

IBAMA - UFRRJ

PARQUE NACIONAL DO ITATIAIA



BOLETIM N.10 - 2002

Kátia Torres Ribeiro
Branca Maria Opazo Medina

**Estrutura, Dinâmica e Biogeografia das
Ilhas de Vegetação Sobre Rocha do Planalto do Itatiaia, RJ**

ISSN – 1677-6569

IBAMA - UFRRJ

**BOLETIM
DO PARQUE NACIONAL
DO ITATIAIA**

**N. 10
2002**

**Kátia Torres Ribeiro
Branca Maria Opazo Medina**

**Estrutura, Dinâmica e Biogeografia
das Ilhas de Vegetação sobre Rocha do Planalto do
Itatiaia, RJ.**

Ficha catalográfica

Boletim do Parque Nacional do Itatiaia. n.1, 1948 - Itatiaia,RJ:
Parque Nacional do Itatiaia:Universidade Federal Rural do Rio
de Janeiro, n.10, 2002-

Il. 23 cm

Anual

Interrompida em 1965 e 1999

ISSN = 1677-6569

1. Meio Ambiente - periódicos brasileiros.

2. Botânica - periódicos brasileiros. 3. Zoologia - periódicos brasileiros
I- Parque Nacional do Itatiaia - RJ II- Universidade Federal Rural do
Rio de Janeiro.

Solicita-se permuta

On demande l' échange

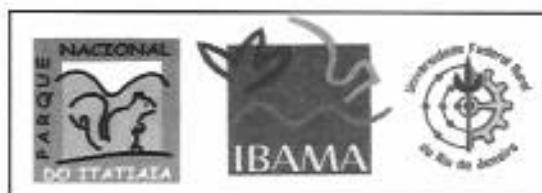
Pidese canje

We ask for exchange

Desideramus permutationem

Man bittet un austausch

PARQUE NACIONAL DO ITATIAIA UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO



PRESIDENTE DO IBAMA

Rômulo José Fernandes Barreto Mello

REITOR DA UFRRJ

José Antônio de Souza Veiga

DIRETOR DA DIREC

Júlio César Gonchorosky

Gerente Executivo do IBAMA/RJ

Carlos Henrique de Abreu Mendes

CHEFE DO PARNA/ITATIAIA/RJ

Leo Nascimento

EDITOR

Maria Helena Sleutjes- UFRRJ

CONSELHO EDITORIAL

João Augusto Piratelli - Doutor em Zoologia- UFRRJ

Kátia Torres Ribeiro - Doutora em Ecologia - UFRJ

Luíz Sérgio Sarahyba - Mestre em Ciências Biológicas e Doutorando em Botânica - IBAMA

BOLETIM DO PARQUE NACIONAL DO ITATIAIA - RJ

ISSN= 1677-6569

PERIODICIDADE: ANUAL

Esta publicação teve início em 1948 e foi interrompida em 1965 e 1999, reiniciando com este n.10 de 2002, em co-edição com a UFRRJ.

CONSULTORES ASSOCIADOS

1. Dra. Fátima Conceição M. Pina Rodrigues
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro

2. Dr. Gustavo Martinelli
Jardim Botânico do Rio de Janeiro

3. Dr. Ruy José Válka Alves
Museu Nacional - UFRJ

4. Dr. Rubens Pinto de Mello
Fundação Oswaldo Cruz

Diagramação e arte final:

Ivan de Oliveira

Impressão:

Imprinta Express

Tiragem:

300 exemplares

Distribuição dirigida pela Biblioteca do PARNÁ/ITATIAIA/RJ

Endereço para correspondência:

Centro de Visitantes Wanderbilt Duarte de Barros - Biblioteca Parque
Nacional do Itatiaia - RJ, Caixa Postal 83 657,
Itatiaia - RJ, CEP 27 580 000
fone: 24- 3352 1461, fax: 24- 3352 1652
e-mail: pnitatiaia@resenet.com.br

APRESENTAÇÃO

É uma feliz oportunidade apresentar este número 10 do Boletim do Parque Nacional do Itatiaia – RJ, que, como fênix, renasce graças à iniciativa da professora Maria Helena Sleutjes e ao excelente trabalho de seu Conselho Editorial.

O Parque Nacional do Itatiaia divulga através deste número o trabalho de pesquisa intitulado – *Estrutura, Dinâmica e Biogeografia das Ilhas de Vegetação sobre Rocha do Planalto do Itatiaia – RJ*, de autoria de Kátia Torres Ribeiro e Branca Maria Opazo Medina.

Este estudo se originou do trabalho de tese de doutorado de Kátia Torres Ribeiro na Universidade Federal do Rio de Janeiro, e se refere as plantas que crescem sobre rocha, onde foram investigados os padrões biogeográficos, a estrutura espacial em relação à topografia, relações de facilitação e variações sazonais e interanuais das comunidades do Planalto do Itatiaia.

Foram três anos de árduo trabalho de pesquisa nos campos de altitude do Parque onde Kátia Torres Ribeiro, com sua competência, garra e desprendimento mostrou como é possível vencer as adversidades climáticas, financeiras e logísticas que se impõem a trabalhos desta envergadura.

Para finalizar, não posso deixar de agradecer ao Magnífico Reitor da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Professor José Antônio de Souza Veiga, pela parceria que possibilitou a edição deste número.

Desejo que esta iniciativa se revista para o leitor-pesquisador do valor que nós, do Parque Nacional do Itatiaia, lhe conferimos.

Leo Nascimento
Chefe do PARNA-ITATIAIA-RJ

PALAVRAS DO REITOR

Este excelente fruto da parceria estabelecida entre a Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro e o Parque Nacional do Itatiaia, é o resgate de uma relação mais integrada da Universidade Pública com uma das mais importantes áreas de preservação ambiental do país.

É também a efetivação de um encontro que nos parece inevitável pois a missão dessas instituições se complementam de forma muito construtiva.

Enquanto a Universidade tem como missão maior transformar a sociedade através de um conhecimento sempre renovado, e neste momento da história humana deve também se voltar para desenvolver uma consciência que estude formas de salvaguardar os sistemas naturais da terra que afinal sustentam a vida humana; os Parques Nacionais e as áreas protegidas de um modo geral, empreendem uma forma efetiva de preservação ambiental, lutando constantemente contra formas de desenvolvimento que prejudiquem a renovação da natureza.

Na objetivação deste desafio esta aproximação é muito gratificante, especialmente quando vem demonstrar que é possível resgatar valores que contribuam efetivamente para preservar e ampliar um conhecimento tão importante.

Congratulo-me portanto, com o diretor do PARNA-ITATIAIA-RJ, Dr. Leo Nascimento, o Editor e o Conselho Editorial deste Boletim pela feliz experiência.

José Antônio de Souza Veiga
Reitor da UFRRJ

PALAVRAS DO EDITOR

Este Boletim foi criado em 1948 por iniciativa do Professor Wanderbilt Duarte de Barros, à época, administrador deste Parque Nacional, com o objetivo por ele descrito de "colocar ao alcance dos estudiosos o panorama integral de uma microregião geográfica, definida, típica e analisada em todos os seus componentes".

Hoje, este objetivo se revigora pelo excelente trabalho aqui realizado por seu atual diretor, Dr. Leo Nascimento, e se amplia em virtude da dimensão que ganha a área de meio ambiente e também pelo grande número de trabalhos de pesquisa aqui desenvolvidos.

Fazendo uma pequena retrospectiva, queremos destacar alguns aspectos importantes da publicação:

Lembramos que seu primeiro número, contendo 251 páginas nos apresentava com a descrição de 82 novas espécies de insetos. Seu autor, José Francisco Zikán, era naturalista do Parque Nacional do Itatiaia que se dedicou durante décadas à metódica exploração do mundo dos insetos, tornando-se, por isso, senhor de uma das mais importantes coleções regionais e notabilizando-se como o maior conhecedor da entomofauna da Mantiqueira, particularmente do Itatiaia.

No número 2 foi publicado um trabalho de Eduardo Cunha Mello contendo um estudo dendrológico de essências florestais do Parque Nacional do Itatiaia e os caracteres anômicos de seus lenhos.

Destacamos também o número 3 que versa sobre a flora deste nosso Parque Nacional de autoria de Alexandre Curt Brade, conhecido como o senhor dos campos de altitude, grande botânico alemão que se fixou no Brasil, tornando-se naturalista do Museu Nacional e do Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

Contribuições para a flora do Itatiaia é o título do trabalho publicado no Boletim número 4 de autoria de Per Karl Hjalmar Dusén, botânico sueco que o escreveu quando

de sua visita ao Brasil no início do século XX. Este trabalho foi originalmente publicado pela Real Academia da Suécia, somente tornando-se acessível ao público brasileiro através de sua publicação no Boletim do Parque.

Um trabalho de Oliverio Pinto foi publicado no Boletim de número 5 sobre as aves do Parque Nacional do Itatiaia. Oliverio Pinto foi, à sua época, a maior autoridade em ornitologia do Brasil.

Os Boletins de números 6 e 7 apresentam trabalhos de Rudolf Barth, também cientista alemão radicado no Brasil, grande entomologista, professor de zoologia, meteorologista e membro da Academia Brasileira de Ciências.

O Boletim de número 8, publica a 1ª. parte de um Catálogo dos Pteridófitos pteridophyta, de autoria de Castelans; Martins; Viana e Carauta, que merecia ter continuidade por sua importância para o estudo e as pesquisas realizadas no Herbário do Centro de Visitantes deste nosso Parque.

O número 9 contém um trabalho do ilustre professor Elio Gouvêa sobre os mamíferos do Parque Nacional do Itatiaia que está sendo revisto e ampliado pelo professor Fernando Dias Ávila Pires e Eliana Gouvêa, bióloga e continuadora da obra do pai.

Todos estes fatos rememorados funcionam como incentivo à manutenção da publicação para que se realize a divulgação dos inúmeros e importantes trabalhos de pesquisa aqui realizados, como é o caso do estudo publicado neste número 10, que só fazem ressaltar a importância desta área, considerada a de maior diversidade biológica do planeta.

Maria Helena Sleutjes
Editor

ESTRUTURA, DINÂMICA E BIOGEOGRAFIA DAS ILHAS DE VEGETAÇÃO SOBRE ROCHA DO PLANALTO DO ITATIAIA, RJ

KATIA TORRES RIBEIRO^{1,2} E
BRANCA MARIA OPAZO MEDINA^{1,3}

¹ Laboratório de Ecologia Vegetal, Departamento de Ecologia, IB/CCS, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Cx.P. 68020, CEP 21941-590, Rio de Janeiro, RJ.

² Endereço atual: Parque Nacional da Serra do Cipó, Rodovia MG-010, Km. 96, CEP 35847-000, Santana do Riacho, MG.

³ Endereço atual: Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, Laboratório de Ecologia Evolutiva de Herbívoros Tropicais, DBG/ICB, CxP. 486, CEP 30161-970, Belo Horizonte, MG.

RESUMO

Este estudo refere-se às plantas que crescem sobre rocha, no Planalto do Itatiaia (22°21'S, 44°40'W) e que se distribuem como ilhas de vegetação isoladas umas das outras, devido à combinação de fatores abióticos limitantes que dificultam o estabelecimento em superfícies rochosas convexas. Foram investigados os padrões biogeográficos, a estrutura espacial em relação à topografia, relações de facilitação e as variações sazonais e interanuais das comunidades. As rochas podem abrigar floras muito distintas do seu entorno por apresentarem diferentes filtros ambientais, e a mudança na composição florística pode ser abrupta. A flora rupícola do Itatiaia apresentou maiores semelhanças com vegetações sujeitas a temperaturas congelantes do que com floras rupícolas dentro da faixa tropical, evidenciando a importância do clima na sua composição. Foram encontradas 114 espécies de plantas vasculares em 134 ilhas de vegetação (soma das áreas: 0,034ha), que correspondem a ca. de 25% da flora total do Planalto. Os padrões de distribuição geográfica das plantas sobre rocha se assemelham aos descritos para os campos de altitude como um todo. A elevada heterogeneidade topográfica permite que plantas de requerimentos contrastantes ocorram lado a lado, como hidrófitas e xerófitas. A complexidade da topografia e a interação entre escalas impede que sejam feitas associações claras entre comunidades de plantas e tipos de superfície, mas há uma distinção forte na composição de ilhas encontradas em áreas plenamente expostas ao vento e aquelas em locais mais protegidos. Ilhas maiores tenderam a abrigar mais espécies (relação log-log: $z > 0,30$), e a taxa de acúmulo de espécies também foi muito alta, o que se explica possivelmente pela heterogeneidade topográfica. A composição em espécies das ilhas é influenciada tanto pela microtopografia, que afeta o microhabitat, como pela identidade das espécies pioneiras, muitas delas formadoras de tapetes sobre rocha, sobre os quais crescem muitas

outras espécies. Duas espécies de geófitas associadas a essas pioneiras apresentaram padrão similar de ocorrência nos vários tipos de microtopografia, mas segregaram-se em relação às espécies sobre as quais cresciam. O acompanhamento mensal da fenologia e da composição de espécies nas ilhas de vegetação durante dois anos mostrou uma forte variação sazonal nessas variáveis, já que há muitas espécies que perdem a parte aérea no inverno, mas a estrutura das comunidades nos três verões foi bastante similar. A taxa anual de substituição de espécies, de 3,5 espécies por ano (4,5%, média de 2 anos) e média por ilha 9,6% por ano, é comparável ou mesmo superior a de sistemas não rupícolas considerados mais dinâmicos, porém é menor do que em vegetações dominadas por plantas anuais. A baixa similaridade com outras floras rupícolas e a ausência de uma barreira abrupta entre a vegetação sobre rocha e a do resto dos campos de altitude mostram que as rochas podem representar um importante abrigo contra fatores de distúrbio tais como fogo e gado. Elas são permeáveis à entrada de uma ampla diversidade de espécies, pois são numerosos os tipos de microhabitat e as oportunidades de estabelecimento. Os campos de altitude e a vegetação rupícola neles inserida apresentam processos ecológicos e floras muito distintos dos que prevalecem na Mata Atlântica em geral. Embora estejam entre as áreas melhor preservadas do bioma, recebem ultimamente o impacto do aumento do ecoturismo e esportes de aventura, sem que se conheçam os resultados. Devem portanto receber especial atenção das políticas de conservação, mesmo estando incluídos nas leis ambientais bastante restritivas dirigidas ao domínio da Mata Atlântica.

ABSTRACT

The object of this study are plants distributed in island-like patches, growing on rocks in the Itatiaia Plateau (22°21'S, 44°40'W), at 2400m.a.s.l. We investigated floristic relations, spatial distribution in relation to topographic heterogeneity, mechanisms of interspecific facilitation and dynamics after a two-year survey. Rock outcrops may support floras quite distinct from those in neighbouring habitats, due to different settings of environmental filters. In some cases frontiers are abrupt. The rupicolous flora of Itatiaia showed higher resemblance to those subject to below 0°C temperatures than to other rupicolous floras. Thus, climate is important in shaping species composition. 114 vascular species were sampled in 134 small vegetation island (summed area = 0.034ha), corresponding to c. 25% of the whole flora of the Plateau. Geographic distribution patterns of these plants mimic the patterns described for the whole flora. Plants of contrasting biological requirements, like xerophytes and hydrophytes were frequently found side by side due to landscape heterogeneity at a small scale. Groups of species and types of microtopography, like fissures and rock pools, were not associated, possibly because landscape heterogeneity creates a large variation in drainage, temperature and frost regimes. Nevertheless, there was a clear distinction in species composition between islands in a windy, flat outcrop and those on boulders at a talus slope. Large islands supported more species than smaller ones (log-log space: $z > 0.30$). The cumulative relation between species and area was also strong (again, $z > 0.30$), which possibly also reflects microhabitat heterogeneity. Species composition on these islands is affected by both topographic variation and identity of the pioneer species. Several pioneers are able to form mats where other plants might grow. Two very abundant geophytes showed very similar distribution patterns along types of microtopography but were segregated from each other in relation to the pioneers where upon they grew. Variation in species richness and number of flowering species was largely seasonal, and related to die-back of aerial parts of geophytes and hemicytrophytes.

Community species richness and diversity were very similar between summers, but species composition changed progressively in a two years period. The islands showed absolute turnover rates of 3.5 spp./ yr, in a two year average, and relative rates (per-island based calculation) of 9.6% spp./ island/ yr. These values were similar to those obtained with vertebrates in real archipelagos. These rock outcrops seem to represent an important refuge for grassland species from the whole 'campos de altitude' vegetation, in face of disturbances like fire. They are permeable to a large diversity of species due to the availability of numerous microhabitats and to many opportunities for establishment. The 'campos de altitude' and its rupicolous vegetation are not simply an extension of the Atlantic rainforest and deserve a special conservation and scientific concern, mainly when trying to identify and minimize the most threatening impacts affecting them.

INTRODUÇÃO

O Planalto do Itatiaia fica na porção mediana da Serra da Mantiqueira, na fronteira entre os estados do Rio de Janeiro e Minas Gerais e quase no limite com São Paulo. Essa região recebeu a visita de diversos naturalistas estrangeiros e brasileiros nos séculos XIX e XX, como Auguste de Saint-Hillaire (1822), Frederick Sellow (1830), Auguste F.M. Glaziou (1872), Ritter von Fernsee (1879), Per Dusén (1902-1903), Firmino Tamandaré de Toledo Jr. (1913), P. Porto (1914 -1938) e Alberto J. de Sampaio (1927) conforme citado por BRADE (1956). Alexander Curt Brade, pesquisador do Jardim Botânico do Rio de Janeiro que visitou continuamente o Planalto por mais de 30 anos, foi quem desenvolveu pesquisas e coletas as mais sistemáticas na região, coletou grande parte das espécies vegetais e descreveu os principais padrões biogeográficos.

A intensidade das pesquisas e o interesse pela região se explicam

por sua localização em área de intenso desenvolvimento econômico no século XIX, com as lavouras de café e, posteriormente, com o trânsito entre as capitais do Rio de Janeiro e São Paulo e estabelecimento de indústrias e turismo. Deve-se também à relativa facilidade de acesso em comparação a outras montanhas, ao fascínio exercido pela paisagem da região, como também pelo fato de apresentar um abrupto gradiente altitudinal de mais de 2000 metros de altura, desde o Rio Paraíba a 500m até o Pico das Agulhas Negras, a 2789 m.

Quase todos os trabalhos sobre o Itatiaia - e este não é uma exceção - começam por enfatizar as semelhanças entre essa flora que culmeia a floresta tropical e a dos Andes, principalmente bolivianos (Figura 1). Para os naturalistas que vinham de zonas temperadas investigar as surpreendentes plantas tropicais, eram essas plantas pertencentes a gêneros afins às zonas temperadas ou aos Andes que surpreendiam, e que constituíam o exótico, o diferente, por não serem esperadas.

São muitas as notas sobre tais semelhanças e muitas as coletas botânicas. Mas como enfatiza SAFFORD (1999a), são raros os estudos que avançam além da taxonomia e de notas sobre a biogeografia de alguns táxons.

Neste trabalho investigou-se especificamente a composição, a estrutura e a dinâmica da vegetação que cresce sobre rochas do Planalto do Itatiaia. A vegetação rupícola é um componente raramente estudado, principalmente com esta abordagem ecológica, em que se analisou a composição florística, os padrões de distribuição geográfica, a estruturação espacial e preferência de habitat das espécies, relações de facilitação e associação bem como as variações temporais da vegetação, tanto cíclicas como direcionais, e as respostas ao fogo.

O conjunto de informações obtido permite discutir algumas das razões para a elevada diversidade de espécies rupícolas encontradas neste estudo, que representam um quarto da diversidade total do Planalto. Fica evidente a potencial importância desse componente pouco vistoso dos campos de altitude para a persistência da vegetação, frente a fatores de distúrbio como o fogo, tão frequente na região.

Os campos de altitude

A Mata Atlântica é conhecida pela diversidade de espécies que abriga, pelo elevado grau de endemismo e pela destruição sofrida desde a colonização européia do Brasil (DEAN, 1997), que a colocam como um dos principais *hotspots* de conservação (MYERS *et al.*, 2000). Menos conhecido é o fato de ser a Mata Atlântica um bioma complexo em termos estruturais e biogeográficos (RIZZINI, 1979, JOLY *et al.*, 1999), composto por habitats tais como a vegetação de restinga, manguezais, matas de baixada, matas alagadas, matas de encosta, matas de neblina, matas decíduas, vegetações sobre rocha e, também, os campos de altitude, uma vegetação de fisionomia aberta que se desenvolve acima de 1500-2000m, nas cadeias montanhosas do sudeste e do sul do país. Todos estes habitats podem ser encontrados em menos de 70 km, se tomarmos uma linha reta para o interior a partir do mar.

Os campos de altitude se distinguem florística e fisionomicamente da mata dominante por razões em grande parte relacionadas ao clima, e só secundariamente às condições edáficas, em contraste com os outros ambientes citados acima (RIZZINI, 1979). No inverno, temperaturas abaixo de 0°C são comuns nos campos de altitude, e temperaturas tão baixas representam uma forte barreira biológica para grande parte dos táxons da mata dominante, cuja composição é de origem predominantemente tropical (GENTRY, 1982). A ocorrência de temperaturas entre 6° e 10°C é suficiente para inviabilizar o estabelecimento e/ou a persistência da maioria das plantas tropicais (*chilling injury*), e o quadro é mais drástico quando ocorrem temperaturas abaixo de 0°C (*freezing injury*), que inviabilizam os processos celulares por vias diversas (CRAWFORD, 1989).

Os campos de altitude já apresentaram provavelmente maiores extensões no passado, durante os períodos de glaciação, tendo o último destes períodos atingido seu auge há cerca de 18 milhões de anos atrás, quando as temperaturas médias podem ter se reduzido em até 5°C na região (BEHLING, 1998).

No Itatiaia, os campos surgem a partir dos 2000 m, acima da

mata de neblina, com suas árvores pequenas e tortuosas, cobertas de líquens. Muitos outros campos de altitude são encontrados nos cumes da Serra da Mantiqueira e da Serra do Mar (Figura 2), com área total estimada em 350 km² (SAFFORD, 1999a). A região acima de 2000 m no Itatiaia tem cerca de 50 km² de extensão e já foram encontradas aproximadamente 415 espécies, sendo 21% endêmicas aos campos de altitude em geral e 11% restritas ao Itatiaia (MARTINELLI *et al.*, 1989). SAFFORD (1999b) cita 550 espécies sem dar a proporção de endemismos. Estes autores não listam as espécies em seus trabalhos.

