

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

VEGETAÇÃO RUPESTRE ASSOCIADA À FLORESTA ESTACIONAL NO SUL DO

BRASIL

Fernando Souza Rocha

Orientador: Prof. Dr. Jorge Luiz Waechter (UFRGS)

Porto Alegre, novembro de 2009

VEGETAÇÃO RUPESTRE ASSOCIADA À FLORESTA  
ESTACIONAL NO SUL DO BRASIL

FERNANDO SOUZA ROCHA

Tese apresentada ao Programa de Pós-  
Graduação em Botânica da Universidade  
Federal do Rio Grande do Sul como um  
dos pré-requisitos para a obtenção do  
título de Doutor em Ciências: Botânica.

Orientador: Prof. Dr. Jorge Luiz Waechter (UFRGS)

## Agradecimentos

Há os que acreditam andarem sós, mas estes, estes são os mais tolos dentre nós...

Antes de todos, por ascendência intelectual, ao meu orientador, Prof. Dr. Jorge Luiz Waechter, amigo e mentor há quase uma década. Agradeço por estar sempre ao alcance de uma porta, quando precisei. E não foram poucas as vezes. Agradeço, principalmente, por ter o dom de sempre me fazer sair de uma conversa com um problema menor do que quando entrei.

Ao meu amigo e “co-orientador” Dr. Leandro da Silva Duarte com quem há tempos venho trocando as mais variadas ideias. Pelo apoio e estímulos constantes, principalmente nas horas do “não nasci pra isso...”, meus mais sinceros agradecimentos. O Leandro vivia naquele ecótono aluno/professor, o que tornava nossas conversas ora como a de colegas, ora como a de orientador/aluno. Agradeço, especialmente, pelas discussões sobre o mundo da ciência que não vemos.

Agradecimentos especiais não poderiam faltar ao não menos importante Prof. Dr. João André Jarenkow. Apesar de, a cada três palavras, quatro serem: “Não sou teu orientador”, foi um ator fundamental durante todas as fases deste trabalho. Agradeço pela sincera amizade, pela companhia durante a ausência das respectivas e, principalmente, por estar sempre disposto a compartilhar o que sabe, e não é pouco. Devo agradecer, também, por manter firme as pesquisas no Parque Estadual do Turvo, o que, sabemos, não é tarefa fácil.

Essa foi a tríade que orientou o presente trabalho. Grande parte dos acertos são devidos a eles. Os erros, que certamente não são poucos, ocorreram apesar deles.

Agradecimentos não poderiam faltar a todos (espero que a memória, já judiada, não me traia) os que me ajudaram, e muito, no árduo trabalho de campo: Caroline Greve, Eduardo Luís Hettwer Giehl, Ernestino de Souza Guarino, Jackson Preuss, Luciano Silva Figueirêdo, Martina Ritter, Natália Tedy, Pedro Rates Vieira, Rafael Bortolin, Stefanie Weege (Susa), Valentina Zaffaroni Caorsi e Vanessa Staldoni de Oliveira.

Aos colegas do laboratório de Ecologia Vegetal: Eduardo Luís Hettwer Giehl, Ernestino de Souza Guarino, Jair Gilberto Kray, Jaqueline Durigon, Luciano Silva Figueirêdo, Pedro Rates Vieira, Rodrigo Leonel Lozano Orihuela, Stefanie Weege (Susa) Talita Camargo e Vanessa Staldoni de Oliveira, pelas agradáveis conversas e discussões (agradáveis ou não). Ao Eduardo, especialmente, pela ajuda na identificação de diversas coleções. Ao Ernestino, por estar (quase) sempre de ouvidos abertos e pronto para discutir os mais variados tópicos científicos. Em conjunto, ao Ernesto, Rodrigo Leonel e Pedro, pelas longas discussões sobre “tópicos avançados” nas noites de quarta-feira. Ao Luciano, por me apresentar a uma outra perspectiva de mundo.

O primeiro capítulo desta tese deve muito aos amigos Drs. Rafael Trevisan e Angelo Alberto Schneider, pela identificação de diversas espécies.

Agradecimentos são devidos ao casal Simon-Greve, pela agradável coexistência durante os últimos anos. Um agradecimento especial se faz necessário por terem estado na Europa durante os últimos meses de produção desta Tese.

Aos meus pais, Luiz Fernandes Ribeiro Rocha e Carmem Lucia Rocha, que viram o filho, homem feito, largar um emprego por uma bolsa. E não tentaram me chamar de volta à razão. Muito obrigado por manterem sempre aberto a linha de financiamento a projetos mirabolantes da Fundação Ribeiro Rocha de Apoio à Pesquisa!

À minha querida e amada Vó Nina, conhecida por Izolina Goulart de Souza apenas pelos órgãos oficiais. Embora a senhora nunca vá ler estas páginas, por uma dessas brincadeiras de mal gosto que a história insiste em nos pregar, aqui está escrito: Muito, muito obrigado.

Se comecei meus agradecimentos pelo Jorge, por ascendência intelectual, não poderia os encerrar com pessoa outra que não Caroline Greve. E nem é por questões de ascendência ou descendência, é porque ela é brava mesmo... Embora todos os que me conheçam razoavelmente tenham noção do que passa essa mulher, vocês não sabem, da missa, a metade. São tantos agradecimentos. Começou pela ajuda no campo, passam por ter assumido a casa nas semanas que prescderam esta tese, pelas discussões taxonômicas, ecológicas, e pelo que eu disse e até por o que não disse. Certamente terá passado pela formatação, tradução, impressão, encadernação e qualquer outro verbo que envolva “ação + tese”. Muito obrigado pelo amor, companheirismo e por portar minha consciência externa, já que a interna veio com defeito de fábrica.

A todos os negligenciados, que com razão estão ofendidos pelo esquecimento, meus mais sinceros pedidos de desculpa. Não lembrei, mas eu sei que vocês foram importantes!

*Um tombo do lombo é um rombo no chão. Eu caio, mas saio com a crina na mão. Eu sou vale, sou montanha, sou água de cachoeira. Sou um salto para o alto, mergulho na polvadeira. Na gineteada da vida a gente cai e levanta. Há sempre nova partida pra quem cai e não se espanta...*

Paixão Cortes

## Sumário

Índice de figuras .....	10
Índice de tabelas .....	12
Resumo .....	13
Abstract.....	15
Organização Geral .....	17
Introdução.....	18
Objetivo geral e hipóteses iniciais .....	20
Área de estudo .....	20
Literatura citada.....	23
Capítulo I – Importância da flora rupestre para a diversidade vegetal da Floresta Estacional do sul do Brasil .....	27
Resumo .....	28
Abstract.....	30
Introdução.....	31
Material e Métodos.....	33
Resultados.....	36
Discussão.....	37
Conclusões.....	41
Literatura citada.....	42

Capítulo II – Facilitação por <i>Bromelia balansae</i> Mez (Bromeliaceae) pode aumentar a diversidade de espécies arbóreas florestais e promover o avanço da floresta estacional sobre a vegetação rupestre .....	54
Resumo .....	55
Abstract.....	56
MÉTODOS .....	58
RESULTADOS .....	61
DISCUSSÃO .....	62
Literatura Citada .....	65
Capítulo III – Tree beta diversity in forest-rocky outcrop ecotones: different responses to neutral and niche assembly factors along plant ontogeny .....	74
Abstract.....	75
Methods .....	78
Results .....	81
Discussion.....	82
Acknowledgements .....	83
References .....	83
Conclusão final .....	89
Apêndices .....	91
Apêndice 1 .....	91
Apêndice 2.....	92
Apêndice 3.....	93



Apêndice 4..... 94

## Índice de figuras

### Introdução

Figura 1. Localização da área de estudo, Parque Estadual do Turvo, sul do Brasil (adaptado de Giehl, E. L. H). .....	26
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

### Capítulo I

Figura 1. Localização da área de estudo, Parque Estadual do Turvo, sul do Brasil (adaptado de Giehl, E. L. H). .....	47
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 2. Famílias com maior porcentagem de espécies na flora regional (a), total dos afloramentos rochosos (b) e restrita aos afloramentos rochosos (c), no Parque Estadual do Turvo, Derrubadas, RS. ....	48
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 3. Porcentagem de espécies ocorrentes em cada forma de vida na flora regional (a), total dos afloramentos rochosos (b) e restrita aos afloramentos rochosos (c). F: fanerófito, Li: lianas, Nf: nanofanerófitos, C: caméfitos, T: terófitos, G: geófitos, H: hemicriptófitos, E: epífitos, Lt: litófitos, Hy: Hidrófitos, Hp: hemiparasitas, no Parque Estadual do Turvo, Derrubadas, RS. ....	49
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

### Capítulo II

Figura 1. (a) Riqueza de espécies e (b) abundância de plântulas de espécies arbóreas em parcelas com três níveis de cobertura por <i>Bromelia balansae</i> : 0% (N = 15), 1-50% (N = 31) e 51-100% (N = 14) em afloramentos rochosos. As barras representam as médias e as linhas verticais os erros padrões. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as classes de cobertura. ....	69
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 2a-d. Número de plântulas de espécies arbóreas desenvolvendo-se em parcelas com três níveis de cobertura por <i>Bromelia balansae</i> : 0% (N = 15), 1-50% (N = 31)	
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	--

e 51-100% (N = 14) em afloramentos rochosos. As barras representam as médias e as linhas verticais os erros padrões..... 70

### Capítulo III

Figura 1. Ordination (PCoA) of the average values of the sampling units at each position along the forest-rocky outcrop ecotones in three sites. 1\_1: outcrop 1, position 1, 2\_1: outcrop 2, position 1, 3\_1: outcrop 3, position 1. a: Class I; b: Class II; c: Class III; d: Class IV. *P* value for axis 1 generated by bootstrap resampling (1,000 iterations). ..... 87

## Índice de tabelas

### Capítulo I

Tabela 1. Famílias e espécies, formas de vida (F: fanerófito, Li: lianas, Nf: nanofanerófitos, C: caméfitos, T: terófitos, G: geófitos, H: hemicriptófitos, E: epífitos, Lt: litófitos, Hy: Hidrófitos, Hp: hemiparasitas) e ocorrência na flora regional (G: co-ocorrência em outros ambientes do Parque, R: ocorrência restrita aos afloramentos) das espécies registradas nos afloramentos rochosos do Parque Estadual do Turvo, Derrubadas, RS.....	50
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

### Capítulo II

Tabela 2. Valores médios de frequência e abundância relativas de espécies arbóreas desenvolvendo-se em ecótono floresta-afloramento rochoso. AF = indivíduos adultos na floresta, PA = plântulas nos afloramentos. Famílias sensu APG III (2009).....	71
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

### Capítulo III

Tabela 3. MANOVA of the composition of tree species in different size classes occurring in a seasonal forest-rocky outcrop ecotone. SS = Sum of squares. Probabilities generated by 10,000 random permutations. P values < 0.1 in bold. For permutations restrictions, see text. ....	88
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

## Resumo

Formações rupestres representam centros de diversidade taxonômica e funcional associadas a condições ambientais extremas. São também sítios para colonização por espécies florestais, normalmente associada a mecanismos de facilitação. A distribuição das espécies, determinada por seu nicho e por mecanismos neutros, resulta na variação da composição entre comunidades (diversidade beta). Neste trabalho pretendemos avaliar se a vegetação rupestre apresenta-se, taxonômica e funcionalmente, distinta da matriz florestal regional, analisar possíveis interações positivas entre espécies associadas ao avanço da floresta sobre a vegetação rupestre e determinar como a composição de espécies arbóreas no gradiente floresta-afloramento rochoso é limitada por dinâmicas neutras, de nicho ou ambas ao longo da ontogenia. Estudamos a vegetação sobre afloramentos basálticos no Parque Estadual do Turvo, sul do Brasil. A flora das comunidades rupestres foi estudada a campo durante dois anos. As espécies foram classificadas em formas de vida com base na literatura e observação no campo. Para avaliarmos a ocorrência de facilitação e os padrões de diversidade beta arbórea amostramos comunidades de espécies arbóreas em três ecótonos de floresta/afloramento rochoso. Em cada sítio estabelecemos 60 parcelas de 1.5 x 1.5 m ao longo do gradiente. As parcelas foram descritas pela cobertura de *Bromelia balansae* Mez e pela composição de espécies, separadas em quatro classes de tamanho, representando as diferentes fases ontogenéticas dos indivíduos. Avaliamos diferenças taxonômicas e funcionais entre a vegetação rupestre e a flora regional através de testes de qui-quadrado e os efeitos dos diferentes fatores através de testes de aleatorização uni e multivariados. Registramos 111 espécies, das quais 43 de ocorrência restrita aos afloramentos, distribuídas em 54 famílias botânicas. O espectro de formas de vida teve grande frequência de caméfitos (29.7%), nanofanerófitos (17.1%) e geófitos (15.3%). Entre as

espécies de ocorrência restrita, geófitos (32.6%), caméfitos (25.6%) e nanofanerófitos (20.9%) como foram as mais frequentes. Testes de  $\chi^2$  indicaram diferenças significativas nas frequências de famílias e de formas de vida entre os ambientes. Nossos resultados indicaram uma associação positiva entre a cobertura de bromélias e a riqueza e a abundância de plântulas de espécies arbóreas. Aparentemente, maiores coberturas por *B. balansae* fornecem proteção contra a herbivoria, indistintamente, e amenização das severas condições ambientais, favorecendo o estabelecimento de espécies pioneiras da floresta. Os testes multivariados indicaram efeito significativo do fator sítio sobre a diversidade beta, em todas as classes de tamanho, e do fator gradiente somente para duas classes de tamanho analisadas. A vegetação rupestre apresentou uma flora distinta, florística e funcionalmente, com uma grande similaridade a outras formações rupestres neotropicais, mas com expressivo número de espécies arbóreas. Plântulas destas espécies, aparentemente, beneficiam-se da presença de *B. balansae*, o que pode levar à redução gradual da vegetação rupestre neste mosaico floresta/afloramentos. Entender como as comunidades arbóreas têm sua distribuição determinada por limitações de dispersão e de nicho pode levar a uma melhor compreensão dos processos que geram e mantêm a diversidade.

Palavras chave: afloramentos rochosos, Bromeliaceae, facilitação, Floresta Estacional, formas de vida, interações positivas, limitação de dispersão, Mata Atlântica, nicho, padrões de diversidade, Parque Estadual do Turvo.

## Abstract

Rocky outcrops are centers of taxonomic and functional diversity with extreme environmental conditions. They also are sites for colonization by forestry species, usually related to facilitation mechanisms. The species distribution set by niche and neutrals mechanisms results in the variation of composition among communities (beta diversity). The goals of this work are evaluate if rocky outcrops are taxonomically and functionally different from the surrounding forest, study the possible positive interactions among species related to the advance of the forest over the rupestrian vegetation and determine how the composition of arboreal species in the interface forest/rocky outcrop is limited by neutral, niche or both dynamics along the ontogeny. We studied the vegetation of basaltic rocky outcrops at the Turvo State Park, south Brazil. The flora from rupestrian communities was analyzed at field during two years. Species were classified into life forms based on literature and field observations. To evaluate the patterns of arboreal beta diversity and the occurrence of facilitation between plants we sampled arboreal species in three forest/rocky outcrop ecotones. In each rocky outcrop we established 60 plots of 1.5 x 1.5 m along the forest-rocky outcrop ecotone. We described each plot in terms of *Bromelia balansae* Mez cover and the composition of tree species, separated into four size classes, representing different ontogenetic stages of individuals. The taxonomic and functional differences between the rupestrian vegetation and regional flora were analyzed with the chi-square test and the effects of different factors were analyzed with randomization tests uni-and multivariate. We registered 111 species, 43 of which restricted to the rocky outcrops, distributed in 54 botanic families. The life form spectrum showed a high proportion of chamaephytes (29.7%), nanophanerophytes (17.1%) and geophytes (15.3%). The flora restricted to rocky outcrops showed more frequently geophytes (32.6%), chamaephytes (25.6%) and

nanophanerophytes (20.9%). Chi-square tests indicated significant differences in frequencies among environments, for both families and life forms. Our results showed that the coverage of bromeliads is positively correlated to the richness and abundance of seedlings of arboreal species. It seems that higher cover by *B. balansae* gives protection against herbivory indistinctively, and also reduces the effects of severe environmental conditions, allowing the settlement of forest pioneers species. Multivariate tests showed significant effect of the site factor on the beta diversity in all classes of size and significant effect of the gradient factor only on two size classes evaluated. The rupestrian vegetation is distinct floristically and functionally, showing high floristic similarity with other neotropical rupestrian formations, but has high number of arboreal species. Seedlings of arboreal species seem to have benefit from the presence of *B. balansae*, which can cause a gradual reduction of the rupestrian vegetation in the forest and rocky outcrop mosaic. Understanding how the distribution of arboreal communities is determined by limitations of dispersal and niche can improve the comprehension of the dynamics that generate and maintain diversity.

