenciada dos componentes das ilhas na fisionomia durante o ano, ressaltando o papel das geófitas na amplitude das variações, distinguindo-se também as diferenças no período de emergência e desenvolvimento dos indivíduos de diferentes espécies. As características levantadas permitem identificar uma vegetação extremamente associada às condições predominantes no substrato rochoso, sendo a alta diversidade verificada no conjunto, uma conseqüência da coexistência de combinações de diferentes formas de vida e padrões fenológicos numa mesma unidade insular e em diferentes unidades ao longo de um gradiente. Esta peculiaridade estaria relacionada à diferenças na estratégia típica de uso dos

recursos, que exerceria uma influência no microhabitat típico da espécie e em seu desempenho na amplitude de variações relacionadas com a distribuição de recursos no espaço e no tempo.

A análise da razão de isótopos de carbono nos tecidos vegetais permite ter acesso aos eventos relacionados a um período relevante na história da vida do indivíduo, possibilitando a elaboração de conjecturas a respeito do significado adaptativo de padrões de uso da água e carbono. O estudo dos padrões gerais relacionados ao uso dos recursos no tempo e no espaço na vegetação em ilhas de solo foi feito através da análise do fracionamento nas espécies mais freqüentes e em representantes de formas de vida diferentes. O efeito das variações sazonais na disponibilidade de água foi verificado pela diferença em amostras tomadas no final da estação seca e no final da estação chuvosa. A relação entre características do substrato e o fracionamento foi avaliada em plantas de uma mesma espécie instaladas em diferentes tamanhos insulares. A participação de diferentes isótopos na composição do material analisado foi representada pela razão isotópica, pelo fracionamento em relação ao ar e por diferentes parâmetros estimados, como a pressão parcial de CO_2 interna e a razão entre esta e a pressão parcial externa. As amostras relacionadas à influência do período seco foram coletadas em outubro de 1994, sendo aquelas correspondentes ao período chuvoso obtidas em março de 1995. Os resultados gerais permitiram identificar dois grupos principais de valores de razão isotópica. O menor fracionamento era relacionado aos tipos C4 e CAM e o maior ao tipo C3 de fotossíntese. Entre os valores caracterizados pelo tipo C3 observa-se uma seqüência desde o valor de -22 ‰ até -29‰. O valor médio das plantas C3 quando comparado com o obtido por outros autores num gradiente de pluviosidade mostra uma semelhança com o valor de condições semi-áridas. A amplitude dos valores de pressão parcial de carbono obtidos em medidas de trocas gasosas concordou com o estimado pela razão isotópica, indicando um efeito pouco significante da resistência interna ou demanda de CO_2 pelo cloroplasto. A comparação entre os valores obtidos nos períodos de pluviosidade distinta indicou, entre as espécies nas quais foram observadas variações significativas, uma redução do fracionamento no final do período seco. Na comparação entre valores de fracionamento associados a habitats distintos foram verificadas tendências diversas que consistiam em uma redução, aumento ou estabilidade do fracionamento com o tamanho insular.

As características específicas de fracionamento podem estar relacionadas a aspectos como longevidade, ciclo de vida, alocação do carbono e o acoplamento com o ambiente, a eficiência de uso da água é provavelmente limitante na amplitude de substratos exploráveis pela espécie e no aproveitamento das variações na disponibilidade de recursos através das estações. As características do comportamento da condutância estomática provavelmente associadas ao fracionamento caracterizaram mais um item a ser considerado na diversidade de estratégias apresentadas por componentes da vegetação do afloramento, reforçando a possibilidade de uma repartição das formas de utilização dos recursos, o que justificaria a diversidade encontrada.

É possível que a eficiência no uso da água represente uma característica adaptativa que precede em importância todas as outras pela forma como afeta o balanço líquido de carbono. A capacidade de aclimatação quanto a esta característica representaria a possibilidade de explorar os recursos de diferentes maneiras, o que facilitaria a ocupação de diferentes habitats sob condições de disponibilidade de água diversas no tempo.

ABSTRACT I

Relations between environmental constraints and the distribution and abundance of plant species comprise the core of every evoked reason to explain the large patterns of vegetation. The complexity of most vegetation types precludes the possibility of establishing the very causal relation between processes in the individual level and the population behavior. Simple communities are an ideal stuff to explore community patterns affected by physiological traits of individuals. Plant communities in soil islands over a rock outcrop were used as models for establishing some relations between community, population patterns and individual characteristics of space and time use. Fifty-eight species were found in soil islands, most of then monocotyledons. Diversity of the whole community reached 3.99 in the Shannon-Wiener index (base e). The most frequent species were *Hippeastrum damazianum* and *Dyckia pseudococcinea*, followed by *Axonopus barbigerus* and *Epidendrum elongatum*. Geophytes were the most frequent of all life-forms but hemicripthophytes were predominant in species. Clustering and correspondence analysis made evident some patterns in species composition and abundance in the islands. All patterns were related to island size and position along a West-Northwest gradient. The best fit between soil island area and species richness was a log/log relation, which conforms with some expectations of island biogeography theories. Changes in community cover were related primary to geophytes dormancy some hemicriptophytes during the dry period. Seed propagation predominates over vegetative, though the last is very common among species with high frequency. Seed dispersion was mainly anemochoric with few autochoric species. Zoophilous pollination was the most frequent, with an important role of ornitophilly. Flowering patterns differed by duration and year period. Some plants presented continuous flowering through the year while other exhibited a narrow period mostly in the end of the rainy season. The aggregation of plants with different combinations of life-form, phenology and microhabitat in the confined space of the soil island could be the main cause of the high diversity. Coexistence of such different resource use patterns in space and time should be related to differences in water and carbon utilization models.

ABSTRACT II

The stable carbon isotope discrimination technique was used to inspect relations between patterns found in the community and carbon and water balance features of the most important species. Twenty-four species were chosen to perform a survey of the typical values of the community. To detect the water limitation effect on the acclimation of the ratio between air and substomatal carbon concentrations (ci/ca), some species were sampled at the end of the dry and the wet periods. The microhabitat effect was detected by samples of individuals living in different sizes of soil islands. Effects of internal resistance and differences in CO2 demand were detected by comparing the conductance values or ci/ca with field measurements of gas exchange in some species. The community values of carbon isotope discrimination fitted in two groups. The former, a low discrimination group, was composed of species with C4 and CAM photosynthesis. The second group was formed of C3 species. Overall values of discrimination in C3 plants were low when compared with literature, possibly indicating an advantage of a low stomatal conductance, reflecting a high water use efficiency. Samples collected at the end of the dry season were somewhat lower in carbon discrimination than in the wet season suggesting an acclimation capacity of part of the community. The majority of plants growing in small islands shows lower values of carbon isotope discrimination when compared to plants in large islands. A unique species shows an opposite relation, being lighter in small islands. Some plants did not present any significant change in carbon isotope discrimination, a fact that can be traced to an absence of acclimation capacity or a buffering power to compensate changes in the external environment. The results allow to consider the water and carbon balance as a physiological counterpart of life cycle and form. The capacity to acclimate the carbon gain, could be the primary constraint to a survival strategy adoption in a limiting environment.

INTRODUÇÃO GERAL

A detecção dos padrões de distribuição e abundância dos vegetais e a determinação de suas causas fazem parte da história das grandes questões que marcam a ascendência da ecologia como ciência. O desenvolvimento das idéias no estudo da vegetação pode ser em grande parte resumido como o estabelecimento de relações causais entre a distribuição das plantas e as características limitantes do ambiente estabelecidas a priori para a vida vegetal (ACOT, 1990).

Nas últimas décadas tem se acumulado uma grande quantidade de informações a respeito dos mecanismos subjacentes às relações evocadas nas hipóteses sobre o efeito de fatores limitantes. Contudo, a difícil integração entre as diversas abordagens, desde o nível individual até o de populações e comunidades, restringem a aplicação deste conhecimento no desenvolvimento de sistemas de hipóteses sobre a distribuição das espécies e a estrutura das comunidades vegetais.

Os fatores água, luz e temperatura constituem a base de qualquer hipótese fisioecológica acerca da ocupação e exploração do hábitat terrestre pelos vegetais. A relação destes fatores com padrões gerais é reforçada pela sua qualidade de predizer os tipos de vegetação distinguidos entre faixas latitudinais e macroregiões climáticas. No entanto, o uso deste conhecimento na compreensão de processos na escala das comunidades vegetais é limitado pela complexidade que emerge das interações entre a disponibilidade de água, intensidade de luz, temperatura e a capacidade de aclimatação do indivíduo. Na elaboração de modelos ao nível da população e do

indivíduo, a adição de fatores bióticos relacionados com a dinâmica populacional e com interações com outras populações, tende a dificultar a adoção de hipóteses fisioecológicas simples, baseadas apenas nos fatores limitantes básicos. Contudo, em escalas intermediárias, hipóteses baseadas em fatores limitantes seriam as únicas passíveis de negação através de esquemas experimentais simples.

Considerando-se o esforço envolvido em se distinguir padrões de distribuição e características de organização nas comunidades vegetais, o estudo de sistemas simples, constituídos por poucas espécies se torna ideal. Outras características desejáveis no objeto de estudo seriam a delimitação natural das comunidades, a presença de zonação e de padrões fenológicos facilmente distinguíveis e poucos fatores limitantes predominantes também evidentes. Entre as comunidades vegetais que oferecem estas características estão as comunidades insulares formadas por agrupamentos de plantas sobre a rocha, comuns em afloramentos rochosos graníticos.

A utilização da vegetação em ilhas de solo como modelo de ilhas ecológicas em estudos de comunidades foi sugerida por PLATT & MCCORMICK (1964), referindo-se à possibilidade de retirar comunidades inteiras intactas e submete-las a experimentos. As áreas de afloramentos em si, constituem também "ilhas" no sentido fitogeográfico, permitindo algumas inferências acerca de sua composição florística e dinâmica numa escala de tempo maior (BARTHLOT & POREMBSKI, 1994).

Este trabalho consiste no levantamento de características de composição, organização e funcionalidade de uma comunidade vegetal com o objetivo de identificar padrões básicos de uso do espaço e do tempo que possam ser relacionados com indicadores de formas de utilização da água e sistemas de fixação de carbono.

A organização deste trabalho em dois capítulos se deve à história da abordagem da comunidade estudada. O início do trabalho consistiu na busca de padrões de organização e de funcionamento dos componentes da comunidade. Considerando-se as características encontradas, foi selecionado o processo adequado para o esclarecimento dos padrões de uso dos recursos que constituiriam o núcleo de algumas hipóteses geradas. A medida de fracionamento de isótopos estáveis de carbono foi considerada a mais apropriada, sendo sua aplicação numa comunidade inteira uma abordagem completa em si mesma, necessitando, portanto, de um enquadramento próprio, na forma de um capítulo.

CAPÍTULO I

Ecologia de uma comunidade vegetal rupestre em ilhas-de-solo

INTRODUÇÃO

Referências a comunidades vegetais rupestres em "ilhas de solo" indicam sua ocorrência em vários continentes, em afloramentos de rocha não decomposta, principalmente granito. As unidades insulares se constituem em agrupamentos de plantas crescendo sobre solo raso ou mesmo diretamente sobre a rocha. Estas comunidades são delimitadas pela superfície rochosa, apresentando diversas formas e tamanhos. Tais "ilhas" possuem uma composição de espécies característica, distinta das formações vegetais vizinhas sobre solo, evidenciando uma associação com o substrato rochoso.

Comunidades vegetais rupestres onde predominam ilhas de solo são encontradas em vários pontos do continente norte-americano, principalmente nas regiões sudeste e sul (BRAY, 1901; COOPER, 1916; WHITEHOUSE, 1933; OOSTING & ANDERSON, 1937; KEEVER et al., 1951; BURBANCK & PLATT, 1964; UNO & COLLINS, 1987). Algumas referências indicam este tipo de vegetação na África (RICHARDS, 1957; HAMBLER, 1964; KNAPP, 1973; POREMBSKI & BARTHLOT, 1992; BARTHLOT et al, 1993; POREMBSKI & BARTHLOTT, 1993), Austrália (GAFF & LATZ 1978) e América do Sul.

A maior parte dos estudos envolvendo comunidades vegetais de afloramentos rochosos, provêm do sudeste norte-americano e inclui

levantamentos florísticos (WYATT & FOWLER, 1977; WALTERS & WYATT , 1982), estudos taxonômicos (MURDY, 1968), *ecossistemológicos* (HAY, 1970), *autoecológicos* (WIGGS & PLATT, 1962; WEBSTER & STEEVES, 1964; WARE & PINION, 1990) e outras abordagens (HOULE & PHILLIPS, 1989). Na América do Sul, referências a este tipo de vegetação são encontradas para a Guiana Francesa em trabalhos de fitogeografia (GRANVILLE, 1982; BARTHLOTT et al., 1993) . Em referência ao Brasil encontram-se trabalhos descritivos (RIZZINI & MATTOS FILHO, 1992) e de ecologia de comunidades e fisioecologia (MEIRELLES, 1990).

Uma abordagem da florística e fitogeografia da vegetação de afloramentos rochosos em geral pode ser encontrada em BARTHLOTT et al. (1993). Estudos deste tipo de vegetação no continente norte-americano são mais detalhados e datam do início do século (OOSTING & ANDERSON, 1937; 1939; KEEVER *et al.*, 1951; WINTERRINGER & VESTAL, 1956; WYATT & FOWLER, 1977; WALTERS & WYATT, 1982; BASKIN et al.1995). Sobre a América do Sul encontramos os trabalhos de POREMBSKI & BARTHLOT (1992). Na África, principalmente nos trabalhos de BRENAN (1950, 1950b); RICHARDS (1957); como parte de uma descrição geral da vegetação africana em KNAPP (1973); quartzitos em MATTHEWS et al, (1991); inselbergs são abordados em BARTHLOTT et al.(1993); POREMBSKI & BARTHLOT (1992, 1993). No Brasil este assunto aparece nos trabalhos feitos em Minas Gerais por ANDRADE et al. (1986) e GIULIETTI et al (1987); em São Paulo, como parte do trabalho de MEIRA-NETO et al. (1989), no estado do Espírito

Santo na descrição de SILVA et al. (1984), em partes da região sudeste em MEIRELLES (1990).

Ao abordarem as comunidades vegetais rupestres, especialmente aquelas em ilhas de solo, a maior parte dos estudos tende a valorizar seus prováveis aspectos dinâmicos. Neste sentido, estas comunidades são referidas como "serais" ou seja, de aspecto transitório e essencialmente instável. Aspectos como a progressão do tamanho insular refletiriam estágios de uma sucessão primária sobre a rocha. Em alguns casos são identificados processos de sucessão secundária relacionados a formas de perturbação como o fogo (HAMBLER, 1964).

Dada a característica distintiva que se constitui na ausência de solo consistente, as comunidades vegetais rupestres representariam um tipo de vegetação submetido a uma condição limitante extrema quanto a disponibilidade de recursos, que consistiriam em água, nutrientes e suporte mecânico. O grau de limitação em que se constitui esta peculiaridade e sua expressão na paisagem de algumas regiões, parece evidente na observação de GARDNER (1860) em sua visita ao Rio de Janeiro no início do século passado.

" **A pequenez do solo que basta a algumas plantas causa a admiração de um europeu. Rochas em que mal se observam vestígios de terra estão cobertas de *Vellosia, Tillandsias, Melastomáceas, Cactus, Orquidáceaes* e fetos, todos em plena e viçosa vida.**"(Viagem ao Interior do Brasil pag.23).

A observação das características supracitadas suscita naturalmente uma indagação a respeito do aspecto fisioecológico envolvido na exploração do hábitat constituído pelo afloramento, uma vez que este ambiente se apresenta limitante em praticamente todos os fatores, exceto luz, que influiriam na distribuição e na abundância dos vegetais. A limitação principal pode ser centrada no fator água pela sua influência na determinação do efeito de outros, como a disponibilidade de nutrientes e a temperatura.

As espécies que ocupam o início da sucessão sobre a rocha nas ilhas de solo apresentam adaptações extremas à deficiência hídrica. Entre as espécies pioneiras são encontradas adaptações envolvendo tolerância à dessecação como em *Afrotrilepis pilosa* na África (HAMBLER, 1961) e o tipo fotossintético CAM e C4 como em *Talinum* spp e *Diamorpha cymosa* nos afloramentos norte-americanos. (HARRIS & MARTIN, 1991; WIGGS & PLATT, 1962).

Espécies tolerantes à dessecação são abundantes na vegetação de afloramentos rochosos tropicais. A maior parte das espécies com esta característica se encontra em áreas de afloramento com ilhas de solo sobre a rocha (GAFF , 1971, 1977, 1986; GAFF & ELLIS, 1974; GAFF & HALLAM, 1974; GAFF & CHURCHILL, 1976; GAFF & LATZ, 1978). Espécies que apresentam tolerância à dessecação podem ser consideradas elementos típicos da vegetação de afloramentos rochosos tropicais. Esta evidência realça a relevância do déficit hídrico como modulador das características desta comunidade.

Estudos sobre a proporção de características fisioecológicas na vegetação de afloramentos rochosos em conjunto são escassos. Em relação à vegetação de afloramento de calcário numa região de clima temperado, BASKIN et al.(1995), através de uma compilação de informações obtidas sobre cada espécie, identificou a proporção de tipos fotossintéticos, tendo sido encontrada uma composição onde havia o predomínio de espécies C3 (89.2%) seguidas por C4(9.7%) e CAM (0.7%).

No Brasil, referências acerca de adaptações de plantas rupestres podem ser encontrados de forma incipiente em RAWITSCHER et al. (1952), numa descrição da vegetação de caatingas. Este autor cita como adaptação típica a resposta ao estresse hídrico verificada em *Selaginella convoluta,* uma espécie pecilohídrica. Esta mesma espécie foi examinada em detalhe por MORELLO (1954). Mais tarde, foi descrito o comportamento de tolerância à dessecação em *Xerophyta plicata*, uma planta característica de afloramentos graníticos da região sudeste (MEGURO et al. 1977). Algumas notas sobre adaptações de pteridófitas rupestres podem ser encontradas em CAMARGO (1987) num estudo fitogeográfico deste grupo de plantas no sudeste de Minas Gerais. Em MEIRELLES (1990) encontra-se o único estudo que se constitui num levantamento das estratégias de resistência ao estresse hídrico nas comunidades vegetais dos afloramentos rochosos. Este trabalho ressalta a predominância de plantas com sinais de tolerância à dessecação nas unidades insulares. MEIRELLES (1990) evidencia também o predomínio de espécies pertencentes com o tipo

fotossintético CAM na ocupação da superfície rochosa desnuda. Tal peculiaridade também é observada em afloramentos rochosos graníticos norte americanos (BURBANCK & PLATT, 1964) e em algumas localidades na América do Sul (BENNET, 1991).

As descrições de comunidades de afloramentos rochosos em regiões temperadas indicam uma importância relativamente grande das características fenológicas no padrão de ocupação do substrato. Estas se apresentam definidamente associadas ao processo sucessional (BURBANCK & PLATT, 1964). Assim, identifica-se uma sucessão que parte de plantas pioneiras anuais suculentas (WIGGS & PLATT, 1962; HAY,1970; BURBANCK & PHILLIPS, 1983) que são sucedidas por gramíneas anuais (OOSTING & ANDERSON, 1939; BURBANCK & PLATT, 1964). Esta sere culmina em ilhas de solo mais profundo onde predominam espécies perenes lenhosas. A seqüência observada, estaria relacionada com a melhoria das condições do substrato provida pelo estabelecimento de espécies pioneiras (BURBANCK & PLATT op. cit.). Em regiões tropicais, plantas rupestres com ciclo anual podem ser verificadas como componentes relacionados a perturbações, principalmente o fogo (HAMBLER, 1964).

A proporção de formas-de-vida por espécie mostra um predomínio de hemicriptófitas em praticamente todas as comunidades vegetais de afloramentos rochosos referidas na literatura. Observa-se, no entanto, uma importância relativamente alta de terófitas em regiões temperadas (BASKIN et al., 1995) . Nestas áreas pode ser ressaltada também a proporção significativa de geófitas (11 %). Uma maior

proporção de hemicriptófitas é observada também na vegetação de afloramentos do litoral da região sudeste brasileira, diferenciada pela pequena proporção de terófitas (ausente em muitas áreas) e geófitas (MEIRELLES, 1990).

A pequena profundidade do solo ou sua ausência implica num problema ao se utilizar a classificação de Raunkiaer (conforme ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS, 1967) nas plantas em ilhas de solo. A identificação de uma classe de plantas com estabelecimento direto sobre a superfície rochosa implica na necessidade de se conceber uma classe nova, com valor semelhante ao das demais classes de Raunkiaer, já que teríamos uma relação com o substrato pelo menos tão especial quanto a da categoria das epífitas.

Estrutura da Comunidade

Os estudos da estrutura da comunidade vegetal de afloramentos rochosos são comumente centrados nas associações vegetais relacionadas com características da superfície rochosa como fendas (ASCHAN & LOSCH, 1994), depressões e áreas de acúmulo de material (BURBANCK & PHILLIPS, 1983). Nas formações que apresentam agrupamentos de plantas em "ilhas de solo", são caracterizadas relações entre área insular e parâmetros da comunidade afetados por qualidade de substrato e espaço (HOULE, 1990). Na vegetação em ilhas de solo, os estudos mais detalhados, efetuados em comunidades mais ricas e diversas, chegam a evidenciar padrões internos dentro das unidades e detectam variações de padrões de organização entre

unidades de tamanhos diferentes (BURBANCK & PLATT, 1964). Um padrão freqüentemente evidenciado é o da relação proporcional entre a área insular e a complexidade da comunidade verificada por aumentos na riqueza, diversidade e variedade de formas-de-vida (WINTERRINGER & VESTAL, 1956 e outros).

Sucessão

A interpretação mais comum da origem das formações vegetais em "ilhas de solo" caracteriza as unidades insulares como réplicas de um processo de colonização por indivíduos pioneiros estabelecidos pontualmente (OOSTING & ANDERSON, 1939; KEEVER et al., 1951; SHURE & RAGSDALE, 1977; PHILLIPS, 1981; HOULE, 1990). Os diferentes tamanhos de ilha são relacionados à progressão da área de cobertura num processo sucessional em curso, pelo aumento de material de indivíduos agregados à unidade insular (BURBANCK & PLATT 1964). As características de cada estágio seral seriam assim, reflexos da área de superfície disponível para exploração, da profundidade do solo e das relações bióticas peculiares. Estas características afetariam a estrutura da comunidade, principalmente por aumentar a heterogeneidade do ambiente em termos de disponibilidade de água e suporte. Estes recursos aparecem escassos em ilhas pequenas e se tornam proporcionalmente mais abundantes com o aumento da área e do agrupamento de indivíduos. A maior complexidade seria conseqüência de uma progressão na qualidade do ambiente da ilha. Esta modificação resultaria numa maior chance de

estabelecimento e manutenção de uma maior variedade de formas de vida e de estratégias de uso dos recursos. O aumento da complexidade, em alguns casos, esta relacionado à zonação em faixas concêntricas desde a borda até o centro das ilhas, correspondendo a faixas ocupadas por diferentes espécies (BURBANCK & PLATT, op cit.). Este padrão também foi encontrado em ilhas de solo de afloramentos da região sudeste brasileira por MEIRELLES (1990), onde, unidades de maior tamanho apresentam zonação concêntrica bastante clara, na qual as bordas são ocupadas por hemicriptófitas tolerantes à dessecação e o centro por nanofanerófitas.

Ilhas de solo como modelos ecológicos

Considerando um conceito amplo de unidade insular, os agrupamentos de plantas sobre rocha correspondem a ilhas de recurso em meio à extrema aridez da superfície rochosa desnuda. Nestas unidades, as relações entre parâmetros da comunidade, como riqueza e diversidade e a área insular, devem corresponder àquelas encontradas em qualquer comunidade sob efeitos semelhantes de segregação. Espera-se portanto, que os processos peculiares da dinâmica de colonização de ilhas típicas estejam presentes. Assim, as relações fundamentais previstas em modelos da teoria de biogeografia de ilhas poderiam ser encontradas na vegetação insular rupestre, sendo possível se refutar algumas hipóteses através de evidências empíricas obtidas neste tipo de vegetação.

As questões mais importantes na relação entre área e riqueza consistem em refutar o efeito amostral (ARRHENIUS, 1921 apud KELLY

et al., 1989) e buscar evidências empíricas do mecanismo envolvido. Se o efeito estocástico é mais importante, a progressão no número de espécies relacionada com o aumento da área insular corresponde apenas a um aumento da área amostrada. Tal hipótese pode ser refutada ao se verificar um desvio entre a relação projetada e a obtida empiricamente (DOUGLAS & LAKE, 1994). Dada uma relação onde o efeito aleatório é baixo ou irrelevante, as principais hipóteses a serem verificadas seriam a de diversidade de habitats (WILLIAMS, 1943) e a hipótese de equilíbrio de colonização e extinção (MCARTHUR & WILSON, 1963).

A hipótese do efeito da diversidade de habitats com o aumento da área pode ser refutada pela ausência de relação entre estratégias específicas de uso dos recursos e tamanho das unidades insulares. Esta característica estaria evidente, por exemplo, em associações de tipos fisiológicos com o tamanho insular. No entanto, a relação entre área e riqueza esperada numa condição na qual a diversidade de habitats aumenta com o tamanho insular, pode não se apresentar distinta daquela obtida teoricamente na hipótese de equilíbrio.

Espera-se um efeito mínimo da distância entre as unidades insulares num mesmo afloramento. Assim, seriam irrelevantes efeitos da distância de dispersão e de qualidade do substrato. Nestas condições, seria esperada uma riqueza diferenciada mas uma composição equivalente, já que sob o efeito de equilíbrio, as unidades teriam um número de espécies relacionado à área mas o conjunto de ilhas de uma mesma área não deveria apresentar diferenças

significativas nas espécies componentes em relação a conjuntos de ilhas de outras classes de tamanho.

Fisioecologia de comunidades vegetais

A fisioecologia de comunidades é o estudo da relação entre as características fisiológicas das espécies e suas implicações em processos no nível da comunidade.

Metodologicamente esta abordagem é favorecida pela análise de peculiaridades funcionais de indivíduos distribuídos em padrões estruturais da comunidade, por exemplo, padrões de zonação relacionados a gradientes de condições ambientais. Variações em alguma dimensão do hábitat podem ser comparadas com a distribuição de indivíduos de espécies diferentes sendo as variações na abundância utilizadas como fonte de evidências empíricas. Sobre estas evidências são organizadas as hipóteses acerca das características fisiológicas possivelmente relacionadas.

A abordagem fisioecológica permite o levantamento de padrões globais como, por exemplo, a distribuição de tipos fotossintéticos segundo a disponibilidade hídrica (MOONEY et al., 1974; DOLINER & JOLLIFFE, 1979) e a variação na escala geográfica de características do fracionamento isotópico, que refletem aspectos da economia de água na planta (STEWART et al, 1995). A uma escala menor correspondem os estudos da variação nas características fisiológicas em escalas temporais e espaço-temporais, relacionadas com a sazonalidade e o hábitat (EHLERINGER et al. 1991; MOLE et al. 1994).

A relação entre o arranjo das espécies na comunidade e suas características fisiológicas pode ser inferida pela observação de processos envolvendo o uso de água e de carbono no nível populacional e em interações entre espécies (ALPERT & OECHEL, 1985, 1987; EISSENSTAT & CALDWELL, 1988; GUREVITCH et al. 1990; WILSON & SHAY, 1990; KEDDY, 1991; WARE, 1991; WILLIAMS et al., 1991; GORDON & RICE, 1992,1993; LAJTHA & GETZ, 1993; WEDIN & TILMAN, 1993, entre outros). Estes processos resultam em padrões que podem corresponder à distribuição em torno de um ótimo ecológico, resultante do balanço entre a disponibilidade de recursos no espaço e no tempo e a pressão competitiva.

Para se atribuir uma direcionalidade aos padrões verificados é necessário o estabelecimento de premissas, como a inexistência de barreiras à dispersão e estabilidade da comunidade dentro da escala de tempo tratada. A distribuição corresponderia assim, à uma maior aptidão dos indivíduos de determinadas espécies em partes específicas do ambiente. MOONEY et al.(1977) ressalta que a capacidade de ganho de carbono é um fator chave no sucesso competitivo e que nenhum fator tomado como influência no processo pode ser colocado efetivamente à parte da capacidade de assimilação.

Enfoques fisioecológicos da comunidade vegetal de afloramentos rochosos em "ilhas de solo" geralmente abordam um componente específico. Assim, por exemplo, encontramos informações sobre a tolerância à dessecação em plantas de afloramentos nos trabalhos de GAFF (1971, 1977, 1986), GAFF & CHURCHILL (1976), GAFF & ELLIS

(1974), GAFF & HALLAM (1974), GAFF & LATZ (1978). Relações entre as características fisioecológicas e o estabelecimento dos indivíduos sobre a rocha são abordados por HAMBLER (1961); OWOSEYE & SANFORD (1972) e REINERT & MEIRELLES (1993). O trabalho de MEIRELLES (1990) aborda explicitamente as características fisioecológicas dos componentes da comunidade com vias a compreensão do conjunto.

OBJETIVOS

Este trabalho tem como objetivo o levantamento das características gerais da comunidade vegetal rupestre no afloramento rochoso da Pedra Grande- Atibaia-SP.

A hipótese de trabalho básica é de que o efeito da insularidade, principalmente aquele expresso por diferenças na área insular, resulta na segregação entre espécies com características diversas de uso do hábitat no espaço e do tempo afetando a composição específica, a riqueza e a diversidade.

Os aspectos gerais levantados consistem na caracterização florística, na descrição da estrutura e na detecção de padrões de organização e determinação de características funcionais relacionadas com o ciclo de vida.

JUSTIFICATIVA

Estudos reunindo aspectos funcionais e estruturais são raros na literatura e praticamente ausentes em regiões tropicais. Observa-se um

aumento da demanda em relação aos estudos de fisioecologia vegetal em contextos sinecológicos, especialmente em área tropicais, o que torna imprescindível uma abordagem prévia dirigida para a obtenção de subsídios para a formação de hipóteses fisioecológicas sobre as relações na comunidade. Este estudo pretende contribuir para o conhecimento da relação entre processos funcionais peculiares das espécies e alguns aspectos da estrutura e funcionamento do conjunto, utilizando-se uma comunidade vegetal simples.

MATERIAL E MÉTODOS

Área

A área de trabalho se localiza no cume do afloramento rochoso granítico denominado "Pedra Grande" em Atibaia, estado de São Paulo. A Pedra Grande consiste num afloramento de rocha granítica de aproximadamente 1400 metros de altitude. Esta área se encontra inserida no Parque Florestal do Itapetininga, situado a cerca de 11 km do centro de Atibaia - SP (aproximadamente 23°08' lat. 46°35' long.). A área de afloramento rochoso explorada está localizada entre as cotas de 1300 e 1400 m.

A inclinação do substrato na área de estudo variou entre 0 e 30 graus. As comunidades estudadas estavam em declives dirigidos de Noroeste a Oeste (Figura 1).

A vegetação do afloramento rochoso da Pedra Grande se apresentou constituída por agrupamentos distintos, a saber: ilhas de solo, vegetação em áreas de pedras soltas, faixas de vegetação em "calhas" (canais na superfície da rocha), pontos de drenagem, zonas de plantas herbáceas e arbustos na borda de matas e áreas com plantas fixadas diretamente à rocha (epilíticas). Estes grupos correspondem aparentemente a associações com aspectos da microtopografia e profundidade do solo. A vegetação que circunda o local é composta de floresta semidecídua (MEIRA NETO et al., 1989) e cultivos de florestais.

O termo ilha de solo serviu para definir agrupamentos de plantas, nitidamente delimitados por rocha exposta, não associados a fendas ou

rochas deslocadas, usualmente com solo de pequena profundidade ou reduzido a uma fina camada de restos de caules e folhas.

Os agrupamentos em ilhas de solo foram selecionados para uma melhor caracterização dada a maior proporção deste tipo de comunidade na área de rocha aflorada.

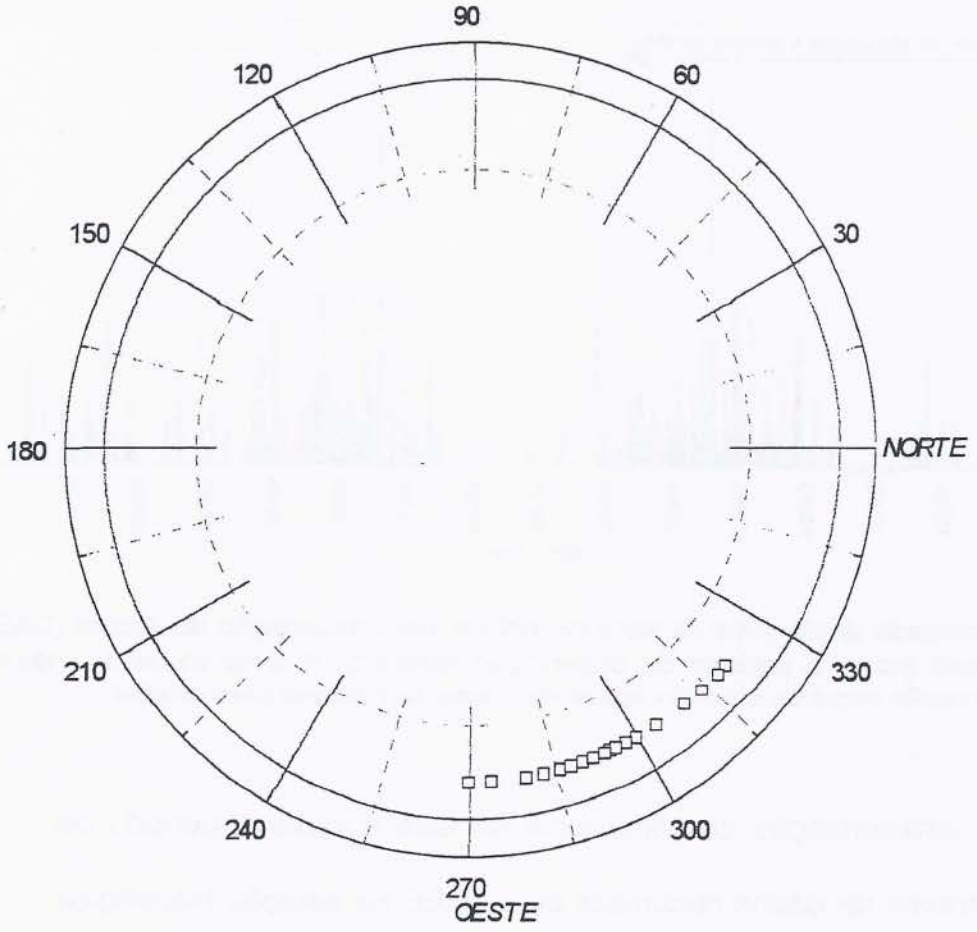


Figura 1- Diagrama polar mostrando a orientação do declive das ilhas analisadas no afloramento rochoso de Atibaia - SP. A dispersão dos pontos (quadrados vazados) correspondentes às unidades em relação ao centro foi feita par facilitar a visualização.

O clima local apresenta dois períodos característicos, um período seco entre abril e outubro e um período chuvoso desde o final de outubro até março (Figura 2). A área se localiza dentro de uma isoeta

de 1500 mm (NIMER, 1979), sendo o regime de chuvas condicionado por efeitos de topografia, massas frontais e precipitação zenital. Acrescenta-se a estas fontes de precipitação, o nevoeiro matutino, principalmente nos meses mais frios. Durante o período seco podem ocorrer de 2 a 3 meses sem chuvas (NIMER, 1979). Ocorrem geadas sem regularidade tendo sido observado um evento em julho de 1994.

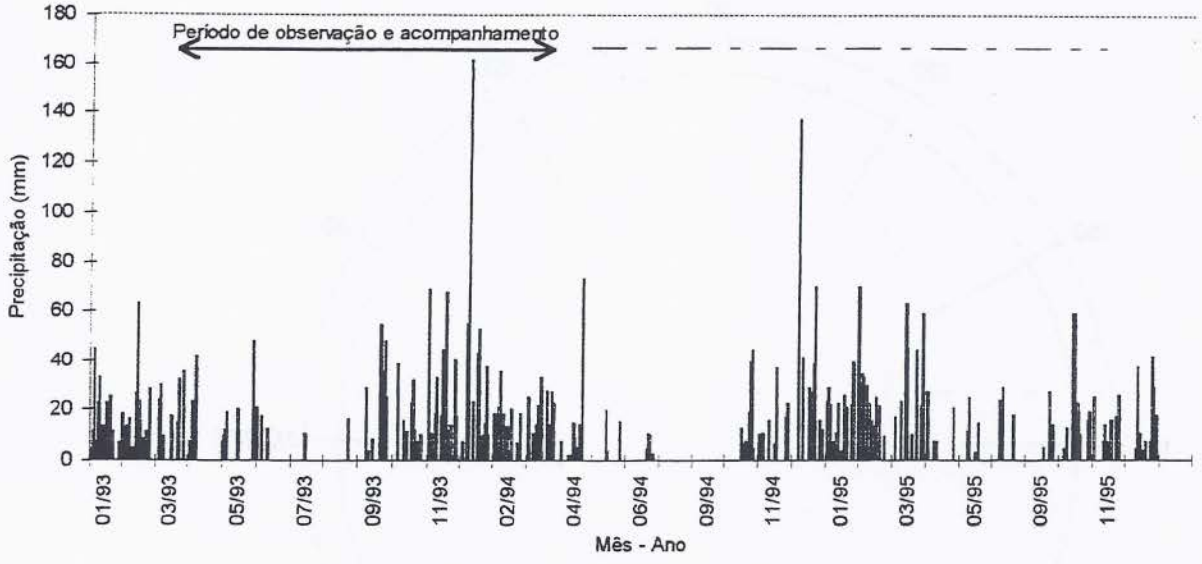


Figura 2 - Pluviosidade diária entre os anos de 1993 e 1995 na estação de Atibaia (DAEE-SP). A linha inteira indica o período de observação contínuo. A linha tracejada indica o período de observação esparsa e continuidade da coleta de material para análise.

A caracterização do clima local foi feita durante o período de estudo através de dados recolhidos pelo DAEE na estação hidrológica de Atibaia (23°08″ e 46°33″) localizada a 770m de altitude. Os dados obtidos consistiram apenas em pluviosidade diária (Figura 2) já que este posto do DAEE não remete dados de temperatura. O posto mais próximo, com medidas de temperatura, correspondia ao de Bragança Paulista. Contudo, as medições da pluviosidade de Bragança eram tão

díspares que optou-se por desconsiderar sua utilização para uma aproximação das medidas de Atibaia.

Estudo da Comunidade Vegetal

Composição florística

As coletas de material botânico para identificação taxonômica incluíram briófitas e plantas vasculares. As visitas a campo que incluiam coletas foram feitas principalmente entre os anos de 1993 e 1995 (Figura 2) sendo a periodicidade mensal entre 1993 e 1994 e esparsa (1 a cada dois meses) em 1995. Foram amostradas as comunidades vegetais em ilhas e as bordas das outras formações vegetais delimitadas pela rocha nua. A maior parte das coletas consistiu de material fértil.

As amostras eram acondicionadas, herborizadas e submetidas à identificação por especialistas das famílias ou grupos, segundo uma determinação inicial. Noções acerca da distribuição e habitat característico da espécie foram obtidas através destes especialistas e/ou consultas nos herbários do Instituto de Botânica de São Paulo e UNICAMP. O material foi identificado pelos seguintes profissionais:

Angela Borges Martins - Dep. Botânica - UNICAMP;

Cassia Sakuragi - Dep. Bot. - IB - USP;

Eneida Martins - Departamento de Botância - IB - USP;

Fábio A. Vitta - Dep.Botânica - UNICAMP;

Jefferson Prado - Pteridófitas - Instituto de Botânica de São Paulo;

Julie - Depto de Botânica - UNICAMP.

Lucia Kawasaki - Instituto de Botânica de São Paulo;
Olga Yano - Instituto de Botânica de São Paulo;
Waldir Mantovani - Dep. Ecologia Geral - IB - USP;

Parte do material foi comparado aos espécimes depositados no herbário UEC do Departamento de Botânica da Unicamp. Exsicatas foram depositadas neste herbário (visto que a maior parte das identificações partiu de especialistas deste centro) para confirmação posterior.

A análise da composição florística das comunidades em ilhas de solo foi feita de forma sistemática, utilizando-se para isto 88 unidades insulares, onde todos os componentes eram identificados. Foram marcadas 35 ilhas, escolhidas pela facilidade de acesso e por apresentarem poucos sinais de perturbação. Estas unidades foram identificadas através de números grafados com tinta branca na superfície rochosa próxima. As ilhas marcadas foram observadas durante dois anos com intervalo de aproximadamente 1 mês sendo verificado o aparecimento de espécies ainda não coletadas.

Caracterização das formas-de-vida

As espécies foram caracterizadas quanto a forma de vida e alguns aspectos da morfologia. Para a caracterização das formas de vida foram consideradas as classes de Raunkiaer em plantas adultas pelos critérios da escala revista (ELLEMBERG & MUELLER-DOMBOIS, 1967).

Plantas crescendo sobre a rocha foram referidas pelo termo epilíticas. Esta categoria consistiria numa classe de forma de vida cuja designação provém do prefixo *epi* (do grego επι - sobre, posição superior) e o sufixo *lithos* (do grego λιθος - pedra). No entanto, para um agrupamento de acordo com outras classes de forma de vida, as plantas epilíticas foram consideradas como hemicriptófitas, já que a gema se encontra ao nível do substrato. A representação da proporção de formas de vida foi feita através de um espectro biológico de espécies. Com o objetivo de se estabelecer uma comparação, foi reunida ao espectro biológico de espécies, a normal de Raunkiaer para a vegetação global (MCLEAN &IVIMEY-COOK, 1973).

Estudo da estrutura da comunidade

Em 88 unidades, incluindo unidades marcadas, foram medidas a declividade da superfície, a orientação do declive e a área de cobertura. A área da unidade foi estimada através da medição de dois diâmetros perpendiculares (d1 e d2) relacionados conforme a área de uma elipse, ou seja: $area = \frac{d1}{2} \cdot \frac{d2}{2} \cdot \pi$. O perímetro foi estimado a partir destas medidas através da aproximação:

$$perimetro \cong 2\pi \cdot \sqrt{\frac{1}{2} \cdot \left(a^2 + b^2\right)}$$ onde a=*d1/2* e b=*d2/2* .

Durante visitas mensais, cada unidade marcada era examinada quanto as espécies constituintes e seu valor de abundância. A contribuição de cada espécie foi determinada por avaliação visual da

cobertura segundo uma escala de 6 postos. Estes postos corresponderam a um valor ordinal que partia de 0 (zero), dado a espécies com a cobertura nula (por dormência ou morte) mas encontradas na constituição da unidade em algum período do ano. Postos de 1 a 5 foram dados à participação na cobertura cujo máximo correspondia à cobertura total da ilha, conforme a Tabela 1.

Tabela 1 - Designação das classes ou postos das espécies pela contribuição na cobertura das unidades insulares.

Posto	**Cobertura**
0	dormente, sem cobertura visível
1	< 20 %
2	20 a 30 %
3	30 a 40 %
4	40 a 60 %
5	60 a 100 %

Análise da cobertura por fotos

Para documentação e quantificação dos elementos que influenciavam nas mudanças sazonais de fisionomia, unidades insulares marcadas foram fotografadas mensalmente. As fotos foram tomadas utilizando-se filme para revelação em papel (ASA 100). Foram consideradas as marcas de identificação para conservar o mesmo enquadramento nas fotos mensais consecutivas. A imagens obtidas foram comparadas quanto a área ocupada por cada espécie.

Foram selecionadas 3 unidades para a análise da cobertura. A comparação por fotografia foi efetuada processando-se as imagens através de uma classificação inicial, onde as espécies eram distinguidas manualmente e a cobertura correspondente a cada espécie

era transferida para acetato. As imagens em acetato foram digitalizadas através de um dispositivo do tipo "scanner" manual ligado a um computador, utilizando-se a resolução de 100 pontos por polegada. As imagens obtidas eram correspondentes à cobertura de cada componente. A imagem digitalizada foi codificada em formato binário "TIFF " (não comprimido) e convertidas para leitura pelo sistema de análise de imagens IDRISI (EASTMAN, 1993). Através da função de análise de área do programa IDRISI foi efetuado o cálculo de um valor correspondente à cobertura de cada componente. Os valores obtidos para cada espécie foram somados e calculados em proporção à cobertura da unidade, sendo esta última utilizada como referência constante de área na foto. Para avaliação do desenvolvimento da cobertura típico de cada espécie, os valores de proporção foram padronizados através do maior valor verificado durante o período de observação.

Parâmetros da comunidade

Cada unidade insular foi caracterizada pela composição em espécies e pelo maior valor da cobertura de cada uma das espécies constituintes verificado durante o tempo de acompanhamento da unidade.

Para uma melhor classificação dos tipos de composição da cobertura insular foram amostradas cerca de 50 unidades localizadas no declive dirigido à oeste. A caracterização destas unidades foi feita

pela cobertura no período de máximo desenvolvimento dos indivíduos, o que correspondeu ao início do verão em dezembro de 1993.

A representação das espécies nas unidades insulares foi feita por parâmetros baseados em simples presença na unidade e no valor da cobertura. A incidência das espécies nas unidades foi avaliada através da freqüência absoluta (*FA*) e freqüência relativa (*FR*), calculadas segundo as seguintes relações:

Freqüência absoluta:

$$FA = \frac{n_{ocorrencias}}{N} \cdot 100$$

(n.ocorrências - número de ocorrências nas unidades amostradas; N = número total de ilhas examinadas)

Freqüência relativa:

$$FR = \frac{n_{ocorrencias}}{n_{oc.total}} \cdot 100$$

$n_{oc.total}$ = número de ocorrência de todas as espécies.

Tendo sido a abundância expressa por uma escala de postos, os cálculos usuais, baseados em operações com valores escalares são inapropriados já que o número referido no posto incorpora apenas um valor ordinal (SIEGEL & CASTELLAN, 1988). Assim, a representação da expressão das espécies na comunidade foi feita levando-se em conta os valores de abundância nas unidades insulares através de um índice onde a cobertura e a freqüência são ponderadas. O índice utilizado corresponde aproximadamente a um valor de importância típico da espécie nas unidades. Neste índice é considerada a

proporção da abundância encontrada em relação à obtida no caso da espécie ter apresentado o valor máximo de cobertura (5) em todas as ocorrências. Calculado desta forma, este índice oferece uma informação sobre o desempenho da espécie na unidade insular, sem dissolver o valor típico de sua abundância pelo número de unidades nas quais a espécie não ocorre. O cálculo do índice é feito dividindo-se a somatória dos valores de cobertura pelo número de ocorrências da espécie multiplicado por 5 (valor máximo obtido). Assim temos a expressão correspondente ao índice de importância : .

$$Ip = \frac{\Sigma cob}{n_{oc} \cdot 5}$$

Σcob - somatória dos valores dos postos de cobertura da espécie; n_{oc} - número de ocorrências da espécie.

Os parâmetros referidos foram utilizados tanto para exprimir atributos das espécies no total de ilhas como para avaliar sua expressão em grupos de ilhas em particular. Neste caso, o índice é aplicado à expressão da espécie na comunidade a partir de sua ponderação pelo número de unidades amostradas no grupo, multiplicando-se, a seguir, pelo valor da freqüência da espécie no grupo. Assim, o índice de importância é compensado, sendo calculado através de :

$$Ip = \frac{\Sigma cob}{n_{oc} \cdot 5} \cdot n_{oc}$$

Classe de tamanho insular

Para analisar a relação entre a abundância das espécies e tamanho das ilhas, os valores de área foram transformados em classes de tamanho com valor escalar. A classe correspondente a uma determinada área de cobertura foi estabelecida pelo valor inteiro do logaritmo neperiano desta área em metros quadrados somados a 3. O número 3 foi utilizado para se excluir números negativos. A expressão atribuída foi portanto:

$$Classe = Z(\ln(area) + 3)$$

area = área em metros quadrados;
Z = inteiro.

Para ser aplicado em relação à classe de tamanho insular, o valor de importância da espécie foi ponderado pelo número de ilhas amostradas em cada intervalo. O índice era calculado da forma utilizada em relação ao conjunto de ilhas, sendo no entanto, a somatória dos valores atribuídos à cobertura dividida pelo número de amostras total em cada classe determinada e não apenas aquelas nas quais a espécie ocorria. A partir deste valor, o desempenho relativo nas classes de tamanho de ilha foi obtido através da padronização pelo maior índice de importância obtido.

Riqueza, Diversidade e Equabilidade

O valor de riqueza utilizado foi o número de espécies, conforme MCINTOSH (1967 apud KREBS, 1989). Este valor correspondeu à riqueza máxima das unidades insulares no período mínimo de um ano,

de forma a incluir espécies efêmeras e geófitas de ciclo curto. A validade do uso da riqueza expressa por número de espécies (***S***) nas unidades insulares se deve à possibilidade de se detectar todos os componentes da ilha no período de observação.

A relação entre área insular e riqueza foi feita através de análise de regressão não linear, objetivando o melhor ajuste da curva, avaliado pelo coeficiente de determinação. As funções testadas foram baseadas nas relações logarítmica, exponencial e potencial. O melhor ajuste foi considerado pelo coeficiente de determinação e seu nível de significância pelo teste ***F***, considerando a rejeição de H_0 ao nível de 5% . O melhor ajuste foi considerado também pelo nível de significância dos coeficientes angular e linear. Da mesma forma, o nível de 5% foi considerado para rejeição de H_0.

De forma a caracterizar a heterogeneidade da distribuição dos valores de importância das espécies, foram calculadas a diversidade e a equabilidade em cada unidade insular. Para o cálculo dos índices foram utilizados os valores correspondentes às classes (postos) de cobertura, e a freqüência relativa. Os índices de diversidade específica utilizados foram o índice de SIMPSON (1949, apud KREBS, 1989) e o de SHANNON - WIENER (SHANNON & WEAVER,1963 - apud KREBS 1989). O índice de equabilidade usado foi o J' de PIELOU (1977). Para complementação da análise foram utilizados os índices correspondentes aos números de HILL (1973 apud LUDWIG & REYNOLDS, 1988). Estes índices foram calculados através das seguintes equações:

- Índice de Simpson:

$\lambda = \sum pi^2$ onde *pi* = abundância relativa da espécie I (número de indivíduos ou classe ordinal de abundância);

- Para representação da diversidade foi considerado o complemento do índice de Simpson ou seja: $1 - \lambda$.
-
- Índice de Shannon-Wiener

$$H' = -\sum (pi \cdot \ln(pi))$$

- ***J'*** de Pielou

$$J' = \frac{H'}{\ln(S)}$$ onde *S*=número total de espécies amostradas.

- ***Números de Hill***:

$$N1 = e^{H'}$$

$$N2 = \frac{1}{\lambda}$$

Interpretados na forma N1/N2.

A diversidade e a equabilidade foram relacionadas à área insular através de uma análise de regressão não linear, utilizando-se o mesmo procedimento aplicado à riqueza. O nível de significância para rejeição de H_0 foi igualmente de 5% para os coeficientes de determinação e coeficientes angular e linear.

Para determinação da diversidade no conjunto de ilhas foi considerada a somatória dos valores de classe de cobertura (postos) de cada espécie.

Análise de agrupamento das unidades insulares

As unidades insulares foram classificadas a partir de sua composição e cobertura. A classificação foi realizada utilizando-se valores de similaridade calculados sobre uma matriz de classes de cobertura das espécies nas ilhas. Com o objetivo de se possibilitar a observação de grupos mais definidos, a matriz original foi reamostrada pelo critério de se excluir as espécies mais raras. Esta alteração permitiu que fossem observados os grupos principais de unidades insulares semelhantes pela composição sem o efeito de segregação causado por elementos pouco freqüentes ou pouco abundantes. Da mesma forma, grupos de espécies mais importantes quanto ao papel na estrutura da comunidade foram facilmente ressaltados.

Foram utilizadas matrizes com espécies selecionadas por critério de valor mínimo da soma das classes de cobertura de 5 e 20. A partir destas matrizes, foram calculados diversos índices de similaridade, selecionando-se aqueles que permitiam um maior grau de definição e eram adequados ao tipo de informação utilizada na classificação.

Os índices de Jaccard e o de correlação de postos de Spearman foram selecionados, respectivamente, para a análise da similaridade entre as unidades insulares e para as medidas de covariação e afinidade entre as espécies (PIELOU, 1984; LUDWIG & REYNOLDS, 1988). Os índices de Jaccard e a correlação de postos foram calculados conforme KREBS (1989), utilizando-se o programa de análise multivariada MVSP V2.1 (KOVACH, 1993).

A partir da matriz de similaridade foi feita uma análise de agrupamento testando-se vários métodos, que eram selecionados levando-se em conta o aspecto da resolução dos grupos e sua relação com os padrões mais relevantes, aparentes na distinção dos agrupamentos. A partir destes critérios foram selecionados o método de centróide não ponderada para o agrupamento dos valores de correlação e o de ligação simples para o agrupamento dos valores de similaridade de Jaccard. O método da centróide não ponderada foi utilizado por ser mais parcimonioso (PIELOU, 1984). O dendrograma obtido foi avaliado de forma a se verificar a identidade dos grupos. Os limites estabelecidos para os grupos foram considerados comparativamente, não levando em conta os níveis sugeridos para este tipo de análise (MUELLER-DOMBOIS & ELLEMBERG, 1974).

Ordenação

A ordenação da comunidade foi feita através de uma análise de correspondência (CA), através da matriz bruta de valores de cobertura.

Para fins de distinção dos efeitos das espécies na disposição das unidades nos eixos de ordenação, foram utilizadas duas matrizes. Uma matriz de 39 espécies por 88 unidades onde se incluíam aquelas que tinham obtido pelo menos 5 como soma de todas as categorias de abundância com as quais elas apareciam nas ilhas, e uma matriz elaborada selecionando-se apenas as espécies com somatória mínima de 20 nas medidas de abundância nas unidades. O processamento consistia na geração de uma matriz de covariâncias, correspondente à

matriz original de cobertura de espécies nas unidades insulares. Da matriz final de autovalores foram utilizados os 2 primeiros vetores, que correspondiam à maior fonte de variação. Estes valores foram interpolados tendo sido obtido um diagrama de ordenação das espécies e outro diagrama correspondendo às unidades. Num diagrama final os dois grupos de vetores foram sobrepostos para observação das fontes de variação da ordenação dos grupos de ilhas. Para análise e interpolação dos resultados foi utilizado o sistema de análise CANOCO (TER BRAAK, 1991).

Acompanhamento fenológico

Cerca de 30 unidades insulares foram marcadas para acompanhamento da fenologia de seus componentes. O acompanhamento fenológico foi efetuado através de visitas com o intervalo máximo de 30 dias. Durante a visita foram verificados o estado de cada espécie em cada unidade e estimada a participação na cobertura através de uma escala de 5 classes (tabela 1). O estado vegetativo foi considerado pela presença de ápices dos quais se desenvolviam folhas e/ou estruturas fotossintetizantes. Plantas em floração eram aquelas nas quais haviam ápices com estruturas relacionadas com o desenvolvimento floral, pelo menos. O estado de frutificação foi considerado desde a presença de ovários desenvolvidos até frutos maduros. A dormência foi considerada como o estado no qual não haviam estruturas fotossintetizantes na forma de folhas e/ou caules verdes, encontrando-se a planta capaz de desenvolve-las durante o período favorável.

A cobertura considerada foi a de folhas ainda verdes. Partes senescentes e material morto não eram considerados. As espécies sem folhas com partes subterrâneas ou semi-enterradas com capacidade de rebrotamento eram consideradas dormentes. A partir de sua aparição, terófitas foram consideradas dormentes durante todo o período no qual não eram distinguidas e em seguida a morte do indivíduo encontrado, supondo-se a permanência de sementes com o potencial de germinação antes e após o momento no qual foi detectada..

O estado fenológico da flor e do fruto foi considerado por ápices ou touceiras. Na ausência de detecção de algum estágio consecutivo, o estágio anterior era presumido a partir da última visita.

Para representação do estado fenológico de uma espécie num período determinado foi considerada a presença ou a ausência do estado referido nas unidades insulares onde a espécie era encontrada. O valor da proporção do estado fenológico correspondeu à razão entre o número de ilhas onde o estado fenológico era encontrado pelo total de unidades examinadas. A variação na expressão da cobertura foi avaliada através do valor de importância padronizado.

Características reprodutivas polinização e dispersão

As características reprodutivas como reprodução vegetativa e por sementes foram consideradas pela observação direta durante o acompanhamento das unidades marcadas e em áreas adjacentes. Indivíduos de diversos tamanhos das espécies mais freqüentes foram desenterrados para observação de ocorrência de estruturas de propagação subterrâneas como rizomas, bulbilhos e raízes gemíferas.

A ocorrência de reprodução por sementes efetiva foi atestada pela presença de plântulas ou plantas jovens nas quais vestígios da semente ou de cotilédones eram visíveis. Os tipos de dispersão de sementes foram considerados pelas classes organizadas por PIJL (1972).

As características da polinização foram consideradas pela observação de visitas de polinizadores potenciais durante o acompanhamento da fenologia e por síndromes de polinização caracterizadas por FAEGRI & PIJL (1979).

Ciclo de vida

Parte das denominações para caracterização do ciclo de vida segundo a perenidade e o evento de reprodução foram baseadas nas designações elaboradas por HARPER (1977).

RESULTADOS

Nas áreas referentes ao afloramento rochoso e às zonas limítrofes foram encontradas 105 espécies entre plantas vasculares e briófitas (Tabela 2). Nesta flora encontram-se 86 gêneros de 46 famílias de plantas vasculares sendo 14 de monocotiledôneas e 29 de dicotiledôneas. As briófitas estão representadas em 3 famílias. As famílias com maiores riquezas foram Asteraceae e Bromeliaceae.

O conjunto das ilhas de solo era constituído por 58 espécies, o que corresponde a 56% do total encontrado em na área do afloramento. As monocotiledôneas tiveram a maior expressão na fisionomia das ilhas de solo pela cobertura e freqüência de *Dyckia pseudococcinea* e *Hippeastrum damazianum* que partilhavam a cobertura das ilhas de solo com *Axonopus barbigerus* e *Epidendrum elongatum*. A maior expressão de dicotiledôneas ocorreu em fendas e áreas limítrofes da rocha onde eram mais visíveis *Trembleya parviflora*, *Myrciaria delicatula* e *Mimosa* sp.

Tabela 2 -Lista de espécies e formas-de-vida encontradas na vegetação sobre rocha na Pedra Grande. Atibaia - SP. ☼ - presente nas ilhas de solo. ≋ - ocorre em fendas ⋎ -epilítica. Ausente - Áreas limítrofes.

	Espécie	Forma de Vida
	MAGNOLIOPSIDA	
	ASCLEPIADACEAE	
☼	*Oxypetalum sublanatum* Mart. & Zucc.	Liana
	Oxypetalum appendiculatum Malme	Liana
	Oxypetalum sp.	Liana
	ASTERACEAE	
	Baccharis sp.	Terófita
	Bidens pilosa L.	Terófita
☼	*Bidens segetum* Mart. ex Colla	Caméfita
	Emilia coccinea (Sims) Seet	Terófita
	Eupatorium sp.1	Terófita
	Eupatorium sp.2	Terófita
☼	*Galinsoga ciliata*	Terófita
☼	*Stevia hypericifolia* Hieron.	Geófita
	Symphyopappus compressus (Gardner) Rob	Nanofanerófita
	Symphyopappus cuneatus (DC.) Sch. Bip.	Nanofanerófita
	Vernonia sp.	Nanofanerófita
	APOCYNACEAE	
☼	*Mandevilla tenuifolia* (Mikan) Wood	Liana
☼	*Mandevilla atroviolacea* (Stadelm.) Wood	Caméfita
	BEGONIACEAE	
	Begonia sp.	Caméfita
	BIGNONIACEAE	
	Tabebuia alba (Cham.) Sandw.	Microfanerófita
	~~**BOMBACACEAE**~~ MALVACEAE	
≋	*Pseudobombax longiflora* (Cav.) Robyns	Microfanerófita
	CACTACEAE	
	Cereus hildmannianus K.Schum.	Suculenta
☼⋎	*Rhipsalis spinescens* Lombardi	Caméfita
	Hatiora salicornioides	
	CAMPANULACEAE	
	Siphocampylus westinianus Bilb.	Nanofanerófita
	CLUSIACEAE	
☼	*Clusia criuva* Camb.	Microfanerófita
	EUPHORBIACEAE	
	~~*Phyllanthus orbiculatus* L.C.Rich~~	~~Nanofanerófita~~
	FABACEAE Alchornea sp.	
≋	*Chamaechrista desvauxii* (Coll.) Killip.	Nanofanerófita
	Mimosa sp.	Nanofanerófita
	Vigna candida (Vell.) Marechal, Mascherpa & Stainier	Caméfita
	Chico Pires	
	Mamoneira	

PHYLLANTHACEAE
Phyllanthus orbiculatus L.C. Rich — nanofanerófita

Tabela 2- Lista de espécies e formas-de-vida encontradas na vegetação sobre rocha na Pedra Grande. Atibaia - SP. Continuação.

		~~FLACOURTIACEAE~~ → SALICACEAE (APGII)	
1	≈	*Casearia decandra* Jacq.	Nanofanerófita
		GENTIANACEAE	
1	☼	*Schultesia gracilis* Mart.	Terófita
		GESNERIACEAE	
1		*Sinningia aggregata* (Ker-Gawl.) Wiehler	Geófita
		LAMIACEAE	
1		*Salvia articulata* Epl.	Terófita
		Vitex polygama Cham.	nanofanerófita
		LENTIBULARIACEAE	
1		*Utricularia gibba* L.	Terófita
		LYTHRACEAE	
	≈	*Lafoensia pacari* St.Hil.	Microfanerófita
2	☼	*Cuphea thymoides* Cham. & Schlechtd.	Nanofanerófita
		MELASTOMATACEAE	
	☼	*Tibouchina ursina* (Cham.) Cogn.	Nanofanerófita
4	☼	*Tibouchina mosenii* Cogn.	Geófita
	☼	*Trembleya parviflora* Cogn.	Microfanerófita
		desc.	?
		MYRTACEAE	
	≈	*Myrciaria delicatula* Berg	Nanofanerófita
4	≈	*Myrcia multiflora* (Lam.) DC.	Nanofanerófita
	≈	*Myrcia venulosa* DC.	Nanofanerófita
	≈	*Eugenia hiemalis* Camb.	Nanofanerófita
		PIPERACEAE	
5	☼	*Peperomia reflexa* A.Dietr.	Nanofanerófita
		Peperomia sp.2	Nanofanerófita
		RUBIACEAE	
	☼	*Hillia parasitica* Jacq.	Nanofanerófita
4	☼	*Coccocypselum condalia* Pers.	Caméfita
		Borreria cupularis DC.	Terófita
	☼	*Borreria verticillata* (L.) Meyer	Terófita
		VERBENACEAE	
1	≈	~~*Vitex polygama* Cham.~~ → ~~VITACEAE~~ LAMIACEAE	~~Nanofanerófita~~
		VIOLACEAE	
1	≈	*Anchietea* sp.	*Liana*

3757 499

Tabela 2- Lista de espécies e formas-de-vida encontradas na vegetação sobre rocha na Pedra Grande. Atibaia - SP Continuação.