As montanhas são ambientes espacialmente muito heterogêneos e, no Itatiaia as encostas bem drenadas, cobertas por gramíneas, se intercalam com encostas úmidas dominadas por bambus-bengala (*Chusquea* spp.), brejos, turfeiras, pequenos capões de mata encontrados nos locais mais protegidos do vento, e os afloramentos rochosos, que cortam a paisagem em todas as direções (SEGADAS-VIANNA e DAU, 1965).

A vegetação sobre rocha

A vegetação dos afloramentos rochosos tem sido valorizada do ponto de vista científico nos últimos 20 anos, por ser um dos poucos habitats terrestres ainda bem preservados em todo o mundo, já que a inacessibilidade e o isolamento protegem as plantas do fogo, do gado e de diversas outras perturbações e atividades econômicas (FULLS *et al.*, 1993; DEBROT & FREITAS, 1993; POREMBSKI *et al.*, 1998). É evidente a sua importância como rota migratória e zona adaptativa para táxons especializados, como a família Velloziaceae (SMITH & AYENSU, 1976) e algumas linhagens de Cyperaceae, Cactaceae, Bromeliaceae, Orchidaceae, dentre outras (POREMBSKI & BARTHLOTT, 2000; BENZING, 2000), e como ambiente de extrema heterogeneidade que favorece a diversificação ecológica (LARSON *et al.*, 2000).

O ambiente rupícola exige adaptações específicas da flora, pelo menos das espécies que colonizam primeiramente a rocha, de modo que podem abrigar floras muito distintas da vegetação em seu entorno. Configuram uma barreira clara para muitas espécies, dada

a baixa retenção de água e nutrientes, as poucas alternativas para fixação de raízes, as dificuldades de fixação de sementes e propágulos, e muitas vezes há exacerbação de exposição aos ventos, à luminosidade e ao calor, em comparação com áreas vizinhas (LARSON *et al.*, 2000). Por estas razões, as plantas rupícolas costumam ter crescimento lento, e há diferenciação em relação às comunidades vizinhas mesmo que a disponibilidade de sementes seja semelhante (BOOTH & LARSON, 1999).

A descrição da estrutura das comunidades em superfícies rochosas é um desafio dada a complexidade da paisagem (ESCUDERO, 1996). Diferentes topografias, adjacentes umas às outras, podem canalizar a formação de distintas associações de espécies e é difícil estabelecer amostras replicáveis. Sua descrição foi postergada e discutida por grandes nomes da fitossociologia, tais como GREIG-SMITH & BRAUN-BLANQUET (ESCUDERO, 1996; LARSON *et al.* 2000). A dificuldade se deve em geral à inexistência de áreas que possam ser consideradas homogêneas e/ou representativas de uma extensão maior. A alteração na composição de espécies em função da heterogeneidade microclimática ocorre em espaços muito pequenos, aquém da resolução dos métodos fitossociológicos mais usuais que acabam fazendo um apanhado geral da vegetação rupícola (ESCUDERO, 1996).

Os diversos componentes do relevo, que alteram o microclima, se repetem e interagem em diferentes escalas gerando intensa compressão de ampla variedade de tipos de habitat (LARSON *et al.*, 2000). Associada a isto, há também repetição de comunidades, alternadas em mosaicos que abrangem por vezes muitas montanhas, ou regiões biogeográficas amplas (ALVES & KOLBEK, 1993; HAIG *et al.*, 2000).

Há relatos de bastante consistência nas associações entre microtopografia e formas de vida (BARTHLOTT & POREMBSKI, 1998) que se mantêm em áreas tão distantes como Zimbábwe e América do Sul. Mas varia fortemente a diversidade de espécies encontradas, as famílias que apresentam cada forma de vida (e desempenham cada função no sistema) e a relação com a flora

adjacente (POREMBSKI *et al.*, 1998).

Dentre as plantas especializadas no hábito rupícola, há muitas que crescem prostradas na rocha, formando tapetes contínuos em sua superfície (*mat forming species*). Estas plantas levam ao acúmulo de partículas, gerando um proto-solo, e fornecem um substrato adequado ao estabelecimento de muitas outras espécies que seriam incapazes de se estabelecer na rocha nua (POREMBSKI *et al.*, 1998).

Nestas condições a facilitação exercida por tais plantas claramente excede os efeitos da competição, dada a impossibilidade de estabelecimento na ausência das plantas formadoras de tapetes. As pioneiras respondem à topografia e ao microclima, e sua distribuição é relacionada também aos acasos no processo de estabelecimento, dadas as baixas chances de fixação na superfície rochosa. Já o estabelecimento das espécies subsequentes é relacionado às variáveis anteriores e também às características das plantas pioneiras, como morfologia e fisiologia.

Por terem crescimento em geral muito lento, em resposta à combinação de diversos fatores de estresse, há nas rochas plantas muito longevas (ALVES, 1994; KELLY & LARSON, 1997) e costuma ser baixa a substituição de espécies (LARSON *et al.*, 2000). Assim, as rochas podem abrigar relictos de vegetações que naquele local ocorriam em maiores extensões no passado, mas que mudaram de localização com as mudanças climáticas (DAVIS, 1951).

No Itatiaia, devido à estação seca e fria, espera-se marcada variação sazonal nos parâmetros que descrevem as comunidades. Processos sucessionais que levem à alteração na estrutura e fisionomia das comunidades podem ser especialmente difíceis de serem detectados neste sistema, mas GLEASON (1927), fiel à sua visão individualística do papel das espécies nas comunidades, defendeu que “o fenômeno da sucessão da vegetação envolve todos os tipos de mudança no tempo, sejam elas meras flutuações ou que produzam mudanças fundamentais na associação”. ROSENZWEIG (1995) observou como pouca atenção é dada às variações sazonais na composição das comunidades, mas tais processos podem ser fundamentais para compreender as variações a longo prazo nas

comunidades (VAN DER VALK, 1994) e devem ser abordados no estudo da vegetação rupícola.

O fogo é um fator de distúrbio freqüente nos campos de altitude, e no Itatiaia o intervalo entre incêndios foi menor que 15 anos, no último século (PNI, 1988). No entanto, a vegetação sobre rocha dificilmente é atingida pelas labaredas, embora possa receber nutrientes liberados com a queima e diferente aporte de sementes em função das mudanças que a comunidade no seu entorno sofre com a queima.

As ilhas de vegetação

No Planalto do Itatiaia, as manchas de vegetação encontram-se quase sempre muito isoladas umas das outras, uma situação bastante diferente da encontrada em muitos outros ambientes rupícolas e, portanto, foram aqui chamadas de ilhas. As fissuras são escassas, dada a elevada taxa de dissolução da rocha (LEINZ E AMARAL, 1989) e o tipo de fragmentação (CHIESI, 2001), dando lugar a canaletas e buracos na forma de panelas (*'rock pools'*; Figura 3a,c; ver abaixo descrição do tipo de rocha predominante). Paralelamente, o estabelecimento de plantas fora dessas reentrâncias é raro, provavelmente em função dos efeitos combinados de dessecação, temperaturas abaixo de 0°C e ventos fortes (VAN GARDINGEN & GRACE, 1991; LARSON *et al.*, 2000), junto à dificuldade de fixação nas superfícies lisas. Tal sistema permite avaliar a relação entre a área das manchas e a estrutura e composição da vegetação, além da relação desta última com a topografia.

Quando a vegetação se distribui em ilhas, têm-se então unidades naturais, com as seguintes vantagens: 1) estão presentes na unidade amostral todas as espécies que interagem diretamente; 2) as unidades são independentes umas das outras, inclusive em termos históricos, quando de sua formação; 3) é improvável ou raro que uma espécie presente na ilha tenha germinado e se estabelecido fora dela, de modo que o nicho de estabelecimento e o de crescimento e reprodução necessariamente coincidem no espaço (GRUBB, 1986), tornando mais fácil a interpretação da composição de espécies e

sua relação com a topografia.

Ilhas reais ou as chamadas “ilhas de habitat” são objeto freqüente de estudos ecológicos por representarem excelentes sistemas naturais para investigar os mecanismos e processos geradores de diversidade local e regional, questão que permeia este estudo.

Estrutura do trabalho

Considerando as especificidades da vegetação rupícola, colocam-se como questões relevantes no seu estudo: a relação com a vegetação dominante em que se insere, a distribuição espacial e associação das plantas com a topografia, a associação entre espécies e a importância das espécies pioneiras e a dinâmica das comunidades, considerando sua reação frente a distúrbios. Como as plantas se distribuem em ilhas de vegetação, as interpretações ecológicas devem considerar a extensa literatura sobre relações espécie-área.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado no Planalto do Itatiaia, na região do Maciço das Prateleiras (22°21'S, 44°40'W), a cerca de 2400m de altitude. O ponto culminante encontra-se a 2.789 m, no cume das Agulhas Negras¹. O clima tem sazonalidade marcada, em contraste com a chamada vegetação alpina tropical (RUNDEL *et al.*, 1994), ou *páramos*. Este termo denominava originalmente a vegetação andina equatorial e agora usado de forma mais genérica por alguns pesquisadores para denominar outros ambientes de montanha dentro dos trópicos (LÜTTGE, 1997) e mesmo os campos de altitude do

¹ Até recentemente o Pico das Agulhas Negras era considerado o ponto culminante do estado do Rio de Janeiro, com 2787 m, e 4° do *ranking* no Brasil, mas medições feitas por Lorenzo G. Bagini indicam que a Pedra da Mina, na Serra Fina, imediatamente ao sul do Itatiaia, é mais alto, com 2797 metros de altitude, e as Agulhas Negras ganharam mais dois metros em nova estimativa feita pelo mesmo pesquisador.

sudeste do Brasil (SAFFORD, 1999a). O inverno é frio e seco, com temperaturas noturnas que chegam a -10°C , e média anual de $14,4^{\circ}\text{C}$. Há em média 56 noites com geada por ano, mas as nevascas são raras, e ocorreram seguidamente nos anos de 1976, 1985, 1988 (PNI, 2001). A precipitação média anual é de 2400mm, concentrados nos meses de verão (SEGADAS-VIANNA & DAU, 1965). Os meses mais secos e mais frios – maio a agosto - são também aqueles com maior insolação, menor precipitação e maiores taxas de evaporação (Figura 4).

As cadeias montanhosas da Mantiqueira e do Mar são formadas por granito ou gneisse em quase toda sua extensão, mas no maciço Itatiaia predomina o tipo nefelina-sienito, rocha ultra-básica de origem plutônica. A elevação do Itatiaia ocorreu no Terciário, aproximadamente contemporânea à dos Andes e do resto da Mantiqueira, embora por processos diferentes (LEINZ & AMARAL, 1989).

O tipo rochoso nefelina-sienito é raro no Brasil e, além do Itatiaia, local em que apresenta maior extensão, é encontrado em outros poucos pontos, como Poços de Caldas (MG) e a Ilha de São Sebastião, no litoral de São Paulo (LEINZ & AMARAL, 1989). Os cristais são pequenos e a dissolução é elevada, de modo que são frequentes profundas canaletas em forma de U e buracos na pedra, aqui chamados de painéis em função de seu fundo quase sempre plano, onde se acumula água. As numerosas canaletas paralelas formadas nas rochas deram origem à toponímia Agulhas Negras. Já as fissuras, estreitas e com bordas afiadas, são extremamente raras.

Amostragem

Dois tipos de ambientes rochosos foram considerados, aqui chamados de mesohabitats – extensos lajeados de pedra, relativamente horizontais e bastante expostos aos fortes ventos do planalto, e blocos de pedra de 3-4 metros de altura ao sopé da falésia das Prateleiras, intercalados por árvores, sendo estes mais protegidos dos ventos e com menos oportunidade de acúmulo de

água (Figura 3).

As unidades amostrais foram sempre ilhas de vegetação, definidas como manchas de vegetação bem isoladas por rocha, com pelo menos uma espécie de planta vascular - foram excluídas as que continham apenas musgos, mesmo que amplas. A área das ilhas variou entre 0,01 e 18m².

A forma de amostragem mudou conforme a região trabalhada e diferentes conjuntos de ilhas foram utilizados em cada etapa do estudo. Para levantamento da composição florística foram consideradas 197 ilhas, sendo elas: 1) todas as 63 ilhas presentes na Face sul das Prateleiras, tanto em um lajeado como em um conjunto de blocos, compondo 142,2 m²; 2) 102 ilhas presentes no lajeado onde ficam as pedras da Maçã e da Tartaruga, escolhidas pelo método de ponto-quadrante, com pontos aleatorizados⁵, somando 159,02 m² e 3) 32 ilhas encontradas sobre quatro blocos de pedra na face norte da falésia das Prateleiras (35,41 m²). Os dois últimos conjuntos de ilhas, compondo 134 ilhas e 194,7m², foram monitorados mensalmente por dois anos para estudo de dinâmica de comunidades, incluindo as espécies que surgiram no período no levantamento florístico. Estas mesmas ilhas, com exceção daquelas da Face sul, foram incluídas na descrição da estrutura da vegetação e, como foi dito, no de dinâmica.

O estudo de mecanismos de facilitação abordou a preferência de habitat das espécies pioneiras e sua associação com duas geófitas - *Alstroemeria foliosa* (Alstroemeriaceae) e *Stevia camporum* (Asteraceae). Neste caso, foram utilizadas as mesmas ilhas do estudo de estrutura e mais 121 ilhas encontradas em um outro lajeado ao leste das Prateleiras ainda mais exposto aos ventos, sendo incluídas aquelas que apresentassem estas duas espécies. A Figura 5 esquematiza a amostragem.

Uma coleção de referência das espécies estudadas foi depositada no Herbário do Departamento de Botânica da UFRJ (RFA) e duplicatas encontram-se nas instituições dos especialistas.

⁵ O método de ponto-quadrante é usualmente utilizado para amostragem de indivíduos (GREIG-SMITH, 1983), mas foi adaptado para amostragem aleatória de ilhas.

As análises estatísticas realizadas em cada etapa do estudo e alguns métodos serão identificados ao longo das sessões específicas.

Categorização das topografias

Em cada ilha mediu-se: a área (contorno transferido em escala para o papel, fazendo equivalência em peso); profundidade do solo até a rocha no centro da ilha; altura do contraforte de pedra (parede de pedra acima do nível do solo em canaletas e painéis); declividade predominante e umidade do solo (peso úmido-peso seco/peso seco, amostras coletadas dois dias após uma chuva).

Para avaliar a existência de associações entre aspectos da topografia e a distribuição das espécies, fez-se ainda uma categorização da superfície rochosa. SEINE *et al.* (1998) estabeleceram uma classificação de tipos de topografia e descrição das formas de vida associada a elas que se mostrou bastante consistente tanto em afloramentos rochosos na África (POREMBSKI *et al.*, 1994; BARTHLOTT & POREMBSKI, 1998) como no Brasil (POREMBSKI *et al.*, 1998). São reconhecidas basicamente as seguintes estruturas: fissuras, canaletas, painéis, canais de drenagem, superfícies lisas em que se desenvolvem as espécies formadoras de tapetes (*mat-species*), e pontos de escoamento de água.

Alguns desses tipos de topografia são quase inexistentes ou difíceis de discernir no Itatiaia, e foi feita uma adequação da classificação. Foram reconhecidos os seguintes tipos: painéis (P), canaletas (C), fissuras (Fi), superfícies lisas (L) (Figura 3c-f), sendo que qualquer uma dessas topografias pode estar plenamente exposta ao sol (E) ou protegida (NE). Aqui, as espécies formadoras de tapetes não estão restritas às superfícies lisas. A categoria canaleta incluiu também a vegetação crescendo nas fendas formadas pelo contato entre a matriz rochosa e pequenas pedras (0,5m de altura).

COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA

Nos dois anos de acompanhamento mensal das ilhas de vegetação foram encontradas 114 espécies de plantas vasculares, sendo nove pteridófitas, em uma área amostral descontínua de apenas 0,034 ha (Tabela 1). Este valor corresponde a aproximadamente 25% do total de espécies relatado para todo o Planalto (S = 415), de acordo com MARTINELLI *et al.* (1989). Praticamente todas as espécies encontradas já tinham sido registradas no Planalto, principalmente por BRADE (1956), com exceção de *Solanum aff. macrocarpus*. Esta é uma espécie nova ou uma nova disjunção Andes-Itatiaia, ainda a ser confirmada (FREIRE, 2000). A falta de espécies ou registros novos na amostragem sugerem que a riqueza relatada para o Planalto está próxima da realidade, embora o presente levantamento tenha sido feito em uma das áreas mais visitadas e coletadas da região.

OETTLI (1904, em LARSON *et al.* 2000) já havia observado que sobre rocha há a compressão espacial de habitats muito distintos, de modo que plantas de brejo podem ser vizinhas de plantas tolerantes à dessecação, que se alternam em pequenas distâncias. No Itatiaia esse quadro é evidente. Ilhas de vegetação cobertas por *Pleurostima gounelleana* ou *Fernseea itatiaiae*, espécies com características xerófilas, são muitas vezes vizinhas de *Juncus* e *Xyris*, de ambientes alagadiços, ou de árvores associadas a ambientes méxicos. Essa heterogeneidade espacial explica em parte a diversidade de espécies encontrada bem como a elevada proporção das espécies do planalto que conseguem se estabelecer sobre rocha, pois são de certo modo reproduzidas em menor escala a variações do planalto como um todo – áreas alagadas, secas e méxicas.

As famílias de plantas vasculares dominantes são Poaceae e Asteraceae (14,9% e 10,5% das espécies, respectivamente), seguidas de Melastomataceae, Cyperaceae, Orchidaceae e Rubiaceae (Tabela 1). Este padrão coincide aproximadamente com o perfil de dominância das famílias nos campos em geral. Chama a atenção a ausência de leguminosas sobre rocha. Essa família é uma das dominantes nas matas de encosta (LIMA & GUEDES-BRUNI,

1994; LIMA, 2000), mas sofre grande redução em riqueza nos campos de altitude, com apenas 9 espécies, sendo 5 de *Lupinus*, um gênero de regiões temperadas (BRADE, 1956).

Quanto aos musgos, três espécies são especialmente abundantes e têm claro papel ecológico na constituição e expansão das ilhas de vegetação: *Polytrichum commune*, *Campylopus pilifer* e *Hedwigium integrifolium*. Outras dezenas de espécies ocorrem sobre rocha mas em densidades muito baixas, e já foram descritas mais de 100 espécies para o Planalto como um todo (COSTA, 2000).

Formas de vida

A distribuição das formas de vida na vegetação rupícola do Itatiaia está dentro do esperado para as temperaturas amenas e sazonalidade que caracterizam a região (BEGON *et al.*, 1996). Há predominância de hemicriptófitas, que se dividem entre plantas com forma graminóide (32 espécies) e plantas com folhas dispostas em roseta (10 espécies), pertencentes a famílias diversas (Figura 6). Há também muitas fanerófitas, quase todas de pequeno porte, muitas com tamanho visivelmente determinado pela exposição ao vento. Em áreas mais protegidas por pedras, os arbustos e árvores alcançam até 3-4 metros de altura.

As geófitas são um componente importante da vegetação, como já enfatizado por BRADE (1956). Foram encontradas 18 espécies (16% do total), proporção próxima à encontrada na vegetação rupícola de Atibaia, no estado de São Paulo, a 1600m de altitude (11%; MEIRELLES, 1996). Em um afloramento rochoso nos *páramos*, na Venezuela, entretanto, foram encontradas 5 espécies de geófitas, 4% do total de espécies (BERG, 1998; Figura 6). A abundância dessa forma de vida nos afloramentos de Atibaia e Itatiaia, em oposição a sua escassez nos *páramos* (o que ocorre também nos demais sub-tipos de vegetação estudados por BERG, 1998), pode ser reflexo da sazonalidade marcada dos dois primeiros ambientes, tanto em temperatura quanto em umidade. Já os *páramos* são caracterizados por temperaturas médias mensais quase constantes ao longo dos anos, e temperaturas abaixo de 0°C quase

todas as noites, de modo que o investimento em reservas subterrâneas pode ser menos favorecido do que estratégias que permitam manutenção das partes aéreas durante todo o ano, como é o caso das rosetas caulescentes (MONASTERIO, 1986; BERG, 1998).

Por outro lado, o Itatiaia difere bastante de Atibaia no percentual de terófitas (1,8% e 15,0%, respectivamente; Figura 6). Tal diferença pode estar relacionada a uma grande dificuldade das plantas para completar seu ciclo de vida durante uma estação quando há conjugação de baixas temperaturas e escassez de solos e nutrientes (LARSON *et al.* 2000). Temperaturas baixas por si só não explicam a escassez de terófitas, por serem muito frequentes em regiões temperadas (BEGON *et al.*, 1996).

Distribuição geográfica

A distribuição geográfica das espécies foi determinada a partir de monografias e teses, sempre que possível, ou a partir de dados de herbário (R, RB, RFA, K^o). As espécies foram em sua maioria determinadas por especialistas e demais determinações foram feitas com base em publicações sobre a flora do Itatiaia (principalmente BRADE, 1956) e comparações em herbário.

Foram reconhecidos os seguintes padrões de distribuição geográfica: E = espécie endêmica ao Itatiaia; SE = ocorrência no sudeste do Brasil; SE+S = sudeste e sul; SE+NE = sudeste e ao nordeste; CO = acrescido quando a espécie ocorre também no centro-oeste, B = Brasil; A = América do Sul ou Américas; ConeS = se fora do Brasil está restrita aos países do Cone Sul (Argentina, Uruguai e/ou Paraguai); e C = cosmopolita. H = restrito a serras, qualquer que seja a distribuição, incluindo também plantas que apenas em latitudes mais altas ocorrem em locais mais baixos (RS, Argentina, Uruguai). Também foram reconhecidos os casos de disjunção entre Andes e sudeste do Brasil, tanto de gêneros quanto

¹ Sigla dos herbários: R: Museu Nacional do Rio de Janeiro; RB: Jardim Botânico do Rio de Janeiro; RFA: Departamento de Botânica da Universidade Federal do Rio de Janeiro; K: Kew Gardens (Grã-Bretanha).

de espécies.

A distribuição geográfica das espécies expõe o isolamento dessa vegetação em relação à mata tropical. Uma elevada proporção das espécies tem ocorrência restrita ao sudeste ou se estende ao sul do país ($n = 60$; 69,8%). Destas, 13 são estritamente endêmicas, encontradas apenas no Maciço do Itatiaia e nos cumes de algumas serras adjacentes, tais como Serra Negra, Serra Fina [=S. do Picú] e Pico do Itaguaré (BRADE, 1956). Outras 24 ocorrem apenas no sudeste, quase todas restritas às montanhas (Serra da Mantiqueira e Cadeia do Espinhaço) e outras 23 ocorrem também no sul do país, ocupando em geral altitudes decrescentes nessa direção (Tabelas 1 e 2).