Key words: Atlantic forest, Bromeliaceae, dispersal limitations, diversity patterns, facilitation, life forms, niche, positive interactions, rocky outcrops, Seasonal forest, Turvo State Park.



## Organização Geral

A presente tese está organizada em capítulos interdependentes. Cada capítulo constitui um manuscrito completo, que foi ou será submetido à publicação. Há uma introdução geral, onde é apresentado o contexto que levou à realização do trabalho, que perguntas fizemos e como as respondemos e, fechando a tese, encontram-se as conclusões gerais.

O capítulo I apresenta a vegetação rupestre no Parque Estadual do Turvo. Aqui, dizemos quem são as espécies que ocorrem sobre os afloramentos, a que ambientes estão associadas na Mata Atlântica e as caracterizamos funcionalmente em resposta a um meio abioticamente estressante.

O capítulo II analisa possíveis interações positivas entre uma bromélia estolonífera (*Bromelia balansae* Mez) e espécies arbóreas sobre os afloramentos. Correlacionamos a cobertura desta espécie com a riqueza e abundância de plântulas arbóreas, buscando avaliar o papel da facilitação no avanço da floresta sobre os afloramentos.

Em um contexto caracterizado por afloramentos rochosos que constituem verdadeiras ilhas cercadas por florestas, o capítulo III aborda a diversidade beta de espécies arbóreas ao longo de ecótonos de florestas/afloramentos rochosos e entre afloramentos. Neste capítulo, buscamos compreender como fatores espaciais e ambientais determinam a distribuição de espécies durante a ontogenia das mesmas.

## Introdução

Atualmente, restam cerca de 7% das florestas interiores associadas ao Bioma Mata Atlântica e, grande parte, os remanescentes florestais são representados por fragmentos com menos de 2,5 km<sup>2</sup> (Ribeiro et al. 2009). Associados aos ecossistemas florestais, o Bioma apresenta uma série de ecossistemas periféricos, com vegetação caracteristicamente mais aberta (Scarano 2002, 2009). Entre os ecossistemas periféricos, afloramentos rochosos apresentam algumas das formações vegetais mais distintas, florística e funcionalmente (Safford & Martinelli 2000). Estes ecossistemas representam "refúgios vegetacionais ou relíquias de vegetação" (Veloso et al. 1991), mas também sítios para colonização e avanço das formações florestais (Scarano 2009).

Dentro do domínio da Mata Atlântica, os afloramentos rochosos apresentam, normalmente, uma flora composta por famílias amplamente distribuídas e por famílias características da região, sendo Orchidaceae, Cactaceae e Bromeliaceae as famílias mais ricas em espécies (Gröger & Barthlott 1996, Porembski *et al.* 1998, Meirelles *et al.* 1999). Além de sua característica distinção florística, afloramentos rochosos representam centros de diversidade associados a formas de vida adaptadas à sobrevivência sob condições ambientais extremas (Barthlott & Porembski 2000).

Conforme as espécies pioneiras colonizam os afloramentos, elas modificam significativamente o ambiente, aumentando a diversidade de micro-hábitats e, conseqüentemente, possibilitando a colonização com sucesso por outras espécies, normalmente mais exigentes em relação às variáveis abióticas (Barthlott & Porembski 2000). As espécies pioneiras tendem a colonizar novas áreas de rocha nua, criando sucessivamente novos sítios de colonização para espécies de maior porte. Tais

interações positivas entre espécies representam relações de facilitação entre plantas (Brooker et al. 2008).

Bromeliáceas estão entre as principais espécies facilitadoras na Mata Atlântica, aumentando a colonização de afloramentos rochosos por espécies de plantas vasculares (ver Scarano 2002, 2009). Bromélias podem facilitar o estabelecimento de espécies arbóreas por aumentar a quantidade de nutrientes e matéria orgânica no solo (Hay et al. 1981), ou possibilitar a germinação e estabelecimento de plântulas dentro das cisternas (Fialho & Furtado 1993, Zaluar & Scarano 2000). A proteção contra a herbivoria proporcionada por rosetas de plantas com folhas espinescentes, embora ainda não demonstrada em bromeliáceas, foi reportada para *Eryngium horridum* Malme (Apiaceae) (Fidelis et al. 2009) e, pela convergência morfológica, é provável a sua ocorrência em *Bromelia* spp.

A diversidade de espécies é normalmente separada em três componentes dependentes de escala: diversidade alfa ou intra-habitat, diversidade beta ou entre-habitats e diversidade gama, ou regional, que pode ser considerada como resultante das diversidades alfa e beta (Whittaker 1960, 1972). Ao se estabelecerem ao longo de gradientes ambientais, cada espécie responde de forma independente às condições ambientais, de acordo com seu nicho (Whittaker 1960, 1972), mas também, de forma interdependente com outras espécies, uma vez que o nicho de uma pode ser expandido ou contraído pela presença de outras (Lortie et al. 2004). Além das respostas de nicho às condições ambientais, mecanismos neutros estruturam, ao menos em parte, a composição de espécies das comunidades (Bell 2001, Hubbell 2001).

Por apresentar diversos fatores limitantes à colonização e manutenção de populações vegetais, zonas de transição entre florestas e afloramentos rochosos

apresentam-se como áreas ideais para o estudo de como a composição de espécies arbóreas varia ao longo de gradientes ambientais e entre sítios (diversidade beta) e também como os organismos respondem a dinâmicas neutras e de nicho em suas diferentes fases de desenvolvimento.

### **Objetivo geral e hipóteses iniciais**

Esta tese tem como objetivo geral analisar os padrões de diversidade vegetal em ecótonos de floresta-afloramentos rochosos e a importância de interações positivas entre espécies na colonização dos afloramentos por espécies arbóreas. Hipotetizamos que a vegetação rupestre apresenta-se, taxonômica e funcionalmente, distinta da matriz florestal regional e que interações positivas entre espécies facilitam o avanço das espécies florestais sobre esses ambientes.

### **Área de estudo**

O Parque Estadual do Turvo situa-se no município de Derrubadas, no norte do estado do Rio Grande do Sul ( $27^{\circ}$  a  $27^{\circ} 20'$  S,  $53^{\circ} 40'$  a  $54^{\circ} 10'$  W) (Fig. 1). Possui uma área de aproximadamente 17,500 ha e altitudes entre 100 e 400m. Tem como limites, ao norte, o estado de Santa Catarina; a oeste, a província de Misiones, na Argentina e áreas limítrofes de Derrubadas a leste e sul (SEMA 2005). O clima da região é subtropical úmido, com precipitação média anual entre 1250 e 2000 mm e temperatura média anual próxima a  $19^{\circ}\text{C}$  (SEMA 2005).

O Parque encontra-se situado na Associação Ciríaco-Charrua, de acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação dos Solos. Esta região é geomorfologicamente bastante dissecada, formada por vales profundos, entalhados sobre derrames basálticos

da Formação Serra Geral. Como consequência da geomorfologia, há uma distinção marcante entre as classes de solos que ocorrem nas diferentes fases do relevo. No Parque os solos da unidade Charrua, classificados como Solos Litólicos Eutróficos, ocupam as escarpas dos vales, nas posições mais íngremes do relevo. As meias encostas e o fundo dos vales, por sua vez, apresentam solos da unidade Círico, classificados como Solos Brumizém Avermelhados. Nas áreas aplainadas que formam o topo dos divisores de água, as duas unidades apresentam distribuição bastante irregular. Verifica-se, também, a existência de afloramentos basálticos (Apêndices 1-4) (SEMA 2005, Santos *et al.* 2006).

A maior parte do Parque apresenta Floresta Estacional, com diferenças de composição florística e fisionômica entre áreas determinadas por variáveis de solo, diferentes históricos de alteração antrópica e pelo próprio padrão de distribuição das diferentes espécies (Ruschel *et al.* 2007, Giehl & Jarenkow 2008, Inácio & Jarenkow 2008). Essas florestas apresentam estratos emergentes, formados por árvores que frequentemente atingem alturas superiores a 30 m, estratos superiores, com árvores atingindo alturas entre 20 e 25 m, e estratos inferiores, formado por arbustos e arvoretas que atingem até 15 m de altura (Ruschel *et al.* 2007). No Parque existem áreas onde ocorreram corte seletivo de madeira ou supressão da cobertura vegetal que apresentam, atualmente, vegetação secundária, com um número reduzido de espécies arbóreas. Nas áreas planas dos divisores de água, encontram-se, muitas vezes, formações dominadas por jaboticabeiras (*Plinia trunciflora* (O.Berg) Kausel). Áreas com essa fisionomia florestal são conhecidas localmente por “jaboticabais” (SEMA 2005).

Além das áreas florestais, o Parque abriga outros tipos de vegetação. Associados às nascentes de cursos d'água e locais de drenagem lenta formam-se banhados, de origem natural ou antrópica. Essas formações apresentam grande variação em relação às

suas características ambientais e à sua composição florística. Nas margens rochosas do rio Uruguai encontram-se os “lajeados”, com um número reduzido de espécies devido, principalmente, às cheias sazonais do rio e ao calor excessivo no verão. Finalmente, tem-se a vegetação dos “campestres”, que são áreas onde ocorre afloramento de rochas basálticas, com solo ausente ou raso e com cobertura vegetal herbácea (SEMA 2005).

As áreas de estudo no Parque Estadual do Turvo foram selecionadas através da análise de imagens georreferenciadas e excursões a campo e representam afloramentos rochosos não associados ao leito rochoso do rio Uruguai e seus afluentes. Os afloramentos rochosos apresentam áreas que variam entre 0,008 km<sup>2</sup> e 0,02 km<sup>2</sup> e as distâncias entre eles de 2,5 a 15 km. Embora não tenham sofrido grandes alterações antrópicas nos últimos 50 anos, encontram-se próximos a estradas e estão sujeitos, atualmente, a invasões biológicas.

### *Levantamento florístico*

Dados sobre a vegetação do Parque foram obtidos a partir de estudos florísticos e/ou ecológicos realizados anteriormente (Brack *et al.* 1985, Ruschel *et al.* 2007, Giehl & Jarenkow 2008, Inácio & Jarenkow 2008). Sinonímias presentes nas listas publicadas foram atualizadas e a classificação das famílias segue APG III para angiospermas (APG III 2009) e Smith *et al.* (2006) para monilófitas. A vegetação vascular dos afloramentos não associados aos leitos rochosos do rio Uruguai e seus afluentes foi levantada entre os meses de novembro de 2007 e abril de 2009, com intervalos bimestrais. No levantamento, incluímos a vegetação presente nos ecótonos de florestas/afloramentos, sem amostrar a floresta. A classificação das espécies em formas de vida de Raunkier

seguiu Mueller-Dombois e Ellenberg (1974) e baseou-se em dados da literatura para as espécies presentes em ambientes extra-afloramentos no PET e na observação direta de indivíduos para as espécies ocorrentes nos afloramentos. Quando uma mesma espécie apresentou mais de uma forma de vida dentro do mesmo ambiente, apenas a mais comum foi considerada. Quando a forma de vida variou marcadamente entre ambientes, ambas foram consideradas.

### **Literatura citada**

APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. - *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.

Barthlott, W. e Porembski, S. 2000. Vascular plants on inselbergs: systematic overview. - In: Porembski, S. e Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs: Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions*. Springer-Verlag, pp. 103-116.

Bell, G. 2001. Ecology - Neutral macroecology. - *Science* 293: 2413-2418.

Brack, P., et al. 1985. Levantamento florístico do Parque Estadual do Turvo, Tenente Portela, Rio Grande do Sul, Brasil. - *Roessléria* 7: 69-94.

Brooker, R. W., et al. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. - *Journal of Ecology* 96: 18-34.

Fialho, R. F. e Furtado, A. L. S. 1993. Germination of *Erythroxylum ovalifolium* (Erythroxylaceae) seeds within the terrestrial bromeliad *Neoregelia cruenta*. - *Biotropica* 25: 359-362.

- Fidelis, A., et al. 2009. The ecological value of *Eryngium horridum* in maintaining biodiversity in subtropical grasslands. - *Austral Ecology* 34: 558-566.
- Giehl, E. L. H. e Jarenkow, J. A. 2008. Gradiente estrutural no componente arbóreo e relação com inundações em uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil. - *Acta Botanica Brasilica* 22: 741-753.
- Gröger, A. e Barthlott, W. 1996. Biogeography and diversity of the inselberg (Laja) vegetation of southern Venezuela. - *Biodiversity Letters* 3: 165-179.
- Hay, J. D., et al. 1981. Soil cation increase in a tropical sand dune ecosystem due to a terrestrial bromeliad. - *Ecology* 62: 1392-1395.
- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. - Princeton University Press.
- Inácio, C. D. e Jarenkow, J. A. 2008. Relações entre a estrutura da sinúsia herbácea terrícola e a cobertura do dossel em floresta estacional no Sul do Brasil. - *Revista Brasileira de Botânica* 31: 41-51.
- Lortie, C. J., et al. 2004. Rethinking plant community theory. - *Oikos* 107: 433-438.
- Meirelles, S. T., et al. 1999. The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. - *Environmental Conservation* 26: 10-20.
- Mueller-Dombois, D. e Ellenberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. - John Wiley & Sons.
- Porembski, S., et al. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. - *Diversity and Distributions* 4: 107-119.
- Ribeiro, M. C., et al. 2009. The brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. - *Biological Conservation* 142: 1141-1153.



- Ruschel, A. R., et al. 2007. Woody plant species richness in the Turvo State Park, a large remnant of deciduous Atlantic forest, Brazil. - *Biodiversity and Conservation* 16: 1699-1714.
- Safford, H. D. e Martinelli, G. 2000. Southeast Brazil -In: Porembski, S. e Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*. Springer-Verlag, pp. 339-390.
- Santos, H. G., et al. 2006. Sistema brasileiro de classificação de solos. - Embrapa Informação Tecnológica.
- Scarano, F. R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. - *Annals of Botany* 90: 517-524.
- Scarano, F. R. 2009. Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: rare-species bias and its risks for conservation. - *Biological Conservation* 142: 1201-1208.
- SEMA, Rio Grande do Sul. 2005. Plano de manejo do Parque Estadual do Turvo. - Divisão de Unidades de Conservação do Estado do Rio Grande do Sul.
- Smith, A. R., et al. 2006. A classification for extant ferns. - *Taxon* 55: 705-731.
- Veloso, H. P., et al. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. - IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. - *Ecological Monographs* 30: 280-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. - *Taxon* 21: 213-251.
- Zaluar, H. L. T. e Scarano, F. R. 2000. Facilitação em restingas de moitas: Um século de buscas por espécies focais. - In: Esteves, F. A. e Lacerda, L. D. (eds.), *Ecologia de restingas e Lagoas Costeiras*. NUPEM, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

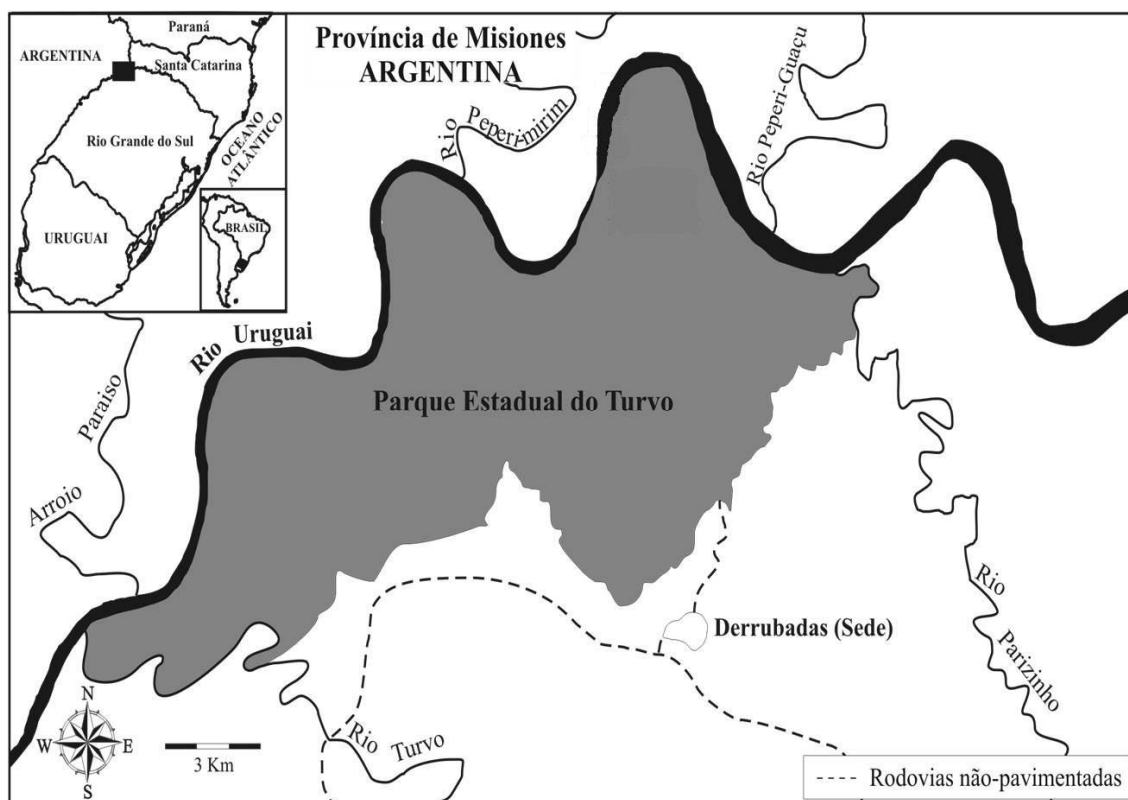


Figura 1. Localização da área de estudo, Parque Estadual do Turvo, sul do Brasil (adaptado de Giehl, E. L. H).