LILIOPSIDA

ALSTROEMERIACEAE 1

AMARILIDACEAE

2	☼	*Alstroemeria nemorosa* Mart.	Geófita
	☼	*Hippeastrum damazianum* Beauv.	Geófita
		Hippeastrum psittacinum Herb.	Geófita

ARACEAE

2	☼	*Anthurium* sp. novae	Hemicriptófita
		Phylodendron sp.	Caméfita

BROMELIACEAE

	☼	*Aechmea distichantha* Lem.	Hemicriptófita
	☼	*Dyckia pseudococcinea* L.B.Smith	Hemicriptófita
7	☼	*Pitcairnia flammea* Lindl.	Hemicriptófita
	☼	*Tillandsia araujei* Mez.	Hemicriptófita
	☼	*Tillandsia streptocarpa* Baker	Hemicriptófita
	☼	*Tillandsia stricta* Soland.	Epífita
		Vriesea sp.	Hemicriptófita

COMMELINACEAE

1	☼	*Comellina* sp.	Caméfita

CYPERACEAE

	☼	*Bulbostylis* sp.	Terófita
		Cyperus haspan L.	Hemicriptófita
6	☼	*Rhynchospora exaltata* Kunth	Hemicriptófita
		Rhynchospora sp.	Terófita
	☼	*Rhynchospora tenuis* Link	Terófita
	☼	*Scleria hirtella* Swartz	Geófita

DIOSCOREACEAE

1	☼	*Dioscorea debilis* Uline ex R. Kunth	Liana

ERIOCAULACEAE

1		*Paepalanthus* sp.	Terófita

HYPOXIDACEAE

1	☼	*Hypoxis decubens* L.	Geófita

IRIDACEAE

1		*Sisyrinchium alatum* Hook.	Geófita

~~LILIACEAE~~ ALLIACEAE

1	☼	*Nothoscordum gracile* (Vent.) Kunth	Geófita

SMILACACEAE

1	≈	*Smilax* sp.	Liana

Tabela 2- Lista de espécies e formas-de-vida encontradas na vegetação sobre rocha na Pedra Grande. Atibaia - SP. Continuação.

ORCHIDACEAE		
☼	*Prescottia stachyodes* (Sw.) Lindl.	Geófita
	Pleurothalis sp.	Hemicriptófita
☼	*Oncidium* sp.	Hemicriptófita
☼	*Maxillaria marginata* (Lindl.)Fenz.	Hemicriptófita
☼	*Pelexia oestrifera* (Rchb.F.&Warm.) Schcl.	Geófita
☼	*Epidendrum elongatum* Jacq.	Hemicriptófita
☼	*Zygopetalum brachypetalum* Lindl.	Hemicriptófita
		"
		"
POACEAE		"
☼	*Mellinis minutiflora* Beauv.	Terófita
☼	*Echinolaena inflexa* (Poir.)Chase.	Hemicriptófita
☼	*Axonopus barbigerus*(Kumph.)Hitch.	Hemicriptófita
☼	*Panicum cyanescens* Nees	Hemicriptófita
XYRIDACEAE		
☼	*Xyris* sp.	Terófita

PTERIDOPHYTA

DENNSTAEDTIACEAE		
	Pteridium aquilinum L.	Hemicriptófita
DRIOPTERIDACEAE		
☼	*Elaphoglossum* sp.	Hemicriptófita
☼	*Rumohra adiantiformis* (Forst.)Ching	Hemicriptófita
HYMENOPHYLLACEAE		
☼	*Hymenophyllum polyanthus* (Sw.)Sw.	Hemicriptófita
LYCOPODIACEAE		
☼	*Huperzia reflexa* S.L.	
POLYPODIACEAE		
☼	*Polypodium catharinae* Langsd.&Fish.	Hemicriptófita
☼	*Polypodium lepidopteris* (Langsd.&Fisch)O.Kze.	Hemicr.
	Microgramma squamulosa(Kauff.)Sot	Epífita
☼	*Campyloneurum phyllitidis* (L.)Presl	Hemicriptófita
	Polypodium triseriale Sw.	Hemicriptófita
	Pecluma sp.	Hemicriptófita
ADIANTACEAE		
☼	*Doryopteris collina* (Raddi) J.Sn	Hemicriptófita
☼	*Doryopteris crenulans* (Fée) Christ	Hemicriptófita
☼	*Cheilanthes regneliana* Kunth	Hemicriptófita
SCHIZAEACEAE		Hemicriptófita
☼	*Anemia villosa* Humb.& Bompl. ex Willd.	Hemicriptófita

MUSCI

☼	*Campylopus savanarum* (C.Muell.) Par.
☼	*Ptychomitrium vaginattum* Besch.
☼	*Racocarpus fontinaloides* (C.Muell.)Par.
☼	*Sphagnum* sp.

Características gerais da vegetação

Ocorreu uma variação sazonal bastante evidente na fisionomia da vegetação em ilhas de solo. Entre junho e outubro a cobertura das ilhas de solo apresentavam restos de ramos e folhas senescentes. O rebrotamento e o estabelecimento de nova cobertura se dava a partir do final de outubro, onforme observado em 1993. A senescência das geófitas era seguida de um período de dormência entre julho e setembro. O período no qual a maior parte das espécies se apresentava dormente, partes do substrato ficavam aparentes, sendo a cobertura mantida principalmente por *Dyckia pseudococcinea*. A maior parte do material sobre a ilha neste período se constitui em folhas secas de *Axonopus barbigerus* e restos de *Hippeastrum damazianum*, cujos bulbos ficam aparentes entre rosetas de *D.pseudococcinea*. A máxima cobertura de partes verdes se dá entre dezembro e janeiro, sendo o aspecto das unidades devido às partes aéreas de *H.damazianum* e *A.barbigerus*.

As formações em ilhas sobre a rocha distinguem-se em dois tipos aparentes; ilhas com predomínio de *D.pseudococcinea* e ilhas nas quais esta espécie está ausente ou se apresenta em pequena proporção. A estrutura das unidades insulares onde *D. pseudococcinea* é predominante é conferida por restos de raízes adventícias e de caules que, ao ramificarem, criam um substrato com espaços entre os ápices, permitindo o estabelecimento de outras plantas. As unidades insulares sem *D.pseudoccinea* ou aquelas onde esta espécies se encontra em pequena proporção seriam aquelas com substrato úmido a maior parte

do tempo, as vezes formado por uma cobertura de briófitas, principalmente *Campylopus savannarum*. *D.pseudococcinea* geralmente é menos abundante em unidades insulares onde arbustos se encontram bem desenvolvidos ou a área da ilha é comparativamente grande.

Formas de vida

A classificação das espécies em formas de vida (Tabela 2), permitiu distinguir a presença de 9 classes sendo 5 microfanerófitas, 18 espécies de nanofanerófitas, 8 caméfitas, 30 hemicriptófitas; 12 geófitas, 17 terófitas, 7 lianas, 2 epífitas e 1 suculenta. A classe sugerida como de plantas *epilíticas* correspondeu a 2 espécies classificadas como hemicriptófitas, em vista da posição do meristema apical sobre a rocha. As proporções estão representadas no espectro biológico da Figura 3.

Considerando-se o subgrupo correspondente às espécies que ocorrem nas ilhas de solo foram distinguidas 7 classes, apresentadas no espectro biológico da Figura 4. A forma de vida predominante foi a de hemicriptófitas, correspondente a 44% do total de espécies, seguida pela classe das geófitas.

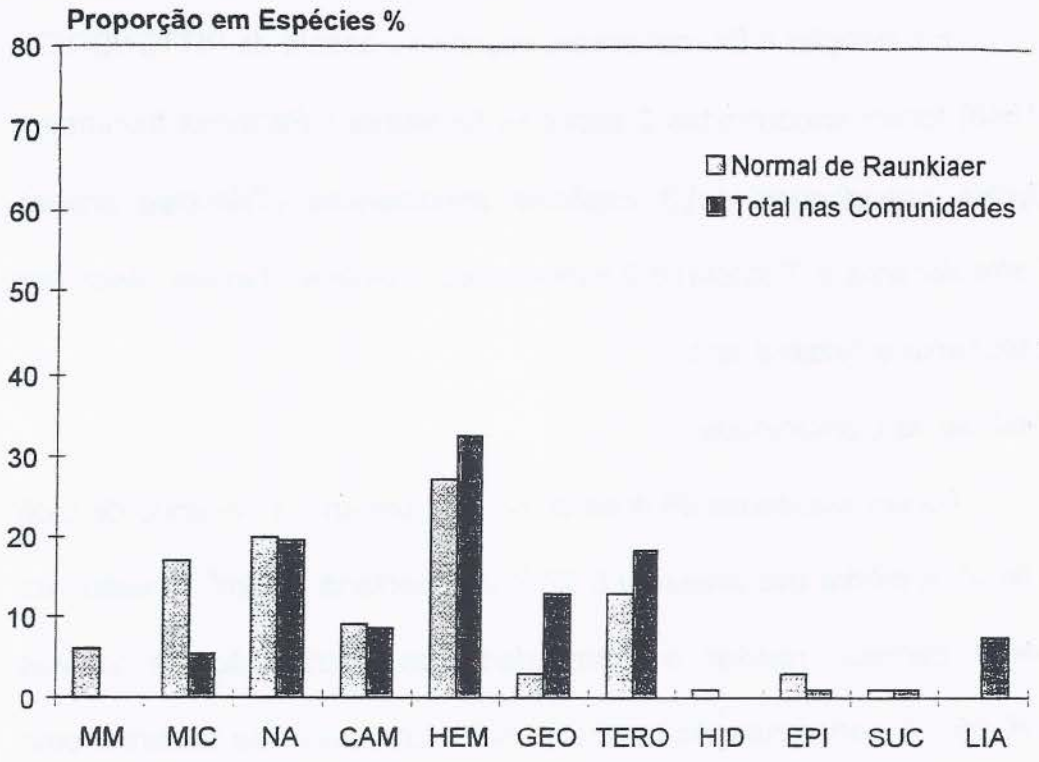


Figura 3- Espectro biológico do total de espécies encontradas no afloramento rochoso da Pedra Grande comparado à proporção normal de Raunkiaer. MM - mega e mesofanerófita; MIC -microfanerófita ; NA -nanofanerófita ; CAM -caméfita ; HEM-hemicriptófita ; GEO-geófita ;TERO-terófita ; LIA -liana ; EPI-epífita ; SUC-suculenta; HID - hidrófita.

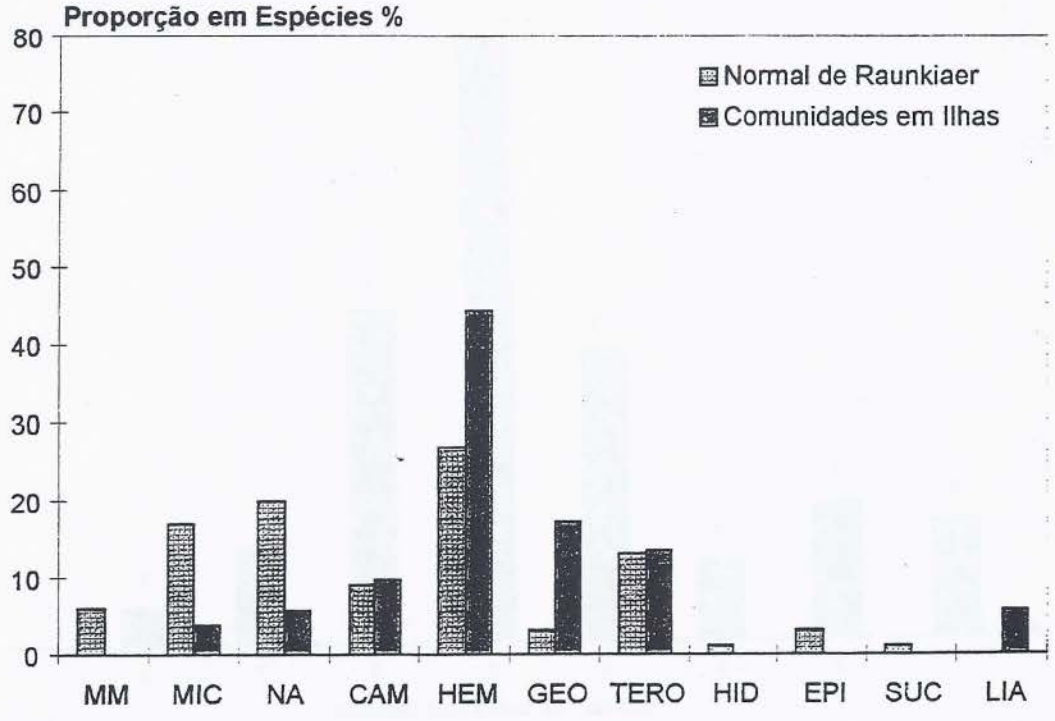


Figura 4 - Espectro biológico levando em conta apenas as espécies encontradas nas ilhas de solo comparado à proporção normal de Raunkiaer. Nome das classes como a fig.3.

Em relação à Bromeliaceae, segundo a escala de PITTENDRIGH (1948) foram encontradas 2 espécies terrestres (*Pitcairnia flammea* e *Dyckia pseudococcinea*),3 espécies atmosféricas (*Tillandsia araujei*, *T.streptocarpa* e *T.stricta*) e 2 espécies de bromélia - tanque (*Aechmea distichanta* e *Vriesea* sp.).

-Análise da Comunidade

Foram estudadas 88 ilhas de solo de tamanhos variando de 0.06 a 86m^2. A média das áreas foi 6.92m^2 e a mediana 4.29m^2. O teste t da média permitiu rejeitar a normalidade da distribuição de valores ($p>0.05$). A transformação da área insular em classe de tamanho pelo logaritmo resultou na proporção de classes verificada na Figura 5. A classe de tamanho mais freqüente foi a 5, com 31 unidades.

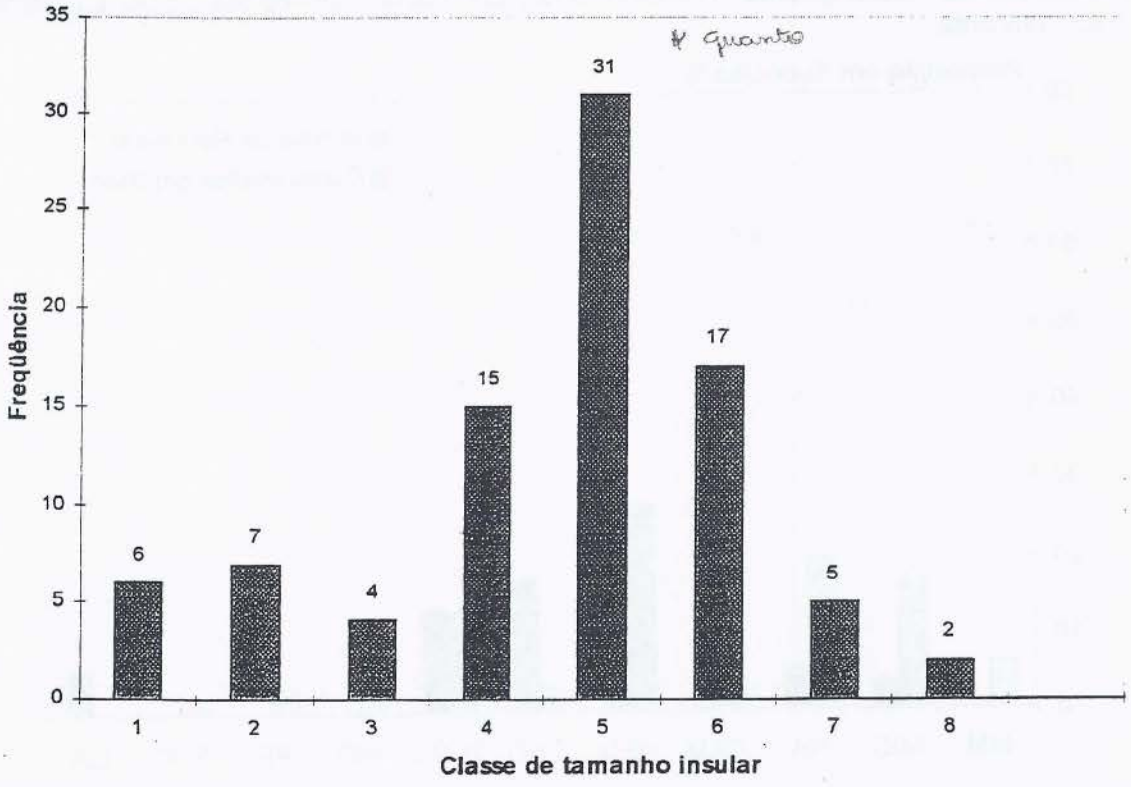


Figura 5 Histograma das classes de tamanho insular amostradas calculadas a partir da transformação da área. O número acima da barra corresponde ao valor representado.

Freqüência absoluta e valor de importância

Os valores de freqüência absoluta das espécies nas unidades de ilhas de solo são apresentados de forma decrescente em intervalos de 14% na Figura 6. *Hippeastrum damazianum* foi a espécie mais freqüente seguida por *Axonopus barbigerus*, *Dyckia pseudococcinea* e *Epidendrum elongatum*. O histograma da figura 7 corresponde ao número de espécies por intervalo de valor de freqüência relativa em intervalos de 13.8%.

Os valores resultantes da aplicação do índice de importância estão representados na figura 8 em ordem decrescente. Neste caso observa-se uma mudança nos postos das espécies em relação à freqüência absoluta como conseqüência da ponderação da freqüência e a abundância das espécies nas unidades. Pelo resultado obtido através deste índice, a espécie com abundância e freqüência maiores e mais equilibradas foi *Hippeastrum damazianum* seguido por *Dyckia pseudococcinea.* A distribuição de valores obtidos pelo índice se encontra representada no histograma da figura 9.

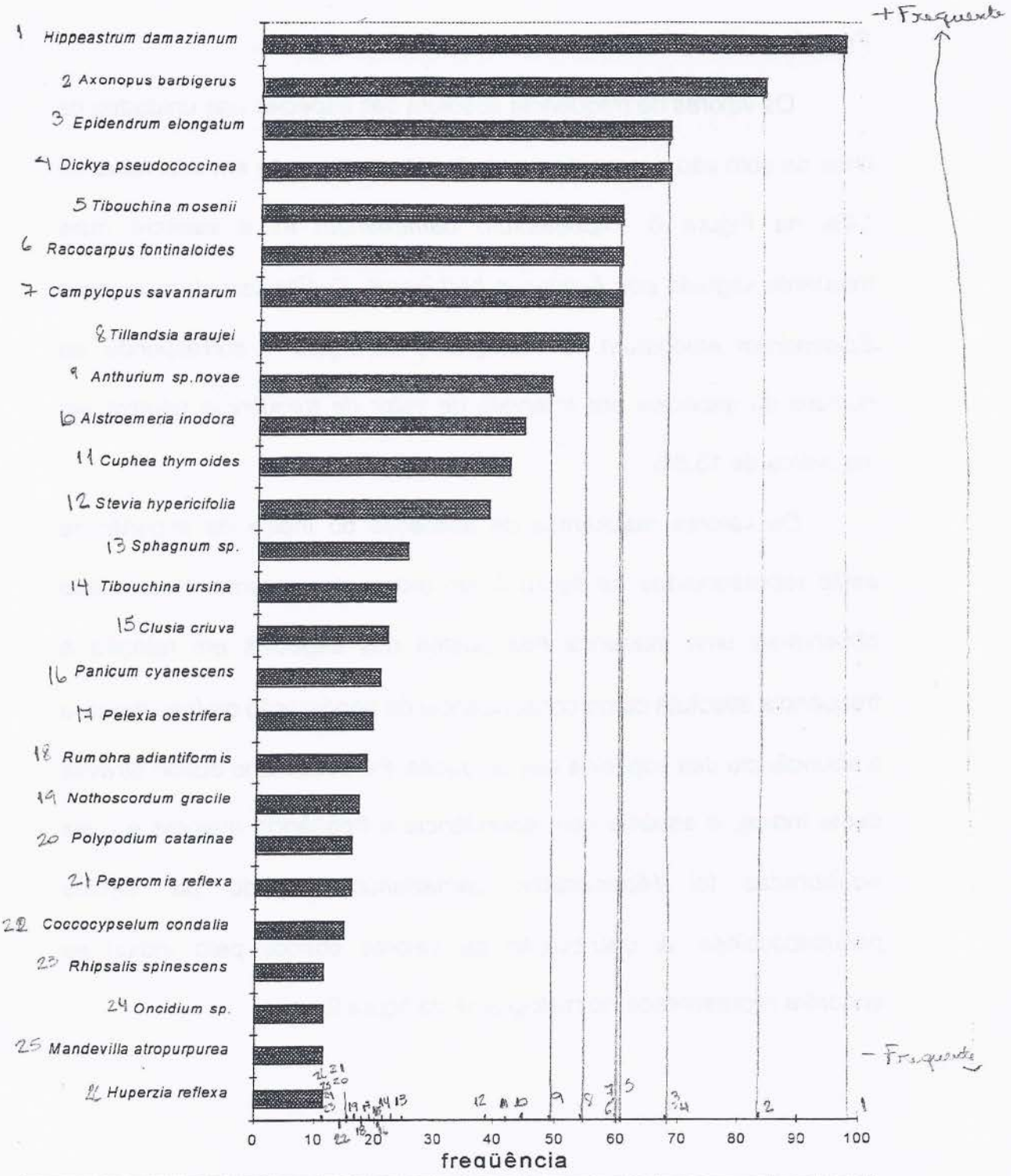


Figura 6 Valores de freqüência absoluta das espécies nas unidades insulares. A espécie com maior freqüência é *Hippeastrum damazianum* (97% das unidades examinadas).

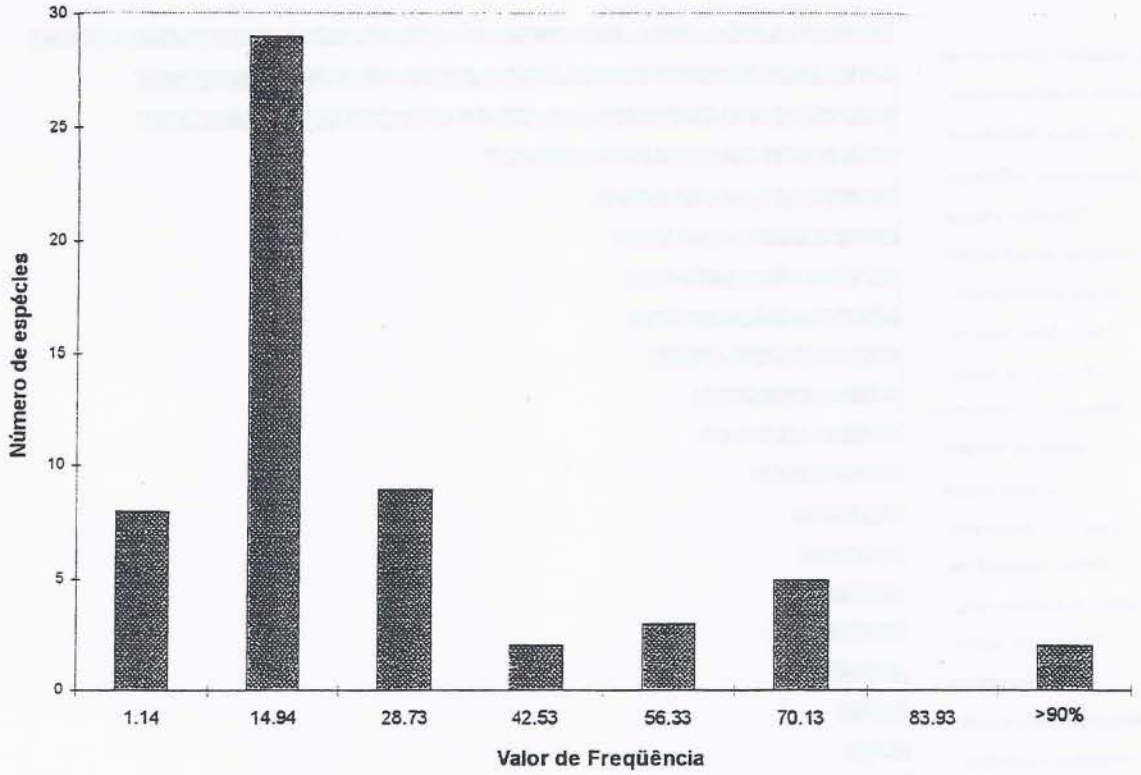


Figura 7- Histograma dos valores de freqüência das espécies encontradas nas unidades insulares.

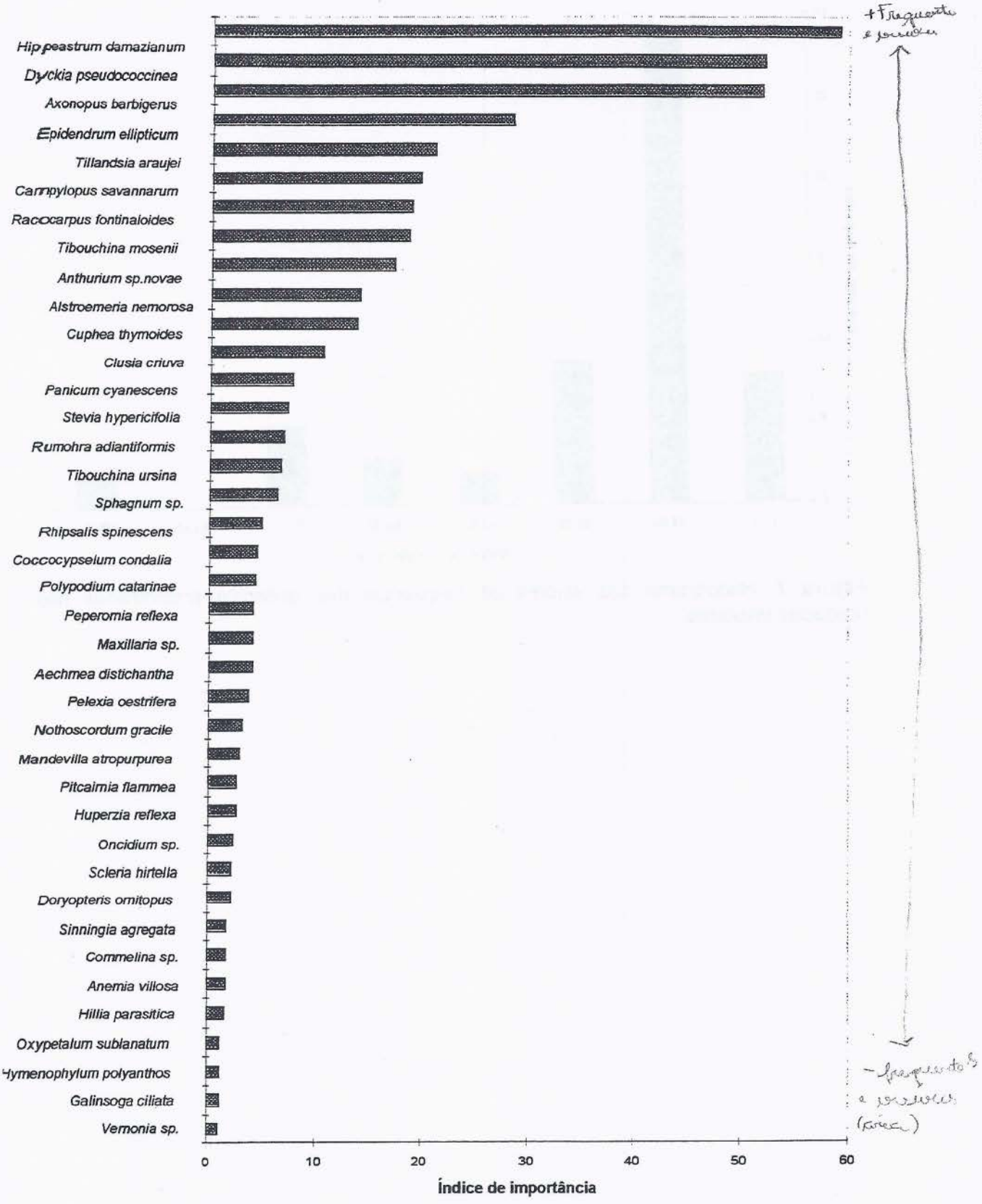


Figura 8 - Espécies componentes das ilhas de solo ordenadas quanto ao índice de importância calculado a partir da classe de cobertura e freqüência absoluta. Foram consideradas as espécies com valor de importância maior do que 1.

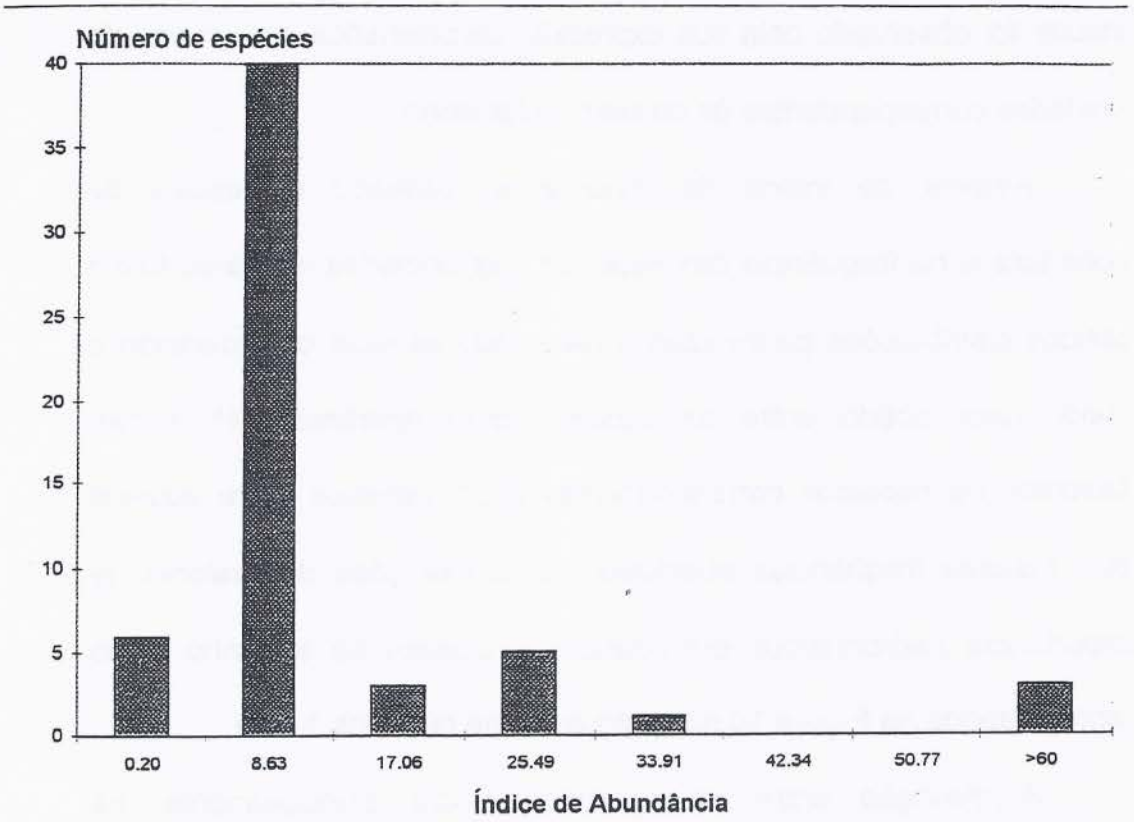


Figura 9 -Histograma dos valores correspondentes ao índice de importância. O intervalo de classe utilizado foi de 8.4.

- Importância das espécies nas unidades insulares

O valor de importância de cada espécie, relacionado à área insular foi observado pela sua expressão característica nos grupos de unidades correspondentes às classes de tamanho.

Através do índice de importância, baseado na escala de cobertura e na freqüência das espécies nas unidades insulares foram obtidas distribuições padronizadas para cada espécie considerando o maior valor obtido entre as classes como referência (1). Foram descritos os aspectos correspondentes a 21 espécies entre aquelas com maiores freqüências absolutas. As distribuições dos valores de importância padronizados em relação às classes de tamanho estão representados na Figura 10 nos diagramas de números 1 a 21.

A distinção entre as espécies residiu, principalmente, na distribuição dos valores de importância entre as classes extremas. A maior parte das espécies analisadas apresentou o máximo de importância em classes que correspondem a tamanhos de ilha intermediários, especialmente aqueles nas classes 4 e 5, que correspondem a ilhas entre 2 e 8 metros quadrados. Duas espécies (*T.araujei* e *R.spinescens*) apresentam o máximo de importância entre as classes menores, refletindo a composição das unidades de menor tamanho.

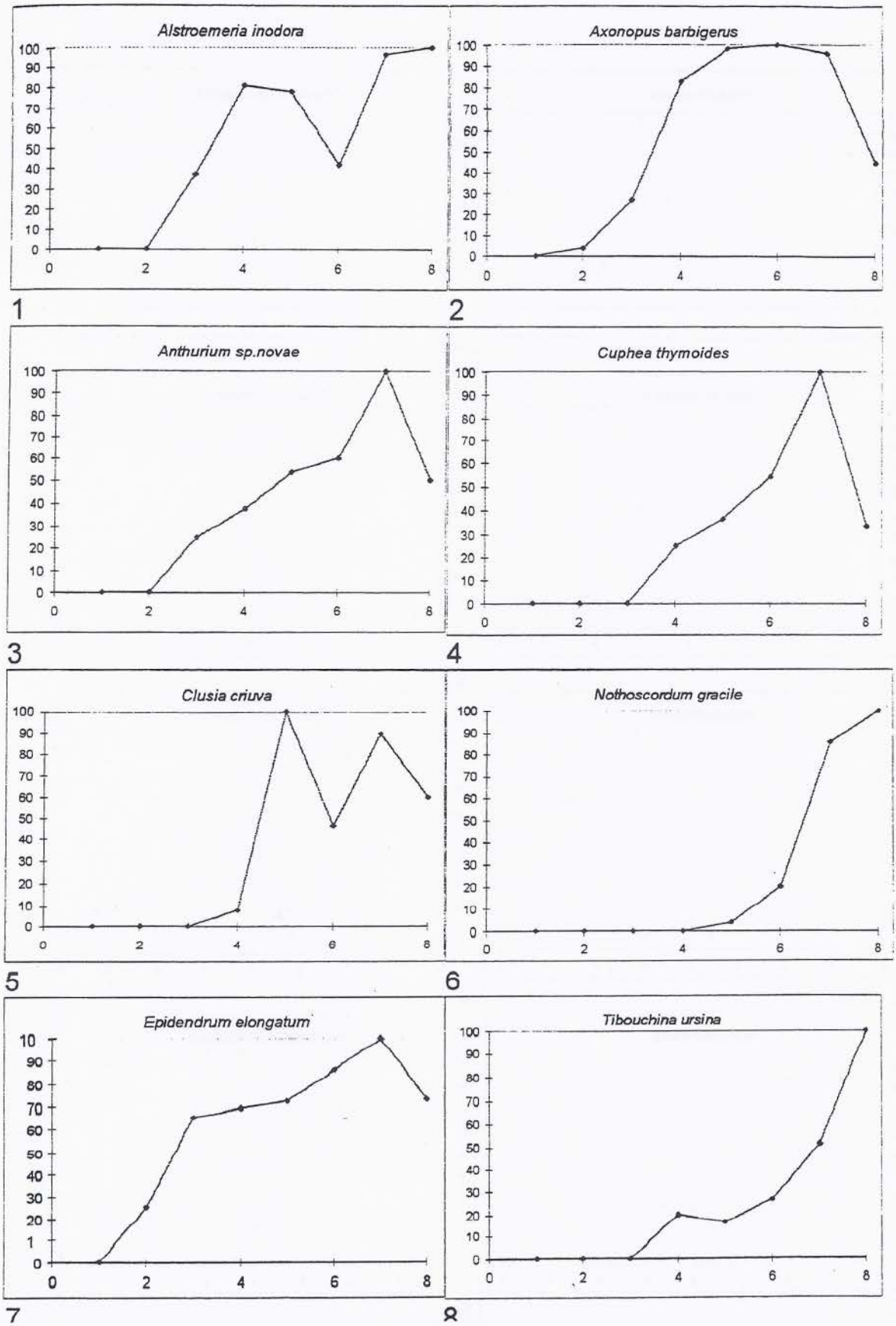
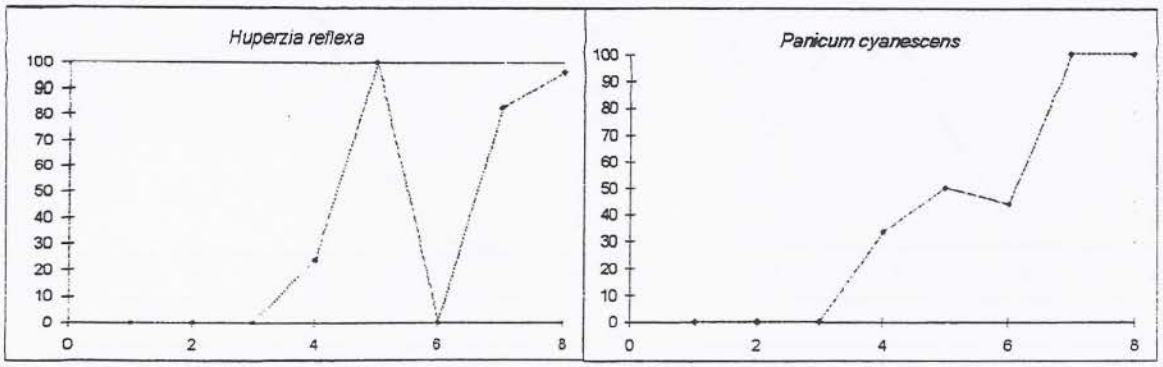
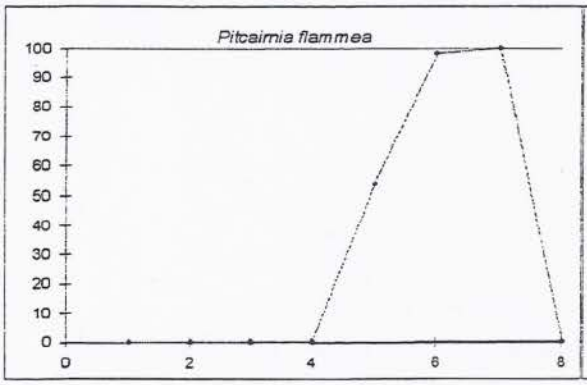


Figura 10 - (1 a 8) Padrões de distribuição do valor de importância (ordenadas) nas classes de tamanho de ilhas de solo (abcissas) das espécies com maior freqüência. O maior valor de importância verificado através do índice baseado na escala de cobertura é 100%.

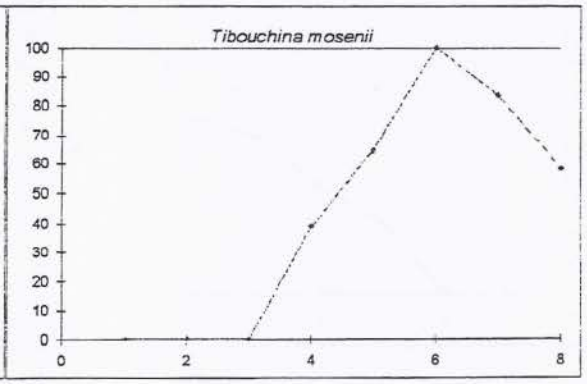


9

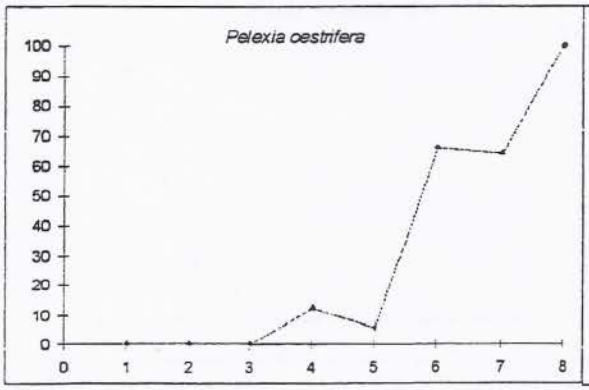
10



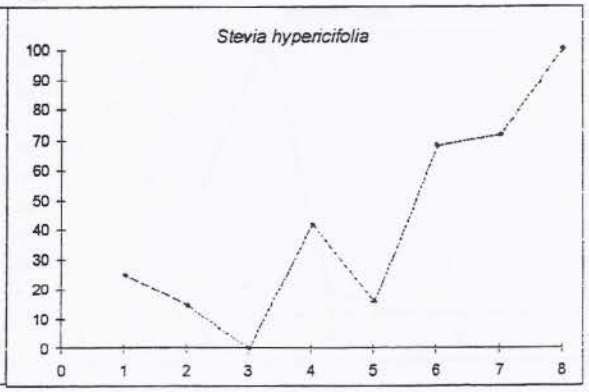
11



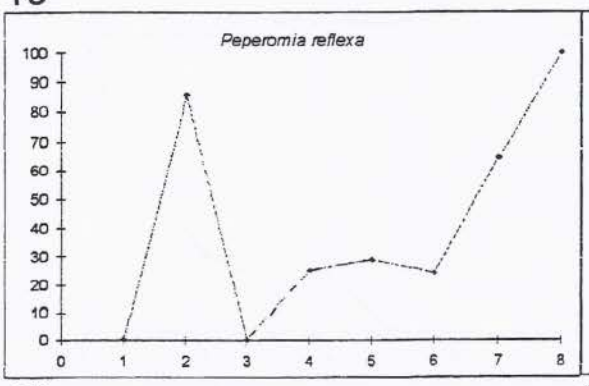
12



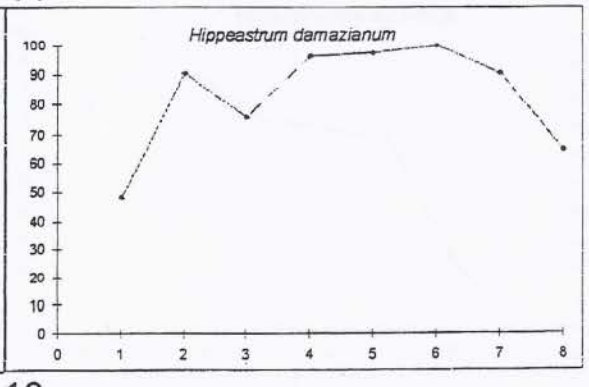
13



14

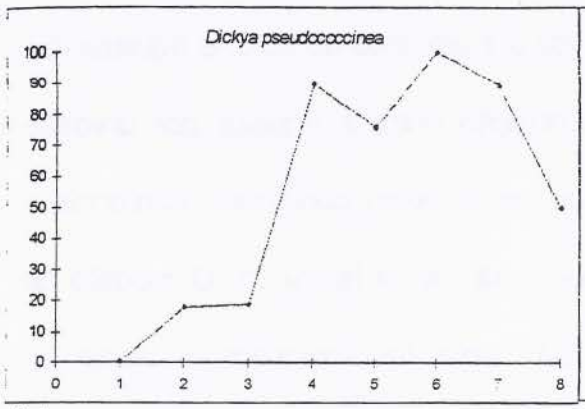


15

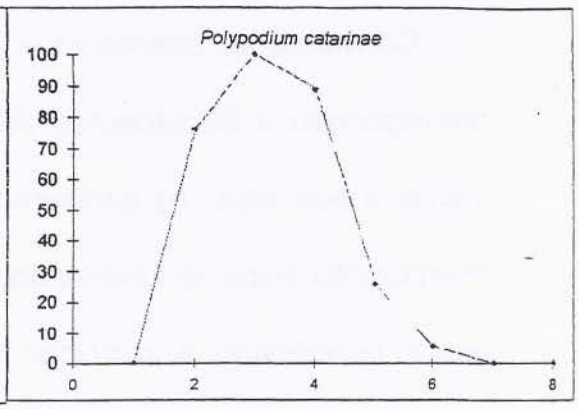


16

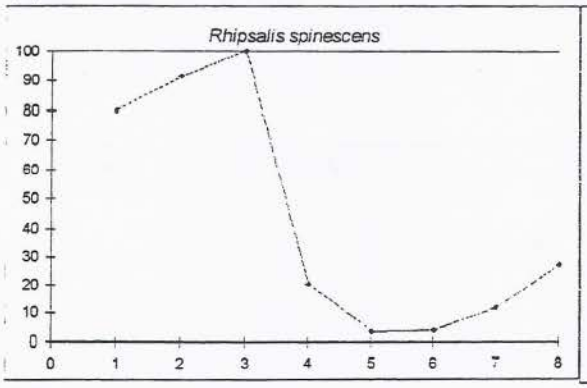
Figura 10- 9 a 16 - Continuação



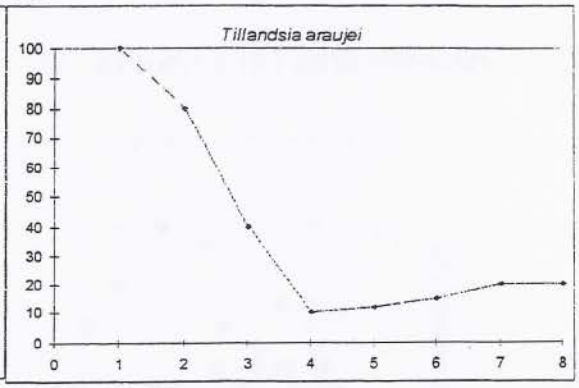
17



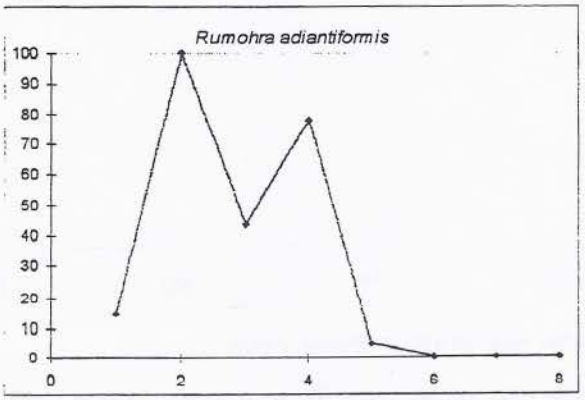
18



19



20



21

Figura 10 - 17 a 21 - Continuação

- Parâmetros relacionados à área insular

Considerando apenas as unidades em ilhas de solo, a riqueza (S), correspondeu a 58 espécies. A relação entre a riqueza por unidade insular e sua área (A) apresentou um aspecto curvilíneo, conforme a interpolação entre os valores apresentados na figura 11. O modelo de ajuste relacionado à definição da curva foi elaborado a partir de análises de regressão não linear, a partir de transformações das variáveis área (*A*) e riqueza (*S*).

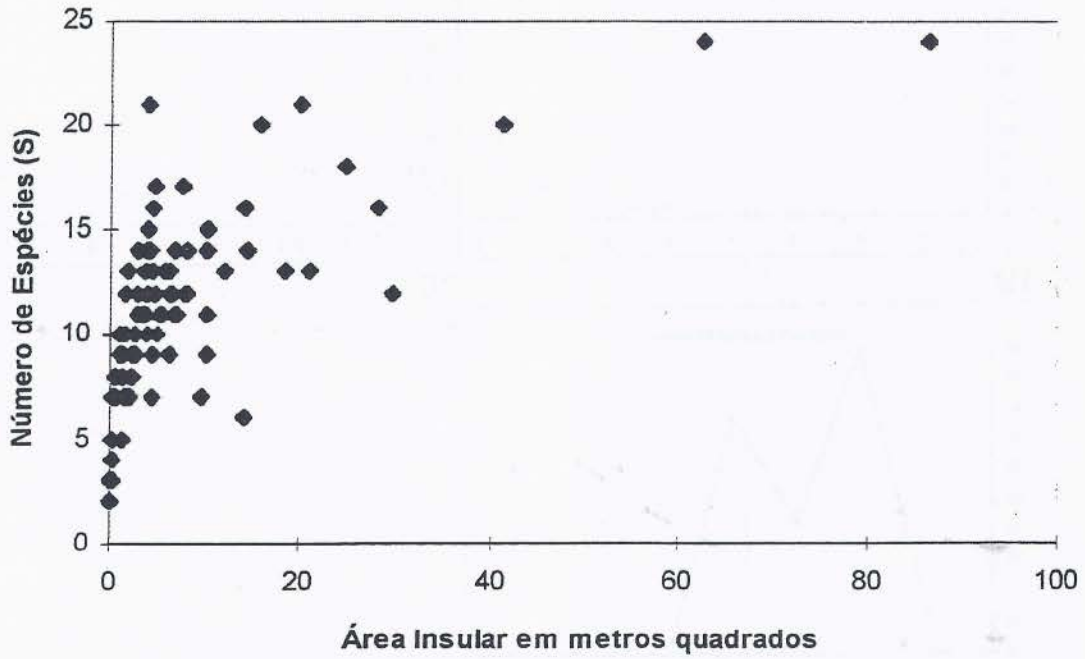


Figura 11 - Relação entre a riqueza de espécies (*S*) e a área insular (*A*) nas formações em ilhas de solo no afloramento rochoso da Pedra Grande-Atibaia - SP. Pontos interpolados em escalas lineares de número de espécies e área em metros quadrados.

Na tabela 3 são apresentados os coeficientes resultantes das transformações em logaritmo neperiano das variáveis dependente, independente e de ambas variáveis. As curvas projetadas pelas relações averiguadas correspondem a logarítmica (Figura 12) exponencial (Figura 13) e potência (Figura 14).

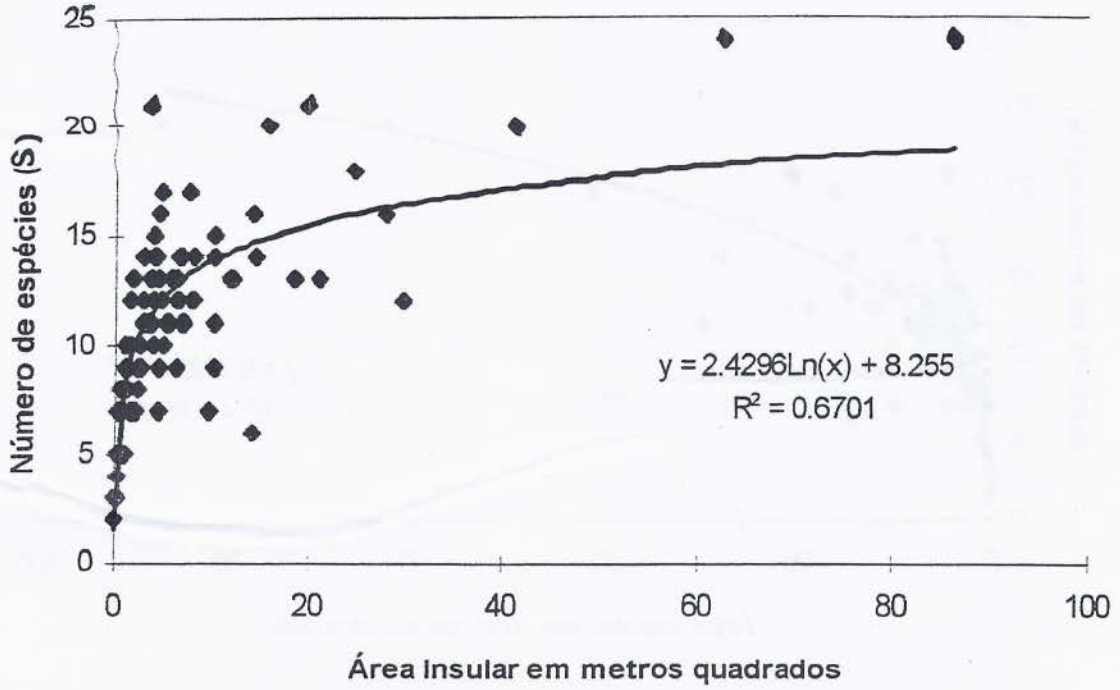


Figura 12 - Sobreposição da curva estimada pela função logarítmica obtida pela análise de regressão linear utilizando-se a variável independente transformada pelo logaritmo natural. A equação correspondente à curva é representada embaixo à direita. R^2 - coeficiente de determinação.

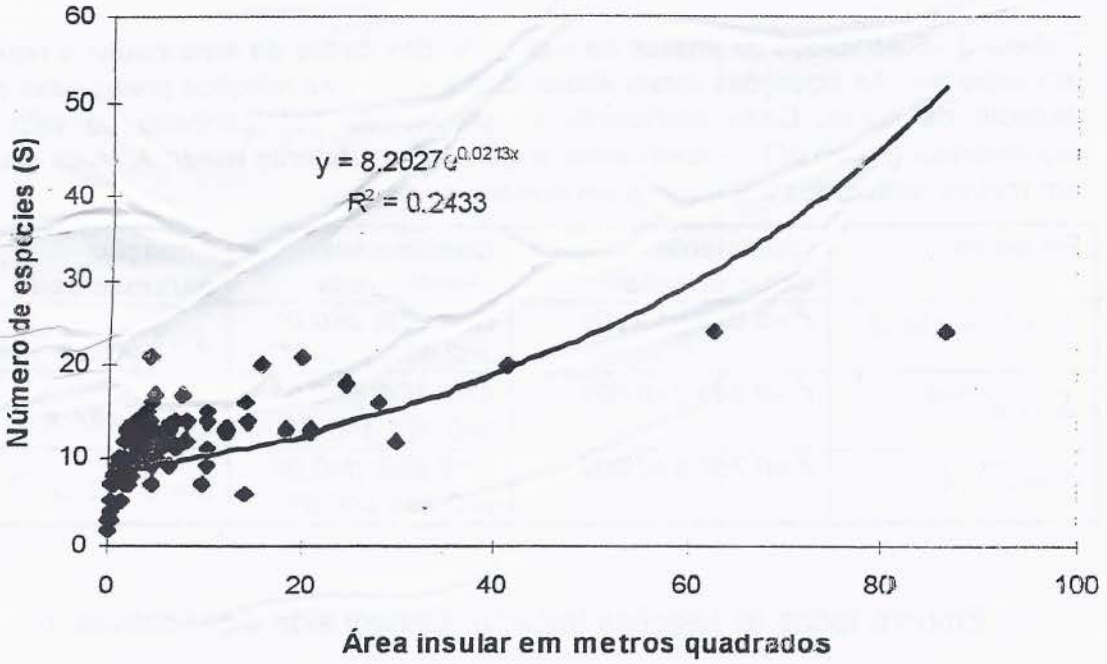


Figura 13 - Sobreposição da curva estimada pela função exponencial, obtida pela análise de regressão linear utilizando-se a variável dependente transformada pelo logaritmo natural. A equação correspondente à curva é representada acima desta.

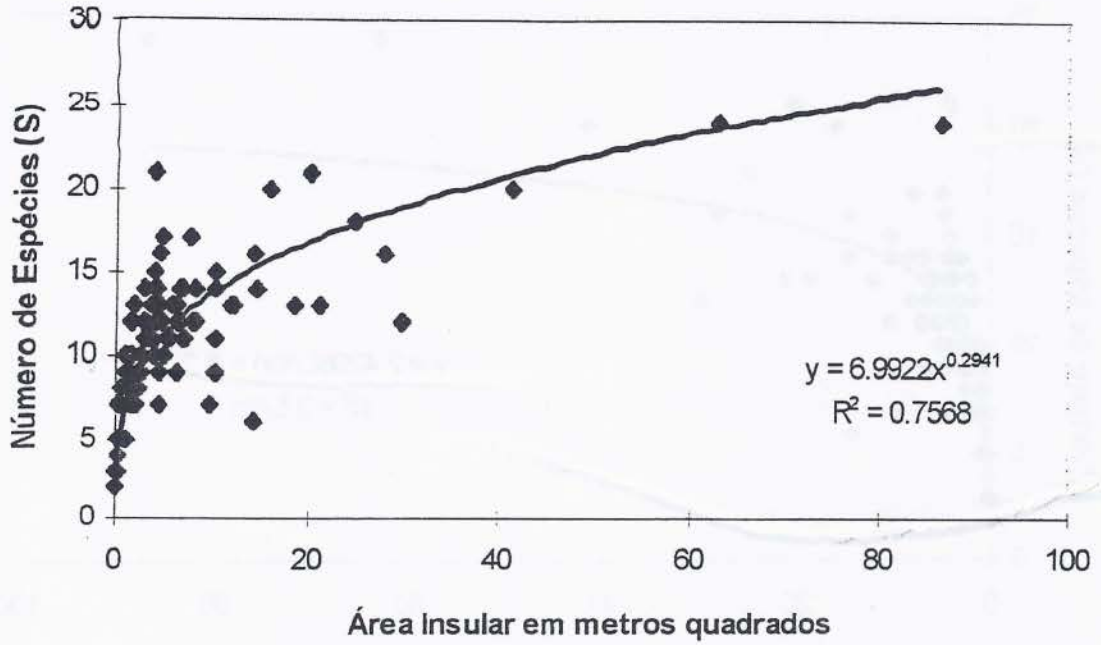


Figura 14 - Sobreposição da curva estimada pela função potência obtida pela análise deregressão linear das variáveis dependente e independente transformadas pelo logaritmo natural. A equação correspondente à curva é representada embaixo à direita.

Tabela 3 - Resultados da análise de regressão dos dados de área insular e riqueza em espécies. As equações foram elaboradas a partir das relações presumidas pelo aspecto da curva. Cada coeficiente é apresentado acompanhado do valor de significância (H_0 >0.05). z- coeficiente angular; C coeficiente linear; A -área insular em metros quadrados e S riqueza em número de espécies.

Equação	Coeficiente de determinação	Coeficientes e significância	Equação parametrizada
$S = C + z\ln A$	r^2 =0.670 p<0.001	C=8.255; p<0.01 z=2.430; p<0.01	$S = 8.255 + 2.43 \cdot \ln A$
$S = e^{C+zA}$	r^2 =0.243 p<0.001	C=2.104; p<0.01 z=0.021;p<0.01	$S = 8.1989 \cdot e^{0.021A}$
$S = C \cdot A^z$	r^2 =0.757 p<0.001	C=6.992; p<0.01 z=0.294;p<0.01	$S = 6.992 \cdot A^{0.294}$

Embora todas as relações testadas tenham sido significativas, o maior coeficiente de determinação foi obtido pela equação de número 3, que corresponde à transformação de ambas variáveis pelo logaritmo natural. Assim, a melhor linearização da curva correspondeu à

aplicação da função potência. A relação entre riqueza (***S***)e área insular (***A***) foi melhor descrita, portanto, pela equação:

$$S = 6.992 \cdot A^{0.294}$$

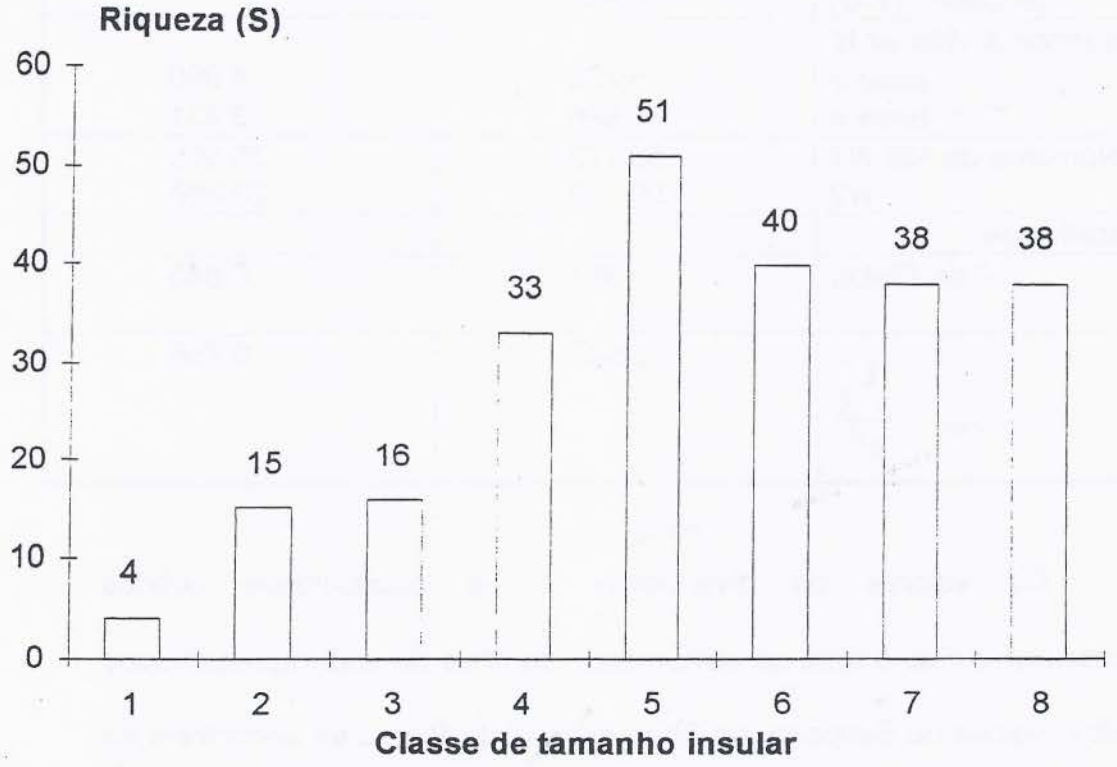


Figura 15- Riqueza por classe de tamanho insular. O parâmetro usado é o número de espécies. Os valores correspondentes estão representados acima de cada barra.

A curva projetada por esta equação e os pontos originais interpolados são apresentados na figura 14.

A relação entre a riqueza e a classe de tamanho obtida pela transformação da área é apresentada na Figura 15.

Tabela 4 - Valores de diversidade e de equabilidade do conjunto das ilhas de solo utilizando a freqüência relativa e o índice de importância. Quando não especificado, a base do logaritmo é neperiana.

Diversidade	importância	freqüência relativa
Simpson (1-D)	0.980	
Shannon & Wiener ***H'***		
base 2	5.725	4.950
base e	3.985	3.431
Números de *Hill* *N1*	53.772	30.905
N2	50.930	23.356
Equabilidade		
J' de *Pielou*	0.981	0.845
Hill $\frac{1/\lambda}{e^{H'}}$	0.947	0.756

Os valores de diversidade e de equabilidade obtidos considerando-se o total da comunidade de ilhas de solo representados pelos índices de Simpson, de Shannon e *J'* de Pielou se encontram na Tabela 4. Os valores utilizados no cálculo da diversidade total corresponderam à somatória dos valores de classe de cobertura de cada espécie em todas unidades.

A distribuição dos valores de diversidade obtidos para cada unidade insular está representada através de um histograma na Figura 16. A distribuição de valores de equabilidade se encontra no histograma da Figura 17.