Duas espécies ocorrem no sudeste e no nordeste, sendo que no nordeste *Eryngium eurycephalum* é confinada à Chapada Diamantina, e *Dioscorea perdicum* ocorre em diversos habitats. Quatro espécies são cosmopolitas – *Gamochaeta pensylvanica*, *Peperomia galioides*, de hábito epifítico ou rupícola, *Rumex acetosella*, associada a climas temperados ou serras tropicais (BRANDBYGE, 1989), e *Utricularia subulata*, restrita a brejos. Outras 13 espécies têm ampla ocorrência no Brasil ou nas Américas, mas metade delas é também relacionada a lugares altos e/ou de clima temperado.

No caso das gramíneas, quase todas pertencem ao grupo das mesotérmicas, de acordo com a classificação de BURKART (1975), que ocorrem em climas temperados amenos (temperatura média anual entre 10 e 20°C). Diferem das megatérmicas (médias acima de 20°C) e das microtérmicas (abaixo de 10°C). Os gêneros *Chusquea* (Bambuseae), *Cortaderia* (Arundinae), *Agrostis* (Agrosteae) e *Danthonia* (Danthoniaceae) pertencem às mesotérmicas. Nos Andes, esse grupo se estende entre 1500 e 3500m de altitude, e ocorre no Brasil entre 28° e 40° de latitude sul (BURKART, 1975), em altitudes decrescentes nessa direção.

A vegetação rupícola tem com os campos em geral uma proporção equiparável de espécies endêmicas mas, destas, cinco são praticamente restritas ao ambiente rochoso (*Fernseea itatiaiae*, *Pleurostima gounelleana*, *Begonia lanstiaikii*, *Chusquea*

microphylla e *Doryopteris feei*).

Não foram encontradas espécies de distribuição generalizada pelas matas, ao contrário das restingas (ARAÚJO, 2000) e das matas de neblina (LIMA *et al.*, 1997). Embora pobre em espécies, o elemento de origem tropical é essencial para a estrutura da vegetação sobre rocha. Há três espécies vasculares pioneiras que são capazes de formar tapetes sobre rocha - *Pleurostima gounelleana*, *Vriesea itatiaiae* e *Fernseea itatiaiae*, dominantes na paisagem, sendo portanto cruciais para a estruturação da vegetação rupícola, e que pertencem a famílias de origem tropical, com baixa riqueza de espécies nos locais frios (Velloziaceae - SMITH, 1962; Bromeliaceae - SMITH & DOWNS, 1977, 1979). As três espécies são endêmicas aos campos de altitude, sendo *Fernseea* um gênero restrito ao Itatiaia (e picos adjacentes) e à Bocaina, serras que se faceiam.

A vegetação rupícola do Itatiaia, afora os endemismos, tem relação mais forte com outras vegetações de ambientes sujeitos a temperaturas abaixo de 0°C do que com outras vegetações sobre rocha no seu entorno, sejam elas sobre quartzito, granito ou gneisse, sem geadas. Tanto o endemismo dos táxons de origem tropical, como a presença de espécies típicas de ambientes temperados, como o perfil de dominância de famílias o indicam (RIBEIRO, 2002).

ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO

Em relação à estrutura da vegetação rupícola, foram considerados os efeitos da variação topográfica sobre a composição das ilhas em duas escalas que se sobrepõem – entre mesohabitats e entre microtopografias. Buscou-se descrever padrões de preferência de habitat e diversidade das espécies sobre rocha e discuti-los à luz de suas características bionômicas. Por fim, foram traçadas hipóteses sobre a estruturação espacial da vegetação e sobre a sucessão nestas comunidades, de modo a subsidiar trabalhos sobre regeneração e reconstrução de habitats e quantificações dos impactos do uso público e outros fatores de perturbação nas ilhas de vegetação.

Segregação de espécies e de formas de vida conforme a topografia

Nas ilhas consideradas na descrição da estrutura foram encontradas 74 espécies de plantas vasculares, pertencentes a 37 famílias (6 de pteridófitas). As análises sobre segregação espacial incluem também a distribuição espacial do musgo *Campylopus pilifer* Brid. (Dicranaceae), por se tratar de uma espécie freqüente no local, que tem papel central na sucessão de vegetações sobre rocha em diversos continentes (FRAHM, 1991).

No lajeado, a declividade da superfície rochosa foi uma variável importante na formação das ilhas de vegetação (Figura 7). Encontrou-se uma redução abrupta do número de ilhas com o aumento da declividade da rocha. A maior parte das ilhas desse mesohabitat se encontrava em painéis e canaletas. As painéis eram quase todas de fundo plano, enquanto as canaletas foram encontradas em todas as declividades. Em relação ao grau de exposição, o número de ilhas plenamente expostas ao sol foi muito superior ao de ilhas de algum modo protegidas por paredes de pedra, no lajeado (Figura 7). Tal padrão se deve, aparentemente, à própria natureza da paisagem, com poucas partes protegidas, e não à preferência das espécies em geral (Figura 3).

Na área de blocos, as ilhas se distribuíram de forma bastante equitativa ao longo das classes de declividade e quanto à exposição ao sol, em contraste com a área do lajeado (Figura 7). Eram raras as canaletas e painéis sobre blocos de pedra, e por isso foram poucas as ilhas de vegetação sobre elas. Em geral, as ilhas no lajeado apresentaram solos mais profundos e mais úmidos dois dias após uma chuva do que na área dos blocos (Tabela 3).

Das 75 espécies, 44 foram vistas exclusivamente no lajeado, 10 apenas nos blocos, e 21 ocorreram nos dois mesohabitats (Tabela 4). Dentre as espécies comuns aos dois mesohabitats, as mais freqüentes em cada e também no conto geral são três geófitas, *Stevia camporum*, *Alstroemeria foliosa*, *Hippeastrum morelianum*, e a roseta *Fernseea itatiaiae*. Há outras espécies em comum, mas são pouco freqüentes em geral ou têm clara preferência por um deles. É o caso, por exemplo, da bromélia *Vriesea itatiaiae*, que é

pioneira e dominante na área dos blocos e rara no lajeado, onde os indivíduos, de pequeno tamanho, aparecem associados a *Fernseea itatiaiae*.

Além da análise qualitativa, a segregação das espécies nos mesohabitats e topografias foi analisada também por meio de uma análise de TWINSpan (HILL, 1979) a partir dos dados de presença e ausência das espécies nas ilhas, análise que gera uma classificação divisiva (não aglomerativa), discriminando primeiramente fortes gradientes (DUFRÊNE & LEGENDRE, 1997).

As ilhas do lajeado e dos blocos se distinguem claramente por sua composição, de acordo com o TWINSpan, e as espécies pioneiras são as indicadoras nesta escala (Figura 8). Já as quatro geófitas mais abundantes (*Hippeastrum morelianum*, *Stevia camporum*, *Alstroemeria foliosa* e *Sphenostigma sellowiana*) não pareceram discriminar os mesohabitats (espécies não-preferenciais). Exceções dentre as ilhas do lajeado foram aquelas sob duas grandes pedras (Tartaruga e Maçã, Figura 3), cuja composição se aproximou da encontrada nas ilhas dos blocos ao sopé da falésia, com predominância de *Fernseea itatiaiae*. Dentro de cada um destes grupos, houve uma divisão seguinte das ilhas, com a tendência de contrastar ilhas pequenas e grandes, havendo nas últimas maior frequência de geófitas. Espécies com esta forma de vida tenderam a ser as espécies indicadoras nesta escala (Figura 8). Já a microtopografia não pareceu ter relação com a distinção entre as comunidades.

As espécies exclusivas do lajeado eram quase todas hemicriptófitas, sendo muitas as espécies de Poaceae, Cyperaceae, Eriocaulaceae, além de famílias associadas a ambientes alagados (Xyridaceae, Juncaceae, Lentibulariaceae). Já na área dos blocos, as exclusivas apresentaram formas de vida bastante variadas, com ligeira predominância dos arbustos (fanerófitas) (Tabela 4). Apesar de ser um ambiente rochoso, apenas uma espécie de cacto foi documentada (*Schlumbergera microsphaerica*), endêmica restrita, e ela se encontra em local duplamente protegido: na área de blocos, dentro de canaletas sombreadas (ver SCARANO *et al.*, 2001).

É clara a distribuição diferencial das pioneiras: *Pleurostima*

gounelleana, *Baccharis stylosa* e *Campylopus pilifer* são exclusivas da área aberta e *Vriesea itatiaiae* é praticamente exclusiva da área dos blocos. Por outro lado, *Fernseea itatiaiae*, outra pioneira, tem a mais ampla distribuição no Planalto, e parece ser indiferente a essas grandes diferenças na paisagem, estando presente até nos pontos mais elevados. De fato, SCARANO *et al.* (2001) indicaram a grande plasticidade ecofisiológica desta espécie em relação a uso de água e nitrogênio. Por outro lado, é bastante sensível à interação entre o relevo e as condições de vento: na região dos blocos ocorre em qualquer topografia, e no lajeado, apenas em locais com algum tipo de proteção do vento. Em um outro local sujeito a fortes ventos, era comum apenas no fundo de panelas profundas, com grande sobreposição com a ocorrência de *Pleurostima gounelleana*.

Vriesea itatiaiae tem sementes plumosas e é capaz de se fixar em superfícies convexas, com pouca rugosidade, desde que haja umidade. Por isso, suas plântulas são comuns nas paredes verticais dos blocos úmidos, mas estão ausentes das áreas muito expostas ao vento. Pode contribuir para sua rara ocorrência nas áreas expostas a a sensibilidade à luz, já que foram encontrados fortes indícios de depressão fotossintética nesta espécie (SCARANO *et al.*, 2001).

Pleurostima gounelleana e *Fernseea itatiaiae* têm sementes lisas, sem adereços, e dependem de concavidades ou da presença de musgos ou terra para se fixar, e alcançam superfícies convexas por crescimento clonal, embora as evitem (Figura 9). *Pleurostima gounelleana* parece sofrer moderada depressão fotossintética durante o dia (SCARANO *et al.*, 2001), mas tolera a dessecação de suas folhas, como outras veloziáceas, de modo que entra em quiescência em períodos desfavoráveis (MEIRELLES *et al.* 1997). Já *Fernseea itatiaiae* tem elevada succulência (JANSEN, 2001) e não apresentou qualquer indício de depressão fotossintética (SCARANO *et al.*, 2001). Essas características explicam a resistência das duas espécies à plena exposição a sol e vento, mas por outro lado, não é trivial encontrar razões para a ausência de *Pleurostima gounelleana* na área dos blocos. Estes padrões de preferência e as observações sobre a biologia das espécies

possibilitaram a elaboração do modelo de estruturação espacial da vegetação, com algumas hipóteses sobre sua dinâmica (Figura 10).

Topografia e canalização de comunidades

Há trabalhos sobre comunidades rupícolas que reportam associações bastante claras entre os tipos de topografia, tais como fissuras, painéis, canais de drenagem, ou mesmo certas porções das montanhas, e as comunidades de plantas que crescem em cada uma (POREMBSKI *et al.*, 1996; ESCUDERO, 1996; BOOTH & LARSON, 1999). Outros trabalhos enfatizam diferenças mais relacionadas a estágios sucessionais (SHURE & RAGSDALE, 1977; HOULE & PHILLIPS, 1989), embora sempre se discuta a dificuldade de julgar se as diferenças em composição de devem ao tempo de sucessão ou principalmente à topografia, que pode canalizar a formação de comunidades distintas, ou manter as comunidades em estágios sucessionais diferentes. Outros autores não reconheceram comunidades bem individualizadas (BUNCE, 1968; ALLEN, 1971), ou encontraram subcomunidades com grande sobreposição de espécies (JARVIS, 1974). ALLEN (1971) afirmou que, em relação à vegetação rupícola, o conceito de tipos de comunidade pode ser útil apenas como uma conveniência entre pesquisadores, já que fronteiras claras entre comunidades uma vez reconhecidas desaparecem totalmente ao se mudar um pouco a escala.

Na vegetação rupícola do Itatiaia, a associação entre comunidades e topografias é tênue, e os padrões que emergem se devem bastante à distribuição espacial e à preferência de habitat das espécies pioneiras, e da inexistência de áreas alagadas na área dos blocos, que faz com que muitas hidrófitas ocorram apenas no lajeado.

Diversos autores questionam a possibilidade mesma de se estabelecer fronteiras entre comunidades, em qualquer escala (e.g. PILLAR & QUADROS, 1997; LAWTON, 1999; BOX, 1981). Mas a fraca associação de grupos de espécies com determinados tipos de topografia pode estar relacionada também ao pouco contraste

entre as categorias de topografia aqui definidas, e usualmente encontradas no Itatiaia. Em frente ao Itatiaia há uma montanha de igual altitude (Serra Fina), com rocha de mesma origem, mas que por algum motivo ainda desconhecido sofre maior fragmentação (CHIESI, 2001), com formação de numerosas fissuras conectadas. Nessas superfícies rochosas predominam plantas lenhosas, e as espécies herbáceas pioneiras, comuns no Itatiaia, por lá são extremamente raras (MEDINA, 2001). Podem existir causas históricas subjacentes a essa distinção da flora, mas a predominância de fissuras é um fator importante. Pioneiras arbustivas fornecem menos substrato para a fixação de herbáceas do que as formadoras de tapetes, e as comunidades associadas podem ser contrastantes às do Itatiaia e menos ricas (Figura 11).

Padrões espaciais de riqueza

A vegetação estudada se distribui em manchas isoladas e, portanto, comparações de riqueza devem considerar a influência da área das ilhas sobre o número de espécies e o grau de sobreposição na composição de espécies das diferentes ilhas (RICKLEFS & SCHLUTER, 1993).

A relação entre a área de cada ilha e a riqueza foi analisada pelo modelo de MACARTHUR & WILSON (1967) no espaço logaritimizado: $\log S = z \log A + \log c$, onde S = número de espécies, A = área das ilhas, z = inclinação da reta no espaço logaritimico e c = ponto de interseção. Verificou-se previamente que o modelo linear (log-log) explicava melhor os dados do que o modelo $S = cA^z$. Em alguns casos o modelo semi-logaritimico se adequava melhor à variação dos dados, mas optou-se por uniformizar as análises, e assim poder compará-las entre si e com a literatura.

Em todos os mesohabitats e topografias houve relação positiva e significativa entre riqueza e área das ilhas, com elevados valores de z (Tabela 5), mas sempre houve considerável proporção da variância que não era explicada pelos modelos lineares simples (Figura 12).

A área foi a variável com maior relação com a riqueza. A inclusão

das outras variáveis abióticas - profundidade, umidade do solo, declividade e altura do contraforte de pedra - em um modelo de regressão múltipla, com todas as ilhas, aumentou em apenas 4% a variância explicada pela área, embora a contribuição destas variáveis tenha sido significativa.

Curvas acumuladas de riqueza

Curvas cumulativas de riqueza em função da soma de áreas das ilhas foram utilizadas para avaliar o grau de sobreposição na composição das comunidades. As curvas foram calculadas com as ilhas ordenadas por valores crescentes de área, e foi feita uma reordenação a cada mudança do conjunto de ilhas considerado, de acordo com a classificação por microtopografia ou mesohabitat. Essa análise permite verificar quais topografias tendem a abrigar mais espécies, mesmo tendo elas diferentes áreas amostrais totais e/ou frequências distintas de tamanho de ilhas.

As curvas cumulativas foram plotadas no espaço aritmético e no espaço logarítmico, pois cada uma das formas evidencia diferentes aspectos da curva espécie-área (ROSENZWEIG, 1995)⁷.

O acúmulo de espécies nos dois mesohabitats foi bastante diferenciado. A taxa de acúmulo foi similar ($z = 0,387$ e $0,386$, respectivamente; Tabela 5), mas as curvas apresentaram assíntotas em patamares distintos (diferentes valores de c), o que significa

⁷ De acordo com ROSENZWEIG (1995), o desenho amostral correto para construir curvas espécie-área em áreas continentais é o hierárquico, em que unidades amostrais menores estão incluídas nas maiores. Com tal desenho, os pontos no espaço riqueza-área não são independentes, e tem-se na verdade uma curva cumulativa de riqueza em relação à área. Cada ponto corresponde à diversidade alfa, à riqueza em cada área. Com aumento da área, o número de espécies acrescidas diminui conforme o *pool* de espécies vai se esgotando. No espaço logarítmico a relação é quase sempre linear e com inclinação da reta (valor de z) em torno de 0,12.

O desenho amostral no caso de ilhas é diferente, pois cada ilha é um ponto independente. Analisa-se então como o número de espécies por ilha aumenta com o aumento das áreas das ilhas, individualmente. São abordagens diferentes que não podem ser comparadas de imediato, simplesmente pareando-se os valores de z (HARRISON, 1999).

Se as áreas e espécies das ilhas forem somadas, compondo uma curva cumulativa, vamos ter noção da taxa de acréscimo de espécies com inclusão de novas ilhas. No entanto, esta curva vai ter alguns complicadores que dificultam sua análise. Um destes fatores é a diferença na área das ilhas, que já trazem embutidas relações não lineares de diversidade, e conjuntos característicos de espécies. O uso de todas as análises em conjunto facilita a interpretação das curvas e da distribuição espacial da riqueza.

menor riqueza nos blocos para uma mesma área amostral. O mesmo se vê no espaço aritmético (Figura 13).

No lajeado, panelas e canaletas, com mais e maiores moitas, foram as topografias responsáveis pelo grande acúmulo de espécies. Nas curvas construídas com essas ilhas é perceptível uma assíntota, próxima ao patamar de 50 espécies. A curva com as fissuras apresentou comportamento similar às de canaletas e panelas, mas a área total foi muito menor.

As ilhas em superfícies lisas se diferenciaram das demais pelo rápido acúmulo de espécies. Nesta topografia, o aumento das ilhas teve maiores efeitos sobre a riqueza do que nas demais e, além disso, houve grande variação na identidade destas espécies, o que se refletiu na forte inclinação vista também na curva acumulada.

Em todas essas curvas, as ilhas mais díspares em relação às outras (*outliers*, definidos como casos além de 2,5 desvios-padrão) são sempre as mesmas, de baixa riqueza: quatro delas ocupadas exclusivamente por *Fernsea itatiaiae*, duas ocupadas apenas por *Pleurostima gounelleana* e uma em local permanentemente alagado, com apenas uma espécie de *Juncus*.

A composição das ilhas não se dá pelo simples acréscimo de novas espécies conforme aumento da área disponível, com manutenção das espécies encontradas nas ilhas menores. Algumas espécies, em geral as pioneiras, estão presentes em ilhas de quase todos os tamanhos dentro de cada mesohabitat, mas o conjunto de espécies a elas associado é muito variável, e independe grandemente da área.

Relações entre pioneiras, geófitas, e topografia

Stevia camporum e *Alstroemeria foliosa* são endêmicas aos campos de altitude do sudeste do Brasil (BARROSO, 1957; ASSIS, 2001) e são as geófitas mais abundantes nas ilhas de vegetação. Apresentam padrões similares de crescimento e floração ao longo do ano e ocorrem amplamente em todos os ambientes estudados, associadas a todas as plantas pioneiras formadoras de tapetes.

Analisou-se como as duas espécies respondem à variação em

topografia e à identidade das espécies formadoras de tapetes, considerando-se que estas exploram o espaço diferentemente e que devem interagir diferencialmente com as geófitas (CALLAWAY, 1998). Os microhabitats criados por elas são distintos em função das diferenças em arquitetura, fenologia e fisiologia (SCARANO *et al.*, 2001).

Dados relativos à distribuição geográfica, arquitetura e relações hídricas das geófitas e das pioneiras estudadas – as bromélias *Vriesea itatiaiae*, *Fernseea itatiaiae*, a velózia *Pleurostima gounelleana* e os musgos *Campylopus pilifer* e *Polytrichum commune* (Figura 9) são apresentadas na Tabela 6. As duas espécies de musgos foram agrupadas nas análises.

As 221 ilhas analisadas foram classificadas pela topografia, estrutura e também de acordo com a espécie pioneira dominante, bem como por uma combinação entre elas, sempre que outras espécies além da dominante compunham mais de 10% da área total da ilha, o que resultou em 11 categorias (ver legenda da Figura 14). A proporção de ilhas em cada categoria foi calculada e também a proporção de ramos de *Stevia camporum* e de *Alstroemeria foliosa* em cada classe de inclinação, de microtopografia e conforme a espécie dominante. A proporção de ilhas dominadas por cada pioneira em cada microtopografia também foi calculada. Todas estas proporções foram utilizadas para verificar se a distribuição de frequência dos ramos das geófitas é proporcional à frequência de ilhas dominadas por cada pioneira e/ou às características topográficas das ilhas, utilizando-se o teste G para analisar as significâncias estatísticas (SOKAL & ROHLF, 1995).

Há forte segregação entre as espécies pioneiras, como visto acima, e formação de ilhas com características distintas. As ilhas com maior proporção de *Pleurostima* foram geralmente as maiores e mais profundas, e ocorriam geralmente em locais de baixa declividade. Já as ilhas de musgo eram em geral menores e mais rasas, mas também foram mais comuns em locais menos inclinados. As ilhas de *Vriesea* predominaram nos locais mais inclinados, sendo encontradas até mesmo em superfícies verticais, mas estavam quase ausentes das áreas expostas. De todas as espécies estudadas,

Fernseea itatiaiae foi a única a ocorrer em todos os tipos de microhabitat, e nas três áreas amostrais.

Foram amostrados 1706 e 1317 rametes de *Stevia camporum* e *Alstroemeria foliosa*, respectivamente. As duas espécies apresentaram clara segregação espacial entre si ($c^2= 14,97$; $p<0,001$), e também em relação às espécies pioneiras, mas não em relação à topografia (Figura 14). *Stevia camporum* foi significativamente mais abundante nas ilhas dominadas por musgos (39%), e os rametes de *Alstroemeria foliosa* foram mais comuns sobre ilhas dominadas por *Pleurostima gounelleana* (28%; Figura 14). Por outro lado, elas mostraram distribuição similar ao longo dos tipos de topografia e classes de inclinação, embora sem seguir proporcionalmente a disponibilidade de ilhas nestas condições, sendo mais comuns em locais planos e canais de drenagem (Figura 14).