**Capítulo I – Importância da flora rupestre para a diversidade  
vegetal da Floresta Estacional do sul do Brasil**

Fernando Souza Rocha

Jorge Luiz Waechter

## Resumo

Formações rupestres representam centros de diversidade taxonômica e funcional associadas a condições ambientais extremas. São também sítios para colonização por espécies das florestas. Neste trabalho avaliamos se afloramentos rochosos constituem sítios importantes para a diversidade taxonômica e funcional regional ou se representam uma fração empobrecida das florestas circundantes. Estudamos a vegetação sobre afloramentos basálticos no Parque Estadual do Turvo, sul do Brasil. As espécies foram classificadas em formas de vida com base na literatura e observação no campo. Para as análises, elas foram agrupadas de acordo com sua distribuição regional: não ocorrentes nos afloramentos, ampla ocorrência e restritas aos afloramentos. Registramos 111 espécies, distribuídas em 54 famílias. Asteraceae, Bignoniaceae e Poaceae apresentaram as maiores riquezas. Iridaceae, Amaryllidaceae, Poaceae e Plantaginaceae tiveram maior riqueza quando consideradas apenas as 43 espécies de ocorrência restrita aos afloramentos. O espectro de formas de vida da flora regional apresentou uma grande proporção de caméfitos (21,7%) e de fanerófitos (17,4%). Entre as espécies ocorrentes nos afloramentos rochosos, destacaram-se os caméfitos (29,7%), nanofanerófitos (17,1%) e geófitos (15,3%). A flora restrita aos afloramentos apresentou geófitos (32,6%), caméfitos (25,6%) e nanofanerófitos (20,9%) como mais frequentes. Testes de  $\chi^2$  indicaram diferenças significativas nas frequências de famílias e de formas entre os ambientes. Ao contrário de constituir uma subamostra regional, a vegetação dos afloramentos rochosos apresentou uma flora distinta, florística e funcionalmente, com uma grande similaridade a outras formações rupestres neotropicais. Pela pequena área dos afloramentos, associada à insularidade do próprio Parque, esta é, provavelmente, a flora regionalmente mais ameaçada.

Palavras-chave: afloramentos rochosos, diversidade funcional, diversidade taxonômica, formas de vida, Mata Atlântica, Parque Estadual do Turvo.

## **Abstract**

Rocky outcrops are centers of taxonomic and functional diversity with extreme environmental conditions. They are also sites for the colonization by forest species. In this work we evaluate if rocky outcrops are important sites for taxonomic and functional diversity at the regional scale or if they represent a poorer fraction of the surrounding forests. We studied the vegetation of basaltic rocky outcrops at the Turvo State Park, south Brazil. Species were classified into life forms based on literature and field observations. They were grouped according to their regional distribution: absent on rocky outcrop, widely distributed, restricted to rocky outcrops. We registered 111 species and 54 families. The highest species richness was found in Asteraceae, Bignoniaceae and Poaceae. The families Iridaceae, Amaryllidaceae, Poaceae and Plantaginaceae had the highest richness considering only the 43 species restricted to rocky outcrops. The regional life form spectrum showed a high proportion of chamaephytes (21.7%) and phanerophytes (17.4%). Among species occurring on rocky outcrops the most frequent were chamaephytes (29.7%), nanophanerophytes (17.1%) and geophytes (15.3%). The flora restricted to rocky outcrops showed more frequently geophytes (32.6%), chamaephytes (25.6%) and nanophanerophytes (20.9%). Chi-square tests indicated significant differences in frequencies among environments, for both families and life forms. The vegetation of rocky outcrops is not composed just by a fraction of the regional vegetation, but is distinct floristically and functionally. It also shows high floristic similarity with other neotropical rupestrian formations. Because of the small area and insularity of the Park itself, the flora from the rocky outcrops is probably the most endangered at a regional scale.

**Key words:** Atlantic forest, functional diversity, life forms, rocky outcrops, taxonomic diversity, Turvo State Park.

## Introdução

O bioma Mata Atlântica estende-se por grande parte do litoral brasileiro, através de uma faixa de mais de 3000 km, atingindo diferentes graus de continentalidade e chegando a países vizinhos, como Argentina e Paraguai (Oliveira-Filho & Fontes 2000, Giraudo 2003, Huang *et al.* 2007). Dos mais de 1.400.000 km<sup>2</sup> de cobertura original, restam, atualmente, pouco mais de 11% (163.775 km<sup>2</sup>) (Ribeiro *et al.* 2009). O bioma possui cinco centros de endemismos, principalmente associados ao litoral, e três zonas de transição entre a Mata Atlântica e biomas adjacentes (Chaco, Pantanal, Cerrado e Caatinga) (Silva & Casteleti 2003). A Floresta Estacional do sul do Brasil foi classificada dentro da zona de transição “Florestas interiores”, das quais menos de 7% estão preservadas e estima-se que 97% da área remanescente total do bioma encontram-se em fragmentos com menos de 2,5 km<sup>2</sup> (Ribeiro *et al.* 2009).

Além das áreas de floresta, o bioma Mata Atlântica abrange também as formações vegetais abertas encontradas em ambientes periféricos, fundamentais à conservação e manutenção da diversidade do bioma (Scarano 2002, 2009). Nesse contexto, formações vegetais sobre afloramentos rochosos constituem "refúgios vegetacionais ou relíquias de vegetação" (Veloso *et al.* 1991), mas também sítios para colonização e avanço das formações florestais (Scarano 2009).

Floristicamente, formações rupestres em diferentes regiões geográficas são extremamente distintas (Barthlott & Porembski 2002). Excetuando-se algumas famílias que apresentam expressiva importância no número de espécies ocorrentes em praticamente todas as regiões tropicais (ex.: Poaceae, Cyperaceae e Rubiaceae), os afloramentos rochosos são colonizados por famílias específicas de cada região

(Barthlott & Porembski 2002). Com relação à composição florística de formações rupestres na América do Sul, as famílias mais características e com maior riqueza específica são Orchidaceae, Cactaceae e Bromeliaceae (Gröger & Barthlott 1996, Porembski *et al.* 1998, Meirelles *et al.* 1999).

Afloramentos rochosos constituem-se em centros de diversidade para formas de vida adaptadas à sobrevivência sob condições ambientais extremas (Barthlott & Porembski 2002). Normalmente, a vegetação sobre afloramentos é composta por hemicriptófitos diretamente assentados sobre a rocha nua e fendas ou sobre solos rasos (Barthlott *et al.* 1993). Essas espécies propiciam o suporte para os próximos passos sucessionais, principalmente por aumentar a heterogeneidade do ambiente em termos de disponibilidade de água e suporte mecânico (Porembski *et al.* 1997). Ocupando secundariamente as manchas de hemicriptófitos encontram-se várias espécies de geófitos e terófitos (Porembski *et al.* 1997). Em termos gerais, portanto, as formações rupestres apresentam um elevado número de formas de vida de plantas vasculares altamente adaptadas a essas formações. Em afloramentos rochosos sul-americanos predominam hemicriptófitos, caméfitos e fanerófitos (Gröger 2000, Raghoenandan 2000, Safford & Martinelli 2000).

Neste trabalho utilizamos afloramentos rochosos circundados por florestas estacionais para abordar as seguintes questões: 1. Qual a contribuição da flora presente em afloramentos rochosos circundados por florestas à diversidade taxonômica da vegetação regional? 2. Qual a relação entre a vegetação dos afloramentos rochosos, da floresta circundante e de outros afloramentos rochosos no bioma Mata Atlântica? 3. Qual a contribuição da vegetação dos afloramentos rochosos à diversidade funcional regional? Ao responder estas questões, pretendemos avaliar se os afloramentos rochosos



constituem sítios importantes à conservação da diversidade regional ou se são, simplesmente, ambientes empobrecidos da mesma.

## **Material e Métodos**

### *Área de estudo*

Estudamos afloramentos basálticos e a Floresta Estacional circundante no Parque Estadual do Turvo (PET), Rio Grande do Sul, Brasil (27° a 27° 20' S, 53° 40' a 54° 10' W) (Fig. 1). O PET, com uma área de ~175 km<sup>2</sup> e altitudes variando entre 100 e 400 m, encontra-se situado na Associação Ciríaco-Charrua, de acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação dos Solos. Esta região é geomorfologicamente bastante dissecada, formada por vales profundos, entalhados sobre derrames basálticos da Formação Serra Geral (Santos et al. 2006). No PET os solos da unidade Charrua, classificados como Solos Litólicos Eutróficos, ocupam as escarpas dos vales, nas posições mais íngremes do relevo. As meias encostas e o fundo dos vales, por sua vez, apresentam solos da unidade Ciríaco, classificados como Solos Brumizém Avermelhados. Nas áreas aplainadas que formam o topo dos divisores de água, as duas unidades apresentam distribuição bastante irregular (SEMA 2005). O clima da região é subtropical úmido, com precipitação média anual entre 1.250 e 2.000 mm e temperatura média anual próxima a 19 °C (SEMA 2005).

A vegetação do PET é predominantemente florestal, com diferenças de composição florística e fisionômicas entre áreas determinadas por variáveis de solo,

diferentes históricos de alteração antrópica e pelo próprio padrão de distribuição das diferentes espécies (Ruschel *et al.* 2007, Giehl & Jarenkow 2008). As florestas apresentam estratos emergentes, formados por árvores que frequentemente atingem alturas superiores a 30 m, estratos superiores, com árvores atingindo alturas entre 20 e 25 m, e estratos inferiores, formado por arbustos e arvoretas que atingem até 15 m de altura (Ruschel *et al.* 2007). Além das áreas florestais, o Parque abriga outros tipos de vegetação. Associados às nascentes de cursos d'água e locais de drenagem lenta formam-se banhados, de origem natural ou antrópica. Essas formações apresentam grande variação em relação às suas características ambientais e à sua composição florística. Nas margens rochosas do rio Uruguai encontram-se os “lajeados”, com um número reduzido de espécies devido, principalmente, às cheias sazonais do rio e ao calor excessivo no verão. Finalmente, tem-se a vegetação dos “campestres”, que são áreas onde ocorre afloramento de rochas basálticas, extremamente planos, com solo ausente ou raso e vegetação de caráter herbáceo (SEMA 2005). A área dos afloramentos varia entre 0,008 km<sup>2</sup> e 0,02 km<sup>2</sup> e as distâncias entre eles de 2,5 a 15 km.

#### *Levantamento florístico*

Dados sobre a vegetação do Parque foram obtidos a partir de estudos florísticos realizados anteriormente (Brack *et al.* 1985, Ruschel *et al.* 2007, Giehl & Jarenkow 2008, Inácio & Jarenkow 2008). Sinonímias presentes nas listas publicadas foram atualizadas e a classificação das famílias segue APG III para angiospermas (APG III 2009) e Smith *et al.* (2006) para monilófitas. A vegetação vascular de três afloramentos rochosos não associados aos leitos rochosos dos rios foi levantada entre os meses de

novembro de 2007 e abril de 2009, com intervalos bimestrais. A classificação das espécies em formas de vida de Raunkier seguiu Mueller-Dombois e Ellenberg (1974) e baseou-se em dados da literatura para as espécies presentes em ambientes extra-afloramentos no PET e na observação direta de indivíduos para as espécies ocorrentes nos afloramentos. Quando uma mesma espécie apresentou mais de uma forma de vida dentro do mesmo ambiente, apenas a mais comum foi considerada. Quando a forma de vida variou marcadamente entre ambientes, ambas foram consideradas.

### *Análise dos dados*

Os dados de ocorrência das espécies nas diferentes formações vegetais do PET foram reunidos em três grupos: (1) espécies de ampla ocorrência – espécies que foram registradas nos afloramentos e em outras formações do PET; (2) espécies extra-afloramentos – espécies amostradas em qualquer um dos ambientes do PET, mas não nos afloramentos e (3) espécies restritas – espécies amostradas exclusivamente nos afloramentos.

A contribuição da flora geral dos afloramentos à diversidade taxonômica do PET foi avaliada em nível de famílias botânicas. Para tanto, em cada ambiente, registramos a riqueza de espécies dentro de cada família e avaliamos diferenças entre ambientes através de testes de  $\chi^2$  (Gotelli & Ellison 2004). As formas de vida foram utilizadas como indicadoras de diversidade funcional. Para avaliar diferenças entre a flora do PET e dos afloramentos, registramos a riqueza de cada tipo funcional em cada ambiente e avaliamos diferenças entre ambientes através de testes de  $\chi^2$ .

## Resultados

### *Diversidade taxonômica*

A atualização da lista florística do Parque Estadual do Turvo resultou na ocorrência de 768 espécies de plantas vasculares, distribuídas em 114 famílias botânicas. As famílias com maior riqueza específica na flora regional foram Fabaceae (44), Asteraceae (42), Poaceae (34), Euphorbiaceae (26) e Rubiaceae (26) (Fig. 2a). Trinta e uma famílias (29%) apresentaram uma única espécie. Na vegetação dos afloramentos rochosos, foram identificadas 111 espécies de plantas vasculares, distribuídas em 54 famílias botânicas, das quais oito espécies pertencentes a sete famílias de monilófitas (Tab. 1). As famílias com maior número de espécies nesses ambientes foram Asteraceae (nove), Bignoniaceae (seis), Poaceae (seis), Iridaceae (cinco) e Plantaginaceae (cinco) (Fig. 2b). Trinta e uma famílias (57%) apresentaram uma única espécie. Entre as espécies registradas na flora geral dos afloramentos, 43 (39% da riqueza do afloramento e 5,6% da riqueza do PET) foram de ocorrência restrita a esses ambientes, distribuídas em 26 famílias botânicas (Tab. 1). As famílias com maior riqueza de espécies restritas aos afloramentos foram Iridaceae (quatro), Amaryllidaceae (três), Poaceae (três) e Plantaginaceae (três) (Fig. 2c). Quinze famílias (59%) apresentaram uma única espécie. A frequência de espécies dentro das famílias diferiu significativamente entre a flora regional e a flora geral dos afloramentos e a restrita aos mesmos ( $\chi^2 = 175,63$ , GL = 113,  $P \leq 0,001$ ).