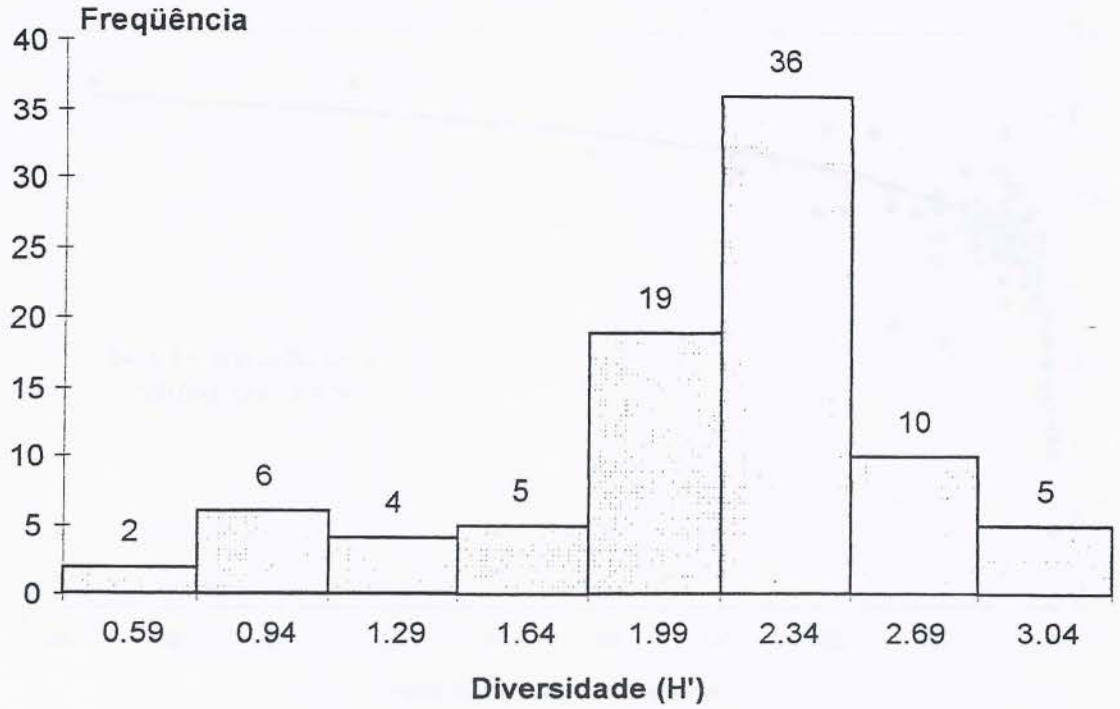


Figura 16 Histograma dos valores de diversidade nas ilhas de solo sobre a rocha utilizando-se os valores da escala de abundância, segundo o índice de Shannon-Wiener na base neperiana. O intervalo corresponde ao valor de diversidade de 0.35 .

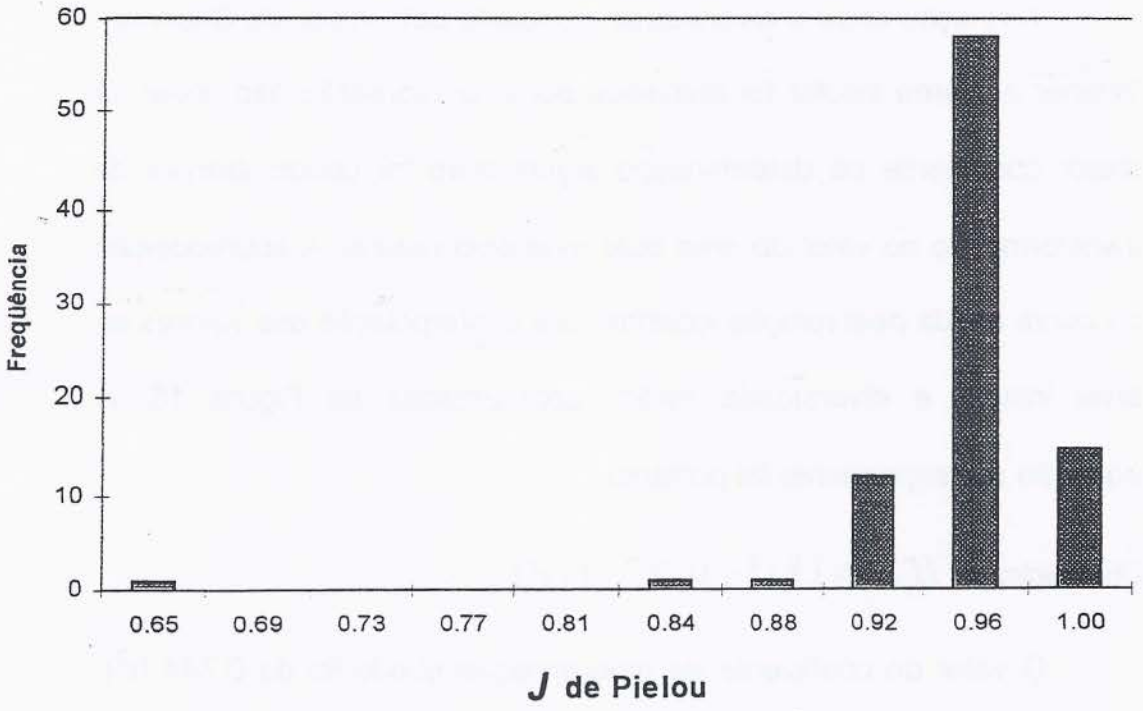


Figura 17 Histograma de valores de equabilidade nas ilhas de solo sobre a rocha utilizando-se o índice *J* de Pielou. O intervalo corresponde a aproximadamente 0.4.

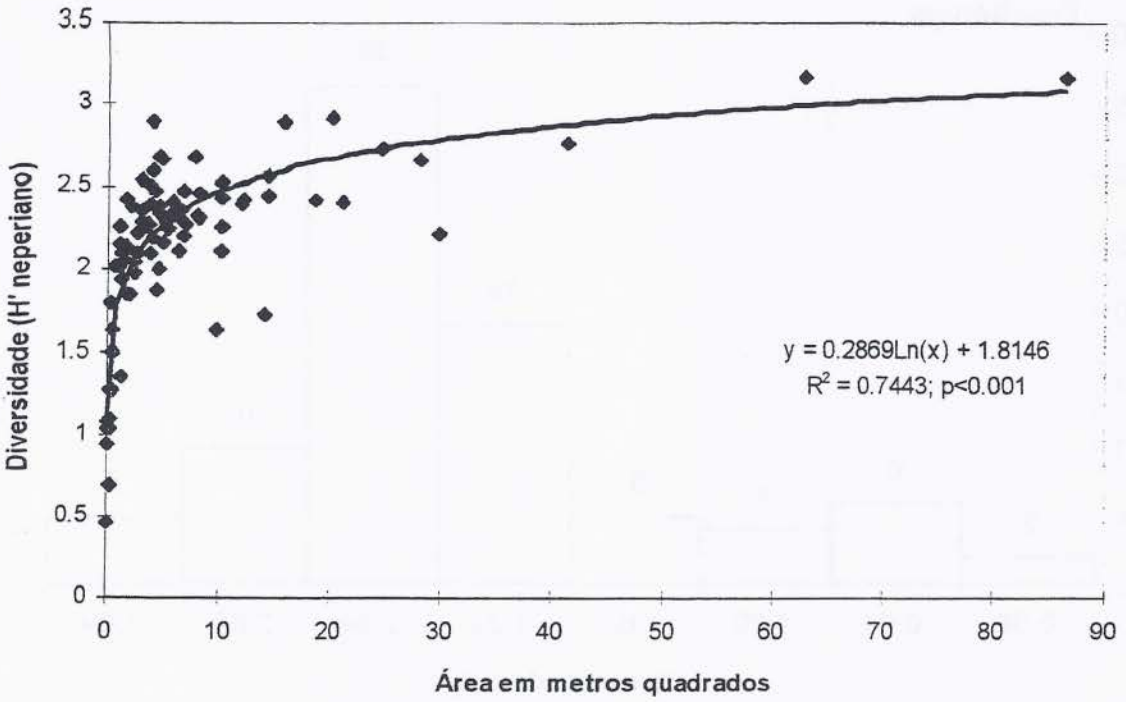


Figura 18 - Variação da diversidade específica segundo o índice de Shannon-Wiener em relação ao tamanho insular. A equação corresponde ao ajuste da curva segundo a função logarítmica.

A relação entre a diversidade calculada pelo índice de Shannon-Wiener e a área insular foi analisada por uma regressão não linear. O maior coeficiente de determinação significativo foi obtido através da transformação do valor da área pelo logaritmo natural. A sobreposição da curva obtida pela relação logarítmica e a interpolação dos valores de área insular e diversidade estão representadas na Figura 18. A equação correspondente foi portanto:

$$Diversidade\ (H'e) = 1.815 + 0.287 \cdot \ln(A)$$

O valor do coeficiente de determinação obtido foi de 0.744 (r^2). Os níveis de significância do coeficiente de determinação e dos parâmetros da equação permitem a rejeição de H_0 com probabilidade maior do que 99.9%.

Não se observou uma variação importante na equabilidade entre os tamanhos insulares. Nenhum dos modelos previamente aplicados permitiu explicar mais de 10% da relação área-equabilidade. Pode-se considerar para generalizações que a equabilidade é constante entre os tamanhos insulares.

As relações entre os parâmetros da comunidade e o perímetro insular não mostraram qualquer aspecto que diferisse de forma importante daqueles obtidos pela utilização da área. Foi preferido, portanto, se estabelecer as relações utilizando-se a área, o que permite comparações com outras formações insulares.

- Ordenação da comunidade

- Análise de agrupamento

A matriz original de 88 unidades por 56 espécies foi re-amostrada pelo critério de se excluir as espécies mais raras, com o objetivo de se obter uma maior expressão das relações entre os componentes que determinam a estrutura das unidades insulares. As matrizes resultantes foram de 39 espécies por 88 amostras, incluindo-se os componentes que obtiveram uma soma mínima de classes de cobertura igual a 5. A matriz que incluia espécies que obtiveram uma soma mínima de 20 pelos valores de cobertura correspondeu a 20 espécies e 88 amostras.

O resultado da análise da afinidade entre espécies baseada na variação conjunta de seus valores de cobertura está representado através do dendrograma da Figura 19. Nesta figura, a associação se encontra expressa pelo coeficiente de correlação de postos de

Spearman nas unidades insulares tendo sido agrupadas segundo o método da centróide não ponderada . No dendrograma da Figura 19 foram distinguidos três grupos principais, o primeiro contendo espécies típicas das ilhas da face oeste, o segundo com espécies das ilhas da face noroeste e o terceiro com elementos típicos de ilhas pequenas onde estão presentes *Tillandsia araujei* e *Maxillaria emarginata.*

O agrupamento das unidades insulares pela composição em espécies resultou no dendrograma da Figura 20. Este dendrograma foi obtido pela aplicação do coeficiente de Jaccard para análise de similaridade binária entre as unidades. Os valores resultantes foram agrupados pelo método do vizinho mais próximo. Foram distinguidos três grupos relativamente homogêneos. Dois destes grupos ressaltados em vermelho, correspondem a unidades que se encontram na face oeste. O grupo de unidades localizadas na face noroeste corresponde à série de elementos no centro do dendrograma ressaltadas em azul. Alguns subgrupos reúnem unidades próximas, conforme o agrupamento de unidades com a mesma letra torna aparente. Um grupo distinto foi o de unidades correspondentes aos códigos de w30 a w43 (exceto w32 e w42) referenciadas pelo número 6 no dendrograma. Estas unidades se constituem nas menores ilhas, compostas geralmente por uma ou duas espécies. As unidades do grupo 1 apresentam em comum a localização protegida e se situam em local mais úmido.

O agrupamento pelo coeficiente de correlação de postos de Spearman, utilizando as espécies mais abundantes no conjunto de unidades insulares, permitiu avaliar as relações que, provavelmente se

constituem nas mais importantes na estrutura da comunidade. O dendrograma resultante, apresentado na Figura 21, evidenciou tres grupos importantes. O primeiro grupo (em azul) ressaltou o conjunto de espécies que constituem o próprio substrato insular. Os demais grupos estavam relacionados às espécies que determinariam a diferenciação dos agrupamentos da face oeste (em vermelho) e às ilhas pequenas (em verde).

Figura 19 - Dendrograma resultante do agrupamento pelo método de centroide não ponderada, aplicado aos valores da matriz de similaridade obtida pelo coeficiente de correlação de postos de Spearman aplicado à matriz de cobertura das espécies por unidade insular. A cor distingue os grupos principais, em azul identifica-se uma maioria de espécies do declive dirigido a oeste, em vermelho estão aquelas mais abundantes no declive a noroeste e em verde o grupo de espécies em ilhas sem solo. As espécies estão identificadas pela designação do gênero ou suas primeiras letras e o nome específico.

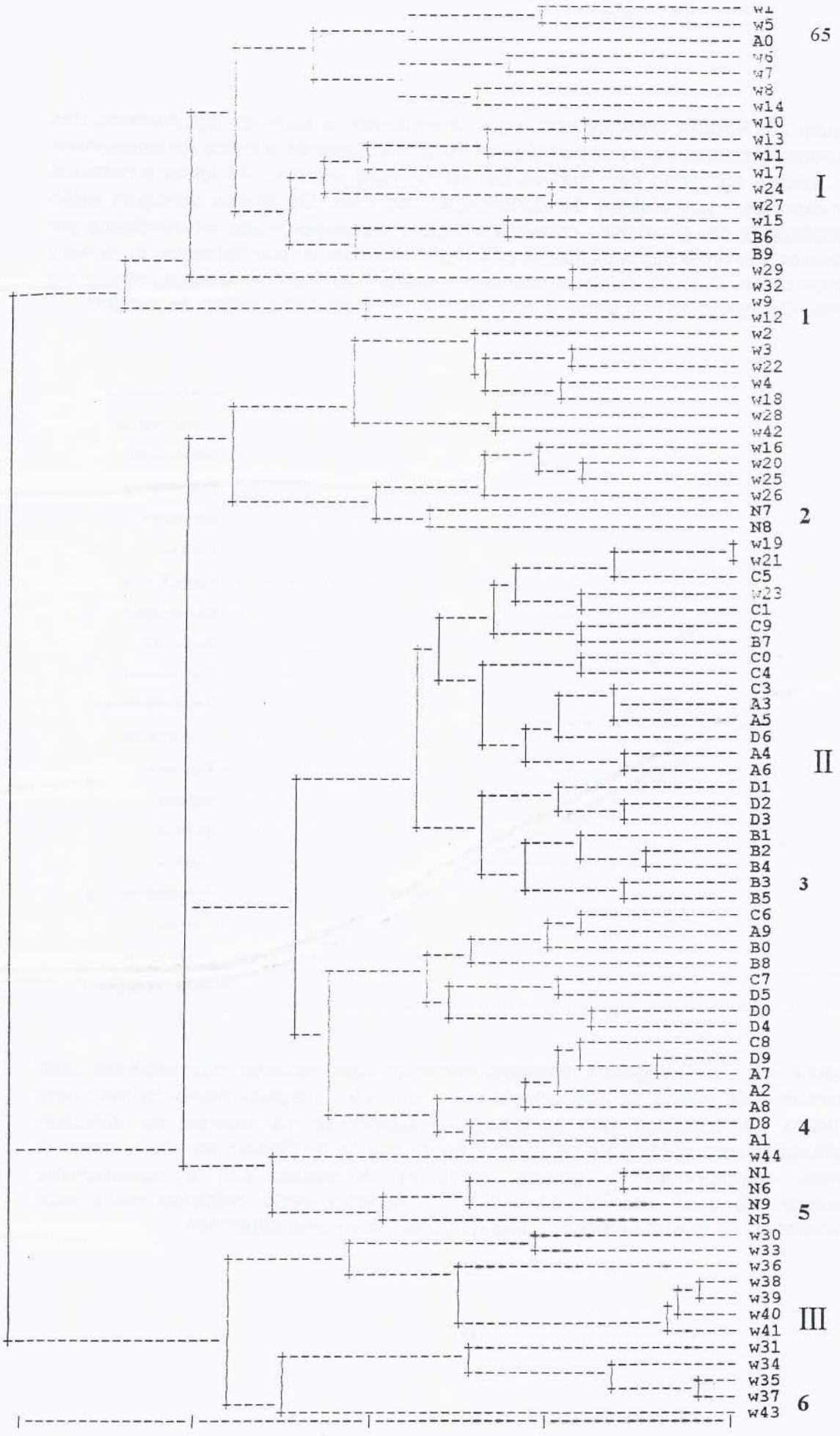

w1
w5
A0
w6
w7
w8
w14
w10
w13
w11
w17
w24
w27
w15
B6
B9
w29
w32
w9
w12
w2
w3
w22
w4
w18
w28
w42
w16
w20
w25
w26
N7
N8
w19
w21
C5
w23
C1
C9
B7
C0
C4
C3
A3
A5
D6
A4
A6
D1
D2
D3
B1
B2
B4
B3
B5
C6
A9
B0
B8
C7
D5
D0
D4
C8
D9
A7
A2
A8
D8
A1
w44
N1
N6
N9
N5
w30
w33
w36
w38
w39
w40
w41
w31
w34
w35
w37
w43
65
I
1
2
II
3
4
5
III
6

Figura 20- Página anterior dendrograma elaborado a partir do agrupamento das unidades insulares pela composição em espécies utilizando o índice de similaridade de Jaccard agrupado pelo método de vizinho mais próximo. As letras e números correspondem aos códigos de identificação das ilhas. Os grupos principais estão identificados por algarismos romanos e alguns subgrupos estão referenciados por números. As unidades ressaltadas por azul pertencem à face noroeste, as demais à face oeste. O grupo correspondente à unidades de T.araujei é representado em verde. Os intervalos sob a figura equivalem a 0.25 segundo o índice de Jaccard..

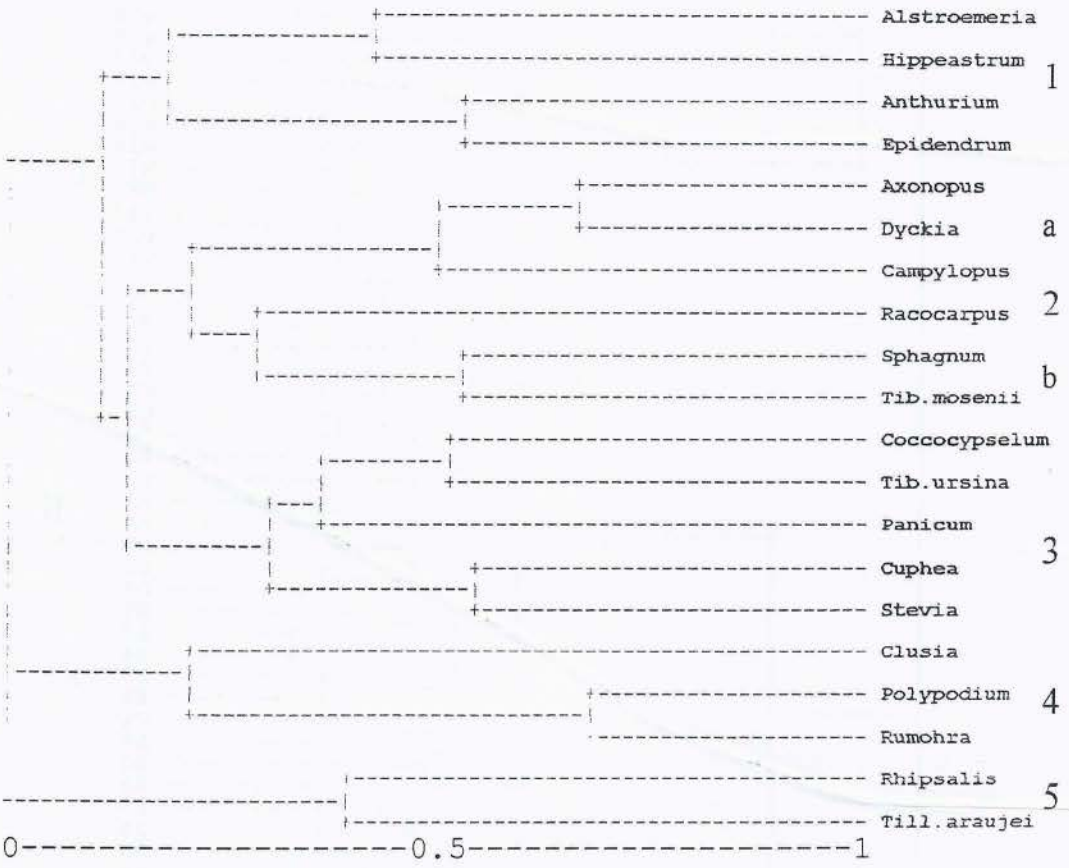


Figura 21 - Dendrograma correspondente ao agrupamento das espécies com somatória da classe de abundância maior que 20. O agrupamento foi feito pelo método de centróide não ponderada, utilizando-se os valores de afinidade calculados pelo coeficiente de correlação de postos de Spearman. Os números à direita correspondem à grupos relevantes. A escala sob o dendrograma corresponde a um intervalo de 0 a 1. As espécies estão indicadas pelos seus gêneros ou as quatro primeiras letras do gênero e o nome especifico.

Análise de Ordenação

Foram incluídas 39 espécies e 88 unidades na análise de correspondência da matriz de abundância de espécies com o valor mínimo de 5 obtido pelos postos somados. A análise indicou 37.5% da variação nos três primeiros eixos. A interpolação representada na Figura 22 é referenciada pelos dois primeiros eixos correspondentes às unidades insulares. A distribuição dos pontos no diagrama da Figura 22 deve ser referenciada pela obtida no diagrama da Figura 23 onde estão referenciados os pontos que correspondem às espécies.

A disposição dos elementos mostra uma segregação entre as unidades, que pode ser relacionada à direção do declive. Neste sentido, a mudança gradual no declive seria a fonte do gradiente aparente na distribuição dos pontos em linha a esquerda da origem. Os grupos isolados que aparecem como conjuntos de pontos ou pontos individuais distanciados, correspondem à ilhas com abundância de algumas espécies que podem ser identificadas no diagrama seguinte.

A análise de correspondência elaborada com as espécies cuja somatória do valor de classe de cobertura foi no mínimo 20, correspondeu a uma matriz de 20 espécies por 88 unidades. Os resultados confirmaram a tendência geral estabelecida ao utilizarmos aquelas com pelo menos 5 como somatória dos valores dos postos. A proporção da variação acumulada nos três primeiros eixos de valores característicos foi de 47.5%. A disposição dos pontos revela a presença de um gradiente que pode ser atribuído à disposição do declive desde noroeste até oeste e de grupos isolados que podem corresponder às

ilhas de menor tamanho com maiores abundâncias de *Tillandsia araujei* e *Rhipsalis spinescens*. A segregação atribuída à *Maxillaria emarginata* não aparece nesta análise. As espécies comuns à maior parte das ilhas como *Hippeastrum damazianum*, *Dyckia pseudococcinea* e *Tibouchina mosenii* aparecem próximas ao ponto de interceptação dos dois eixos indicando uma menor influência no padrão de segregação. A disposição dos pontos correspondentes às unidades insulares permite sugerir que o eixo horizontal reflete o tamanho insular enquanto o eixo vertical pode ser atribuído à um gradiente de orientação Noroeste - Oeste.

As figuras 24 e 25 representam a interpolação dos 2 primeiros autovetores correspondentes, respectivamente às espécies e às ilhas utilizando-se apenas as espécies mais abundantes como caracteres para a ordenação. Neste caso observa-se uma clareza maior na distinção do gradiente e dos subgrupos que são definidos pela cobertura de *T.araujei*. A ausência da interferência das espécies mais raras permite observar o grupo associado à composição básica da unidade insular como o conjunto próximo à interseção dos eixos.

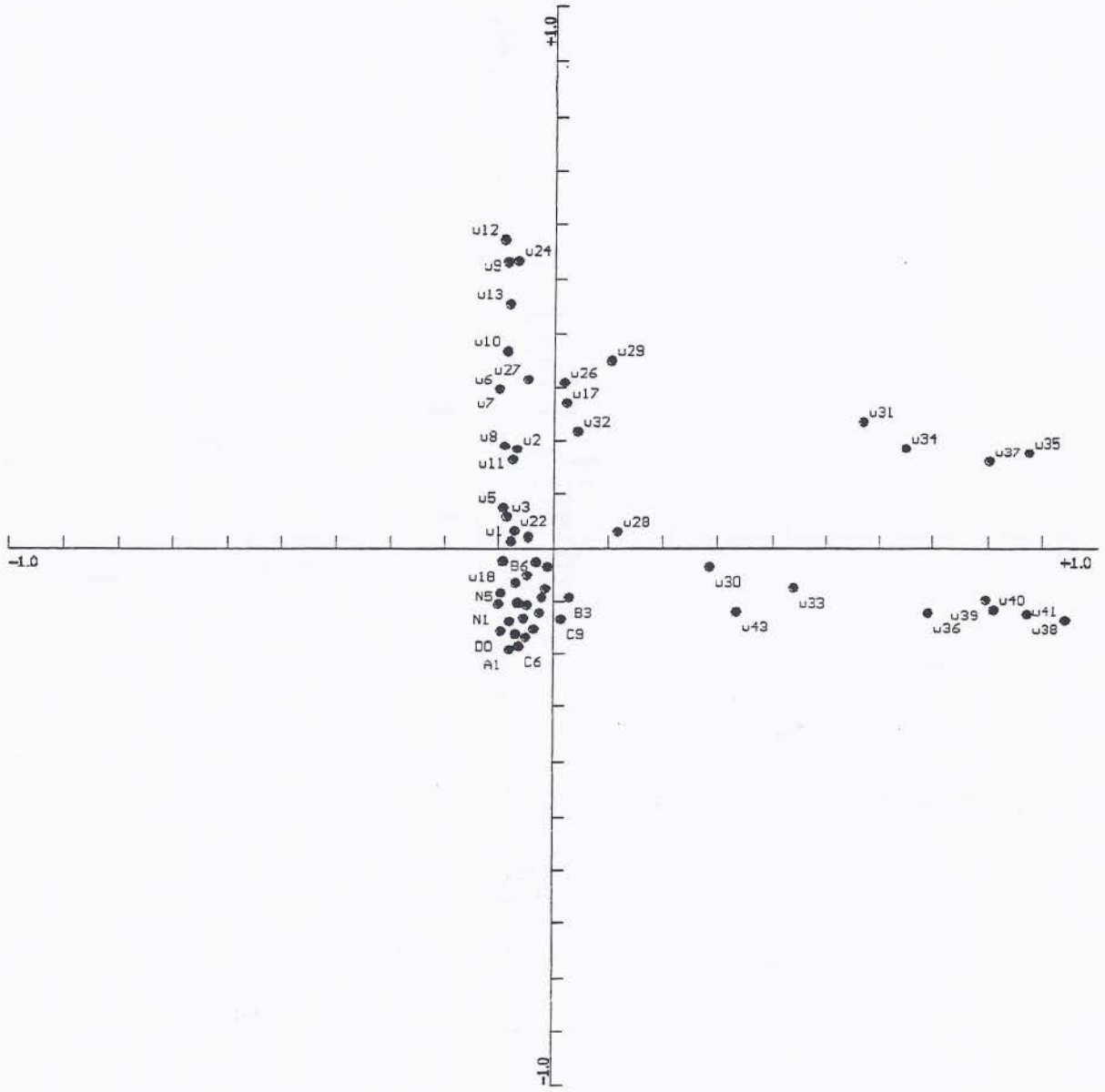


Figura 22 Interpolação dois primeiros eixos de autovalores atribuídos a ilhas de solo pela análise de correspondência elaborada através da matriz que incluia espécies menos abundantes. Em azul estão ressaltadas as ilhas situadas na face noroeste e vermelho, as da face oeste. Os símbolos correspondem à identificação das unidades.

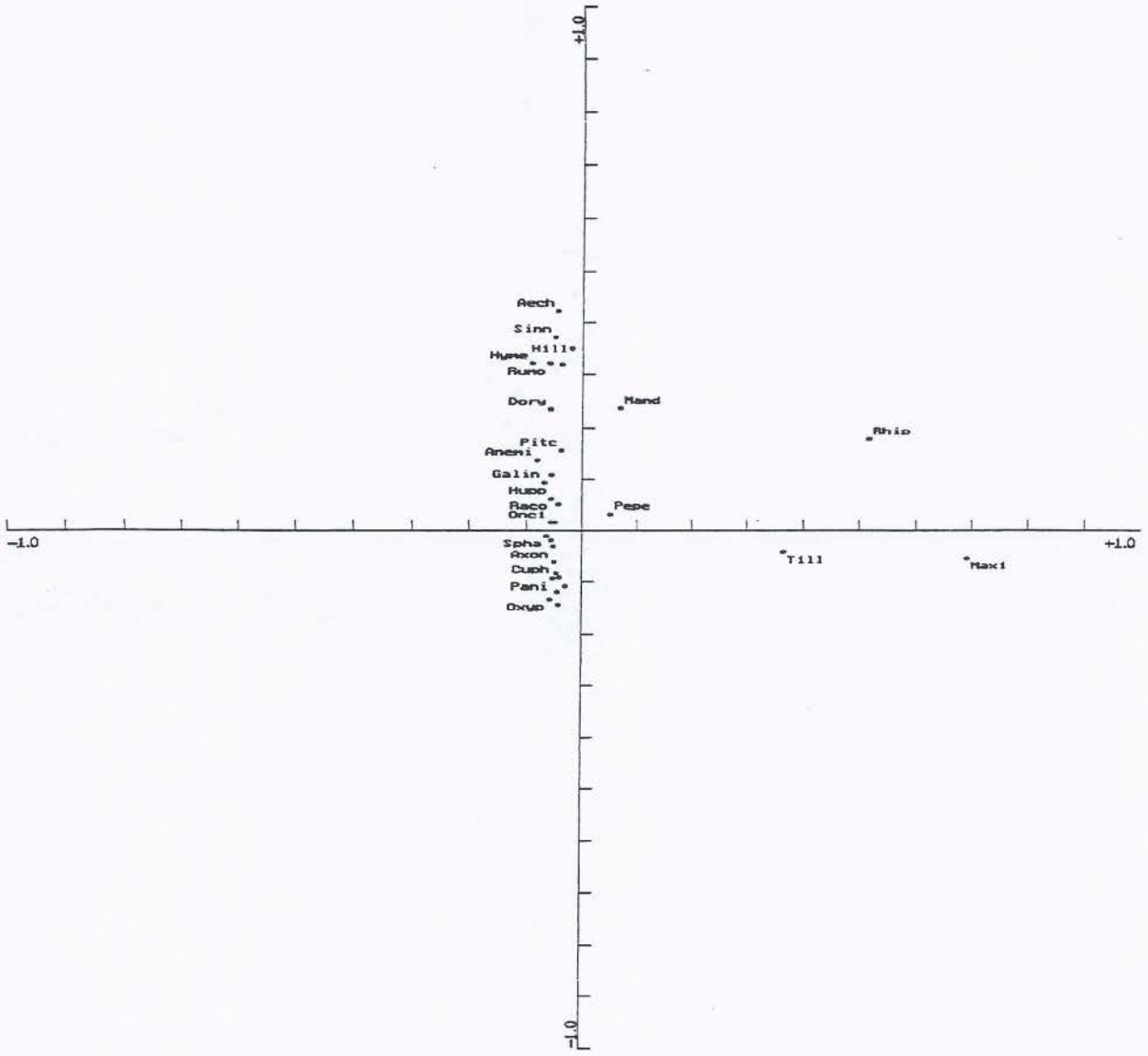


Figura 23 - Interpolação dos dois primeiros eixos de autovalores das espécies obtidos pela análise de correspondência. Ordenação executada a partir da matriz completa, incluindo as espécies menos abundantes. Os nomes dos elementos correspondem às 4 primeiras letras do gênero.

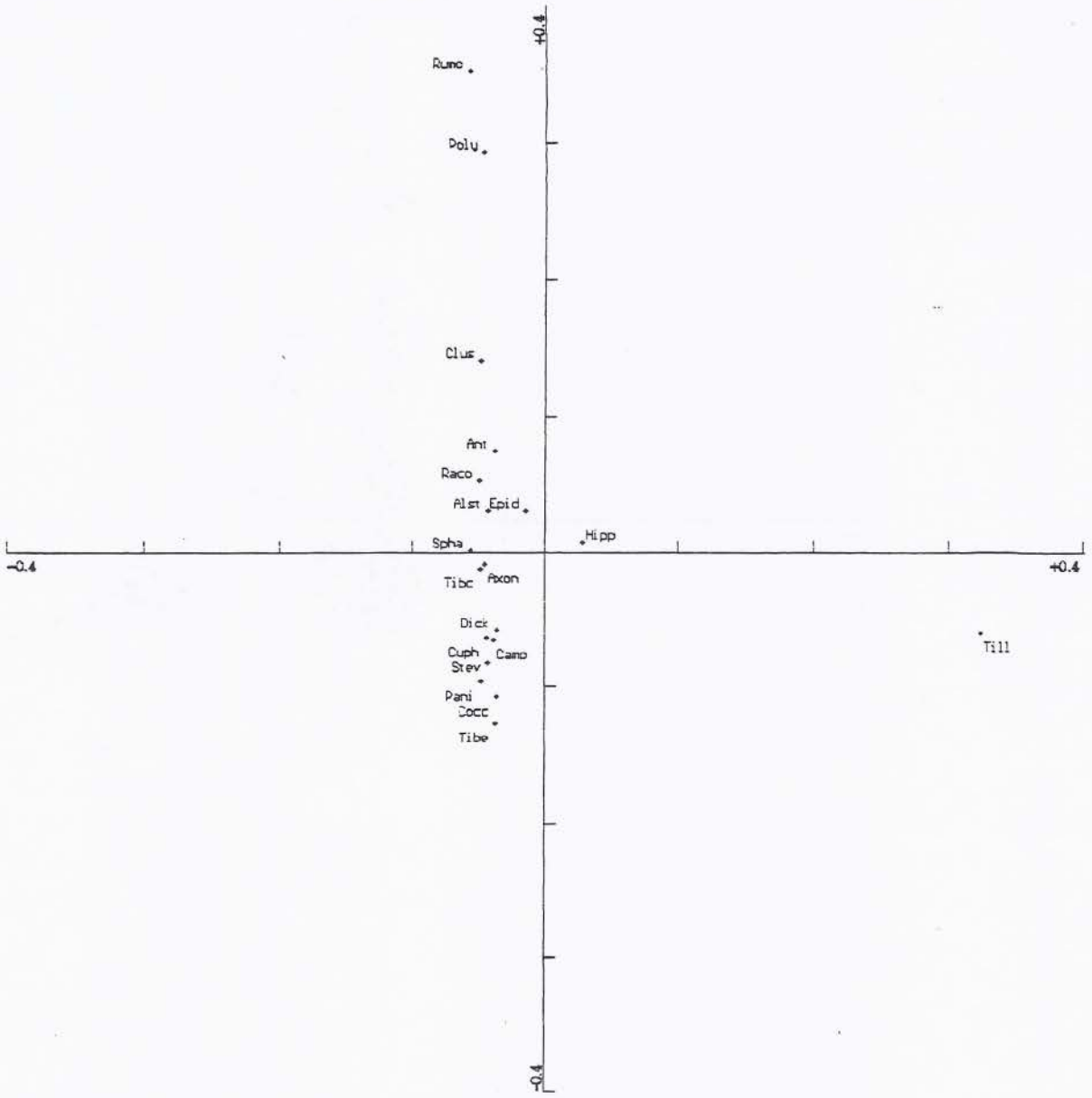


Figura 24 - Interpolação dos dois primeiros eixos de autovalores da matriz de espécies mais abundantes, resultante da análise de correspondência. Os códigos identificam as espécies pelas 4 primeiras letras do gênero.

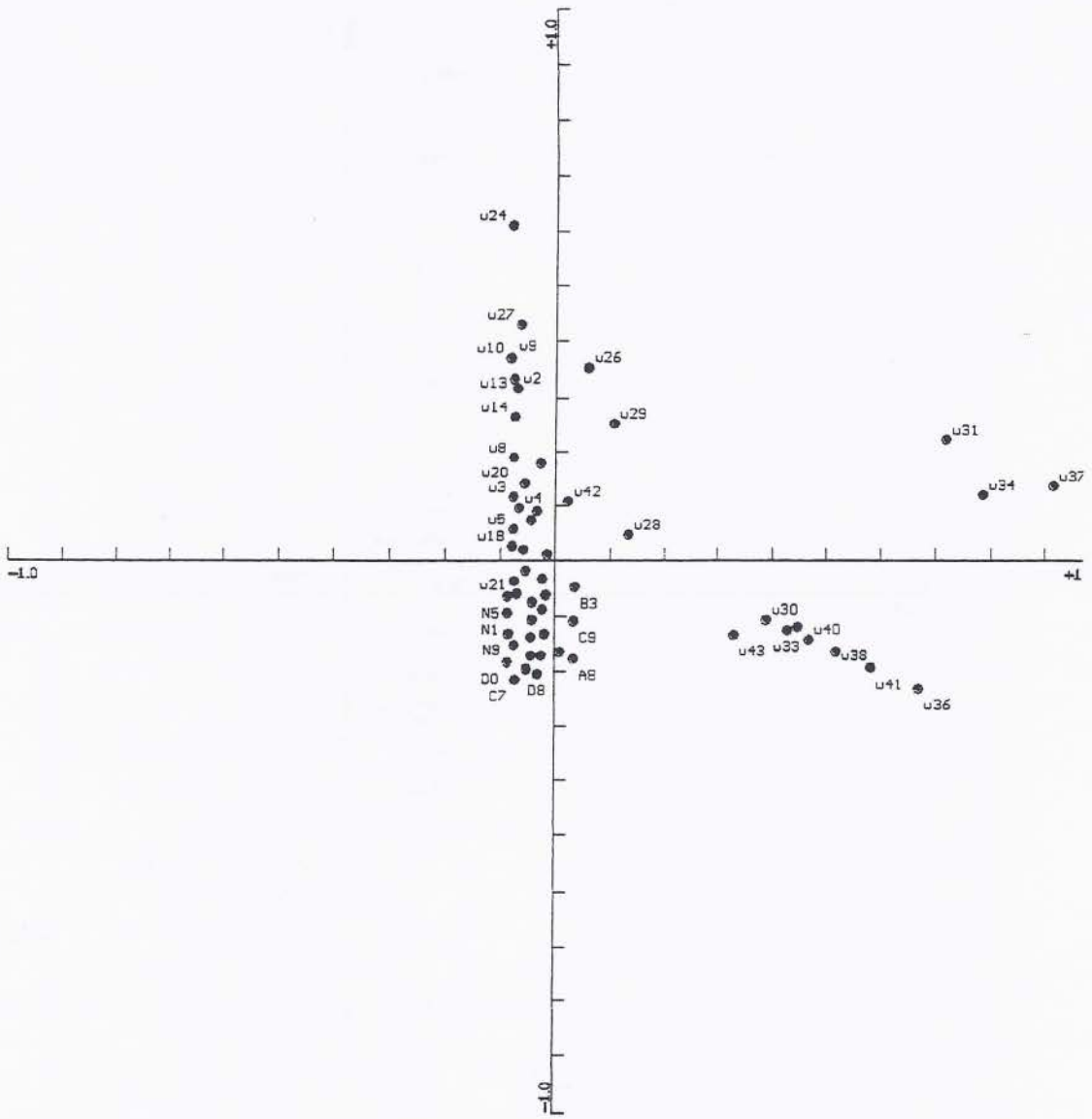


Figura 25 - Interpolação dos dois primeiros eixos correspondentes à ordenação das ilhas a partir da matriz de espécies mais abundantes. As cor azul indica unidades observadas na vertente noroeste. A cor vermelha corresponde a unidades da vertente oeste.

Fenologia

Foi descrita a fenologia das 14 espécies mais freqüentes nas unidades insulares. A seleção das espécies mais freqüentes para descrição dos estados fenológicos permitiu sua representação na forma de proporções da população. Foram incluídas principalmente unidades do declive dirigido a noroeste.

Foram distinguidos alguns padrões a partir dos dados obtidos entre maio de 1993 e março de 1994. Neste período excetuam-se os meses de agosto e fevereiro, tendo sido no primeiro observados os estados das plantas em geral. Em fevereiro, a chuva intensa impossibilitou a visita.

O acompanhamento dos eventos das fenofases e das características da cobertura das espécies, permitiu considerar a forma de vida como um atributo importante na definição de grupos peculiares de variações em padrões temporais.

O intervalo de observação situado entre maio de 1993 e março de 1994, além de alguns meses subseqüentes, permitiu a observação do estado fértil na maior parte das espécies. Algumas espécies não apresentaram mudanças durante o acompanhamento, permanecendo em estado vegetativo durante todo o período. Esta característica foi associada principalmente à imaturidade dos indivíduos nas unidades insulares e a efeitos de variações excepcionais do clima no período de observação.

A presença de plantas anuais só pôde ser estabelecida após a observação de adultos. Devido à rapidez do desenvolvimento das

terófitas encontradas, os indivíduos já apresentavam maturidade quando foram detectados.

Os padrões gerais foram ordenados nas seguintes classes:

- Plantas com dormência, com perda da parte aérea;
  - florescem durante o período seco (ex. *Hippeastrum damazianum*)
  - florescem no final do período de chuvas (ex. *Tibouchina mosenii*);
  - florescem no início do período chuvoso (ex. *Nothoscordum gracile*);
  - florescem durante o período de chuvas (ex. *Alstroemeria nemorosa*);
- Plantas sem dormência ou sem perda da parte aérea;
  - florescem todo o ano (ex. *Dyckia*, *Cuphea thymoides*, *Epidendrum elongatum*);
  - florescem no final do período chuvoso (ex. *Tillandsia araujei*, *Tibouchina ursina*);
  - florescem durante do período chuvoso (ex. *Axonopus*; *Pelexia*; *Panicum*);
- Plantas anuais;
  - florescem durante o período chuvoso (ex. *Galinsoga ciliata*; *Rhynchospora tenuis*; *Schultezia gracilis*

As geófitas diferiram entre si na amplitude do período de dormência e de atividade. A geófita com período vegetativo mais curto foi *Nothoscordum gracile* .

A senescência e a morte de indivíduos de algumas espécies sugeriu a existência de um padrão de longevidade que ultrapassaria os dois anos de observação. A morte de indivíduos de *Cuphea thymoides* pode ser relacionada à existência de um ciclo que se verifica num período superior ao tempo de observação. Da mesma forma foi verificado um decaimento e morte eventual de touceiras de *Axonopus barbigerus*. Na maior parte das espécies, a longevidade foliar era associada com a do ramo. Em *A.barbigerus* a área verde da folha se

reduz progressivamente até próximo a base, senescendo em seguida. Dentro do período de estudo estas espécies foram consideradas perenes.

A longevidade dos ápices diferiu em espécies hemicriptofíticas. Em *Dyckia pseudococcinea,* o ápice é perene, sendo a inflorescência lateral. Nas espécies onde a inflorescência é terminal, o ápice degenera após a frutificação. O ápice é aproximadamente anual em *Pitcairnia flammea* e *Epidendrum elongatum.*

As formas de reprodução vegetativa e por sementes ocorrem de forma equilibrada entre as espécies mais freqüentes nas unidades. Contudo, a reprodução vegetativa parece ser o meio típico de ocupação do espaço da cobertura insular. Estruturas de dispersão por reprodução vegetativa ocorrem em *Hippeastrum damazianum*; *Nothoscordum gracile*, *Epidendrum elongatum.* Cormos de *Scleria hirtella* aparentemente se subdividem e dão origem a novas plantas. *Dyckia pseudococcinea* e *Tillandsia araujei* formam touceiras nas quais os ápices eventualmente se separam. As touceiras de *Axonopus barbigerus* parecem limitadas em tamanho e os rizomas não constituem um modo de propagação vegetativa.

A reprodução por sementes foi verificada pela presença de plântulas de *Tillandsia araujei*, *Axonopus barbigerus*, *Hippeastrum damazianum*, *Dyckia pseudococcinea, Cuphea thymoides Tibouchina mosenii, T.ursina, Stevia hypericifolia, Clusia criuva* e *Anthurium* sp.novae. Considerando-se sua incidência entre as espécies mais

importantes, a propagação por sementes pode ser considerada como o tipo predominante nas comunidades insulares sobre a rocha.

As Figuras 26 a 38 apresentam os eventos das fenofases das principais espécies insulares. Foram consideradas as proporções dos estados por unidade insular.

Panicum cyanescens (Figura 26) apresentou um padrão de dormência que correspondeu a uma regressão em sua cobertura no período seco. Nem todos os ápices apresentaram dormência completa. A recuperação da cobertura ocorreu a partir de ápices novos provindos de gemas da base e de gemas da parte aérea que atravessaram a seca. A floração ocorreu principalmente durante a época chuvosa estendendo-se até o início do período de seca, quando já ocorria frutificação. A síndrome de polinização é tipicamente anemófila. As sementes são ingeridas por pássaros pequenos, prováveis dispersores.

Em *Tillandsia araujei* - Bromeliaceae (Figura 27), os indivíduos são representados por grupos de ápices que não mostraram sinais de mudança na cobertura nem qualquer processo de dormência. A propagação vegetativa pode ocorrer através de ápices que se destacam da rocha e que ficam presos em irregularidades da superfície localizadas na vertente abaixo. A floração começa a ocorrer no período seco e apresenta seu pico em setembro. A polinização é predominantemente entomófila tendo sido observada ornitofilia. A maturação dos frutos ocorre durante o verão. A dispersão das sementes é anemocórica, ocorrendo ainda no período chuvoso em veranicos. Foi observado um grande número de plântulas desta espécie sobre a

rocha, sendo provavelmente a única capaz de instalação direta sobre a superfície.

Stevia hypericifolia - Asteraceae (Figura 28) apresentou uma variação na cobertura relacionada com um período de dormência entre os meses de junho a setembro. Durante o período seco, os meristemas se encontram junto ao órgão de resistência, que se constitui de raízes espessadas em disposição fasciculada. Apesar do geofitismo bem marcado, alguns indivíduos jovens não apresentaram dormência durante o período de junho a setembro, o que contribui para que sua cobertura nas ilhas não seja totalmente nula durante o período seco. A inflorescência é apical e a floração ocorre no final do período de chuvas, sendo seguida imediatamente pela senescência do ápice. A polinização é entomófila. A maturação e dispersão dos frutos pelo vento se dá durante o período seco. Na maior parte das unidades insulares a cobertura por esta espécie foi pequena, tanto pela área foliar quanto por sua ocorrência em indivíduos isolados, constituídos por grupos de ápices associados a um mesmo órgão subterrâneo. Foram freqüentemente observadas plântulas de *S.hypericifolia* nos locais mais úmidos, principalmente em manchas da briófita *Campylopus savannarum*.

Nothoscordum gracile - Liliaceae (Figura 29) apresentou um período de dormência bastante marcado, verificando-se um ciclo de desenvolvimento e regressão da parte aérea muito curto. O surgimento das folhas é seguido imediatamente pela floração. O período fértil teve início no final do período seco e indivíduos em flor eram encontrados

em grupos, através do período de chuvas. A maioria das plantas foi detectada já em floração. Os frutos se apresentavam maduros e as sementes eram liberadas por autocoria, com deiscência explosiva do fruto, em torno de um mês após a abertura da flor. Foram encontradas simultaneamente plantas em diversos estágios. Raramente eram observadas plantas em estágio vegetativo. Foi verificada reprodução vegetativa através de bulbilhos. A pequena abundância se deve à area foliar muito reduzida e ao pequeno número de folhas por indivíduo (2 a 3). Os indivíduos tendem a ocorrer agregados.

Dyckia pseudococcinea - Bromeliaceae (Figura 30) não apresentou sinais de dormência e nenhuma variação da área de cobertura. A inflorescência surgia lateralmente, sendo o ápice mantido em estado vegetativo. Foram observados indivíduos em flor durante todo o ano inclusive o período seco. A polinização era principalmente ornitófila e ocorria ocasionalmente entomofilia. Frutos maduros foram encontrados, igualmente, durante todo o período de observação. As sementes apresentavam alas e eram caracteristicamente dispersas pelo vento. Plântulas foram encontradas freqüentemente em locais mais úmidos, especialmente em meio a coberturas de *Campylopus savannarum*.

A variação na cobertura *de Tibouchina mosenii* - Melastomataceae (Figura 31) durante o ano caracteriza seu geofitismo. O órgão de dormência é uma raiz espessada . Indivíduos jovens ou ápices novos apresentaram uma duração um pouco maior do que ápices maduros. A floração se iniciou em fevereiro e a maturação dos frutos avançou o começo da estação seca. A polinização é feita principalmente por

abelhas. A ocupação do substrato depende completamente da dispersão por sementes a julgar pela ausência de ramificações ou fragmentação do órgão de reserva e a abundância de plântulas. Plantas jovens também apresentam orgão de reserva que eventualmente se encontra exposto quando a instalação ocorre em solo muito raso.

Axonopus barbigerus - Poaceae (Figura 32) não apresentou dormência evidente através de regressão na cobertura. Durante a estação seca foi observado um processo de senescência foliar aparente através da redução da seção verde do limbo. A floração começou em janeiro e apresentou um pico em fevereiro. Frutos maduros foram observados em março. As touceiras formadas por esta espécie não parecem expandir, o que indicaria uma forma de reprodução vegetativa pelos rizomas. Um grande número de plântulas é observado no início da estação chuvosa em locais muito úmidos. Foi observada a morte de uma proporção alta de touceiras no período seco de 1994. A sobrevivência de indivíduos jovens próximos às touceiras mortas indica um ciclo que ultrapassa o período de um ano relacionado à presença concomitante de um processo de senescência.

Anthurium sp.novae - Araceae (Figura 33) não apresentou variação sazonal da cobertura. A inflorescência surgia lateralmente, o que preservava o caráter vegetativo do ápice. A floração ocorreu em poucos indivíduos e se iniciou no período chuvoso. A estrutura floral e a infrutescência permaneciam na planta por um tempo prolongado, atravessando o período seco. Foi observada reprodução vegetativa por brotamento a partir do caule rastejante. Plântulas derivadas de

sementes foram observadas em meio às ilhas em rizomas de *Dyckia pseudococcinea*. A expansão de folhas novas ocorria rapidamente, sendo a senescência provavelmente relacionada ao acúmulo de danos nas folhas mais antigas e não a um processo de caducifolia.

Hippeastrum damazianum (Figura 34) apresentou a oscilação de maior amplitude na cobertura foliar. Em algumas unidades esta espécie é dominante ou co-dominante durante o período de expansão da parte aérea. A cobertura foliar sempre decresceu à zero nas unidades examinadas. No entanto, em locais úmidos ou com solo profundo, foram observadas plantas sem dormência ou com período de dormência muito curto. A dormência era observada em plantas jovens e em adultos. A floração ocorreu durante o período seco coincidindo com a regressão da estrutura vegetativa. Observou-se ocorrência de ornitofila, caracterizada pela visita de beija-flores. As sementes apresentavam expansões sugerindo dispersão anemocórica. Plântulas foram observadas raramente sendo freqüentes plantas jovens derivadas de propagação vegetativa por bulbilhos.

Tibouchina ursina (Figura 35) apresentou na maior parte das vezes, perenidade de folhas e ramos tendo sido observada caducifolia em alguns indivíduos. Ocorre raramente senescência do ramo. A variação na cobertura foi devida ao surgimento de novas folhas e ao aumento da área durante o período de chuvas. A floração ocorreu entre fevereiro e março seguindo-se a maturação dos frutos no período seco. *T.ursina* é entomófila, tendo sido observada melitofilia. O tamanho das sementes sugere a possibilidade de anemocoria. Não foram observadas plantas

jovens nem qualquer sinal de reprodução vegetativa. Havia um grande número de frutos abortados e/ou danificados por fungos.

Alstroemeria nemorosa (Figura 36) apresentou dormência e variação na cobertura associada ao geofitismo. Durante o período de dormência os meristemas se encontram em um órgão subterrâneo constituído por um rizoma associado a raízes tuberosas. O desenvolvimento da parte aérea iniciou-se no final do período seco, sendo o máximo de cobertura alcançado entre os meses de fevereiro e março quando se inicia a floração. A polinização é entomófila, tendo sido observada também ornitofilia. A maturação dos frutos se limita ao início do período seco e coincide com a senescência do ápice. A espécie é autocórica com deiscência explosiva (balística). Foram observadas plântulas, mas não se verificou brotamento a partir de partes do órgão subterrâneo ou qualquer tipo de reprodução vegetativa. *Epidendrum elongatum* (Figura 37) não apresentou variação notável na cobertura quando consideradas as unidades insulares em conjunto. As plantas eram representadas por ápices que se encontravam em estágios fenológicos diversos. A floração ocorreu durante todo o período de observação, sendo concomitante a formação de frutos, a liberação de sementes e o desenvolvimento de novos ápices. Foi observada uma maior proporção de frutos durante o período seco entre junho e agosto. A inflorescência é terminal, sendo a floração do ápice seguida por sua senescência. A duração do ápice é de aproximadamente de 1 ano no caso das unidades acompanhadas. A polinização é entomófila, principalmente por lepidópteros. A dispersão

das sementes é anemocórica. Foi observada reprodução vegetativa por propágulos na maior parte dos ápices que apresentavam senescência. A maior parte das plantas jovens parecia derivada de propágulos de adultos próximos. Não foram encontradas plântulas ou plantas jovens derivadas inequivocamente de sementes. Durante o período de seca de 1994 foi observada mortalidade de ápices em maior proporção.

Cuphea thymoides (Figura 38) se apresentava como arbusto de pequeno porte, com perenidade da parte aérea. A floração e a formação de frutos ocorreu durante todo o período de observação. A variação na cobertura se verificou pela morte de alguns indivíduos. O agente polinizador mais freqüente foi *Apis mellifera*. A maturação dos frutos e a liberação das sementes ocorria rapidamente sendo a dispersão por autocoria na forma de anemocoria balística (sensu PIJL, 1982). Foram observadas plântulas e plantas jovens em quase todas as unidades insulares. A morte esporádica de indivíduos na comunidade, durante o tempo de observação foi tomada como uma indicação de um ciclo de vida do tipo "perene de vida curta" (Sensu HARPER, 1977). Não foi identificado um processo de senescência, ocorrendo morte do indivíduo ainda com frutos e botões florais.

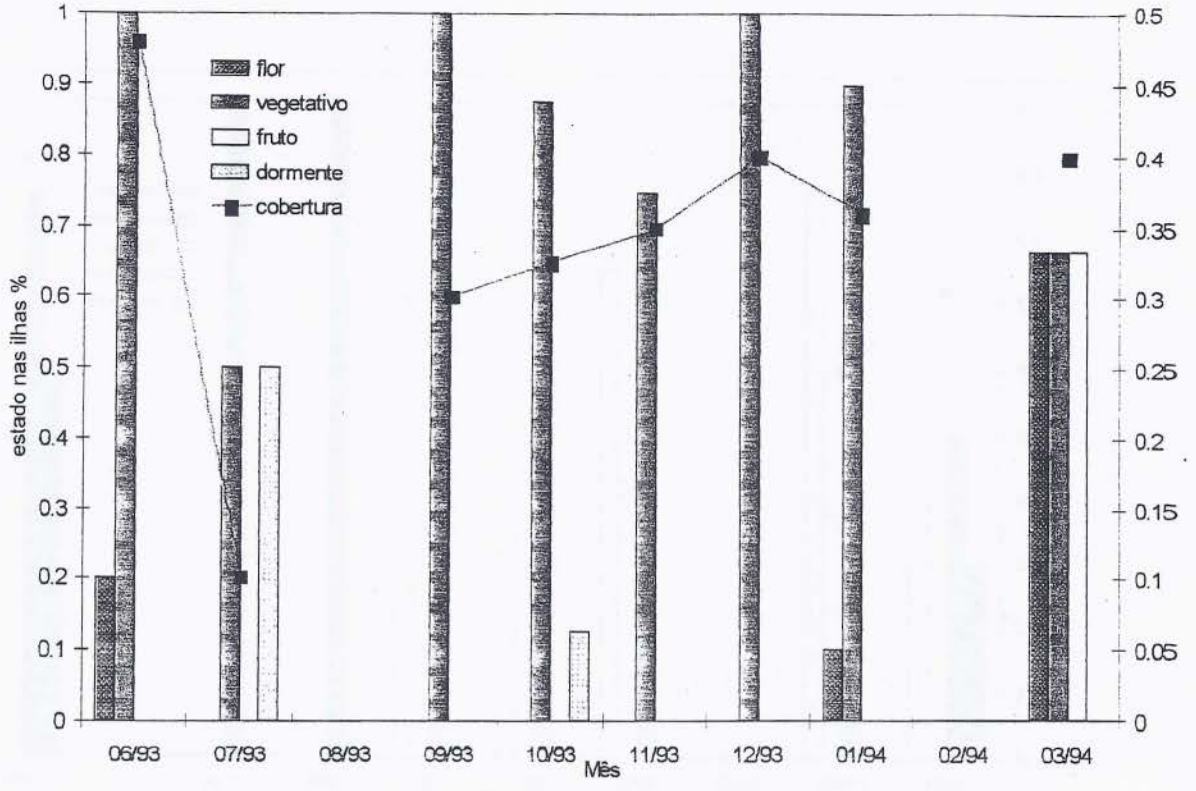


Figura 26 *Panicum cyanescens* - proporção da população nas ilhas em flor, estado vegetativo, fruto, dormente e expressa pelo valor de importância (eixo à direita) nas unidades insulares no período de junho de 1993 a março de 1994.

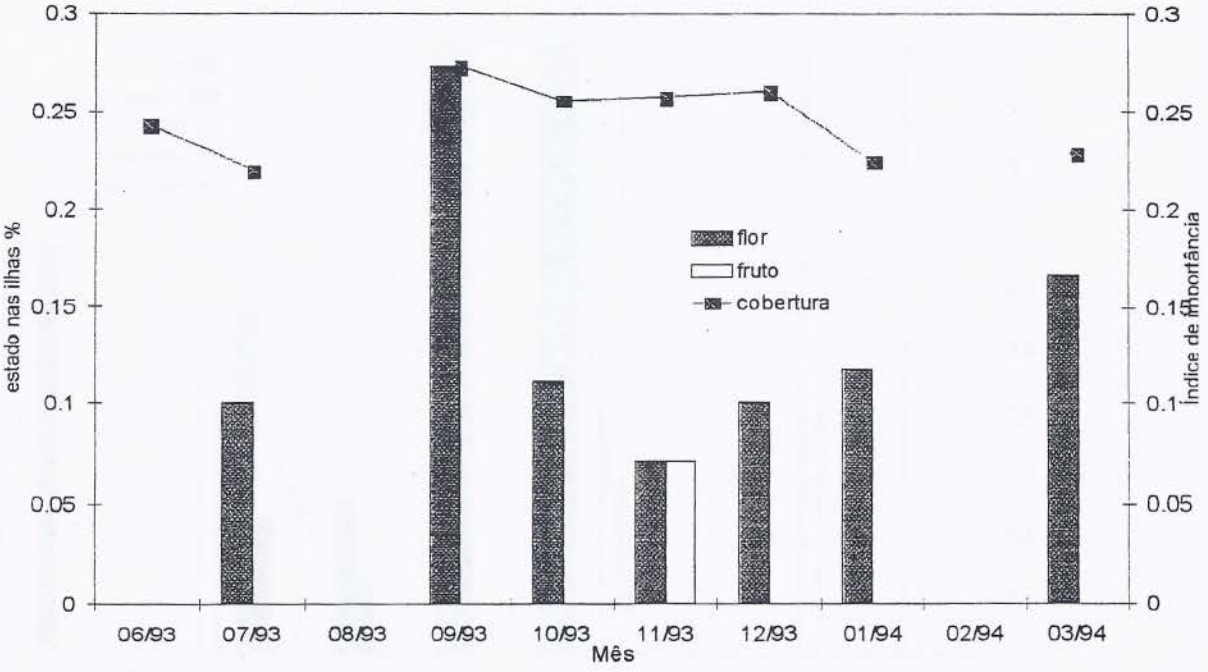


Figura 27 -*Tillandsia araujei* - proporção da população das ilhas em flor, fruto e cobertura expressa pelo valor de importância (eixo à direita) no período de junho de 1993 a março de 1994. A espécie não apresentou dormência, e haviam ápices vegetativos continuamente.

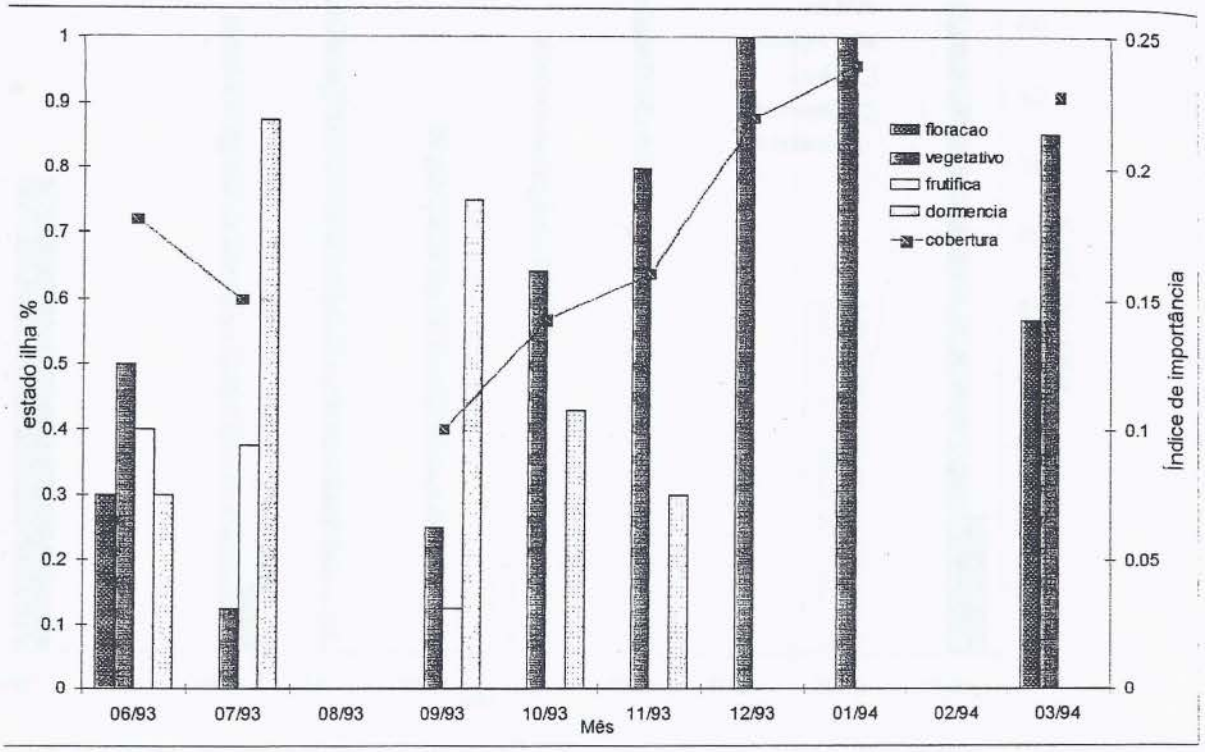


Figura 28 *Stevia hypericifolia* - proporção da população das ilhas em estados vegetativo, em floração, frutificação, dormência e cobertura expressa pelo valor de importância (eixo à direita) no período de junho de 1993 a março de 1994.