A frequência e abundância de ambas as espécies decrescem nas ilhas de *Fernseea itatiaiae*, o que pode se dever à firme coesão dos bulbos desta planta, que deixam pouco espaço e pouco solo para o crescimento de outras. Mais drástica é a escassez nas ilhas dominadas por *Vriesea itatiaiae*, cujas folhas se dispõem como pequenos tanques e apenas em torno deles, junto aos rizomas que acumulam pouco solo, há espaço para outras espécies.

Em ambientes rochosos de baixa produtividade, onde há a interação entre muitos fatores limitantes, pode haver grande redução da diversidade a ponto dos indivíduos ficarem bastante isolados, com fracas interações entre as espécies. Por vezes, observa-se que a distribuição das espécies se deve basicamente à sua tolerância às variáveis abióticas e não às interações entre espécies, o que reduz o papel da história na estruturação das comunidades (, 1999). No entanto, em ambientes menos limitantes, há maiores possibilidades de estabelecimento para cada espécie ao mesmo tempo em que aumenta a riqueza geral, e aumenta junto a importância da história e das relações interespecíficas sobre a estrutura das comunidades, tanto a composição como os padrões espaciais de riqueza. No Itatiaia, as condições não são tão limitantes como nas falésias estudadas por BOOTH & LARSON (1999) no Canadá, e as

interações interespecíficas são importantes na estruturação das comunidades, e geram indeterminação em sua composição, dado o maior número de possibilidades.

DINÂMICA DAS COMUNIDADES

Ao longo de dois anos monitorou-se mensalmente as variações na composição e na fenologia reprodutiva das espécies presentes nas ilhas de vegetação sobre rocha, com o objetivo de quantificar as variações sazonais, as interanuais e a taxa de substituição de espécies, para acessar o grau de constância da vegetação. A cada mês, no período de março de 1999 a março de 2001, foram anotadas as espécies presentes em cada ilha e quais delas apresentavam ramos férteis. As espécies em dormência a cada mês, isto é, desprovidas de parte aérea, não eram contabilizadas.

Acompanhou-se a entrada de novas espécies, aqui chamadas de colonizações (HARRISON, 1991) em cada ilha de vegetação, assim como as extinções. Note-se que colonização é uma propriedade da população, e não do indivíduo, de modo que o estabelecimento de plântulas em ilhas já ocupadas pela mesma espécie não foram consideradas como colonizações.

Variação sazonal das comunidades e similaridade entre os anos

Foram acompanhadas 132 ilhas de vegetação. Destas ilhas, ao longo dos dois anos de acompanhamento, uma se dividiu em duas, duas delas desapareceram e outras duas foram reduzidas a estruturas mortas. As duas que sumiram eram das menores ilhas, que se soltaram da rocha e foram deslocadas, provavelmente pelas chuvas.

Entre as estações existiu uma ampla variação na riqueza total das ilhas, atingindo-se um máximo de 85 espécies em alguns meses do verão, e um mínimo de 55 espécies no mês de julho de 2000. Tal

variação em riqueza se refletiu na variação em diversidade ao longo do ano, como pode ser visto na Figura 15. No entanto, houve constância nos valores de equitabilidade (índice de Shannon) ao longo dos meses (Figura 15c), que pode ser explicada pela similaridade entre as curvas de distribuição de frequência das espécies em todos estes meses. No inverno, embora muitas espécies raras desapareçam, dentre as espécies mais frequentes há muitas geófitas que também entram em dormência neste período, de modo que se mantêm as proporções entre as espécies.

Houve recrutamento de plântulas em todas as épocas, assim como morte de jovens. Foram encontradas 88 colonizações por parte de plântulas de 46 espécies de várias formas de vida, em 51 ilhas. Usando-se o conjunto de ilhas e os dois anos de acompanhamento, chega-se a uma taxa de 0,67 novas espécies por ilha.

A estabilidade numérica encontrada no conjunto de ilhas, com retorno ao número de 85 espécies nos meses de março em três anos, esconde uma mudança progressiva na composição das ilhas, como mostra a Figura 16. Esta figura mostra o resultado de uma análise de agrupamento, em que os dados binários de presença e ausência de espécies por ilha foram convertidos em frequência, considerando o número de ilhas em que cada espécie estava presente, a cada mês⁸. Os meses adjacentes apresentaram comunidades similares, mas houve distinção entre comunidades de inverno e dos períodos de crescimento e entre aquelas dos diferentes anos. A constância no valor de riqueza total camufla também declínio progressivo no número de espécies nas ilhas, principalmente nas maiores (Figura 17).

⁸ Os valores de frequência substituíram os de abundância relativa nos cálculos de diversidade (Shannon: $H' = -\sum p_i (\log p_i)$; onde p_i é a frequência relativa de cada espécie), e de equitabilidade ($E = H'/H'_{max}$), nas ilhas em cada mês (MAGURRAN, 1988).

Na análise utilizou-se o índice de similaridade 'City-block' (distância $(x,y) = |x_i - y_i|$), que calcula a distância média entre os pontos, e agrupamento pelo método de Ward, que utiliza análise de variância (minimizando a soma dos quadrados) para avaliar a distância entre os grupos (StatSoft, Inc., 1995). Outros algoritmos foram empregados mas entre os que forneceram grupos nítidos, todos foram similares aos resultados aqui reportados.

Substituição de espécies

As mudanças nas comunidades foram estimadas também a partir das taxas de substituição (*turnover*) de espécies por ilha e no conjunto de ilhas, assim como as taxas de colonização e extinção. Para o cálculo da taxa relativa de substituição usou-se a fórmula proposta por MORRISON (1998):

$$\text{Substituição relativa} = I + E / S_1 + S_2 \text{ (x 100),}$$

onde I e E são o número de espécies colonizadoras e extintas das ilhas entre as amostragens e S_1 e S_2 são o número absoluto de espécies no começo e no fim da amostragem.

A substituição anual de espécies foi maior entre as ilhas do que no conjunto de ilhas (Tabela 7), e foi similar entre os anos. No entanto, o cálculo feito com intervalo maior, de dois anos (1999 a 2001) resultou em taxas menores para as ilhas, porém maiores para o conjunto de ilhas. Este resultado mostra que muitas espécies se ausentam temporariamente, mas retornam às ilhas em que estavam. Podem ser casos reais de extinção e colonização. É reduzida a possibilidade de erros de amostragem, já que quase todas as espécies apresentam variação sazonal e são mais abundantes nos meses usados na comparação: fevereiro e março.

As taxas de colonização e extinção variaram entre os anos. Ambas foram maiores no segundo ano de estudo (2000-2001) do que no primeiro (Tabela 7). No conto geral a extinção superou a colonização, o que está em harmonia com os demais dados.

Um terço das espécies mantiveram igual frequência entre os três verões comparados (35 espécies). Dentre essas, as mais abundantes são justamente as espécies pioneiras: as rosetas *Pleurostima gounelleana*, *Fernseea itatiaiae*, *Vriesea itatiaiae* e o arbusto *Baccharis stylosa*. Já as geófitas estão entre as espécies com maior variação em frequência, seja pelo aumento ou pela redução do número de ilhas ocupadas. *Hippeastrum morelianum* foi a espécie com maior incremento do número de ilhas ocupadas ($n=7$), e *Xyris fusca* a que apresentou maior redução (menos 9 ilhas).

Não houve relação significativa entre as taxas de colonização, extinção e substituição de espécies e a área das ilhas.

Outros estudos em comunidades relativamente estáveis também mostram que uma constância em determinados parâmetros da comunidade, como riqueza, pode ser alcançada, embora sempre haja substituição de espécies. SIMBERLOFF (1976), no clássico trabalho sobre recolonização de ilhas artificiais de mangue por artrópodes após um processo de retirada de fauna, mostrou que foram necessários 200 dias para recuperação dos índices de riqueza, mas a composição mudou totalmente, e continuou mudando nos anos seguintes a uma taxa de 1,5 espécies por ano, embora se mantivessem os patamares de riqueza. Outros casos similares, com organismos e ambientes distintos porém relativamente estáveis podem ser encontrados em HERWITZ *et al.* (1996), MORRISON (1998), BERLIN *et al.* (2000).

Sucessão no ambiente rupícola

Muitos estudos sobre vegetações rupícolas são estruturais, mas alguns fazem inferências sobre como devem ser os processos de sucessão a partir das observações pontuais no tempo (BURBANCK & PLATT, 1964; ALVES, 2000). As agregações de plantas sobre rocha apresentam gradações de riqueza e de complexidade que permitem avaliações subjetivas sobre como podem ser as substituições de espécies no tempo. Exceções são os trabalhos de MEIRELLES (1996), que acompanhou a mudança na cobertura vegetal ao longo de uma estação seca, de HOULE & PHILLIPS (1989a), que monitoraram mudanças quantitativas na composição de ilhas de diferentes tamanhos ao longo de dois anos, e de URSIC *et al.* (1997), que investigaram os padrões de sucessão em áreas de mineração de calcário, com uso de crono-sequências.

As mudanças na vegetação sobre rocha são muito lentas para permitir que acompanhamentos de poucos anos revelem os padrões de sucessão. Porém, os dados de URSIC *et al.* (1997) surpreendem por mostrar que 70 anos foram suficientes para que falésias de calcário criadas por mineração comportassem uma vegetação

bastante similar à encontrada em falésias naturais, não perturbadas. A criação de uma falésia em calcáreo torna disponíveis fendas e buracos onde as plantas rapidamente se fixam, dependendo da umidade e disponibilidade de propágulos. DAVIS (1951) observou que nas rochas calcáreas do Mediterrâneo a maior parte das reentrâncias nas rochas estavam já ocupadas, de modo que eram raras as plantas e parecia extremamente difícil para um indivíduo ter sua prole estabelecida sobre rocha.

Nas rochas do Itatiaia houve frequente estabelecimento de plântulas e taxas de colonização e extinção de espécies nas ilhas comparáveis às descritas para diversos grupos de vertebrados em ilhas (SCHOENER, 1983). A maior parte das espécies floresceu e frutificou em abundância nos dois anos, com grande liberação de sementes. Existem muitas oportunidades de estabelecimento nessas ilhas e, também, muitos locais potencialmente ocupáveis. Esse é o caso dos trechos de canais de drenagem e as painéis desprovidos de vegetação cuja ocupação depende da entrada de espécies que consigam reter solo e partículas, propiciando a entrada de outras.

Além da dinâmica das espécies, há portanto, a dinâmica das próprias ilhas, como mostra o desaparecimento de duas ilhas e a divisão de uma. A espécie *Pleurostima gounelleana* ocupava continuamente duas painéis, tendo alcançado uma delas por crescimento clonal, sem necessidade de sementes, e a parte exposta na superfície convexa entrou em senescência. Nem todas as superfícies ocupáveis por plantas vasculares estão colonizadas. A ausência de fissuras faz com que as plantas fiquem aderidas fracamente à rocha, o que leva a morte e substituição de ilhas. Esta pode ser uma explicação para a baixa coalizão entre as ilhas e falta de progressão da sucessão nessas superfícies tão pouco inclinadas.

Efeitos do fogo sobre a vegetação rupícola

Os incêndios causam mudanças drásticas nas comunidades, e de modo geral pode-se dizer que há rápida e profunda modificação na composição das comunidades de plantas, com predomínio de plantas de ciclo curto que rapidamente absorvem os nutrientes

disponibilizados pela queima, que antes estavam retidos na própria biomassa vegetal, em detrimento de espécies de crescimento mais lento.

Em julho de 2001, um incêndio atingiu 600 ha dos campos de altitude do Itatiaia. Espécies herbáceas que raramente florescem na ausência de fogo produziram, desta vez, flores e sementes em abundância, como o capim-de-anta (*Cortaderia modesta*) e a ciperácea *Machaerina ensifolia*, e muitas árvores morreram ou rebrotaram lentamente.

As ilhas de vegetação ficaram quase todas a salvo das chamas, mas mudanças em sua composição e estrutura podem ocorrer em função de efeitos indiretos do fogo, pela disponibilização de nutrientes, carreados para as ilhas pelo vento ou pela água, e pela ampla oferta de sementes das plantas de ciclo curto e das que tiveram a reprodução estimulada pelo fogo.

Não houve desaparecimento de ilhas em decorrência do fogo. Três delas foram queimadas: uma delas era recoberta por samambaias (*Doryopteris itatiaiensis*, restrita ao sudeste do Brasil [SYLVESTRE, 1995] e *Doryopteris feei*, endêmica ao Itatiaia [SEHNEM, 1972]), que desapareceram sem sinais de retorno, dando lugar a ampla expansão de gramíneas e de plântulas de três espécies diferentes, ainda muito pequenas para serem identificadas. BRADE (1956) já enfatizava como as samambaias pareciam ser especialmente afetadas pelo fogo nessa região.

As outras duas ilhas foram apenas parcialmente queimadas. Em uma delas houve desaparecimento de duas espécies rasteiras (*Relbunium hypocarpium* e *Coccocypselum lyman-smithii*) e aparecimento de plântulas e espécies que ainda não haviam sido documentadas; na outra ilha, a porção queimada foi ocupada por indivíduos de *Rumex acetosella*, espécie cosmopolita ruderal de áreas de altitude, e por outras duas espécies ainda não identificadas. Essas três espécies se estabeleceram e floresceram em apenas oito meses após o incêndio, mostrando rápido crescimento. *Gamochoaeta pensylvanica* (Asteraceae), planta cosmopolita e associada a áreas perturbadas, também parece ter sido afetada positivamente. Antes do fogo ela não tinha sido encontrada e depois houve estabele-

cimento de muitas plântulas em três ilhas de vegetação. Ela também é encontrada em áreas mais pisoteadas, como a que dá acesso à face sul das Prateleiras.

Dez das ilhas ficaram completamente ocupadas por plântulas de espécies de capim, também muito pequenas ainda para poderem ser identificadas. As plântulas de capim cresceram principalmente nas partes recobertas por musgos, e foram vistas raramente sobre as outras pioneiras. Nos três anos anteriores (1999-2001) essas ilhas não tinham capins, e no mesmo período só houve registro de cinco colonizações de ilhas por gramíneas, mostrando a diferença de dinâmica. É muito provável que a entrada das gramíneas seja decorrência da floração em massa das espécies de capim no entorno das rochas.

Houve outras mudanças mais sutis, perceptíveis por conta do monitoramento prévio da vegetação. *Stevia camporum*, uma das geófitas dominantes, apresentou abundância relativamente constante ao longo de dois anos de monitoramento e estrutura de tamanhos dos rametes bastante estável. Após o incêndio houve profunda alteração na população, com duplicação do número de indivíduos e grande aumento da proporção de plântulas, recrutadas a partir de sementes (2000: 221 rametes e 8 plântulas [3,62% da população], 2001: 196 rametes e 14 plântulas [7,14%], 2002: 507 rametes e 299 plântulas [58,97%]).

Pode-se atribuir a modificação a três fatores, potencialmente: modificação climática, o que é improvável; nova disponibilidade de nutrientes em função do incêndio e/ou quebra de dormência de sementes por conta da ação das cinzas. Sementes são produzidas em abundância todos os anos, mas não germinam. Alguns indivíduos produzem mais de 2 mil sementes a cada ano, e após o incêndio a germinação pode ter sido favorecida com as cinzas. De fato, houve grande aumento do número de ilhas ocupadas por esta planta entre 2001 e 2002 (de 59 para 69), com colonização maior do que nos anos anteriores.

Caso as plântulas das gramíneas se desenvolvam, será uma indicação de que o fogo leva a alterações duradouras nas comunidades sobre rocha, uma vez que estas plantas tendem a

crescer rápido, com grande acúmulo de biomassa e formação de touceiras, que dificultam a entrada de outras espécies com diferentes formas de crescimento. No entanto, pode haver um retorno às condições anteriores, indicando estabilidade na estrutura da vegetação rupícola, na ausência de perturbações frequentes.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os afloramentos rochosos do Itatiaia abrigam uma parcela muito alta da flora total dos campos, com base nos dados disponíveis atualmente (MARTINELLI *et al.*, 1989). Perguntou-se em todo o estudo como essas superfícies rochosas, caracterizadas pela conjugação de tantos fatores limitantes, podem abrigar tamanha diversidade de espécies, muitas delas de ocorrência generalizada pelos campos e não especializadas no hábito rupícola.

Uma das razões, provavelmente, é o fato das duas formações serem abertas – uma campestre, outra rupícola – compostas basicamente por espécies heliófitas. Fortes contrastes entre floras rupícolas e suas adjacências são certamente mais frequentes nos ambientes florestais. No caso do Itatiaia, as rochas podem ser vistas como uma extensão do ambiente campestre, embora as espécies estejam sujeitas a processos ecológicos distintos e existam algumas estritamente rupícolas.

Outro fator importante para a coexistência de tantas espécies é a heterogeneidade topográfica, aliada ao grande número de fatores limitantes ao crescimento, com distribuição diferencial no espaço, e aos fortes ventos, que promovem a multiplicação de microhabitats e de oportunidades para as muitas espécies.

A rocha dominante no Itatiaia, a nefelina-sienito, também parece ter um efeito importante na promoção da diversidade. A forma de dissolução da rocha faz com que surjam múltiplos buracos, as painelas, que alagam e permitem a entrada na rocha de espécies típicas de brejos, como *Utricularia*, *Xyris* e *Juncus*. São raras as fendas, e as espécies que se estabelecem primeiramente são em geral formadoras de tapetes sobre a rocha, que permitem e

favorecem a entrada de outras espécies, chamadas aqui de intersticiais.

A maior parte dessas ilhas de vegetação ocupam locais planos ou pouco inclinados. Por um lado, isto é reflexo das dificuldades de estabelecimento nas superfícies inclinadas, dada a baixa rugosidade da rocha e também, provavelmente, em função dos ventos, que dessecam a superfície e dificultam o estabelecimento - a quantidade de água que uma superfície rochosa pode adsorver é proporcional à sua rugosidade e ao tamanho dos cristais (LARSON *et al.*, 2000). Por outro lado, essas mesmas limitações ao crescimento parecem impedir a coalizão das ilhas, e a continuidade da sucessão. As plantas se estabelecem preferencialmente em depressões na rocha, e há forte seleção contra o crescimento nas superfícies convexas, mesmo que por crescimento clonal. As ilhas são muitas vezes aderidas de forma precária à rocha, dada a escassez de fendas, e muitas se deslocam e se perdem. Por isso, mesmo extensas áreas planas são ocupadas por pequenas ilhas, sendo raras as coalescências.

A formação em ilhas faz com que a vegetação sobre rocha seja mantida em diferentes estágios sucessionais. Ilhas pequenas abrigam poucas espécies, quase todas especializadas no hábito rupícola. Ilhas maiores tendem a abrigar mais espécies, obedecendo a uma relação espécie-área bastante forte, com coeficientes de inclinação superiores a 0,30, no espaço logarítmico.

As diferenças nos estágios sucessionais têm, provavelmente, pouca relação com o tempo desde a origem das ilhas. No entanto, parece ser importante o grau de tamponamento das condições abióticas nas ilhas, que tem relação tanto com seu tamanho, como também com a profundidade do solo, com a sua localização em uma paisagem complexa, que determina os regimes de drenagem, ventos e temperatura, e com as espécies presentes (SHURE & RAGSDALE, 1977; HOULE & PHILLIPS, 1989). Essas diferenças em tamponamento podem explicar a intensidade das relações espécie-área. No entanto, por mais difícil que seja a ocupação das ilhas pequenas e sejam poucas as espécies por ilha, são muitas as espécies capazes de alcançá-las. A taxa de acúmulo de espécies e

as taxas de colonização e extinção, mesmo entre ilhas pequenas, é bastante elevada.

Esse conjunto de características das ilhas afeta a distribuição das espécies associadas, como mostrou o estudo de caso com as geófitas *Alstroemeria foliosa* e *Stevia camporum*. As duas espécies apresentaram um padrão comum de ocorrência nos vários tipos de microtopografia mas se segregaram em relação às espécies pioneiras, sendo *Alstroemeria foliosa* mais comum sobre *Pleurostima gounelleana* e *Stevia camporum* mais comum sobre o musgo *Campylopus pilifer*. As espécies pioneiras se distribuem diferencialmente no espaço, com claros padrões de preferência por determinados tipos de superfície e mesohabitats, e portanto, a ausência de uma dessas espécies pode modificar profundamente as relações de abundância das outras espécies, e a própria disponibilidade de alguns microhabitats.

Não foi possível relacionar comunidades bem individualizadas com determinados tipos de microtopografia, como painelas, canaletas e fissuras. No entanto, há uma forte distinção entre as comunidades encontradas no extenso lajeado plenamente exposto ao vento e as áreas mais abrigadas. Nos blocos as condições podem ser mais amenas, mas no lajeado há maior contraste de condições, como forte dessecação e alagamento, e há predomínio das espécies pioneiras *Pleurostima gounelleana* e *Campylopus pilifer*, mais permeáveis à entrada de plantas associadas, por sua morfologia, do que as espécies dominantes na área dos blocos, as bromélias *Vriesea itatiaiae* e *Fernseea itatiaiae*.

A vegetação apresentou variações temporais bastante previsíveis, relacionadas à sazonalidade, mas há variações direcionais, também, de modo que há diferenciação progressiva ao longo dos anos. Há coincidência entre as épocas mais frias, mais secas e com maior intensidade de radiação solar, e assim é difícil discernir a influência de cada um destes fatores para a variação sazonal, sem uma abordagem experimental.

A variação sazonal é bastante forte e a diferenciação entre os anos é similar à de ambientes que poderiam ser considerados mais dinâmicos, tais como ilhas artificiais em mangue (SIMBERLOFF,

1976) e recifes em mares tropicais (MORRISON, 1998). As espécies pioneiras são as que menos variam em frequência, e as espécies intersticiais, que costumam ocorrer também na matriz campestre, são o componente mais dinâmico da vegetação rupícola.

Os campos de altitude e a vegetação rupícola que abriga devem muito de seu endemismo ao fato de serem enclaves inseridos na mata atlântica, e não um ecossistema extenso. Não são uma mera extensão da mata atlântica, mas sim uma fisionomia que se alternou com ela nas variações climáticas do Pleistoceno.

As leis ambientais dirigidas especificamente à mata atlântica abrangem diversos habitats diferentes da floresta pluvial que denomina o bioma, tais como restingas, mangues e florestas decíduas, cada qual com diferentes graus de relação florística com a mata (ver ARAUJO, 2000; OLIVEIRA-FILHO & FONTES, 2001).