### *Composição de formas de vida*

O espectro biológico da flora regional apresentou uma grande proporção de caméfitos (21,7%), seguidos por fanerófitos (17,4%). Hemicriptófitos, lianas e nanofanerófitos foram as outras formas de vida mais frequentes (~14%, cada) (Fig. 3a). Entre as espécies ocorrentes nos afloramentos rochosos, destacaram-se também os nanofanerófitos (29,7%), seguidos por caméfitos (17,1%) e geófitos (15,3%) (Fig 3b). Ao analisarmos o espectro biológico das espécies de ocorrência restrita aos afloramentos, percebemos uma grande contribuição dos geófitos (32,6%), seguidos por nanofanerófitos (25,6%) e caméfitos (20,9%) (Fig. 3c). A análise da frequência de espécies ao longo do espectro biológico indicou diferenças significativas entre a flora regional e a dos afloramentos, tanto quando consideradas a flora geral dos afloramentos ( $\chi^2 = 85,93$ , GL = 10,  $P \leq 0,001$ ), como quando consideradas apenas as espécies restritas aos mesmos ( $\chi^2 = 156,67$ , GL = 10,  $P \leq 0,001$ ).

## **Discussão**

### *Diversidade taxonômica*

Embora ocupem uma área descontínua e inferior a 0,03% do total do PET, os afloramentos rochosos apresentam uma flora bastante peculiar em relação à flora regional. Além de conterem cerca de 15% do total de espécies, foram registradas 43 espécies (5,6% do total) de ocorrência restrita aos afloramentos, o que indica uma

importância relativamente grande desses ambientes para a diversidade regional. A elevada proporção de novas ocorrências registradas no presente estudo e nos que se seguiram à lista original de Brack et al. (1985) (Ruschel *et al.* 2007, Inácio & Jarenkow 2008), todos realizados em porções relativamente pequenas do PET, indica que a estimativa de ca. 770 espécies vasculares para a flora regional é, provavelmente, subestimada.

A flora regional apresenta uma composição característica de formações atlânticas, com destaque para famílias amplamente dispersas nesses ambientes, como Fabaceae, Asteraceae e Poaceae (Brack et al. 1985). A flora geral dos afloramentos rochosos é composta por um contingente de espécies advindo da flora regional, especialmente espécies de Asteraceae, Bignoniaceae e Poaceae e táxons restritos e amplamente associados a afloramentos rochosos na matriz atlântica, com destaque pra famílias como Iridaceae, Amaryllidaceae, e Plantaginaceae (gêneros tradicionalmente tratados dentro de Scrophullariaceae), típicas de afloramentos rochosos da América do Sul (Barthlott & Porembski 2000, Safford & Martinelli 2000), mas de distribuição bastante restrita no PET.

Famílias com grande número de espécies em afloramentos rochosos na Mata Atlântica, como Bromeliaceae, Cactaceae e Orchidaceae (Safford & Martinelli 2000) foram relativamente pouco ricas nos afloramentos rochosos do PET. As espécies dessas famílias amostradas no presente estudo são caracteristicamente terrestres, com baixa contribuição de espécies epifíticas e rupestres (exceção às bromeliáceas *Aechmea distichantha* Lem. e *Vriesea tucumanensis* Mez), bastante frequentes em outros afloramentos rochosos e principais responsáveis pela grande riqueza de tais famílias em outras formações rupestres no bioma Mata Atlântica (Carauta & Oliveira 1984, Meirelles 1996, Safford & Martinelli 2000). A quase ausência de epífitos da floresta co-

ocorrendo nos afloramentos rochosos, principalmente dos gêneros *Tillandsia* (Bromeliaceae), *Epidendrum* e *Acianthera* (Orchidaceae) e *Lepismium* (Cactaceae), presentes em afloramentos rochosos no bioma Mata Atlântica no sudeste e sul do Brasil (Fernandes & Baptista 1988, 1999, Safford & Martinelli 2000, Bauer & Laroca 2003), provavelmente está associada à fisionomia plana dos afloramentos estudados, característica que os distingue da maioria dos ambientes rochosos associados à Mata Atlântica, normalmente verticais ou com alto grau de inclinação, criando um número maior de microhabitats. A grande porcentagem de espécies de asteráceas, bignoniáceas, poáceas e iridáceas assemelham-se bastante aos encontrados em vegetações campestres no bioma Mata Atlântica (Overbeck et al. 2007) e em afloramentos rochosos de altitude no sudeste do Brasil (Ribeiro et al. 2007). Duas espécies registradas, *Geranium purpureum* (Geraniceae) e *Melinis repens* (Poaceae) são exóticas à flora do Brasil (Schneider 2007).

#### *Composição de formas de vida*

Embora a flora regional apresente como forma de vida mais frequente os caméfitos, há uma grande importância das formas lenhosas (fanerófitos, nanofanerófitos e lianas) à vegetação, principalmente do ponto de vista fisionômico, sendo o PET caracterizado por sua vegetação florestal (Ruschel et al. 2007). Destoando da flora regional, os afloramentos rochosos do PET servem de refúgio a uma flora funcionalmente bastante distinta, com o predomínio de nanofanerófitos e uma grande contribuição de caméfitos e geófitos, estes últimos praticamente ausentes na vegetação florestal. A grande contribuição de espécies lenhosas à flora geral dos afloramentos está associada às

características ecológicas de ecótonos de afloramento/floresta apresentadas pelos mesmos, com a ocorrência de diversas espécies de lianas e nanofanerófitos nos ecótonos. Além disso, em diversas porções dos afloramentos ocorrem ilhas de vegetação lenhosa, provavelmente associadas a processos de nucleação, comuns em outras áreas de ecótonos associados à Mata Atlântica (Duarte et al. 2006).

A baixa proporção de hemicriptófitos encontrados no presente estudo destoa do padrão encontrado em diversas formações rupestres sul-americanas, onde essa forma de vida é a mais frequente (Sarthou & Villiers 1998, Safford & Martinelli 2000, Caiafa 2005, Ribeiro *et al.* 2007). Por outro lado, predomínio de caméfitos e baixas proporções de hemicriptófitos foram registrados em formações rupestres no sudeste do Brasil (Carauta & Oliveira 1984). Aparentemente, a maior proporção de uma ou de outra forma de vida está associada à flora regional onde as formações rupestres estão inseridas, com maior frequência de caméfitos em matrizes florestais e de hemicriptófitos em formações mais abertas.

A alta proporção de geófitos na flora geral dos afloramentos (15,3%) não é comum na maioria dos ambientes rupestres associados à Mata Atlântica. Valores similares foram reportados apenas em formações rupestres de altitude no sudeste do Brasil. Em Atibaia (SP), a 1.600 m.a.m., e em Itatiaia (RJ), a 2.400 m.a.m., os geófitos representaram 11,8% e 15,8% das espécies, respectivamente. Ribeiro et al. (2007) atribuem as altas proporções de geófitos nesses dois locais a marcante estacionalidade da temperatura e umidade, o que favoreceria o investimento em reservas subterrâneas. Aparentemente, este é um dos fatores associados aos valores encontrados no presente estudo, pois embora os afloramentos rochosos do PET ocorram em altitudes muito inferiores àquelas encontradas em Atibaia e Itatiaia, o Parque se encontra entre latitudes



muito maiores, acarretando em temperaturas médias, principalmente as de inverno, semelhantes às encontradas em campos de altitude do sudeste brasileiro.

## **Conclusões**

Por sua situação de isolamento na paisagem regional, devido ao intenso avanço da fronteira agrícola sobre áreas florestais no século passado, o PET apresenta destacada importância à conservação da biodiversidade das florestas estacionais do sul da América do Sul. Apesar da ausência de endemismos associados a flora, o PET preserva diversas espécies listadas regionalmente como ameaçadas de extinção (CONSEMA 2002).

Embora muitos esforços tenham sido feitos para aumentar o conhecimento de aspectos florísticos e ecológicos dessa formação, provavelmente, mesmo o inventário da diversidade vegetal regional está longe de ser completo. Grande parte dos estudos realizados no Parque concentra-se na sinússia arbórea, provavelmente a mais conhecida. Sugerimos que novos esforços sejam realizados para o inventariamento de outras formas de vida.

Por ocuparem uma parcela diminuta deste ambiente insular que é o PET e pela singularidade de sua flora, tanto em nível taxonômico quanto funcional, os afloramentos rochosos constituem ilhas dentro de uma ilha. Por esse motivo devem receber especial atenção no manejo do Parque, buscando-se evitar a remoção de espécies ornamentais e o aumento das invasões por espécies exóticas.

**Literatura citada**

APG III (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161(2): 105-121

Barthlott W, Gröger A, Porembski S (1993) Some remarks on the vegetation of tropical inselberg: diversity and ecological differentiation. *Biogeographica* 69: 105-124

Barthlott W, Porembski S (2002) Vascular plants on inselbergs: systematic overview. In: Porembski S and Barthlott W (eds) *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*. Springer-Verlag, Heidelberg. p 103-116

Bauer D, Laroca J (2003) Flora vascular rupestre de um afloramento basáltico na localidade de Fazenda Padre Eterno, RS. *Pesquisas, série botânica* 53: 101-119

Brack P, Bueno RM, Falkenberg DB, et al. (1985) Levantamento florístico do Parque Estadual do Turvo, Tenente Portela, Rio Grande do Sul, Brasil. *Roessléria* 7(1): 69-94

Caiafa AN (2005) Composição florística e espectro biológico de um campo de altitude no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, MG - Brasil. *Rodriguésia* 56(87): 163-173

Carauta JPP, Oliveira RR (1984) Plantas vasculares dos morros da Urca, Pão de Açúcar e Cara de Cão. *Rodriguésia* 36: 13-24

CONSEMA, Rio Grande do Sul (2002) *Espécies da flora ameaçadas de extinção do Rio Grande do Sul*. Secretaria Estadual do Meio Ambiente, Porto Alegre

Duarte LDS, Dos-Santos MMG, Hartz SM, et al. (2006) Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* 31(4): 520-528

Fernandes I, Baptista LRM (1988) Levantamento da flora vascular rupestre do Morro Sapucaia e Morro do Cabrito, Rio Grande do Sul. *Acta Botanica Brasilica* 1(2): 95-102

Fernandes I, Baptista LRM (1999) Inventário da flora rupestre e para-rupestre de "Casa de Pedra", Bagé, Rio Grande do Sul. Pesquisas, série botânica 49: 53-70

Giehl ELH, Jarenkow JA (2008) Gradiente estrutural no componente arbóreo e relação com inundações em uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil. Acta Botanica Brasilica 22(3): 741-753

Giraud AR (2003) Dynamics of biodiversity loss in the Argentinean Atlantic Forest: an introduction. In: Galindo-Leal C and Câmara IG (eds) The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook. CABS and Island Press, Washington. p 139-140

Gotelli NJ, Ellison AM (2004) A primer of ecological statistics. Sinauer Associates, Sunderland

Gröger A (2000) Flora and vegetation of inselbergs of Venezuelan Guayana. In: Porembski S and Barthlott W (eds) Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions. Springer-Verlag, Heidelberg. p 291-314

Gröger A, Barthlott W (1996) Biogeography and diversity of the inselberg (Laja) vegetation of southern Venezuela. Biodiversity Letters 3: 165-179

Huang C, Kim S, Altstatt A, et al. (2007) Rapid loss of Paraguay's Atlantic forest and the status of protected areas -- A Landsat assessment. Remote Sensing of Environment 106(4): 460-466

Inácio CD, Jarenkow JA (2008) Relações entre a estrutura da sinúsia herbácea terrícola e a cobertura do dossel em Floresta Estacional no Sul do Brasil. Revista Brasileira de Botânica 31(1): 41-51

Meirelles ST (1996) Estrutura da comunidade e características funcionais dos componentes da vegetação de um afloramento rochoso em Atibaia – SP. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos

Meirelles ST, Pivello VR, Joly CA (1999) The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. *Environmental Conservation* 26(1): 10-20

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

Oliveira-Filho AT, Fontes MAL (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32(4B): 793-810

Overbeck GE, Muller SC, Fidelis A, et al. (2007) Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 9(2): 101-116

Porembski S, Martinelli G, Ohlemüller R, et al. (1998) Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Diversity and Distributions* 4(3): 107-119

Porembski S, Seine R, Barthlott W (1997) Inselberg vegetation and the biodiversity of granite outcrops. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80: 193-199

Raghoenandan UPD (2000) The Guianas (Guyana, Suriname, French Guiana). In: Porembski S and Barthlott W (eds) *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*. Springer-Verlag, Heidelberg. p 315-338

Ribeiro KT, Medina BMO, Scarano FR (2007) Species composition and biogeographic relations of the rock outcrop flora on the high plateau of Itatiaia, SE-Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 30(4): 623-639

Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al. (2009) The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142(6): 1141-1153

- Ruschel AR, Nodari RO, Moerschbacher BM (2007) Woody plant species richness in the Turvo State Park, a large remnant of deciduous Atlantic forest, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 16(6): 1699-1714
- Safford HD, Martinelli G (2000) Southeast Brazil In: Porembski S and Barthlott W (eds) *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*. Springer-Verlag, Heidelberg, DE. p 339-390
- Santos HG, Jacomine PKT, Anjos LHC, et al. (2006) *Sistema brasileiro de classificação de solos*. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília
- Sarthou C, Villiers JF (1998) Epilithic plant communities on inselbergs in French Guiana. *Journal of Vegetation Science* 9(6): 847-860
- Scarano FR (2002) Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany* 90: 517-524
- Scarano FR (2009) Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: rare-species bias and its risks for conservation. *Biological Conservation* 142(6): 1201-1208
- Schneider AA (2007) A flora naturalizada no estado do Rio Grande do Sul, Brasil: herbáceas subespontâneas. *Biociências* 15: 257-268
- SEMA, Rio Grande do Sul (2005) *Plano de manejo do Parque Estadual do Turvo*. Divisão de Unidades de Conservação do Estado do Rio Grande do Sul, Porto Alegre
- Silva JMC, Casteleti CHM (2003) Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. In: Galindo-Leal C and Câmara IdG (eds) *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*. CABS and Island Press, Washington. p 43-59
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelez E, et al. (2006) A classification for extant ferns. *Taxon* 55(3): 705-731

Veloso HP, Rangel Filho ALR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro

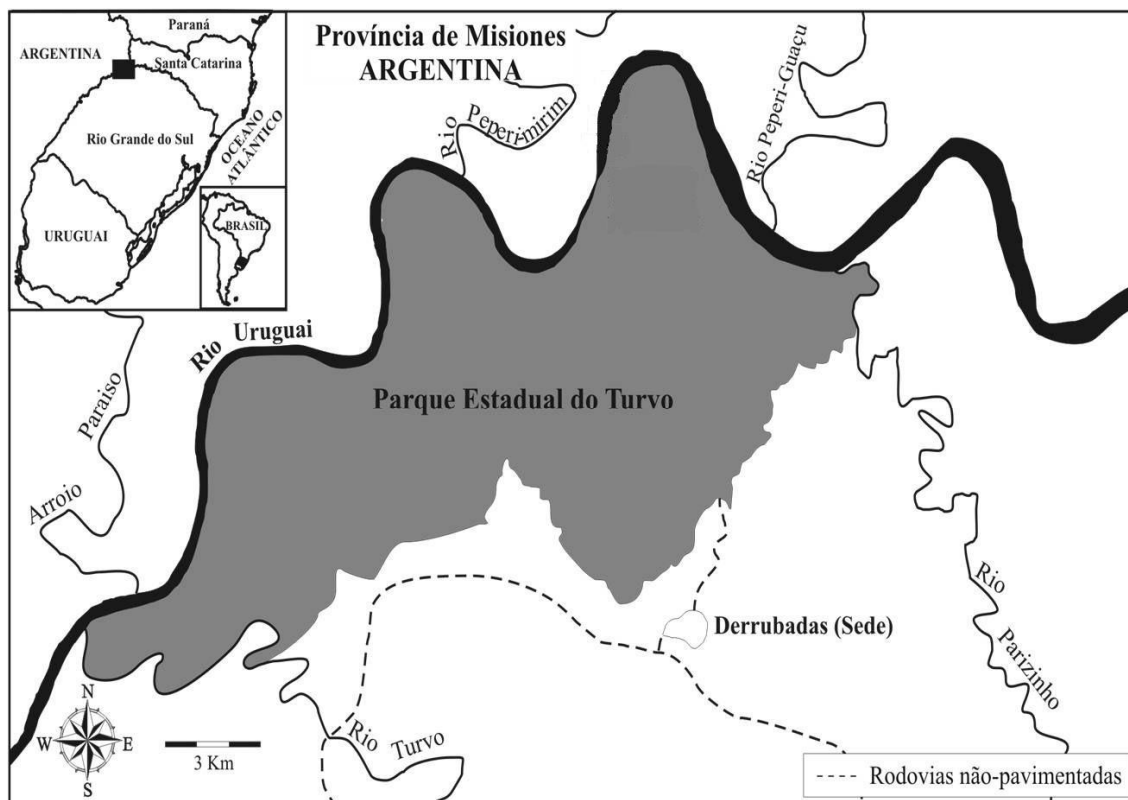


Figura 1. Localização da área de estudo, Parque Estadual do Turvo, sul do Brasil (adaptado de Giehl, E. L. H).