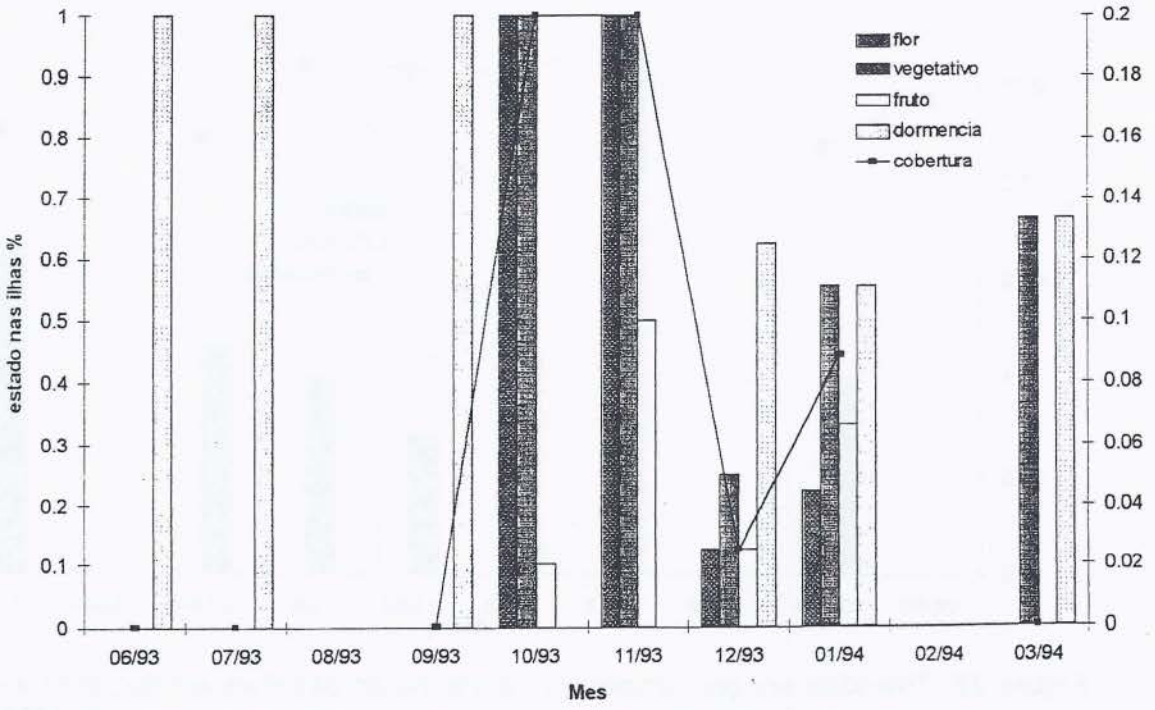


Figura 29 *Nothoscordum gracile* - proporção da população das ilhas em estados vegetativo, em floração, frutificação, dormência e cobertura expressa pelo valor de importância (eixo à direita) no período de junho de 1993 a março de 1994

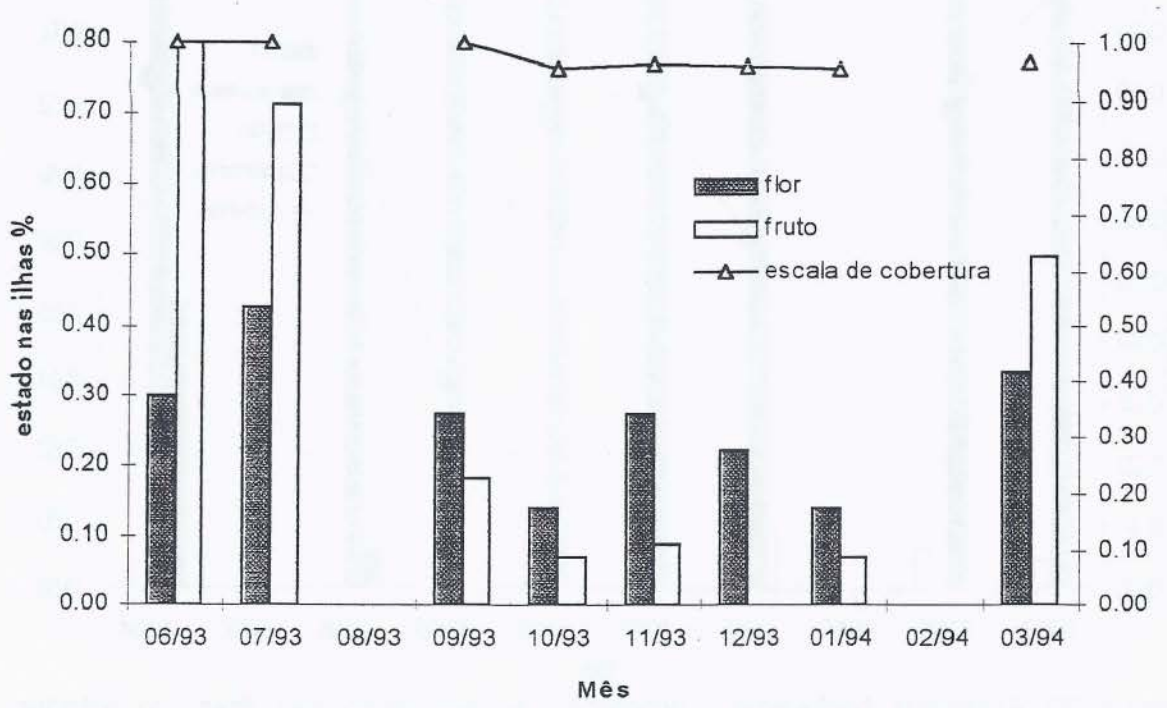


Figura 30 *Dyckia pseudococcinea* - proporção da população das ilhas em estado vegetativo, em floração e variação da cobertura expressa pelo valor de importância (eixo à direita) no período de junho de 1993 a março de 1994

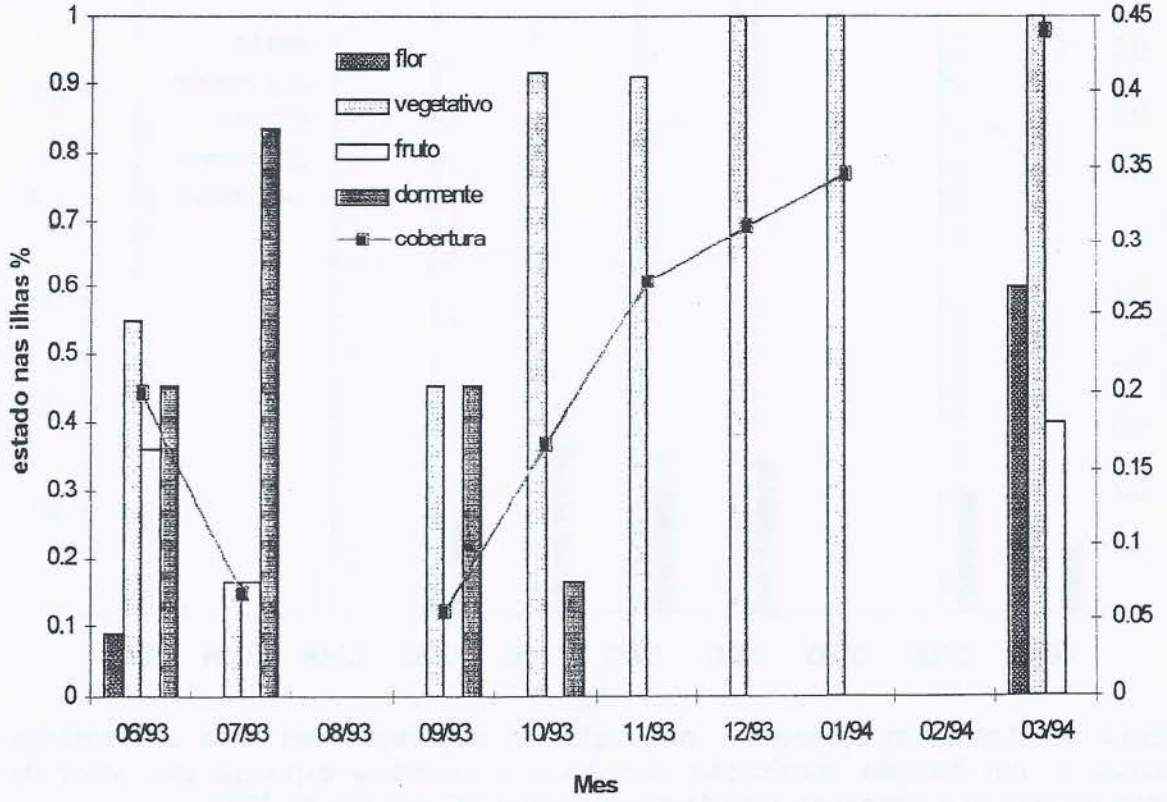


Figura 31 *Tibouchina mosenii* - proporção da população das ilhas em estados vegetativo, em floração, frutificação, dormência e cobertura expressa pelo valor de importância (eixo à direita) no período de junho de 1993 a março de 1994

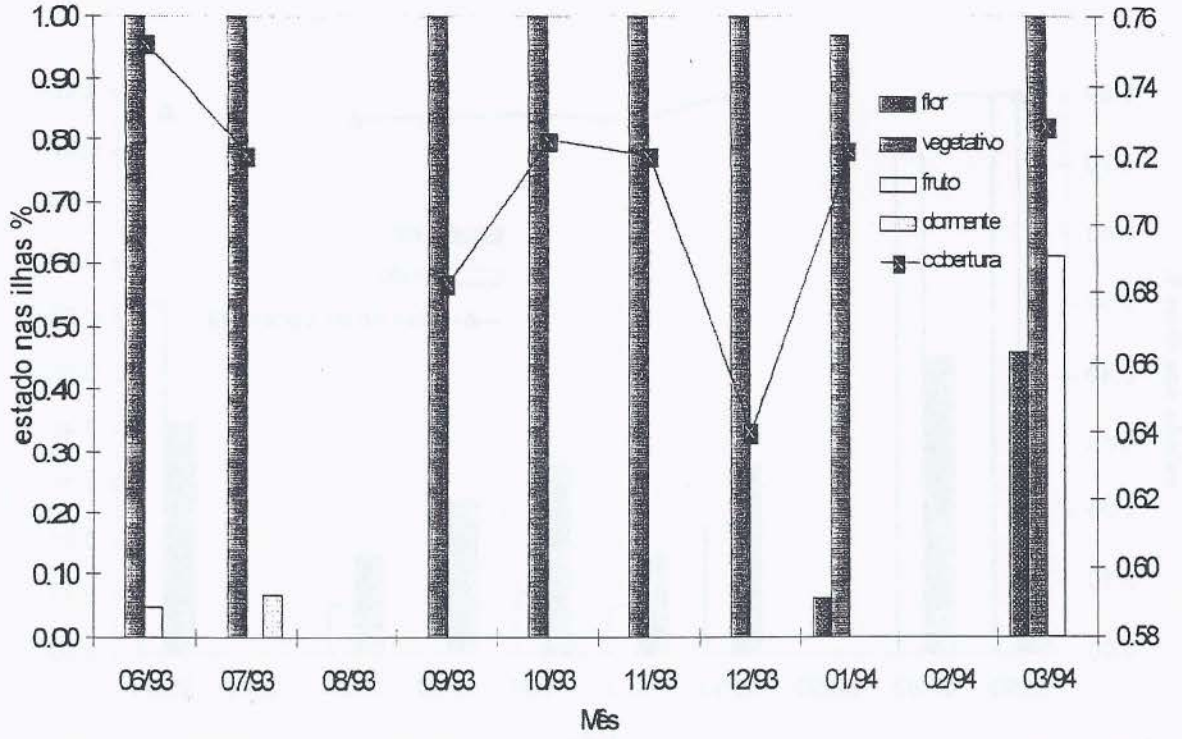


Figura 32 *Axonopus barbigerus* - proporção da população das ilhas em estados vegetativo, em floração, frutificação, dormência e cobertura expressa pelo valor de importância (eixo à direita) no período de junho de 1993 a março de 1994

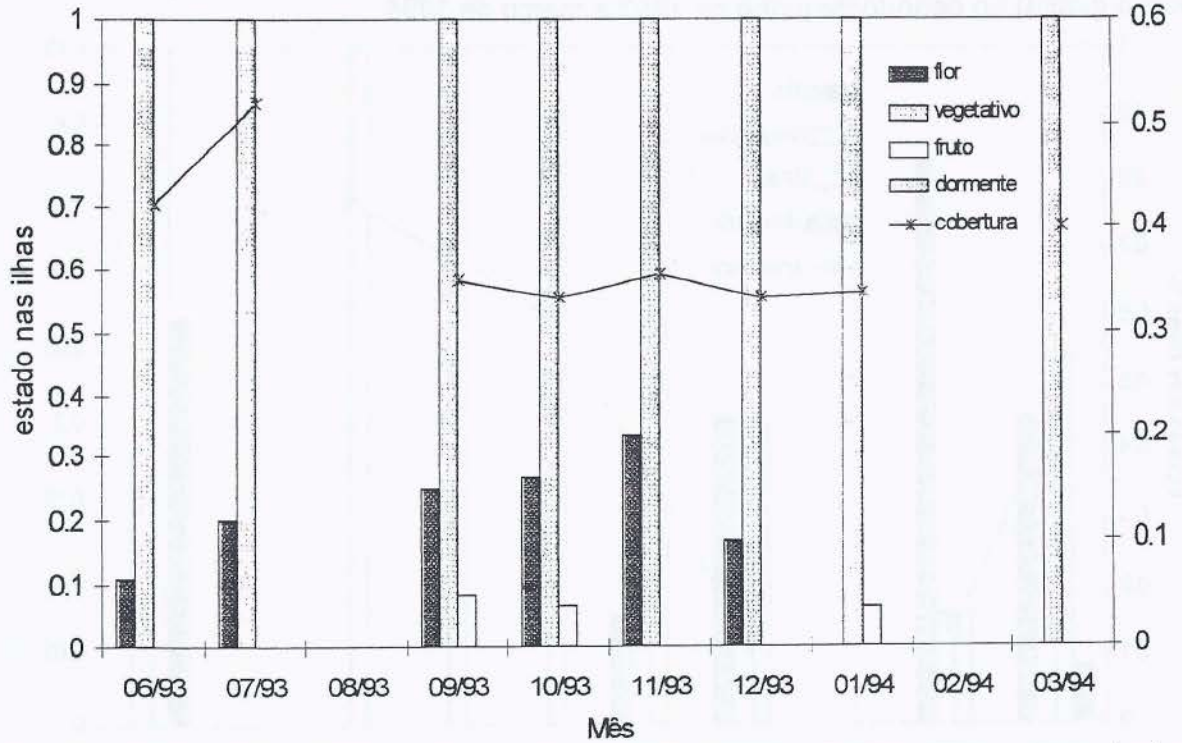


Figura 33 *Anthurium* sp.novae - proporção da população das ilhas em estados vegetativo, em floração, frutificação, dormência e cobertura expressa pelo valor de importância (eixo à direita) no período de junho de 1993 a março de 1994

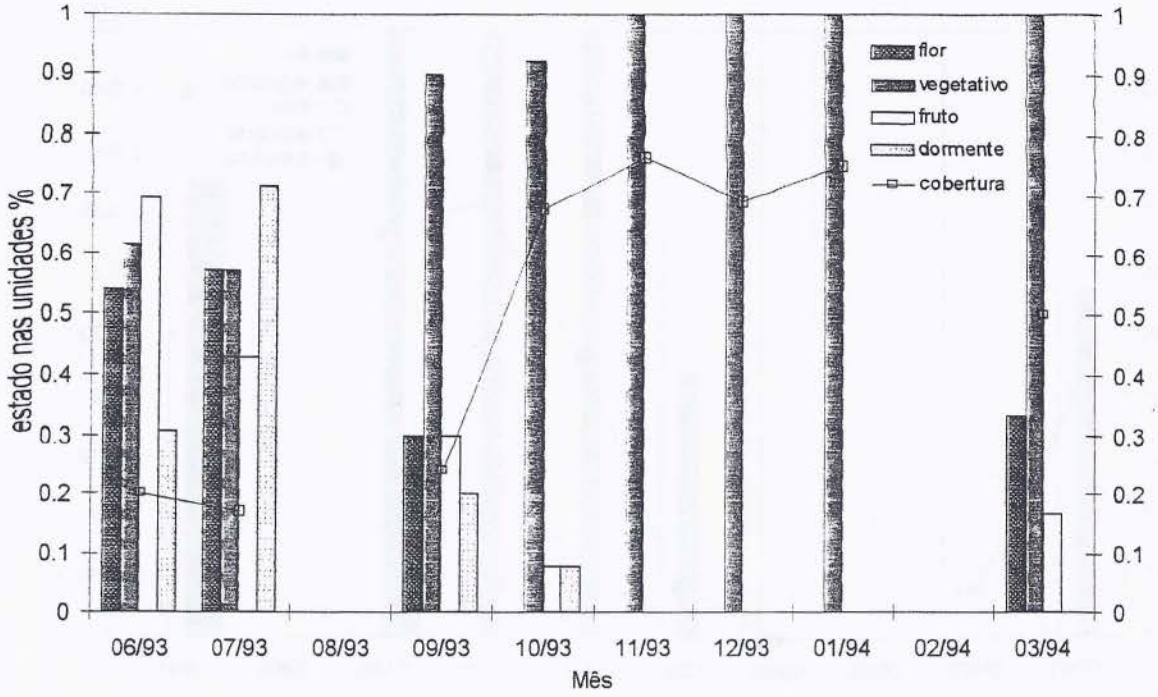


Figura 34 - *Hippeastrum damazianum* - proporção da população das ilhas em estados vegetativo, em floração, frutificação, dormência e cobertura expressa pelo valor de importância (eixo à direita) no período de junho de 1993 a março de 1994.

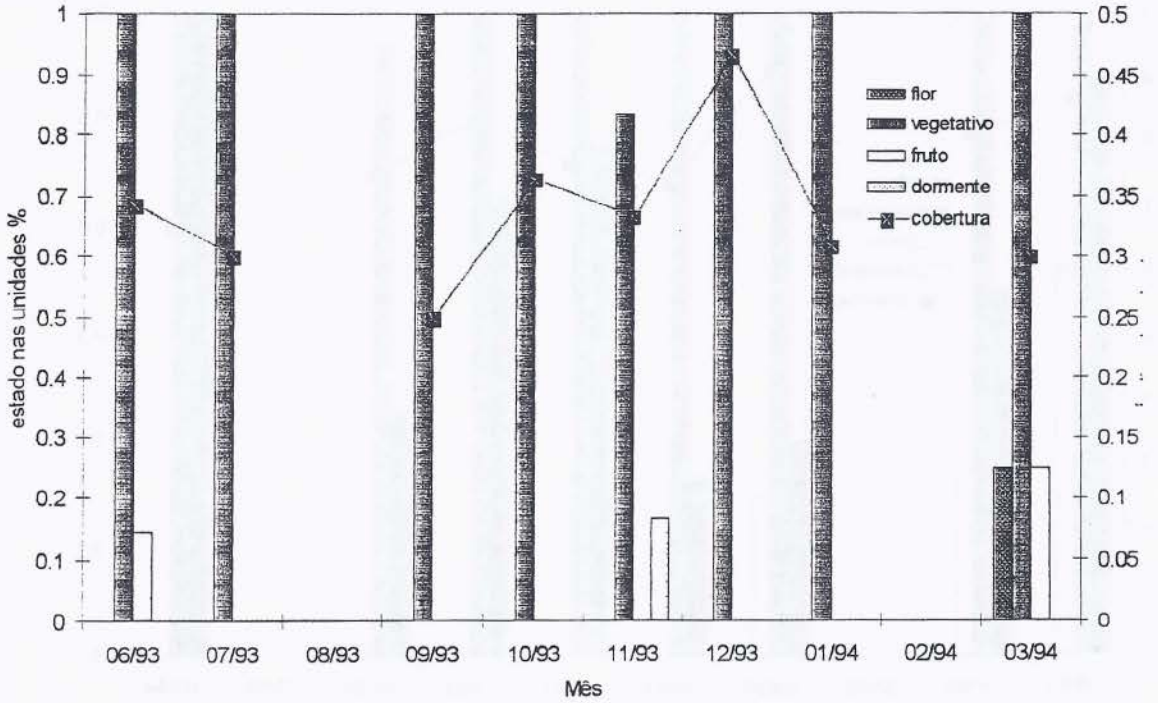


Figura 35 - *Tibouchina ursina* - proporção da população das ilhas em estados vegetativo, em floração, frutificação, dormência e cobertura expressa pelo valor de importância (eixo à direita) no período de junho de 1993 a março de 1994

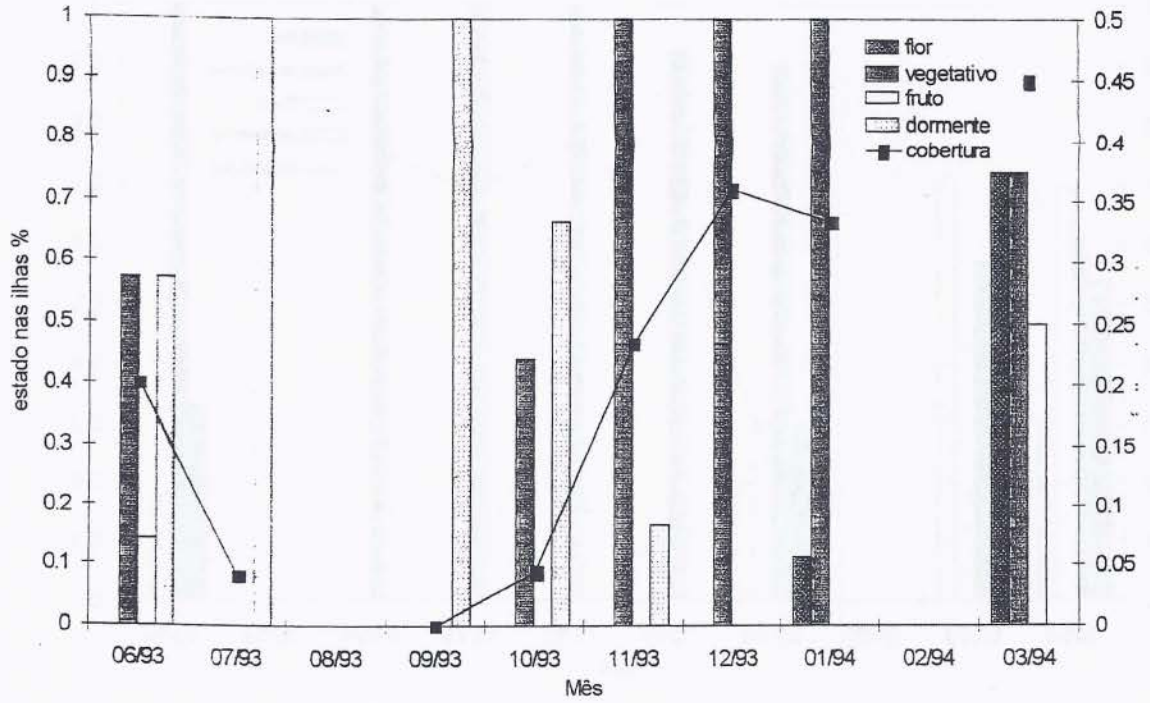


Figura 36 - *Alstroemeria nemorosa* - proporção da população das ilhas em estados vegetativo, em floração, frutificação, dormência e cobertura expressa pelo valor de importância (eixo à direita) no período de junho de 1993 a março de 1994

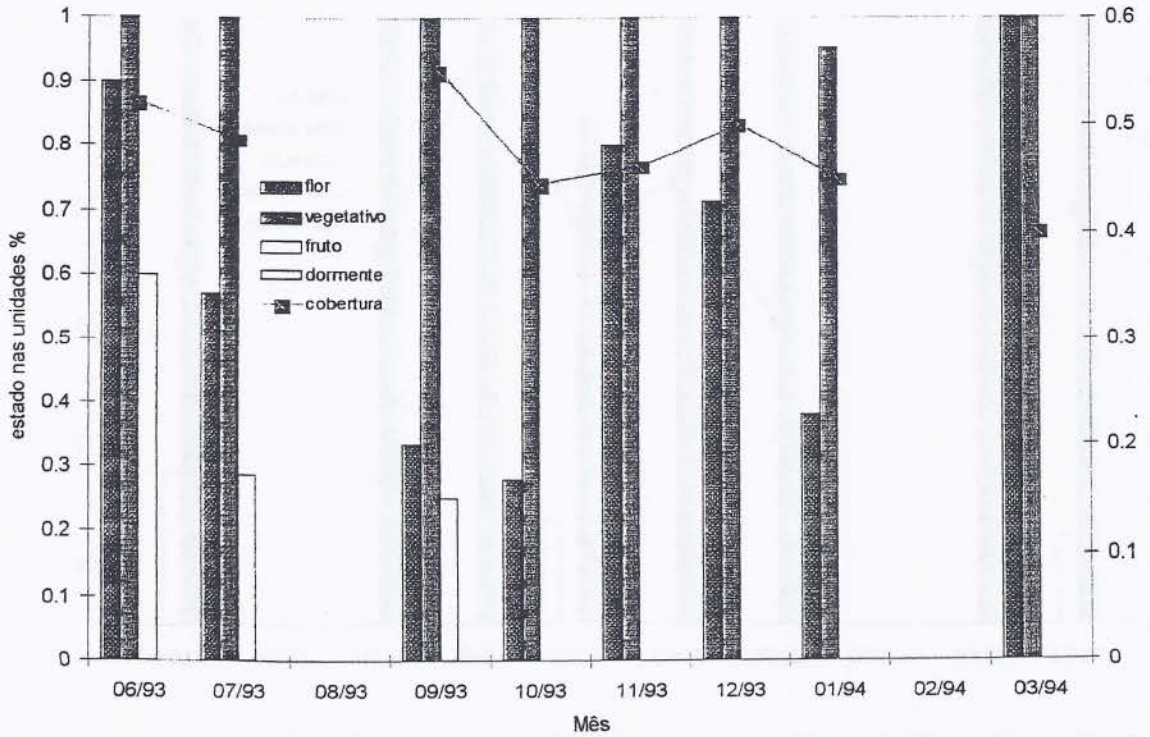


Figura 37 *Epidendrum elongatum* - proporção da população das ilhas em estados vegetativo, em floração, frutificação, dormência e cobertura expressa pelo valor de importância (eixo à direita) no período de junho de 1993 a março de 1994

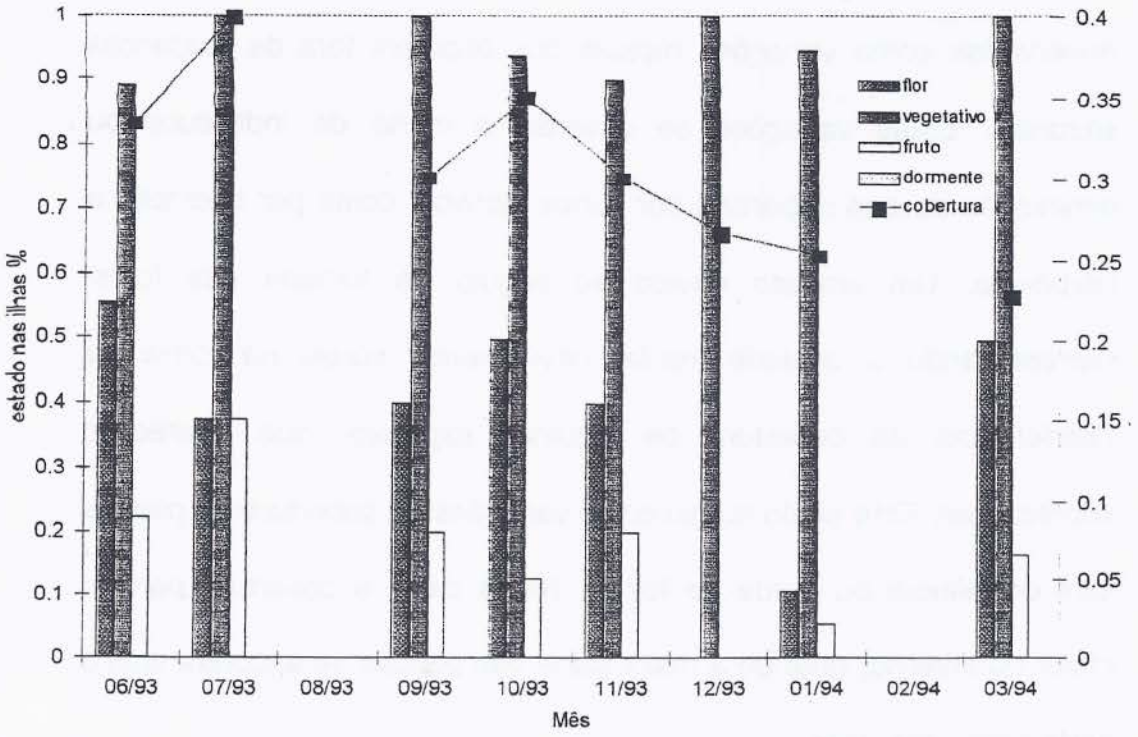


Figura 38 *Cuphea thymoides*- proporção da população das ilhas em estados vegetativo, em floração, frutificação, dormência e cobertura expressa pelo valor de importância (eixo à direita) no período de junho de 1993 a março de 1994

- Acompanhamento da cobertura por fotografias

As fotos da cobertura insular serviram a complementação do conhecimento da fenologia por observação e permitiram uma aproximação quantitativa melhor na identificação das mudanças. O método utilizado permitiu a avaliação apenas dos componentes mais importantes da cobertura, já que a resolução da foto não permitia um nível de detalhamento compatível com o tamanho de alguns indivíduos. Em geral, os padrões de variação da cobertura confirmaram o observado e permitiram preencher lacunas de observação de alguns meses.

A partir das análises de algumas unidades foram detectados padrões relacionados a variações cíclicas devidas ao geofitismo e à diminuição da cobertura de hemicriptófitas. Variações que

possivelmente não estão relacionadas a um processo cíclico, foram observadas como variações rápidas que ocorriam fora de mudanças sazonais. Estas variações se deveram à morte de indivíduos ou diminuição de sua cobertura por vários motivos, como por exemplo, a herbivoria. Um artefato devido ao ângulo de tomada das fotos, representando a unidade insular lateralmente, surgiu na forma de interferência da cobertura de algumas espécies, que apareciam sobrepostas. Este efeito surgiu como variações na cobertura de plantas sem dormência ou perda de folhas. Neste caso, a cobertura parecia maior no inverno, quando a maior parte das plantas se encontra com a parte aérea reduzida.

Análise da cobertura da unidade A4

A ilha A4 se apresentou constituída por 8 espécies estabelecidas numa área aproximada de 0.85 m^2. Esta área corresponde à classe 2 de tamanho insular. A variação na fisionomia da unidade correspondeu à uma cobertura mais diversa no verão (Figura 39, março de 1993) seguida de um retrocesso generalizado no período seco (Figura 39, julho de 1993). A recuperação da fisionomia era evidente em dezembro (Figura 39, dezembro de 1993).

Foram distinguidas 6 espécies com cobertura detectável pela análise da foto. A expressão da cobertura mais facilmente caracterizável foi aquela dada pela proporção de cada espécie no total. A maior parte da cobertura identificada é dada por *Dyckia pseudococcinea,* que alcança até 80% do total das espécies somadas e pode ser considerada como o próprio substrato da ilha. As diferenças mensais na cobertura de *D.pseudococcinea* (Figura 40) se devem principalmente à contração das rosetas pela inclinação das folhas.

Figura 39 Aspectos da variação sazonal da cobertura da unidade A4 entre os meses de março, julho e dezembro.

A amplitude de variação na cobertura foi relacionada principalmente ao desenvolvimento e regressão da parte aérea das

espécies geofíticas *Hippeastrum damazianum* e *Tibouchina mosenii* (Figura 41). Entre estas espécies ocorre uma distinção de fase no período de crescimento e dormência, verificando-se um período de latência maior em *T.mosenii.* A variação na área de *Axonopus barbigerus* se encontrava relacionada à senescência foliar, sendo o aumento na cobertura produzido por novas folhas. A variação da cobertura em *Epidendrum elongatum* foi devido ao processo de desenvolvimento, maturação e senescência de ápices durante o período. A variação na área de cobertura de *Anthurium* sp.novae foi devida a danos mecânicos (quebra) e expansão de folhas novas.

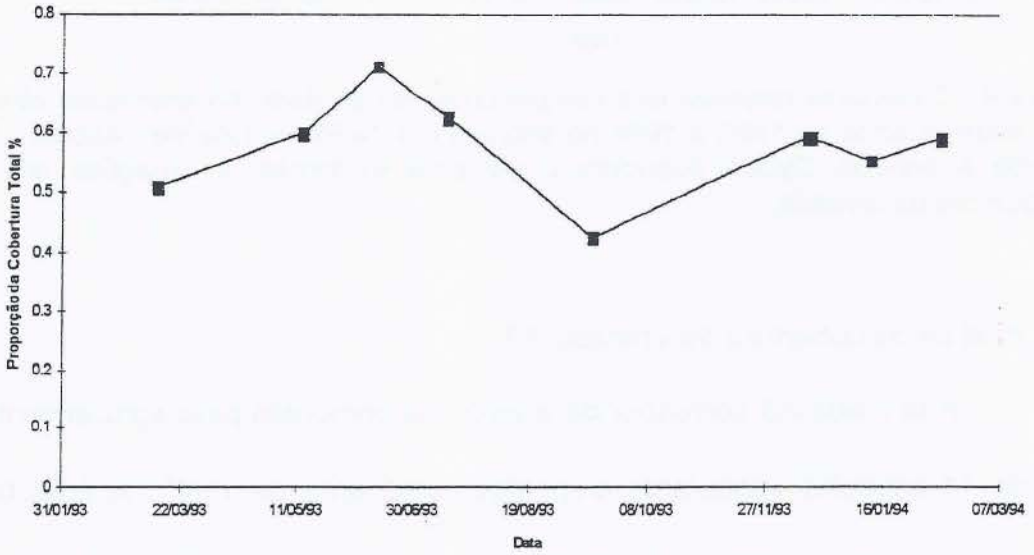


Figura 40 Cobertura de *Dyckia pseudococcinea* em relação ao total coberto na unidade insular A4 avaliada através de fotos digitalisadas, tomadas entre os anos de 1993 e 1994.

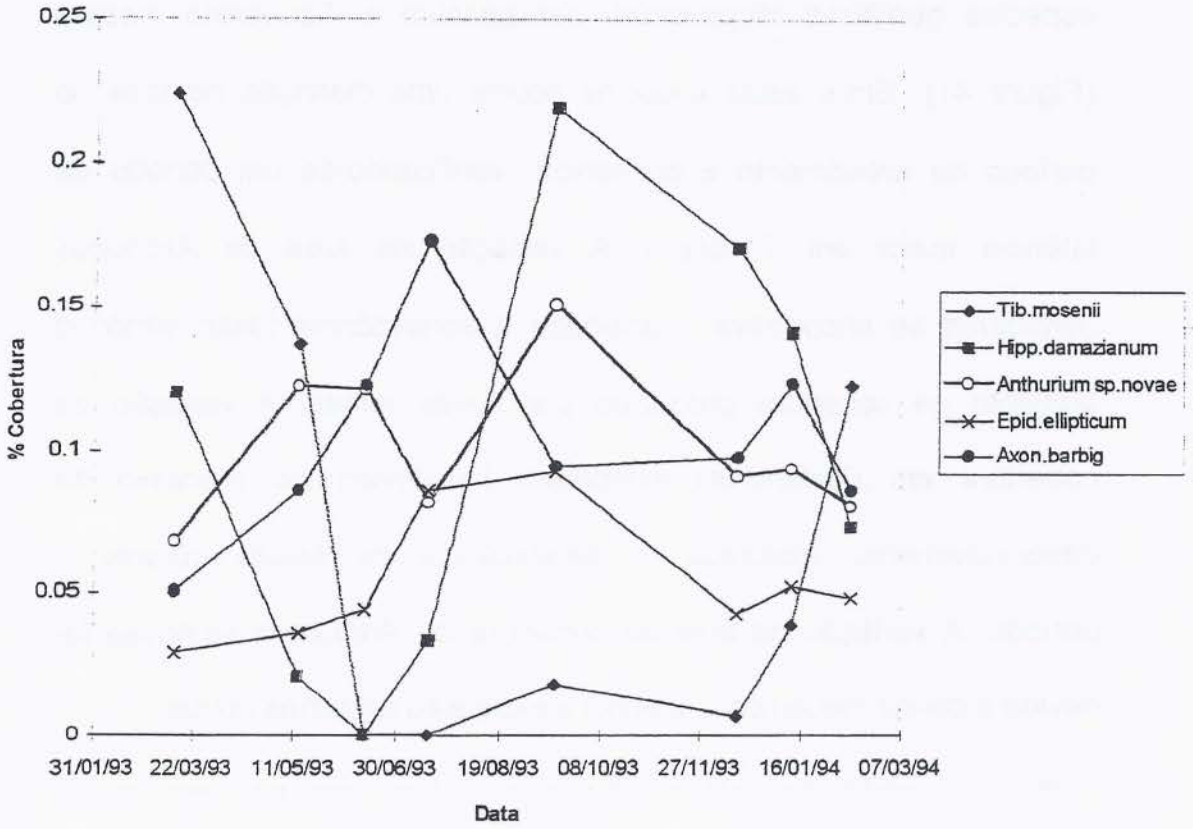


Figura 41 Coberturas relativas dos componentes da unidade A4 estimadas através de fotos entre os anos de 1993 e 1994 no afloramento da Pedra Grande - Atibaia - SP. Foi excluida a espécie *Dyckia pseudococcinea* para evidenciar a variações nos outros constituintes da unidade.

Análise da cobertura da unidade A3

A unidade A3 corresponde a uma ilha composta pelo agrupamento de 14 espécies vasculares dispostas numa área de 11m^2 . A área de cobertura da unidade corresponde à classe 5 de tamanho insular. A maior parte das espécies apresentou uma cobertura reduzida, exceto 8 componentes que foram distinguidos nas fotos e analisadas. *Dyckia pseudococcinea* e *Hippeastrum damazianum* foram os componentes com maiores coberturas em relação à área insular. *H.damazianum* alcançou a maior cobertura absoluta, correspondendo a 38% da área da unidade. *D.pseudococcinea* foi a maior cobertura relativa no período

de agôsto de 1993, alcançando 73% entre todos os componentes ativos durante o período seco.

Devido às diferenças nos valores absolutos de área de cobertura a variação durante o período foi melhor observada pelos valores padronizados em relação à máxima cobertura alcançada. As maiores amplitudes de variação corresponderam àquelas dos componentes geofíticos (Figura 42). As hemicriptófitas e as espécies com folhagem perene apresentaram variações (Figuras 43) que estão relacionadas à história dos indivíduos quanto ao crescimento de ápices e perda de folhas.

Verificou-se, entre as flutuações na área, um declínio na cobertura de *Axonopus barbigerus*. Esta redução na área de *A.barbigerus* foi acompanhada de mortalidade de grupos de ápices relacionada provavelmente à senescência da touceira.. O decréscimo na cobertura no período foi relacionado em sua maior parte ao acúmulo de danos em folhas e ápices.

As espécies geofíticas apresentaram amplitudes de variação semelhantes, diferindo, no entanto, no período de emergência e de declínio da parte aérea. *H.damazianum* apresentou desenvolvimento da parte aérea detectável no final da estação seca e sinais de declínio em dezembro, em pleno período chuvoso. A espécie de desenvolvimento mais tardio foi *Stevia hypericifolia*, que apresentou sua cobertura máxima no final do período chuvoso.

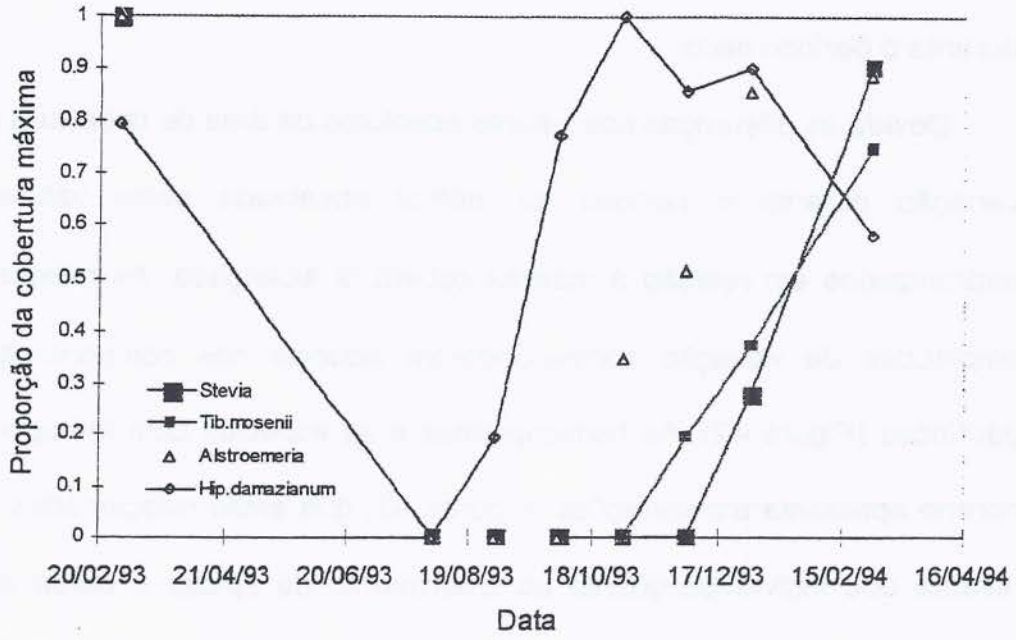


Figura 42 Cobertura das espécies geofíticas na ilha A3 analisada através de fotos e expressa como proporção da maior área relativa à unidade, alcançada durante o período entre março de 1993 e março de 1994.

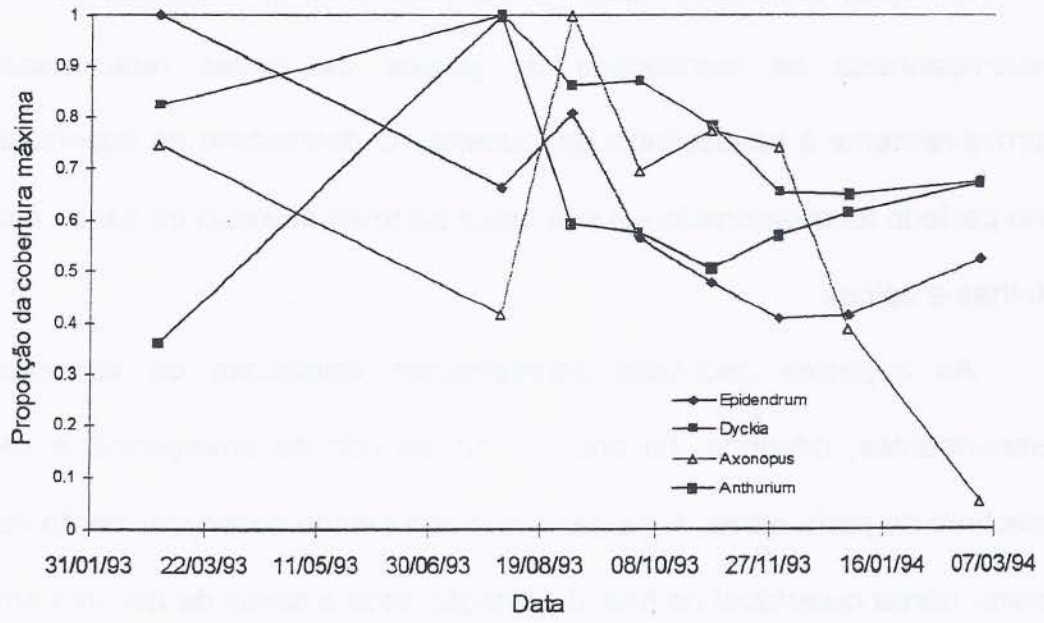


Figura 43 Cobertura da ilha A3 correspondente às espécies sem dormência durante a estação seca. Os valores de cobertura correspondem ao padronizado em relação ao maior alcançado durante o período de observação.

Análise da unidade C8

A unidade C8 consiste num agrupamento de 9 espécies de plantas vasculares em uma área de aproximadamente $6m^2$, correspondendo à classe 5 de tamanho insular. Esta unidade se caracterizou por possuir uma abundância mais equilibrada das espécies *Dyckia pseudococcinea, Hippeastrum damazianum* e *Axonopus barbigerus,* alcançando respectivamente 50 e 25% da cobertura da ilha. Cinco das espécies componentes apresentavam cobertura detectável pelas fotografias. Quatro espécies mostraram variações sazonais identificáveis na cobertura.

A variação na área ocupada por cada espécie foi caracterizada através da proporção da área total (Figura 44). Os componentes da unidade apresentaram o comportamento característico observado em outras ilhas. A variação na cobertura foi de maior amplitude nas espécies geofíticas e em *Axonopus barbigerus*. A amplitude da variação da cobertura de *A.barbigerus* foi a maior entre as unidades examinadas e se deveu à regressão das partes verdes durante o período seco e ao rebrotamento no final do inverno.

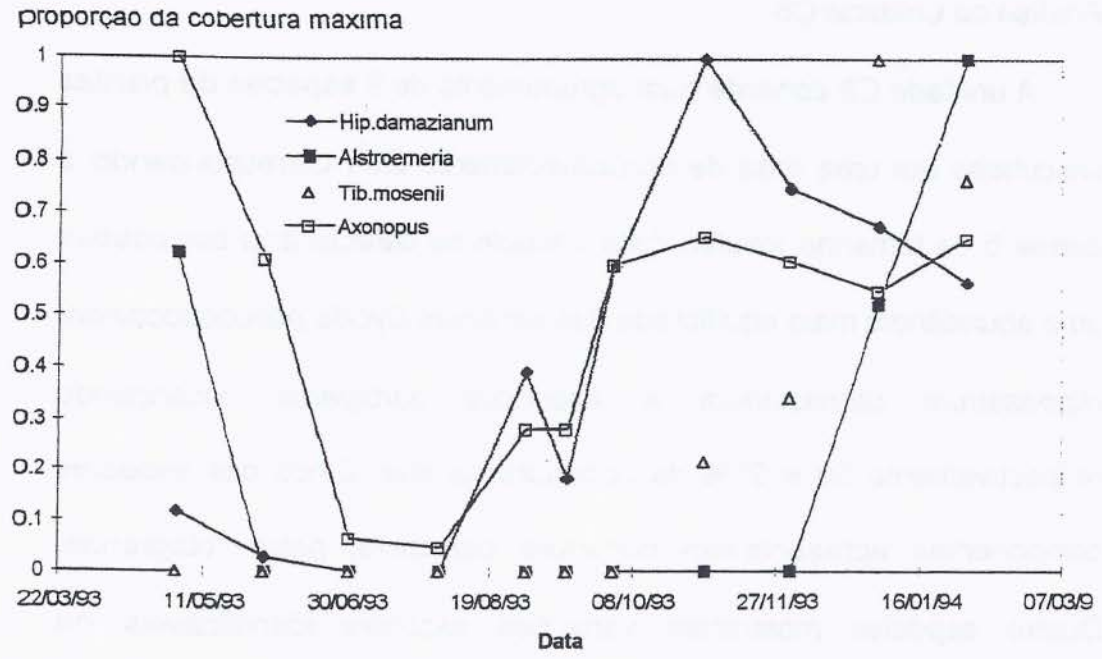


Figura 44 Variação da cobertura da espécies componentes da ilha C8 representada como proporção da cobertura máxima alcançada no período analisado por fotos.

Cobertura da Ilha C9

A unidade C9 correspondeu a um agrupamento de 9 espécies vasculares em 1.5m^2 correspondente à classe 3 de tamanho insular. A unidade é dominada por *D.pseudococcinea,* H.*damazianum* e *A.barbigerus,* seguidos em importância por *Panicum cyanescens* e *E.elongatum.* Alguns componentes desta unidade ocorrem instalados diretamente sobre áreas de rocha exposta como *Rhipsalis spinescens* e *Tillandsia araujei.*

O acompanhamento da cobertura permitiu verificar, como em outras unidades, que a maior parte da variação se devia às geófitas, neste caso *H.damazianum* e *Stevia hypericifolia* (Figura 45).

Uma peculiaridade do acompanhamento da cobertura da ilha D9 foi a observação de uma grande variação na amplitude da cobertura de gramíneas, *A.barbigerus* e *P.cyanescens* (Figura 46). O decréscimo da

área de *P.cyanescens* foi devido à mortalidade de ápices no início do período chuvoso. Verificou-se em *A.barbigerus* um decréscimo da cobertura após o final do período chuvoso (Figura 32). Parte das touceiras de *A.barbigerus* não apresentou rebrotamento, reduzindo a cobertura desta espécie após o período seco. Embora tenha sido documentado o desenvolvimento da cobertura de *R.spinescens,* sua área foi reduzida por dano nos cladódios devido à herbivoria, observada no início do período chuvoso (Figura 47). O comportamento da cobertura de *E.elongatum* foi relacionado ao crescimento e à senescência de ápices. Entre as espécies com folhagem perene (Figura 47), as variações observadas não apresentaram uma tendência predominante. Este foi o caso de *D.pseudococcinea* e *T.araujei* . Nesta última, a variação no início do acompanhamento foi devida a morte de um ápice por pisoteio.

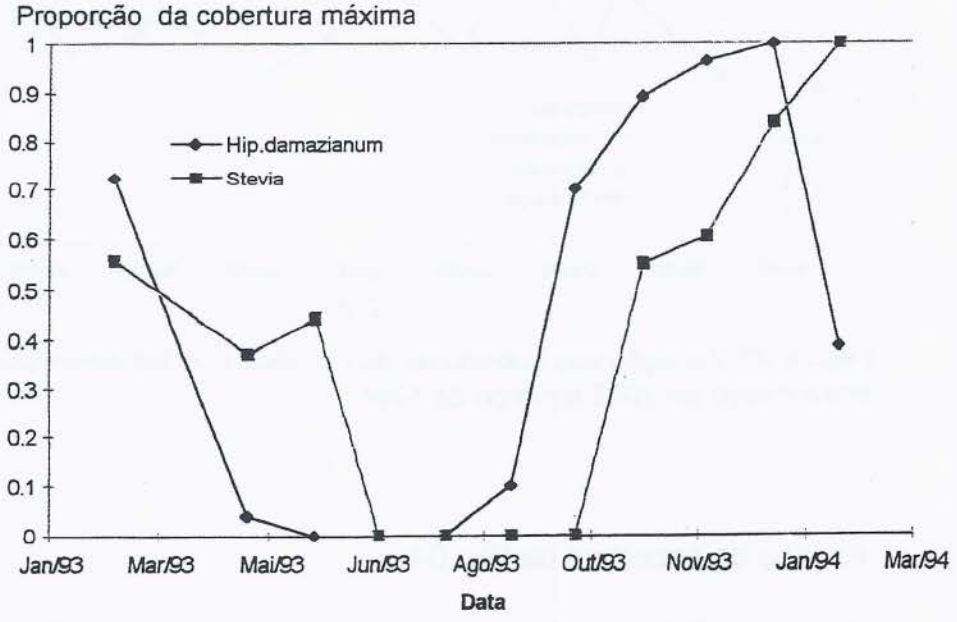


Figura 45 Variação nas coberturas dos componentes geofíticos da ilha C9 entre março de 1993 e março de 1994.

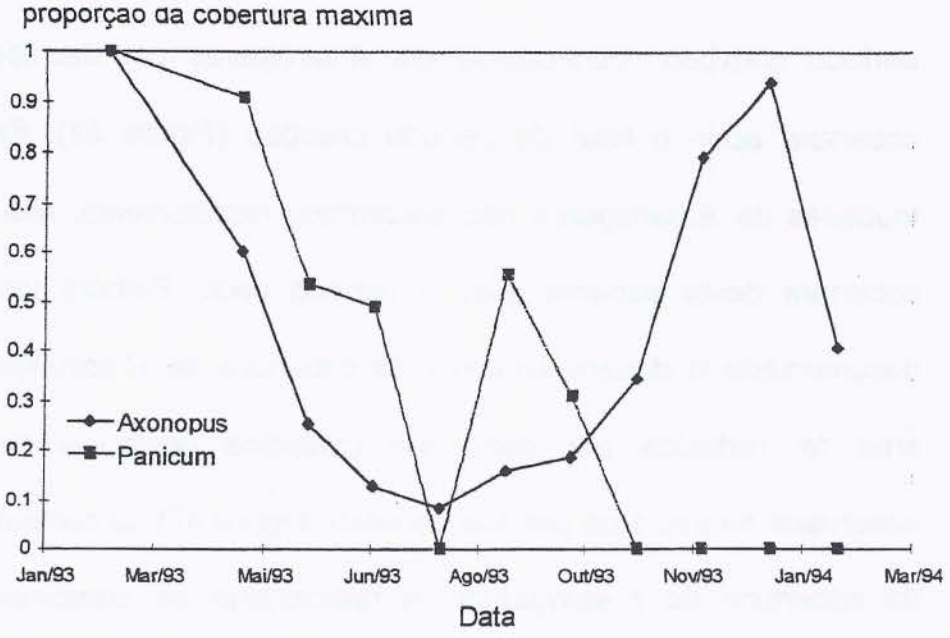


Figura 46 Variação nas coberturas das gramíneas *Axonopus barbigerus* e *Panicum cyanescens* na ilha C9.

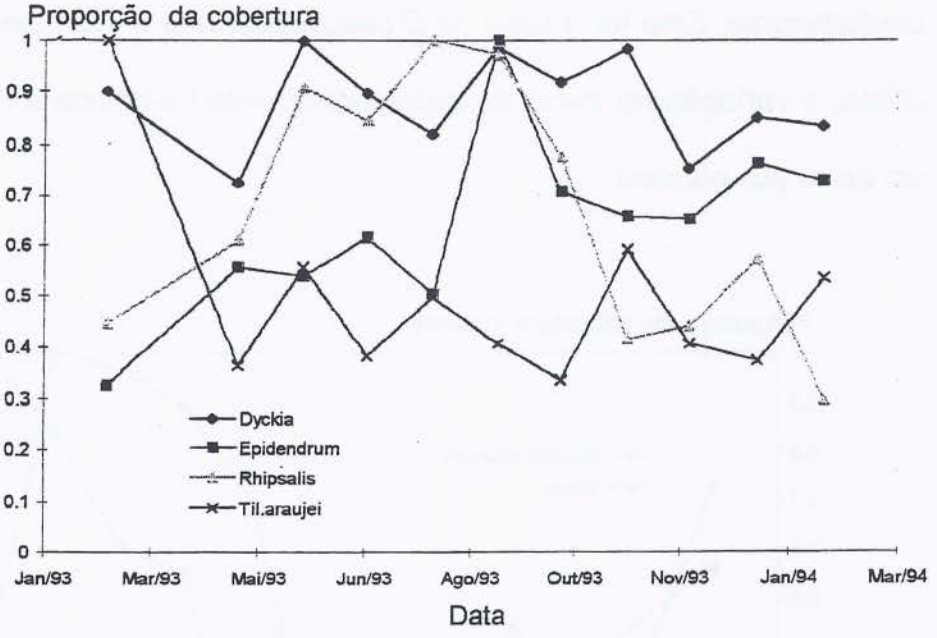


Figura 47 Variação nas coberturas das espécies de folhagem perene entre março de 1993 e março de 1994.

- Análise da cobertura da Ilha D4

A unidade D4 é uma Ilha da classe de tamanho 4, constituída por 8 espécies em uma área de $3m^2$. Cinco espécies foram distinguidas no

acompanhamento da cobertura da unidade através de fotos. As espécies examinadas correspondem ao grupo comum na maior parte das unidades: *Tibouchina mosenii*, *Dyckia pseudococcinea*, *Hippeastrum damazianum*, *Axonopus barbigerus* e *Cuphea thymoides*. A cobertura se apresentou dominada por H.*damazianum*, chegando a 30% da superfície da unidade no período de maior desenvolvimento.

A maior parte da variação é dada pelos componentes geofíticos como em outras unidades examinadas (Figura 48). No caso foi observado um deslocamento entre os períodos de início do brotamento de H.*damazianum* e de T.*mosenii,* que corresponde igualmente ao observado em outras unidades. As variações observadas em *A.barbigerus* (Figura 49) correspondem ao decréscimo da área devido à senescência foliar e a oscilações relacionadas com a mortalidade de touceiras.

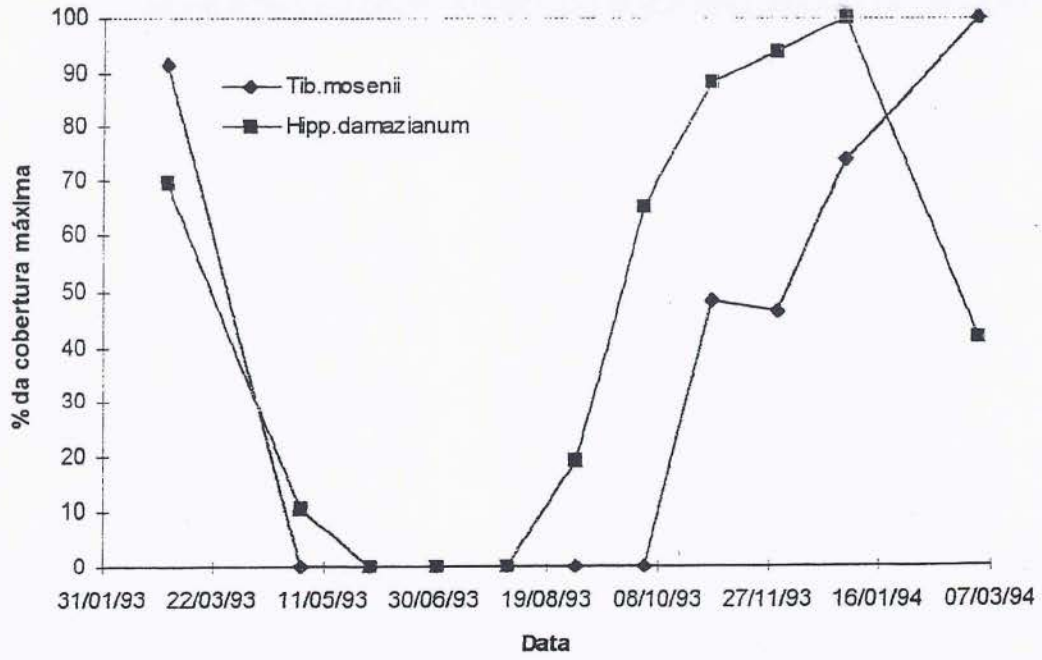


Figura 48 Variações nas coberturas das espécies geofíticas entre março de 1993 e março de 1994, *Tibouchina mosenii* e *Hippeastrum damazianum*.

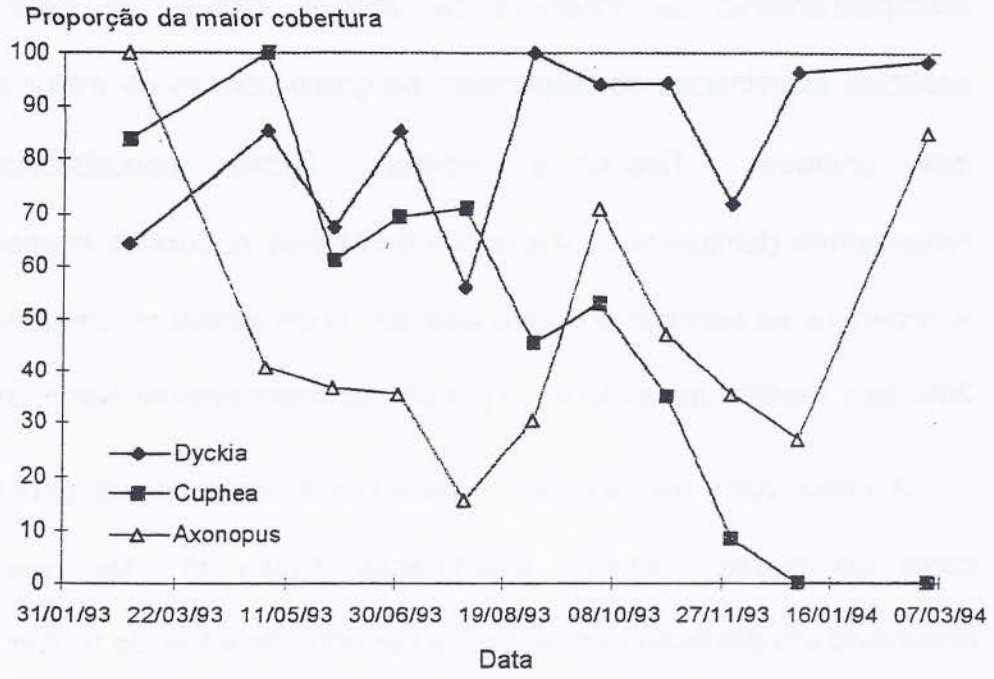


Figura 49 - Variações nas coberturas de espécies perenes na ilha D4 padronizada por espécie, em relação ao máximo pela área insular.

A variação observada em *D.pseudococcinea* não apresentou nenhuma tendência relacionada com consistência às variações sazonais. Em C.thymoides, o decréscimo da área se deveu à morte de alguns indivíduos, precedida por deterioração da parte aérea.

Discussão

Florística

O levantamento geral da vegetação associada com o afloramento rochoso mostrou uma composição na qual participam elementos de vários tipos de vegetação. Parte destes elementos corresponde a espécies encontradas nas comunidades vegetais vizinhas, aparentemente não influenciadas diretamente pelo afloramento rochoso. Entre as influências principais na composição estariam a altitude, a latitude e o caráter rupestre.

A flexibilidade do critério de inclusão das áreas que estariam sob influência do afloramento, permitiu a amostragem de espécies presentes em formações limítrofes. A maior riqueza do levantamento geral pode ter sido resultante da inclusão de ecótonos produzidos pelos gradientes de condições do ambiente entre a rocha nua e a vegetação vizinha.

Mesmo considerando o hábitat típico do afloramento rochoso como aquele delimitado por áreas de rocha exposta, verificam-se espécies relacionadas com outros tipos de vegetação. Asteraceae, a família com maior número de espécies incluiu em sua maior parte componentes característicos das formações vizinhas (*Symphyopappus* spp.) e de larga distribuição (todas as anuais), com exceção apenas para *Stevia hypericifolia*. Também comuns em outras comunidades são as plantas lenhosas que ocorrem em fendas na rocha apresentando hábito arbustivo, como *Tabebuia alba* e *Vitex polygama* entre outras

citadas como típicas de matas de altitude (MEIRA NETO et al., 1989). *Pseudobombax grandiflorum*, outra espécie encontrada em fendas, ocorre em diversos tipos de vegetação. Outras espécies arbustivas eram restritas a áreas de acúmulo de solo em depressões mais profundas e amplas da rocha. Esta distinção se dá provavelmente por serem as fendas e áreas de depressões maiores, sítios com substrato de profundidade considerável e com uma capacidade de preservar água que não se constitui numa situação típica do substrato rochoso. Outras espécies estavam relacionadas com áreas de condicionamento da drenagem da água da chuva ou de escoamento lento. Nestes pontos foram coletadas as espécies típicas de áreas úmidas e parte das espécies anuais que ocorrem sazonalmente em outros pontos, mais secos.

A maior uniformidade da composição e das condições do substrato foi observada nas formações em ilhas de solo em áreas de superfície rochosa contínua. Esta homogeneidade aparente estaria relacionada a uma menor variedade de habitats, o que resultaria num menor número de sítios, caracterizando nichos para espécies diferentes. Esta seria a característica responsável por serem as ilhas ocupadas por aproximadamente 50% das espécies encontradas entre todas as áreas.

As espécies mais freqüentes nas unidades insulares estavam presentes igualmente nos limites da vegetação vizinhas com a área estudada. A ocorrência destas espécies nas outras comunidades era restrita à borda imediata com a rocha. Esta peculiaridade evidencia os

efeitos do afloramento sobre as condições predominantes nas unidades insulares. Isto permite considerar as ilhas de solo como o padrão da vegetação típico do afloramento rochoso estudado.

Considerando o conjunto de espécies entre ilhas de solo e áreas limítrofes, são verificadas algumas espécies em comum com a vegetação de cerrado, a mata semi-decídua e outras áreas rupestres. Os componentes terofíticos são ruderais e, em sua maioria de larga distribuição. Em termos gerais, as espécies encontradas pertencem a formações abertas onde ocorre exposição plena, em solos rasos ou submetido à dessecação extrema.