A inclusão de diferentes habitats em uma mesma denominação, na legislação, tem um caráter fortemente estratégico, político, além da base científica. A definição inclusiva de mata atlântica é importante, já que ela desperta a sensibilidade pública e atrai financiamentos para protegê-la, o que ajuda a defender a integridade desses outros habitats. Além disso, dada a proximidade física, muitos dos processos ecológicos e geoquímicos são compartilhados, e há influências mútuas nas mudanças ocorridas na escala evolutiva, embora difíceis de quantificar e localizar (SCARANO, 2000).

Apesar desta intensa relação entre os campos e a mata que o envolve, não se pode deixar de ter em mente a especificidade ecológica e evolutiva de cada um desses ambientes nas ações conservacionistas, principalmente ao se investigar sua gênese e quais formas de impacto atuais representam maiores ameaças, bem como os meios mais efetivos para contorná-las.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho é uma versão resumida da tese de doutorado da primeira autora, desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFRJ, sob orientação do Dr. Fábio Rubio Scarano. O

trabalho de campo foi possível graças à intensa colaboração de Maíra Jansen Olininski e de diversos amigos em excursões eventuais. A eles deixamos nossos sinceros agradecimentos pela parceria e pelo intercâmbio de idéias. Agradecemos as valorosas críticas e sugestões feitas na tese pelos Drs. Dorothy Sue Araújo, Fernando A. Fernandes, Haroldo Cavacanti Lima, José Eugênio Figueiras Cortes, Ricardo Iglesias Rios e Ruy Valka Alves, nem todas absorvidas nesta versão, bem como as sugestões dos dois revisores do presente trabalho. Aos pesquisadores Daniela Zappi, Denise Costa, Elsie Guimarães, Gilberto Pedralli, Henrik Balslev, Hilda Longhi-Wagner, João Marcelo Braga, José Baumgratz, Julie Dutilh, Lana Sylvestre, Lúcia Freire, Maria das Graças Wanderley, Maria de Fátima Freitas, Ana Maria Giulietti, Paulo Labiak, Roberto Esteves, Ruy Alves e Tânia Wendt, agradecemos pela identificação de grande parte das espécies. Ao Léo Nascimento, chefe do PARNA Itatiaia, pela inesgotável disposição em facilitar e valorizar a pesquisa e em promover o intercâmbio dos diversos usuários do Parque. Ao Sr. Marcos Botelho, o Marcão, funcionário do Parque, pelas numerosas idas a campo compartilhando seus conhecimentos. O estudo recebeu financiamento CAPES (bolsa de estudos - Doutorado), PIBIC-CNPq (Iniciação Científica), PRONEX-FINEP, processo 0877 e a Fundação Botânica Margaret Mee.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. ALLEN, T.F.H. 1971. Multivariate approaches to the ecology of algae on terrestrial rock surfaces in North Wales. **Journal of Ecology**, V.50, p. 803-826.
2. ALVES, R.J.V. 1994. Morphological age determination and longevity in some vellozia population in Brazil. **Folia Geobotanica Phytotaxa Praha**, V.29, P.55-59.
3. _____. 2000. Primary succession on quartzite cliffs in Minas Gerais, Brazil. **Biologia Bratislava**, v.55, p. 69-83.
4. _____. & KOLBER, J. 1993. Penumbra rock communities in campo-rupestre sites in Brazil. **Journal of Vegetation Science**, V.4, P.357-366.
5. ARAÚJO, D.S.D. 2000. **Análise florística e fitogeográfica das restingas do estado do Rio de Janeiro**. Tese (doutorado), Universidade Federal do Rio de Janeiro.

6. ASSIS, M.C. 2001. **Alstroemeria L. (Alstroemeriaceae) do Brasil**. Tese (doutorado). Universidade de São Paulo.
7. BARROSO, G.M. 1957. Flora do Itatiaia I: compositae. **Rodriguesia**. V.32, p.175-241.
8. BARTHOLOTT, W. & POREMBSKI, S. 1998. Diversity and Phytogeographical affinities of inselberg vegetation in tropical Africa and Madagascar. In: HUXLEY, G.R.; LOCK, J.M.; CUTLER, D.F. **chorology, taxonomy and ecology of the floras of Africa and Madagascar**. Kew: Royal Botanic Garden. P.119-129.
9. BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWSEND, C.R. 1996. **Ecology**. 3.ed. Oxford: Blackwell.
10. BEHLING, H. 1998. Late quaternary vegetation and climate changes in Brazil. **Review of paleobotany and palinology**. v.99, p. 143-156.
11. BENZING, D.H. 2000. **Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation**. Cambridge: University Press.
12. BERG, A.L. 1998. Pflanzengesellschaften und lebensformen des superpáramo des Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida in Venezuela. **PHYTOCOENOLOGIA**. V.28, p. 157-203.
13. BERLIN, G.A.; LINUSSON, A.C.; OLSSON, E.G. 2000. Vegetation changes in seminatural meadows with unchanged management in Southern Sweden. **Acta Oecologica**. V.21, p. 125-138.
14. BOOTH, B.D. & LARSON, D.W. 1999. Impact of language, history, and choice of system on the study of assembly rules. In: WEIHER, E. & KEDDY, P. **Ecological Assembly Rules: perspectives, advances, retreats**. Cambridge: Cambridge University Press. P. 206-229.
15. BOX, E.O. 1981. **Macroclimate and plant forms: an introduction to predictive modeling in phytogeography**. The Hague: Junk.
16. BRADE, A.C. 1956. A flora do Parque Nacional do Itatiaia. **Boletim do Parque Nacional do Itatiaia**. Rio de Janeiro. V.5, p. 1-114.
17. BRANDBYGE, J. 1989. Polygonaceae. **Flora of Equador**. v.38, p.1-61.
18. BUNCE, R.G.H. 1968. An ecological study of Ysgolion Duon, a maentain cliff in Snowdonia. **Journal of Ecology**. v.56, p. 59-75.
19. BURBANK, M.P. & PLATT, R.B. 1964. Granite outcrop communities of the piedmont plateau in Georgia. **Ecology**. v.45, p. 292-3306.
20. BURKART, A. 1975. Evolution of grasses and grasslands in South America. **Taxon** v.24, p. 53-66.
21. CALLAWAY, R.M. 1998. Are positive interactions species-specific? **Oikos**. v.82, p.202-207.
22. CHIESI, C. 2001 (comunicação pessoal)
23. CLARK, L.G. 1992. Chusquea sect. Swallenochloa (Poaceae: bambusoideae) and allies in Brazil. **Brittonia**. V.44, p. 387-422.
24. COSTA, D. 2000 (comunicação pessoal)
25. CRAWFORD, R.M.M. 1989. **Studies in plant survival**. Oxford: Blackwell.
26. DAVIS, P.H. 1951. cliff vegetation in the eastern Mediterranean. **Journal of**

Ecology, v.39, p. 63-93.

27. DEAN, W. 1997. **With broadax and firebrand: the destruction of the Brazilian Atlantic Forest**. California: University of California Press.
28. DEBROT, A.O. & FREITAS, J. A. 1993. A comparasion of ungrazed and livestock-grazed rock vegetations in Curaçao. **Biotropica**, v.25, p. 270-280.
29. DUFRÊNE, M. & LEGENDRE, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible approach. **Ecological Monographs**, 67, p. 345-366.
30. ESCUDERO, A. 1996. Community patterns on exposed cliffs in a mediterranean calcareous mountain. **Vegetatio**, v.125, p. 99-110.
31. FRAHM, J.P. 1991. Dicranaceae, Compyloporoideae, Paraleucobryoideae. **Flora Neotropica**, v.54, p. 152-156.
32. FREIRE 2000 (comunicação pessoal)
33. FULLS, E.R.; BREDEKAMP, G.J.; ROOYEN, N. van .1993. Low thicket communities of rock outcrops in the Northen Orange Free State. **South African Journal of Botany**, v.59, p. 360-369.
34. GENTRY, A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America; Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.69, p. 557-593.
35. GLEASON, H.A. 1927. Futher views in the succession concept. **Ecology**, v.8, p. 299-326.
36. GRUBB, P. 1986. Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich plant communities. In: DIAMOND, J. & CASE, T. **Community Ecology**. New York: Harper & Hall. P. 92-200.
37. HAIG, A.; MATHEUS, U.; LARSON, D.W. 2000. effects of natural habitat fragmentation on the species richness, diversity, and composition of cliff vegetation. **Canadian Journal of Botany**, v.78, p. 786-797
38. HARRISON, S. 1991. Local extinction in metapopulation context: an empirical evaluation. **Biological Journal of the Linnean Society**, V.42, p. 73-88.
39. HERWITZ, S.R.; WUNDERLIN, R.P.; HANSEN, B.P. 1996. Species turnover on a protected subtropical barrier island : a long-term study. **Journal of Biogeography**, V.23, p. 705-715.
40. HILL, M.O. 1979. **TWINSPAN: a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes**. New York: Cornell University.
41. HOUGE, G. & PHILLIPS, D.L. 1989. Seasonal variation and annual fluctuation in granite outcrop communities. **Vegetatio**, v.80, p. 25-35.
42. JANSEN, M. 2001 (dados não publicados)
43. JARVIS, S.C. 1974. Soil factors affecting the distribution of plant communities on the cliffs of Craig Breidden, Montgomeryshire. **Journal of Ecology**, v.62, p.721-733.
44. JOLY, C.A.; AIDAR, M.P.M.; KLINK, C.A.; MCGRATH, D.G.; MOREIRA,

- A.; MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D.C.; OLIVEIRA, A.A.; POTT, A.; RODAL, M.J.M.; SAMPAIO, E.V.S. 1999. Evolution of Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura*. v.51, p. 331-348.
45. KELLY, P.E.; LARSON, D.W. 1997. Dendroecological analysis of the population dynamics of an old-growth forest on cliff-faces of the Nicaragua Escarpment, Canada. *Journal of Ecology*. v.85, p. 467-478.
46. LARSON, D.W.; MATTHEUS, U.; KELLY, P.E. 2000. Cliff Ecology. Pattern and process in cliff Ecosystems. *Cambridge Studies in Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
47. LAWTON, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*. v.84, p. 117-192.
48. LEINZ, V. & AMARAL, S.E. 1989. Geologia geral. São Paulo: Nacional.
49. LIMA, H.C. 2000. Leguminosas arbóreas da Mata Atlântica: uma análise da riqueza, padrões de distribuição geográfica e similaridades florísticas em remanescentes florestais do Estado do Rio de Janeiro. Tese (doutorado). Universidade Federal do Rio de Janeiro.
50. LIMA, M.P.M. & GUEDES-BRUNI, R.R. 1994. **Reserva ecológica de Macaé de Cima, Nova Friburgo, RJ. : aspectos florísticos das espécies vasculares.** Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro. v.1
51. LIMA, M.P.M.; GUEDES-BRUNI, R.R.; SYLVESTRE, L.; PESSOA, S. 1997. Padrões de distribuição geográfica das espécies vasculares da Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: LIMA, H.C.; GUEDES-BRUNI, R.R. **Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em Mata Atlântica.** Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, p.103-123.
52. LUTTGE, U. 1997. **Physiological ecology of tropical plants.** Berlin: Springer-Verlag.
53. MACARTHUR, R. & WILSON, E.O. 1967. **The theory of Island Biogeography.** Princeton: University Press.
54. MARTENELLI, G.; BANDEIRA, J.; BRAGANÇA, J. O. 1989. **Campos de altitude.** Rio de Janeiro: Index.
55. MEIRELLES, S.T. 1996. **Estrutura da comunidade e características funcionais dos componentes da vegetação de um afloramento rochoso em Atibaia – SP.** Tese (doutorado). Universidade Federal de São Carlos.
56. MEIRELLES, S.T.; MATTOS, E.ª; SILVA, A. C. 1997. Potential desiccation tolerant vascular plants from Southeastern Brazil. *Polish Journal of Environmental Studies*. V.6, p.17-21.
57. MONASTERIO, M. 1986. Adaptive strategies of Espeletia in the Andean desert páramo. In: VUTLLEMIER, F.; MONASTERIO, M. **high Altitude Tropical Biogeography.** Oxford: Oxford University Press. P.47-80.
58. MORRISSON, L. W. 1998. The spatiotemporal dynamics of insular and metapopulations. *Ecology*. v.79, p. 1135-1146.
59. MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.; KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities.

- Nature*. v.403, p. 853-858.
60. OLIVEIRA-FILHO, A. T. & FONTES, M.^ªL. 2001. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in South-eastern Brazil, and the influence of climate. **Biotropica**. (no prelo)
63. PILAR, V. & QUADROS, F. 1997. **Grassland-forest boundaries in Southern Brazil. Coenoses**. V.12, p. 119-126.
64. PNI. 1988. ENCONTRO PARA PREVENÇÃO E COMBATE A INCÊNDIO NO PARQUE NACIONAL DO ITATIAIA, 1. (não publicado).
65. _____. 2001. Clima. <http://www.parquedoitatiaia.com.Br>
66. POREMBSKI, S. & BARTHOLT, W. 2000. **Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions**. New York: Springer-Verlag.
67. POREMBSKI, S. ; BARTHLOTT, W.; DORRSTOCK, S.; BIEDINGER, N. 1994. vegetation of rock outcrops in Guinea: granite inselbergs, sandstone table mountains and ferricretes remarks on species numbers and endemism. **Flora**. v.189, p. 315-326.
68. POREMBSKI, S.; MARTINELLI, G.; ONLEMULLER, R.; BARTHLOT, W. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in Brazilian Atlantic forest. **Diversity and Distributions**. v.4, p. 107-119.
69. POREMBSKI, S.; SZARZYNSKI, J.; MUND, J.P.; BARTHOLT, W. 1996. Biodiversity and vegetation of small-sized inselbergs in a West African rain forest (Tai, Ivory Coast). **Journal of Biogeography**. v.23, p. 47-55.
70. RIBEIRO, K. T. 2000. **Estrutura, dinâmica e biogeografia das ilhas de vegetação rupícola do Planalto do Itatiaia**. Tese (doutorado em ecologia) Universidade Federal do Rio de Janeiro.
71. RICKLEFS, R. & SCHLUTER, D. 1993. **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives**. Chicago: University of Chicago Press.
72. RIZZINI, C.T. 1979. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. São Paulo: EDUSP. v.2.
73. ROSENZWEIG, M.L. 1995. **Species diversity in space and time**. Cambridge: Cambridge University Press.
74. RUNDEL, P.W. 1994. Tropical alpine climates. In: RUNDEL, P.W.; SMITH, A.P., MEINZER, F.C. **Tropical Alpine Environments Plants Form and Function**. Cambridge: Cambridge University Press. P. 21-43.
75. SAFFORD, H. 1999a. Brazilian paramos 1 : an introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. **Journal of Biogeography**. v.26, p. 693-712.
76. _____. 1999b. Brazilian páramos, 2: macro and mesoclimate of the campos de altitude and affinities with high mountain climates of the tropical Andes and Costa Rica. **Journal of Biogeography**. v.26, p.713-737.
77. SCARANO, F.R. 2000. Marginal plants: functional ecology at the Atlantic Forest periphery. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 51 **Anais...** Brasília: EMBRAPA; SBB, 2000. p. 176-182.

78. _____; DUARTE, H.M.; RIBEIRO, K.T.; RODRIGUES, P.J.F.P.; BARCELLOS, E.M.B.; FRANCO, A.; BRULFERT, J.; DELEENS, E.; LÜTTGE, U. 2001. Four sites of contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.345-364.
79. SCHOENER, T.W. 1983. rate of species turnover decreases from lower to higher organisms: a review of the data. **Oikos**, v.41, p. 345-364.
80. SEGADAS-VIANNA, F. & DAU, L. 1965. Ecology of the Itatiaia range, southeastern Brazil, 2: climates and altitudinal climatic zonation. **Arquivos do Museu Nacional**, V.53, p. 31-53.
81. SEHNEM, 1972. Pteridáceas. **Flora ilustrada Catarinense**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues.
82. SEINE, R.; BECKER, V.; POREMBSKI, S.; FOLLMAN, G.; BATHOLOTT, W. 1998. Vegetation of inselbergs in Zimbabwe. **Edinburgh Journal of Botany**, v.55, p. 267-293.
83. SHURE, D.J. & RAGSDALE, H.L. 1977. Patterns of primary succession on granite outcrop surfaces. **Ecology**, v.58, P. 993-1006.
84. SIMBERLOFF, D. 1976. Species turnover and equilibrium island biogeography. **Science**, v. 194, p. 572-578.
85. SMITH, L.B. 1962. Origins of the flora of Southern Brazil. **Contribution for US Natural Herbarium**, v.35, p. 215-249.
86. _____ & AYENSU, E.S. 1976. A revisión of American Velloziaceae. **Smithsonian Contribution for Botany**, V.30, P. 1-172.
87. _____ & DOWNS, R.J. 1977. Tilland sioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica Monograph**, v.14, p. 663-1492.
88. _____ 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica**, V.14, P. 1493-2142.
89. SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1995. **Biometry**, 3.ed. São Francisco: W.H. Freeman.
90. SYLVESTRE, J. 1995. Palinologia das Polypodiáceas sensu lato do Planalto do Itatiaia. **Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v.33, p. 9-73.
91. URSIC, K.; KENKEL, N. C.; LARSON, D.W. 1997. Revegetation dynamics of cliff faces in abandoned limestone quarries. **Journal of Applied Ecology**, v.34, p. 289-303.
92. VAN DER VALK, A.G. 1994. Effects of prolonged flooding on the distribution and biomass of emergent species along a fresh-water wetland coenocline. **Vegetatio**, v.110, p. 185-196.
93. GARDINGEN, P. van & GRACE, J. 1991. Plants and wind. **Advances in Botanical Research**, V.18, p. 191-251.

FIGURAS



Figura 1. Cartão postal com ilustração de plantas chilenas, de autoria da pintora inglesa Marianne North, em viagem à América do Sul em 1884-85. Das espécies presentes, ocorrem no Itatiaia os gêneros *Fuchsia*, *Buddleja*, *Lapinus* e *Drymis*.

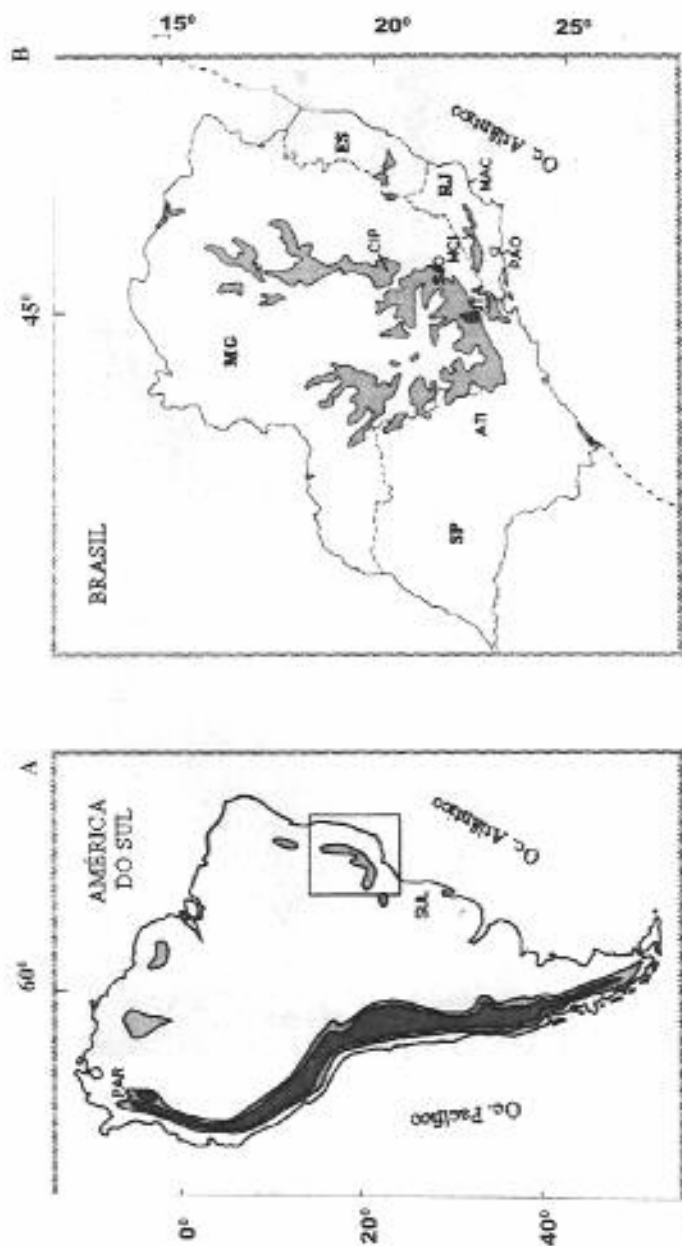


Figura 2. A) Mapa da América do Sul mostrando as áreas acima de 1000m, em cinza claro, e as áreas acima de 2000 m, em cinza mais escuro. Somente nos Andes aparecem as áreas acima de 2000 m devido à escala, mas estas também são encontradas no Escudo das Guianas (norte do Brasil, fronteira com Venezuela e Guianas) e no sudeste do Brasil, como mostra o mapa à direita (B), em que aparecem as Serras do Mar, da Mantiqueira e do Espinhaço. As áreas mais extensas acima de 2000m, que aparecem nesta figura, estão no Maciço do Itatiaia (1) e na Serra do Caparaó (2).