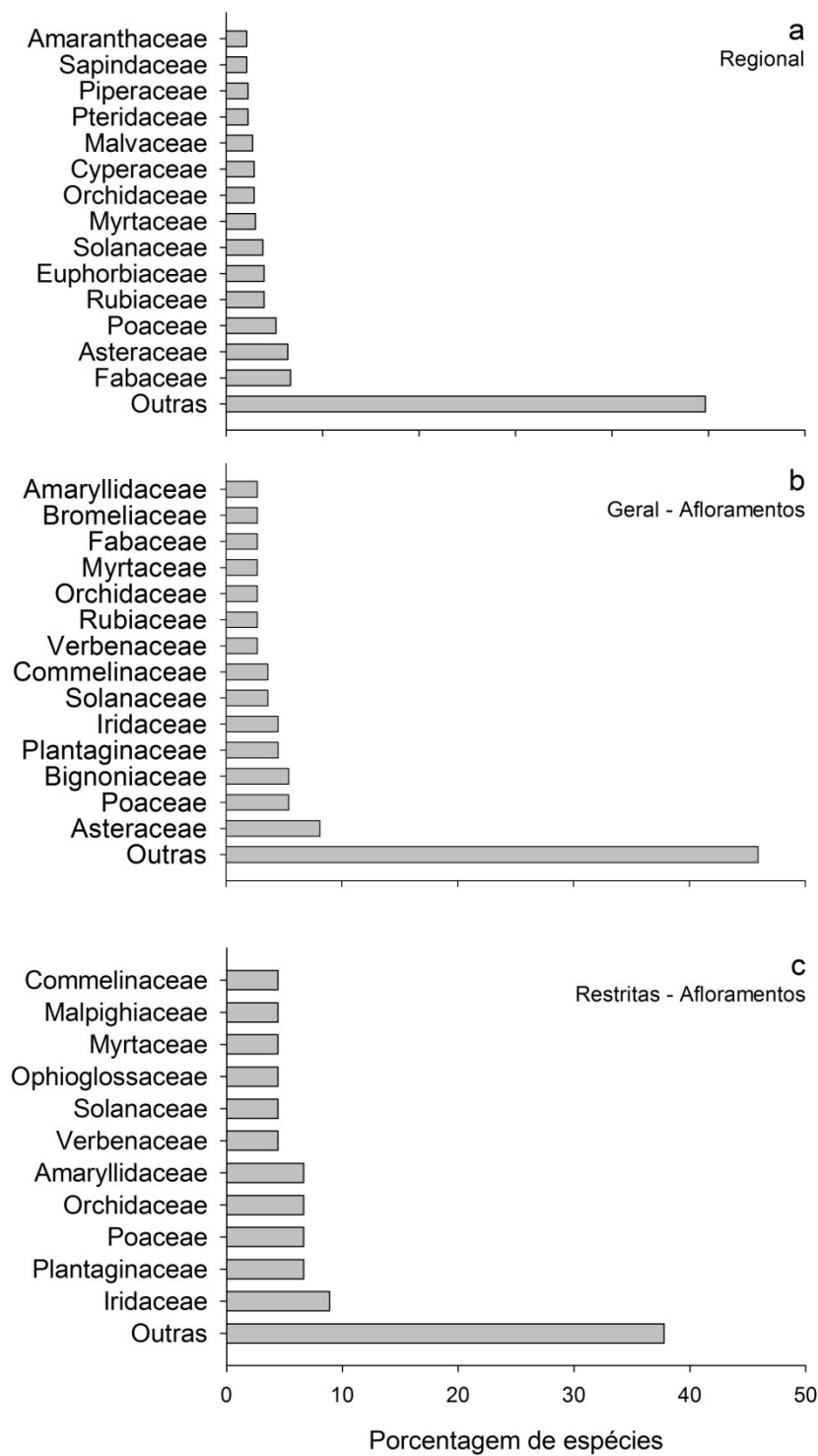


Figura 2. Famílias com maior porcentagem de espécies na flora regional (a), total dos afloramentos rochosos (b) e restrita aos afloramentos rochosos (c), no Parque Estadual do Turvo, Derrubadas, RS.



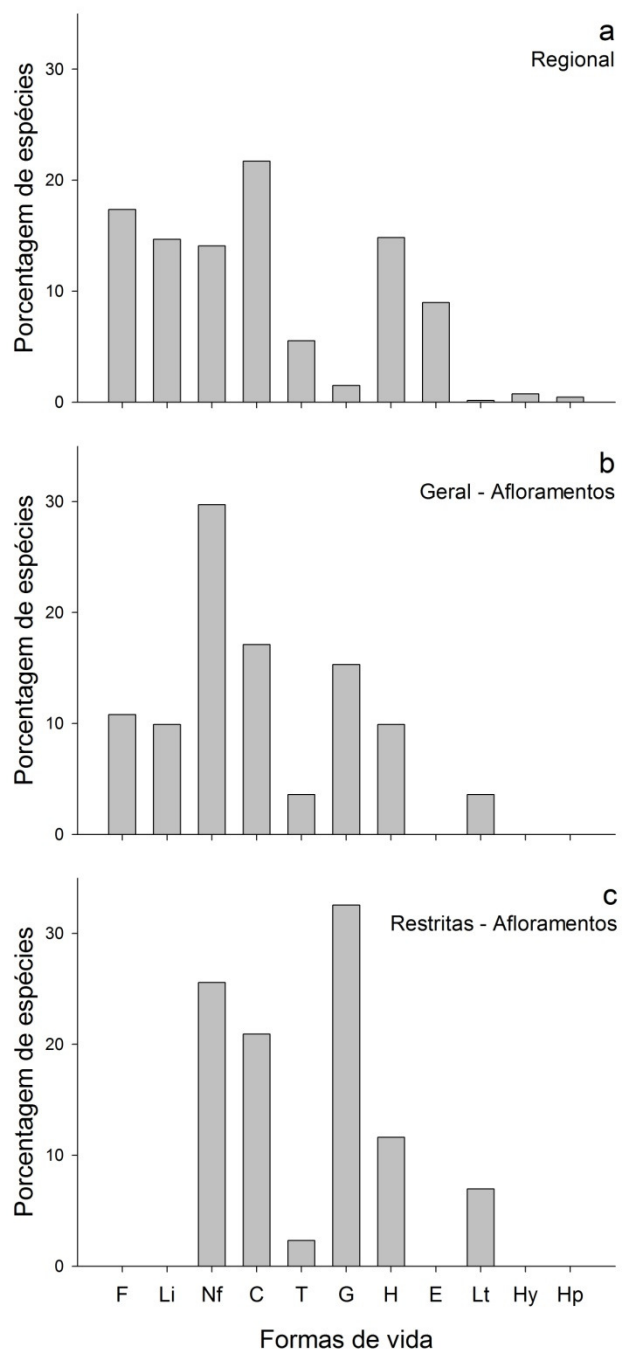


Figura 3. Porcentagem de espécies ocorrentes em cada forma de vida na flora regional (a), total dos afloramentos rochosos (b) e restrita aos afloramentos rochosos (c). F: fanerófito, Li: lianas, Nf: nanofanerófitos, C: caméfitos, T: terófitos, G: geófitos, H: hemicriptófitos, E: epífitos, Lt: litófitos, Hy: Hidrófitos, Hp: hemiparasitas, no Parque Estadual do Turvo, Derrubadas, RS.

Tabela 1. Famílias e espécies, formas de vida (F: fanerófito, Li: lianas, Nf: nanofanerófitos, C: caméfitos, T: terófitos, G: geófitos, H: hemicriptófitos, E: epífitos, Lt: litófitos, Hy: Hidrófitos, Hp: hemiparasitas) e ocorrência na flora regional (G: co-ocorrência em outros ambientes do Parque, R: ocorrência restrita aos afloramentos) das espécies registradas nos afloramentos rochosos do Parque Estadual do Turvo, Derrubadas, RS.

Grupo/Família	Espécie	Forma de vida	Distribuição
Monilófitas			
Anemiaceae	<i>Anemia tomentosa</i> (Savigny) Sw.	Lt	R
Dennstaedtiaceae	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	G	G
Dryopteridaceae	<i>Dryopteris triphylla</i> (Sw.) C. Chr.	G	R
Ophioglossaceae	<i>Ophioglossum crotalophoroides</i> Walter	G	R
	<i>Ophioglossum nudicaule</i> L. f.	G	R
Osmundaceae	<i>Osmunda</i> sp.	H	R
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum nitidum</i> (Kaulf.) C. Presl	Lt	G
Pteridaceae	<i>Adiantopsis</i> sp.	H	R
Angiospermas			
Amaryllidaceae	<i>Habranthus robustus</i> Herb. ex Sweet	G	R
	<i>Hippeastrum iguazuianum</i> T.R. Dudley & M. Williams	G	R
	<i>Nothoscordum</i> sp.	G	R
Anacardiaceae	<i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi	F	G
Araliaceae	<i>Hydrocotyle leucocephala</i> Cham. & Schldtl.	C	G
Apocynaceae	<i>Condylocarpon isthmicum</i> (Vell.) A. DC.	Li	G
	<i>Forsteronia thyrsoides</i> (Vell.) Müll. Arg.	Li	G
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	F	G
Asparagaceae	<i>Cordyline spectabilis</i> Kunth & C.D. Bouché	F	G
	<i>Herreria montevidensis</i> Klotzsch ex Griseb.	Li	G
Asteraceae	<i>Acmella leptophylla</i> (DC.) R.K. Jansen	C	G
	<i>Angelphytum tenuifolium</i> (Hassl.) H. Rob.	C	G
	<i>Baccharis tridentata</i> Vahl	Nf	G

Asteraceae	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth	C	G
	<i>Eupatorium ascendens</i> Sch. Bip. ex Baker	C	G
	<i>Eupatorium missionum</i> Malme	C	R
	<i>Vernonia scorpioides</i> (Lam.) Pers.	Li	G
	<i>Viguiera anchusaefolia</i> (DC.) Baker	C	G
	<i>Viguiera</i> sp.1	C	R
Begoniaceae	<i>Begonia</i> sp.	C	G
Bignoniaceae	<i>Cuspidaria convoluta</i> (Vell.) A.H. Gentry	Li	G
	<i>Dolichandra dentata</i> (K. Schum.) L. Lohmann	Li	G
	<i>Dolichandra unguis-cati</i> (L.) L. Lohmann	Li	G
	<i>Fridericia chica</i> (Humb. & Bonpl.) L. Lohmann	Li	G
	<i>Mansoa difficilis</i> (Cham.) Bureau & K. Schum.	Li	G
	<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) Miers	Li	G
Boraginaceae	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling & J.S. Mill.	F	G
Bromeliaceae	<i>Aechmea distichantha</i> Lem.	C	G
	<i>Bromelia balansae</i> Mez	C	G
	<i>Vriesea tucumanensis</i> Mez	C	G
Cactaceae	<i>Cereus alacriportanus</i> Pfeiff.	Nf	G
	<i>Parodia linkii</i> (Lehm.) R. Kiesling	Lt	R
Caryophyllaceae	<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	T	G
	<i>Cerastium rivulariastrum</i> Möschl & Pedersen	T	G
Clusiaceae	<i>Hypericum brasiliense</i> Choisy	C	G
Commelinaceae	<i>Commelina obliqua</i> Vahl	C	G
	<i>Floscopa glabrata</i> (Kunth) Hassk.	C	R
	<i>Tradescantia crassula</i> Link & Otto	C	R
	<i>Tradescantia fluminensis</i> Vell.	C	G
Convolvulaceae	<i>Dichondra sericea</i> Sw.	C	G
	<i>Ipomoea descolei</i> O'Donnell	G	R
Cyperaceae	<i>Bulbostylis juncooides</i> (Vahl) Kük. ex Osten	H	R
	<i>Cyperus incommutus</i> Kunth	H	G
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i> cf. <i>polygonoides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Li	G
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum cuneifolium</i> (Mart.) O.E. Schulz	Nf	G
	<i>Erythroxylum deciduum</i> A. St.-Hil.	F	G

Euphorbiaceae	<i>Julocroton ackermannianus</i> Müll. Arg.	Nf	G
	<i>Manihot grahamii</i> Hook.	Nf	G
Fabaceae	<i>Aeschynomene falcata</i> (Poir.) DC.	C	R
	<i>Galactia marginalis</i> Benth.	C	G
	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	F	G
Geraniaceae	<i>Geranium purpureum</i> Vill.	C	G
Hypoxidaceae	<i>Hypoxis decumbens</i> L.	G	G
Iridaceae	<i>Calydorea approximata</i> R.C. Foster	G	R
	<i>Sisyrinchium micranthum</i> Cav.	T	R
	<i>Sisyrinchium palmifolium</i> L.	G	G
	<i>Sisyrinchium setaceum</i> Klatt	G	R
	<i>Trimezia spathata</i> (Klatt) Baker	G	R
Lythraceae	<i>Cuphea</i> sp.	Nf	R
Malpighiaceae	<i>Heteropterys umbellata</i> A. Juss.	Nf	R
	<i>Tetrapteryx</i> sp.	Nf	R
Malvaceae	<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.	F	G
Marantaceae	<i>Maranta</i> sp.	C	G
Melastomataceae	<i>Leandra australis</i> (Cham.) Cogn.	Nf	G
	<i>Miconia cinerascens</i> Miq.	Nf	G
Moraceae	<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	F	G
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.	F	G
	<i>Myrcia bombycina</i> (O. Berg) Kiaersk.	Nf	R
	<i>Myrcia palustris</i> DC.	Nf	R
Orchidaceae	<i>Habenaria</i> sp.	G	R
	<i>Prescottia oligantha</i> (Sw.) Lindl.	G	R
	<i>Sacoila lanceolata</i> (Aubl.) Garay	G	R
Oxalidaceae	<i>Oxalis brasiliensis</i> G. Lodd.	G	G
Piperaceae	<i>Peperomia blanda</i> (Jacq.) Kunth	C	G
Plantaginaceae	<i>Bacopa monnierioides</i> (Cham.) B.L. Rob.	Nf	R
	<i>Mecardonia tenella</i> (Cham. & Schltld.) Pennell	C	G
	<i>Scoparia hassleriana</i> Chodat	C	G
	<i>Stemodia stricta</i> Cham. & Schltld.	C	R
	<i>Stemodia verticilata</i>	C	R

Poaceae	<i>Andropogon bicornis</i> L.	H	G
	<i>Chusquea ramosissima</i> Lindm.	Nf	G
	<i>Dichantherium sabulorum</i> (Lam.) Gould & C.A. Clark	H	R
	<i>Dichantherium surrectum</i> (Chase ex Zuloaga & Morrone) Zuloaga	H	R
	<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	H	G
	<i>Tripogon spicatus</i> (Nees) Ekman	H	R
Portulacaceae	<i>Portulaca diegoi</i> Mattos	T	R
Primulaceae	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	F	G
Rubiaceae	<i>Chomelia obtusa</i> Cham. & Schltld.	Nf	G
	<i>Galium humile</i> Cham. & Schltld.	C	G
	<i>Relbunium longipedunculatum</i> Mariath & Ehrend.	C	R
Rutaceae	<i>Helietta apiculata</i> Benth.	F	G
Sapindaceae	<i>Serjania</i> sp.	Nf	R
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	F	G
Smilacaceae	<i>Smilax</i> sp.	Li	G
Solanaceae	<i>Nicotiana alata</i> Link & Otto	C	G
	<i>Nicotiana bonariensis</i> Lehm.	C	R
	<i>Petunia integrifolia</i> (Hook.) Schinz & Thell.	C	G
	<i>Solanum commersonii</i> Dunal	C	R
Symplocaceae	<i>Symplocos uniflora</i> (Pohl) Benth.	Nf	R
Verbenaceae	<i>Glandularia aristigera</i> (S. Moore) Tronc.	C	R
	<i>Lantana fucata</i> Lindl.	Nf	R
	<i>Verbena hirta</i> Spreng.	C	G
Violaceae	<i>Hybanthus parviflorus</i> (Mutis ex L. f.) Baill.	C	G