As referências acerca das espécies associadas aos agrupamentos insulares indicam ocorrência associada principalmente a habitats rupestres e de altitude relevante. Entre as espécies mais importantes na cobertura das ilhas, *Dyckia pseudococcinea* e *Hippeastrum damazianum* ocorrem na Serra da Mantiqueira, Serra do Espinhaço e áreas associadas entre o sul de Minas Gerais e o estado do Paraná. *Axonopus barbigerus* é o componente mais freqüente que apresenta a distribuição mais ampla partindo do centro do continente até o norte da Argentina (RENVOIZE, 1984). As indicações dos especialistas e as consultas ao herbário permitem concluir que Serra da Mantiqueira é, a área de maior incidência das espécies mais importantes.

Os componentes secundários (quanto à cobertura) mais freqüentes nas unidades insulares apresentam ocorrência associada a formações abertas em afloramentos e áreas de altitude da Serra da

Mantiqueira e imediações até a área do Espinhaço. Entre estas espécies, *Anthurium* sp.novae, *Alstroemeria nemorosa* e *Tibouchina mosenii* estão restritos à região compreendendo a Mata Atlântica e a região da Mantiqueira no sul dos estados de Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo. *Tibouchina ursina* apresenta distribuição que inclui a região sul surgindo no Paraná e Santa Catarina. A distribuição de *Panicum cyanescens* da-se entre Venezuela e o sul do Brasil em locais úmidos, desde o nível do mar até altitudes maiores que 1000 metros.

Entre as espécies mais freqüentes a ocupar a superfície do afloramento rochoso, *Tillandsia araujei* apresenta uma distribuição restrita sendo referida principalmente para o Estado do Rio de Janeiro, e coletada em poucos locais no Estado de São Paulo (PEREIRA & PEREIRA, 1972). *T.streptocarpa*, que ocorre igualmente na superfície rochosa apresenta uma distribuição mais ampla e ocorre no hábitat epifítico em outras áreas (PEREIRA & PEREIRA op.cit).

Pitcairnia flammea var. *floccosa* é uma espécie importante na constituição de algumas comunidades insulares da Pedra Grande - Atibaia, especialmente em locais úmidos. Sua distribuição é associada com afloramentos rochosos bastante separados no território brasileiro, incluindo a região sudeste do Brasil e pontos separados na região nordeste (SMITH, 1974).

Epidendrum elongatum e *Clusia criuva,* duas espécies de ampla distribuição, são importantes na constituição de ilhas de solo. Estas espécies são elementos comuns em locais com peculiaridades edáficas, como pequena profundidade ou baixa capacidade de campo

como topos de morro e restingas arenosas (ARAÚJO & HENRIQUES, 1984). Outra espécie de ampla distribuição, freqüente nas unidades insulares foi *Nothoscordum gracile*.

Todas as espécies terofíticas estavam relacionadas com áreas de substrato com maior umidade e apresentavam larga distribuição. Este padrão se verificava mesmo em componentes que não eram comuns, como plantas invasoras nas imediações como *Galinsoga ciliata* e *Rhynchospora tenuis*.

O gêneros e algumas espécies de pteridófitas constituintes das ilhas são encontradas em afloramentos rochosos, principalmente em fendas e sob matacões e em cortes sombreados (CAMARGO, 1987). As espécies mais freqüentes apresentam ampla distribuição como *Rumohra adiantiformis* e *Huperzia reflexa,* ou estão restritas às regiões sudeste e sul do Brasil, como *Polypodium catharinae* e *Doryopteris crenulans*.

Comparações com outros levantamentos

A comparação direta da flora estritamente associada com o substrato rochoso com a de outros levantamentos é limitada pela falta de referências precisas dos habitats incluídos.

O levantamento florístico da mata semidecídua do Parque da Grota Funda (MEIRA-NETO et al., 1989) se refere à formação vegetal que estabelece limites com o afloramento rochoso da Pedra Grande. Esta proximidade resulta na coincidência de algumas espécies entre os dois levantamentos. As espécies em comum são, em sua maior parte,

aquelas relacionadas à inclusão das áreas limítrofes. Todas as espécies de microfanerófitas e nanofanerófitas que ocorriam em fendas e locais de solo mais profundo foram comuns a ambos levantamentos. Entre as espécies componentes da comunidade de ilhas de solo, apenas *Dyckia pseudococcinea* figurava em ambos estudos. A inclusão de *D.pseudococcinea* no levantamento da formação florestal se deveu a sua ocorrência em afloramentos em meio à mata semidecídua.

Embora corresponda à fisionomia predominante nos campos de altitude da região sudeste, estiveram ausentes os elementos indicadores destas formações citados por SAMPAIO (1938) como "campos alpinos". Entre estes é provavelmente mais significativa a ausência de espécies de Velloziaceae. As comparações com campos quartzíticos são difíceis por estes últimos consistirem num complexo de tipos de substrato. Considerando as várias fisionomias do campo rupestre de quartzito, encontram-se semelhanças na composição ao nível genérico e, algumas vezes específico como por *Axonopus barbigerus*, *Dyckia* sp, *Trembleya* sp. *Hippeastrum* sp., *Tibouchina ursina* etc. (VITTA, 1995). No entanto, esta semelhança tem valor limitado por se tratarem de componentes distribuídos entre diversas fisionomias do complexo do campo rupestre.

O levantamento de afloramentos rochosos de granito do litoral da região sudeste elaborado por MEIRELLES (1990) apresentou poucas coincidências com o estudado na Pedra Grande. Em relação à composição das ilhas de solo, as coincidências se limitaram a componentes pouco importantes na área e que possuiam distribuição

ampla como *Doryopteris collina* e *Anemia villosa*. A coincidência mais importante pela especificidade da relação com o hábitat é a presença de *Tillansia araujei* como espécie instalada diretamente sobre a rocha em ambos afloramentos. Entre as distinções mais importantes estão a expressão de Velloziaceae, Cyperaceae e Selaginellaceae nos afloramentos do litoral do Rio de Janeiro estudados por MEIRELLES (op.cit.). As prováveis causas desta distinção podem residir na altitude, nos afloramentos estudados no Rio de Janeiro e Minas Gerais a altitude máxima foi 1200 metros, e a latitude, Atibaia está localizada a sul dos afloramentos examinados.

A importância de *Dyckia pseudococcinea* no afloramento da Pedra Grande como elemento que define os grupos que constituem as unidades insulares, indica uma semelhança importante com a vegetação de afloramentos rochosos a sul do Estado de São Paulo, onde espécies deste gênero e outras bromeliáceas desempenham papel semelhante na cobertura dos afloramentos, entre elas *Dyckia encholirioides* (QUEIROZ, 1994). Espécies deste gênero ocorrem igualmente nos afloramentos de quartzito da Serra do Espinhaço (VITTA, 1995) sem, contudo, apresentar a importância observada no afloramento da Pedra Grande.

Comparações com afloramentos fora do território brasileiro e em outros continentes permitem observar relações ao nível de família apenas. A flora rupestre das Guianas e Bolívia (BARTHLOTT et al., 1993) diverge da encontrada neste trabalho principalmente pelo desempenho de espécies de Velloziaceae na ocupação do afloramento.

As características de distribuição e habitats típicos das espécies do afloramento rochoso realçaram o papel de três fatores no desenvolvimento das peculiaridades florísticas da vegetação. O primeiro seria o substrato rochoso, o segundo a altitude e o terceiro a existência de áreas brejosas. A incidência de espécies de larga distribuição e algumas ruderais, permite considerar o papel de fontes de perturbação e variações extremas nas condições do substrato como importantes em alguns locais e períodos.

Características da Comunidade

Formas de Vida

A composição de formas de vida apresentada no espectro biológico das Figuras 3 e 4 mostra uma importância relativamente maior de hemicriptófitas, nanofanerófitas, terófitas e geófitas. Esta proporção caracteriza uma fisionomia essencialmente campestre e é similar à encontrada em comunidades de climas temperados (MCLEAN &IVIMEY-COOK, 1973; CRAWLEY, 1986), exceto pela presença das classes de lianas e suculentas. A maior parte das nano e microfanerófitas foram incluídas pelo levantamento das áreas limítrofes, que consistem em ecótonos com formações florestais. A alta proporção de geófitas e terófitas se reflete nas mudanças de aspecto na fisionomia observadas durante o ano. A alta proporção de terófitas na composição total se deveu ao levantamento conjunto de áreas limítrofes à rocha.

A composição do espectro biológico das unidades insulares quando comparada com a do levantamento total, reflete o aspecto de maior especificidade da vegetação do afloramento. A predominância de hemicriptófitas é um atributo relacionado à fisionomia campestre. Correspondendo ao segundo lugar em número de espécies, a forma de vida geofítica foi a mais importantes em cobertura e, na maior parte das vezes em número de indivíduos. Entre as formas de vida complementares nas unidades insulares observou-se a importância de terófitas que eram, contudo, de pequena cobertura e se apresentavam

como componentes apenas durante o verão, quando haviam chuvas em abundância. As fanerófitas apareceram como importantes apenas por *Cuphea thymoides* (nanofanerófita) e *Clusia criuva* (microfanerófita). *C.criuva* é a fanerófita de maior importância pela cobertura e por definir a fisionomia das unidades insulares maiores. As caméfitas foram em geral espécies com baixa freqüência nas unidades insulares.

A composição em número de espécies por forma de vida não permite expressar a importância das classes pelo papel nas unidades insulares já que a proporção de cada uma na cobertura varia durante o ano. As geófitas definem os aspectos dinâmicos da fisionomia das unidades insulares enquanto as hemicriptófitas constituem estruturalmente as unidades.

As unidades menores são compostas por poucas espécies, em sua maior parte hemicriptófitas. Entre estas espécies se encontra *Tillandsia araujei*, cuja inclusão como hemicriptófita foi considerada pela disposição do meristema apical junto à superfície, permitindo uma comparação com outros espectros biológicos. A instalação em substrato desprovido de solo não é coerente com os aspectos atribuídos à hemicriptófitas na escala de formas-de-vida de Raunkiaer. Neste caso, a independência do solo para o estabelecimento permite considerar uma classe própria essencialmente semelhante à das epífitas. A denominação proposta seria a de **epilíticas**. Esta forma de vida inclui, além de *T.araujei* as espécies *T.streptocarpa*, *Maxillaria marginata* e *Rhipsalis spinescens* (considerado como caméfita para inclusão na escala de Raunkiaer modificada). Entre estas, *T.streptocarpa* apresenta

também a forma de vida epifítica. Espécies epilíticas pertenceriam a um pequeno número de famílias como Cactaceae (corresponderia a várias espécies de *Melocactus* e *Coleocephalocereus* spp. mencionadas por RIZZINI & MATTOS FILHO, 1992 além, de *Rhipsalis* spp.), Orchidaceae (*Brassavola* spp, *Maxillaria* spp e outras) e Bromeliaceae (MEIRELLES, 1990). A despeito de ocorrerem orquidáceas e algumas espécies de Cactaceae e Bromeliaceae na África, este tipo ecológico possui referências apenas em regiões neotropicais (BENNETT, 1991; DILLON, 1991).

Como fonte para comparação quanto à composição de formas-de-vida de áreas rupestres brasileiras dispõe-se apenas do trabalho de MEIRELLES (1990). Fora do continente sul-americano encontramos os estudos de florística e de características da comunidade vegetal dos afloramentos rochosos graníticos norte-americanos (MCVAUGH, 1943; WINTERRINGER & VESTAL, 1956; BURBANCK & PLATT, 1964; WYATT & FOWLER, 1977; BASKIN, 1995).

As comunidades vegetais de afloramentos graníticos litorâneos da região sudeste estudadas por MEIRELLES (1990) se assemelham à área da Pedra Grande pela fisionomia das ilhas de solo. O espectro biológico de ambas evidencia uma importância maior de hemicriptófitas, ressaltando o aspecto campestre. A distinção mais significativa é, provavelmente, a quase ausência de terófitas e de geófitas nas comunidades dos afloramentos do Rio de Janeiro e imediações. Esta diferença é aparente na ausência de mudanças sazonais na fisionomia da vegetação dos afloramentos litorâneos quando comparados com o

verificado na Pedra Grande. Mesmo as espécies geofíticas do litoral não apresentam manifestação evidente de dormência. Este aspecto refletiria a maior importância das variações sazonais na região da Pedra Grande. Entre as causas possíveis da maior influência de variações sazonais estaria a maior altitude da Pedra Grande, já que a pluviosidade não apresenta diferenças significativas (NIMER, 1979).

As referências a respeito da vegetação de afloramentos rochosos norte-americanos permitem identificar uma fisionomia semelhante em ilhas de solo e áreas de arbustos e árvores limitadas pela rocha. Entre as referências, o estudo das formações herbáceo - arbustivas em "glades" feito por BASKIN et al. (1995) permite uma comparação mais profunda. Nas áreas tratadas por estes autores, a composição de formas-de-vida mostra semelhanças com o afloramento da Pedra Grande pela maior proporção de hemicriptófitas e maior importância de terófitas e geófitas, em número de espécies. Tal coincidência permite identificar variações sazonais importantes em ambas formações. Levando-se em conta que a área estudada por Baskin se localiza em baixa altitude sob clima entre temperado e subtropical (lat. 37° N) e que a Pedra Grande está localizada em latitudes tropicais poderíamos atribuir a fisionomia verificada ao efeito da altitude, que associada à variação anual na pluviosidade criaria uma variação tão importante quanto à verificada sob um clima temperado. Outras áreas de afloramento no sudeste Norte-Americano, como as estudadas por WINTERRINGER & VESTAL (1956.) apresentaram fisionomia semelhante e agrupamentos insulares, as formas-de-vida

predominantes são hemicriptófitas e terófitas, estas últimas, associadas às variações sazonais de climas temperados.

Os afloramentos rochosos africanos estudados por HAMBLER (1964) apresentam em comum a vegetação em ilhas de solo dominada por hemicriptófitas, principalmente *Afrotrilepis pilosa*. Hambler identificou como componente importante as terófitas associadas ao ciclo de perturbação por fogo, no que foi chamado de "savana rochosa". A pequena variedade de formas de vida na vegetação associada ao afloramento estudado por Hambler constitui uma diferença importante do afloramento em Atibaia. A importância de bromeliáceas no afloramento da Pedra Grande permite sugerir que sua ausência no continente africano resulte numa menor riqueza e variedade de formas de vida capazes de explorar o substrato rochoso eficientemente.

Características da comunidade insular

As ilhas de solo estudadas estavam localizadas em declives dirigidos desde noroeste a oeste. Esta característica permite prever uma diferença no balanço de energia resultante da diminuição do tempo de recebimento de radiação solar direta na face oeste. Desta forma, o balanço de energia das unidades dirigidas a oeste resulta numa menor quantidade líquida de energia disponível para a evaporação. As áreas mais próximas dos declives a norte receberiam a maior quantidade de radiação nas condições de exposição predominantes no afloramento, sendo portanto as mais sujeitas à dessecação.

O levantamento das unidades insulares permitiu identificar a existência de um tamanho intermediário mais freqüente, razão pela qual a distribuição de classes mostrou uma representação maior da classe, correspondente a ilhas de área em torno de 7 m^2 , que representa o tamanho médio verificado entre todas as unidades medidas (Figura 5).

Freqüência nas unidades insulares

A proporção entre os valores de freqüência absoluta mostrou que a maior parte das espécies aparece em 1 a 15% das unidades insulares (Figura 7). Esta característica sugere uma heterogeneidade na composição dada por elementos raros. A existência de espécies com mais de 90% de ocorrência indica a existência de uma constituição básica da unidade insular.

O grupo correspondente aos primeiros postos de freqüência absoluta e de abundância inclui as espécies responsáveis pela estrutura insular e pelas características da fisionomia. Entre estas, as 12 espécies mais freqüentes permitem estabelecer o que seria a associação padrão do afloramento estudado. A ubiqüidade de *Hippeastrum damazianum* correspondia a sua presença em quase 100% das unidades examinadas ocorrendo em unidades insulares desde o menor tamanho examinado (com exceções de ilhas de *T.araujei* e *M. marginata*) até a unidade maior, quando então era restrita à borda. As espécies *A.barbigerus* e *E.elongatum*, em segundo e

terceiro postos, respectivamente, ocupavam a maior parte das unidades de tamanho intermediário. A maior freqüência destas espécies decorre provavelmente por serem estas unidades representadas em maior número no afloramento. O maior sucesso de *A.barbigerus* e *E.elongatum* na ocupação de áreas situadas em vários ângulos do declive provavelmente influiu no valor de freqüência, já que as espécies menos freqüentes eram aquelas restritas a direções determinadas entre noroeste e oeste.

Dyckia pseudococcinea apresentou um desempenho na freqüência equivalente ao de *E.elongatum*. A importância de *D.pseudococcinea* na fisionomia da face noroeste da rocha é contraposta à sua baixa expressão na face oeste, o que resultou numa freqüência global menor.

Um grupo de espécies constituído por *Tibouchina mosenii* e as briófitas, *Racocarpus fontinaloides* e *Campylopus savannarum* apresentou freqüências semelhantes em mais de 60% das unidades. Estas espécies constituem um conjunto associado à ilhas da face noroeste. As briófitas estão presentes na maior parte das unidades que se apresentam em declives menores na parte mais alta do afloramento, provavelmente por efeito de um escorrimento mais lento da água da chuva através da parte inferior das unidades.

Tibouchina mosenii é o arbusto mais freqüente na paisagem de ilhas de solo sendo, portanto um dos componentes mais facilmente distinguíveis nas unidades durante a estação chuvosa. Esta espécie, foi ausente em ilhas muito pequenas ou onde o substrato não apresentava

sítios protegidos, o que resultava na sua menor freqüência absoluta. Plântulas de T.*mosenii* são comuns em coberturas de *Campylopus savannarum*, o que pode sugerir uma freqüência associada, que deve ser esclarecida pela análise de agrupamento.

Tillandsia araujei, *Anthurium* sp.novae, *Alstroemeria nemorosa*, *Cuphea thymoides* e *Stevia hypericifolia* constituem um grupo de espécies com freqüência em torno de 50% das unidades, aparecendo de forma descontínua entre as ilhas. *T.araujei* corresponderia à espécie colonizadora do afloramento, por ser a única a ocupar a superfície rochosa diretamente. Se o critério de inclusão contemplasse ilhas com pelo menos uma espécie, *T.araujei* seria o elemento mais freqüente. *T.araujei* provavelmente não tolera a cobertura de outras espécies, sendo excluída dos pontos centrais das unidades, ocorrendo apenas nas bordas frontais ou a borda a norte ou nordeste (com menos sombra). A inclusão de ilhas com pelo menos 3 espécies envolve, portanto, a avaliação de unidades de onde *T.araujei* é normalmente excluída.

As demais espécies aparecem descontinuamente entre as unidades e apresentam alguns padrões de co-ocorrência. Estes componentes são mais freqüentes em ilhas de declives dirigidos a noroeste, acompanhando o agrupamento típico com *D.pseudococcinea*.

A importância das geófitas no afloramento se evidencia na espécie mais abundante e no fato de que 4 das nove espécies geofíticas se encontram em mais de 50% das unidades e 70% das geófitas se apresentam entre as 20 espécies com maior freqüência.

Esta característica, junto à abundância desta forma de vida, é a causa da variação sazonal da fisionomia do afloramento.

Cobertura e Freqüência

A maior parte das espécies apresentou um índice de importância entre 2 e 10% do valor máximo (que corresponderia à cobertura máxima unida à presença em todas as unidades) o que indica uma riqueza alta de espécies pouco freqüentes e de cobertura restrita na comunidade.

A participação de um grupo pequeno na formação básica das unidades insulares é confirmada pela coincidência de 11 entre as 12 espécies mais freqüentes e com maior índice de importância. Entre as quatro espécies com maiores índices de importância se verifica uma completa coincidência. A ordem quanto ao posto é alterada pela colocação de *Dyckia pseudococcinea* em segundo lugar em importância, antecedendo *Axonopus barbigerus*, a segunda mais importante em freqüência. A espécie com maior índice de importância é *Hippeastrum damazianum*, provavelmente por efeito da freqüência combinada a uma cobertura nas unidades entre 40 e 80% da área insular. A elevação no posto de *D.pseudococcinea* se deu pela cobertura próxima a 100% da área insular em mais de 50% das unidades onde aparecia.

A exclusão de *Stevia hypericifolia* e a adição de *Clusia criuva* entre as 12 espécies com maiores índices de importância correspondeu à passagem de *S.hypericifolia* do 12º posto em freqüência para 14º posto em índice de importância. Este decréscimo em *S.hypericifolia*

correspondeu a um aumento do posto de *C.criuva* por sua maior cobertura por indivíduo, valorizada pelo índice de importância.

Um grupo de espécies importante como componentes secundários obteve valor de importância em torno de 5. Este grupo corresponde a elementos com cobertura pequena e restritos quanto a direção do declive. Entre os componentes, *Panicum cyanescens*, *Rumohra adiantiformis*, *Polypodium catharinae* e *Tibouchina ursina* são importantes como espécies típicas de algumas unidades.

A partir da análise das freqüências e do valor de importância podemos distinguir um grupo de componentes que constituem um suporte comum na determinação da unidade insular. Estes componentes estão representados pelas espécies com maiores postos entre freqüência absoluta e valor de importância. Sobre estas espécies, que constituiriam parte do próprio substrato, ocorrem elementos de pequeno porte estritamente associados ao substrato insular. Outros elementos, mais raros, provavelmente estão associados a padrões de microhabitat específicos.

Expressão das espécies nas classes de tamanho insular

A maior parte das espécies mostrou um maior valor do índice de importância nas classes de tamanho insular correspondentes a ilhas médias e grandes. Parte deste padrão reflete a co-ocorrência das espécies que passa a ser mais expressiva ao se aumentar o espaço para estabelecimento.

Os padrões foram distinguidos através da distribuição nas classes extremas. A maior parte dos padrões distintivos se verificam pelas características de ocorrência entre as classes 1 e 3 e nas classes 7 e 8. Estas unidades consistem em habitats de condições relacionadas com extremos de exposição e dessecamento e sombreamento e umidade. A ocupação das ilhas menores exprime a habilidade de estabelecimento nas condições associadas à colonização do substrato rochoso. As ilhas das classes maiores correspondem ao produto das interações das espécies no processo de ocupação. Nestas unidades ocorre uma exclusão de componentes, cujo sucesso na ocupação do substrato depende de condições de exposição máxima.

Espécies de ilhas pequenas

Rhipsalis spinescens, *Tillandsia araujei*, *Polypodium catarinae* e *Rumohra adiantiformis* se distinguiram pelo valor de importância relativamente alto nas classes 1 e/ou 2. Isto os caracteriza como os componentes mais importantes na ocupação do extremo de condições que corresponde à ausência de substrato. *T.araujei* e *R.spinescens*, apresentaram um padrão de variação do valor de importância inverso em relação às demais espécies. Tal característica sugere um papel estrito de planta colonizadora do substrato rochoso e a presença de um processo de facilitação e substituição subseqüente. Por outro lado, *P.catarinae* e *R.adiantiformis* também apresentam um pico no valor de importância nas unidades intermediárias, podendo-se sugerir que o desempenho destas espécies pode ser favorecido também pelo tamanho insular (como em espécies de tamanhos insulares

intermediários) o que corresponderia à possibilidade de sua instalação ser acompanhada do desenvolvimento da unidade.

Peperomia reflexa apresentou um padrão no qual havia a distinção de dois picos de valor de abundância, um em ilhas da classe 2 e outro em unidades da classe mais alta, sugerindo a existência de combinações de fatores que podem favorecer o estabelecimento e desenvolvimento desta espécie em ambientes de cobertura distinta.

Espécies de tamanhos insulares intermediários

Dyckia pseudococcinea, *Hippeastrum damazianum*, *Stevia hypericifolia* e *Epidendrum elongatum* (Figura 10, nºs 17, 16, 14 e 7 respectivamente) apresentaram incidências expressivas em classes menores e uma importância progressivamente maior nas classes subseqüentes, ocorrendo em algumas, um decréscimo na classe maior. Estas espécies correspondem às mais freqüentes e com maior valor de importância. Tal coincidência permite sugerir que, além de constituir a própria estrutura, estas espécies estariam envolvidas num processo de ocupação da superfície rochosa, num processo de sucessão por facilitação (sensu CONNEL & SLATYER, 1977). O processo de adição determinaria uma exclusão a partir do ponto em que a pressão competitiva passasse a ter maior importância, resultando na diminuição da expressão relativa da espécie na classe maior, observada em alguns componentes.

O baixo desempenho relativo em classes de tamanho insular menores e a exclusão das classes maiores observada em *Pitcairnia flammea* e *Tibouchina mosenii* (Figura 10 gráficos nº 11 e 12) pode

estar relacionado a um favorecimento da cobertura pelo aumento da disponibilidade de substrato e uma baixa tolerância ao sombreamento, verificada pela presença de fanerófitas na classe maior.

Outras espécies importantes na constituição das unidades insulares como *Anthurium* sp.novae e *Cuphea thymoides,* além de *Axonopus barbigerus* apresentaram curvas de valores de importância nas unidades que refletem de forma predominante uma exclusão da maior classe de tamanho. Este padrão pode decorrer de uma intolerância ao sombreamento combinada a uma resistência intermediária a seca, já que estas espécies estão ausentes ou são inexpressivas nas menores classes de tamanho insular.

Espécies favorecidas pelo tamanho insular

Alstroemeria nemorosa, Nothoscordum gracile, Tibouchina ursina, Panicum cyanescens, Pelexia oestrifera, e Stevia hypericifolia apresentaram o maior valor de importância na classe de tamanho correspondente às maiores unidades. Este padrão sugere, no caso destas espécies de pequeno porte, uma tolerância ao sombreamento ou uma vantagem relativamente maior pela disponibilidade de substrato. O processo sugere uma resposta essencialmente dependente da qualidade do substrato. Nas unidades maiores, o efeito de sombreamento não é exercido durante todo o ano, já que parte dos arbustos é decídua. Isto torna a radiação disponível para espécies geofíticas de pequeno porte como *A.nemorosa, N.gracile, P.oestrifera* e *S.hypericifolia* explorarem durante algum período. Nestas ocasiões, a combinação de disponibilidade de água e radiação poderia compensar

uma maior ameaça de sombreamento. *Tibouchina ursina* é a única espécie de hábito arbustivo não geofítica que ocorre em proporções expressivas em unidades pequenas (classes 4 e 5).

Tamanho insular e *Hippeastrum damazianum*

Verifica-se uma uniformidade dos valores de importância de *Hippeastrum damazianum* entre as classes de tamanho insular, num padrão completamente distinto das outras espécies. Esta característica reflete uma capacidade de ocupação do substrato plenamente concordante com o posto em valor de freqüência e em valor de importância, obtido por H.*damazianum* na comunidade insular. Esta espécie constituiria parte do suporte estrutural da unidade insular, juntamente com *D.pseudococcinea,* sendo esta última um componente mais importante em unidades de tamanhos intermediário e grande.

As características de distribuição dos valores de importância entres as classes de tamanho de ilhas de solo mostraram que unidades muito pequenas e muito grandes apresentam condições limitantes para muitos dos componentes. A maior parte das espécies que exploram as ilhas a partir da classe 3 de tamanho apresentaram preferência proporcional ao aumento da área dentro de classes intermediárias. Este padrão sugere que a maior parte das espécies que utilizam as unidades de tamanho mediano são favorecidas pelo acréscimo na área até sua ocupação por outro grupo de espécies, favorecido pela disponibilidade de uma área suficientemente grande para o estabelecimento. Esta situação corresponderia à resultante de um processo de colonização

com estágios onde ocorre reposição de alguns componentes. Estes estágios seriam distinguidos na transição das ilhas de classes 1 e 2 para a classe 3 e, no caso dos tamanhos maiores, uma mudança entre as classes 6 e 8.

Riqueza, diversidade e equabilidade

Riqueza e área insular

A relação obtida entre área e riqueza correspondeu à função potência característica considerada em um grande número de análises de outras formações insulares e considerada apropriada para a relação por vários autores, desde ARRHENIUS (1921 apud WILLIAMS, 1944) e reiterada por PRESTON (1960, 1962, 1962b) e amplamente utilizada por MACARTHUR & WILSON (1963). Muitos trabalhos consideram limitações para sua aplicação correta e interpretação. A validade da relação obtida neste trabalho é determinada pela conformação do método com várias premissas estabelecidas, como exigência para a elaboração do modelo empírico. Uma premissa importante obedecida aqui, deriva de ter sido a relação logS/logA estabelecida a partir do coeficiente de determinação (r^2), não tendo sido cogitada prioritariamente, o que concorda com uma exigência importante de CONNOR & MCCOY (1979). Além dessa característica, a variável independente (a área), foi estabelecida a partir de unidades insulares delimitadas naturalmente, diminuindo substancialmente o erro sobre os coeficientes linear e angular apresentados. Estas características

concordam com as objeções mais importantes mencionadas por LOEHLE (1990) e consideradas como fonte de erros por CONNOR e MCCOY (1979).

O coeficiente de determinação obtido pela transformação da área no seu logaritmo natural foi próximo ao obtido pela transformação logS/logA. Contudo a diferença corresponde a mais do que 5% do maior valor, o que permite estabelecer a escolha da função potência com certa segurança (CONNOR & MCCOY ,1979).

Parâmetros da curva S-A

O parâmetro z, correspondente ao coeficiente angular da curva projetada, apresentou o valor de 0.29. Este valor situa-se portanto, dentro do intervalo de 0.2 a 0.4, considerado como padrão nas formações insulares típicas, principalmente referente à riqueza de vegetais.

A interpretação dos coeficientes da curva S-A já recebeu uma grande quantidade de especulação, sendo seu uso na determinação de áreas para conservação e na comparação sistemática com outras formações insulares, desaconselhado por GILBERT (1980) e invalidado por COLEMAN et al. (1982) pela impossibilidade de se projetar um nível de significância para avaliar padrões de variação dos valores. O coeficiente linear aproximado de 7, por exemplo, estaria relacionado com a riqueza relativamente alta se comparada com a área insular. O que equivale a concluir um alto efeito da área insular sobre a riqueza.

Hipóteses sobre a relação S - A

A relação entre riqueza e área nas ilhas de solo estudadas, não permite, por si mesma, rejeitar quaisquer das principais hipóteses consideradas sobre o efeito da insularidade. A curva se adequa à hipótese do equilíbrio de colonização e extinção de MACARTHUR & WILSON (1963). Esta relação não permite rejeitar igualmente a de diversidade de habitats de WILLIAMS (1943). Contudo, a relação obtida não rejeita igualmente a hipótese nula de amostragem passiva de COLEMAN et al. (1982).

A interpretação direta da curva obtida (per se), sem o auxílio das demais evidências conforma com a hipótese de equilíbrio de MACARTHUR & WILSON (1963). O aspecto adquirido seria obtido considerando-se a fonte de propágulos como uma "chuva" de espécies colonizadoras disponíveis a todas as unidades. Neste caso, não há efeito da distância da fonte de propágulos e o equilíbrio poderia se dar pelos padrões de colonização e extinção das espécies nas ilhas de solo. O valor do parâmetro z concorda com a predição de equilíbrio. Os coeficientes C e z são comparáveis ao obtido por KILBURN, 1966 (apud GILBERT, 1980) em formações vegetais (Tabela 3). Contudo, conforme acentuado por GILBERT (1980), a semelhança da curva S-A não permite por si mesma corroborar a hipótese de equilíbrio.

A premissa estabelecida pelo mecanismo de colonização e de extinção permite rejeitar a teoria do equilíbrio, no caso das ilhas de solo ao verificarmos a total ausência de conjuntos de plantas com espécies

diferentes nas ilhas menores. Ao observarmos a distribuição dos componentes insulares através das características de distribuição típicas das espécies apresentadas nos gráficos da Figura 10 e mais a seguir no resultado da ordenação apresentado na Figura 20, verifica-se que as ilhas menores apresentam composição única. Esta restrição na composição não permite discriminar a relação entre área e riqueza do efeito de uma heterogeneidade entre as unidades. Nas condições preditas pela teoria do equilíbrio, as unidades menores possuiriam menos espécies, contudo, as espécies presentes seriam qualquer uma das que apresentam propágulos disponíveis para colonização da área. Ademais, não foi observada uma reposição e reciclagem ("turnover") de espécies nestas ilhas durante o tempo de observação, no qual muitos componentes completaram seus ciclos de vida. Todas estas objeções além da reduzida evidência em favor da teoria do equilíbrio (GILBERT, op.cit), tornam necessário buscar um modelo mais parcimonioso.

A curva verificada na relação S-A não rejeita o efeito de amostragem passiva. Contudo, a análise da dispersão dos valores em torno do projetado pela regressão permite rejeitar o efeito de simples amostragem, considerando-se o limite de 2/3 dos pontos, proposto por COLEMAN et al.(1982). Verifica-se que menos de 10% dos pontos obtidos se encontram incluídos dentro do limite aproximado do valor projetado pela função potência somado a 1.

A hipótese de diversidade de habitats não pode ser negada pela relação obtida entre riqueza e área insular. Um aumento na diversidade de habitats pode ser inferido pelas relações obtidas entre a classe de

tamanho e o valor de importância relativo à espécie. Neste caso, foi observada a associação *entre alguns grupos* de forma de vida e características da área insular. Pode-se considerar como um exemplo desta associação com habitats específicos relacionados à área insular, a ocorrência restrita de fanerófitas às unidades maiores e o pequeno número de espécies capazes de ocupar as ilhas menores. Outro exemplo é a exclusão ou menor expressão de alguns grupos heliófilos nas unidades onde a presença de fanerófitas geraria sombra. A relação entre riqueza e área refletiria, portanto, uma progressão no número de sítios correspondentes aos habitats dos colonizadores prováveis, de forma que tamanhos maiores apresentariam uma diversidade de habitats maior. Assim, seriam incluídas numa unidade de área maior, habitats onde se verificam as espécies de tamanhos insulares menores. A progressão da área proveria um espaço maior para exploração pelas raízes, criando condições para o estabelecimento de plantas de maior porte, sem excluir áreas expostas, onde plantas menores ocorrem. As características de balanço de carbono e sua relação com a utilização de água evidenciariam indiretamente um aumento na diversidade de habitats concomitante à área insular.

Embora limitada por alguns termos subjetivos, a teoria de diversidade de habitats pode ser aceita para as ilhas de solo estudadas. Além de não ser rejeitada pelas características formais da relação S-A, concorda intuitivamente com as relações observadas entre a área da unidade e suas espécies componentes.

A relação entre riqueza e a classe de tamanho obedeceu às características mencionadas com relação à área insular, de onde deriva o valor de classe utilizado. Como distinção se observa uma maior riqueza nas unidades de classe 5, o que provavelmente reproduz uma maior incidência deste tamanho entre as ilhas amostradas.

Diversidade nas ilhas de solo

Os valores de diversidade obtidos, correspondentes ao conjunto de ilhas (H'=3.99 nits (ou nats); Tabela 4) foram comparáveis aos de outras formações campestres, como o campo rupestre de Nova Lima (H'=3.20; ANDRADE et al.,1986) e formações florestais (H'=3.16 a 4.07; CAVASSAN et al,1984). A diversidade encontrada em formações insulares no litoral, em substrato semelhante, foi um pouco inferior (H'=3.2, MEIRELLES, 1990). A diversidade alfa (sensu WHITTAKER, 1975 apud CRAWLEY, 1986), considerada pelos valores respectivos às unidades insulares pode ser representada pelo valor mais freqüente nas ilhas. Neste caso, verificou-se que 75% das unidades apresentaram valores de diversidade entre 2 e 3 segundo o índice de Shannon-Wiener (Figura 16). O valor correspondente à coleção de ilhas pode ser atribuido à diversidade beta (sensu WHITTAKER op.cit.) sob o efeito da insularidade.

Os valores de equabilidade mais freqüentes entre as unidades estavam entre 0.96 e 1.00. Estas características mostram uma predominância de diversidade e equabilidade altas nas unidades, o que se apresenta coerente com a suavidade da curva apresentada na seqüência de espécies em ordem, quanto aos valores de freqüência

relativa e valor de importância (Figuras 6 e 8). O valor de equabilidade obtido foi maior do que o verificado nos afloramentos rochosos graníticos do litoral e região montanhosa do Rio de Janeiro (J=0.80; MEIRELLES, 1990).

Área insular e diversidade

A relação entre a área insular e a diversidade foi estabelecida por uma curva cujo melhor ajuste correspondeu a uma função logarítmica (Figura 18). Esta característica corrobora a relação entre riqueza e área insular, já discutida, e não permite refutar diretamente qualquer das três teorias consideradas. O aumento da diversidade na progressão na área é seguido de uma representação equânime das espécies. Verifica-se, contudo, que parte destas espécies são as mesmas que ocorrem em ilhas menores representadas de forma mais equilibrada e acompanhada de outras. Esta característica poderia ser resultante de um aumento da diversidade de habitats, que nas ilhas maiores eqüivaleria a um número maior de manchas de condições diversas, com maior área. Assim, unidades maiores poderiam alojar um número maior de espécies e servir a uma melhor representação de cada uma, através da redistribuição dos recursos no espaço insular.

A relação entre equabilidade e o tamanho insular correspondeu a uma reta paralela ao eixo horizontal, indicando, portanto, uma constância no seu valor entre as ilhas examinadas. Esta se daria pela partilha da área da unidade desde o menor tamanho possível.

Variação sazonal da diversidade

O significado das relações envolvendo a diversidade e a equabilidade deve ser considerado no contexto temporal, já que os valores utilizados correspondem a observações efetuadas em um ano de acompanhamento da cobertura. Assim, a maior área ocupada por uma planta correspondia à maior cobertura num ano de observação, permitindo verificar o melhor posto obtido pela espécie na unidade referida. Isto resulta eventualmente na detecção da maior cobertura alcançada no período propício para a espécie, que pode variar conforme as características do ciclo. No caso, os índices permitem sugerir a existência de uma dinâmica de compartilhamento da cobertura. Isto é sugerido pelo observado através do acompanhamento da cobertura por fotos e pelas características fenológicas.

Freqüência, índice de importância e diversidade

O índice de diversidade calculado a partir do valor de importância diferiu do calculado a partir da freqüência relativa em aproximadamente 14%, sendo maior o valor calculado a partir do índice de importância (Tabela 4). Esta diferença se deve à baixa resolução do valor de importância e a valorização da medida de cobertura que correspondia a proporções aproximadas. Comparações eventuais devem levar em conta a propriedade destes valores.

Os números de Hill calculados pelo valor de importância indicaram que 95% das espécies encontradas nas ilhas de solo podem ser consideradas como abundantes (N1) e aproximadamente 90% podem ser consideradas como muito abundantes. Os mesmos índices, quando calculados pela freqüência relativa, corresponderam a 55% em

espécies abundantes e 42% de espécies muito abundantes. O valor de equabilidade resultante da razão entre N1 e N2 foi 20% menor, quando calculado através da freqüência relativa em comparação ao obtido através do valor de importância.

Os valores dos parâmetros da comunidade refletem um equilíbrio na expressão das espécies, quando consideradas as unidades insulares em conjunto. Os valores tendem a ser menores quando calculados para cada unidade insular. Isto sugere a existência de uma heterogeneidade entre as unidades insulares, que poderia ser derivada de diferenças relacionadas ao substrato ou produzida por interações. A progressão nos valores de diversidade por área insular permite sugerir que a alta diversidade e equabilidade do conjunto se deve justamente ao arranjo da abundância de cada componente em unidades insulares ecologicamente diferentes por efeito da área. No conjunto, a participação de cada componente encontraria expressão em alguma unidade entre o espectro de variações possíveis determinadas pela área. Dados os valores das ilhas em conjunto, a heterogeneidade surtiria o efeito de uma comunidade contínua com manchas de hábitat de tamanhos semelhantes, que corresponderiam às exigências próprias de cada espécie.

Ordenação da Comunidade

As diversas análises de ordenação da comunidade de ilhas de solo ressaltaram a existência de diferentes grupos relacionados à direção do

declive. Parte desta variação foi relacionada a componentes específicos e a conjuntos que refletiam o tamanho da unidade.

Agrupamento das espécies por correlação da cobertura

A partir do dendrograma resultante do agrupamento baseado no coeficiente de correlação de Spearman, ficaram aparentes dois grandes grupos de espécies que representam componentes com abundância interrelacionada (Figuras 19 e 21). Estes grupos caracterizaram espécies cujas abundâncias são diferenciadas nas ilhas de declives dirigidos a norte e a oeste. Além destes um grupo pequeno foi destacado, correspondendo a um conjunto de ilhas muito pequenas.

Os grupos formados a partir do conjunto que incluía espécies menos abundantes não apresentaram uma identidade facilmente caracterizável sob o efeito de um fator predominante. Na maior parte dos subgrupos, haviam espécies raras ou pouco abundantes, o que foi, provavelmente, a causa da dispersão dos elementos ordenados. Entre os subgrupos surgiram associações identificadas principalmente pela ocorrência de espécies exclusivas das ilhas amostradas no declive oeste. Entre estes, alguns agrupamentos correspondem a ilhas com fisionomia distinta, como as unidades compostas por *Rumohra adiantiformis*, acompanhada de *Polypodium catarinae* e *Aechmaea distichanta*, típicas da face oeste. O agrupamento que inclui *Anthurium* sp.novae, *Epidendrum elongatum* e *Peperomia reflexa* aparentemente corresponde a uma associação presente em ilhas de tamanho intermediário a pequeno e que ocorre tanto na face noroeste quanto na

oeste. Outro grupo que pode ser ressaltado é o de locais mais úmidos localizados a oeste, caracterizado por *Clusia criuva* e espécies acessórias entre elas *Huperzia reflexa* e as pecilohídricas: *Anemia villosa*, *Doryopteris crenulans* e *Hymenophyllum polianthos*. A associação de *Rhipsalis spinescens* e *Mandevila atropurpurea* se restringe às ilhas de pequena área dirigidas a oeste.

A ordenação elaborada apenas com as vinte espécies mais abundantes permitiu uma distinção mais clara dos grupos principais, identificáveis nas unidades examinadas (Figura 21). Verifica-se imediatamente uma segregação entre as espécies mais abundantes no declive noroeste e as predominantes no declive oeste. A segregação consiste, principalmente na caracterização de um grupo grande, onde estavam presentes as espécies com maior abundância e freqüência relativa. Este grupo constituiu o que seria o substrato da maior parte das ilhas, em meio ao qual ocorriam espécies mais raras. Pequenos grupos se distinguiam deste conjunto principal, entre eles , a associação típica da encosta oeste, composto por *Clusia criuva*, *Polypodium catarinae* e *Rumohra adiantiformis*. Além deste pequeno conjunto, outro grupo distinguido foi relacionado às ilhas com predomínio de *Tillandsia araujei* e *Rhipsalis spinescens*.

Dentro do grupo principal, predominaram espécies comuns nas associações do declive norte. Entre estas, encontram-se alguns subgrupos que provavelmente correspondem a associações interespecíficas significativas. Distingue-se entre os subgrupos, aqueles caracterizados por espécies muito abundantes, como *Hippeastrum*

damazianum (grupo 1- Figura 21) e *Dyckia pseudococcinea*. O subgrupo identificado pela presença de *D.pseudococcinea* é caracterizado por dois conjuntos que podem ser separados pela presença de diferentes espécies de *Tibouchina* sendo o grupo 2 identificado por *T.mosenii* e o grupo 3 por *T.ursina*.

A partir da constituição característica e da distribuição das espécies componentes entre as classes de tamanho de ilhas de solo, podem ser sugeridas algumas hipóteses sobre as associações verificadas no agrupamento. O subgrupo 1 se constituiria de espécies mais abundantes em ilhas de pequena cobertura, dominadas por *H.damazianum.* Estas unidades apresentam uma menor incidência de *D.pseudococcinea*, cujos rizomas constituem normalmente o substrato da maior parte das ilhas. Pela ausência de uma estrutura capaz de prover um substrato para fixação e retenção de água, estas ilhas seriam submetidas mais intensamente aos efeitos da exposição. Estas unidades se compõem de espécies que apresentam características que permitem um grau maior de independência da disponibilidade de água no ambiente como o geofitismo em *H.damazianum* e *Alstroemeria nemorosa*, tipo fotossintético CAM em *Epidendrum elongatum* e uma tendência ao hemiepifitismo em *Anthurium* sp.novae. Uma característica importante do grupo de *Hippeastrum* é a ausência de espécies de briófita, normalmente associadas com áreas de drenagem em locais de maior umidade.

D.pseudococcinea define os subgrupos 2 e 3 (Figura 21). Estes subgrupos corresponderiam ao conjunto de espécies que compõem o

substrato das unidades insulares do declive norte. Este subgrupo apresenta duas subdivisões que diferem pela espécie de briófita componente. O grupo contendo *Campylopus savannarum* (a), acompanhado de *D.pseudococcinea* e *Axonopus barbigerus* está aparentemente associado com unidades pequenas contendo solo ou substrato composto por rizomas de *D.pseudococcinea*. A outra subdivisão (Figura 21; 2-b), dada pela presença de *Racocarpus fontinaloides,* ocorre na parte mais extrema da borda inferior das ilhas, onde geralmente se encontra uma maior capacidade de retenção de água. Estas unidades apresentam, freqüentemente *Sphagnum* sp. e maior abundância de *Tibouchina mosenii*.

O subgrupo 3 foi definido por espécies secundárias em abundância, entre elas, espécies relacionadas com a presença de cobertura, como *Coccocypselum condalia*. Estes componentes são característicos de ilhas de tamanho intermediário de classes 5 e 6, principalmente *Panicum cyanescens* e *Stevia hypericifolia*. Nestas unidades, a área e a profundidade do substrato, bem como a cobertura mais densa de outras espécies, criam condições de menor exposição e maior disponibilidade de água. Este conjunto foi definido principalmente por espécies abundantes na face norte do afloramento.

O grupo 4 (Figura 21) caracteriza-se pela composição de espécies praticamente exclusivas da face noroeste e oeste, principalmente pela participação de *Rumohra adiantiformis* e *Polypodium catarinae*. Embora ocorra nas ilhas dirigidas mais a norte, *Clusia criuva* apresenta uma

maior abundância e freqüência nas unidades dirigidas a oeste, o que justifica sua incidência no subgrupo.

As espécies do grupo 5 (Figura 21) são aquelas que apresentaram uma distribuição invertida quanto ao valor de importância nas classes de tamanho (Figura 10 - gráficos 19 e 20;). Estas espécies correspondem às mais abundantes nas ilhas de menor tamanho, quase desprovidas de solo. Os agrupamentos deste tipo são constituídos quase somente pelos ápices e remanescentes de caules e raízes de *Tillandsia araujei*. Este substrato é explorado com maior freqüência por *Rhipsalis spinescens* e *Maxillaria emarginata*. Nos agrupamentos maiores podem surgir plantas pequenas de H. *damazianum*.

A partir do agrupamento das espécies observou-se que a variação conjunta foi relacionada à qualidade do hábitat representado pela ilha de solo e ao regime de radiação. As características do substrato que provavelmente produziram maior segregação, foram o tamanho insular e a espécie responsável pela aglomeração do substrato. Em suma, os grupos podem refletir exigências comuns à disponibilidade de água e radiação.

Agrupamento das unidades insulares

O agrupamento das ilhas a partir da composição de espécies permitiu distinguir a presença de três grandes grupos constituídos por 6 subgrupos representativos (Figura 20). Todos os subgrupos discriminados apresentaram preponderância de unidades relacionadas

a uma direção de declive. Os subgrupos 1, 2 e 6 eram formados de ilhas dirigidas à oeste e os de número 3, 4 e 5 dirigidas a noroeste - norte. O grupo 1 reúne ilhas que em sua maior parte apresentam a espécie *Rumohra adiantiformis*, típica do declive oeste, além de outros componentes menos freqüentes Os subgrupos de 2 a 5 apresentam uma composição básica comum ressaltando-se o subgrupo 2 pela presença de *Clusia criuva* . Outro subgrupo com distinção evidente foi o determinado pela associação de *Tillandsia araujei* - *Rhipsalis spinescens* e acompanhantes. A discriminação da maioria dos subgrupos foi devida a espécies pouco abundantes. A exclusão das espécies raras resulta numa dispersão das unidades, não permitindo distinguir grupos evidentes. Este padrão reflete uma identidade na constituição básica das unidades, que só é rompida pela inclusão de componentes raros ou pouco abundantes.

Ordenação

A ordenação das unidades insulares pela análise de correspondência permitiu uma interpretação mais consistente das características apresentadas pelo agrupamento. Na interpolação dos dois primeiros eixos atribuídos às ilhas (Figuras 23 e 24) verifica-se uma disposição aproximadamente linear do maior conjunto de pontos, indicando a presença de um gradiente de variações. Além do grupo relacionado ao gradiente são distinguidos 4 conjuntos de pontos. Este padrão aparece mais claramente na análise da matriz elaborada pela exclusão das espécies mais raras. Neste caso, os grupos além do

conjunto pertencente ao gradiente são reduzidos a 2 o que permite inferências mais definidas.

Através da sobreposição dos pontos relacionados à ordenação das espécies verifica-se que o gradiente é definido por espécies cuja abundância varia entre o declive dirigido a norte-noroeste e o declive a oeste. Assim, um extremo do gradiente é dado por *Polypodium catarinae* e *Rumohra adiantiformis*, espécies ausentes nas unidades a norte. O outro extremo é definido por um conjunto de espécies que inclui *Tibouchina ursina* e *Cuphea thymoides* raras nas ilhas a oeste. Os grupos discrepantes do gradiente consistem em unidades com maior abundância de *Tillandsia araujei* e *Rhipsalis spinescens*.

Tanto a análise de agrupamento quanto a análise de correspondência mostraram um efeito do declive no qual as espécies ocorriam. A análise de correspondência permite distinguir o efeito da direção do declive num gradiente. O efeito principal do declive em rampas Leste-Oeste é a diminuição do tempo de recebimento de radiação direta (OMETTO, 1981). A redução no tempo de iluminação direta resultaria numa diferença no saldo de energia disponível para evaporação. O efeito geral de decréscimo na quantidade de radiação resultaria portanto em menos luz para fotossíntese e menor tendência ao desenvolvimento de défices de tensão de vapor entre as folhas e o ar pelo menor aquecimento das mesmas, além de uma disponibilidade de água maior no substrato. Assim, espera-se encontrar uma tendência a ocupar habitats mais sombreados e com menor intensidade de seca

nas espécies que ocorrem a oeste e uma resistência maior às condições de exposição naquelas abundantes a norte. Haveria entre as espécies um espectro de exigências quanto à disponibilidade de água que aumentaria de noroeste a oeste. Esta tendência poderia se apresentar igualmente nas características do valor de abundância típico nas classes de tamanho insular. Contudo, o padrão esperado não se verifica na maior parte das espécies do declive oeste. *Rumohra adiantiformis* e *Polypodium catarinae*, por exemplo tem sua maior participação em ilhas médias e pequenas (Figura 10; gráficos 18 e 21). *Clusia criuva* apresenta uma tendência a ocorrer em unidades de maior área. O padrão provável seria gerado por uma interação entre a disponibilidade de água, luz e substrato consistente para fixação.

Ilhas de *Tillandsia araujei*

Além do efeito relacionado ao gradiente, foram distinguidos grupos de unidades determinadas pela participação de *Tillandsia araujei* e *Rhipsalis spinescens*. Estes grupos são distinguidos também na análise de agrupamento e provavelmente estão relacionados a um conjunto de condições distintas da variação ecotonal presumidamente representada na progressão do tamanho insular. As unidades contendo predominantemente *T.araujei* representam agrupamentos de plantas capazes de uma alta independência do substrato. Estas ilhas correspondem às menores unidades incluídas no estudo, consistindo em sua maior parte de grupos de *T.araujei*, *R.spinescens*, *H.damazianum* e *Maxillaria emarginata*. O caráter distintivo mais importante é dado pela propriedade de seus componentes se fixarem

diretamente à rocha exposta. A existência desta classe estaria relacionada à ocorrência de bromeliácea com o tipo atmosférico na superfície rochosa. A *aquisição de água a partir da atmosfera em T.araujei* permite uma independência do substrato que, aliada à disposição em "gancho" do caule (PEREIRA & PEREIRA,1972), possibilita a interceptação e acúmulo de material, favorecendo a instalação de outras espécies. A ausência de ilhas de *T.streptocarpa* se dá provavelmente por sua arquitetura não favorecer o acúmulo de material.

Os padrões de organização das unidades insulares sobre a rocha são provavelmente produzidos por fatores interrelacionados, entre eles a disponibilidade de substrato, quantidade de radiação e água e demanda evaporativa. A maior abundância de algumas espécies no declive a oeste seria dada pela otimização da relação entre acesso à radiação luminosa e menor demanda evaporativa.

Fenologia e Cobertura

Caracteres vegetativos

A presença de variações regulares na fisionomia das ilhas de solo evidencia a amplitude das variações nas estruturas vegetativas de uma proporção importante da comunidade. As formas de vida relacionadas com as variações na cobertura foram principalmente geófitas e hemicriptófitas. A contribuição relativamente alta de geófitas por número de indivíduos, cobertura e composição de espécies das

unidades insulares sugere a vantagem de um ciclo regular de aquisição de material para crescimento e reprodução. Tal característica identifica o efeito de variações previsíveis importantes para o balanço de carbono dos componentes. Nestas condições, possivelmente, as vantagens no ganho de carbono durante o período limitante seriam contrabalançadas por redução da aptidão no ciclo seguinte.

Geófitas

As variações no período de dormência entre as espécies de geófitas podem refletir diferenças na forma de utilização do período favorável à fixação de carbono. Entre outras distinções, haveria um ponto de ajuste diferenciado entre o investimento reprodutivo e a manutenção do órgão subterrâneo. No entanto, pelos resultados obtidos na análise da cobertura, as variações no ciclo de dormência numa mesma espécie foram pouco expressivas. Um período de latência maior em *Tibouchina mosenii*, observado na menor unidade examinada (A4) em relação às outras, sugere que a emergência dos ápices pode estar relacionada à disponibilidade de água no substrato. Tal peculiaridade resultaria numa relação inversa entre o tamanho insular e o período de dormência.

A maior parte da variação da dormência entre as espécies poderia estar relacionada à razão entre o tamanho da parte aérea e a perda d'água, associada à capacidade do órgão de reserva. Entre os elementos em jogo nesta relação, estariam a velocidade de desenvolvimento e o período de emergência.

O desenvolvimento e a senescência precoces de *Hippeastrum damazianum* estariam relacionados à maior capacidade do órgão de reserva, que permitiria um maior grau de independência do substrato, principalmente das condições de disponibilidade de água. Esta característica é demonstrada de forma correspondente pela distribuição equilibrada da freqüência e abundância de *H.damazianum* entre as classes de tamanho insular o que exprime a relativa independência do substrato. A mesma relação poderia justificar o atraso do período de desenvolvimento comparado a *H.damazianum* apresentado pelas demais geófitas. As espécies T.*mosenii*, *Alstroemeria nemorosa* e *Stevia hypericifolia* disporiam de uma quantidade de material de reserva relativamente menor, resultando numa dependência mais estreita da disponibilidade de chuvas entre outubro e dezembro para iniciar o desenvolvimento.

Hemicriptófitas

Entre as hemicriptófitas, as gramíneas apresentaram sinais de dormência sob a forma de regressão na cobertura durante o período seco. Em algumas unidades este comportamento se mostrou de forma mais clara (Figura 46). A variação de maior amplitude foi observada em *Panicum cyanescens.*

Perenes de vida curta

A cobertura de *Axonopus barbigerus* apresentou algumas oscilações, tendendo a uma regressão no final do período de observação. Esta regressão culminou na mortalidade da maior parte

dos ápices no início do período seco de 1994. Tal característica corresponderia a um ciclo do tipo perene policárpico de vida curta (HARPER, 1977) em *A.barbigerus*. Sendo assim, o início do acompanhamento da população se deu logo após a primeira floração, tendo sido observado mais um período fértil, antes do declínio da cobertura no segundo ano. A tendência à perenidade ou perenidade "curta" contrasta com o caráter terofítico das gramíneas dos afloramentos rochosos de regiões temperadas ou subtropicais, onde correspondem ao componente anual mais importante (BURBANCK & PLATT, 1964; UNO & COLLINS, 1987).

O padrão verificado em *Cuphea thymoides* corresponderia, ao de uma planta perene típica, não se verificando uma manifestação clara de dormência. No entanto, de forma esparsa durante o ano, alguns indivíduos adultos apresentam uma senescência súbita. Restos de caule e ramos mostram que este comportamento estava presente antes do período de observação, o que sugere um padrão típico. Indivíduos de *Cuphea thymoides* apresentavam ramos em todos os estados fenológicos simultaneamente e durante todo o período de observação. Estes aspectos correspondem claramente à classe perene policárpica de vida curta, com senescência definida (HARPER, 1977).

Perenidade e dinâmica dos módulos

O hábito perene da folhagem correspondeu a padrões diversos na duração dos módulos, representados por ápices ou ramos. *Dyckia pseudococcinea* e *Tillandsia araujei* não apresentaram qualquer mudança na cobertura devido à senescência ou perda de ápices

(Figura 27). *Epidendrum elongatum* e *Pitcairnia flammea* apresentavam ramos em diversos estágios sendo que o aparecimento de uma inflorescência terminal iniciava um processo de senescência que culminava no descarte do módulo logo após a maturação dos frutos. Este processo era aproximadamente anual sendo a presença de ápices vegetativos mantida pelo desenvolvimento contínuo de brotos a partir do rizoma. No sentido da duração da estrutura fotossintetizante, estas plantas podem não representar uma estratégia de perenidade típica.

Arbustos decíduos

As espécies arbustivas *Tibouchina ursina*, *Trembleya parviflora* e *Clusia criuva* apresentaram deciduidade típica, diferindo no tempo de duração do período sem folhas. Este comportamento representava uma característica intermediária em relação às estratégias verificadas entre os componentes das ilhas já que correspondia à perda de folhas com preservação do ápice. Tal característica é a mais comum observada na vegetação arbustivo-arbórea do entorno da rocha, sendo associada à maior parte das espécies de forma de vida nano ou microfanerofítica.

Terófitas

As espécies estritamente terofíticas relacionadas com as variações sazonais, e não a perturbações, como o fogo, representaram uma proporção muito pequena da cobertura das ilhas. Em sua maior parte, estas espécies ocorriam excluídas da área central das unidades, ocupando áreas periféricas, próximo da borda das unidades. Entre as espécies anuais, aquela que apresentou maior relevância foi *Galinsoga*

ciliata, já citada por outros autores como invasora estritamente anual (LACEY, 1957 apud HARPER 1977) em regiões temperadas.

Além de *Galinsoga ciliata*, as ciperáceas *Rhynchospora tenuis, Rhynchospora* sp., *Bulbostilis* sp. e plantas de locais saturados de água como *Schultesia gracilis* e *Utricularia gibba,* exploravam as bordas das ilhas ou áreas abertas no centro das unidades durante o período de chuvas mais intensas. Durante a maior parte do ano a presença destas espécies era identificada apenas por vestígios de caule. Além das espécies de terófitas que estão provavelmente relacionadas com a comunidade em equilíbrio, eram observadas espécies efêmeras associadas a áreas perturbadas pelo fogo ou pisoteio. Estas últimas correspondem à maior parte das Compositae herbáceas, como *Emilia coccinea, Bidens pilosa, Baccharis* sp. e *Eupatorium* spp além de *Borreria* spp, que na área estudada surgiram num evento de queimada no final da estação seca em 1994.

Uma característica marcante nas espécies efêmeras que ocorrem nas ilhas sem perturbação é o pequeno porte associado a uma pequena cobertura total. O significado desta característica pode estar no espaço de tempo muito curto disponível para fixação de carbono. Haveria um ajuste muito estreito entre o investimento na estrutura vegetativa capaz de interceptação e utilização da luz, e as estruturas reprodutivas durante o período favorável. O fato de que praticamente todos os indivíduos observados já se apresentavam em estado fértil no primeiro mês de seu aparecimento, faz presumir um período muito curto de condições ótimas de fixação de carbono em *G.ciliata*.

Algumas espécies consideradas como terófitas podem apresentar ciclos maiores que um ano, não tendo sido esclarecido o seu ciclo de vida pelo período curto de observação e sua pequena expressão nas ilhas de solo. Entre elas estariam *Salvia articulata* e *Siphocampylus westinianus,* além de espécies de *Eupatorium.*

Verificou-se, portanto, a coexistência de espécies com diferenças na dinâmica da cobertura num mesmo substrato. Considerando-se a presença de uma limitação espacial, constituída pela ilha, seria excluída a possibilidade de aquisição de recursos de fontes muito diversas por cada espécie. Esta peculiaridade indica a existência de diferenças subjacentes importantes na estratégia de exploração dos recursos. Estas diferenças poderiam estar relacionadas à otimização da fixação do carbono, expressa por mecanismos fisiológicos distintos ou por estratégias reprodutivas adequadas ao uso do carbono fixado.

Características reprodutivas

Todas as espécies apresentaram produção de sementes, tendo sido observadas plântulas da maioria dos componentes, o que indica uma importância significativa da reprodução sexuada na comunidade. A reprodução vegetativa foi observada principalmente nas espécies capazes de instalação sobre a rocha nua ou em pequenas ilhas. A importância da reprodução por propágulos, ramos destacados ou bulbilhos estaria relacionada a sua eficiência provável na ocupação da

superfície desprovida de qualquer recurso, abreviando o tempo de instalação e possibilitando a sobrevivência dos propágulos.

Apesar da reprodução por sementes desempenhar um papel relevante na ocupação da rocha exposta como acontece com *Tillandsia araujei,* a ocupação da superfície adjacente ao indivíduo e o declive abaixo seria feita através de ramos destacados das touceiras. A ocorrência de *Hippeastrum damazianum*, *Epidendrum elongatum* e *Rhipsalis spinescens* nas ilhas menores é, provavelmente, devida à propagação vegetativa, não sendo raros pedaços de ramos de *R.spinescens*, propágulos de *E.elongatum* e bulbilhos de *H.damazianum* sobre a rocha que seriam interceptados por grupos de ápices de *T.araujei.*

Reprodução vegetativa

A vantagem da reprodução vegetativa no hábitat essencialmente restrito da ilha de solo é, presumivelmente limitada pelo isolamento das unidades, sendo mais provável que esteja associada com a exploração da cobertura insular. O melhor exemplo da eficiência desta característica é a importância de *Hippeastrum damazianum* e *Dyckia pseudococcinea*, cuja capacidade de reprodução vegetativa é a fonte mais provável dos altos valores de cobertura nas unidades nas quais ocorrem.

Reprodução por sementes

A comunidade é dominada por espécies policárpicas herbáceas perenes (sensu HARPER, 1977; CRAWLEY, 1986). Em segundo lugar

estão as policárpicas herbáceas de curta duração, como *C.thymoides* - (Figura 38) e *A.barbigerus* - (Figura 32) e as policárpicas lenhosas perenes. As espécies semélparas correspondem apenas às anuais, sem contribuição importante na cobertura. Esta proporção pode indicar um sucesso maior do padrão de exploração do hábitat, manifestado através de um investimento significativo em manutenção estrutural e acumulação de material. Tal característica, quando considerada em relação a um hábitat limitante, como a superfície rochosa, permite pressupor que o substrato insular provê um nível de estabilidade mínimo, ou pelo menos uma alta previsibilidade das variações, permitindo o acúmulo de material. Assim, estratégias reprodutivas baseadas numa alta disponibilidade de recursos instantaneamente disponíveis não seriam favorecidas. A iteroparidade seria favorecida diante da alta mortalidade de diásporas na superfície rochosa, causada pelo grau de exposição e, obviamente, indisponibilidade de substrato favorável à germinação. Plantas semélparas enfrentariam a ausência de substrato disponível na maior parte da superfície, mantendo um banco de sementes suficientemente resistente, capaz de atravessar os períodos limitantes satisfatoriamente.