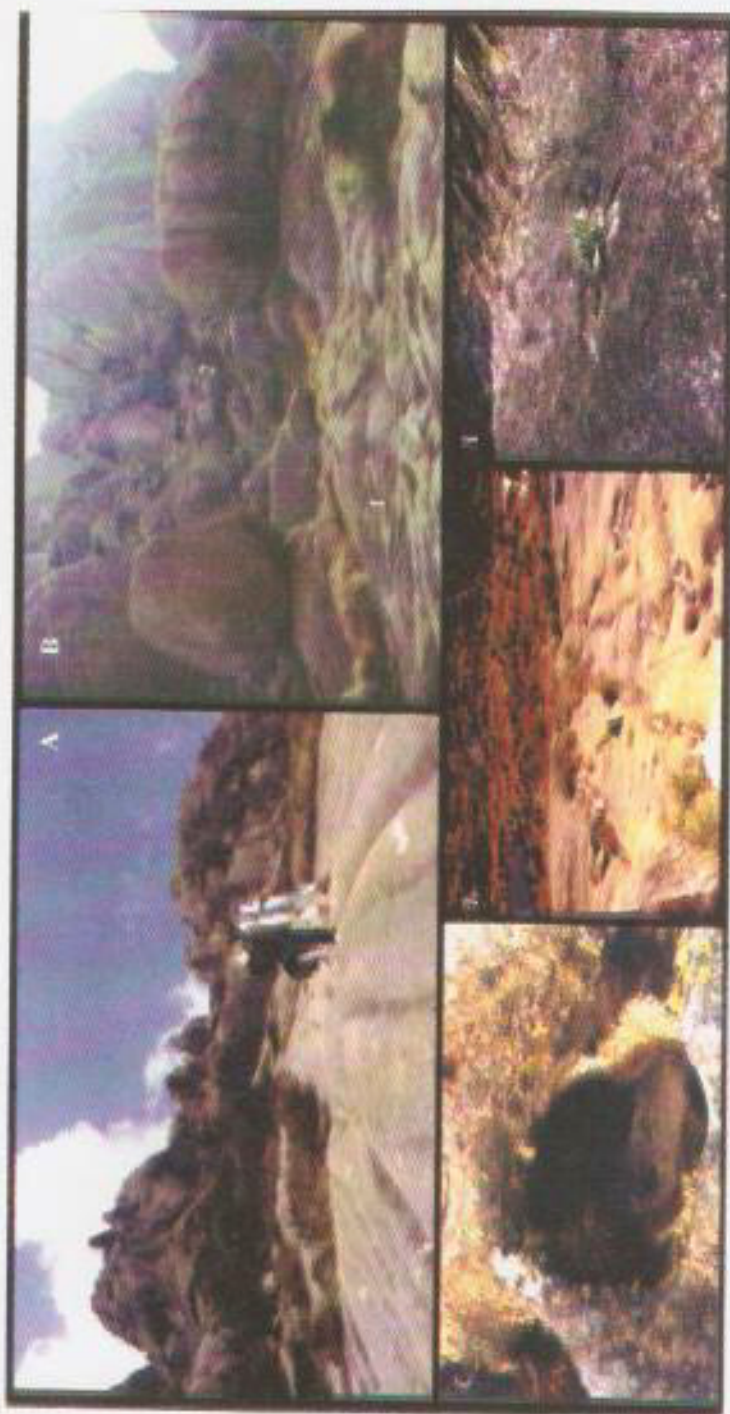


Figura 3. Distribuição da área de estudo: (A) uma vertente das Agulhas Negras, com suas múltiplas caracetas e raras fendas na rocha, formadas por dissolução da rocha; (B) as duas áreas de amostragem chamadas de mesochabitats, sendo uma delas um lapjeado exposto, à frente da foto (1) e a outra um conjunto de blocos de pedra de 3-4 m. de altura, ao pé de uma falésia (2); (C) Os dois grandes blocos de pedra isolados à frente são as Pedras da Miséria e da Tartaruga (ca. 5m altura). As figuras C-E mostram os diversos tipos de microtopografia encontrados; pedrês, caracetas e fissuras (a da foto é especialmente pequena). Superfícies lisas ocorrem em todo lugar mas sustentam poucas plantas vasculares.

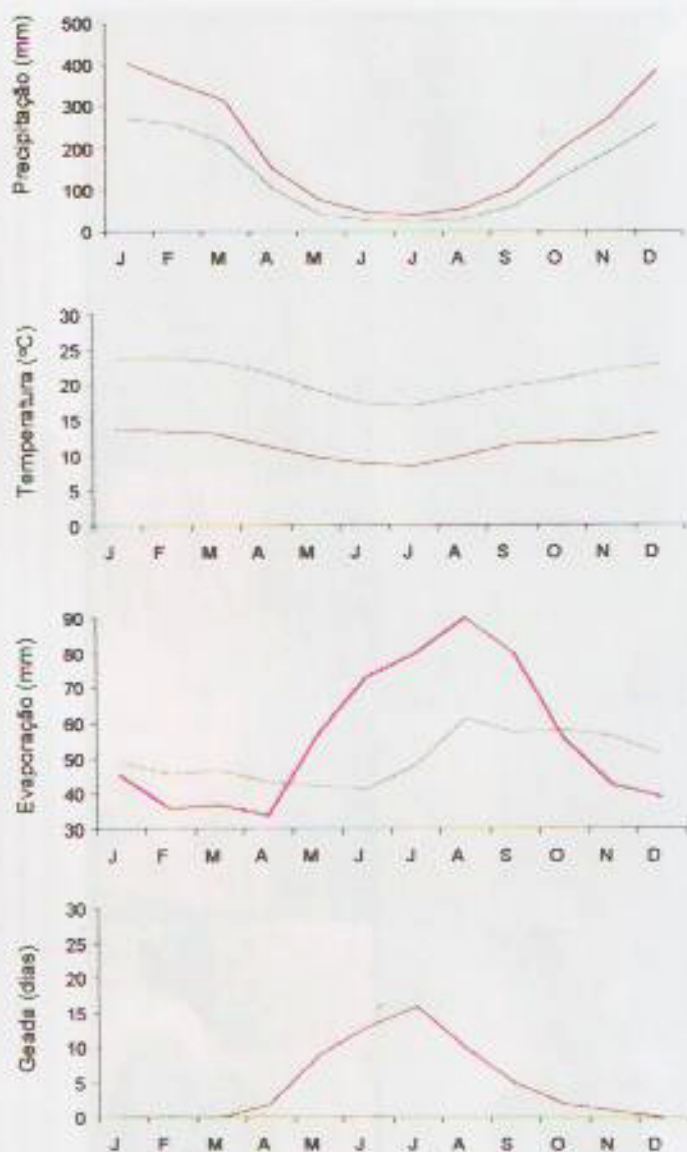


Figura 4. Clima no Maciço do Itatiaia. Dados médios mensais de precipitação, temperatura, evaporação e número de dias de geada em duas altitudes: a 410m (em cinza, série de 1911-42), e a 2199 m (em vermelho, série de 1916-40). Dados publicados por Segadas-Vianna & Dau (1965).

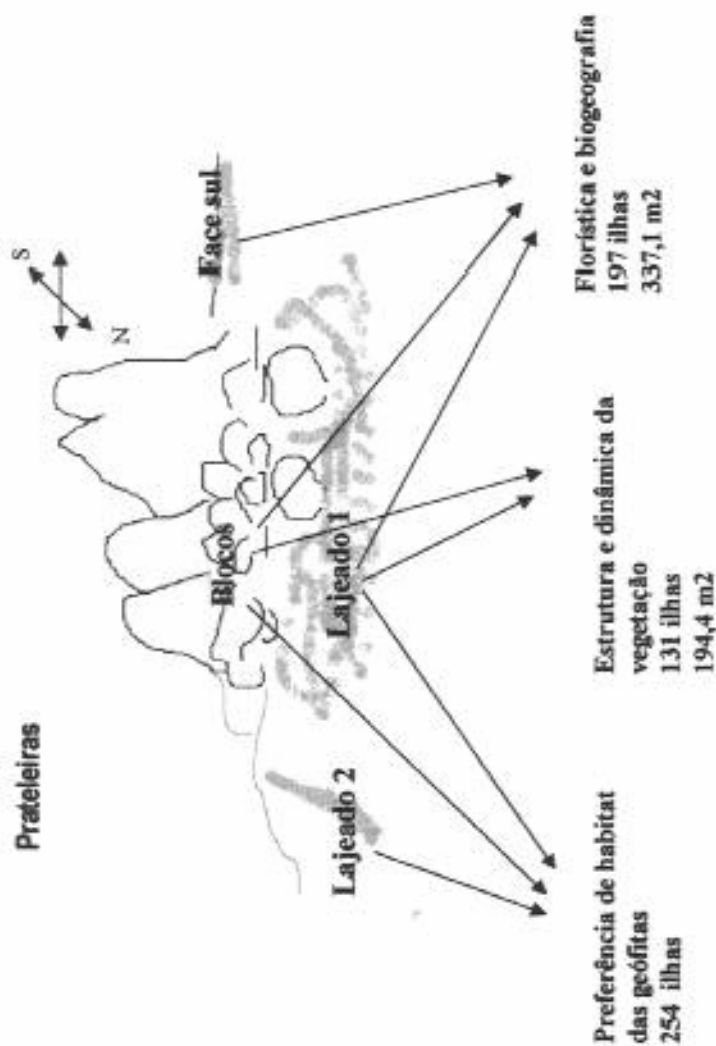


Figura 5. Esquema demonstrativo da amostragem. Cada etapa do estudo considerou um conjunto diferente de ilhas – ver texto para maiores detalhes.

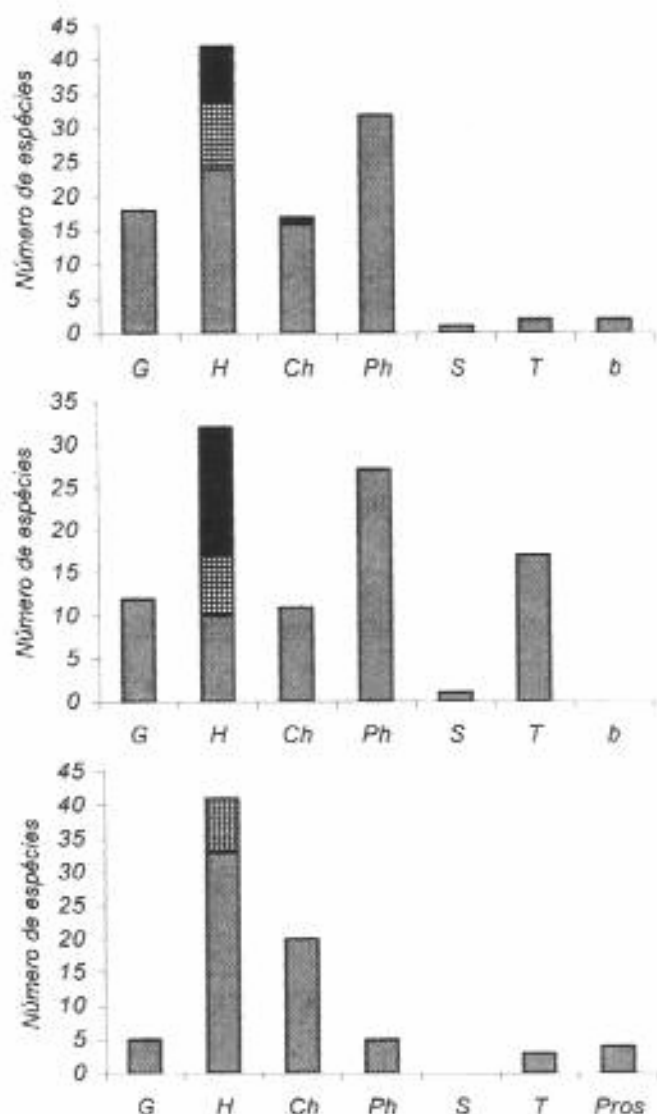


Figura 6. Número de espécies por forma de vida; classificação de Raunkiaer (1934), com modificações de Begon et al. (1986), em três comunidades de plantas rupícolas. A) Planalto do Itatiaia; B) Atibaia; C) Sierra Nevada (páramos). As barras completas indicam o total de espécies por forma de vida; as samambaias estão em preto e as rosetas em quadriculado, dentro das hemicriptófitas. G = geófitas, H = hemicriptófitas, Ch = caméfitas, Ph = fanerófitas, S = suculentas, T = terófitas, b = bambus, Pros = roseta caulescente (pachycaul plants).

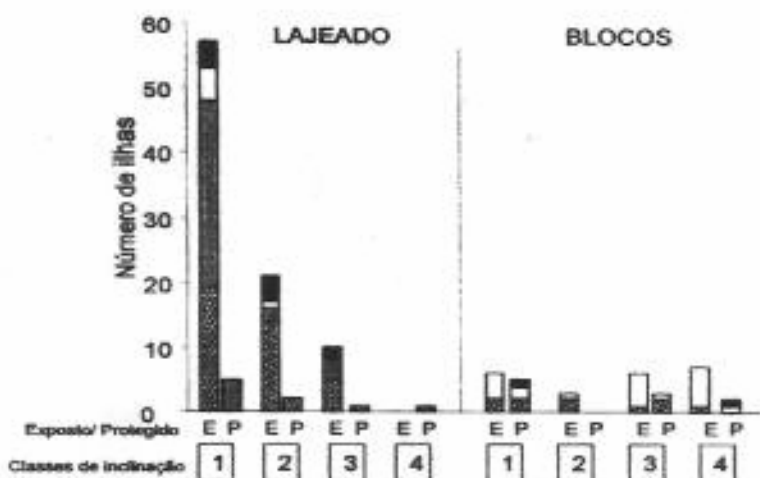


Figura 7. Freqüência das ilhas de vegetação conforme a topografia, tanto no lajeado como na área de blocos de pedra. Cada barra mostra o número total de ilhas em cada condição de declividade: 1 = 0 a 9°; 2 = 10 a 19°; 3 = 20 a 40°; 4 >40°. E = plenamente exposto ao sol; P = protegido por contraforte de pedra. = Canaletas; = Painéis; = Superfícies lisas; = Fissuras.

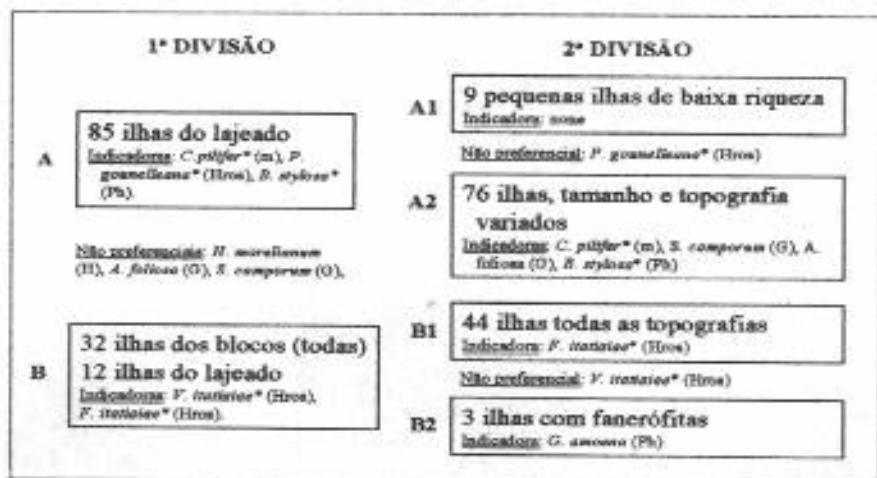


Figura 8. Resultado da análise de TWINSpan com os dados de presença e ausência de espécies em 131 ilhas amostradas. São apresentadas interpretações das ilhas pertencentes aos grupos formados nas duas primeiras divisões, assim como as espécies indicadoras de cada grupo e aquelas que não apresentaram padrões de preferência por qualquer grupo, em cada divisão (espécies não preferenciais). Hros = hemicriptófitas com folhas em roseta; H = hemicriptófitas; Ph = fanerófitas; G = geófitas; m = musgo. Asteriscos indicam as espécies pioneiras.

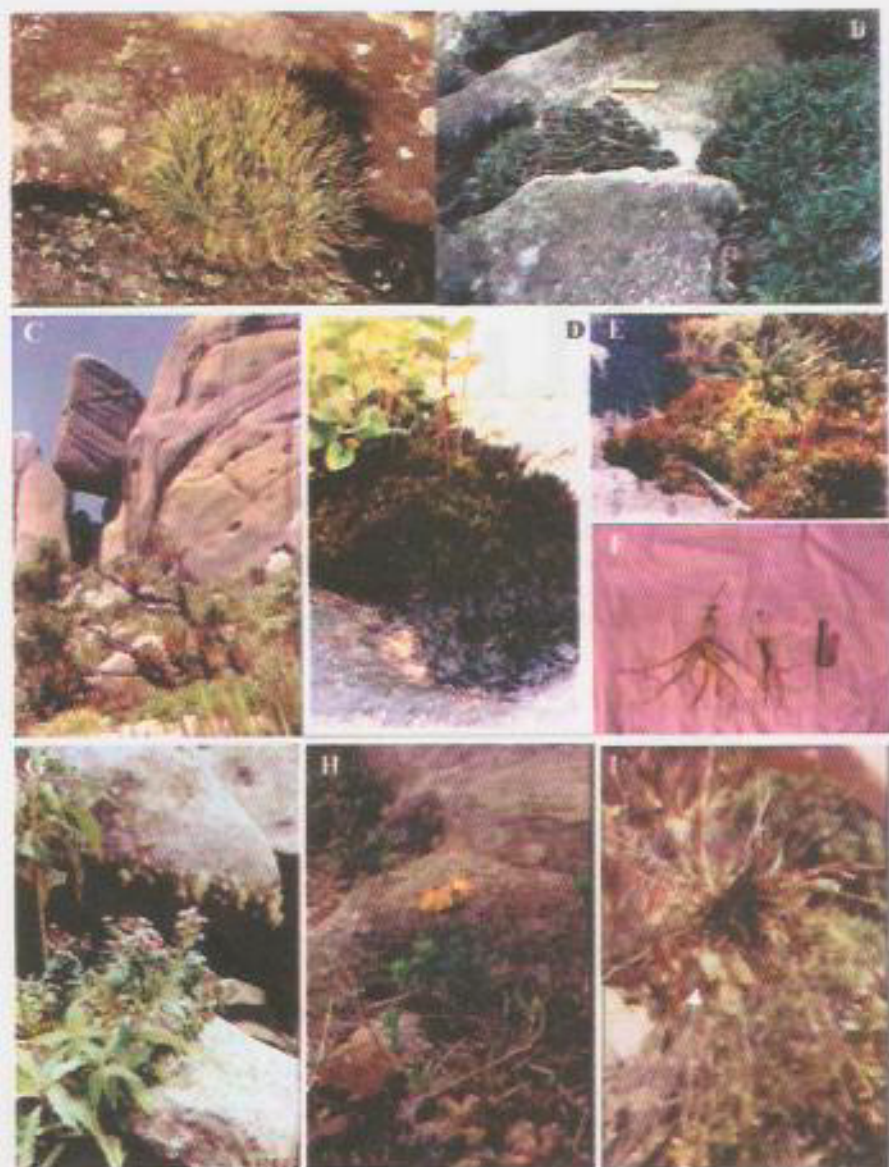


Figura 9. Ilustração das espécies estudadas. A-I) Pioneiras, em ordem: *Fernseea itatiaiae*, *Pleurostima gounelleana* (alcançando outra depressão na rocha por crescimento clonal), *Vriesea itatiaiae* (que também ocorre como epífita, como nesta foto), *Campylopus pilifer* e *Polytrichum commune*, com esporófitos vermelhos; F-G) a geófita *Stevia camporum*, mostrando as grossas raízes de plântulas e um indivíduo adulto; H-I) e partes aéreas e subterrâneas (setas) de indivíduos adultos de *Alstroemeria foliosa*.

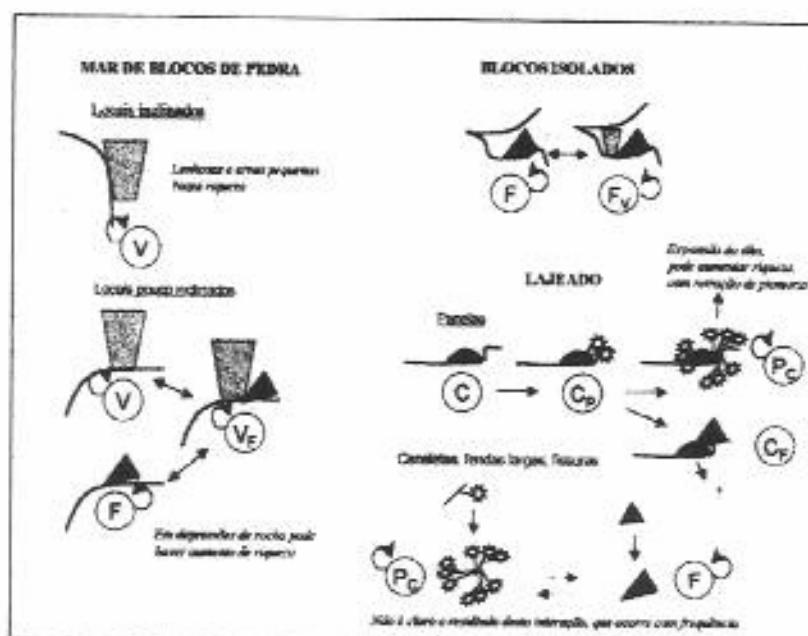


Figura 10. Modelo sobre a estrutura espacial da vegetação rupícola do Itatiaia, com lançamento de algumas hipóteses sobre a sucessão. As letras indicam as espécies: V = *Vriesea itatiaiae*; F = *Fernseea itatiaiae*; C = *Campylopus pilifer*; P = *Pleurostima gounelleana*. Letras menores indicam quando a espécie está associada a outra. Setas circulares indicam casos em que as espécies claramente são capazes de repor a si mesmas e manter a estrutura estável. Setas fortes indicam caminhos muito prováveis.

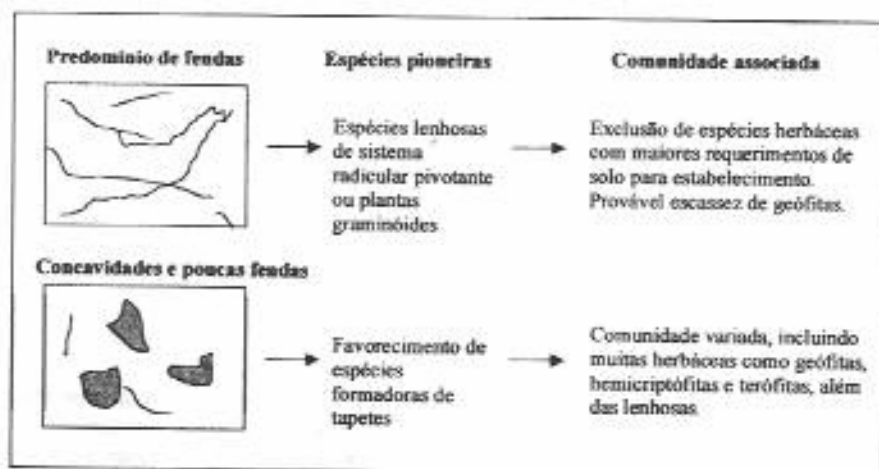


Figura 11. Possível gênese das diferenças encontradas nas comunidades sobre fendas e sobre concavidades onde não há acúmulo de solo na ausência de plantas.