---

**Capítulo II – Facilitação por *Bromelia balansae* Mez  
(Bromeliaceae) pode aumentar a diversidade de espécies  
arbóreas florestais e promover o avanço da floresta estacional  
sobre a vegetação rupestre**

Fernando Souza Rocha

Leandro da Silva Duarte

Jorge Luiz Waechter

**Resumo** – O papel da facilitação no aumento da complexidade de comunidades vegetais tem sido demonstrado em diversos ecossistemas, especialmente sob condições abióticas estressantes. O estabelecimento de espécies arbóreas sobre a vegetação rupestre é limitado por fatores como a falta de solo, altas taxas de insolação e herbivoria. A riqueza e a abundância de espécies arbóreas florestais em afloramentos rochosos circundados por Floresta Estacional no sul do Brasil foram correlacionadas com a cobertura de *Bromelia balansae* Mez, uma bromélia estolonífera que pode formar densos agrupamentos em ambientes abertos. Estabelecemos 60 parcelas em três afloramentos rochosos (20 em cada). Em cada parcela estimamos a cobertura de bromélias em três classes (0%, 1-50% e 51-100% de cobertura) e todas as plântulas de espécies arbóreas (indivíduos entre 10 e 30 cm de altura) foram contadas e identificadas. Para testar diferenças entre as classes de cobertura de *B. balansae* em relação à riqueza e a abundância de plântulas de espécies arbóreas utilizamos ANOVAs baseadas em testes de aleatorização. Nossos resultados indicam que a cobertura de bromélias é positivamente relacionada com a riqueza e a abundância de plântulas de espécies arbóreas. Aparentemente, maiores coberturas por *B. balansae* fornecem proteção contra a herbivoria, indistintamente, e amenização das severas condições ambientais, favorecendo o estabelecimento apenas de algumas espécies, todas pioneiras com altas frequências e abundâncias relativas entre as árvores da floresta vizinha. A facilitação por *B. balansae* pode levar à redução gradual da vegetação rupestre neste mosaico floresta/afloramentos.

Palavras-chave: afloramentos rochosos, colonização, ecótonos, interações positivas, Floresta Estacional, Parque Estadual do Turvo, plantas berçário.

**Abstract** – The role of facilitation in the increase of complexity of plant communities has been shown in several ecosystems, especially under abiotic stress. The settlement of arboreal species over the rupestrian vegetation is limited by factors such as lack of soil, high insolation and herbivory. The richness and abundance of arboreal forest species on rocky outcrops surrounded by seasonal forest in south Brazil were correlated with the coverage of *Bromelia balansae* Mez, a large stoloniferous bromeliad that can constitute dense groupings in open environments. We defined 60 plots in three rocky outcrops (20 in each). The coverage of bromeliads was estimated for each plot in three classes (0%, 1-50%, and 51-100%) and all the seedlings of arboreal species (individuals between 10 and 30 cm high) were counted and identified. We used ANOVAs with randomization tests to analyze the influence of different coverage classes of *B. balansae* on the richness and abundance of seedlings of arboreal species. Our results showed that the coverage of bromeliads is positively correlated to the richness and abundance of seedlings of arboreal species. It seems that higher coverage by *B. balansae* gives protection against herbivory indistinctively, and also reduces the effects of severe environmental conditions. This protection only favored the settlement of a few species, which are all pioneers and have high relative frequency and abundance among the trees of the surrounding forest. The facilitation by *B. balansae* can thus cause a gradual reduction of the rupestrian vegetation in the forest and rocky outcrop mosaic

Key words: colonization, ecotones, nurse plants, positive interactions, rocky outcrops, seasonal forest, Turvo State Park.



FACILITAÇÃO ENTRE PLANTAS TEM SIDO DEMONSTRADA EM DIVERSOS AMBIENTES TROPICAIS E temperados sendo, em grande parte, responsável pela coexistência de espécies e pelo aumento da diversidade em diversos ecossistemas, especialmente sobre condições ambientais estressantes (Callaway 1995, Scarano 2002, Callaway 2007, Brooker *et al.* 2008, Scarano 2009). Os efeitos positivos de uma espécie sobre outra podem ser diretos, como diminuição do estresse hídrico (Brooks *et al.* 2002, Espeleta *et al.* 2004), sombreamento (Deckmyn *et al.* 2001), aumento da fertilidade do solo (Thorpe *et al.* 2006), ou indiretos, como a defesa contra herbívoros (Fidelis *et al.* 2009), aumento na visita por polinizadores ou dispersores (Kery *et al.* 2000, Duarte *et al.* 2006) e micorrizas (Callaway *et al.* 2003), entre outros. Vários estudos têm abordado a natureza das relações de facilitação entre plantas, indicando muitas vezes relações comensais ou mutualísticas (ver Callaway 2007). Porém, poucos estudos têm abordado as implicações a longo prazo que as interações positivas entre espécies em ecótonos têm para a manutenção das comunidades, especialmente em ambientes onde espécies de um tipo vegetacional dominante têm seu estabelecimento facilitado em formações vegetais relictuais.

Em ambientes marginais à Mata Atlântica, interações positivas não só mantêm a diversidade vegetal como também promovem o avanço da floresta sobre os ecossistemas vizinhos (Scarano 2002, Duarte *et al.* 2006, Scarano 2009). Vários dos estudos abordando facilitação em ambientes marginais à Mata Atlântica foram realizados em restingas (ver Scarano 2002, 2009), ambientes com diversos fatores limitantes ao estabelecimento de espécies arbóreas, como seca, altas temperaturas, elevadas taxas de transpiração, deficiência nutricional, ausência ou baixo desenvolvimento de solos, entre outros (Scarano *et al.* 2001). Todos estes fatores são também limitantes ao estabelecimento de espécies vegetais em afloramentos rochosos (Scarano *et al.* 2001, Silva & Dillenburg 2007), tornando esses

ambientes marginais da Mata Atlântica bastante semelhantes sob o ponto de vista das limitações ao estabelecimento de espécies florestais.

Em grande parte dos estudos que abordam facilitação em ambientes marginais à Mata Atlântica, as espécies facilitadoras foram bromeliáceas (ver Scarano 2002, 2009), apontando uma grande importância desta família ao estabelecimento de plântulas de espécies florestais. Bromélias podem facilitar o estabelecimento de espécies arbóreas aumentando a quantidade de nutrientes e matéria orgânica no solo (Hay et al. 1981), ou possibilitando a germinação e estabelecimento de plântulas dentro das cisternas (Fialho & Furtado 1993, Zaluar & Scarano 2000). A proteção contra a herbivoria proporcionada por rosetas de plantas com folhas espinescentes, embora ainda não demonstrada em bromeliáceas, foi reportada para *Eryngium horridum* (Apiaceae) (Fidelis et al. 2009), planta morfológicamente muito similar à *Bromelia* spp.

O objetivo do presente estudo foi avaliar a relação entre a cobertura de *Bromelia balansae*, uma espécie que apresenta rosetas clonais, e a riqueza e a abundância de plântulas de espécies arbóreas em vegetação rupestre. Nós hipotetizamos que (1) a presença de *B. balansae* aumenta a riqueza e a abundância de plântulas de espécies arbóreas por fornecer sítios menos sujeitos às condições ambientais extremas características de afloramentos rochosos e que (3) as espécies beneficiadas pela cobertura de *B. balansae* são as responsáveis pela expansão da floresta sobre a vegetação herbácea em afloramentos rochosos.

## MÉTODOS

ESPÉCIE DE ESTUDO. – *Bromelia balansae* Mez (Bromeliaceae) é uma espécie terrícola nativa da América do Sul (Smith & Downs 1979), com folhas numerosas dispostas em densa roseta,

mas não formando cisternas. Reproduz-se vegetativamente através de estolões, podendo formar densa e extensa cobertura no ecótono de florestas e formações abertas (Reitz 1983).

ÁREA DE ESTUDO. – O estudo foi realizado no Parque Estadual do Turvo (PET), município de Derrubadas, norte do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (27° a 27° 20' S, 53° 40' a 54° 10' W), entre os meses de julho e novembro de 2008. O Parque possui uma área de aproximadamente 17.500 ha e altitudes entre 100 e 400 m. A área de estudo tem, em seu interior, três grandes afloramentos rochosos, circundados por Floresta Estacional (SEMA 2005). Os afloramentos possuem entre 200 e 250 m de extensão e larguras irregulares, as máximas com aproximadamente 100 m. O clima da região é subtropical úmido, com precipitação média anual entre 1250 e 2000 mm e temperatura média anual próxima a 19 °C (SEMA 2005).

A vegetação do Parque é predominantemente florestal, com um estrato emergente, formado por árvores que frequentemente atingem alturas superiores a 30 m, estratos superiores com árvores atingindo entre 20 e 25 m, e estratos inferiores, formado por arbustos e arvoretas que atingem até 15 m de altura (Ruschel et al. 2007). As famílias com maior número de espécies arbóreas são Fabaceae, Myrtaceae, Euphorbiaceae, Meliaceae e Rutaceae (Ruschel et al. 2007). Áreas marginais da floresta são frequentemente dominadas por *Bromelia balansae* (SEMA 2005). Sobre os afloramentos rochosos a vegetação é predominantemente herbácea, com a ocorrência esparsa de manchas arbustivas e arbóreas.

COLETA DE DADOS. – Para avaliar a associação entre a cobertura de bromélias e a riqueza de espécies e a abundância de plântulas de espécies arbóreas nos ecótonos de florestas e afloramentos rochosos, em cada um dos afloramentos estudados estabelecemos quatro transecções perpendiculares à borda da floresta e orientadas pelos pontos cardeais. Em cada transecção estabelecemos cinco parcelas contíguas de 1,5 x 1,5 m, num total de 20 parcelas

por afloramento. Em cada parcela as seguintes variáveis foram registradas: (1) porcentagem da área coberta por rosetas de *B. balansae*, estimada visualmente em três classes de cobertura (1 = 0%; 2 = 1-50%; 3 = 51-100%), (2) riqueza de plântulas de espécies arbóreas e (3) abundância de plântulas de espécies arbóreas. Definimos como plântulas os indivíduos com alturas entre 10 e 30 cm.

Para avaliar a relação entre as espécies potencialmente beneficiadas pela cobertura de *B. balansae* e, portanto, a expansão da floresta sobre os afloramentos rochosos, prolongamos as transecções em direção ao interior da floresta. Em cada transecção estabelecemos cinco parcelas contíguas de 1,5 x 1,5 m, num total de 20 parcelas por sítio. Em cada parcela as seguintes variáveis foram registradas: (1) abundância de indivíduos e composição de espécies arbóreas com altura superior a 1m.

ANÁLISE DOS DADOS. – Para detectar diferenças entre as classes de cobertura de *B. balansae* em relação à riqueza e a abundância de plântulas de espécies arbóreas utilizamos ANOVAs baseadas em testes de aleatorização, utilizando distância euclidiana como medida de dissimilaridade (Pillar & Orloci 1996). Todas as análises foram trifatoriais (usando transecção, sítio e cobertura de bromélias como fatores). Para evitar o viés causado pela autocorrelação espacial das parcelas contíguas (Legendre & Legendre 1998), removemos o efeito do fator “transecção” nas análises.

Para avaliar a relação entre as espécies potencialmente beneficiadas pela cobertura de *B. balansae* e a expansão da floresta sobre os afloramentos rochosos, ordenamos as espécies ocorrentes na floresta e calculamos a importância relativa (IR) baseados nas médias da abundância e frequência relativas das espécies (Ar e Fr, respectivamente).

$$IR = \frac{Ar + Fr}{2}$$

Para cada espécie com  $(IR) \geq 5\%$  na floresta, avaliamos o efeito da cobertura de bromélias sobre a abundância de plântulas no afloramento através de ANOVAs, seguindo o procedimento descrito para a análise de riqueza e da abundância de plântulas de espécies arbóreas. Para todas as análises realizamos 10.000 iterações de reamostragem, com auxílio do software MULTIV (Pillar 2006).

## RESULTADOS

**RIQUEZA DE ESPÉCIES.** – A riqueza de plântulas de espécies arbóreas aumentou significativamente com o aumento da cobertura por *Bromelia balansae* ( $P = 0,0001$ ). A riqueza de plântulas foi significativamente maior em parcelas com 51-100% de cobertura de bromélias ( $x = 3,29 \pm 0,5$  EP;  $N = 14$ ) quando comparadas a parcelas sem bromélias ( $x = 0,07 \pm 0,07$  EP;  $N = 15$ ) ou com 1-50% de cobertura ( $x = 1,9 \pm 0,27$ ;  $N = 31$ ) ( $P = 0,0001$  e  $0,014$ , respectivamente). Da mesma forma, a riqueza foi significativamente maior em parcelas com 1-50% de cobertura de bromélias quando comparadas a parcelas sem cobertura de bromélias ( $P = 0,0003$ ) (Fig. 1a). Em todos os casos as diferenças na riqueza de plântulas de espécies arbóreas foram independentes de diferenças na riqueza entre sítios e não houve interação entre os fatores transecção ou sítio e a cobertura de bromélias ( $P = 0,853$ ,  $0,1272$  e  $0,1482$ , respectivamente).

**ABUNDÂNCIA.** – Houve relação positiva significativa entre a cobertura de bromélias e a abundância de plântulas de espécies arbóreas por parcela ( $P = 0,0001$ ). Parcelas com maior cobertura por bromélias ( $x = 5,43 \pm 1,0$  EP) apresentaram um maior número de plântulas em relação às parcelas sem ( $x = 0,07 \pm 0,07$  EP) ou com menor cobertura ( $x = 2,65 \pm 0,04$  EP) ( $P = 0,0001$  e  $0,0033$ , respectivamente). Parcelas com menor cobertura por bromélias (1-50%) também apresentaram significativamente mais plântulas de espécies arbóreas quando

comparadas as parcelas sem a presença de *Bromelia balansae* ( $P = 0,0003$ ) (Fig. 1b). Não houve diferenças significativas na abundância entre os três sítios analisados ( $P = 0,6783$ ) e a interação entre os fatores transecção ou sítio e a cobertura de bromélias também foi não significativa ( $P = 0,2014$  e  $0,3972$ , respectivamente).

ESPÉCIES BENEFICIADAS. – Amostramos 37 espécies arbóreas no interior da floresta, das quais 20 foram também amostradas como plântulas nos afloramentos. Seis espécies amostradas como plântulas nos afloramentos não foram amostradas nos estratos superiores da floresta (Tab. 1). Das 37 espécies amostradas no interior da floresta, apenas cinco apresentaram IR superior a 5% (*Helietta apiculata*, *Eugenia hiemalis*, *Trichilia elegans*, *Erythroxylum cuneifolium* e *Eugenia uniflora*) sendo responsáveis, porém, por 48,27% do valor total. A análise da importância relativa das plântulas dessas cinco espécies nos afloramentos indica que são, em conjunto, responsáveis por mais de 50% do valor total (Tab. 1). A análise do efeito da cobertura de *Bromelia balansae* sobre a abundância de plântulas das cinco espécies com  $IR \geq 5\%$  na floresta indicou um aumento significativo no número de plântulas em parcelas com maior cobertura de bromélias para *H. apiculata* ( $P = 0,0004$ ) (Fig. 2a), *E. cuneifolium* ( $P = 0,038$ ) (Fig. 2c) e *E. uniflora* ( $P = 0,0485$ ) (Fig. 2d) e diferenças não significativas para *E. hiemalis* ( $P = 0,1246$ ) (Fig. 2b) e *T. elegans* ( $P = 0,6716$ ). Em todas as análises os efeitos do fator sítio e as interações entre os fatores transecção, sítio e cobertura de bromélias foram não significativos ( $P > 0,1$ ).