Floração

Um outro padrão importante na compreensão das estratégias reprodutivas na comunidade seria a distribuição do período de floração durante o ano. Entre as espécies examinadas, verificou-se basicamente dois padrões distintos (sensu GENTRY, 1974), o de "cornucópia" ou floração abundante em algumas semanas e um tipo de floração

"estável", contínua durante todo o ano. A floração em cornucópia foi o padrão mais comum nas populações acompanhadas. Todas as espécies que apresentavam dormência exibiam um período restrito de floração, usualmente entre o meio e o final da estação chuvosa, encontrando-se indivíduos em estado vegetativo e reprodutivo, simultaneamente. Como exceção, *Hippeastrum damazianum* apresentava a floração separada do período vegetativo, durante a estação seca, principalmente. Estes padrões corresponderiam à presença de um período de condições restritivas, como em espécies de clima temperado (GENTRY, 1974).

A floração contínua foi observada em três espécies de folhagem perene. Este padrão era acompanhado de frutificação e crescimento vegetativo simultâneos apresentando variações sazonais na proporção de plantas nos estados de flor e fruto.

Em *Dyckia pseudococcinea*, a floração estável foi considerada pelo estado coletivo dos módulos-indivíduos nas unidades insulares. É possível que um módulo floresça apenas algumas vezes durante o ano sendo a produção de flores mantida pela manifestação de outros módulos-indivíduos. A manifestação dinâmica da produção de inflorescências contrastou com o crescimento lento dos ápices em *D.pseudococcinea*, que era imperceptível no acompanhamento da cobertura. Isto sugere que boa parte da mobilização do carbono das plantas estabelecidas se dá pela produção de inflorescências. Esta característica pode refletir uma peculiaridade da instalação desta espécie em ilhas de solo. Dado que *D.pseudococcinea* ocupa, na maior

parte das vezes, a cobertura máxima da unidade insular, um investimento em expansão das partes vegetativas seria limitado pelas bordas da unidade e dependeria da acumulação de material e construção de substrato novo. Diante da incapacidade de instalação de propágulos eventuais sobre a superfície rochosa, *D.pseudococcinea* não seria favorecida por uma expansão e produção de novas rosetas, sendo a ocupação de novos espaços dependente da produção de sementes. A partir da ocupação do substrato insular, a maior aptidão possível seria conseguida por um investimento do carbono fixado em diásporas resistentes e capazes de alcançar outras ilhas. A produção contínua de estruturas de reprodução permitiria utilizar as oportunidades eventuais diante da pequena chance de encontrar um substrato disponível. A presença de mecanismos de dispersão eficientes e ausência de dormência seriam complementos desta estratégia.

Em *Cuphea thymoides*, a floração era contínua e ocorria formação de frutos e liberação das sementes de forma simultânea ao desenvolvimento vegetativo num mesmo módulo. Esta característica está relacionada a um investimento reprodutivo maior em relação às outras espécies perenes, pelo menos dentro da escala temporal. A caracterização de *C.thymoides* como uma erva perene de vida curta pode estar relacionada a uma estratégia oportunista, na qual se verifica um aproveitamento de períodos favoráveis mais longos eventualmente disponíveis, ocorrendo a morte do indivíduo em períodos extremos eventuais. Neste caso, a floração contínua refletiria um investimento

estável do carbono fixado em reprodução, já que a reposição dos indivíduos dependeria completamente do banco de sementes. *C. thymoides* corresponde ao exemplo de espécie oportunista mencionado por HARPER (1977), citando a estratégia encontrada em *Veronica* spp., *Poa annua* e *Senecio vulgaris*. Esta espécie não é capaz de reprodução vegetativa sendo a reposição de indivíduos contínua pelo aparecimento de plântulas e plantas jovens.

A floração contínua de *Epidendrum elongatum* ocorreu de forma simultânea aos outros estados fenológicos, sendo contudo, a floração frutificação e o crescimento vegetativo separados em diferentes módulos. Módulos senescentes produziam propágulos vegetativos e decaiam. A floração contínua, aliada à produção e dispersão de propágulos vegetativos capazes de instalação em diversos sítios da superfície rochosa, corresponderia a um alto investimento reprodutivo. Este, associado a uma estratégia de perenidade, sugere uma condição peculiar de *E. elongatum* em relação às outras espécies. Parte das peculiaridades corresponderiam à formação contínua de módulos descartáveis a partir de uma estrutura rizomatosa de pequeno tamanho e provavelmente destituída de material de reserva. A chave para adoção de um crescimento contínuo estaria na capacidade de obter um balanço positivo de carbono durante todo o ano, aliada a uma alta resistência dos módulos às condições limitantes que surgem no período de desenvolvimento. A redução da estrutura perene a um rizoma pequeno, permitiria um baixo custo de manutenção da fonte de meristemas, possibilitando uma recuperação da touceira na pior das

hipóteses.

Polinização

A maior parte das espécies apresentou polinização zoofílica, sendo apenas as gramíneas consideradas anemófilas. Assim, parte das características do período de floração está associada à pressão seletiva relacionada com a atração de polinizadores. A acessibilidade e as compensações representadas pelas ofertas de recursos para polinizadores na vegetação da rocha estariam submetidas a um balanço. Se por um lado, o grau de exposição da comunidade do afloramento oferece a possibilidade de visualização da maior parte dos indivíduos das ilhas, por outro, representa um ambiente onde os recursos estão disponíveis apenas em "manchas" isoladas, separadas por um ambiente com extremos de condições de temperatura e dessecação. Nestas condições, seriam vantajosas ofertas constantes "garantidas" como as de plantas com floração contínua ou um ajuste do ciclo de forma a atrair polinizadores (ou até dispersores) em períodos mais favoráveis ao deslocamento entre as unidades. Entre estas se incluiriam *Cuphea thymoides* e *Dyckia pseudococcinea*. *C.thymoides* é predominantemente melitófila. *D.pseudococcinea* apresenta apidofilia e ornitofilia, ambas favorecidas pela recorrência de disponibilidade de flores.

A floração durante o período seco em *Hippeastrum damazianum* pode representar uma estratégia relacionada à atração de polinizadores exercida por uma recompensa abundante no período de maior

escassez de recursos. Isto corresponderia à ornitofilia de *H.damazianum*, normalmente associada a uma recompensa de néctar substancial. Na medida que uma das causas pressupostas para o geofitismo de *H.damazianum* envolve evitar a exposição ao período seco, não seria esperada a apresentação de uma recompensa que consiste essencialmente em água e carbohidrato. A capacidade de explorar este sistema estaria associada à posse de uma forma de acumulação eficiente, que permitisse igualmente, manter um volume de reservas compatível com seu dispêndio num período de escassez. Deve ser ressaltado que as outras geófitas não apresentam floração durante o período seco e dispõem de um órgão de reserva relativamente menor. O geofitismo em *H.damazianum* não consistiria apenas na acumulação de reservas para o rebrotamento, mas seria parte de uma estratégia eficiente de atração de polinizadores.

Dispersão

A anemocoria predominou entre os meios de dispersão verificados nos componentes da comunidade. A importância desta forma de dispersão em plantas rupícolas pode ser ilustrada por sua ocorrência na espécie pioneira, *Tillandsia araujei*. A autocoria do tipo "balística" foi verificada em 3 espécies sendo *Cuphea thymoides*, por vibração (anemobalística), *Alstroemeria* e *Nothoscordum* com deiscência explosiva ou balística ativa (sensu PIJL, 1982). Apenas *Rhipsalis spinescens* apresentava uma síndrome zoocórica típica. Parte das gramíneas e ciperáceas apresentou sementes que eram ingeridas por pássaros, sendo possível o efeito de dispersão por aquênios não

digeridos liberados nas fezes (PIJL, 1982). A grande proporção de anemócoras concorda com a expectativa considerada para plantas em locais expostos. A autocoria era provavelmente associada ao porte da espécie, ocorrendo entre as plantas que apresentavam os frutos na menor altura, o que concorda com a expectativa da relação entre morfologia e estratégia de dispersão apresentada por WALLER (1988). Isto é coerente com a observação de que na maior parte das anemócoras, as sementes eram liberadas de infrutescências que sobressaiam em altura nas ilhas de solo.

A dispersão dentro das distâncias entre ilhas não representa, possivelmente nenhum problema para as estratégias reconhecidas entre as espécies mais freqüentes. Mesmo as dissemínulas que caem sobre a rocha têm a possibilidade de alcançar unidades insulares declive abaixo, carregadas pela chuva. A disponibilidade de sítios para instalação nestes locais é muito restrita, sendo a borda das unidades locais de extremos de seca e temperatura. Nestas condições, propágulos vegetativos seriam melhor sucedidos.

Dispersão e insularidade

A comunidade vegetal de afloramento rochoso estudada apresenta, além da insularidade caracterizada nas ilhas de solo, um isolamento num nível maior, que se constitui na distribuição de afloramentos rochosos na paisagem, especialmente nas regiões mais continentais. A descontinuidade entre áreas de afloramento em uma serra caracteriza um isolamento que só poderia ser superado através

de sistemas de dispersão muito eficientes, ou através de "vias" de habitats correspondentes, que se encontram distribuídas pontualmente.

As estratégias de dispersão representam portanto, um ponto chave na ocupação de afloramentos rochosos da forma como ocorrem na paisagem. Assim, quanto maior a associação da espécie com o hábitat rupestre, tanto maior a demanda por sistemas de dispersão que sejam capazes de atravessar as distâncias encontradas. Em relação à vegetação estudada se apresenta a expectativa da ocorrência de adaptações especiais, já que muitos componentes das ilhas têm distribuição estritamente associada com substrato rochoso. Algumas espécies apresentam a possibilidade de explorar formações campestres, contudo, não foram encontrados componentes das ilhas além das bordas da vegetação de entorno, o que representa algum grau de isolamento.

A dispersão por vias pontuais de hábitat característico (na forma de "stepping stones") se daria através dos afloramentos encontrados ao longo do maciço e através de pequenos sítios representados por rochedos em meio à mata decídua. Este processo fica evidente na ocorrência de *D.pseudococcinea* em meio à mata semidecídua no levantamento elaborado por MEIRA NETTO et al (1989). Dado o grau de exposição, a anemocoria seria uma opção provável para a travessia destas vias. No entanto, a zoocoria através de animais capazes de reconhecer manchas de hábitat afastadas, como pássaros, não poderia ser excluída como opção importante. Neste sentido, é difícil conceber o papel de formas de dispersão balística como o encontrado, se não

através de habitats contíguos. Esta contiguidade pode ter se processado no tempo através da regressão da vegetação arbórea e exposição do substrato rochoso, apoiando a hipótese de "refúgios de hábitat xérico" da forma sugerida por GRANVILLE (1982). Embora não tenha sido examinada a eficiência de dispersão apresentada pelas diásporas anemocóricas, esta estratégia seria auxiliada pela grande produção de sementes observada, que se apresenta praticamente contínua durante o ano. Esta produção característica seria em parte injustificável como processo de ocupação do substrato das ilhas por espécies perenes, já que as matrizes permanecem no local, sendo áreas abertas à colonização praticamente ausentes a longo prazo, a julgar pela estabilidade durante o tempo de acompanhamento da comunidade e a aparente lentidão da colonização da rocha. Pode-se, através do exposto, sugerir que a produção de sementes em um número grande se constitui numa característica provável das espécies componentes de afloramentos rochosos.

A grande produção de sementes se constituiria num risco dada as chances da formação de uma guilda de predadores de sementes estável (JANZEN, 1980). Diante das características do ambiente tratado, o aparecimento de tais especialistas seria dificultado pelas condições limitantes de água e exposição extrema e pelo relativo isolamento dos indivíduos em ilhas, o que pode ter favorecido a opção pela produção contínua de sementes.

De forma paradoxal, a única espécie zoocórica, *Rhipsalis spinescens*, é restrita ao afloramento da Pedra Grande. Neste caso,

pode-se considerar a ausência de dispersores específicos, além da possibilidade de que a história recente da espécie não tenha permitido a exploração conveniente de outros sítios. Sob o ponto de vista da comunidade, a pequena freqüência desta espécie nas ilhas poderia significar um recurso pouco detectável para possíveis dispersores em face do deslocamento entre as plantas.

As características reprodutivas e os sistemas de dispersão encontrados na comunidade de ilhas de solo refletiriam um aspecto que poderia corresponder à exploração de um ambiente composto por manchas de recurso de longa duração. Espera-se um favorecimento da perenidade e um investimento maior em manutenção somática nas espécies durante o processo de ocupação do substrato, esta tendência se deslocaria para um investimento reprodutivo alto durante a maturidade do indivíduo. As restrições verificadas sazonalmente favoreceriam o fluxo gênico entre afloramentos próximos, através de ofertas de recursos constantes ou de alto valor de recompensa para polinizadores.

Colonização e Sucessão

A identificação de processos serais na vegetação em ilhas de solo pode ser feita a partir da interpretação das características de tamanho e composição como produtos de um processo dinâmico. As hipóteses propostas para o aspecto atual da comunidade podem ser baseadas em

dois tipos de mecanismo não mutuamente exclusivos, que diferem segundo a expectativa de estabilidade da configuração atual.

Num processo dinâmico típico, a aparência atual corresponderia a uma estabilidade incipiente já que as fases sucessionais seriam limitadas no tempo. Para se explicar esta mesma aparência, pode-se propor uma hipótese onde não se verifica uma dinâmica sucessional visível na progressão do tamanho insular. Esta última corresponderia à manutenção do estado atual por um processo de reposição, configurando uma composição estática.

Hipótese de estabilidade incipiente

Os diferentes tamanhos insulares podem ser interpretados como uma seqüência temporal autóctone. Neste caso, as unidades poderiam corresponder a estágios temporariamente estáveis de um processo dinâmico em curso. Assim, supondo-se um processo cumulativo, unidades menores corresponderiam a estágios iniciais enquanto as unidades maiores refletiriam estágios próximos de um estágio estável final. Evidências empíricas a considerar neste processo, a partir da premissa de sucessão por facilitação, seriam a existência de unidades que representassem estágios intermediários entre tamanhos de ilhas diferentes.

O acréscimo em espécies, relacionado à progressão do tamanho insular, não é rejeitado pelos dados obtidos. Contudo, outros processos poderiam ser responsáveis pela relação entre riqueza e área insular obtida. Entre eles, o efeito determinado pelo padrão de equilíbrio relacionado à insularidade e a maior diversidade de habitats

relacionada com a área do substrato. Em favor de uma progressão sucessional por facilitação, estaria a composição intermediária entre os tamanhos de ilha. Como elemento fundamental, a existência de uma espécie colonizadora é corroborada pela presença de *Tillandsia araujei.*

Hipótese de estado estável

Outra hipótese também considerada seria a possibilidade de que as ilhas não constituem amostras de um processo dinâmico e sim reflexos da heterogeneidade do substrato. Assim, ilhas menores poderiam ocorrer em sítios restritos e ilhas maiores em locais de substrato mais favorável à acumulação de material. A possibilidade de um acúmulo maior redundaria em um maior espaço explorável e uma maior riqueza seria possível. Um processo sucessional poderia ocorrer em conjunto, segundo a heterogeneidade do substrato e poderia corresponder a diferentes percursos temporais. Dependendo das características iniciais, as unidades poderiam apresentar estrutura e composição diferentes, apesar de possuírem um mesmo tamanho. A ausência de relação entre área e composição junto à ocorrência de diferenças nas unidades relacionadas a padrões de substrato seriam evidências empíricas deste processo.

As diferenças verificadas no agrupamento das unidades insulares, provavelmente se devem ao efeito de um gradiente entre declives dirigidos desde noroeste a oeste.

As hipóteses não são mutuamente exclusivas no que se referem à vegetação das ilhas de solo em conjunto. Contudo, não seria possível a

identificação destes processos se uma grande parte das unidades for originada através da combinação de mais de uma seqüência.

Os dados obtidos permitem identificar apenas uma espécie como pioneira, a bromeliácea *Tillandsia araujei*. Ilhas com esta espécie correspondem a um padrão diferenciado, dado pela associação de T.*araujei* e *Rhipsalis spinescens,* distinguidas pela análise de correspondência como o grupo definido pela importância de *T.araujei* (Figura 24). As características dos agrupamentos permitem, portanto traçar uma seqüência seral iniciada pela instalação de indivíduos de *T.araujei* sobre a rocha nua. Sementes desta espécie germinam sobre a rocha nua e a plântula desenvolve rapidamente raízes fixadoras. Durante o crescimento, raízes adventícias formam feixes que permitem sustentar grupos de ápices constituindo conjuntos de plantas em ilhas pequenas. Esta forma de instalação propiciaria um sítio na superfície onde partículas de rocha decomposta pudessem ser interceptadas, constituindo um proto-substrato. Além de partículas, estas estruturas permitem a interceptação de plântulas de *Epidendrum elongatum* e bulbilhos de *Hippeastrum damazianum* que constituem as espécies presentes a partir dos menores agrupamentos e são capazes de crescer nas condições de escassez de solo presentes no substrato rochoso.

Conclusões

A vegetação associada ao afloramento rochoso em ilhas de solo, é constituída por um grupo de espécies relacionadas ao hábitat rupestre em ambiente de altitude e apresenta elementos relacionados a áreas abertas e de solo raso e pobre. A forma de vida mais freqüente em número de espécies é a hemicriptofítica, sendo o espectro biológico correspondente ao de uma formação campestre, sob efeito de variações sazonais de grande amplitude. Entre as espécies mais freqüentes, a forma de vida predominante é a geofítica. A comunidade é dominada por *Hippeastrum damazianum*, sendo *Dyckia pseudococcinea* e *Axonopus barbigerus* co-dominantes. A riqueza corresponde a 56 espécies, sendo a diversidade do conjunto de ilhas muito alta. A alta diversidade é, provavelmente, relacionada ao efeito da insularidade, visto que, individualmente, as ilhas apresentavam uma diversidade menor. As espécies tendem a se apresentar agrupadas de acordo com exigências comuns de hábitat, em sua maioria relacionadas ao regime de radiação associado à direção do declive. Parte do agrupamento é relacionado com o tamanho da ilha, ressaltando-se as ilhas muito pequenas dominadas por *Tillandsia araujei*. O efeito do declive também é visível na comparação entre ilhas quanto à composição de espécies. Grande parte da distinção entre as unidades se deve a espécies pouco freqüentes ou de pequena cobertura. O desempenho das espécies em tamanhos de ilha diferentes apresenta três padrões distintos principais, a saber: espécies com maior valor de importância nas ilhas menores; espécies com valores proporcionais ao tamanho insular e aquelas cujo

valor de importância é proporcional ao tamanho insular mas é reduzido entre os tamanhos maiores. A relação entre área insular e riqueza apresenta o melhor ajuste à equação de Arrhenius, corroborando o padrão de diversos sistemas insulares. A curva projetada não permite rejeitar a hipótese de diversidade de habitats e não rejeita completamente a hipótese de equilíbrio. A diversidade aumenta com a área insular numa relação logarítmica, devida, provavelmente, ao aumento da granulação de habitats diferentes e do espaço representado por cada um. A fenologia mostra padrões de variação da cobertura no tempo, distinguindo principalmente componentes com a parte aérea perene e geófitas. Outros ciclos de vida correspondem ás plantas perenes de vida curta e às anuais. Os padrões de floração se dividem entre floração contínua e floração restrita a semanas. A entomofilia é o modo de polinização mais freqüente, seguido de ornitofilia e anemofilia. A anemocoria se verifica na maioria das espécies, sendo autocoria importante entre alguns dos elementos mais freqüentes da comunidade. Os padrões reprodutivos verificados podem corresponder a tendência de dispersão e estabelecimento de fluxo gênico em relação às áreas fora do afloramento. No próprio afloramento seriam mais favorecidas estratégias de crescimento vegetativo com o estabelecimento de clones. As afinidades florísticas com elementos rupestres da serra Mantiqueira e da região sul, sugerem a possibilidade de uma via pretérita de habitats pontuados entre este afloramento e os outros. O padrão em ilhas de solo sugere a presença de um processo de sucessão primária com uma espécie colonizadora que estabelece

uma seqüência. A seqüência mais sugestiva parte de uma comunidade herbácea a uma herbáceo-arbustiva, no entanto, a impossibilidade de situar no tempo os eventos de estabelecimento das espécies e desenvolvimento da unidade insular não permite negar esta hipótese. A relação entre tamanho insular e características da comunidade pode ser explicada também por uma heterogeneidade do substrato relacionada a uma dinâmica de reposição.

A comunidade de ilhas de solo apresentou-se composta por espécies com combinações variadas de características como forma de vida, micro- hábitat, ciclo de vida e estratégias de reprodução e dispersão. Tais combinações partilham um espaço restrito e fragmentado onde podem estar presentes diferentes graus de restrição e isolamento. Este efeito contribui para reduzir a sobreposição de nichos e relaxar uma ação uniformizadora surgida pela pressão competitiva, que seria esperada pela condição de interferência espacial no espaço limitado pelas ilhas de solo. O balanço desta situação resulta nos altos valores de diversidade e equabilidade observados. Diferenças nas estratégias adotadas e no desempenho geral das espécies quanto à exploração da variedade de condições representadas pelos sítios insulares, representam reflexos de graus diversos de eficiência no uso de recursos como água e carbono.

CAPÍTULO II

RAZÃO ISOTÓPICA DE CARBONO E ESTRATÉGIAS DE UTILIZAÇÃO DOS RECURSOS NO TEMPO E NO ESPAÇO EM COMPONENTES DA VEGETAÇÃO DO AFLORAMENTO ROCHOSO DE PEDRA GRANDE

Introdução

A análise da razão de isótopos estáveis de carbono permite a estimativa de diversos parâmetros do balanço de água e carbono relacionados a processos desenvolvidos dentro de uma escala de tempo compatível com o ciclo de vida do vegetal. A característica integradora desta técnica se torna vantajosa em relação a outros métodos de medição usados no sentido de se levantar atributos que confeririam valor adaptativo para o balanço de água e carbono característico.

A proporção dos isótopos estáveis de carbono de massa 13 e 12 na matéria orgânica deriva das diferentes características dos processos de transporte e interação deste elemento nos organismos. A razão entre a concentração de carbono de massa 13 e massa 12 na atmosfera é aproximadamente constante, correspondendo, em relação ao padrão internacional, a um valor que varia entre -7 e -8‰. Este valor é submetido a variações locais determinadas por atividade de fixação pelas plantas e por atividade humana (liberação de CO_2 de combustíveis fósseis). A modificação da proporção entre os dois

isótopos ($\delta^{13}C$) em relação ao padrão é relacionada principalmente ao processo de fixação do carbono atmosférico.

A diferença de massa entre os átomos de carbono, acarretaria diversos efeitos no que tange aos processos cinéticos de difusão e de interações químicas. O fracionamento final aparece como o resultado de uma adição do efeito termodinâmico da segregação dos isótopos nas reações semi-reversíveis. Estes efeitos, integrados nos processos metabólicos, resultam na razão isotópica observada nos materiais biológicos. Assim, dependendo das características da reação e do processo de transporte do carbono, substâncias naturais podem aparecer com valores próximos do padrão (carbonatos), ou em proporção muito menor (a maior parte do carbono fixado na fotossíntese).

Para o estabelecimento de uma escala relativa de conteúdo de isótopos de carbono, a referência utilizada é a terra de foraminíferos da formação Pee Dee (Belemnita). Padrões secundários são geralmente estabelecidos através desta referência. O valor do fracionamento ($\delta^{13}C$) é convencionalmente estabelecido em "por milhar", numa escala relativa (OLEARY et al., 1992). Assim:

$$\delta = \frac{Rp - Rs}{Rs} - 1$$

Onde: δ= razão isotópica "por mil" ‰; Rp = razão isotópica na planta; Rs = razão isotópica no padrão.

Outra representação da segregação dos isótopos é a discriminação (Δ) , que se constitui no valor de fracionamento em relação à fonte de carbono (o ar no caso das plantas terrestres). Esta

medida apresenta a vantagem de expressar diretamente a discriminação em relação à fonte, numa escala de valores positivos. Ou seja:

$$\Delta = \frac{\delta^{13}C_a - \delta^{13}C_p}{1 + \left(\frac{\delta^{13}C_p}{1000}\right)}$$

Onde Δ= fracionamento ‰; $\delta^{13}C_a$= razão isotópica do ar (PDB); $\delta^{13}C_p$= razão isotópica da planta.

Materiais vegetais se encontram tipicamente empobrecidos em carbono 13. A maior fonte de segregação é a característica do sistema de fixação inicial do CO_2. A princípio, distinguem-se duas classes de valores, que correspondem aos dois sistemas de fixação fotossintética do carbono predominantes, o tipo C3 (-20 a -35‰) e o tipo C4 (-9 a -14‰). A diferença no fracionamento entre os dois tipos fotossintéticos se deve ao uso de diferentes formas de carbono com equilíbrio diverso dos isótopos e a diferenças intrínsecas na cinética de interação com o substrato (BERRY, 1988). O tipo fotossintético CAM apresenta uma faixa de valores de fracionamento ampla, que corresponde à magnitude da participação de cada um dos dois sistemas fotossintéticos presentes em fases distintas (TROUGHTON et al. 1977).

A importância da informação obtida através da razão isotópica reside na amplitude dos valores observados entre espécies, entre indivíduos de uma mesma espécie e entre plantas ocupando diferentes habitats.

O fracionamento do carbono nos vegetais está relacionado a dois processos distintos presentes na fixação do gás carbônico atmosférico; as peculiaridades da difusão do CO_2 até o sítio de fixação

e as propriedades intrínsecas da enzima fixadora. Em plantas C3, a baixa afinidade da enzima fixadora (RUBp) pelo carbono mais pesado, é o fator responsável pelo alto fracionamento característico. Este fator, se apresenta modulado pela diferença na pressão parcial de CO_2 nas etapas críticas do processo de fixação. A partir do conhecimento deste processo podemos adotar o modelo proposto por FARQUHAR & RICHARDS (1984) segundo o qual:

$$\Delta = a + (b - a) \cdot \frac{pi}{pa}$$

Onde: Δ= fracionamento total (‰); *a*= fracionamento devido à difusão do CO_2 no ar (4.4‰); *b*= discriminação pela RUBp (entre 27 e 30 ‰); *pi* = pressão parcial de CO_2 interna; *pa* = pressão parcial de CO_2 externa.

O fracionamento relacionado às características dos processos de transporte do CO_2 através dos estômatos e do mesofilo, reflete as resistências típicas impostas concomitantemente ao transporte de água, o que permite fazer inferências sobre os processos envolvendo o fluxo conjunto de água e carbono (BERRY, 1988). Os componentes variáveis mais importantes no fracionamento, seriam a resistência estomática e a capacidade de fixação do gás carbônico difundido dentro do mesofilo. A partir desta característica, o componente variável responsável pela razão isotópica do material fixado seria a relação entre a concentração interna ou subestomática de CO_2(*Ci* ou *Ces* ou *pi*) e a externa (*ca* ou *pa*). O fracionamento corresponde assim a um reflexo dos valores típicos de *Ci/Ca* durante o período no qual ocorreu a fixação.

A possibilidade de se obterem valores correspondentes a padrões de fluxo e de comportamento enzimático integrados numa

escala de tempo maior, permite a elaboração de considerações mais seguras a respeito das características do ponto de ajuste fisiológico que expressam características adaptativas na relação água-carbono.

A descoberta da existência de marcas isotópicas características suscitou um levantamento geral da amplitude dos valores encontrados na vegetação (EHLERINGER & RUNDEL, 1988).

A variação da razão isotópica entre -8 e -35‰ nos tecidos vegetais, foi atribuída à existência de diferentes sistemas enzimáticos de fixação de CO2 (SMITH & EPSTEIN, 1971). Este método se tornou o padrão para a detecção de tipos fotossintéticos em larga escala. Dai, sua utilização em levantamentos da distribuição de plantas C3, C4 e CAM em escalas regionais e globais (DELUCIA & SCHLESINGER, 1991; KORNER et al. 1991; STEWART et al, 1995). É possível também a distinção de tipos fotossintéticos em grupos filogeneticamente relacionados como, por exemplo, subfamílias e gêneros de Bromeliaceae além de gêneros e espécies de Poaceae. A razão isotópica permite a detecção da variação do tipo fotossintético entre indivíduos de uma espécie ou num mesmo indivíduo em períodos diversos (TROUGHTON et al. 1977). O nível de resolução deste método permite verificar o efeito de variações nas características ambientais tais como altitude e latitude (FRIEND et al. 1989; KORNER et al. 1991; VITOUSEK et al. 1990) e regime de precipitação (STEWART et al, 1995).

Razão Isotópica e *eficiência no uso da água*

A eficiência de uso da água, considerada como a quantidade de biomassa produzida por quantidade de água transpirada, se relaciona com a razão isotópica pelo termo comum entre os fluxos de massa de H_2O e CO_2, ou seja, a resistência da passagem através do estômato. Assim, as variações características dos valores de fracionamento isotópico relacionadas com a eficiência de uso da água nas plantas C3 estão relacionadas, principalmente, à demanda de CO_2 pelo cloroplasto (capacidade de carboxilação) e à condutância estomática (FARQUHAR, OLEARY & BERRY, 1982; FARQUHAR e RICHARDS, 1984).

Características adaptativas e razão isotópica

Os valores de razão isotópica de carbono incorporam os eventos relacionados ao balanço hídrico e de carbono durante a história de vida da unidade foliar. A estabilidade da marca isotópica nas estruturas celulósicas permite avaliar a estratégia de uso dos recursos dentro do ciclo de vida incorporando as variações sazonais.

A relação entre eficiência de uso da água e razão isotópica pode ser extrapolada pelo valor de pi/pa e pela razão entre as diferenças na tensão de vapor entre o ar e a folha nas respectivas temperaturas. Este efeito tende a ser uma fonte de artefatos na relação entre o fracionamento e a eficiência de uso da água em locais com uma grande amplitude de variação da temperatura.

As variações encontradas nos valores de $\delta^{13}C$ de uma espécie, correspondem a uma amplitude geneticamente determinada (CONDON, RICHARDS & FARQUHAR, 1987). Estes valores refletem um ponto de ajuste metabólico ("setting point"- EHLERINGER, 1993) que corresponde à maximização do ganho de carbono por perda d'água. Este ponto de ajuste relaciona-se a um conjunto de características como a forma de vida, a expectativa de longevidade (TROUGHTON et al, 1977), a presença de competição por água e o ajuste do metabolismo à variação sazonal na disponibilidade de recursos.

Sendo em parte influenciado pela condutância estomática, o valor da razão isotópica de carbono pode refletir a expressão de diversas "estratégias estomáticas"(JONES, 1992). Estas estratégias consistem na relação entre a abertura estomática e a disponibilidade de água através das variações sazonais. Uma estratégia otimista, por exemplo, consistiria na capacidade de manter uma alta condutância estomática por um período extenso, o que permitiria a utilização da água mesmo no final da estação seca. Esta estratégia seria comum em plantas anuais e em perenes de vida curta. Naturalmente, esta estratégia se torna aparente na discriminação isotópica, já que envolve a razão *Ci*/ca. Uma estratégia pessimista seria caracterizada, em plantas perenes, pela fixação do carbono restrita ao período com maior expectativa de chuva, seguida de dormência durante o período de seca.

Entre as implicações adaptativas da eficiência de uso da água está a relação entre esta e a longevidade (TROUGHTON et al, 1977; EHLERINGER, 1993). À medida que se apresenta uma vantagem maior

na manutenção do indivíduo, a tendência observada seria a de uma maior parcimônia no uso da água, que se reflete num menor fracionamento. Pelo oposto, situações nas quais existam vantagens no desenvolvimento rápido e ágil absorção da água, a adoção de uma estratégia "gastadora" parece adequada. O uso irrestrito da água disponível corresponderia a uma eficiência intrínseca reduzida, que se reflete num *Ci* maior.

Microhabitat e razão isotópica

As variações observadas na razão isotópica em plantas instaladas em diferentes microhabitats está fortemente relacionada com as características da amplitude da variação temporal e espacial no aporte hídrico (EHLERINGER & COOPER, 1988). As evidências são inequívocas em se apontar um menor fracionamento nas plantas de habitats com restrições na disponibilidade de água. De forma geral, se observa uma redução do *Ci* na medida que as condições do ambiente exercem uma limitação maior na produtividade. Contudo observa-se a necessidade de se considerar conjuntamente os aspectos da estratégia de ocupação do substrato e a forma de vida, já que um mesmo ambiente pode ser utilizado de formas diversas por diferentes espécies. Características anatômicas seriam também importantes na relação entre eficiência de uso da água e fracionamento. Neste caso, a presença de uma resistência intrínseca ao estresse hídrico poderia afetar a razão isotópica de forma a se observar uma aparente inversão

na relação entre qualidade do substrato e *Ci* (ou ***pes***)(GUEHL et al., 1995).

Vegetação *rupícola* e razão isotópica

Uma limitação característica do ambiente rupestre seria a baixa qualidade do substrato quanto à capacidade de retenção de água que, aliada ao alto grau de exposição, submeteria os vegetais instalados a secas intensas e freqüentes. No entanto, a presença de acúmulo de matéria da rocha parental e plantas na forma de "ilhas" de vegetação, criaria uma diversidade de substratos com qualidades variadas, principalmente relacionadas à superfície e ao volume de solo disponível para exploração pelas raízes. Esta peculiaridade permite dispor de habitats com características essenciais semelhantes que diferem quanto a fatores que influenciam no balanço hídrico. Assim, a formação em ilhas de solo representa um material de qualidades apropriadas à análise pela razão isotópica. Aliada às características físicas do ambiente, a variedade de formas-de-vida e tipos fotossintéticos encontrados nesta vegetação fornecem um material rico para o estudo das relações entre o balanço de carbono, hábitat e morfologia.

A razão isotópica refletiria a estratégia de balanço de água e carbono adotada diante das características limitantes típicas do substrato. Da mesma forma que se verifica um efeito pressuposto relacionado à limitação da disponibilidade espacial de água, espera-se um ajuste à disponibilidade temporal deste fator. Tal efeito se refletiria na variação sazonal dos valores de razão isotópica correspondentes à razão *Ci/Ca*.

A relação entre o valor do *Ci* estimado pela razão isotópica e o valor correspondente obtido por medidas de trocas gasosas, deve se situar, pelo menos dentro da expectativa da amplitude observada durante o período de maior limitação do aporte hídrico, quando são esperados os menores valores de condutância. Desvios desta relação identificariam efeitos intrínsecos, relacionados, por exemplo à resistência interna ao fluxo de gás carbônico e permitem identificar artefatos gerados pelo aumento da demanda de CO_2 pelo sistema de fixação.

Objetivos

O objetivo consiste em se levantar as características de economia hídrica e de sistemas de fixação de carbono, relacionadas a variações espaciais devidas ao substrato e temporais relacionadas à sazonalidade nos componentes mais importantes da vegetação em "ilhas de solo".

Espera-se observar características de economia hídrica e fixação de carbono expressas na razão isotópica e estabelecer sua relação com aspectos dos componentes da comunidade como forma de vida, longevidade, hábitat característico e fenologia. Supõe-se desta forma estabelecer uma relação entre estes parâmetros e padrões gerais de ordenação da comunidade.

Material e Métodos

A partir do conhecimento da composição e da estrutura da formação vegetal em "ilhas de solo" de Pedra Grande, Atibaia, foram selecionadas as espécies mais expressivas na comunidade (Tabela 5). A fim de se verificar o efeito do substrato foram coletadas amostras de plantas crescendo em habitats contrastantes. O efeito da sazonalidade foi avaliado em épocas do ano correspondentes ao final da estação seca (início de outubro) e o final da época mais chuvosa (meados de março) (Figura 50).

O material consistiu em amostras de folhas e/ou ramos herbáceos ou lenhosos. As amostras correspondentes a habitats diferentes foram tomadas levando-se em conta a quantidade de substrato representada pelo tamanho da ilha de solo. A distinção do tamanho insular foi feita por uma escala de tamanho determinada pelo número inteiro do logaritmo neperiano da área em metros quadrados, adicionado de 3. A escala foi acrescida do valor 0, correspondente à ausência de solo, ou seja, a rocha nua.

Tabela 5 - Espécies da vegetação insular amostradas para a análise da razão isotópica. O valor correspondente ao hábitat se refere ao tamanho da ilha. Pequena - classes de tamanho 1 e 2; média - 4 e 5; grande - 6 a 8. Para autoria e características das espécies referir-se à tabela 2 - página 33.

Espécie	Hábitat
Época chuvosa-março/ 1995	
Alstroemeria nemorosa	ilha grande
Anthurium sp.novae	ilha pequena e ilha grande
Axonopus barbigerus	ilha grande
Clusia criuva	ilha grande
Cuphea thymoides	ilha grande
Doryopteris crenulans	ilha grande
Epidendrum elongatum	Ilha pequena e ilha grande
Galinsoga ciliata	ilha grande
Hillia parasitica	ilha grande
Hippeastrum damazianum	ilha grande e ilha pequena
Myrciaria delicatula	ilha grande
Panicum cyanescens	ilha grande
Pitcairnia flammea	ilha grande
Stevia hypericifolia	ilha grande
Tibouchina mosenii	ilha grande
Tibouchina ursina	ilha pequena, média e grande
Tillandsia araujei	superfície rochosa
Tillandsia streptocarpa	superfície rochosa
Trembleya parviflora	ilha grande
Doryopteris collina	ilha grande
Amostras da época seca - outubro/1994	
Anthurium sp.novae	ilha grande
Axonopus barbigerus	ilha grande
Dyckia pseudococcinea	ilha grande
Epidendrum elongatum	ilha grande
Nothoscordum gracile	ilha grande
Panicum cyanescens	ilha grande
Peperomia reflexa	ilha grande
Pitcairnia flammea	ilha grande
Rhipsalis spinescens	superfície rochosa.
Stevia hypericifolia	ilha grande
Tibouchina mosenii	ilha grande
Tibouchina ursina	ilha grande
Tillandsia araujei	rocha nua

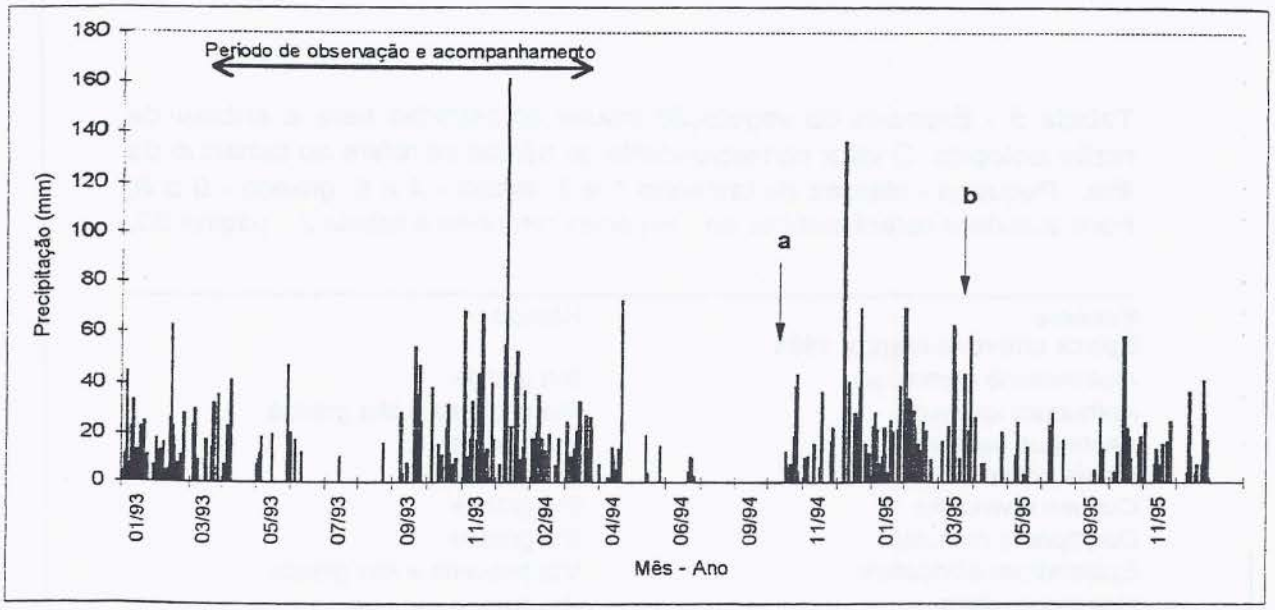


Figura 50 - Precipitação chuvosa diária em Atibaia entre os anos de 1993 e 1995, assinalando os períodos de coleta correspondentes ao final da estação seca (a) e o final da estação chuvosa (b). A estação não forneceu medidas correspondentes aos meses de junho e agosto de 1995.

As amostras foram secas a 75ºC durante 48 horas. No caso de plantas suculentas o tempo foi prolongado até que o material se tornasse apropriado para ser moído. O material seco foi moído inicialmente numa malha grossa e em seguida tamisado em uma peneira de solo de malha 0.2. Fibras e material mais grosso foram descartados manualmente. O material moído foi acondicionado em sacos de polietileno e identificado.

As análises de razão isotópica foram feitas no laboratório de espectrometria de massa do CENA - ESALQ - Piracicaba - São Paulo.

De cada amostra foram tomadas sub-amostras em duplicata, consistindo, cada uma, em 10mg de material, selecionado a partir da parte mais fina da amostra moída. As amostras foram colocadas em cápsulas de vidro pirex e foi adicionado óxido de cobre suficiente. Os

tubos contendo amostra e oxidante foram submetidos ao vácuo e selados. As amostras foram levadas ao mufla por 12 horas a 550°C.

As cápsulas contendo gás resultante da combustão da amostra foram levadas à linha de extração e purificação de gás carbônico. A purificação era feita em uma linha de vácuo dupla. O gás contido na cápsula era desidratado através de um banho de álcool e gelo seco. A separação do gás carbônico era feita em um balão imerso em nitrogênio líquido. O gás resultante era levado ao espectrômetro de massa e lido.

O espectrômetro de massa utilizado foi o modelo VG Micromass 602E da Sira Mass. O padrão utilizado consistia num padrão secundário do PDB, sendo composto por carvão mineral e de folha de milho. O valor resultante era assim estimado através da equação:

$$\delta^{13}C = P1 + (P2 - P1) \cdot \frac{VM - M1}{M2 - M1}$$

Onde: *P*1=-25.91; *P*2= -10.5; *VM*= valor medido; *M*1= carvão 1; *M*2=carvão 2.; todos em δ ‰.

Foram consideradas todas as medidas obtidas pelo espectrômetro para testes de média. Parte dos resultados está expressa diretamente em razão isotópica (δ) e parte em valor de discriminação (Δ) calculado conforme a equação proposta por FARQUHAR & RICHARDS (1984) considerando o valor do ar como -7.8‰.

Para o cálculo do valor estimado de *Ci* foi utilizada a equação de FARQUHAR et al. (1982) modificada por EHLERINGER (1988) segundo a qual :

$$c_i = c_a \cdot \frac{\delta^{13}C_{ar} - \delta^{13}C_{folha} - a}{b - a}$$

Onde: c_a = concentração de CO_2 no ar ambiente. c_i = concentração intercelular ou subestomática de CO_2; a = diferença na difusão entre os isótopos; b = discriminação associada à enzima RUBISCO. A unidade de massa é µmol/mol.

Coleta de dados de trocas gasosas no campo

Medidas de trocas gasosas foram realizadas em folhas de indivíduos das espécies: *Anthurium* sp.novae, *Clusia criuva, Hippeastrum damazianum, Panicum cyanescens, e Tibouchina ursina,* com o objetivo de fornecer parâmetros de comparação da razão *Ci/Ca* com o valor estimado pela razão isotópica.

Os valores foram obtidos através de medidas do andamento diário de trocas gasosas em três folhas em cada período de uma hora, durante os dias 27 e 28 do mês de julho de 1993. As medidas foram efetuadas através de um sistema de análise de fotossíntese LCA-2 (Analytical Development Co. - Hoddesdon, UK), utilizando uma câmara foliar ADC PLC-2 (N). As medidas utilizadas, fornecidas pelo sistema foram a condutância estomática (g); a concentração interna de CO_2 (*Ci*) e a concentração de CO_2 do espaço externo à folha (Ca).

Os valores obtidos foram analisados e comparados com os projetados pela razão isotópica, considerando-se a amplitude da variação verificada durante o dia.

Comparações e testes de hipóteses

Os valores foram representados na forma de médias, desvios e /ou medianas. Para representações e comparação visual foi utilizada a média ou a mediana e a amplitude de variação. Os testes de hipóteses consistiram em testes de médias, utilizando-se o teste de soma de postos de Wilcoxon - Mann-Whitney, considerado apropriado devido às características dos dados obtidos (SIEGEL & CASTELLAN, 1988). A rejeição da hipótese de nulidade foi considerada ao nível de 95% ou acima. Foram feitas comparações entre amostras colhidas no final dos períodos seco e úmido respectivamente dos anos 1994 e 1995 considerando a expectativa de variâncias diferentes em amostras independentes. As comparações se estenderam à forma de vida e alguns aspectos da fenologia.

A caracterização da forma de vida foi feita, em parte pela escala de Raunkiaer revisada (ELLENBERG, & MUELLER-DOMBOIS, 1967) e pela escala de formas de vida de Bromeliaceae de PITTENDRIGH (1948).

RESULTADOS

Os valores de razão isotópica obtidos estão dentro da faixa normalmente atribuída à celulose de vegetais, apresentando uma variação de 11 a 29 ‰ (Tabela 6). A variação entre as espécies examinadas indica a presença de subgrupos de características de fracionamento.

Tabela 6- Medianas dos valores de razão isotópica obtidos e dos parâmetros calculados. δ‰ - razão isotópica de carbono 13 e 12; Δ‰ - discriminação isotópica correspondente ao ar e *Ci* µmol/mol - valor projetado de concentração de CO_2 na câmara subestomática * média

	Out/94			Mar/95								
	Ilha grande						Ilha pequena			Ilha Média		
	δ‰	Δ‰	*Ci* µmol/mol	δ‰	Δ‰	*Ci* µmol/mol	δ‰	Δ‰	*Ci* µmol/mol	δ‰	Δ‰	*Ci* µmol/mol
Alstroemeria nemorosa	-	-	-	-26.394	18.893	232.295	-	-	-	-	-	-
Anthurium sp.novae	-23.537	15.912	203.183	-24.519	16.934	213.188	-22.424	14.755	191.835	-	-	-
Axonopus barbigerus	-11.913	3.960	*	-11.931	3.979	*	-	-	-	-	-	-
Clusia criuva	-	-	-	-23.823	16.210	206.099	-	-	-	-	-	-
Cuphea thymoides	-	-	-	*-28.928	21.551	258.120	-	-	-	-	-	-
Doryopteris crenulans	-	-	-	-26.099	18.584	229.292	-	-	-	-	-	-
Doryopteris collina	-	-	-	-28.572	21.177	254.492	-	-	-	-	-	-
Dyckia pseudococcinea	-12.466	4.522	90.354	-12.589	4.648	*	-	-	-	-	-	-
Epidendrum elongatum	-15.179	7.290	*	-15.542	7.661	*	-15.776	7.900	*	-	-	-
Galinsoga ciliata	-	-	-	-29.240	21.880	261.303	-	-	-	-	-	-
Hillia parasitica	-	-	-	-27.076	19.607	239.246	-	-	-	-	-	-
Hippeastrum damazianum	-23.762	16.145	205.469	-23.231	15.593	200.062	-	-	-	-	-	-
Myrciaria delicatula	-	-	-	-26.740	19.255	235.827	-	-	-	-	-	-
Nothoscordum gracile	-	-	-	-27.351	19.895	242.049	-	-	-	-	-	-
Panicum cyanescens	-25.845	18.318	226.697	-25.321	17.771	221.361	-	-	-	-	-	-
Peperomia reflexa	-	-	-	-26.195	18.684	230.265	-	-	-	-	-	-
Pitcairnia flammea	-25.511	17.969	223.294	-25.657	18.122	224.783	-	-	-	-	-	-
Rhipsalis spinescens	-	-	-	-17.888	10.068		-	-	-	-	-	-
Stevia hypericifolia	-26.963	19.489	238.095	-28.032	20.610	248.988	-	-	-	-	-	-
Tibouchina mosenii	-26.338	18.834	231.726	-27.614	20.171	244.729	-	-	-	-	-	-
Tibouchina ursina	-	-	-	-27.194	19.731	240.451	-28.390	20.986	252.637	-28.089	20.670	249.569
Tillandsia araujei	-13.399	5.473	*	-13.437	5.511	*	-	-	-	-	-	-
Tillandsia streptocarpa	-	-	-	-13.482	5.556	*	-	-	-	-	-	-
Trembleya parviflora	-	-	-	-25.892	18.368	227.181	-	-	-	-	-	-

O teste de significância da média dos valores de razão isotópica de cada amostra, mostrou ser este, um parâmetro pouco representativo da variação encontrada. Levando-se em conta o nível de 95%, as médias da maioria dos grupos de réplicas não se mostraram apropriadas para caracterização dos valores de razão isotópica. Este problema foi contornado utilizando-se a mediana como parâmetro representativo. Considerando-se esta limitação, os testes de hipóteses envolvendo os valores de razão isotópica consistiram em testes não-paramétricos, principalmente o teste de soma de postos de Wilcoxon-Mann-Whithney para comparação entre duas amostras independentes e o teste de Kruskal-Wallis para comparação de múltiplas amostras (SIEGEL & CASTELLAN, 1988). No caso específico de *Cuphea thymoides*, o valor da média foi usado por ter sido o único obtido a partir das réplicas (Tabela 6).

A amplitude dos valores obtidos para cada espécie foi grande considerando as variações típicas. Este resultado pode ser atribuído à combinação, numa mesma amostra, de partes de folha, pecíolo e ramos, que podem apresentar diferenças no fracionamento. No entanto, esta variação permite a obtenção de valores mais próximos aos que possivelmente representam o conjunto de processos relevantes. Diferenças entre as espécies quanto à amplitude dos valores foram atribuídas às características intrínsecas na alocação do carbono e ao fracionamento interno entre as partes das plantas.

Tabela 7- Parâmetros descritivos dos valores de razão isotópica separados em grupos. Os grupos identificados por SMITH & EPSTEIN (1971) correspondem a tipo1 e tipo2 e os dados obtidos correspondem a Atibaia I e II

	tipo I	tipo II	atibaia I	atibaia II
n:	28,00	62,00	24,00	57,00
média:	-14,45	-27,96	-13,99	-25,99
desvio padrão:	2,96	2,52	2,09	1,80
mínimo:	-18,60	-34,30	-18,50	-29,30
máximo:	-5,60	-23,20	-11,50	-22,08
mediana:	-14,80	-27,90	-13,31	-26,02

Grupos de razão isotópica

Os valores obtidos foram agrupados em dois intervalos (Tabela 7) sugeridos pela distribuição geral dos valores, o primeiro, correspondendo a um grupo com valores menos negativos, reunindo espécies de Poaceae, Bromeliaceae, Cactaceae e Orchidaceae, suculentas ou hemicriptofíticas; o segundo intervalo corresponde aos valores mais negativos, incluindo a maior parte das espécies estudadas e constituindo a maior variedade de formas-de-vida. No primeiro grupo destaca-se *Axonopus barbigerus* pelo valor excepcionalmente baixo e que poderia caracterizar por si a expressão de um subgrupo. Os dois subgrupos seriam assim identificados, o primeiro pela espécie *A.barbigerus* com o valor mais alto de razão isotópica e o segundo pelas espécies de Bromeliaceae e Orchidaceae analisadas com valores intermediários. Os intervalos nos dois grupos principais considerados foram -18 a -11 e -29 a -22. As medianas destes intervalos serão respectivamente -13.31 e -26.02. A distribuição de valores dentro de

cada grupo se aproximou da normalidade como pode ser verificado pela proximidade entre a média e a mediana (Tabela 7; Figura 51). A partir desta observação foi efetuada uma análise de variância unidirecional, para comparação dos valores entre os grupos, tendo sido obtida a possibilidade de se rejeitar H_0 ao nível de 95%. Ou seja permite-se considerar os valores agrupados como significativamente diferentes.

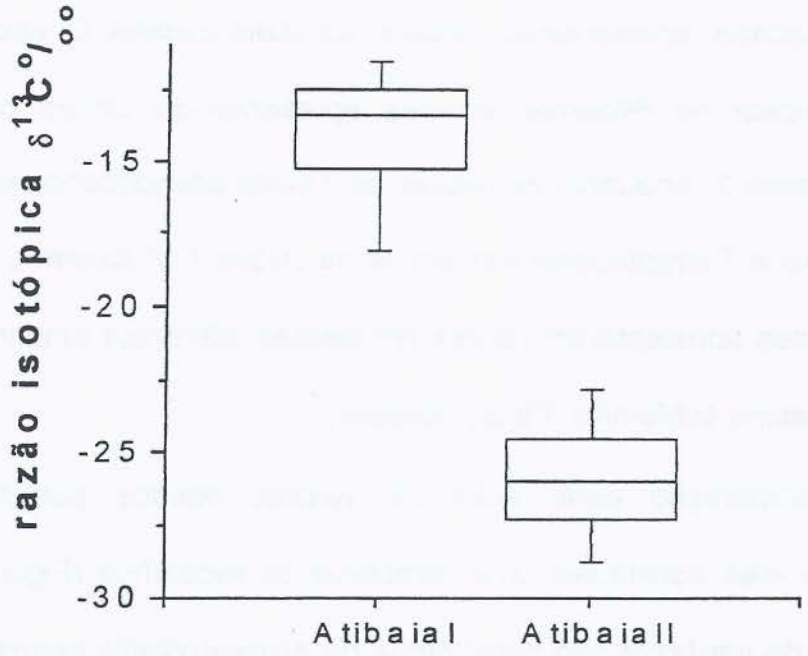


Figura 51- Grupos principais de valores de razão isotópica encontrados nas espécies analisadas em Atibaia - SP. A linha vertical corresponde à amplitude dos valores e a altura da caixa ao desvio padrão. A linha horizontal corresponde à média.

Os subgrupos formados, são comparáveis aos considerados por SMITH & EPSTEIN (1971). Em relação aos valores observados por estes autores, um teste da hipótese de distinção dos valores do grupo 1 considerado e os valores correspondentes na área vegetação estudada mostra a possibilidade de se aceitar H_0, o que sugere uma afinidade dos valores encontrados com os referidos por SMITH & EPSTEIN. Por outro lado, os valores referentes à classe 2 na Pedra Grande mostraram-se significativamente diferentes considerando-se o teste *t*

para variâncias diferentes ($p < 0.05$) daqueles referidos em SMITH & EPSTEIN (1971). Isto leva a aceitar que a média dos valores de Atibaia para o grupo 2 é maior do que a dos valores do levantamento destes autores. O grupo 2 de valores obtidos nas espécies do afloramento rochoso, corresponde à metade superior dos valores obtidos por SMITH & EPSTEIN que variam de -34.30 a -23.20 (Tabela 7). As espécies da família Bromeliaceae, apresentaram valores nas duas classes. O valor de razão isotópica de *Pitcairnia flammea* apresentou-se dentro do intervalo da classe 2, enquanto os valores de *Dyckia pseudococcinea*; *Tillandsia araujei* e *T.streptocarpa* incluem-se na classe 1. *P.flammea* e *D.pseudococcinea* apresentaram valores em classes diferentes embora pertençam à mesma subfamília (Pitcairnioideae).

Uma comparação geral entre os valores obtidos permite considerar que eles constituem uma característica específica (Figura 52). A análise de variância não paramétrica de Kruskal-Wallis permite rejeitar H_0 o que admite considerar os valores como significativamente distintos, ou seja, cada espécie apresenta uma identidade isotópica.

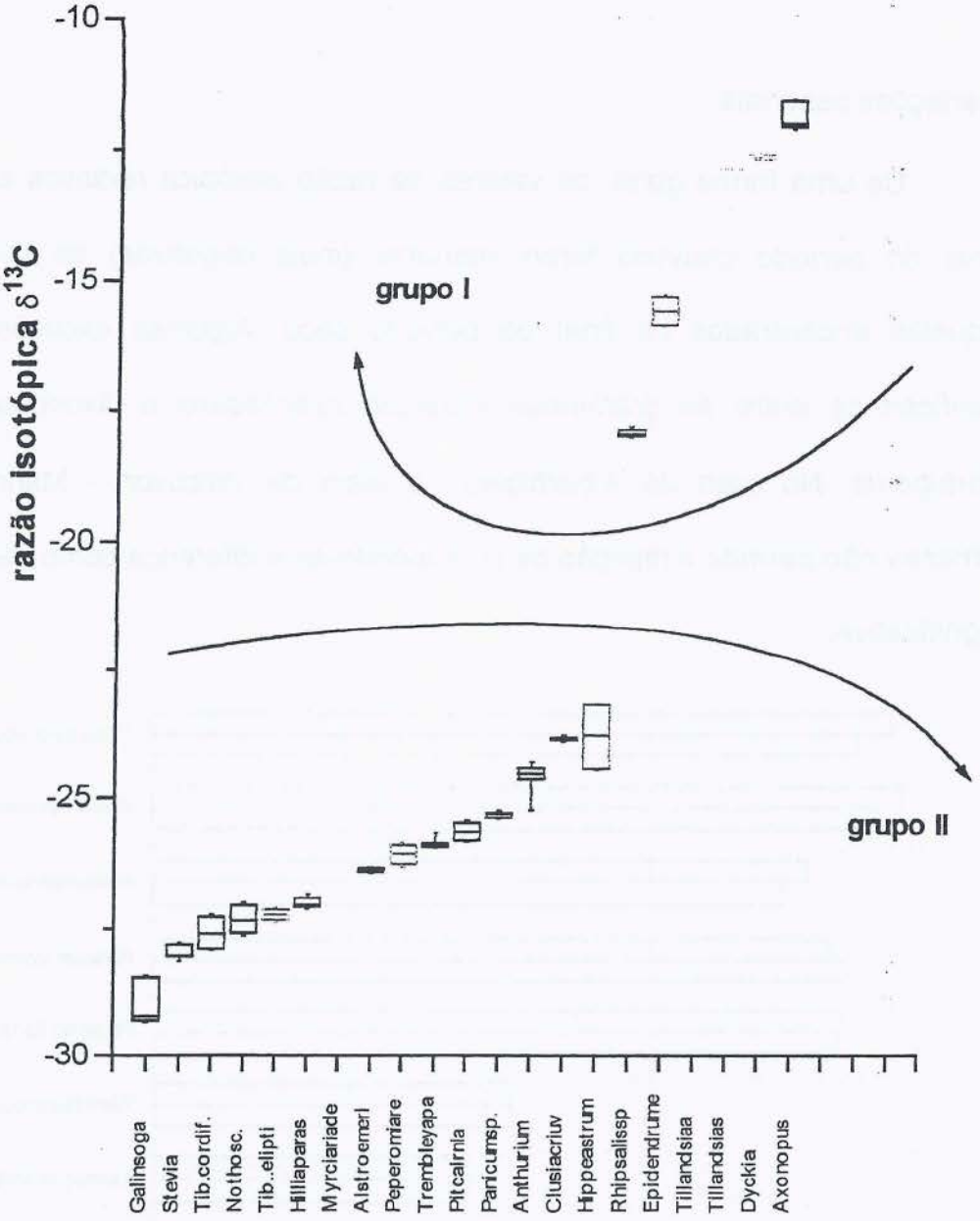


Figura 52 - Valores de razão isotópica das espécies analisadas em Atibaia. A altura do retângulo corresponde à amplitude da distribuição estimada dos valores. A linha horizontal assinala o valor médio.

Variações no fracionamento

As comparações entre valores de fracionamento em plantas de diferentes habitats e em períodos de aporte hídrico diverso permitiram verificar pequenas variações (Figura 53;Tabela 8). A amplitude da variação foi relacionada, a princípio, à espécie e ao hábitat ocupado correspondente.

Variações sazonais

De uma forma geral, os valores de razão isotópica relativos ao final do período chuvoso foram menores (mais negativos) do que aqueles encontrados no final do período seco. Algumas exceções verificam-se entre as gramíneas *Panicum cyanescens* e *Axonopus barbigerus*. No caso de *A.barbigerus* o teste de Wilcoxon - Mann-Whitney não permite a rejeição de H_0 supondo-se a diferença como não significativa.

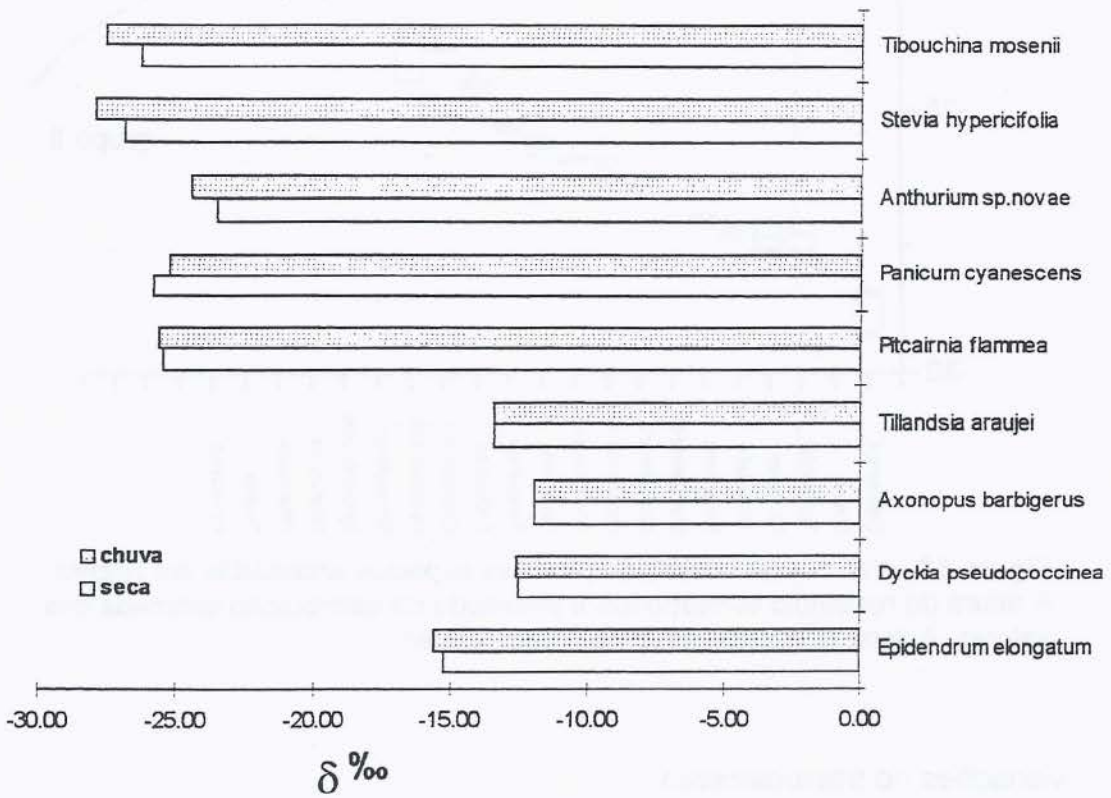


Figura 53 - Comparação entre os valores de razão isotópica correspondentes ao final do período de chuvas com valores do final do período de seca (chuva; seca).