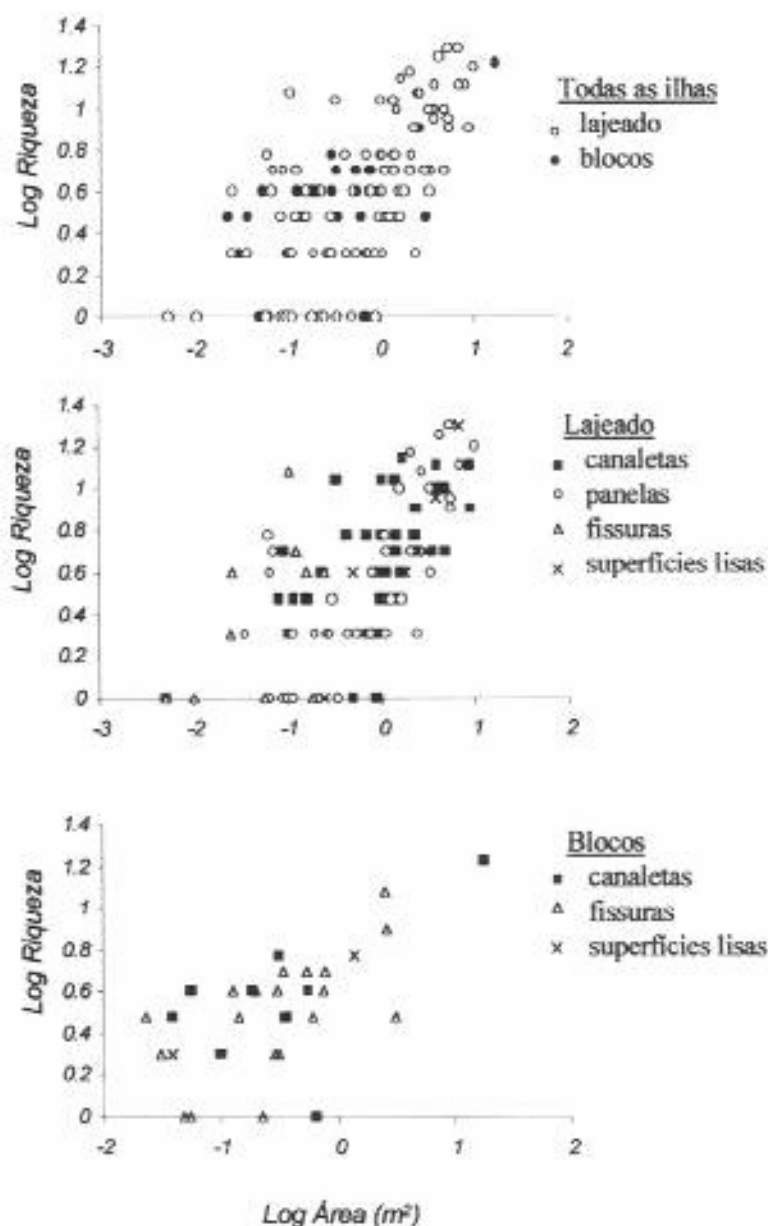


Figura 12. Relações espécie-área (log-log). A) Todas as ilhas juntas, distinguindo-se as ilhas do lajeado e as dos blocos; B e C) ilhas do lajeado e dos blocos, respectivamente, distinguindo-se as microtopografias. As linhas de tendência não foram inseridas, mas os resultados das regressões encontram-se na Tabela 5.

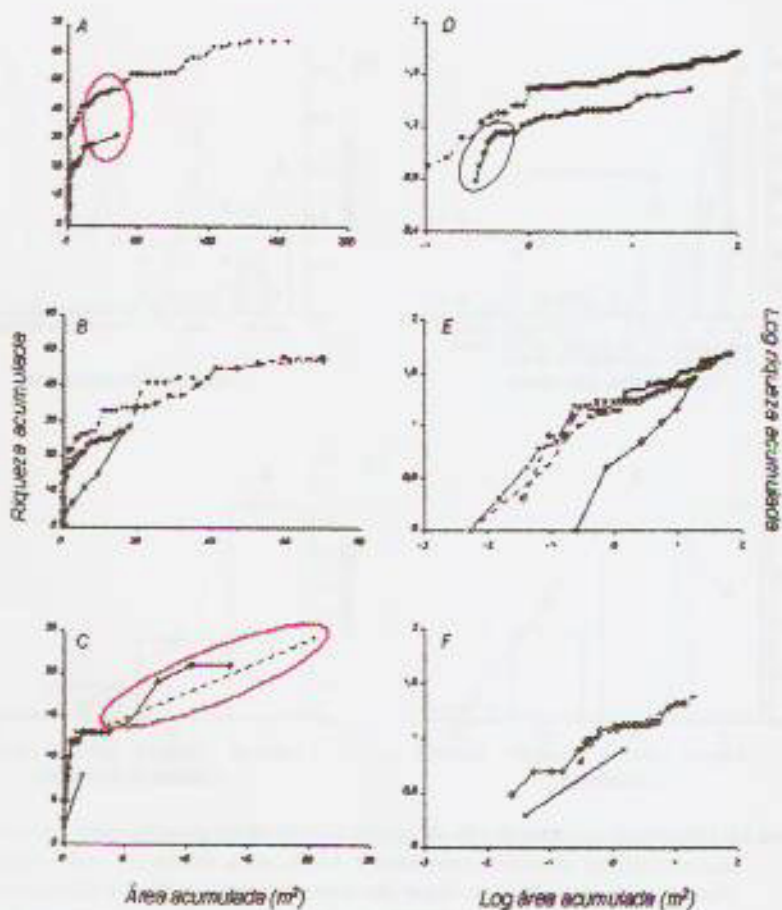


Figura 13. Curvas espécie-área acumulativas, no espaço aritmético (A-C) e logarítmico (D-F). A e D – distinção entre ilhas do lajeado (círculos abertos) e dos blocos (círculos fechados); B e E – distinção entre as microtopografias do lajeado; C e F – distinção entre microtopografias das ilhas sobre os blocos de pedra em área protegida. Painéis (o); canaletas (x); fissuras (∅); superfícies lisas (∅). Linhas vermelhas indicam situações em que houve acúmulos similares de riqueza com somatório de ilhas de diferentes tamanho; a linha verde mostra a situação em que houve rápido incremento de espécies apesar do lento acúmulo de área. Optou-se por ligar os pontos em prol da clareza do gráfico, ao invés de inserir linhas de tendência (regressão), cujos parâmetros encontram-se na Tabela 5.

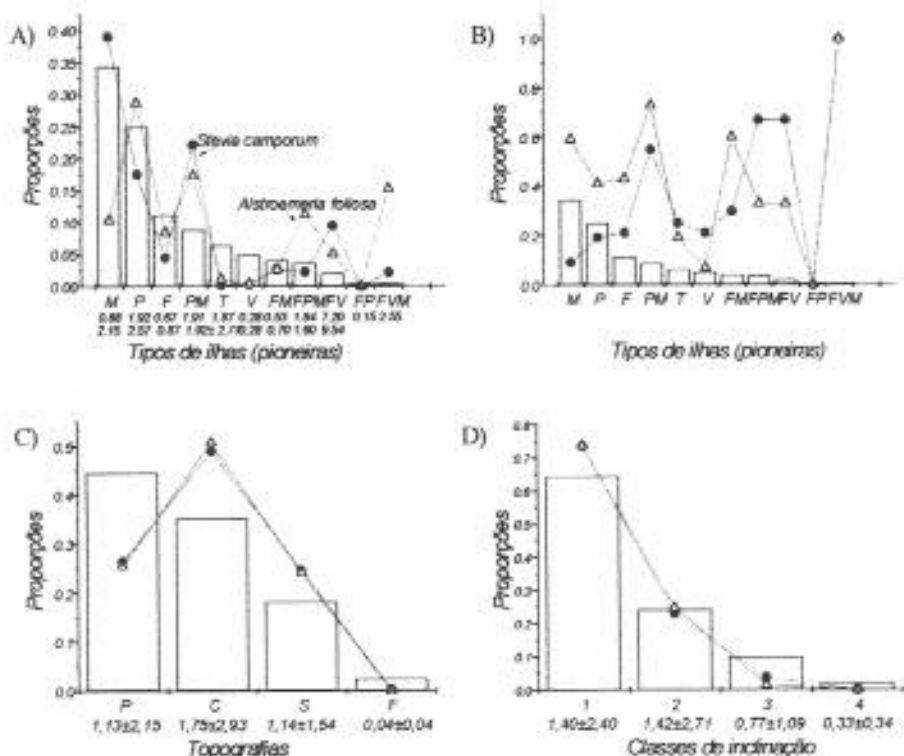


Figura 14. Frequência dos tipos de ilha de acordo com as várias classificações, e proporção das populações de *Stevia camporum* e *Astrocmeria foliosa* em cada categoria. Abaixo das barras de cada classe são apresentadas as médias \pm desvios-padrão das áreas das ilhas que as compõem. A) Ilhas classificadas conforme a cobertura relativa das espécies pioneiras e proporção dos rametes de cada geófito; B) Ilhas classificadas conforme a cobertura relativa das espécies pioneiras e proporção ocupada por cada geófito (presença e ausência), onde M = musgos; P = *Pleurostima gounelleana*; F = *Fernseca itatiaiae*; V = *Vriesca itatiaiae* e T = solo nu. C) Ilhas classificadas conforme tipos de topografia e proporção dos rametes de cada geófito nas categorias, onde P = painéis; C = canais de drenagem; S = superfícies sem depressões; F = fissuras. D) Ilhas classificadas conforme a inclinação e proporção dos rametes de cada geófito nas categorias, onde: 1 = 0 a 10°, 2 = 11 a 30°, 3 = 31 a 60° e 4 = acima de 60°.

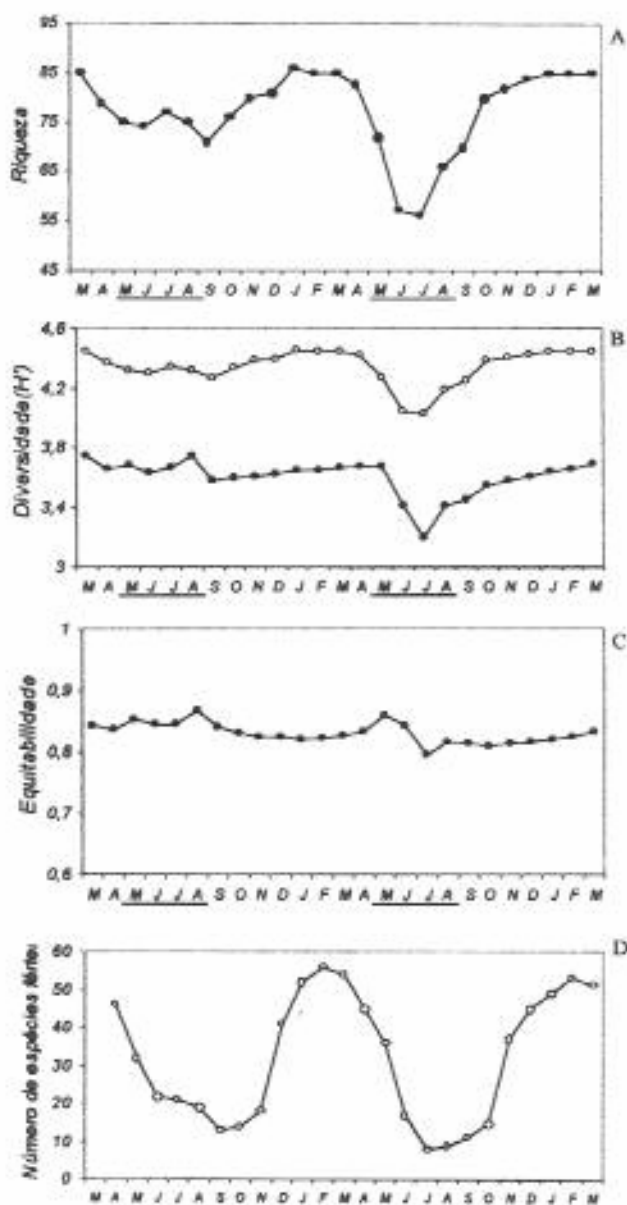


Figura 15. Variação mensal das comunidades encontradas em 132 ilhas de vegetação sobre rocha, entre março de 1999 e março de 2001, quanto a: A) Riqueza de espécies; B) Diversidade de acordo com índice de Shannon (H'); C) Equitabilidade (H'/H_{max}) e D) Número de espécies floridas (neste último caso não consta o mês de março de 1999, pois as espécies férteis ainda não estavam sendo contadas). Meses sublinhados são inverno.

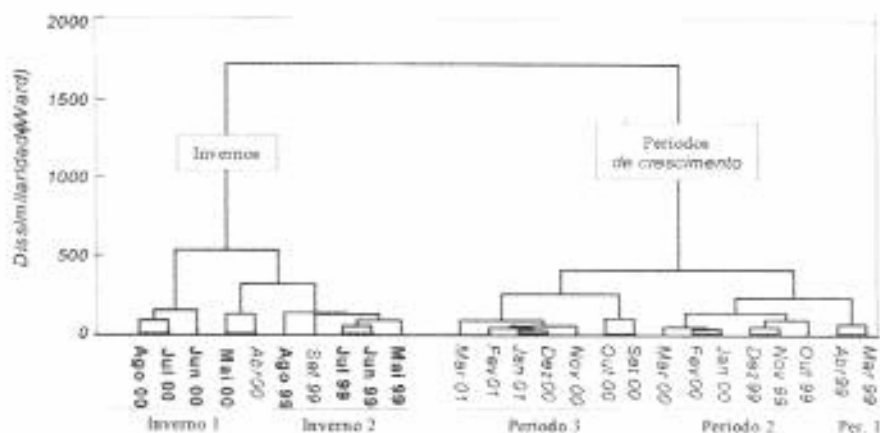


Figura 16. Análise de agrupamento das comunidades encontradas a cada mês nas ilhas de vegetação sobre rocha, entre março de 1999 e março de 2001. Utilizou-se o índice de similaridade 'City-block' e o método de Ward para agrupamento. Os meses de maio a agosto, grafados em negrito, correspondem à época mais fria e mais seca do ano, de acordo com a série histórica.

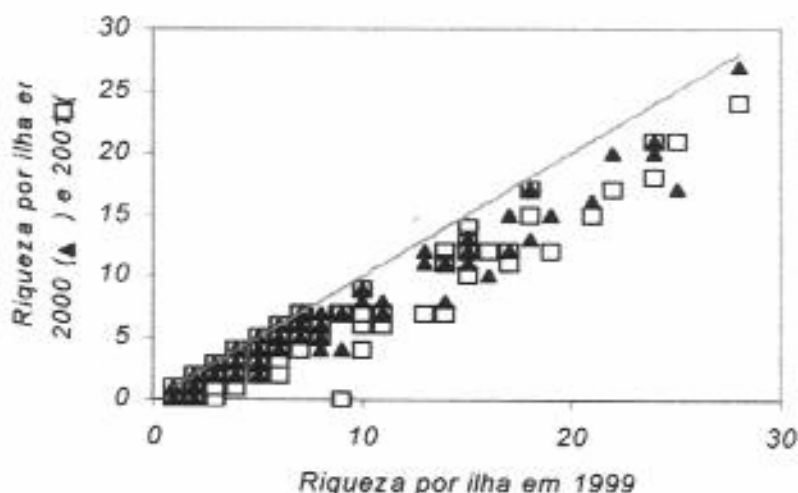


Figura 17. Riqueza de espécies por ilha em 2000 (triângulos) e em 2001 (quadrados), em relação à riqueza das mesmas ilhas em 1999. A linha representa os casos em que não há variação na riqueza. Abaixo dela estão as ilhas em que houve redução de riqueza ao longo do tempo.

TABELAS

Tabela 1. Listagem das espécies amostradas em afloramentos rochosos do Planalto do Itatiaia. Padrões de distribuição geográfica: E = endêmica ao Planalto do Itatiaia e cumes próximos; SE = ocorrência no sudeste do Brasil; SE+S = sudeste e sul do Brasil; SE+NE = sudeste e nordeste do Brasil; B = ampla distribuição no Brasil; A = ocorrência em outros países tropicais da América do Sul ou das Américas; C = Cosmopolita; ConeS = ocorrendo fora do Brasil apenas em países do Cone Sul (Argentina, Uruguai e/ou Paraguai); CO = ocorrendo também no centro-oeste brasileiro (Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e/ou Goiás). R indica que a espécie está restrita a montanhas, pelo menos quando nos trópicos, podendo ocorrer em altitudes decrescentes em maiores latitudes (RS, Argentina, Uruguai). As seguintes informações também foram incluídas: (A) espécies encontradas em amostragem intensiva na face norte do Maciço das Prateleiras; (B) espécies encontradas em amostragem pontual na face sul do Maciço das Prateleiras. Disjunções Andes/Sudeste do Brasil: ¹ ao nível de gênero; ² ao nível de espécie. Formas de vida: G = geófito; H = hemicriptófito graminóide; Hros = hemicriptófito com folhas em roseta; Ch = caméfito; Ph = fanerófito; Th = terófito; S = suculentas; e b = bambus. Casos de distribuições geográficas estabelecidas diretamente a partir de dados de herbário são indicados por asterisco.

Espécies	Forma de vida	A	B	Distribuição Geográfica	Fonte
ANGIOSPERMAS					
Astroseriaceae					
<i>Astroseria foliosa</i> Mart.	G	*	*	SE, R	Assis (2001)
Amaryllidaceae					
<i>Hippeastrum morchianum</i> Lam.	G	*	*	SE, R	J. Dutilh (com. pess.)
Apiaceae					
<i>Eryngium eurycephalum</i> Malme	Hros		*	SE+NE, R	*
Aquifoliaceae					
<i>Ilex amara</i> (Vell.) Loes (complexo de espécies)	Ph		*	B	*
Asteraceae					
<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC	Ch	*	*	A	Barroso (1957)
<i>Baccharis glaziovii</i> Baker	Ph		*	SE, R	*
<i>Baccharis lateralis</i> Baker	Ph	*	*	SE+S, R	Barroso (1957)
<i>Baccharis stylosa</i> Gardn.	Ph	*	*	SE+S, R	Barroso (1957)
<i>Baccharis uncinella</i> DC.	Ph	*	*	SE+S, R	*
<i>Chitolaena capitata</i> (Baker) Freire	Ph	*	*	SE+S, R	Freire (1993)
<i>Eupatorium alpestre</i> Gardn.	Ph	*	*	SE+S, R	Cabrera & Klein (1989)
<i>Gnaphalium pennsylvanicum</i> (Will.) Cabrera	Hros		*	C	W3 Tropicos ¹
<i>Senecio argyrotichus</i> Druce	Ph		*	E	Barroso (1957)
<i>Stevia camporum</i> Baker	G	*	*	SE, R	Barroso (1957)
<i>Symphopappus itatayensis</i> (Hieron.) King & Robyns	Ph	*	*	SE+S	Cabrera & Klein (1989)
<i>Verbena glabrata</i> Hook. & Arn.	Ph	*	*	B	Barroso (1957)

¹ W3 tropicos é o nome do sistema de informações on-line sobre espécies vasculares tropicais do Missouri Botanical Garden (www.mobot.org).

Tabela 1 (continuação)

Espécies	Forma de vida	A	B	Distribuição Geográfica	Fonte
Begoniaceae					
<i>Begonia lanziakii</i> Brade	G	•	•	E	Brade (1959-61)
Brumeliaceae					
<i>Fernsea itatiaiae</i> (Wawra) Baker	Hrs	•	•	E	Smith & Downs (1979)
<i>Vriesea itatiaiae</i> Wawra	Hrs	•	•	SE, R	Smith & Downs (1977)
Cactaceae					
<i>Schlumbergera microphaerica</i> (K.Schum.) Hoevel (= <i>S. obtusangula</i>)	S	•		SE, R	Hunt (1968)
Campanulaceae					
<i>Lobelia camporum</i> Pohl.	Ch	•		SE+S, R	Trinta & Santos (1989)
<i>Siphocampylus westinianus</i> (Billb.) Pohl	G	•	•	SE, R	*
<i>Siphocampylus longepedunculatus</i> Pohl	Ch (liana)		•	SE+S	Trinta & Santos (1989)
Caryophyllaceae					
<i>Arenaria lanuginosa</i> Rohrb.	Ch	•		A, R ²	Duke (1961)
<i>Paronychia chilensis</i> DC.	Ch	•		A, R ²	Duke (1961)
Camoniaceae					
<i>Weinmannia humilis</i> Engler	Ph	•	•	SE+S, R	Caucasus & Smith (1971)
Cyperaceae					
<i>Rhynchospora cf. psillae</i> Kuek	H	•	•		
<i>Machaerina ensifolia</i> (Boeck) T. Koyama (= <i>Cladium ensifolium</i> Benth.)	H	•	•	SE, R	Brade (1956)
<i>Lagenocarpus cf. triquetrus</i> (Boeck)	H	•	•		
<i>Carex aff. fasciata</i> d'Urv.	H		•		
<i>Carex</i> sp.	H	•			
<i>Cyperaceae</i> sp. 1	H	•			
Dioscoreaceae					
<i>Dioscorea perdicum</i> Taubert	G	•	•	SE+NE	G. Pedralli (com. pess.)
<i>Dioscorea demourea</i> R. Knuth	G	•		A	G. Pedralli (com. pess.)
Ericaceae					
<i>Guyassucia amoena</i> Cham.	Ph	•	•	SE, R	Luteyn (1995)
<i>Gaultheria serrata</i> (Vell.) Sloumer ex. K. Gouvêa	Ph		•	SE+S, R	Luteyn (1995)
Eriocaulaceae					
<i>Leiothrix pseudotortilis</i> Ruhl.	Hrs	•		E	Brade (1956)
<i>Leiothrix beckii</i> (Soyuz.) Ruhl.	Hrs	•	•	E	Brade (1956)
<i>Paepalanthus itatiaensis</i> Ruhl.	Hrs		•	E	Brade (1956)
Euphorbiaceae					
<i>Croton migrans</i> Cassr	Ph	•	•	SE+ S, R	Smith et al.