## DISCUSSÃO

Nossos resultados indicam a existência de fortes efeitos positivos da maior cobertura de *Bromelia balansae* sobre a riqueza e a abundância de plântulas de espécies arbóreas em afloramentos rochosos marginais à floresta.

Nossa hipótese é de que a presença dessa bromélia facilitaria a sobrevivência de plântulas de espécies arbóreas através da proteção contra a herbivoria e da diminuição de estresses ambientais. Embora tenha sido demonstrado que defesas mecânicas contra vertebrados herbívoros possam manter e aumentar a diversidade de espécies (Callaway *et al.* 2005, Fidelis *et al.* 2009), aparentemente esse não é o principal efeito da presença de *B. balansae* sobre a diversidade de espécies arbóreas florestais em ecótonos de floresta-afloramento, uma vez que nossos resultados indicam que essa espécie tem efeitos facilitadores apenas para algumas espécies.

Embora aumente a riqueza de plântulas de espécies florestais, aparentemente há uma alta taxa de mortalidade associada a essas espécies, uma vez que a floresta estabelecida no ecótono é dominada por poucas espécies, com mais de 64% das espécies ocorrendo com importância relativa <2% e apresentando, possivelmente, colonização tardia. Aparentemente, o abrandamento das severas condições abióticas locais possibilita o aumento da abundância de plântulas de espécies florestais pioneiras, não afetando significativamente as espécies de ocorrência mais tardia. Aparentemente, temos um efeito principal da melhoria das condições ambientais e um efeito secundário de proteção mecânica às espécies já facilitadas, efeitos similares foram reportados por Gomez-Aparicio *et al.* (2008) para plântulas de espécies arbóreas no mediterrâneo. Porém, experimentos de restrição e remoção são necessários para se quantificar a importância de cada um destes fatores. É possível que os efeitos facilitativos diretos de *Bromelia balansae* sobre plantas florestais em ambientes campestres envolvam melhorias hídricas, pois sabe-se que espécies com metabolismo CAM podem facilitar as relações hídricas de espécies vizinhas não CAM (Yoder & Nowak 1999), aumento na fertilidade do solo (Hay *et al.* 1981) e pelo sombreamento, diminuindo a incidência de radiação ultra-violeta e a pressão evapotranspiratória.

Nossos resultados são associativos, porém indicam que a bromélia pioneira *Bromelia balansae* pode aumentar a diversidade vegetal em ambientes marginais à floresta e constituir sítios a partir dos quais as espécies arbóreas pioneiras podem colonizar a vegetação campestre dos afloramentos. A presença de estolões não é uma característica comum entre as bromeliáceas (Reitz 1983), porém, permite à *B. balansae* o avanço contínuo sobre a vegetação marginal à floresta e a criação de novos sítios para a colonização por espécies arbóreas. Ao contrário de bromélias cisterna, que podem constituir armadilhas às sementes de espécies arbóreas (Brancalion et al. 2009), as rosetas de *Bromelia balansae* apresentam folhas estreitas, aprisionando poucas sementes entre suas folhas, tornando, assim, improvável esse efeito negativo sobre outras espécies.

Nossos resultados indicam que interações positivas entre *Bromelia balansae* e as espécies arbóreas são espécie específicas. Das cinco espécies (13,5% do total) com maior importância relativa na floresta, apenas três (8% do total) foram facilitadas pela cobertura de bromélias. *Eugenia hiemalis* e *Trichilia elegans*, as duas espécies não facilitadas, são secundárias iniciais e, possivelmente, as melhorias ambientais fornecidas por *B. balansae* não são suficientes para garantir a sobrevivência das plântulas destas espécies. As três espécies facilitadas, *Helietta apiculata*, *Erythroxylum cuneifolium* e *Eugenia uniflora*, que juntas respondem por mais de 30% da importância relativa na floresta vizinha aos afloramentos são espécies pioneiras, e têm papel importante na expansão da Floresta Estacional sobre os ambientes marginais, com implicações para a conservação da floresta e também da vegetação campestre presente nos afloramentos.

Embora aumente a diversidade de espécies sobre os afloramentos, a longo prazo é possível que os efeitos positivos da bromélia sobre as espécies florestais colonizadoras levem à exclusão de diversas espécies campestres ameaçadas dessa comunidade, uma vez que *B.*



*balansae* expande-se continuamente por estolões sobre a vegetação campestre, podendo levar a uma gradual redução desse ecossistema.

### **Literatura Citada**

BRANCALION, P. H. S., V. D. GABRIEL, and J. M. GOMEZ. 2009. Do Terrestrial Tank Bromeliads in Brazil Create Safe Sites for Palm Establishment or Act as Natural Traps for Its Dispersed Seeds ? *Biotropica* 41: 3-6.

BROOKER, R. W., F. T. MAESTRE, R. M. CALLAWAY, C. L. LORTIE, L. A. CAVIERES, G. KUNSTLER, P. LIANCOURT, K. TIELBORGER, J. M. J. TRAVIS, F. ANTHELME, C. ARMAS, L. COLL, E. CORCKET, S. DELZON, E. FOREY, Z. KIKVIDZE, J. OLOFSSON, F. PUGNAIRE, C. L. QUIROZ, P. SACCONI, K. SCHIFFERS, M. SEIFAN, B. TOUZARD, and R. MICHALET. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18-34.

BROOKS, J. R., F. C. MEINZER, R. COULOMBE, and J. GREGG. 2002. Hydraulic redistribution of soil water during summer drought in two contrasting Pacific Northwest coniferous forests. *Tree Physiology* 22: 1107-1117.

CALLAWAY, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.

CALLAWAY, R. M. 2007. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer, Dordrecht.

CALLAWAY, R. M., D. KIKODZE, M. CHIBOSHVILI, and L. KHETSURIANI. 2005. Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. *Ecology* 86: 1856-1862.

CALLAWAY, R. M., B. E. MAHALL, C. WICKS, J. PANKEY, and C. ZABINSKI. 2003. Soil fungi and the effects of an invasive forb on grasses: Neighbor identity matters. *Ecology* 84: 129-135.

- DECKMYN, G., E. CAYENBERGHS, and R. CEULEMANS. 2001. UV-B and PAR in single and mixed canopies grown under different UV-B exclusions in the field. *Plant Ecology* 154: 123-+.
- DUARTE, L. D. S., M. M. G. DOS-SANTOS, S. M. HARTZ, and V. D. PILLAR. 2006. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* 31: 520-528.
- ESPELETA, J. F., J. B. WEST, and L. A. DONOVAN. 2004. Species-specific patterns of hydraulic lift in co-occurring adult trees and grasses in a sandhill community. *Oecologia* 138: 341-349.
- FIALHO, R. F., and A. L. S. FURTADO. 1993. Germination of *Erythroxylum ovalifolium* (Erythroxylaceae) seeds within the terrestrial bromeliad *Neoregelia cruenta*. *Biotropica* 25: 359-362.
- FIDELIS, A., G. E. OVERBECK, V. D. PILLAR, and J. PFADENHAUER. 2009. The ecological value of *Eryngium horridum* in maintaining biodiversity in subtropical grasslands. *Austral Ecology* 34: 558-566.
- GOMEZ-APARICIO, L., R. ZAMORA, J. CASTRO, and J. A. HODAR. 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science* 19: 161-172.
- HAY, J. D., L. D. DELACERDA, and A. L. TAN. 1981. Soil cation increase in a tropical sand dune ecosystem due to a terrestrial bromeliad. *Ecology* 62: 1392-1395.
- KERY, M., D. MATTHIES, and H. H. SPILLMANN. 2000. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology* 88: 17-30.
- LEGENDRE, P., and L. LEGENDRE. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- PILLAR, V. D. 2006. *MULTIV: Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

- PILLAR, V. D., and L. ORLOCI. 1996. On randomization testing in vegetation science: Multifactor comparisons of releve groups. *Journal of Vegetation Science* 7: 585-592.
- REITZ, R. 1983. Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica. *In* R. Reitz (Ed.). *Flora Ilustrada Catarinense*, pp. 1-559. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- RUSCHEL, A. R., R. O. NODARI, and B. M. MOERSCHBACHER. 2007. Woody plant species richness in the Turvo State Park, a large remnant of deciduous Atlantic forest, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 16: 1699-1714.
- SCARANO, F. R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany* 90: 517-524.
- SCARANO, F. R. 2009. Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: rare-species bias and its risks for conservation. *Biological Conservation* 142: 1201-1208.
- SCARANO, F. R., H. M. DUARTE, K. T. RIBEIRO, P. RODRIGUES, E. M. B. BARCELLOS, A. C. FRANCO, J. BRULFERT, E. DELEENS, and U. LUTTGE. 2001. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. *Botanical Journal of the Linnean Society* 136: 345-364.
- SEMA, RIO GRANDE DO SUL. 2005. Plano de manejo do Parque Estadual do Turvo. Divisão de Unidades de Conservação do Estado do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- SILVA, L. G. R., and L. R. DILLENBURG. 2007. Water relations of tree species growing on a rock outcrop in the "Parque Estadual de Itapuã", RS. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 703-711.
- SMITH, L. B., and R. J. DOWNS. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *In* T. Zanoni (Ed.). *Flora Neotropica Monograph*. Hafner Press, New York.
- THORPE, A. S., V. ARCHER, and T. H. DELUCA. 2006. The invasive forb, *Centaurea maculosa*, increases phosphorus availability in Montana grasslands. *Applied Soil Ecology* 32: 118-122.

YODER, C. K., and R. S. NOWAK. 1999. Hydraulic lift among native plant species in the Mojave Desert. *Plant and Soil* 215: 93-102.

ZALUAR, H. L. T., and F. R. SCARANO. 2000. Facilitação em restingas de moitas: Um século de buscas por espécies focais. *In* F. A. Esteves and L. D. Lacerda (Eds.). *Ecologia de restingas e Lagoas Costeiras*. NUPEM, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

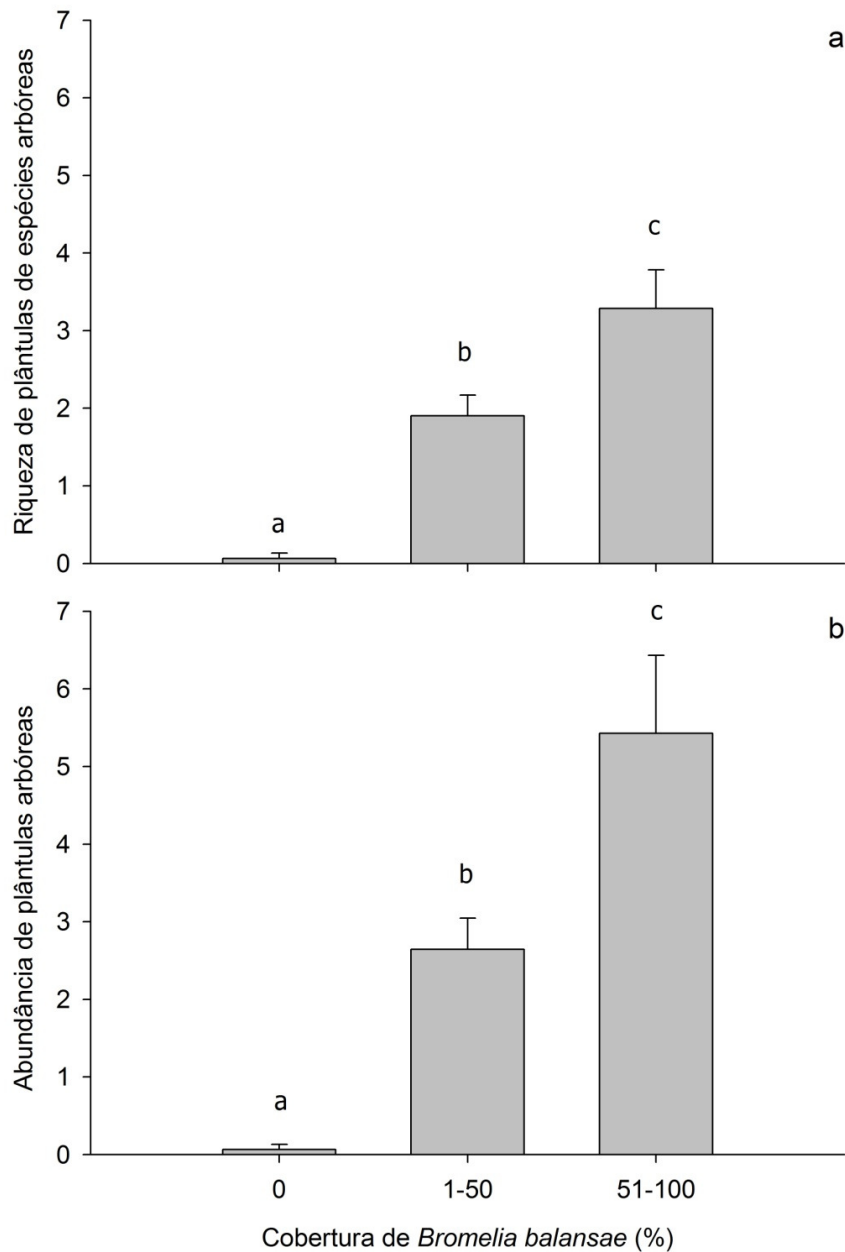


Figura 1. (a) Riqueza de espécies e (b) abundância de plântulas de espécies arbóreas em parcelas com três níveis de cobertura por *Bromelia balansae*: 0% (N = 15), 1-50% (N = 31) e 51-100% (N = 14) em afloramentos rochosos. As barras representam as médias e as linhas verticais os erros padrões. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as classes de cobertura.

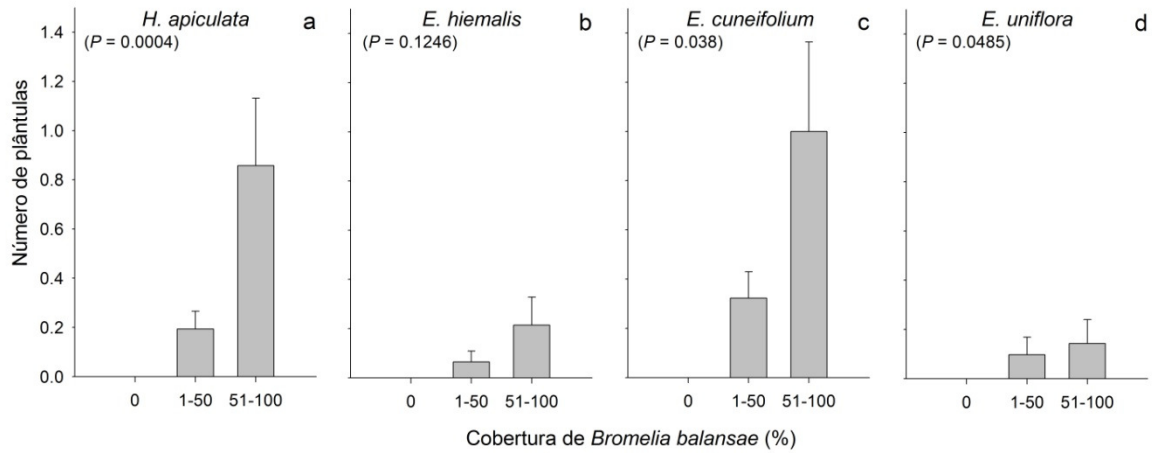


Figura 2a-d. Número de plântulas de espécies arbóreas desenvolvendo-se em parcelas com três níveis de cobertura por *Bromelia balansae*: 0% (N = 15), 1-50% (N = 31) e 51-100% (N = 14) em afloramentos rochosos. As barras representam as médias e as linhas verticais os erros padrões.

Tabela 1. Valores médios de frequência e abundância relativas de espécies arbóreas desenvolvendo-se em ecótono floresta-afloramento rochoso. AF = indivíduos adultos na floresta, PA = plântulas nos afloramentos. Famílias sensu APG III (2009).