Algumas espécies mostraram diferenças menores do que 0.1‰ igualmente não rejeitáveis pelos testes apropriados. Entre estas encontra-se *Tillandsia araujei* com uma diferença de 0.04‰. Na mesma escala de valor de diferença *Dyckia pseudococcinea* apresentou

diferença significativa. As maiores variações na razão isotópica se verificaram em *Anthurium* sp.novae, *Stevia hypericifolia* e *Tibouchina mosenii*. Estas diferenças se encontram dentro da faixa de valores encontrados em comparações semelhantes (O'LEARY & MADHAVAN, 1994). Mesmo quando se verificaram diferenças pequenas, os valores da mediana tendiam a ser menores no período chuvoso (Tabela 8).

Tabela 8- Diferenças nas medianas dos valores de razão isotópica e probabilidade para rejeição de H_0 entre os períodos seco e chuvoso em amostras coletadas em ilhas de solo na Pedra Grande - Atibaia. * - não rejeita H_0

Espécie	$\delta^{13}C$			
	seca	**chuva**	**diferença**	***p***
Anthurium sp.novae	-23.54	-24.52	0.98	0.00
Dyckia pseudococcinea	-12.47	-12.59	0.12	0.00
Axonopus barbigerus	-11.91	-11.93	0.02	*0.08
Tillandsia araujei	-13.40	-13.44	0.04	*1.00
Pitcairnia flammea	-25.51	-25.66	0.15	0.04
Panicum cyanescens	-25.85	-25.32	-0.53	0.00
Epidendrum elongatum	-15.18	-15.54	0.36	0.00
Stevia hypericifolia	-26.96	-28.03	1.07	0.00
Tibouchina mosenii	-26.34	-27.61	1.28	0.00

Variações relacionadas ao hábitat

Nas espécies comparadas quanto ao valor da razão isotópica em unidades de tamanho diferente, as diferenças observadas mostraram sentido e amplitude diversas (Tabela 6). Apenas *Anthurium sp.novae* e *Tibouchina ursina* mostraram diferenças nas quais foi possível rejeitar H_0. Em *Epidendrum elongatum* e *Hippeastrum damazianum*, a diferença observada não pode ser considerada significativa no nível de 5%. O sentido da variação foi diferente entre as amostras de *Tibouchina ursina* e *A.sp.novae*. Em *Tibouchina ursina* os menores valores de razão isotópica foram obtidos nas ilhas menores. Ao contrário, em *Anthurium*

sp.novae os valores menores aparecem nas amostras provenientes da ilha maior. A maior variação significativa (2.10‰) apareceu entre as amostras de *Anthurium* sp.novae, entre plantas de ilhas grandes e pequenas. Em *Tibouchina ursina* foi considerada adicionalmente a amostra de uma ilha de tamanho intermediário, neste caso, o valor obtido não foi considerado significativo quando comparado com o obtido na ilha menor. No entanto, as amostras referentes à ilha intermediária, quando comparadas às ilhas maiores mostraram-se significativamente diferentes (Tabela 9). A relação entre os resultados obtidos em espécimes de *Tibouchina ursina* mostra um aumento gradativo da razão isotópica proporcional à classe de tamanho insular (Tabela 10).

Tabela 9- Valores de razão isotópica de amostras de indivíduos instalados em unidades de tamanho diferente comparados considerando as classes 1 e 4 de tamanho insular. O valor de p se refere ao valor obtido no teste de soma de postos de Wilcoxon-Mann Whitney (* - não rejeita H_0)

Espécies	Ilha pequena	Ilha grande	Ilha pequena-grande	*p*
Tibouchina ursina	-28.39	-27.25	-1.14	<0.0001
Hippeastrum atibaia	-23.23	-23.76	0.53	* 0.96
Anthurium sp.novae	-22.42	-24.52	2.10	<0.0001
Epidendrum elongatum	-15.78	-15.54	-0.23	* 0.58

Tabela 10 - Valores de razão isotópica de amostras de indivíduos de *Tibouchina ursina* instalados em ilhas de tamanho diverso considerando 3 tamanhos diferentes. O valor de p se refere ao valor obtido no teste de soma de postos de W.-Mann-Whitney. * -não rejeita H_0

	Ilha pequena	Ilha média	Ilha grande	diferença	*p*
Tibouchina ursina	-28.39	-28.09		-0.30	*1.0000
		-28.09	-27.25	-0.84	0.0001

Parâmetros de trocas gasosas obtidos no campo

Nas tabelas de número 10 a 14 estão representados os valores obtidos através da análise de trocas gasosas no período de menor pluviosidade em algumas espécies do afloramento da Pedra Grande. Os baixos valores de condutância em *Panicum cyanescens* estão relacionados provavelmente ao fato de terem sido usadas plantas no início do processo de senescência. As plantas de *Hippeastrum damazianum* utilizadas corresponderam aos poucos indivíduos que não haviam entrado em dormência, localizados em um substrato especialmente úmido. Em *Anthurium* sp.novae foram utilizadas partes diferentes da mesma folha entre as réplicas.

Tabela 11 - *Clusia criuva* - Valores de Concentração de CO_2 e condutância estomática medidos no campo. N=102; ***Ca*** - conc.gás carbônico externa à folha; ***Ci***- conc.gás carbônico subestomática; ***g*** - condutância estomática.

	Ca µmol /mol	***Ci µmol /mol***	***g.mol.m^{-2}.s^{-1}***	***Ci/Ca***
Média	315.86	208.90	0.10	0.66
Desvio Padrão	7.93	30.25	0.04	0.10
Mínimo	297.10	153.40	0.02	0.51
Mediana	316.35	200.90	0.11	0.63
Máximo	327.80	283.00	0.19	0.91

Tabela 12 - *Tibouchina ursina* - Valores de Concentração de CO_2 e condutância estomática medidos no campo. N=27; *Ca* - conc.gás carbônico externa à folha; *Ci*- conc.gás carbônico subestomática; *g* - condutância estomática.

	Ca µmol /mol	***Ci µmol /mol***	***g.mol.m^{-2}.s^{-1}***	***Ci/Ca***
Média	319.44	203.21	0.11	0.64
Desvio Padrão	12.36	44.42	0.06	0.16
Mínimo	303.80	157.90	0.02	0.47
Mediana	317.10	179.20	0.14	0.56
Máximo	337.50	284.50	0.19	0.90

Tabela 13 - *Anthurium* sp.novae - Valores de Concentração de CO_2 e condutância estomática medidos no campo. N=26; ***Ca*** - conc.gás carbônico externa à folha; ***Ci***- conc.gás carbônico subestomática; ***g*** - condutância estomática

	Ca µmol /mol	***Ci µmol /mol***	***g.mol.m^{-2}.s^{-1}***	***Ci/Ca***
Média	322.15	204.87	0.07	0.64
Desvio Padrão	11.22	33.39	0.02	0.12
Mínimo	304.70	143.50	0.03	0.43
Mediana	322.05	205.15	0.07	0.64
Máximo	341.20	271.50	0.10	0.86

Tabela 14 - *Hippeastrum damazianum* - Valores de Concentração de CO_2 e condutância estomática medidos no campo. N=26; ***Ca*** - conc.gás carbônico externa à folha; ***Ci***- conc.gás carbônico subestomática; ***g*** - condutância estomática

	Ca µmol /mol	***Ci µmol /mol***	***g.mol.m^{-2}.s^{-1}***	***Ci/Ca***
Média	318.23	175.48	0.11	0.55
Desvio Padrão	9.25	43.23	0.04	0.14
Mínimo	302.90	118.70	0.02	0.39
Mediana	322.85	167.30	0.12	0.52
Máximo	331.60	268.00	0.18	0.88

Tabela 15 - *Panicum cyanescens* - Valores de Concentração de CO_2 e condutância estomática medidos no campo. N=14; ***Ca*** - conc.gás carbônico externa à folha; *Ci*- conc.gás carbônico subestomática; *g* - condutância estomática

	Ca µmol /mol	***Ci µmol /mol***	***g.mol.m^{-2}.s^{-1}***	***Ci/Ca***
Média	313.33	244.23	0.03	0.78
Desvio Padrão	8.65	38.03	0.02	0.12
Mínimo	303.40	142.40	0.01	0.44
Mediana	312.65	240.25	0.03	0.77
Máximo	324.50	286.10	0.06	0.94

Discussão

Grupos de valores de razão isotópica

Os valores específicos refletem fundamentalmente o tipo fotossintético. Os grupos I e II correspondem a grupos distintos quanto à enzima carboxiladora inicial. O grupo I relaciona espécies C4 e CAM nas quais há uma predominância da atividade da fosfoenol-piruvato-carboxilase. A amplitude destes grupos é sensivelmente menor do que aqueles distinguidos por SMITH & EPSTEIN (1971). A ausência de diferença significativa entre o grupo I e o correspondente no trabalho destes autores sugere uma representatividade expressiva dos fatores responsáveis pelo fracionamento neste deste grupo de plantas no afloramento rochoso da Pedra Grande.

A partir do teste de hipótese comparando os valores obtidos pertencentes ao grupo II com os relacionados por Smith & Epstein observou-se uma alta probabilidade de que pertençam a populações diferentes. Os valores obtidos representam um espectro muito reduzido daqueles possíveis nas plantas C3, correspondendo ao extremo superior de valores de razão isotópica encontrados neste tipo fotossintético. Podemos considerar esta tendência significativa na medida que os valores correspondem às espécies mais expressivas da comunidade. Em termos de relações entre a razão isotópica e as características de acoplamento no sistema planta-atmosfera, sugere-se a predominância de valores de *Ci* mais baixos. Os baixos valores de *Ci* entre as espécies mais expressivas em classe de cobertura poderiam

ser interpretados como a predominância de uma maior limitação estomática à difusão. Se não considerarmos diferenças na temperatura, o valor médio maior de razão isotópica entre as espécies C3 encontradas em Atibaia permite supor uma maior eficiência de uso da água no nível da comunidade. Contudo, a estreita relação entre *Ci*, a camada envolvente e o déficit de pressão de vapor (FARQUHAR et al, 1989) torna necessário considerar características microclimáticas, não disponíveis nestes trabalhos. A maior parte das espécies escolhidas por SMITH & EPSTEIN são de clima temperado, o que torna a comparação inapropriada.

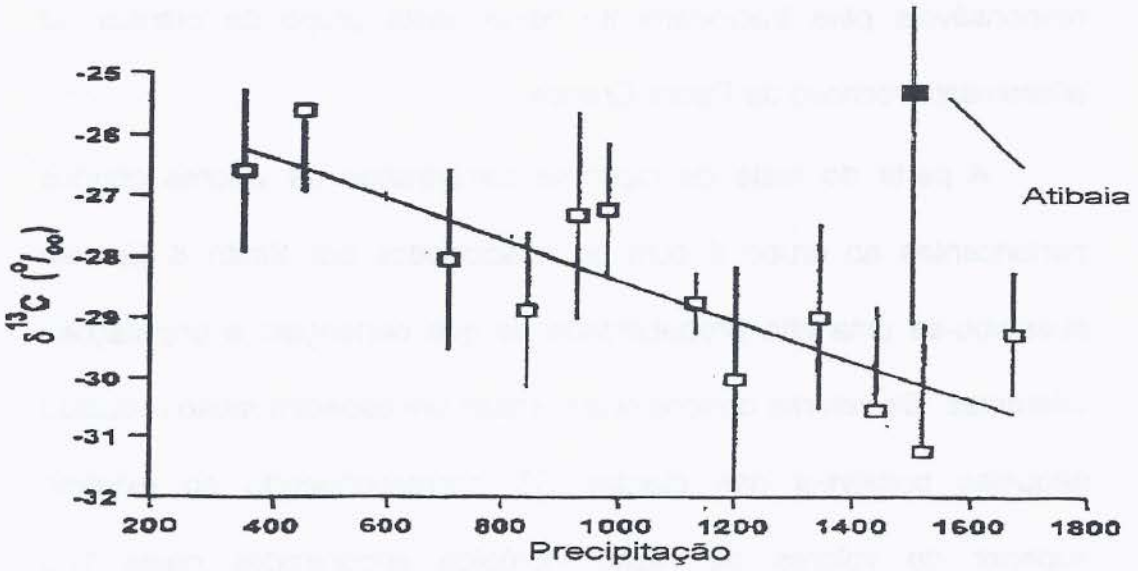


Figura 54- Amplitude e mediana dos valores obtidos por STEWART et al. (1995) em escala geográfica relacionando a razão isotópica da vegetação e a pluviosidade observada no continente australiano. Os valores obtidos em Atibaia foram acrescentados (em vermelho). Observa-se a disparidade dos dados obtidos.

STEWART et al (1995) mostram uma relação inversa bem definida entre a razão isotópica de carbono das comunidades vegetais australianas e o gradiente de pluviosidade. Ao posicionar a mediana e os limites dos valores obtidos na vegetação de Atibaia (excluindo-se as espécies C3 e CAM), entre aqueles apresentados por Stewart, nota-se

uma disparidade do valor previsto pela reta de ajuste. Os valores da vegetação da Pedra Grande- Atibaia corresponderiam, pela relação observada em Stewart a locais de baixíssima pluviosidade. Dentro do gradiente de pluviosidade referido, a vegetação estudada em Atibaia apresenta valores de razão isotópica situados entre os de localidades desérticas ou semidesérticas (Figura 54). Esta relação é bem caracterizada pelo maior valor da razão isotópica na Pedra Grande (-22.08‰), que se apresenta ainda maior do que o encontrado por Stewart (-22.5‰). Atibaia está localizada numa região de clima tropical com valores de precipitação em torno de 1500mm anuais. Tendo em conta a abundância de água de precipitação e a presença de temperaturas amenas (principalmente pela altitude) a causa desta tendência poderia ser puramente edáfica. Deve-se notar que a altitude da área estudada não é suficiente para afetar o fracionamento de forma perceptível (KORNER et al. 1988). No caso, a ausência de solo seria o principal fator responsável. Sem a capacidade de retenção da água de chuva pelo substrato, as secas freqüentes e intensas submetem a vegetação a uma condição de semi-aridez ou aridez. Em conseqüência, seriam favorecidas plantas com uma alta resistência estomática, produzindo um baixo *Ci* e por conseguinte uma baixa discriminação isotópica (alto valor de razão isotópica). A grande amplitude observada nos valores de Atibaia quando comparada com os valores encontrados por Stewart e colaboradores pode ser explicada pelo fato de terem sido combinadas amostras de diversas formas-de-vida enquanto STEWART et al. (1995) utilizaram apenas fanerófitas. No afloramento rochoso, as

espécies analisadas foram herbáceas perenes e nanofanerófitas, além de uma terófita.

Valores de *Ci* estimados e medidos no campo

O valor de concentração subestomática de CO_2 estimado pela razão isotópica foi comparável ao obtido por medidas de trocas gasosas, encontrando-se dentro da variação medida no campo. Isto indicaria um efeito desprezível de componentes como a resistência interna ao fluxo de CO_2 ou modificações importantes em sua demanda pelo sistema de fixação

Tipos fotossintéticos CAM e C4

A classe I de valores de razão isotópica inclui plantas com os tipos fotossintéticos C4 e CAM. Por apresentarem uma sobreposição dos valores de razão isotópica relacionada com o uso comum da Pep-carboxilase na fixação do carbono estes tipos fotossintéticos não são prontamente distinguíveis pela razão isotópica. No entanto, a distribuição taxonômica característica dos tipos fotossintéticos permite a distinção entre as espécies consideradas.

Entre as espécies do grupo I o tipo fotossintético C4 é representado por uma única espécie, a gramínea *Axonopus barbigerus*. Nas demais espécies do grupo I de valores, o tipo fotossintético CAM pôde ser facilmente reconhecido por se tratarem de espécies já examinadas quanto à fisiologia. No caso das bromeliáceas foram usadas as referências compiladas por CRAIG (1994). A orquidácea

estudada, *Epidendrum elongatum*, foi identificada como CAM por COUTINHO (1970). No caso de *Rhipsalis spinescens*, uma cactácea, é aceitável considerar o tipo que prevalece nesta família, ou seja, CAM.

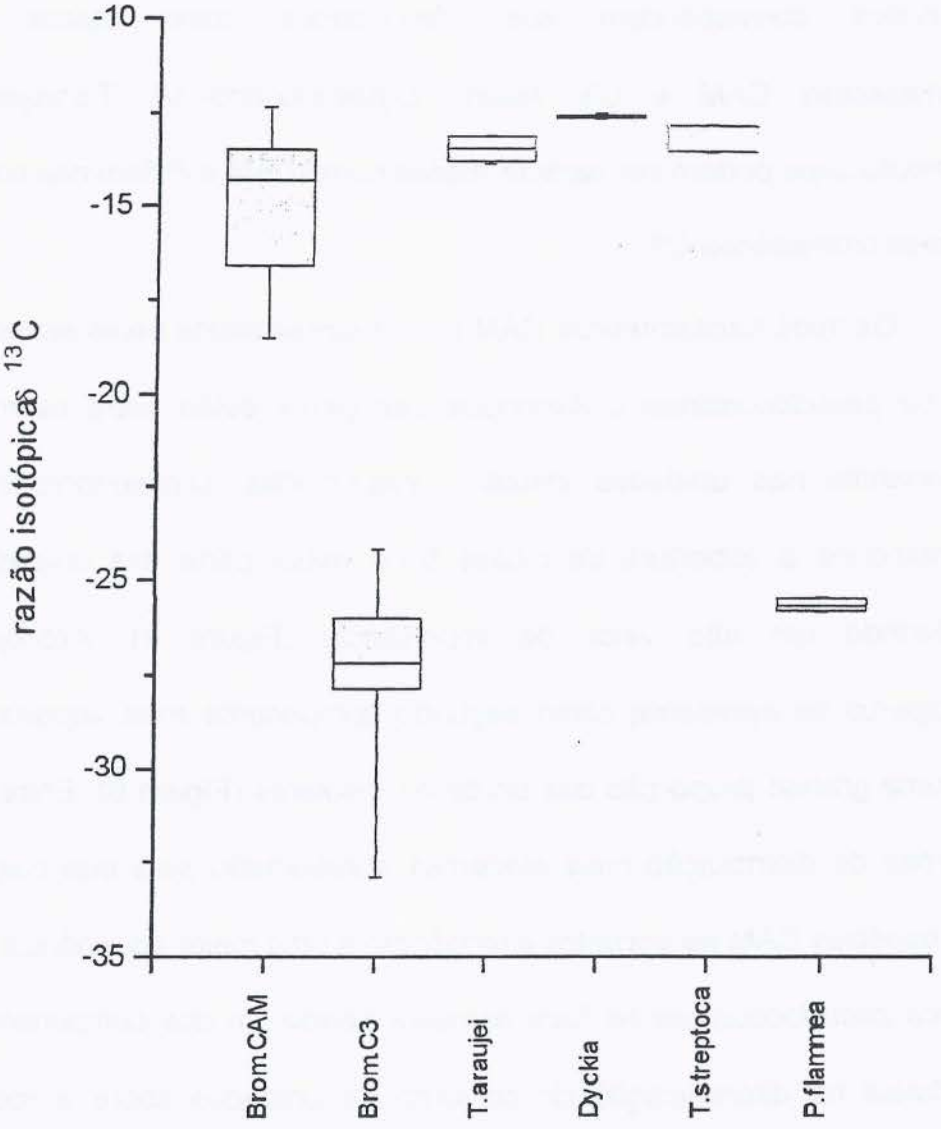


Figura 55 - Valores de razão isotópica em bromeliaceae obtidos em Atibaia, comparados aos valores compilados por CRAIG (1994) a partir de diversos autores (BromCAM e BromC3).

Razão isotópica em Bromeliaceae

Os valores de razão isotópica obtidos em relação às espécies de bromeliaceae, foram comparáveis com os encontrados na listagem de

valores de diversas fontes compilada por CRAIG (1994). A partir da comparação com grupos de valores selecionados entre os presentes no levantamento deste autor (Figura 55), observa-se que os valores das espécies estudadas em Atibaia se distribuem em dois intervalos. Estes intervalos correspondem aos identificados como típicos de bromeliáceas CAM e C3. Assim, *D.pseudococcinea*, *T.araujei* e *T.streptocarpa* podem ser caracterizadas como CAM e *P.flammea* como a única bromeliácea C3.

Os tipos fotossintéticos CAM e C4 representados pelas espécies *Dyckia pseudococcinea* e *Axonopus barbigerus* estão entre os mais importantes nas unidades insulares examinadas. *D.pseudococcinea* corresponde à cobertura de classe 5 na maior parte das unidades, conferindo um alto valor de importância (Figura 8). *Axonopus barbigerus* se apresenta como segundo componente mais importante em uma grande proporção das unidades insulares (Figura 6). Entre os padrões de distribuição mais evidentes apresentado pela distribuição das espécies CAM se encontra a tendência a uma maior abundância de *Dyckia pseudococcinea* na face noroeste sendo um dos componentes principais na diferenciação do conjunto de unidades sobre a rocha (Figura 24). Na face dirigida a noroeste, esta espécie predomina como constituinte do suporte da unidade insular. Na face oeste seu papel é reduzido e outras espécies compõe a base do agrupamento. A cobertura de *Dyckia pseudococcinea* não varia sazonalmente (Figuras 30 e 39) e as plantas apresentam um crescimento aparentemente lento. Provavelmente, sua perenidade e sua capacidade de estabelecer uma

cobertura importante na unidade insular se devem à extrema eficiência de uso da água característica desta estratégia. Neste sentido, por analogia, a estratégia estomática adotada por *D.pseudococcinea* corresponderia ao aproveitamento do carbono com extrema eficiência em relação à perda dágua, tanto em situações de abundância desse recurso como naquelas de extrema escassez o que denota uma tendência "pessimista" à disponibilidade de água. A desvantagem óbvia seria a incapacidade de aproveitamento rápido e esgotamento deste recurso favorecendo competidores mais "oportunistas". Desta forma, uma maior quantidade de água no substrato ou um aumento do tempo de disponibilidade deste recurso tenderiam a desfavorecer esta estratégia. A predominância desta espécie nas unidades estudadas na face noroeste do afloramento, estaria relacionada a uma maior tendência à dessecação do substrato. Na face noroeste, a maior incidência de radiação contribuiria para o aumento da tendência à evaporação permitindo a ocorrência de secas mais freqüentes e intensas no substrato favorecendo *D.pseudococcinea* pela exclusão de competidores.

As características de utilização do hábitat rupestre por plantas do tipo fotossintético CAM podem ser presumidas pela comparação de *D.pseudococcinea* com *Pitcairnia flammea*. Ambas espécies pertencem à mesma subfamília (Pitcairnioideae) e são igualmente bromélias terrestres (sensu PITTENDRIGH, 1948) ocorrendo em ilhas próximas e as vezes na mesma unidade. *Dyckia* apresenta valores de razão isotópica altos que indicam a presença do tipo CAM de fotossíntese.

P.flammea apresenta valores baixos, típicos da presença do tipo fotossintético C3. A distribuição é claramente diferenciada, sendo *P.flammea* restrita a poucas unidades, sempre situadas em locais de drenagem lenta da água de chuva ou dirigidos para a face oeste, onde a evaporação é menor. *D.pseudococcinea* ocorre em praticamente todas as unidades da face noroeste, exceto aquelas muito pequenas. Sua ocorrência em locais praticamente sem solo sugere alguma independência de fontes de água ou de locais mais protegidos (Figura 10). Esta diferença nas exigências de ocupação das ilhas de solo se evidencia no teste de associação (Tabela 16) onde se observa uma tendência à exclusão devida, provavelmente, à não sobreposição dos habitats (p=0.04).

Tabela 16 Ocorrência de *Pitcairnia flammea* e *Dyckia pseudococcinea* em unidades insulares. Foi observada uma associação negativa significativa ao nível de 95% (χ= 5.31; p=0.04).

		Pitcairnia flammea	
		presente	ausente
D. pseudococcinea	presente	1	58
	ausente	4	25

Em relação às características de crescimento, *P.flammea*, apresenta anualmente a senescência e desenvolvimento de novos ápices associados com a maturação da inflorescência. *D.pseudococcinea* difere pela perenidade dos ápices. Em relação à biologia reprodutiva, *P.flammea* apresenta o período de floração bem marcado, ocorrendo uma única vez por ano. *Dyckia* apresenta indivíduos em diversos estágios fenológicos durante a maior parte do

ano, ao mesmo tempo são encontrados indivíduos em estado vegetativo, em flor e frutificando. A distinção observada pode ser interpretada como uma diferenciação de exigências mínimas de substrato relacionada à estratégia "otimista" encontrada em *P.flammea*.

Tipo fotossintético e ocupação do substrato

A capacidade de instalação direta sobre a rocha nua parece associada com a ocorrência do tipo CAM em Atibaia. Valores típicos desse tipo fotossintético foram encontrados em todas as espécies cujos indivíduos se apresentam instalados diretamente sobre a rocha. A fixação por raízes adventícias esclerificadas, caracteriza uma independência do substrato, quanto à absorção de água e nutrientes. A maioria das plantas instaladas sobre a rocha eram bromeliáceas atmosféricas do gênero *Tillandsia*, no caso *T.araujei* e *T.streptocarpa*. A espécie *T.araujei* apresenta-se, no entanto, ocupando também a borda de unidades insulares grandes. *T.araujei* é uma das espécies mais freqüentes em habitats similares nos afloramentos da região sudeste (MEIRELLES, 1990). O hábitat representado pela superfície exposta da rocha é, provavelmente o ambiente mais extremo a ser considerado entre os encontrados na área do afloramento. A ocupação deste espaço condiz com a ocorrência de plantas com o tipo fotossintético CAM nos ambientes mais áridos (SZAREK & TING, 1977; TING, 1985).

Rhipsalis spinescens aparece entre as espécies que são capazes de se estabelecer em pequenas irregularidades da rocha. Esta

evidência se reforça a associação de plantas com o tipo fotossintético CAM com a constituição da comunidade vegetal rupestre em Atibaia. Tal característica reitera a importância do aspecto limitante quanto à provisão hídrica representado pelo hábitat rupestre.

Variação no fracionamento em espécies CAM

Foi observada uma variação temporal nos valores das espécies CAM, *D.pseudococcinea* e *Epidendrum elongatum* (Tabela 8). Em *Dyckia pseudococcinea*, a variação foi significativa, porém, o valor da diferença foi muito baixo (0.12‰). Esta variação está em torno do valor limite da precisão do método (0.1‰).No entanto, se considerada a fonte de variação da heterogeneidade da amostra, a obtenção de uma significância permitiria considerações sobre um possível efeito na tendência da variação. Mesmo assim o valor referido é considerado como abaixo do razoável para se visualizar efeitos da condutância e outras fontes previsíveis de variação (OLEARY et al 1992). Observa-se, no entanto, que a diferença ocorre por um aumento da razão isotópica no período seco. O sentido desta variação é compatível com a expectativa de uma participação maior na ação da enzima PEPC durante o período de maior déficit hídrico. SZAREK & TROUGHTON (1976) observaram em *Opuntia phaeacantha* Engelm. (uma planta CAM) uma variação sutil na razão isotópica que pode ser atribuída a uma possível resposta à condições de déficit. Contudo, mesmo considerando sítios diversos, estes autores verificaram que a maior parte da variação anual não parece refletir uma tendência.

A variação observada em *E.elongatum*, não foi significativa e o seu sentido corresponde a um aumento da razão isotópica no período úmido. Variações similares são observadas também entre os dados obtidos por SZAREK & TROUGHTON (op.cit.) e foram atribuídas à variação das características de idade do material coletado. As amostras de *E.elongatum* provavelmente apresentavam diferenças no grau de maturidade, já que ao se evitar folhas em processo de senescência tendeu-se a coletar ápices de crescimento recente no final da estação seca. Os ápices do final do período chuvoso correspondiam a ápices maduros que ainda não originaram inflorescência.

Sendo plantas com o mesmo tipo fotossintético, a diferença significativa entre os valores de razão isotópica apresentados por *D.pseudococcinea* e *E.elongatum* pode ser considerada em termos do balanço entre a participação enzimática da PEP-carboxilase e a RUBISCO. Esta distinção poderia ser atribuída a um efeito maior da participação da PEP-carboxilase em *D.pseudococcinea* do que em *E.elongatum*. Esta tendência pode ter implicações em algumas das características distintas de exploração do hábitat insular entre estas espécies.

Em *D.pseudococcinea* a baixa discriminação (Δ=4.65) indica a adoção de uma estratégia de utilização da água com alta assimilação (A) por massa de água transpirada (A/E intrínseco). A adoção desta estratégia numa condição de déficit, implica num crescimento lento e em geral se relaciona a uma longevidade relativamente maior das unidades fotossintetizantes. Comparativamente, *E.elongatum*

apresentou um valor de discriminação relativamente alto (Δ=7.9) que pode indicar uma participação proporcionalmente maior da enzima RUBISCO na fixação do CO_2. A menor eficiência associada com este valor de discriminação pode estar associada a uma maleabilidade na estratégia de uso da água que se refletiria na história de vida do indivíduo. Embora a touceira de *E.elongatum* seja perene, os módulos representados pelos ápices apresentam inflorescência terminal e após o período reprodutivo o módulo senesce. Assim, esta espécie apresenta um período de crescimento anual (ou próximo do anual) e o desenvolvimento de novos ápices é contínuo e diferentes ápices se apresentam em estágios fenológicos distintos numa mesma touceira. *D.pseudococcinea*, por outro lado apresenta inflorescência lateral e não apresentou senescência do ápice, não tendo sido observado qualquer comportamento que indique reposição anual da estrutura. A longevidade da unidade modular (o fitômero representado pelo ápice) de *E.elongatum* é assim menor que a de *D.pseudococcinea*. Esta característica concorda com o obtido por EHLERINGER & COOPER (1988) no que se refere a plantas C3 de desertos, onde os dados obtidos indicam uma relação inversa entre longevidade e fracionamento(Δ).

A natureza da variação do fracionamento em *E.elongatum* não pode ser atribuída à presença do tipo fotossintético CAM facultativo tanto pela amplitude obtida como pelo valor característico. Uma fonte possível de variação seria a modificação do ciclo diário de fixação sendo que, em períodos menos limitantes a atividade da RUBISCO na

fixação inicial se daria em maior proporção. Em situações nas quais o ganho líquido de carbono por unidade de tempo é compensador e o recurso é momentaneamente abundante, a exploração por uma estratégia oportunista conferiria o maior sucesso relativo entre as possíveis formas de aquisição.

Considerando-se a variação no fracionamento em relação ao período do ano, a ausência de uma tendência significativa em *Epidendrum elongatum* poderia indicar a adoção intermitente de estratégias diversas segundo a disponibilidade de chuva.

As características de distribuição apresentam-se distintas entre *E.elongatum* e *D.pseudococcinea*. *E.elongatum*, apresenta uma ocorrência ampla, incluindo diferentes habitats, por exemplo, na duna anterior de restingas e em diversas formações vegetais abertas. *Dyckia pseudococcinea* ocorre aparentemente restrita à região da Serra da Mantiqueira, Sul de Minas Gerais e do Rio de Janeiro sendo exclusivamente rupestre. Na área de estudo, a distribuição de *E.elongatum* é indistinta quanto à direção do declive e tamanho insular (Figura 10). *D.pseudococcinea* apresenta uma distribuição aparentemente associada à face rochosa de maior exposição, caracterizando unidades dispostas na direção noroeste (Figura 24). A partir do observado poderíamos sugerir que plantas CAM com uma menor especificidade de hábitat tenderiam a valores de fracionamento maiores quando comparados com aquelas de hábitat restrito.

A variação na razão isotópica de *Tillandsia araujei* entre os finais dos períodos seco e chuvoso (0.001‰, considerando a média e

0.037‰ pela mediana) foi a menor entre todas as comparações. O valor de fracionamento de *T.araujei* é intermediário (Δ=5.51) entre as plantas CAM e próximo ao encontrado em *Epidendrum elongatum*. Neste caso, a ausência de variação detectável permite supor uma estabilidade consistente no sistema de aquisição de carbono. Em se tratando de uma planta perene, podemos supor a presença de um comportamento refratário aos períodos de disponibilidade de água e de escassez ou que estes não representam condições diferentes no nível de suas interações com o ambiente. Esta última justificativa pode ser apoiada pela forma de vida peculiar de *T.araujei*. Esta bromélia é uma das plantas capazes de se estabelecer diretamente sobre a rocha em Atibaia e em vários afloramentos rochosos na região sudeste. A ausência de solo no substrato não permite a existência de um compartimento onde o tempo de permanência da água possa influir no aspecto do balanço de carbono a longo prazo pela planta.

A estabilidade da razão isotópica observada nas espécies CAM analisadas coincide com àquela obtida no trabalho de SZAREK & TROUGHTON (1976). Estes autores atribuíram a variação indistinta da razão isotópica à ausência do aspecto facultativo na fotossíntese CAM.

Interpretações adicionais podem ser consideradas, comparando-se as variações entre o período seco e chuvoso verificadas em *D.pseudococcinea* e em *Pitcairnia flammea*, bromélias pertencentes à mesma subfamília (Pitcairnioideae). Estas espécies apresentam distribuição disjunta na comunidade de ilhas de solo o que indicaria diferentes exigências de recursos. A variação observada em *P.flammea*

(0.15‰; Tabela 8) se apresenta próxima àquela verificada em *D.pseudococcinea* (0.12‰; Tabela 8). Isto aponta uma consistência na direção das mudanças envolvendo a utilização da água. Ambas teriam o sentido de um aumento da eficiência de uso durante o período de déficit. Contudo, diferentes aspectos dos sistemas de fixação e trocas gasosas estariam envolvidos. Por *P.flammea* ter apresentado um fracionamento alto (Δ=18.12), característico de uma planta C3, a diferença observada refletiria uma mudança no ***Ci***. No caso, devida ao padrão diferenciado de condutância estomática entre os períodos em questão. Em *D.pseudococcinea* que apresentou o tipo CAM de fotossíntese, a variação provavelmente se encontra associada a alterações mais complexas do ritmo de fixação de CO_2 e participação enzimática. Tanto o valor absoluto em *P.flammea* quanto sua variação podem refletir suas características de distribuição e aspectos da fenologia. Nesta espécie, a inflorescência é terminal e o ápice morre após a floração. A longevidade do módulo é, portanto, menor do que em *D.pseudococcinea*. O surgimento anual de novos ápices a partir de um rizoma supõe uma necessidade de aquisição de carbono mais ágil favorecendo, portanto, uma maior condutância estomática. Dado que tal opção de balanço de carbono é exigente quanto à estabilidade da provisão hídrica, *P.flammea* deveria estar restrita aos sítios mais úmidos da rocha, o que, de fato, ocorre. Dadas as peculiaridades do substrato rochoso, a disponibilidade de água no substrato se encontra restrita a períodos associados com a precipitação. Assim, a sobrevivência e a capacidade de manter o crescimento seriam

dependentes da maleabilidade do *Ci* refletindo a eficiência no uso da água. *D.pseudococcinea*, embora apresente uma variação comparável, apresenta uma eficiência de uso da água bastante alta, o que torna eventuais défices hídricos menos influentes, portanto, na sobrevivência dos módulos

A variação na razão isotópica observada quanto ao hábitat nas espécies CAM foi examinada apenas em *Epidendrum elongatum.* A diferença entre os valores obtidos em amostras de plantas crescendo em ilhas pequenas e grandes não foi significativa. Isto indicaria ausência de efeitos do hábitat sobre os padrões de aquisição de carbono e pode fazer pressupor uma independência do substrato. No entanto, foi observada uma variação significativa entre os períodos seco e chuvoso (Tabela 8) o que corresponde à existência de uma capacidade de ajuste. Este aspecto permite sugerir que a seca atmosférica exerce uma influência maior sobre o comportamento fotossintético do que a própria disponibilidade de água no substrato. Uma causa provável é a forma de exploração do substrato por *E.elongatum*. Verifica-se nesta espécie um desenvolvimento limitado do sistema radicular na área do solo e parte do velâmen se encontra exposto ao ar, sendo a entrada de água feita por equilíbrio do cilindro da raiz com o solo através do velame. Esta morfologia pode conferir uma proteção à estrutura da raiz exposta. Contudo reduziria o acoplamento da planta com o solo impedindo uma agilidade maior na compensação do potencial hídrico interno. Assim, a disponibilidade de água no substrato não afetaria tanto o estado de hidratação da planta

quanto a demanda evaporativa (ΔW). A ausência de variação observada concorda com os dados obtidos por SZAREK & TROUGHTON (1976) no estudo de plantas CAM em habitats diversos quanto ao potencial hídrico do solo.

Plantas com o tipo fotossintético CAM correspondem aos componentes mais importantes na exploração do substrato do afloramento rochoso de Atibaia. O sucesso relativo do tipo CAM na comunidade indica uma pressão seletiva comum exercida pelo déficit hídrico. Este aspecto coincide com a predominância de valores maiores de razão isotópica entre as espécies do tipo C3, também relacionado a vantagens pelo aspecto da economia hídria envolvido.

Tipos fotossintéticos de Poaceae na comunidade

As espécies de Poaceae encontradas na comunidade de ilhas de solo estudada foram *Axonopus barbigerus* e *Panicum cyanescens*. A mediana dos valores de razão isotópica obtidos na amostra de A.barbigerus foi -11.93‰ . Este valor identifica a presença do tipo C4 de fotossíntese nesta espécie. O valor de razão isotópica menor obtido em *Panicum cyanescens* (-25.32 ‰) corresponde à presença do tipo C3 de fotossíntese.

A importância de *Panicum cyanescens*, uma gramínea heliófila com o tipo fotossintético C3 na comunidade deve ser considerada uma peculiaridade da vegetação do afloramento rochoso de Atibaia em relação às formações vegetais vizinhas. Poucas espécies de gramíneas C3 são encontradas em habitats expostos nas comunidades vegetais

desta região (KLINK & JOLY, 1989). Um dos fatores que influenciariam a abundância deste tipo fotossintético na área estudada seria a altitude. Em regiões com altas temperaturas médias anuais e baixa pluviosidade, a altitude confere uma maior vantagem a este tipo fotossintético em relação ao tipo C4 (BOUTTON et al., 1980).

Algumas características de ocupação de hábitat e comportamento fenológico de *Panicum* cyanescens e *A.barbigerus* podem ser relacionadas à presença de vias fotossintéticas distintas. A gramínea C4 *A.barbigerus* é, em geral, mais abundante nas unidades insulares do que a C3 *Panicum cyanescens A.barbigerus* é um dos componentes que participam na caracterização do grupo de ilhas da vertente noroeste (Figura 25). Este padrão indicaria uma preferência por habitats de maior irradiância. Esta espécie ocorre em todos os tamanhos insulares, exceto os menores assim como *Panicum cyanescens* A cobertura proporcional padronizada por classes de tamanho insular mostra uma redução de *A.barbigerus* nas unidades maiores, onde a exclusão pode estar relacionada com o sombreamento por fanerófitas presentes nestas unidades. A exclusão de *A.barbigerus* em ilhas menores se daria provavelmente por absoluta dependência do substrato como fonte de água.

A ocorrência de *Panicum cyanescens* parece associada a condições que favorecem uma menor diferença de déficit de saturação de vapor d'água (menor ΔW) como nas áreas de menor irradiância (face oeste da rocha) ou em condições de sombreamento leve (em ilhas grandes, sob arbustos). O tamanho insular também é um fator seletivo

na participação de *Panicum cyanescens* na comunidade. Esta espécie apresenta uma cobertura maior em ilhas maiores (Figura 10). Efetivamente, a ocorrência de *Panicum cyanescens* na comunidade de ilhas de solo se apresenta influenciada pela disponibilidade de água, tanto pela qualidade do substrato como pela demanda atmosférica.

A variação da razão isotópica em condições diversas de pluviosidade foi menor do que 1 ‰ em *Panicum cyanescens* e *A.barbigerus*. No entanto, a diferença (-0.53‰) se mostrou significativa em *Panicum cyanescens*. *A.barbigerus* mostrou uma variação próxima de *Panicum cyanescens* mas não significativa. A ausência de variação significativa em *A.barbigerus* concorda com o observado por MOLE et al. (1994) em referência à espécie com valor de razão isotópica maior num acompanhamento da variação anual do fracionamento em gramíneas de deserto. Mole et al. atribuem a esta característica a propriedade de um "ajuste" fisiológico da condutância às condições do ambiente.

Segundo os dados obtidos, *Panicum cyanescens* apresenta uma diminuição da razão isotópica durante o período seco. Embora esta esteja abaixo do limite de confiança no nível de 1‰, podemos verificar que a tendência observada indicaria um maior *Ci* durante o período seco, o que contraria o observado na maioria das espécies examinadas neste trabalho. Um aumento da discriminação durante o período sem chuvas pressupõe, quando considerada a relação com a economia hídrica, uma diminuição da eficiência intrínseca de uso da água durante a escassez. Visto que *Panicum cyanescens* não apresenta dormência

no período seco, a estratégia corresponderia possivelmente ao uso sem parcimônia da água disponível durante o período de déficit. Este comportamento está normalmente associado a uma maior resistência à seca (sentido genérico) ou um aproveitamento máximo da unidade fotossintetizante (ápice) mesmo diante da possibilidade de atingir níveis letais de desidratação. Podemos presumir que a importância da resistência à seca em *Panicum cyanescens* é limitada, uma vez que sua cobertura tende a ser proporcional ao tamanho da unidade insular indicando uma dependência de condições de maior disponibilidade de água. Outra causa deste padrão seria a possibilidade de um aproveitamento ágil da água proveniente de algum episódio de precipitação do final da estação seca. Este comportamento corresponderia ao período reprodutivo, que se dá no início da estação chuvosa.

Os valores de *Ci* estimados pela razão isotópica (Tabela 6) se encontram dentro da faixa de variação do *Ci* medido diretamente durante a estação seca (Tabela 15). No entanto, a média dos valores obtidos por trocas gasosas durante a estação de menor pluviosidade é mais próxima do valor estimado pela razão isotópica da estação chuvosa. Uma fonte possível da discrepância seria o fato de terem sido utilizadas folhas de rebrotos recentes, já desenvolvidas, o que possibilitaria a interferência de carbono recém-fixado, de peso semelhante ao de condições de disponibilidade de água.

Os valores de razão isotópica das gramíneas encontram correspondência no padrão verificado de exploração e ocupação das unidades insulares. A distribuição observada reflete o tipo fotossintético e suas exigências quanto a irradiância e disponibilidade de substrato.

Variações sazonais na razão isotópica das plantas do grupo II

As plantas do grupo II possuem razão isotópica característica do tipo C3 de fotossíntese. As modificações no fracionamento relacionadas com este tipo fotossintético refletem, conforme o modelo de FARQUHAR & RICHARDS (1984), mudanças na razão entre a concentração de CO_2 interna (subestomática) e externa (p_i/p_a ou *Ci*/Ca ou ainda Ces/Ca). Em situações adequadas, estas mudanças correspondem a variações na eficiência intrínseca de uso da água.

Dada a semelhança das condições do substrato e consideradas as peculiaridades das espécies amostradas, as variações encontradas foram interpretadas como um reflexo da eficiência intrínseca de uso da água. Os efeitos visíveis da variação desta eficiência no fracionamento somente podem ser considerados com segurança nas espécies que apresentaram diferenças significativas e variação em torno de 1‰ . Fora destas condições haveriam influências importantes da temperatura sobre o fracionamento (OLEARY et al., 1992). Assim, as espécies que apresentaram resultados passíveis de serem interpretados foram *Anthurium sp.novae*, *Tibouchina mosenii* e *Stevia hypericifolia*.

Variação sazonal da razão isotópica em Anthurium sp.novae

A partir dos resultados da análise da razão isotópica, observou-se uma variação de 1.38 ‰ no fracionamento de isótopos em *Anthurium*

sp.novae verificada entre o final do período seco e o final do período chuvoso subsequente. Esta variação é comparável em amplitude àquela obtida por EHLERINGER (1993) entre a estação seca e a chuvosa em *Encelia farinosa* Gray . A mudança em *Anthurium sp.novae* corresponde a uma diferença na razão *Ci*/Ca de 0.67 no final do período de chuvas para 0.63 no início período seco (Figura 56). O processo verificado indicaria uma aclimatação das características de fluxo que corresponderia a um aumento da eficiência intrínseca de uso da água no período de seca.

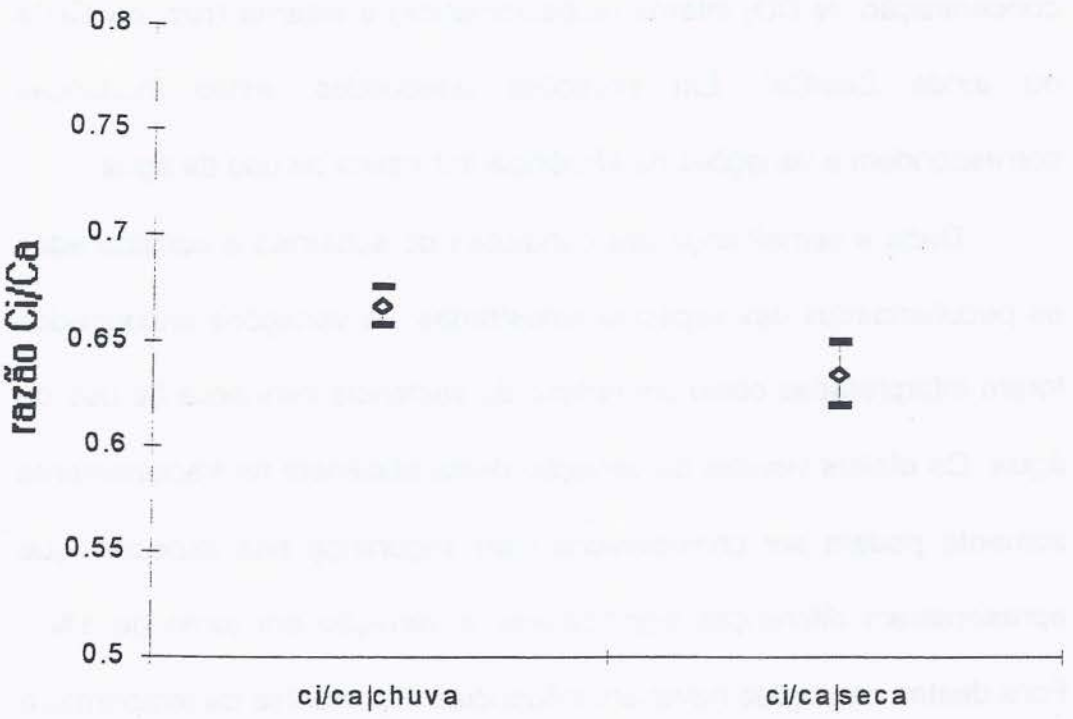


Figura 56 - *Anthurium* sp.novae - Estimativa dos valores da razão entre a concentração de CO_2 sub-estomática (*Ci*) e a concentração do ar (Ca), no final da estação chuvosa e no final da estação seca. A variação em cada período está representada pela média e desvio padrão.

Os valores característicos da razão isotópica de *Anthurium* sp.novae são relativamente altos em relação à outras espécies do tipo

C3, evidenciando a presença de uma estratégia de utilização da água bastante restritiva.

O *Ci* mínimo relacionado à variação na razão isotópica, durante o período de seca (196.2µmol /mol) é comparável ao de gramíneas de deserto (MOLE et. al., 1994). Esta semelhança, considerada diante da pluviosidade local, indica um efeito do micro - habitat, ou de uma idiossincrasia de *Anthurium* em relação à utilização dos recursos.

As características a serem consideradas em relação ao baixo fracionamento de *Anthurium* sp novae podem ser relacionadas a alguns dos aspectos da morfologia e à forma de estabelecimento na comunidade de ilhas de solo.

A área da unidade foliar em torno de 300cm^2 seria a peculiaridade morfológica que presumivelmente mais afetaria as características de fluxo. A grande área foliar e a disposição erectófila, são fatores que favoreceriam uma maior resistência da camada envolvente. mesmo com a presença de ventos já que a planta, uma hemicriptófita, se encontra disposta próximo da superfície insular em meio à estrutura dos outros componentes. Apesar da disposição erectófila do limbo reduzir a interceptação da luz solar no período mais quente, a maior resistência da camada associada à grande área foliar favoreceriam o aparecimento de gradientes mais amplos de temperatura entre a superfície da folha e o ar. Estas características tornam possível um aquecimento excessivo da folha, que corresponderia a uma diminuição do fracionamento, sem ocorrer um aumento efetivo da eficiência intrínseca de uso da água (EHLERINGER

et al, 1992). No entanto, esta redução seria esperada no período mais quente do ano, o oposto do que ocorre com *Anthurium*. As baixas condutâncias medidas durante o inverno se aproximam do valor teoricamente previsto. É possível, portanto, desprezar o efeito da temperatura o que aproximaria o *Ci* medido da relação entre o fracionamento isotópico e uma alta eficiência intrínseca de uso da água.

Características de acoplamento com o solo podem estar relacionadas com os valores de fracionamento em *Anthurium*. Esta espécie, possui gemas ao nível da superfície da touceira sendo considerada portanto hemicriptofítica. Nas plantas de *Anthurium* utilizadas para a análise foram verificadas raízes curtas e espessas, pouco ramificadas, aparentemente explorando espaços entre caules e restos de bainha foliar de outras espécies. Assim, é possível que indivíduos desta espécie assumam um caráter de hemiepífita, mantendo algum contato com o solo, mas instalando-se sobre outros componentes das unidades insulares. Esta forma de vida é característica em outras espécies do gênero *Anthurium* e possivelmente permite alguma independência do substrato, o que se constituiria numa pre-adaptação importante para existência rupícola. No entanto, esta forma de exploração não permite um aproveitamento rápido da água eventualmente disponível no solo, expondo os indivíduos a períodos de seca mais intensa do que a experimentada por outros componentes da comunidade. O efeito do déficit pode ser ainda mais extremo se considerarmos a completa ausência de estruturas de reserva de água e a pequena espessura foliar em *Anthurium*.

A abundância de *Anthurium* padronizada por classe insular mostra-se proporcional ao tamanho da unidade (Figura 10; gráfico 3). Entre as ilhas pertencentes à maior classe, no entanto, ocorre uma menor abundância, o que pode ser decorrência de uma exclusão por competição pela luz, já que estas são unidades dominadas por nano e microfanerófitas. Esta característica permite supor que *Anthurium* é favorecido por uma maior disponibilidade de substrato o que corresponderia a uma menor resistência ao estresse hídrico.

O baixo fracionamento em *Anthurium* poderia estar relacionado à importância maior da longevidade do indivíduo na estratégia característica desta espécie. A relação entre a longevidade do indivíduo e o fracionamento foi observada por EHLERINGER (1992) em *Encelia farinosa,* na qual, um menor valor de fracionamento está relacionado com uma maior chance de sobrevivência a eventos de extrema escassez de água. As características mais marcantes de *Anthurium* concordam com esta relação visto que esta espécie é a única que preserva a estrutura foliar através da estação seca entre as plantas com o tipo fotossintético C3 (Figura 33). O crescimento lento e a perenidade das estruturas de *Anthurium* sp.novae seriam características importantes na exploração do substrato. O baixo fracionamento seria portanto uma estratégia de manutenção da estrutura foliar , protegendo-a de variações eventuais na demanda evaporativa. A variação no fracionamento corresponderia à uma otimização desta estratégia durante a estação seca.

As características do fracionamento e do comportamento da variação em *Anthurium* podem ser reflexos da presença de condições limitantes no ambiente rupestre, que seriam exacerbadas pelas peculiaridades do acoplamento do indivíduo com o substrato e a atmosfera. O crescimento lento, a grande área foliar e as características de fluxo evidentes na razão isotópica, sugerem que o equilíbrio com o ambiente é estabelecido pelo mínimo necessário à manutenção. Tal estratégia na exploração do espaço das ilhas de solo requer uma estabilidade ou pelo menos, previsibilidade das condições abióticas e bióticas a longo prazo. Estas características sugerem que a ocorrência de *Anthurium* sp.novae pode estar relacionada à maturidade na estrutura, composição e dinâmica das unidades insulares.

Figura 57 - Variação do valor de discriminação isotópica de *Tibouchina mosenii* entre o final do período de chuvas e o final do período de seca. A linha vertical representa a amplitude e as linhas horizontais correspondem à variação prevista. Diferença significativa ao nível de 95% pelo teste de soma de postos.

Variação sazonal de $\delta^{13}C$ em *Tibouchina mosenii* e *Stevia hypericifolia*

As espécies *T.mosenii* e *Stevia hypericifolia* apresentaram uma diferença no fracionamento de 1.34 e 1.12 ‰ respectivamente. Os valores obtidos mostram uma tendência significativa a uma razão isotópica mais baixa no final do período de chuvas. A razão isotópica em torno de -27.61 ‰ em *T.mosenii* e -28.03 ‰ em *S.hypericifolia* (valor do período chuvoso) caracterizam plantas C3 com valores de fracionamento altos comparados com os obtidos em outras espécies da comunidade.

Variação sazonal da razão isotópica em *Tibouchina mosenii*

A variação obtida em *T.mosenii* indica uma mudança no fracionamento (Figura 57), que corresponde a uma diferença no *Ci* de aproximadamente 13.08µmol.mol^{-1} de CO_2, relacionada aos valores de 244.73µmol/mol na estação chuvosa e 231.73µmol/mol na estação seca. Considerando-se gradientes de pressão de vapor entre a folha e o ar semelhantes no período seco e no chuvoso, esta diferença, indicaria um aumento da eficiência intrínseca de uso da água durante o final do período seco. Sabendo-se que a redução das temperaturas no sistema folha - atmosfera tende a provocar um aumento do fracionamento pela influência no déficit de pressão de vapor (Δw) (EHLERINGER et al., 1992), a diferença obtida pela razão isotópica poderia corresponder a uma subestimativa da variação. No entanto, considerando-se que as medidas se referem à mesma espécie e que os

valores estão situados dentro da faixa de variação observada nos outros componentes examinados, o significado da variação pode ser aceito, pelo menos quanto ao valor ordinal.

A variação observada em *T.mosenii* deve ser considerada tendo em vista sua forma de vida geofítica e a duração da parte aérea (Figura 48). A capacitância representada pelo armazenamento de água no órgão de resistência poderia permitir a supressão de variações no fluxo pela provisão de água durante períodos de déficit no solo ou de aumento da demanda evaporativa. Em face à restrição na disponibilidade de água relacionada à pequena quantidade de solo, a planta pode, em períodos freqüentes depender completamente da quantidade de água disponível na raiz tuberosa. A diferença de fracionamento sugere portanto, uma regulação da utilização da água armazenada. Dado o sentido da variação, o controle da utilização da água seria feito através de uma restrição da condutância durante o tempo de atividade da parte aérea no período de déficit.

O valor de fracionamento típico em *T.mosenii* é relativamente alto, o que corresponde ao predomínio de uma eficiência intrínseca de uso da água baixa. Esta peculiaridade pode estar relacionada a um certo grau de oportunismo na estratégia relacionada à floração frutificação e desenvolvimento da cobertura de *T.mosenii* (Figura 31). Durante o período de chuvas, a fixação de carbono em *T.mosenii*, se daria acompanhada de altos níveis de transpiração, o que permitiria um aproveitamento máximo da radiação e um ganho líquido maior de carbono. No final do período de chuvas, a floração e produção de

sementes em *T.mosenii* ocorreria em grande parte pela utilização de carbono fixado no verão, sendo parte preservada para o período de crescimento seguinte. No período de floração, as vantagens relativas de altas taxas de transpiração são provavelmente equilibradas com o risco que representam à manutenção da estrutura aérea e as partes reprodutivas. Assim, supõe-se que a redução do *Ci* no início da estação seca corresponda a baixos valores de condutância relacionados à menores taxas de transpiração, o que evitaria o risco de oscilações importantes no potencial hídrico danosas para as estruturas florais e a maturação das sementes. A presença de um órgão de armazenamento de água conferiria um tamponamento das oscilações extremas nos períodos de maior condutância estomática.

Os indivíduos de *T.mosenii* apresentam a maior área foliar entre as geófitas (por volta de $60cm^2$). Esta característica favoreceria o aparecimento de amplos gradientes de temperatura e de tensão de vapor entre a folha e o ar que seriam acentuados pela disposição planófila do limbo de *T.mosenii*. Tal condição, exporia a folha a extremos de temperatura e de hidratação, potencialmente danosos, se não acompanhados de mudanças no fluxo de água. Estratégias de redução da perda d'água por aumento da resistência estomática afetariam a regulação da temperatura foliar, sendo portanto, de valor limitado dado o grau de exposição da estrutura. Assim, espera-se uma tendência a uma transpiração alta e uma condição geral que favoreça o acoplamento da folha de *T.mosenii* com a atmosfera. Considerando-se a limitação na profundidade do substrato representado pela ilha de

solo, a disponibilidade de água para evaporação estaria condicionada à uma grande capacitância interna. A raiz tuberosa se constituiria nesta capacitância exigida, contribuindo assim para corresponder à demanda de água pela corrente transpiratória. Esta característica permitiria otimizar a fixação de carbono pela planta e reduziria o efeito de períodos de déficit. O período de dormência durante a estação seca evitaria que a demanda evaporativa excedesse à capacidade de suprimento do órgão de reserva, aumentando a temperatura foliar e influindo negativamente no balanço de carbono. A tendência à valores altos de condutância projetados pela razão isotópica corrobora esta expectativa.

O valor de razão isotópica em *T.mosenii* pode ser interpretado também em termos da longevidade do módulo constituído pelo eixo caulinar e as folhas. Sob este aspecto, o alto valor de fracionamento corresponderia a uma baixa longevidade da estrutura, que, no caso, pode ser compreendida como o tempo de duração do ápice, restrito pelo aparecimento da inflorescência terminal. No entanto, verifica-se uma diferença muito pequena em relação ao valor encontrado em *Tibouchina ursina* (-27.25 ‰), uma espécie do mesmo gênero mas com ápices perenes (Figura 35). Ainda assim, mantém-se uma tendência no sentido da redução do fracionamento com a longevidade.

Os dados obtidos indicam uma baixa eficiência intrínseca do uso da água em *Tibouchina mosenii*. Estas medidas, quando relacionadas à grande área foliar e à capacidade de descartar anualmente toda a parte aérea, sugerem a dependência de grandes quantidades de água para

estabelecimento do fluxo. A água necessária seria provida pelo órgão de resistência, cujo tamanho depende, igualmente de carbono fixado. Assim, o investimento de carbono pode se encontrar ajustado entre a alocação para a estrutura aérea a estrutura reprodutiva e o aumento do órgão de reserva. O processo de desenvolvimento da estrutura de reserva representaria, um mecanismo subjacente às características de economia de carbono, já que proveria a capacidade de modular o comportamento sazonal da variação da eficiência de uso da água durante o período de desenvolvimento do indivíduo.

Os aspectos levantados em *T.mosenii* permitem elaborar a hipótese de uma alocação de recursos diferenciada entre os períodos chuvoso e seco. O carbono fixado durante o período chuvoso em condições de baixa eficiência de uso da água, seria alocado para um aumento do volume e conteúdo do órgão de reserva. No início do período de menor pluviosidade, a capacitância da raiz tuberosa, associada a uma menor condutância estomática preservariam a integridade da estrutura floral.

Variação sazonal da razão isotópica em *Stevia hypericifolia*

A variação na razão isotópica de carbono em *S.hypericifolia* corresponde a uma diferença significativa de 1.12‰ no fracionamento entre o final do período de chuvas e o final do período seco. Ocorre uma redução do fracionamento durante o período seco correspondente a uma mudança no *Ci* estimado de 10.89µmol mol^{-1} de CO_2 . A razão Ci/c_a projetada muda de 0.78 após o período chuvoso para 0.74 após o período seco. Os valores obtidos correspondem a uma aclimatação das

características de fluxo correspondentes a um aumento da eficiência intrínseca de uso da água durante o período de déficit.

Em *S.hypericifolia,* os valores de razão isotópica correspondentes à estação seca se referem ao carbono fixado durante o período reprodutivo entre março e junho já que presença de geofitismo pressupõe uma parada na fixação de carbono durante o período seco. Assim, a marca isotópica deve corresponder ao fracionamento ocorrido no final do ciclo anual e mostrar a influência, tanto do período chuvoso quanto dos meses que precedem a seca.

O geofitismo em *Stevia hypericifolia* pode subentender a presença de mecanismos semelhantes aos encontrados em *Tibouchina mosenii*, atuando na variação no fracionamento. A relação entre estas duas espécies deve levar em conta o pequeno volume do parênquima aqüífero que se apresenta muito ramificado em *S.hypericifolia*. Tais atributos podem sugerir um investimento maior por parte de *S.hypericifolia* na estrutura da raiz em termos de sua exploração do volume do solo, possivelmente compensando o menor volume do tecido de reserva. O menor volume do órgão subterrâneo permite considerar a capacitância da estrutura de *S.hypericifolia* reduzida em relação à observada em *T.mosenii* , permitindo supor uma dependência maior da disponibilidade de água do solo.

Apesar da menor capacitância provável em *S.hypericifolia*, os valores de fracionamento apresentados por *T.mosenii* são ligeiramente superiores. Isto não corresponderia, portanto, à expectativa de uma resposta proporcional de equilíbrio. Desta forma, sugere-se um

comportamento de maior dependência do período chuvoso em *S.hypericifolia*. Em concordância com esta hipótese se observa que *S.hypericifolia* apresenta um máximo desenvolvimento da parte aérea um tanto mais tardio, no alto do período chuvoso enquanto em *T.mosenii* isto se dá um pouco mais cedo (Figura 28 e 31) o que corresponderia à exigência de níveis de estresse hídrico mais baixos para o desenvolvimento em *S.hypericifolia*.

Variações da razão isotópica em relação ao microhabitat

O efeito do microhabitat foi abordado através das diferenças na razão isotópica entre plantas instaladas em ilhas de tamanhos diferentes. Diferenças significativas foram obtidas nas espécies *Tibouchina ursina* e *Anthurium sp.novae*. As espécies *Hippeastrum damazianum* e *Epidendrum elongatum* não apresentaram diferenças significativas.

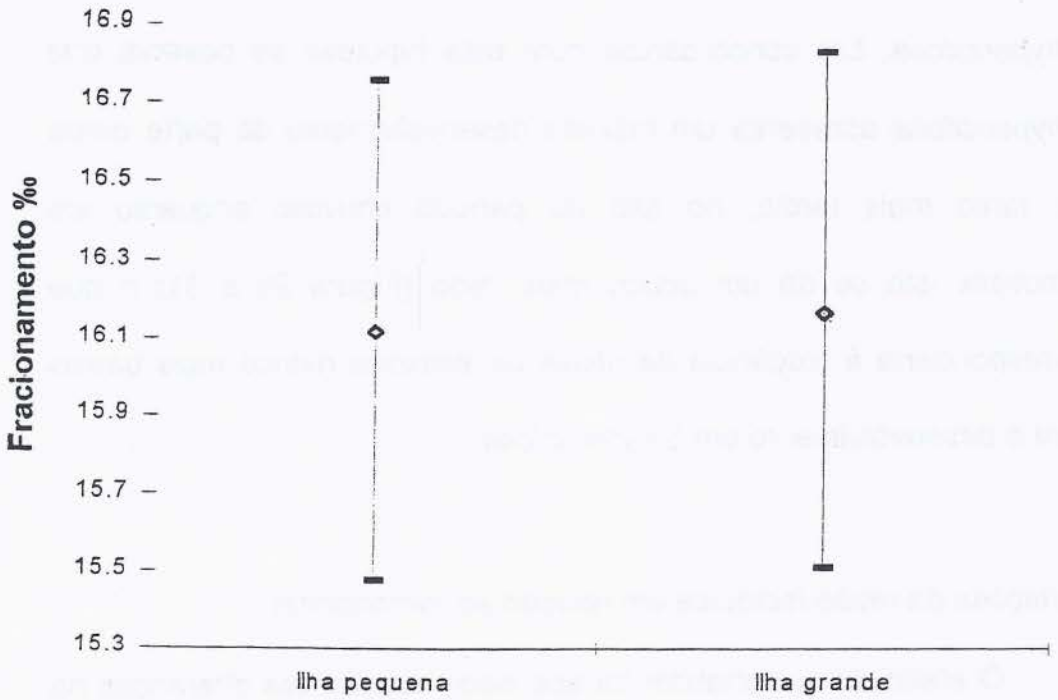


Figura 58- Fracionamento isotópico em *Hippeastrum damazianum* em plantas instaladas em dois tamanhos insulares. A diferença obtida não é significativa ao nível de 95%.