Tabela 1 (continuação)

Espécies	Forma de vida	A	B	Distribuição Geográfica	Fonte
Gesneriaceae					
<i>Siringia gigantiifolia</i> Chautems	Ch	•		SE, R	*
Iridaceae					
<i>Sphagnetisma sellowiana</i> Klatt.	G	•	•	SE+S, R	*
<i>Sisyrinchium</i> sp.	H	•	•		
<i>Trimeria</i> sp.	G	•			
Iridaceae sp. 1	H	•			
Juncaceae					
<i>Juncus microcephalus</i> Kunth	G	•		A, R ¹	Balslev (1996)
Lamiaceae					
<i>Salvia itatiaensis</i> Dusén	Ph	•	•	E	Pereira (1957)
<i>Lepeschinia apocyna</i> (St. Hil.) Epling	Ph	•	•	SE, R (†)	Pereira (1957)
Lentibulariaceae					
<i>Utricularia reniformis</i> St. Hil.	G	•		SE+S, R	Taylor (1989)
<i>Utricularia subulata</i> L.	T	•		C	Taylor (1989)
Melastomataceae					
<i>Tibouchina hospita</i> Cogn.	Ph	•	•	SE+S, R	Brade (1956)
<i>Leandra sulfurea</i> (Naud.) Cogn.	Ph	•	•	SE, R	Brade (1956)
<i>Chaetotoma glaziovii</i> Cogn.	Ch	•		SE, R	*
<i>Tibouchina</i> sp.	Ph	•	•		
Melastomataceae sp. 1	Ph	•			
Melastomataceae sp. 2	Ph		•		
Myrsinaceae					
<i>Myrsine garbneriana</i> A. DC	Ph	•	•	SE+S, R	*
Myrtaceae					
Myrtaceae sp. 1	Ph		•		
Myrtaceae sp. 2	Ph		•		
Onagraceae					
<i>Fuchsia regia</i> subsp. <i>regia</i>	Ch	•	•	SE, R	Grillo & Giulietti (1998)
Orquidaceae					
<i>Prescottia montana</i>	G	•		SE, R	*
<i>Habenaria roffiana</i> Schledner	G	•		SE, R	*
<i>Palatia itatayae</i> Schlechter	G	•		SE, R	*
<i>Habenaria montevidensis</i> Sprangell forma <i>parviflora</i> (lindl.) Pabst	G	•		SE	*
Oxalidaceae					
<i>Oxalis rupestris</i> St. Hil.	G	•		SE+S, R	Lourteig (1983)
Piperaceae					
<i>Peperomia galioides</i> HBK.	Ch	•	•	C	Yuncker (1974)

Tabela 1 (continuação)

Espécies	Forma de vida	A	B	Distribuição Geográfica	Fonte
Poaceae					
<i>Chusquea heterophylla</i> Nees	b		•	SE, R	Clark (1992)
<i>Chusquea microphylla</i> (Döll) L.G. Clark	b	•	•	E	Clark (1992)
<i>Agrostis longiberbis</i> Hackel	T	•	•	SE+S, R	Smith <i>et al.</i> (1982)
<i>Agrostis aff. lenis</i> B.R. Arill. & Izag.	H	•			
<i>Agrostis lenis</i> B.R. Arill. & Izag.	H	•	•	SE+S	Longhi-Wagner (2001)
<i>Andropogon macrochrys</i>	H	•		SE+CB/cones	Longhi-Wagner (2001)
<i>Axonopus siccus</i> (Nees.) Kuhlth.	H	•	•	SE/ cone S	Longhi-Wagner (2001)
<i>Briza calathica</i> (Trin.) Hack.	H	•	•	SE+CB/coneS	Longhi-Wagner (2001)
<i>Briza itatiaiae</i> Elean	H	•	•	E	Longhi-Wagner (2001)
<i>Cortaderia modesta</i> (Döll) Hack.	H		•	SE, R	*
<i>Danthonia montana</i> Döll	H	•		SE+S, R	Longhi-Wagner (2001)
<i>Danthonia</i> sp.n.	H	•	•		
<i>Panicum</i> sp.	H	•	•		
<i>Paspalum polyphyllum</i> Nees ex. Trin.	H	•	•	SE+CB+coneS	Longhi-Wagner (2001)
Poaceae n. ident. 1	H		•		
Poaceae n. ident. 2	H	•			
Poaceae n. ident. 3	H	•	•		
Polygalaceae					
<i>Polygala campestris</i> Gardner	Ch	•	•	SE+S	Marques (1997)
<i>Polygala pulchella</i> St. H. et Marques	Ch	•		SE+S, R	Marques (1988)
Polygonaceae					
<i>Rumex acetosella</i> L.	T	•		C,R	Brandbyge (1989)
Protaceae					
<i>Roupala impressinervis</i> Mez	Ph		•	SE, R	*
Ranaceae					
<i>Ranunc. sp.</i>	Ph		•		
Rubiaceae					
<i>Reibunium indicorum</i> (Cham. et Schödl.) Ehrend.	Ch	•		A, R	Gomes (1996)
<i>Reibunium hypocarpium</i> (L.) Hamd.	Ch	•	•	SE+CO	•
<i>Coccocypselum lymnae-amishii</i> Standley	Ch	•	•	B, R	•
Rubiaceae n. ident. 1	Ch	•			
Saxifragaceae					
<i>Escallonia</i> sp.	Ph		•		

Tabela 1 (continuação)

Espécies	Forma de vida	A	B	Distribuição Geográfica	Fonte
Scrophulariaceae					
<i>Esterhuysia citrinorum</i> Barring. & Schreb.	Ph		•	SE, R	Moura & Alves (1999)
Solanaceae					
<i>Solanum cf. macrodonum</i> Bitt.	G	•	•	A ⁵	Edmonds (1972)
Symplocaceae					
<i>Symplocos itatiaiae</i> Waw.	Ph		•	SE+S, R	Oechliani (1975)
Velloziaceae					
<i>Pleurastima gonolobea</i> (Bonav.) Men.	Hrcs	•	•	E	Smith & Ayensu (1976)
Violaceae					
<i>Viola ulcans</i> W. Becker	Ch	•		E	Brade (1956)
Xyridaceae					
<i>Xyris fissa</i> Nilsson	H	•		SE, R	Brade (1956)
<i>Xyris wawra</i> Heimerl	H	•		E	Brade (1956)
Famílias não determinadas					
Indeterminada 1	Ch	•			
Indeterminada 2	Ph	•	•		
Indeterminada 3	Ph		•		
Indeterminada 4	Ph		•		
PTERIDÓFITAS					
Asplenaceae					
<i>Asplenium serris</i> Langsd. et Fisch	H	•		A	Sylvestre (2001)
Dryopteridaceae					
<i>Elaphoglossum geyanum</i> (Fee) M.	H	•	•	A, R ¹⁰	Brade (1956)
Grammitidaceae					
<i>Melipomene</i> sp.	H	•	•		
Polypodiaceae					
<i>Polypodium catharinae</i> Langsd. et Fisch	H	•		A	Hansen (1990)
<i>Polypodium pleopeltidis</i> Fée	H	•		SE+S+CO	Schneem (1970)
<i>Polypodium hirsutissimum</i> Raddi	H	•		SE+S+ Cone S	Schneem (1970)
Pteridaceae					
<i>Doryopteris itatiaensis</i> (Fée) Christ	H	•	•	SE, R	Schneem (1972)
<i>Doryopteris fisci</i> Brade	H	•		E	Sylvestre (1995)
Selaginellaceae					
<i>Selaginella itatiaensis</i>	Ch	•		SE+S, R	Brade (1956)

Tabela 2. Número absoluto e frequência relativa de espécies em cada categoria de distribuição geográfica. G: distribuição em diversos habitats dentro da área de ocorrência; R: restrição a ambientes montanhosos, quando nos trópicos, podendo ocupar outros habitats em altas latitudes. Os padrões de distribuição geográfica foram levantados para as 86 espécies determinadas até o nível específico, dentro do conjunto de 114 morfo-espécies amostradas.

Categories	Número de espécies	%
Endemismo restrito	13	15,1
Sudeste	24	27,9
R	23	
G	1	
Sudeste e Sul	23	26,7
R	19	
G	4	
Sub-total	60	69,8
Combinações de SE, S, CO, Cone sul da Am.S.	7	8,1
Sudeste e Nordeste	2	2,3
Brasil/ Américas	13	15,1
R	6	
G	7	
Cosmopolita	4	4,7
Total geral	86	

Tabela 3. Caracterização das ilhas de vegetação de acordo com área, riqueza, profundidade e umidade dos solos, distinguindo-se os dois mesohabitats estudados: o lajeado plenamente exposto ao vento, e a área coberta por grandes blocos de pedra, mais protegida dos ventos e mais úmida. São apresentados os valores totais, médias e desvios-padrão.

	Lajeado	Blocos	Total
Nº ilhas	97	32	131
Área total	159,02	35,41	194,42
Área (média ± dp)	1,62 ± 2,17	1,11 ± 3,20	1,50 ± 2,46
Riqueza total	64	31	75
Riqueza (média ± dp)	5,41 ± 4,46	4,03 ± 3,25	5,07 ± 4,22
Razão riqueza/área	0,40	0,88	0,38
Umidade do solo (média ± dp)	2,07 ± 1,54	1,53 ± 0,88	1,95 ± 1,43
Profundidade do solo (média ± dp)	9,98 ± 5,17	6,06 ± 5,30	9,03 ± 5,45

Tabela 4. Frequência absoluta e porcentagem de ocorrência das espécies nas ilhas de vegetação sobre rocha, nos dois mesohabitats: o lajeado plenamente exposto ao vento e a e área dos blocos mais protegida, enfatizando quais espécies foram encontradas exclusivamente em cada um dos mesohabitats e quais ocorrem em ambos. Asteriscos indicam as espécies pioneiras. Abreviações das formas de vida de acordo com Tabela 1.

Espécies	Famílias	Forma de Vida	Frequência		%		
			Lajeado	Blocos	Lajeado	Blocos	Total
Exclusivas do Lajeado (n=44)							
<i>Campylopus pilifer*</i>	Dieraniaceae	musgo	70	0	54,26	0	54,26
<i>Pleurostima gounelleana*</i>	Velloziaceae	H (r)	55	0	42,64	0	42,64
<i>Baccharis stylosa*</i>	Asteraceae	Ph	33	0	25,58	0	25,58
<i>Axonopus siccus</i>	Poaceae	H	26	0	20,16	0	20,16
<i>Doryopteris itatiaiae</i>	Pteridaceae	H	23	0	17,83	0	17,83
<i>Dioscorea perdicum</i>	Dioscoreaceae	G	21	0	16,28	0	16,28
<i>Xyris ieres</i>	Xyridaceae	H	21	0	16,28	0	16,28
<i>Danthonia sp.</i>	Poaceae	H	13	0	10,08	0	10,08
<i>Habenaria rolfeana</i>	Orchidaceae	G	12	0	9,30	0	9,30
<i>Agrostis longiberbis</i>	Poaceae	T	10	0	7,75	0	7,75
<i>Rhynchospora cf. uniflora</i>	Cyperaceae	H	8	0	6,20	0	6,20
<i>Lagenocarpus cf. triquetus</i>	Cyperaceae	H	7	0	5,43	0	5,43
<i>Oxalis rupestris</i>	Oxalidaceae	G	7	0	5,43	0	5,43
<i>Paspalum polyphyllum</i>	Poaceae	H	7	0	5,43	0	5,43
<i>Chaetostoma glaziovii</i>	Melastomataceae	Ch	6	0	4,65	0	4,65
<i>Coccocypselum lyman-smithii</i>	Rubiaceae	Ch	6	0	4,65	0	4,65
<i>Prescottia Montana</i>	Orchidaceae	G	6	0	4,65	0	4,65
<i>Rebunium indecorum</i>	Rubiaceae	Ch	5	0	3,88	0	3,88
<i>Sisyrinchium sp.</i>	Iridaceae	H	5	0	3,88	0	3,88
<i>Agrostis aff. lewis</i>	Poaceae	H	4	0	3,10	0	3,10
<i>Cyperaceae sp.</i>	Cyperaceae	H	4	0	3,10	0	3,10
<i>Leiothrix pseudotortilis</i>	Eriocaulaceae	H (r)	4	0	3,10	0	3,10
<i>Siphocampylus westinianus</i>	Campanulaceae	G	4	0	3,10	0	3,10
<i>Viola ulcra</i>	Violaceae	Ch	4	0	3,10	0	3,10
<i>Danthonia montana</i>	Poaceae	H	3	0	2,33	0	2,33
<i>Juncus microcephalus</i>	Juncaceae	H	3	0	2,33	0	2,33
<i>Panicum sp.</i>	Poaceae	H	3	0	2,33	0	2,33
<i>Polygala pulchella</i>	Polygalaceae	Ch	3	0	2,33	0	2,33
<i>Symphopappus itatiaensis</i>	Asteraceae	Ph	3	0	2,33	0	2,33

Tabela 4 (continuação)

<i>Agrostis lenis</i>	Poaceae	H	2	0	1,55	0	1,55
<i>Chusquea microphylla</i>	Poaceae	b	2	0	1,55	0	1,55
<i>Habernaria montevidensis</i>	Orchidaceae	G	2	0	1,55	0	1,55
<i>Polygala campestris</i>	Polygalaceae	Ch	2	0	1,55	0	1,55
<i>Andropogon macrothrix</i>	Poaceae	H	1	0	0,78	0	0,78
<i>Begonia lanziakii</i>	Begoniaceae	G	1	0	0,78	0	0,78
Iridaceae 1	Iridaceae	H	1	0	0,78	0	0,78
Poaceae 28	Poaceae	H	1	0	0,78	0	0,78
<i>Machaerina ensifolia</i>	Cyperaceae	H	1	0	0,78	0	0,78
<i>Leandra sulfurea</i>	Melastomataceae	Ph	1	0	0,78	0	0,78
<i>Leiothrix beckii</i>	Eriocaulaceae	H(r)	1	0	0,78	0	0,78
<i>Selaginella tenuissima</i>	Selaginellaceae	Ch	1	0	0,78	0	0,78
<i>Tibouchina</i> sp.	Melastomataceae	Ph	1	0	0,78	0	0,78
<i>Trimesia</i> sp.	Iridaceae	G	1	0	0,78	0	0,78
<i>Xyris</i> sp.	Xyridaceae	H	1	0	0,78	0	0,78

Nos dois mesohabitats (n=21)

<i>Stevia camporum</i>	Asteraceae	G	55	12	42,64	9,30	51,94
<i>Alstroemeria foliosa</i>	Alstroemeriaceae	G	41	12	31,78	9,30	41,09
<i>Hippeastrum moreletianum</i>	Amaryllidaceae	G	27	8	20,93	6,20	27,13
<i>Sphenostigma sellowiana</i>	Iridaceae	G	17	1	13,18	0,78	13,95
<i>Fernseea itatiaiae*</i>	Bromeliaceae	H(r)	14	19	10,85	14,73	25,58
<i>Briza calotheca</i>	Poaceae	H	8	1	6,20	0,78	6,98
<i>Eupatorium alpestre</i>	Asteraceae	Ph	6	1	4,65	0,78	5,43
<i>Melpomene</i> sp.	Grammitidaceae	H	6	2	4,65	1,55	6,20
<i>Rubianum hypocarpium</i>	Rubiaceae	Ch	5	2	3,88	1,55	5,43
<i>Achyrocline satureoides</i>	Asteraceae	Ch	4	3	3,10	2,33	5,43
<i>Peperomia galioides</i>	Piperaceae	Ch	4	4	3,10	3,10	6,20
<i>Dioscorea demoureae</i>	Dioscoreaceae	G	3	1	2,33	0,78	3,10
<i>Myrsine gardneriana</i>	Myrsinaceae	Ph	2	1	1,55	0,78	2,33
<i>Briza itatiaiae</i>	Poaceae	H	2	2	1,55	1,55	3,10
<i>Gaylussacia amoena</i>	Ericaceae	Ph	2	2	1,55	1,55	3,10
<i>Pelexia itatiaiae</i>	Orchidaceae	G	2	2	1,55	1,55	3,10
<i>Verbesina glabrata</i>	Asteraceae	Ph	2	3	1,55	2,33	3,88
<i>Vriesea itatiaiae</i>	Bromeliaceae	H(r)	2	20	1,55	15,50	17,05
<i>Fuchsia regia</i> subsp. <i>regia</i>	Onagraceae	Ph	1	2	0,78	1,55	2,33

Tabela 4 (continuação)

<i>Elaphoglossum guayanum</i>	Dryopteridaceae	H	1	3	0,78	2,33	3,10
<i>Polypodium cathartiae</i>	Polypodiaceae	H	1	11	0,78	8,53	9,30
Exclusivas dos blocos (n=10)							
<i>Polypodium pleopeltidis</i>	Polypodiaceae	H	0	6	0,00	4,65	4,65
<i>Croton migrans</i>	Euphorbiaceae	Ph	0	2	0,00	1,55	1,55
<i>Sinningia grandifolia</i>	Gesneriaceae	Ch	0	2	0,00	1,55	1,55
<i>Solanum cf. macranotum</i>	Solanaceae	G	0	2	0,00	1,55	1,55
<i>Arenaria lamuginosa</i>	Caryophyllaceae	Ch	0	1	0,00	0,78	0,78
<i>Asplenium serra</i>	Aspleniaceae	H	0	1	0,00	0,78	0,78
<i>Salvia itatiaiensis</i>	Lamiaceae	Ph	0	1	0,00	0,78	0,78
<i>Schlumbergera microsphaerica</i>	Cactaceae	S	0	1	0,00	0,78	0,78
<i>Symplocos itatiaiae</i>	Symplocaceae	Ph	0	1	0,00	0,78	0,78
Não identificada 1		Ch	0	1	0,00	0,78	0,78

Tabela 5. Curvas espécie-área com as ilhas de vegetação sobre rocha, de acordo com os mesohabitats e os tipos de topografia. São apresentados os valores de z e r^2 para as curvas acumuladas de espécies com relação à área c , e para as curvas não acumuladas são apresentados todos os parâmetros. Nos dois casos utilizou-se o modelo $\text{LogS} = \log c + z \log A$, onde S = riqueza e A = área das ilhas. *Outliers* foram definidos como casos além de 2,5 desvios-padrão em relação à reta de regressão. Característica das ilhas divergentes: 49, 99, 136, 143 - só *Fernseea latifoliae*; 123 - só *Pleurostima gounelleana*; 36 - totalmente alagada.

Tipos de ilhas	Curvas acumuladas				F	p (<)	N	outliers*
	z acum.	R ²	z	log c				
Lajendo								
Canaletas	0,418	0,756	0,274	0,694	20,659	0,000	40	49, 123
Panelas	0,412	0,926	0,388	0,647	45,947	0,000	41	36
Fissuras	0,535	0,957	0,432	0,888	5,635	0,050	10	--
Superfícies lisas	0,771	0,967	0,704	0,540	19,579	0,011	6	--
Todas	0,387	0,867	0,336	0,675	86,927	0,000	97	49, 99, 123
Blocos								
Canaletas	0,33	0,919	0,243	0,681	4,309	0,072	10	143
Fissuras	0,382	0,931	0,292	0,648	11,031	0,005	20	2
Superfícies lisas	0,322	0,989	0,270	0,660	18,745	0,000	32	143, 136
Total geral	0,386	0,894	0,320	0,676	110,160	0,000	129	49, 99, 123, 104, 143

Tabela 6. Diferenças estruturais e bionômicas entre as espécies pioneiras formadoras de tapetes sobre os afloramentos rochosos do Pico do Itatiaia.

Espécie pioneira	Distribuição geográfica	Estrutura	Características bionômicas	Referências
<i>Fernesea itatiaias</i>		Rosetas pequenas e densamente justapostas, com bulbos e raízes. Formam tapetes de 5cm de altura e outras plantas crescem nos espaços entre bulbos. Baixa retenção de partículas de solo.	Perenifólia, folhas com capacidade de absorção de nutrientes e água (tricomias), possivelmente intermedária C ₃ /CAM.	Scarano <i>et al.</i> (2001); Smith & Downs (1979).
<i>Vriesea itatiaias</i>	Endêmica ao habitat	Rosetas altas (30cm) formadoras de tanques, com rizomas. Baixa retenção de solo em torno dos rizomas, onde outras plantas se fixam. Poucas plantas em meio aos tanques.	Perenifólia, folhas com capacidade de absorção de nutrientes e água (tricomias e tanque), C ₃ .	Scarano <i>et al.</i> (2001); Smith & Downs (1977).
<i>Pleurostima goanelliana</i>	Endêmica, restrita ao Itatiaia e adjacências	Rosetas pequenas partindo de ramos prostrados (pseudocaulis), que crescem radialmente. Grande acúmulo de solo e material orgânico no centro das ilhas.	C ₃ ; poiquilohídrica e poiquiloclorofítica.	Meirelles <i>et al.</i> (1997); Scarano <i>et al.</i> (2001); Smith & Ayensu (1976).
<i>Campylopus pilifer</i> e <i>Polytrichum commune</i>	Cosmopolita	Tapetes contínuos com 2 cm de altura, que não oferecem resistência mecânica à fixação de outras plantas.	Partes aéreas (gametófito) absorvem água e nutrientes, poiquilohídrica.	Burbanck & Platt (1965); Raven <i>et al.</i> (1996).
<i>Campylopus pilifer</i> e <i>Polytrichum commune</i>	Cosmopolita	Tapetes contínuos com 2 cm de altura, que não oferecem resistência mecânica à fixação de outras plantas.	Partes aéreas (gametófito) absorvem água e nutrientes, poiquilohídrica.	Burbanck & Platt (1965); Raven <i>et al.</i> (1996).

Tabela 7. Taxas de substituição de espécies, de colonização e de extinção. São apresentados os dados por ilha (média e desvio padrão) e para o conjunto de ilhas. As taxas foram calculadas para dois intervalos de 1 ano e para o intervalo de 2 anos.

		Taxas		Substituição		Colonização		Exti
		Média	DP	Média	DP	Média		
<i>Por ilha</i>								
1 ano	1999-2000	9,1	18,5	0,6	1	0,5		
	2000-2001	9,9	18,7	1,3	0,7	2		
2 anos	1999-2001	6,2	8,6	0,6	1	1,1		
<i>Conjunto de ilhas</i>								
1 ano	1999-2000	3,5		3,5		3,5		
	2000-2001	4,7		4,7		4,7		
2 anos	1999-2001	5,9		5,9		5,9		

Boletim do Parque Nacional do Itatiaia - RJ

n.10 - dez. - 2002

**Estrutura, dinâmica e biogeografia das Ilhas de Vegetação sobre Rocha do
Planalto do Itatiaia - RJ**

Kátia Torres Ribeiro e Branca Maria Opazo Medina

Conteúdo

Apresentação.....	5
Palavras do Reitor.....	7
Palavras do Editor.....	9
Resumo.....	12
Abstract.....	14
Introdução.....	15
Material e Métodos.....	22
Composição Florística.....	26
Estrutura da Vegetação.....	30
Dinâmica da Comunidade.....	40
Considerações Finais.....	47
Agradecimentos.....	50
Referências Bibliográficas.....	51
Figuras.....	57
Tabelas.....	71
Normas para apresentação de trabalhos científicos Para publicação no Boletim do Parque Nacional do Itatiaia - RJ.....	83