Fracionamento isotópico e microhabitat em *Hippeastrum damazianum*

Em *Hippeastrum damazianum*, a ocupação dos habitats representados por uma ilha grande e uma pequena não se refletiu em uma diferença significativa na razão isotópica (Figura 58). Dada a importância desta espécie na vegetação, esta característica representa um termo interessante ao considerarmos as estratégias de uso do substrato na vegetação da Pedra Grande.

Um atributo importante a ser considerado em *Hippeastrum damazianum* é o valor médio de razão isotópica relativamente alto (δ = -23.00) entre as plantas C3, especialmente aquelas com folhagem não perene.

Hippeastrum damazianum é, em seguida a *Dyckia pseudococcinea*, a espécie mais abundante nas unidades insulares.

Sua participação na composição das unidades aparece mesmo nas ilhas menores, em situações de completa ausência de solo (Figura 10). Nas unidades menores, *H.damazianum* é a única espécie C3 a compartilhar o agrupamento com espécies CAM como *Tillandsia araujei* e *Rhipsalis spinescens*. A exploração das unidades insulares maiores por *H.damazianum* é aparentemente limitada pelo aparecimento de fanerófitas, e aumento da chance de sombreamento. As características fenológicas de *H.damazianum* são fortemente influenciadas pela sazonalidade, apresentando um ciclo anual de dormência e crescimento da folhagem bem marcado (Figura 34). Esta característica indica uma dependência estreita da variação anual, que pode ser relacionada às variações na pluviosidade ou ao balanço de radiação conseqüente da altura solar, conforme fica aparente pela curva da cobertura observada nas ilhas de solo (Figura 54).

A capacidade de ocupar a superfície rochosa em *H.damazianum* seria um reflexo de peculiaridades do acoplamento com o ambiente relacionadas ao geofitismo e a eficiência intrínseca de uso da água. Esta espécie é a geófita mais abundante em qualquer tamanho insular, o agrupamento de bulbos constitui parte do substrato em algumas ilhas ou constituem ilhas inteiras onde não ocorre *D.pseudococcinea*. Fica aparente, portanto, que *H.damazianum* apresenta um grau de independência do substrato, o que permite, por exemplo, compartilhar o mesmo hábitat de *Tillandsia araujei*, uma bromélia atmosférica. Esta propriedade seria conferida pelo órgão de resistência, que constitui uma capacitância suficiente para suportar o fluxo relacionado com a

demanda evaporativa. Outro componente presumível associado à capacitância do bulbo seria a resistência ao fluxo, já que uma condutância alta tenderia a esgotar facilmente a água do reservatório durante períodos de baixa disponibilidade ou em situações de baixo acoplamento com o solo. O segundo componente está associado à baixa razão *Ci*/Ca, em torno de 0.66 µmol/mol, dado em relação a um *Ci* em torno de 200 µmol/mol. O que permite presumir uma baixa condutância estomática, mesmo durante o período chuvoso, quando foram comparados os indivíduos de diferentes ilhas. Os valores obtidos pela razão isotópica foram corroborados pela razão *Ci*/Ca obtida no andamento diário das trocas gasosas durante o período seco (Tabela 13).

Observa-se que os valores de *Ci*/Ca e o próprio *Ci* em *H.damazianum* se aproximam daqueles obtidos em *Anthurium* sp.novae a partir da razão isotópica. A semelhança permite confrontar o comportamento geofítico característico de *H.damazianum* com comportamento de *Anthurium.* Este último apresenta folhagem perene e nenhum órgão de reserva que possa representar uma capacitância notável. A relação, neste caso contraria a expectativa de um baixo valor de fracionamento relacionado à longevidade foliar pois *H.damazianum* apresenta perda total da parte aérea durante o período seco enquanto *Anthurium* sp. novae a mantém. A concepção do órgão de reserva como fonte de água disponível corresponderia à projeção de um valor baixo de razão isotópica para *H.damazianum.* Valores baixos foram encontrados em outras geófitas e contrastam com o valor alto de

H.damazianum. Podemos evocar as características de acoplamento do sistema de *H.damazianum* com o ambiente como as responsáveis pela peculiaridade observada. Assim pode ser deduzido um baixo acoplamento da planta de *Hippeastrum* com o solo e um controle estrito desta com a atmosfera através de uma baixa condutância estomática. A manutenção de uma área foliar relativamente grande (em torno de 72 cm^2 na folha média do ápice) é favorecida pela dormência no período seco. O órgão de reserva constitui-se no componente que permitiria a recuperação da área foliar durante o período chuvoso e sustentar a produção de flores durante o inverno. A importância do órgão de reserva também se verifica na reprodução vegetativa por bulbilhos. Nesta estratégia, o aparelhamento da prole com um órgão de reserva incipiente representa uma forma eficiente de ocupação das áreas de rocha nua já que plantas jovens podem contar com uma reserva de água relativamente alta durante o período inicial do desenvolvimento e estabelecerem alguma independência do substrato.

O sucesso de *H.damazianum*, refletido na sua abundância e densidade na vegetação do afloramento se deveria, à capacidade de independência do substrato e à uma estratégia "pessimista" tanto no mecanismo estomático quanto no ciclo de desenvolvimento foliar. Esta economia, associada à manutenção de uma estrutura de armazenamento é exclusiva de *H.damazianum*. Estas características unidas à capacidade de reprodução vegetativa poderiam explicar a predominância desta espécie no afloramento, expressa tanto na

capacidade de exploração dos habitats representados por tamanhos insulares diversos quanto na sua importância na cobertura.

Razão isotópica e microhabitat em *Tibouchina ursina*

A diferença significativa entre as plantas estabelecidas em três tamanhos insulares diferentes permite considerar a presença de um sistema de aclimatação sensível ao substrato. Partindo do pressuposto de que a qualidade do substrato em termos de disponibilidade de água é influenciada pelo tamanho da ilha, a diferença observada resultaria de um ajuste da economia hídrica diante de um gradiente de condições.

Os valores obtidos identificam *T.ursina* como a espécie de folhagem perene de razão isotópica mais baixa. Projeta-se, portanto, a presença de uma condutância estomática relativamente alta, correspondendo a uma razão ***Ci/Ca*** estimada de 0.79µmol/mol a 0.75µmol/mol. Sob condições semelhantes de ΔW, o que pode ser presumido dadas a proximidade e semelhança das plantas, podemos considerar a presença de uma baixa eficiência intrínseca de uso da água. Isto é parcialmente inesperado, visto que *T.ursina* é uma nanofanerófita, sem órgão de reserva aparente e que se apresenta em ilhas de diversos tamanhos (mesmo pequenas, da classe 2, onde foi coletada).

T.ursina possui a folha mais pilosa entre as espécies C3 na comunidade estudada. No entanto, a pilosidade constituiria uma tendência a favorecer o fracionamento relacionado com o processo difusivo, o que tenderia a aumentar a contribuição do componente

termodinâmico do fracionamento, aumentando a razão isotópica (FARQUHAR, OLEARY & BERRY, 1982). O efeito da presença de pêlos como o verificado na comparação entre *Encelia farinosa* e *Encelia frutescens* seria o de redução da condutância, atribuído à menor necessidade de dissipação do calor por evaporação, já que o efeito dos pêlos no balanço de energia resulta em temperaturas foliares relativamente menores (EHLERINGER, 1988; EHLERINGER & CLARK, 1988).

A diferença no fracionamento nas plantas instaladas em ilhas de tamanhos diferentes foi devida a uma tendência ao aumento da razão isotópica proporcional ao tamanho insular. Sendo poucos pontos correspondentes a ilhas de tamanho diferente, não foi possível obter-se uma correlação. No entanto esta tendência é significativa quando considerados os grupos de valores obtidos testados quanto a significância da diferença. A diferença obtida corresponde a 11.58 µmol/mol no *Ci* entre a ilha pequena e a ilha grande e 3.07 µmol/mol entre a ilha pequena e a média e 8.52 µmol/mol entre a média e a grande. A razão isotópica obtida corresponde a uma relação *Ci/Ca* menor em ilhas maiores (Figura 59). Considerando o aumento progressivo da unidade insular como um aumento da disponibilidade de água, teríamos um comportamento paradoxal em relação à tendência do balanço hídrico em *T.ursina*, já que plantas de ilhas maiores apresentam uma relação *Ci*/Ca menor do que as de ilhas menores. A razão *Ci*/Ca obtida por medidas de trocas gasosas na estação seca em uma planta instalada em uma unidade insular grande variou entre 0.47

e 0.90, relativamente alta, se consideradas as obtidas no mesmo período em outras espécies. Esta característica corrobora pelo menos a tendência observada.

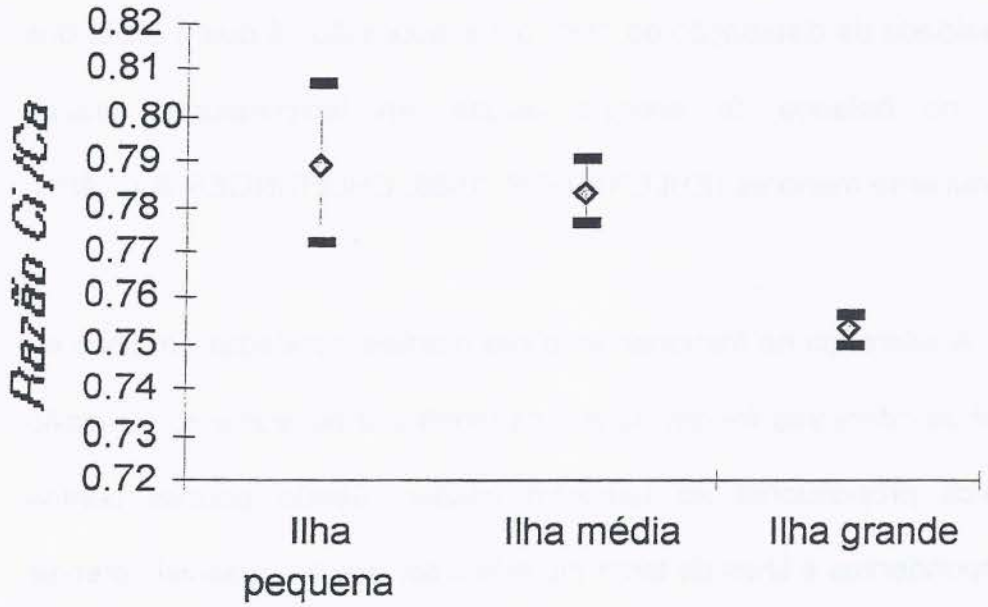


Figura 59- Razão *Ci/Ca* projetada a partir da razão isotópica de amostras de indivíduos de *T.ursina* instalados em unidades insulares de diversos tamanhos.

Entre as hipóteses adequadas para o comportamento do fracionamento de *T.ursina* nas unidades insulares podemos considerar um efeito de competição importante pelo aumento do agrupamento insular e um uso caracteristicamente oportunista da água. Ambas hipóteses podem corresponder a mecanismos separados temporalmente. Considerando o efeito da disputa pelo espaço do solo pelas raízes, podemos supor um maior grau de competição na ilha maior. Isto se daria pela maior demanda por água do substrato presumida pelo maior número de espécies com valores altos de

fracionamento na vegetação das ilhas de maior área (Figura 10). A competição pelo recurso criaria uma condição de déficit relativo, respondido pela planta com um fracionamento menor (WILLIAMS; RICHARDS & CALDWELL, 1991). No entanto, EHLERINGER (1993), considera que uma alta condutância favoreceria a utilização de água disponível ocasionalmente já que seu esgotamento dependeria da velocidade de exploração. Sendo assim, plantas com valores de discriminação maiores obtêm maior vantagem relativa em recursos esporadicamente disponíveis. Uma conseqüência possível desta tendência a um comportamento parcimonioso da utilização da água em condições que favoreceriam sua disponibilidade, seria uma diminuição da vantagem na competição entre raízes pelo espaço das unidades insulares maiores.

O comportamento de *T.ursina* nas ilhas de solo, inferido pela razão isotópica poderia corresponder também à competição em condições de expectativa de disponibilidade esporádica da água. Ilhas menores representariam não apenas uma restrição na disponibilidade espacial de água como também uma restrição temporal, pela pequena capacidade de retenção e o grau de exposição relativamente maior, já que sua cobertura é mais esparsa. Plantas de *T.ursina*, presumivelmente de baixa capacitância, teriam como uma "janela" adaptativa, uma maior agilidade na exploração da água ocasionalmente disponível já que uma economia maior não representaria um aumento na disponibilidade do recurso (temporário) e não constituiria uma prevenção da exposição a um déficit importante. A restrição à adoção

desta estratégia seria a necessidade de mecanismos de resistência intrínseca à seca (como a resistência à dessecação) já que a presença de altos valores de condutância poderia induzir déficites hídricos importantes em situações nas quais a deficiência de substrato conduz potencialmente à seca extrema.

Os dados obtidos mostram uma baixa densidade de *T.ursina* por ilha, em sua maior parte exploradas por apenas um indivíduo. Não foram encontradas plântulas desta espécie. Estas características são bastante contrastantes com as de *Tibouchina mosenii*, uma geófita de hábito semelhante e com razão isotópica mais negativa que apresenta uma densidade e cobertura por ilha muito maior. Plântulas de *T.mosenii* são bastante freqüentes em áreas úmidas como tapetes de *Campylopus savannarum*. No entanto, o período de floração e frutificação de *T.mosenii* se sobrepõe ao de *T.ursina* ocorrendo ambos no final do período chuvoso, diferindo na proporção da população observada em estado fértil (Figura 31 e 35). *T.mosenii* apresenta uma menor proporção de flores que se tornam frutos e foram observadas freqüentemente inflorescências danificadas.

A estratégia de uso da água disponível apresentada por *T.ursina* poderia ser considerada integralmente como "otimista". Pode-se concluir que *T.ursina* apresenta uma estratégia de exploração da água do substrato baseada num comportamento espasmódico, no qual ocorre um consumo ágil da água segundo a precipitação chuvosa. A fixação de carbono estaria completamente restrita à seqüência de chuvas ocasionais sendo assim, efetuada em condições que permitiriam um

alto ***Ci***. A razão isotópica resultante refletiria estes períodos de alta condutância. Em ilhas maiores a estratégia seria dirigida a uma menor exposição do meio interno aos danos de uma seca eventual. A alta freqüência com a qual estas plantas são observadas danificadas pode ser uma indicação de um investimento menor em mecanismos de proteção dada a exposição freqüente a danos. Se a estratégia observada nos adultos corresponde à encontrada nas plântulas, supondo uma maior tendência destas ao equilíbrio com o ambiente, haveria o aparecimento de níveis internos de déficit maiores. Isto poderia explicar em parte a ausência de plântulas e indivíduos jovens nas unidades insulares. Resultaria daí a baixa densidade de indivíduos adultos.

Razão isotópica e microhabitat em *Anthurium* sp.novae

Amostras de *Anthurium* sp.novae correspondentes a indivíduos crescendo em ilhas grandes e pequenas mostraram uma diferença significativa de 2.10‰ que consiste numa das maiores amplitudes de variação da razão isotópica entre as espécies examinadas. A variação relaciona-se a uma diferença no ***Ci*** calculado de 22µmol/mol, sendo o maior valor encontrado na unidade de maior área. A discriminação tenderia a acompanhar a área da unidade insular.

Considerando-se a área insular como indicador da disponibilidade de água, o comportamento da razão isotópica em *Anthurium* sp. .novae corresponderia a uma aclimatação da condutância em correspondência à escassez do recurso. Este comportamento caracterizaria uma estratégia típica de evitação do

estresse exacerbada por idiosincrasias relacionadas ao hábito de crescimento e ao acoplamento com o ambiente.

O resultado obtido é semelhante ao verificado na relação entre microhabitat e razão isotópica em espécies de deserto por EHLERINGER & COOPER (1988) e corresponde mesmo à variação relacionada à pluviosidade em escala geográfica (STEWART et al., 1995).

O alto valor médio da razão isotópica em *Anthurium* sp. novae corresponde a uma condutância baixa predominante. Esta peculiaridade poderia corresponder a um baixo acoplamento do indivíduo com o solo. A amplitude relativamente alta da variação corresponderia, neste caso, a uma sensibilidade maior da planta à disponibilidade de água do substrato, dada por uma menor capacidade de explorar o substrato mais exposto. Uma baixa resistência à variação no potencial hídrico interno poderia, da mesma forma, produzir tal aclimatação. A grande área foliar em *Anthurium* sp. novae nas condições de exposição verificadas não seria coerente com esta última hipótese, dada a possibilidade de gerar diferenciais de déficit de pressão de vapor altos com a atmosfera.

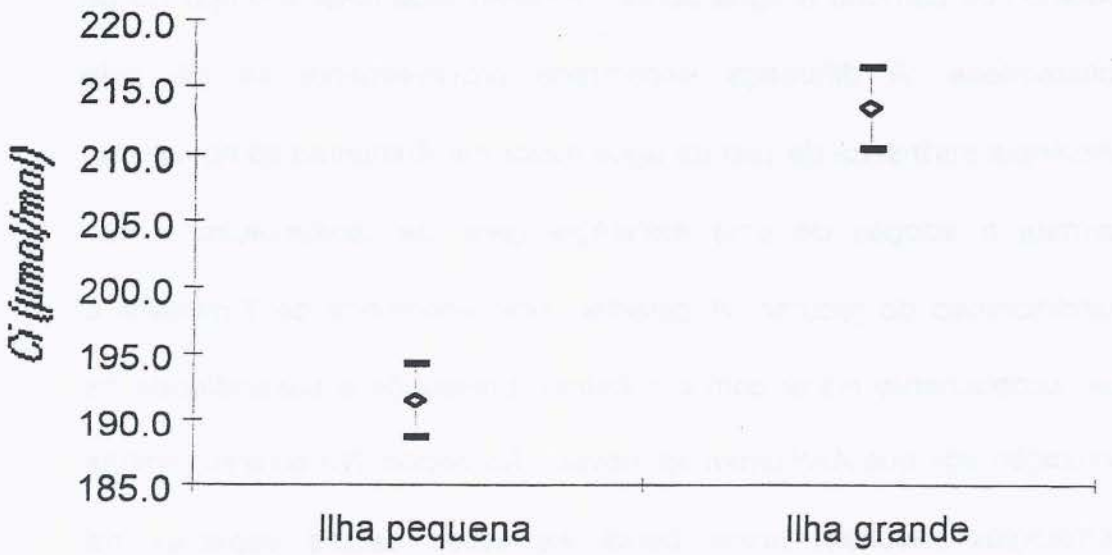


Figura 60- Variação na concentração interna de carbono (***Ci*** em µmol.mol $^{-1}$) entre amostras de ***Anthurium sp.novae*** tomadas no final do período chuvoso entre ilhas de solo pequenas e grandes.

A relação entre razão isotópica e microhabitat em *Anthurium* sp.novae concorda com a estratégia de conservação de água evidenciada pelo valor isotópico médio alto e pelo efeito estacional já discutido. A estratégia pode ser considerada como "pessimista" e está associada a uma grande longevidade e um crescimento lento. A baixa cobertura e densidade desta espécie nas ilhas seria dada pela baixa agilidade na ocupação do substrato pela utilização da água eventualmente disponível. A lentidão do crescimento associada à maior resistência estomática poderia ser responsável também pelo pequeno número de indivíduos maduros e pela pequena proporção de indivíduos em flor(Figura 33), que teria como conseqüência geral uma menor produção de sementes.

Esta estratégia contrasta diretamente com a observada em *Tibouchina ursina*, discutida anteriormente. As semelhanças entre as duas espécies que determinariam uma expectativa de similaridade no

balanço de carbono e água seriam, a perenidade foliar e o tipo C3 de fotossíntese. A diferença encontrada provavelmente se dá pela eficiência intrínseca de uso da água maior em *Anthurium* sp.novae que permite a adoção de uma estratégia geral de conservação e uso parcimonioso do recurso. A característica fanerofítica de T.*mosenii* e seu acoplamento maior com o substrato pressupõe a possibilidade de utilização ágil que *Anthurium* sp. novae não dispõe. No entanto, ambas estratégias resultam numa baixa expressão destas espécies na comunidade.

Razão isotópica e forma de vida

As formas de vida representadas entre as espécies analisadas quanto à razão isotópica corresponderam a: 6 nanofanerófitas; 3 caméfitas; 8 hemicriptófitas; 5 geófitas e uma terófita. A relação presumida entre a forma de vida e as características de condutância expressas pelo valor da discriminação só permite comparação direta entre espécies do mesmo tipo fotossintético. Esta distinção se torna necessária pela menor participação do efeito enzimático nas espécies CAM e C4 na discriminação entre os isótopos. Assim, utilizando-se apenas as espécies C3, o número de hemicriptófitas se reduz a 4 e dispõe-se de uma única caméfita para comparação.

Considerando a diferença na forma de fixação do CO_2, os grupos de tipos fotossintéticos foram colocados em sinúsias separadas reunindo-se os tipos C4 e CAM que partilham da mesma enzima carboxiladora inicial. Assim, para comparação entre os grupos os tipos

C4 e CAM foram considerados numa categoria única colocada ao lado das classes de forma de vida de Raunkiaer.

Verificou-se uma diferença significativa ($p < 0.0001$ por análise de variância unidirecional) entre os grupos de valores correspondentes às plantas C4 e CAM; nanofanerófitas; caméfitas; hemicriptófitas; geófitas e terófitas. Uma tendência de aumento no fracionamento entre as plantas C3 surgiu na seqüência de hemicriptófitas; caméfitas - geófitas - fanerófitas e terófitas.

A relação entre a forma de vida e a razão isotópica pode ser interpretada, a principio, como evidência de uma "síndrome" fisiológica associada às características morfológicas e de ciclo de vida. Qualquer relação encontrada poderia evidenciar peculiaridades de uso da água envolvendo, entre outras características, a razão raiz - parte aérea, longevidade foliar; alocação de recursos e capacitância (relacionada com estruturas de armazenamento).

Sob o ponto de vista integrado das características funcionais e morfológicas, formas de vida representariam padrões comuns de uso da água e de balanço de carbono, sendo esperado, portanto, um agrupamento das classes de forma de vida segundo estes atributos. No entanto, observa-se o que poderia ser relacionado a um continuum de variações (Figura 61).

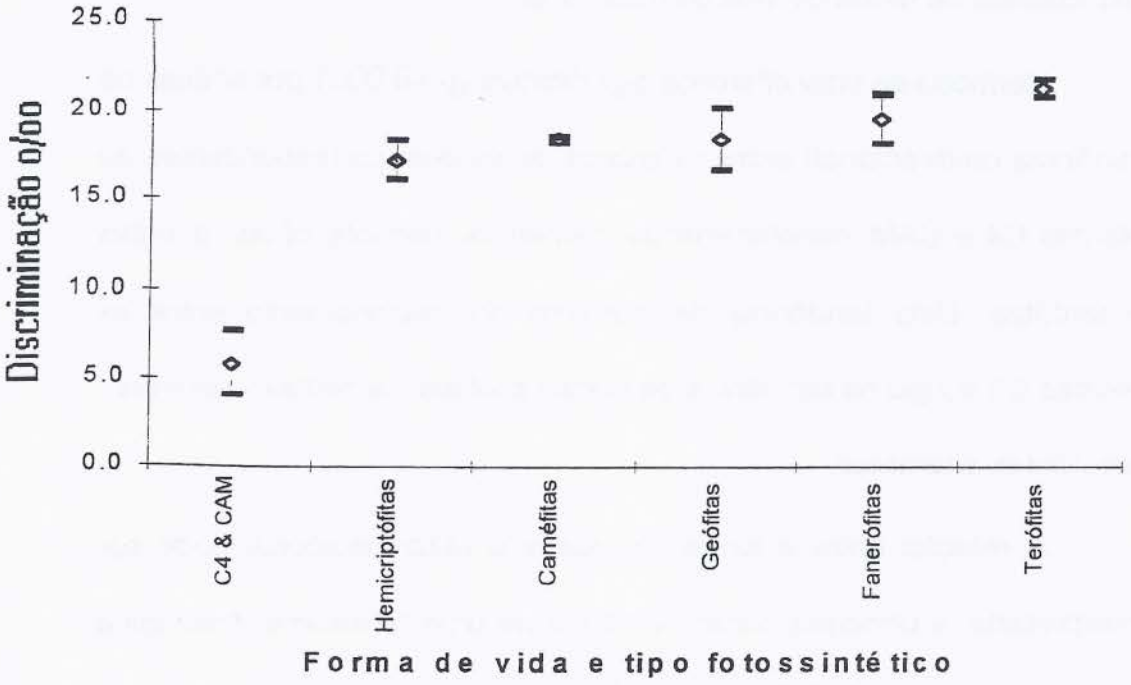


Figura 61 - Relação entre fracionamento isotópico ($\Delta^{o}/_{oo}$) e forma de vida ou tipo fotossintético, considerado os valores agrupados a partir de espécies com os atributos referidos {C4 & CAM (N=6); Fanerófitas (N=5); Caméfitas (N=1); Hemicriptófitas (N=6); Geófitas (N=6); Terófitas (N=1) }.

Dada a expectativa de heterogeneidade de tipos foliares e de características da camada envolvente dentro e entre as diferentes formas de vida, não podem ser feitas considerações sobre a eficiência intrínseca do uso da água a partir dos valores de fracionamento. No entanto a relação de $\delta^{13}C$ com o valor de ***Ci*** permite presumir estratégias de uso do carbono em parte associadas à valores de condutância, estes então, intimamente relacionados às características morfológicas que caracterizam a forma de vida.

A distinção inicial dos valores se dá pelo tipo fotossintético. Espera-se, portanto que este atributo preceda a classe de forma de vida na determinação da razão isotópica já que diferentes classes

poderiam apresentar valores próximos dentro do intervalo de plantas CAM e C4.

As diferenças encontradas no fracionamento entre as formas-de-vida de tipo fotossintético C3 refletem diferenças no ***Ci***, relacionadas à condutância estomática típica. Considerando-se o acesso a um mesmo substrato, estritamente delimitado, espera-se uma menor influência de características específicas de disponibilidade de nitrogênio no valor do *Ci*. Em conjunto, estes aspectos se apresentariam influenciados pelo "modelo" estrutural e funcional representado pela forma de vida. A combinação dos caracteres que determinam este modelo poderia resultar em um ponto-de-ajuste (EHLERINGER, 1993) da eficiência de uso da água, relacionado à adoção de uma estratégia de ocupação do ambiente típica.

Os valores de discriminação mais baixos entre hemicriptófitas se devem à presença, de *Anthurium* sp.novae, *Panicum cyanescens* e *Pitcairnia flammea*, nesta classe, com valores menores associados provavelmente à baixa tolerância ao estresse hídrico. Entre estas, *P.flammea* e *P.cyanescens* seriam espécies cuja distribuição é aparentemente associada à disponibilidade de grande quantidade de água no substrato. *Anthurium* apresentou peculiaridades que provavelmente estão relacionadas a um acoplamento menor com o substrato. A forma hemicriptofítica, nestes casos, corresponderia a um ajuste à vida nas condições limitantes da superfície rochosa, através do investimento em uma maior proporção de tecido fotossintetizante. *P.cyanescens* apresenta dormência durante períodos excepcionalmente

secos ou em unidades com escassez de solo e maior exposição (Figura 46). *Anthurium sp.novae* é essencialmente perene e sua forma de vida está provavelmente associada à exploração do espaço disponível entre as plantas da ilha de solo. Teríamos então, neste grupo, uma influência de tipos essencialmente parcimoniosos quanto à perda dágua por peculiaridades do acoplamento com o ambiente ou por maior demanda de água, associada, provavelmente a uma menor resistência intrínseca à seca.

As caméfitas aparecem em seguida à classe de hemicriptófitas no valor médio de discriminação. Uma única espécie, *Peperomia reflexa*, com o tipo fotossintético **C3** representa esta forma de vida. *P.reflexa* apresenta pequena cobertura e baixa densidade. Sua abundância tende a ser proporcional ao tamanho insular, observando-se que um máximo também ocorre em ilhas pequenas (Figura 10). Aparentemente esta espécie é menos favorecida em ilhas de tamanho intermediário, uma característica sugestiva da influência de interações específicas com outros componentes da comunidade. Várias espécies do gênero *Peperomia* apresentam metabolismo CAM e CAM facultativo. *P.reflexa* exibe valores relativamente baixos de fracionamento considerando-se a faixa atribuída ao tipo fotossintético C3 o que motivaria uma melhor análise de seu comportamento típico.

A presença, em caméfitas, de níveis menores de condutância do que os encontrados nas geófitas e fanerófitas pode estar relacionada ao pequeno porte de *P.reflexa* e seu caráter herbáceo. Isto se deveria ao grau de exposição relativamente alto no qual se encontra e à

ausência da proteção conferida pelo solo como no caso das hemicriptófitas e geófitas. A maior abundância de *P.reflexa* em unidades insulares maiores é coerente com a expectativa de uma sensibilidade maior à seca. No entanto, sua importância em algumas ilhas pequenas de *T.araujei* sugere uma capacidade de aclimatação ou mesmo a adoção de uma estratégia como CAM facultativo.

A classe das geófitas apresentou a maior variação de fracionamento entre as formas de vida de plantas C3. O limite inferior desta variação se deve a *Hippeastrum damazianum*, espécie que apresentou valor excepcionalmente baixo de fracionamento, correspondendo ao menor fracionamento médio entre as de tipo fotossintético C3. Tal característica corresponde provavelmente à capacidade de explorar uma grande amplitude de habitats, representados aqui por ilhas de tamanhos diversos. Espécies deste grupo estão entre as mais abundantes em qualquer tamanho insular, exceto aquelas extremamente grandes. A maior parte dos componentes geofíticos apresentou valores próximos dos limites superiores de fracionamento na vegetação da Pedra Grande. *Nothoscordum gracile* foi a monocotiledônea com maior valor de fracionamento. Esta característica coincide com o ciclo extremamente curto quanto à atividade de fixação de carbono, combinado com uma dormência prolongada (Figura 29), um padrão normalmente associado à menor longevidade.

A amplitude dos valores de fracionamento no grupo se devem, portanto à contribuição de estratégias de uso da água diversas. Esta

plasticidade entre as geófitas seria relacionada à posse de uma alta capacitância, conferida pelo órgão de reserva. A reserva de água permite assim, o uso mais ou menos parcimonioso deste recurso resultando em graus variados de acoplamento com o ambiente, visíveis através de diferenças no *Ci* associado à condutância estomática. Tanto estratégias com maior tendência ao equilíbrio com o ambiente, envolvendo uma menor eficiência de uso da água quanto estratégias de conservação como a verificada em *H.damazianum* se tornam possíveis permitindo uma caracterização do grupo mais pela variabilidade que pelo valor médio.

Entre as fanerófitas se encontram os maiores valores de fracionamento em plantas de folhagem perene. Esta característica corresponde a um comportamento que envolve essencialmente uma alta condutância associada, provavelmente, a uma baixa eficiência intrínseca de uso da água. A distribuição característica das fanerófitas mostra uma associação positiva com recursos do substrato, sendo as espécies desta classe mais abundantes em ilhas maiores. Presume-se portanto, em relação aos outros grupos, uma dependência maior do substrato, tanto pela demanda de fluxo de água quanto pelo suporte da estrutura aérea.

Embora corresponda a apenas uma espécie examinada, o valor apresentado pela classe das Terófitas, o mais alto entre as espécies analisadas, corresponde ao esperado segundo a hipótese de uma relação entre longevidade e eficiência de uso da água. *Galinsoga ciliata* apresenta um ciclo curto associado ao período inicial de chuvas.

Indivíduos já apresentam frutos maduros no início do verão. O valor de fracionamento obtido corresponde a um ***Ci*** alto, refletindo uma baixa resistência à difusão de CO_2 , o que pode estar associado com uma menor restrição da perda de água. Este comportamento envolveria uma fixação ágil do carbono atmosférico durante o período no qual a disponibilidade de água permite perdas transpiratórias maiores sem que se desenvolva um déficit importante. Esta estratégia estaria associada a uma maturação rápida e um investimento alto em estruturas reprodutivas. A otimização desta forma de utilização dos recursos consiste numa associação estreita do ciclo com a variação sazonal de água disponível.

A presença de altos valores de condutância evidentes na razão isotópica, associados ao crescimento e maturação rápidos, permitem supor uma estrita dependência do padrão de chuvas. Mudanças climáticas no sentido de uma redução na pluviosidade no verão atingiriam adversamente a espécie terofítica se não acompanhada de uma capacidade de aclimatação relevante.

As relações entre forma de vida e valores de fracionamento se dão na medida em que padrões de utilização de água refletem diferenças na alocação relacionadas à aquisição de recursos. Assim, formas com crescimento lento, perenidade das estruturas de fixação e utilização parcimoniosa da água e tipo hemicriptofítico tenderiam a possuir o menor fracionamento. Em contraste, formas-de-vida caracterizadas pela exposição, aproveitamento rápido dos recursos e alocação reprodutiva alta tenderiam a apresentar valores altos de

fracionamento. O fator de maior influência nestas relações seria o grau de acoplamento da planta com o ambiente, estabelecido principalmente pelas interfaces raiz-solo e folha-atmosfera. Graus diferentes de desacoplamento são a base de algumas estratégias de exploração do hábitat.

Conclusões

A interpretação dos dados de razão isotópica referentes a componentes representativos da comunidade vegetal de ilhas de solo do afloramento rochoso de Pedra Grande - Atibaia permite as seguintes conclusões:

- Considerações sobre o significado da razão isotópica em relação à variação das características de balanço de carbono no espaço e no tempo só podem ser feitas considerando peculiaridades da espécie envolvendo ciclos e forma de vida.;

- As condições restritivas do substrato produzem um efeito balanceado que equivale à condição semi-desértica;

- O tipo fotossintético CAM é o mais importante na ocupação e exploração da superfície rochosa examinada;

- Os ambientes mais restritivos, representados pelas ilhas menores são ocupados apenas por espécies com valores de ***Ci*** mais baixos ou seja, espécies com menor fracionamento;

- As condições presentes na progressão de tamanho das ilhas correspondem a um gradiente no qual o tamanho da unidade é proporcional à uma maior diversidade de situações favoráveis a um número maior de adaptações;

Algumas hipóteses podem ser levantadas a partir das relações examinadas, entre elas podem ser consideradas as seguintes:

Em uma comunidade vegetal, as variações no fracionamento isotópico poderiam ser suprimidas por diferentes

padrões constituídos por estratégias diversas de alocação do carbono;

- Existe uma relação inversa entre perenidade e fracionamento quando consideradas espécies aparentadas;

- Em condições elevadas de estresse hídrico, todas espécies perenes com floração contínua apresentam CAM.

- Entre as plantas com tipo fotossintético C3 a melhor estratégia de ocupação, expressa numa maior cobertura, corresponde a manutenção de uma alta capacitância associada a um baixo ***Ci*** (derivado, possivelmente de uma baixa condutância estomática ou de uma alta demanda de CO_2);

Considerações finais

As características apresentadas pela vegetação do afloramento rochoso da Pedra Grande estão de acordo com a presença de uma importante pressão seletiva exercida por fatores espaciais e temporais. Estes fatores podem corresponder à peculiaridade local da falta de solo, que amplificaria a disponibilidade temporal de chuvas, ambos fatores seriam expressos no estresse hídrico. As adaptações aparentemente mais bem sucedidas envolvem mecanismos de conservação de água e aproveitamento do período chuvoso para fixação de carbono. Dependendo do grau de isolamento adquirido pela estratégia, as variações sazonais, e entre habitats podem não constituir alterações significativas. Processos de aclimatação do balanço entre a fixação de carbono e a perda dágua podem constituir parte importante da capacidade de exploração do substrato.

A composição florística e a estrutura da comunidade estudada tem sua relação com as características funcionais estabelecidas pela presença de atributos típicos da economia hídrica e da forma de vida. Assim, a importância de Bromeliaceae na comunidade seria um reflexo da presença do tipo fotossintético CAM nesta família, reunida à capacidade de obtenção de água e nutrientes diretamente da atmosfera (pelo menos nas espécies do gênero *Tillandsia* encontradas) e à alta capacitância (como em *Dyckia*). A importância relativamente grande de geófitas no espectro biológico da comunidade se deveria precisamente à capacitância. Grupos nos quais a forma de vida geofítica é freqüente, como Amarilidaceae, encontram-se representados por uma abundância

considerável na comunidade. A atenuação das temperaturas pela altitude seria o fator a permitir o aparecimento de gramíneas C3 e C4 conjuntamente. A presença de fanerófitas na comunidade está condicionada a locais de maior disponibilidade de substrato, no caso, unidades insulares maiores. O baixo fracionamento absoluto em *Clusia criuva* poderia sugerir que a limitação na ocupação do substrato rochoso por elementos de maior porte pode ser contornada por uma maior eficiência de uso da água. As vantagens conferidas por sistemas de alta eficiência como CAM, tem sua representação nas espécies perenes de floração contínua como *Dyckia pseudococcinea* e *Epidendrum elongatum*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACOT, P. História da Ecologia . Tradução de Carlota Gomes. Editora Campus, Rio de Janeiro. 1990. 212p.

ALLAWAY, W.G.; OSMOND, C.B.; TROUGHTON, J.H.. Environmental Regulation of Growth, Photosynthetic Pathway and Carbon Isotope Discrimination Ratio in Plants Capable of Crassulacean Acid Metabolism. Bulletin of the Royal Society of New Zealand 12: 195-202. 1974.

ALPERT, P. & OECHEL, W.C. Carbon balance limits the microdistribution of Grimmia laevigata, a desiccation-tolerant plant. Ecology 66: 660-669. 1985.

ALPERT, P. & OECHEL, W.C. Comparative Patterns of Net Photosynthesis in an Assemblage of Mosses with Contrasting Microdistributions. American Journal of Botany 74: 1787-1796. 1987.

ANDRADE, P.M.; GONTIJO, T.A. & GRANDI, T.S.M. 1986. Composição florística e aspectos estruturais de uma área de "campo rupestre" do morro do Chapeu, Nova Lima, Minas Gerais. Revista brasileira de Botânica. 9:13-22. 1986.

ARAUJO, D.S.D.DE & HENRIQUES, R.P.B. Analise floristica das restingas do estado do Rio de Janeiro. In: Lacerda, L.D. de; Araujo, D.S.D.; Cerqueira, R. & Turcq, B. (orgs.). Restingas, origem, estrutura, processos. CEUFF, Niteroi. p. 159-174. 1984.

ASCHAN, G. & LOSCH, R. Water relations of wall-fissure plants. Acta Oecologica 15: 151-164. 1994.

BARTHLOTT, W.; GROGER, A. & POREMBSKI, S. Some remarks on the vegetation of tropical inselbergs: diversity and ecological differentiation. Biogeographica 69: 17-36. 1993.

BASKIN, J.M.; Webb, D.H. & Baskin, C.C. A floristic plant ecology study of the limestone glades of northern Alabama. Bulletin of the Torrey Botanical Club. 122:226-242. 1995.

BEGON, M; Harper, J.L. & Townsend, C.R. Ecology. Blackwell, Oxford. 876 p. 1986.

BERRY, J.A. Studies of mechanisms affecting the fractionation of carbon isotopes in photosynthesis. In. Rundel, Ehleringer & Nagy (eds.). Stable Isotopes in Ecological Research: 82-94. Springer Verlag. N.York. 1988.

BENNETT, B.C. Comparative biology of neotropical epiphytic and saxicolous Tillandsia species: population structure. Journal of Tropical Ecology 7: 361-371. 1991.

BRENAN, J.P.M. More new plants from the Idanre Hills, Nigeria. Kew Bulletin :227-232. 1950.

BRENAN, J.P.M. Plants of the Cambridge expedition, 1947-1948: I. Kew Bulletin :211-226. 1950.

BURBANCK, M.P. & PHILLIPS, D.L. Evidence of plant succession on granite outcrops of the Georgia Piedmont. The American Midland Naturalist 109: 94-104. 1983.

BURBANCK, M.P. & PLATT, R.B. Granite outcrop communities of the Piedmont Plateau in Georgia. Ecology 45: 292-306. 1964.

CAMARGO, R. de F.N. Pteridófitas rupícolas e saxícolas do sudeste de Minas Gerais. Tese. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Museu Nacional - Rio de Janeiro. 1987.

CAVASSAN, O., CESAR,O.& MARTINS, F.R. Fitossociologia da vegetação arbórea da Reserva Estadual de Bauru, Estado de São Paulo. Revista Brasileira de Botânica 7: 91-106. 1984.

COLEMAN, B.D.; MARES, M.A.; WILLIG, M.R. & HSIEH, Y. Randomness, area, and species richness. Ecology, 63:1121-1133. 1982.

CONDON, A.G.; RICHARDS, R.A. & FARQUHAR, G.D. Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat. Crop Science 27: 996-1001. 1987.

CONNEL, J.H. & SLATYER, R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist 111:1119-1144. 1977.

CONNOR, E.F. & MCCOY, E.D. The statistics and biology of the species-area relationship. American Naturalist 113: 791-833. 1979.

COUTINHO, L.M. Algumas informações sobre a ocorrência do "efeito de De Saussure" em epífitas e herbáceas terrestres da mata pluvial. Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da USP 294: 395-408. 1965.

COUTINHO, L.M. Novas observações sobre a ocorrência do "efeito de De Saussure" e suas relações com a suculência, a temperatura folhear e os movimentos estomáticos. Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da USP 331: 77-102. 1969.

COUTINHO, L.M. 1970. Sobre a assimilação noturna de CO_2 em orquídeas e bromélias. Ciência e Cultura 22: 364-368.

CRAIG, E.M. Physiological ecology of the Bromeliaceae. The Botanical Review:1-82. 1994.

CRAWFORD, R.M.M. Studies in Plant Survival. Blackwell Scientific Publications. 1989.

CRAWLEY, M.J. The structure of plant communities. In: Crawley, M.J. (ed.) Plant Ecology. Blackwell, Oxford. p. 1-50. 1986.

DELUCIA, E.H. & SCHLESINGER, W.H. Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent great basin and sierran plants. Ecology 72: 51-58. 1991.

DILLON, M.O. A new species of Tillandsia (bromeliaceae) from the Atacama desert of northern Chile. Brittonia 43: 11-16. 1991.

DOLINER, L.H. & JOLLIFFE, P.A. Ecological evidence concerning the adaptive significance of the C4 dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. Oecologia 38: 23-24. 1979.

DOUGLAS, M. & LAKE, P.S. Species richness of stream stones: an investigation of the mechanisms generating the species-area relationship. Oikos 69:387-396. 1994.

DRURY, W.H. & NISBET, I.C.T. Succession. Journal of the Arnold Arboretum 54: 331-368. 1973.

EASTMAN, J.R. Idrisi 4.1. Clark University. Grad School of Geography. Worcester, Massachussets. 1992.

EHLERINGER, J.R. & CLARK, C. Evolution and adaptation in Encelia (Asteraceae). In: Gottlieb, L.D. & Jain, S.K. (eds.) Plant Evolutionary Biology p. 221-249. 1988.

EHLERINGER, J.R. & COOPER, T.A. Correlations between carbon isotope ratio ant microhabitat in desert plants. Oecologia 76: 562-566. 1988.

EHLERINGER, J.R. & DAWSON, T.E. Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. Plant, Cell and Environment 15: 1073-1082. 1992.

EHLERINGER, J.R. & OSMOND, C.B. Stable isotopes. In: Pearcy, R.W.; Ehleringer, J.R.; Mooney, H.A. & Rundel, P.W. (eds.). Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation : 281-290. 1989.

EHLERINGER, J.R. & RUNDEL, P.W. Stable isotopes: History, units and instrumentation. In: Rundel, Ehleringer & Nagy (eds.). Stable Isotopes in Ecologycal Research: 1-19. Ecological Studies. Springer Verlag N.York. 1988.

EHLERINGER, J.R. Comparative ecophysiology of Encelia farinosa and Encelia frutescens. I. Energy balance considerations. Oecologia 76: 553-561. 1988.

EHLERINGER, J.R. Variation in leaf carbon isotope discrimination in Encelia farinosa: implications for growth, competition, and drought survival. Oecologia 95: 340-346. 1993.

EHLERINGER, J.R.; PHILLIPS, S.L. & COMSTOCK, J.P. Seasonal variation in the carbon isotopic composition of desert plants. Functional Ecology 6: 396-404. 1992.

EHLERINGER, J.R.; PHILLIPS, S.L.; SCHUSTER, W.S.F. & SANDQUIST, D.R. Differential utilization of summer rains by desert plants. Oecologia 88: 430-434. 1991.

EISSENSTAT, D.M. & CALDWELL, M.M. Competitive ability is linked to rates of water extraction. Oecologia 75: 1-7. 1988.

ELLENBERG, H. & MUELLER-DOMBOIS, D. A key to Raunkiaer life forms with revised subdivisions. In: Mueller-Dombois,D. & Ellemberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley & Sons, New York. p.449-465. 1967.

FAEGRI, K. & PIJL, L. Van der Principles of Pollination Ecology 3 ed. Oxford. Pergamon. 1979. 244 p.

FARQUHAR, G.D. & RICHARDS, R.A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. Australian Journal of Plant Physiology 11: 539-552. 1984.

FARQUHAR, G.D.; BALL, M.C.; VON CAEMMERER, S. & ROKSANDIC, Z. Effect of salinity and humidity on d13C value of halophytes-evidence for diffusional isotope fractionation det. by the ratio of intercellular\atm. partial pressure o CO2 under diff. environmetal cond. Oecologia 52: 121-124. 1982.

FARQUHAR, G.D.; EHLERINGER, J.R. & HUBICK, K.T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 40:503-537. 1989.

FARQUHAR, G.D.; O'LEARY, M.H. & BERRY, J.A.. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon

dioxide concentration in leaves. Australian Journal of Plant Physiology 9:121-137. 1982

FRIEND, A.D.; WOODWARD, F.I. & SWITSUR, V.R. Field measurements of photosynthesis, stomatal conductance, leaf nitrogen and d13C along altitudinal gradients in Scotland. Functional Ecology 3: 117-122. 1989.

GAFF, D.F. & CHURCHILL, D.M. Borya nitida Labill.- an australian species in the Liliaceae with desiccation-tolerant leaves. Australian Journal of Botany 24: 209-224. 1976.

GAFF, D.F. & ELLIS, R.P. Southern African grasses with foliage that revives after dehydration. Bothalia 11: 305-308. 1974.

GAFF, D.F. & HALLAM, N.D. Resurrecting desiccated plants. Bulletin of The Royal Society of New Zealand 12: 389-393. 1974.

GAFF, D.F. & LATZ, P.K. The occurrence of resurrection plants in the australian flora. Australian Journal of Botany 26: 485-92. 1978.

GAFF, D.F. Desiccation-tolerant flowering plants in southern Africa. Science 174: 1033-1034. 1971.

GAFF, D.F. Desiccation tolerant vascular plants of southern Africa. Oecologia 31: 95-109. 1977.

GAFF, D.F. Desiccation tolerant 'resurrection' grasses from Kenya and West Africa. Oecologia 70: 118-120. 1986.

GARDNER, G. Viagem ao interior do Brasil. Tradução de Milton Amado. Editora da Universidade de São Paulo. 1846.

GENTRY, A.H. Flowering phenology and diversity in tropical bignoniaceae. Biotropica 6:64-68. 1974.

GILBERT, F.S. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? Journal of Biogeography 7: 209-235. 1980.

GIULIETTI, 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. Boletim Botanica da Universidade de S.Paulo 9: 1-151. 1987.

GORDON, D.R. & RICE K.J. Partitioning of space and water between two californía annual grassland species. American Journal of Botany 79: 967-976. 1992.

GORDON, D.R. & RICE, K.J. Competitive effects of grassland annuals on soil water and blue oak (Quercus douglasii) seedlings. Ecology 74: 68-82. 1993.

GRANVILLE, J.-J.de Rain Forest and xeric flora refuges in French Guiana. In: Prance, G.T.(ed.). Biological diversification in the tropics. 159-181. Columbia University Press, New York. 1982.

GUEHL, J.-M.; FORT, C. & FERHI, A. Differential response of leaf conductance, carbon isotope discrimination and water-use efficiency to nitrogen deficiency in maritme pine and pedunculate oak plants. New Phytology 131: 149-157. 1995.

GUREVITCH, J.; WILSON, P.; STONE, J.L.; TEESE, P. & STOUTENBURGH, R.J. Competition among old-field perennials at different levels of soil fertility and available space. Journal of Ecology 78: 727-744. 1990.

HAMBLER, D.J. The vegetation of granitic outcrops in western Nigeria. Journal of Ecology 52: 573-594. 1964.

HARPER, J.L. Population biology of plants. Academic Press. Londres. 892p. 1977.

HARRIS, F.S. & MARTIN, C.E. Correlation between CAM-cycling and photosynthetic gas exchange in five species of Talinum (Portulacaceae). Plant Physiology 96: 1118-1124. 1991.

HARRIS, F.S. & MARTIN, C.E. Plasticity in the degree of CAM-cycling and its relationship to drought stress in five species of Talinum (Portulacaceae). Oecologia 86:575-584. 1991.

HOULE, G. & PHILLIPS, D.L. The soil seed bank of granite outcrop plant communities. Oikos 52: 87-93. 1988.

HOULE, G. & PHILLIPS, D.L. Seed availability and biotic interactions in granite outcrop plant communities. Ecology 70: 1307-1316. 1989.

HOULE, G. Species-area relationship during primary succession in granite outcrop plant communities. American Journal of Botany 77: 1433-1439. 1990.

HUBICK, K.T.; FARQUHAR, G.D. & SHORTER, R. Correlation between water-use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse peanut (Arachis) germplasm. Australian Journal of Plant Physiology 13 :803-816. 1986.

JONES, H.G. Plants and Microclimate.2 ed. Cambridge University Press. 1992.

KEDDY, P. Plant competition and resources in old fields. TREE 6: 235-237. 1991.

KEEVER, C.;OOSTING, H.J. & ANDERSON, L.E. Plant succession on exposed granite of rocky face mountain, Alexander County, North Carolina. Bulletin of the Torrey Botanical Club 78: 401-121. 1951.

KELLY, B.J.;WILSON, B.J. & MARK, A.F. Causes of the species-area relation: a study of islands in lake Manapouri, New Zealand. Journal of Ecology 77: 1021-1028. 1989.

KLINK, C.A. & JOLY, C.A. Identification and distribution of C3 and C4 grasses in open and saded habitats in São Paulo state, Brasil. Biotropica 21: 30-34. 1989.

KNAPP, R. Die Vegetation von Afrika. Verlag, Stuttgart. 1973.

KORNER, CH.; FARQUHAR, G.D. & ROKSANDIC, Z. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. Oecologia 74: 623-632. 1988.

KORNER, CH.; FARQUHAR, G.D. & WONG, S.C. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. Oecologia 88: 30-40. 1991.

KOVACH, W. L. Multivariate Statistics Package V 2.1. 1993.

KREBS, C.J. Ecological Methodology. Harper & Row, New York. 1989.

LAJTHA, K. & GETZ, J. Photosynthesis and water-use efficiency in pinyon-juniper communities along an elevation gradient in northern New Mexico. Oecologia 94: 95-101. 1993.

LUDWIG, J.A.& REYNOLDS, J.F Statistical Ecology. John Wiley & Sons, New York. 1988.

MATTHEWS, W.S.; BREDENKAMP, G.J. & ROOYEN, N.van The grassland-associated vegetation of the Black Reef Quartzite and

associated large rocky outcrops in the north-eastern mountain sourveld of the Transvaal escarpment. South African Journal of Botany 57: 143-150. 1991.

MCARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution, 17: 373-387. 1963.

MCLEAN, R.C. & IVIMEY-COOK, W.R.. Textbook of Theoretical Botany. V.4. Longman, London. 1973

MCVAUGH, R. 1943. The vegetation of the granitic flat-rocks of the southeastern United States. Ecological Monographs 13: 119-166.

MEDINA, E. & TROUGHTON, H. Photosynthetic patterns in the bromeliaceae. In: CARNEGIE INSTITUTION (ed.). Annual Report of the Director Department of Plant Biology. Stanford 1973-1974. p. 805-809. 1974.

MEDINA, E. & TROUGHTON, J.H. Dark CO2 fixation and the carbon isotope ratio in Bromeliaceae. Plant Science Letters 2: 357-362. 1974.

MEGURO, M.; JOLY, C.A. & BITTENCOURT, M.M. Stress hídrico e alguns aspectos do comportamento fisiológico em Xerophyta plicata Spreng.-Velloziaceae. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 5: 27-42. 1977.

MEIRA-NETO, J.A.A.; BERNACCI, L.C.; GROMBONE, M.T.; TAMASHIRO, J.Y. & LEITAO FILHO, H.F. Composição florística da floresta semidecídua de altitude do Parque Municipal da Grota Funda (Atibaia, Estado de São Paulo). Acta Botânica Brasílica 3:51-74. 1989.

MEIRELLES, S.T. Ecologia da vegetação de afloramentos rochosos do litoral da região sudeste. Tese de Mestrado- UNICAMP. 1990.

MOLE, S.; JOERN, A.; O'LEARY, M.H. & MADHAVAN, S. Spatial and temporal variation in carbon isotope discrimination in prairie graminoids. Oecologia 97: 316-321. 1994.

MOONEY, H.; TROUGHTON, J.H. & BERRY, J.A. Arid climates and photosynthetic systems. In: CARNEGIE INSTITUTION (ed.). Annual Report of the Director Department of Plant Biology. Stanford 1973-1974. p. 793-805. 1974.

MORELLO, J. Ecologia de una planta reviviscente de la caatinga. Revista Brasileira de Biologia. 14: 83-108. 1954.

MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLEMBERG, H. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley, New York. 579p. 1974.

NIMER, E. Climatologia do Brasil. Serie Recursos Naturais e Meio Ambiente. IBGE, Rio de Janeiro. 421 p. 1979.

OLEARY, M.H.; MADHAVAN, S. & PANETH, P. Physical and chemical basis of carbon isotope fractionation in plants. Plant Cell and Environment 15: 1099-1104. 1992.

OMETTO, J.C. Bioclimatologia vegetal. Agronomica Ceres, Sao Paulo. 1981.

OOSTING, H.J. & ANDERSON, L.E. The vegetation of a barefaced cliff in western North Carolina. Ecology 18: 280-292. 1937.

OOSTING, H.J. & ANDERSON, L.E. Plant succession on granite rock in eastern North Carolina. Botanical Gazette 100: 750-768. 1939.

OWOSEYE, J.A. & SANFORD, W.W. An ecological study of Vellozia schnitzleinia, a drought-enduring plant of northern Nigeria. Journal of Ecology 60: 807-817. 1972.

PEREIRA, E. & PEREIRA, C. Bromeliáceas da Guanabara I. Gênero Tillandsia. Leandra 3: 41-72. 1972.

PHILLIPS, D.L. Succession in granite outcrop shrub-tree communities. The American Midland Naturalist 106: 313-317. 1981.

PIELOU, E.C. The interpretation of ecological data. Wiley, New York. 1984.

PIJL, L.Van der Principles of dispersal in higher plants. 2 ed. Springer, Berlin. 1972.

PITTENDRIGH, C.S. The Bromeliad-Anopheles-Malaria Complex in Trinidad. I-The Bromeliad Flora. Evolution 2: 58-89. 1948.

PLATT, R.B. & MCCORMICK, J.F. Manipulatable terrestrial ecosystems. Ecology 45: 649-650. 1964.

POREMBSKI, S. & BARTHLOT, W. Struktur und diversitat der vegetation westafrikanischer inselberge. Geobotanica Kolloquia 8:69-80. 1992.

POREMBSKI, S. & BARTHLOTT, W. Okogeographische differenzierung und diversitat der vegetation von inselbergen in der elfenbeinkuste. In: Barthlott; Naumann; Schmidt-Loske & Schuchmann (eds.). Animal-Plant Interactions in Tropical Environments. 149-158. 1993.

PRESTON, F.W. Time and space and the variation of species. Ecology. 41: 611-627. 1960.

PRESTON, F.W. The canonical distribution of commoness and rarity: Part I. Ecology. 43: 185-215. 1962.

PRESTON, F.W. The canonical distribution of commonness and rarity: Part II. Ecology, 43: 410-432. 1962.

QUEIROZ, M.H.de 1994. Approche Phytoecologique et dynamique des formations vegetales secondaires developpees aprese abandon des activites agricoles. dans le domain de la foret ombrophile dense de versant a Santa Catarina. Tese. Ecole Nationale du genie rural des eaux et forets.

RAWITSCHER, F.; HUECK, K.; MORELLO, J. & PAFFEN, K.H.. Algumas observações sobre a ecologia da vegetação das caatingas. Anais da Academia Brasileira de Ciências 24: 287-301. 1952.

RAWITSCHER, F.K. Algumas noções sobre a vegetação do litoral brasileiro. Boletim da Associação dos Geógrafos Brasileiros 5: 13-28. 1944.

REINERT, F.& MEIRELLES, S.T. Water acquisition strategy shifts in the heterophylous saxicolous bromeliad, Vriesea geniculata (Wawra)Wawra. Selbyana 14:80-88. 1994.

RENVOIZE, S.A. Grasses from Bahia. 1984.

RICHARDS, P.W. Ecological notes on west african vegetation. I. The plant communities of the Idanre Hills, Nigeria. Journal of Ecology 45: 563-577. 1957.

RIZZINI, C.T. & MATTOS FILHO, A.de Contribuição ao conhecimento das floras do nordeste de Minas Gerais e da Bahia mediterrânea. Ministério do Meio Ambiente. 1992.

SAMPAIO, A.J. de Phytogeografia do Brasil. Companhia Editora Nacional. São Paulo. 1938.

SIEGEL, S. & CASTELLAN, N.J.Jr Nonparametric Statistics. McGraw-Hill, New York. 1988.

SILVA, A.G. DA; COSTA, M. DOS S.; BISSOLI, N.S.; HELIODORO, N.M. Contribuição ao conhecimento da vegetação dos afloramentos rochosos da faixa litorânea de Vitória - Espírito Santo. In: Lacerda, L.D. de; Araújo, D.S.D.; Cerqueira, R. & Turcq, B. (orgs.). Restingas, origem, estrutura, processos. CEUFF, Niterói. p. 263-267. 1984.

SMITH, B.N. & EPSTEIN, S. Two categories of 13C12C ratios for higher plants. Plant Physiology 47:380-384. 1971.

SMITH, L.B. Bromeliaceae subfamily Pitcairnioideae. In: Smith, L.B. Flora Neotropica, monograph no.14: 1-33. 1974.

STEWART, G.R.; TURNBULL, M.H.; SCHMIDT, S. & ERSKINE, P.D. 13C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability. Australian Journal of Plant Physiology 22:51-55. 1995.

SZAREK, S.R. & TING, I.P. The occurrence of crassulacean acid metabolism among plants. Photosynthetica 11: 330-342. 1977.

SZAREK, S.R. & TROUGHTON, J.H. Carbon isotope ratios in crassulacean acid metabolism plants. Plant Physiology 58: 367-370. 1976.

SZAREK, S.R. & TROUGHTON, J.H. 1976. Carbon isotope ratios in crassulacean acid metabolism plants. Plant Physiology. 58: 367-370.

TER BRAAK, C.J.F. 1991. CANOCO V.3.2. Agricultural Mathematics Group. Netherland.

TING, I.P. 1985. Crassulacean Acid Metabolism. Annual Review of Plant Physiology 36: 595-622.

TROUGHTON, J.H. & CARD, K.A. & BJORKMAN, O. 1974. Temperature effects on the carbon isotope ratio of C3, C4, and cam palnts. In: CARNEGIE INSTITUTION (ed.). Annual Report of the Director Department of Plant Biology. Stanford 1973-1974. p.780-783.

TROUGHTON, J.H.; CARD, K.A. & HENDY, C.H. 1974. Photosynthetic pathways and carbon isotope discrimination by plants. In: CARNEGIE INSTITUTION (ed.). Annual Report of the Director Department of Plant Biology. Stanford 1973-1974. p. 768-780.

TROUGHTON,J.H.; MOONEY, H.A.; BERRY, J.A. & VERITY, D. 1977. Variable carbon isotope ratios o Dudleya species growing in natural environments. Oecologia 30: 307-311.

UNO, G.E. AND COLLINS, S.L. 1987. Primary succession on granite outcrops in southwestern Oklahoma. Bulletin of the Torrey Botanical Club 114: 387-392.

VITOUSEK, P.M.; FIELD, C.B. & MATSON, P.A. Variation in foliar d13C in Hawaiian Metrosideros polymorpha: a case of internal resistance ? Oecologia 84: 362-370. 1990.

VITTA, F.A. Composição florística e ecologia de comunidades campestres na serra do cipo, Minas Gerais. São Paulo- SP. Dissertação (Mestrado)-IB - USP, 111P. 1995.

WALLER, D.M. Plant morphology and reproduction. In: Doust & Doust (eds.) Plant Reproductive Ecology. 1988.

WALTERS, T.W. & WYATT, R. The vascular flora of granite outcrops in the Central Mineral Region of Texas. Bulletin of the Torrey Botanical Club 109: 344-364. 1982.

WARE, S. & PINION, G. Substrate Adaptation in Rock Outcrop Plants: Eastern United States Talinum (Portulacaceae). Bulletin of the Torrey Botanical Club 117: 284-290. 1990.

WARE, S. Growth and dormancy in Talinum rhizomes. Ecology 53: 1195-1199. 1972.

WARE, S. Adaptation to Substrate-and lack of it- in Rock Outcrop Plants: Sedum and Arenaria. American Journal of Botany 77: 1095-1100. 1990.

WARE, S. Influence of interspecific competition, light and moisture levels on growth of rock outcrop Talinum (Portulacaceae). Bulletin of the Torrey Botanical Club 118: 1-5. 1991.

WEDIN, D. & TILMAN, D. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. Ecological Monographs 63: 199-229. 1993.

WIGGS, D.N. & PLATT, R.B. Ecology of Diamorpha cymosa. Ecology 43: 654-670. 1962.

WILLIAMS, C.B. Some applications of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems. Journal of Ecology 32:1-44. 1944.

WILLIAMS, C.B. The logarithmic series and its application to biological problems. Journal of Ecology 34:253-272. 1947.

WILLIAMS, K.; RICHARDS, J.H. & CALDWELL, M.M. Effect of competition on stable carbon isotope ratios of two tussock grass species. Oecologia 88: 148-151. 1991.

WILSON, S.D. & SHAY, J.M. Competition, fire and nutrients in a mixed-grass prairie. Ecology 71: 1959-1967. 1990.

WINTERRINGER, G.S. & VESTAL, A.G. Rock-ledge vegetation in southern Illinois. Ecological Monographs 26: 105-130. 1956.

WYATT, R. & FOWLER, N. The vascular flora and vegetation of the North Carolina granite outcrops. Bulletin of the Torrey Botanical Club 104:245-253. 1977.