Espécie	Família	Importância relativa (%)	
		AF	PA
<i>Helietta apiculata</i> Benth.	Rutaceae	19,68	12,26
<i>Eugenia hiemalis</i> Cambess.	Myrtaceae	12,02	5,82
<i>Trichilia elegans</i> Juss.	Meliaceae	5,86	3,46
<i>Erythroxylum cuneifolium</i> (Mart.) O.E. Schulz	Erythroxylaceae	5,39	14,62
<i>Eugenia uniflora</i> L.	Myrtaceae	5,31	14,47
<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.	Malvaceae	4,96	-
<i>Gymnanthes concolor</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Euphorbiaceae	4,60	-
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Arecaceae	4,05	2,67
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	Sapotaceae	3,43	-
<i>Cordyline spectabilis</i> Kunth & Bouché	Asparagaceae	2,94	0,79
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk.	Sapindaceae	2,45	4,09
<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling & J.S. Mill.	Boraginaceae	2,17	-
<i>Erythroxylum deciduum</i> A. St.-Hil.	Erythroxylaceae	2,17	1,57
<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	Fabaceae	2,17	1,57
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	Sapindaceae	1,96	8,18

<i>Casearia decandra</i> Jacq.	Salicaceae	1,88	1,89
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	Euphorbiaceae	1,88	6,13
<i>Chomelia obtusa</i> Cham. & Schltdl.	Rubiaceae	1,68	0,79
<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B. Sm. & Downs	Euphorbiaceae	1,68	-
<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O. Berg	Myrtaceae	1,47	3,14
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Primulaceae	1,47	-
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Fabaceae	1,47	2,99
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	Fabaceae	0,98	-
<i>Guettarda uruguensis</i> Cham. & Schltdl.	Rubiaceae	0,98	-
<i>Handroanthus heptaphyllus</i> Mattos	Bignoniaceae	0,98	-
<i>Myrcia palustris</i> DC.	Myrtaceae	0,98	3,14
<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	Rosaceae	0,49	-
<i>Cabrlea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	0,49	-
<i>Casearia silvestris</i> Sw.	Salicaceae	0,49	2,83
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Sapindaceae	0,49	-
<i>Manihot grahamii</i> Hook.	Euphorbiaceae	0,49	1,57
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Sapindaceae	0,49	2,20
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Fabaceae	0,49	-
<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A. DC.	Apocynaceae	0,49	-
<i>Trichilia catigua</i> Juss.	Meliaceae	0,49	-
<i>Zanthoxylum petiolare</i> A. St.-Hil. & Tul.	Rutaceae	0,49	-



<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	Rutaceae	0,49	-
<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	Fabaceae	-	1,57
<i>Ateleia glazioviana</i> Baill.	Fabaceae	-	1,10
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F. Macbr.	Fabaceae	-	0,79
<i>Cereus alacriportanus</i> Pfeiff.	Cactaceae	-	0,79
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K. Schum.	Rubiaceae	-	0,79
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Polygonaceae	-	0,79
<hr/>			
Total		100,00	100,00
<hr/>			

**Capítulo III – Tree beta diversity in forest-rocky outcrop  
ecotones: different responses to neutral and niche assembly  
factors along plant ontogeny**

Fernando Souza Rocha

Leandro da Silva

Jorge Luiz Waechter

**Abstract** – Beta diversity is the variation in species composition between communities. Species turnover can be determined by stochastic processes related to dispersal limitation (neutral dynamics) or by species responses to ecological factors and biotic interactions (niche dynamics). The aim of this study was to determine whether neutral dynamics, niche dynamics, or both limit the composition of tree species in a forest-rock outcrop ecotone, and whether species respond similarly to both dynamics along ontogeny. For this, we sampled tree communities in three rocky outcrops within a deciduous seasonal forest. In each rocky outcrop we established 60 plots of 1.5 x 1.5 m along the forest-rocky outcrop ecotone. We described each plot in terms of the composition of tree species, separated into four size classes, representing different ontogenetic stages of individuals. We evaluated the patterns of variation in species composition in communities through analysis of principal coordinates and tested the effect of two factors, site and gradient, on beta diversity using MANOVAs with permutation tests. Ordination showed a gradient characterized by sampling units grouped within sites, and secondarily by sample units grouped at similar distances along the gradient between sites. MANOVA confirmed the importance of the site factor on beta diversity in all size classes and indicated that the gradient factor was important for only two size classes. Both neutral and niche dynamics affected beta diversity in forest-rocky outcrop ecotones, but in independent ways. Moreover, ontogenetic niche shifts seem to determine at which stage of species ontogeny niche dynamics act, regardless of dispersal limitation.

Ecologists have explained biological diversity as a consequence both of species responses to ecological factors and biotic interactions (niche factors) (Pulliam 2000, Chase 2003) and stochastic assembly processes related to dispersal limitation and biogeographic history (neutral factors) (Hubbell 2001, Condit *et al.* 2002). Diversity is generally separated into three scale-dependent components: alpha diversity or intra-habitat diversity, beta diversity or between-habitat diversity and gamma or regional diversity. The later can be regarded as resulting from differences in alpha and beta diversities.

Beta diversity, i.e. the variation in species composition between sites or environments (Whittaker 1960, Whittaker 1972), may have two origins, which are not mutually exclusive. According to a neutral perspective, beta diversity may be due to spatially limited dispersal of species present in metacommunities, associated with local events of speciation and extinction (Bell 2001, Hubbell 2001). Alternatively, it can be explained by different levels of species' tolerances to environmental conditions and ecological pressures (Hutchinson 1957). Although studies on the effects of environmental factors in the structure of biological communities are abundant in the literature, demonstrating the importance of niche dynamics (Chase 2003, Bohlman *et al.* 2008), distribution patterns generated by neutral factors are also expected to determine, to some extent, the assembly of species in communities (Hubbell 2001, Legendre *et al.* 2005, Girdler and Barrie 2008).

Understanding the dynamics that generate and maintain beta diversity is necessary for biodiversity conservation and ecosystem management. Nevertheless, beta diversity has been little studied, especially when compared to alpha diversity (Gaston 2000, Koleff *et al.* 2003). Furthermore, so far most studies focusing on the effect of ecological gradients on community assembly do not address how different life stages of the organisms responded to niche and neutral mechanisms that structure biological communities (Condit *et al.* 2002, Laliberté *et al.*

2009). It is known, however, that organisms in different stages of development use resources in different ways, a phenomenon known as ontogenetic niche shifts (Werner and Gilliam 1984), which has been neglected until recently in relation to plant communities (but see Miriti 2006, Quero et al. 2008).

Rocky outcrops exhibit several characteristics that make colonization by plant species difficult, which in turn increases their differences in relation to the surrounding vegetation in terms of floristic composition (Porembski et al. 1997). Crucial factors to colonization and maintenance of plant populations on rocky outcrops are the existence and development of soils on the rocky outcrop, the low retention of nutrients (Scarano et al. 2001). Furthermore, the high degree of sunlight they are exposed to and the high rates of evaporation presented, apart from the periodic flooding due to impermeability of the rock, are others stressful characteristics on rocky outcrops (Porembski *et al.* 1997, Scarano *et al.* 2001, Scarano 2002). In this context, ecotones between forests and rocky outcrops constitute ideal sites for ecologists interested in studying how tree species turnover (beta diversity) varies along environmental gradients and between sites, and how plant species respond to neutral and niche dynamics through ontogeny.

The aims of this study were to answer the following questions: (i) Is tree species composition in forest-rocky outcrop ecotones limited by neutral or niche dynamics or does it respond to both mechanisms? (ii) Do species respond identically to those dynamics throughout their development? For this, we studied the differences in tree species composition between rocky outcrops inserted in a seasonal forest matrix, and within each site, along the forest-rocky outcrop ecotone. We assume that differences in species turnover within the forest-rocky outcrop ecotone are due to deterministic processes (environmental filtering) and that stochastic processes (dispersal limitation) determine differences in species turnover between sites.

## Methods

### **Study site**

The study was performed at Turvo State Park (TSP, 27 ° to 27 ° 20 'S, 53 ° 40' to 54 ° 10 'W). TSP is located in Derrubadas, southern Brazil. The Park has an area of approximately 17,500 ha and altitudes between 100 and 400 m (SEMA 2005). TSP has three major rocky outcrops, surrounded by seasonal forest. The outcrops are between 200 and 250 m in length and of irregular width, the maximum width being ~100 m. The climate is mild mesothermic, superhumid, without dry season, and with an average annual rainfall between 1,250 and 2,000 mm. Average annual temperatures are between 14 and 22°C. Winter temperatures are between 10 and 15 °C, while summer temperatures exceed 26 °C, with average maximums ranging between 30 ° and 32 °C (Gonçalves et al. 1993).

The TSP's vegetation is predominantly seasonal forest, with differences in physiognomic and floristic composition between areas determined by soil variables, different histories of anthropogenic change and distribution pattern of different species (SEMA 2005, Ruschel et al. 2007, Inácio and Jarenkow 2008). These forests present emerging strata, formed by trees that often reach heights exceeding 30 m, upper strata, with trees reaching heights between 20 and 25 m, and lower strata, formed by shrubs and treelets reaching 15 m in height (SEMA 2005). The most diverse wood families are Fabaceae, Myrtaceae, Euphorbiaceae, Meliaceae and Rutaceae (Ruschel et al. 2007). Inside TSP forest areas, basaltic rock outbreaks are observed with absent or shallow soil and predominantly herbaceous vegetation and several species are restricted to this type of environment (SEMA 2005).

## Sampling methods

We recorded tree species communities, including some treelets sensu Sobral et al. (2006), in three rocky outcrops in TSP between February and November 2008. In each outcrop we distributed four transects along the seasonal forest-rocky outcrop ecotone, guided by the cardinal points. Transects were composed of 15 contiguous plots of 1.5 x 1.5 m, totaling 60 plots per outcrop. We distributed five plots at the rocky outcrop and 10 toward the inner forest. We considered the boundary between the formations as determined by the last adult tree with the diameter at the breast height (DBH)  $\geq 10$  cm with crown that reaches the trees inside the forest.

Individuals were divided into four size classes, as follows: Class I (10 cm  $\leq$  height  $\leq$  30 cm), Class II (30 cm  $<$  height  $\leq$  100 cm), Class III (height  $>$ 100 cm and DBH  $\leq$  5 cm) and Class IV (DBH  $>$  5 cm). We described the plots by the presence of tree species in each size class.

## Data analysis

In each outcrop we calculated a mean value of occurrence at each position along the transect for each species using the equation:

$$C'_{ij} = \frac{\sum_j^i C}{T}$$

where the average value for each outcrop ( $C'_{ij}$ ) is the sum of occurrences of species  $i$  at each position  $j$  along the transects, divided by the number of transects ( $T$ ) by outcrop. To control the influence of species with greater frequency and regional differences in richness between the sampling units, we transformed the matrices of species in sampling units at each stage of

life through deviations from expected values based on marginal totals (Legendre and Legendre 1998), where the adjusted value ( $F'_{jh}$ ) of the  $F_{jh}$  value is

$$F'_{jh} = \frac{F_{jh}}{(F_{j.}F_{.h})^{0.5}} - \frac{(F_{j.}F_{.h})^{0.5}}{F_{..}}$$

where  $F_{j.}$  the total variable  $j$ ,  $F_{.h}$  the total sampling unit  $h$  and  $F_{..}$  the table's total.

Using composition average values ( $C'_{ij}$ ) for each rocky outcrop along the transect between the formations previously transformed by deviations from expected values based on marginal totals (Legendre and Legendre 1998) for each rocky outcrop, we produced a PCoA for each class of size, using Euclidean distance as a measure of distance to evaluate the main axes of variation in different size classes, and evaluated its association with the site and distance from the boundary factors. We excluded positions with  $C'_{ij} = 0$  from the analysis. We evaluated the stability of the ordination axes using bootstrap resampling (1,000 iterations) (Pillar 1999).

We compared the composition of tree species between: (i) sites, (ii) along the forest-rocky outcrop ecotone and (iii) interactions between site and position along gradient factors through MANOVA with permutation tests. For this, data matrices describing plots by the presence/absence of tree species in each size class were previously transformed through deviations from expected values based on marginal totals (Legendre and Legendre 1998), and Euclidean distances between sampling units were computed (Pillar and Orloci 1996). To assess the difference between sites we took transects as blocks and permuted the set of plots within each transect in bundles. Furthermore, permutations of plots were restricted within each transect in order to compare species composition along the forest-rocky outcrop ecotone. In all cases we performed 10,000 random permutations. All analyses were performed using the software MULTIV 2.4 (Pillar 2006).



## Results

We found 3,070 individuals of 67 species belonging to 54 genera and 28 families, 1,395 in Class I, 1,069 in Class II, 478 in Class III and 128 in Class IV. Of the 67 species found in the study area, we recorded 57, 55, 53 and 33 in size classes I, II, III and IV, respectively.

Principal coordinate analysis of the average values of composition in each distance from the boundary between the formations per rocky outcrop indicated a gradient along the first ordination axis for the two smaller size classes ( $P = 0.034$  and  $0.054$  for classes I and II, respectively) (Fig. 1a, b). PCoA axes for higher classes did not reach stability ( $P = 0.215$  and  $0.413$  for classes III and IV, respectively) (Fig. 1c, d). Distribution of sampling units within sites characterized ordinations, with a minor importance for the distribution of plots in similar distances between sites.

MANOVA confirmed the predominant importance of sites in grouping the plots, with a secondary effect of the forest-rocky outcrop gradient (Tab. 1). The analysis of the composition between sites and between different distances from the boundary of the forest indicated that the effect of the site factor in structuring communities was significant for all the size classes ( $P = 0.0004$ ,  $0.0581$ ,  $0.0284$  and  $0.0751$  for classes I, II, III and IV, respectively) (Tab. 1). Further, there was significant effect of the forest-rocky outcrop gradient on beta diversity for classes I and III ( $P = 0.0651$  and  $0.0033$ , respectively). The effect of the gradient in the differentiation of the composition was not significant for size classes II and IV ( $P = 0.3310$  and  $0.4137$ , respectively) (Tab. 1). Our results indicate that, except for Class I, there was no significant interaction between the factors in all other size classes of woody species in forest-rocky outcrop ecotone ( $P = 0.0867$ ,  $0.2243$ ,  $0.4446$  and  $0.3038$  for Class I, II, III and IV, respectively) (Tab. 1).

## Discussion

Our results suggested that both neutral and niche dynamics played a role in structuring of species composition in the study area, and that ontogenetic niche shifts determined the moments throughout the development of plants when niche factors act, mostly independently in relation to neutral factors.

All distinct versions of the neutral theory of biodiversity agree that communities change in space due to dispersal limitation of species (Holyoak and Loreau 2006). Actually, most studies about turnover in species composition have produced results that (1) confirmed this assumption (Bell 2001, Hubbell 2001, Volkov *et al.* 2005); (2) rejected the idea, explaining that heterogeneity occurs in the environment and that this explains the patterns found (Costa and Melo 2008); (3) argued that both neutral and niche dynamics act in the structuring of beta diversity, but in a scale-dependent fashion (Condit *et al.* 2002, Tuomisto *et al.* 2003, Tilman 2004, Girdler and Barrie 2008). Independently of their findings, a common characteristic of all these works is that they neglected the profound implications that ontogenetic niche shifts have for the understanding of how neutral and niche mechanisms act in structuring beta diversity (but see Jabot *et al.* 2008). Our data indicated that neutral and niche dynamics may act concurrently, but the way they act along development of plants is fundamentally different.

Our results indicated that dispersal limitation determines the set of species that will occur in each site, and that niche dynamics is responsible for two moments of environmental selection during the development of woody plants. The latter may be associated with multiple interactions between competition, facilitation and physiological limitations of the species in relation to environmental conditions. More specifically, the beta diversity along the forest-rocky outcrop ecotone appeared to be limited by niche dynamics in the periods of germination and initial establishment of species, and in pre-adult phases. Establishment is a crucial stage for plants in extreme environments. In the early stages of development,

environmental constraints such as high rates of evapotranspiration and irradiance are extremely severe (Kitajima and Fenner 2000). These conditions have implications for the germination and initial development of seedlings associated with different biotic interactions (Armas and Pugnaire 2005). In turn, pre-adult individuals of woody species at the rocky outcrops are limited by factors related to retention of nutrients, soil and water availability (Scarano 2002, Gröger and Huber 2007). Thus, the composition of adult plant assemblages in different rocky outcrop sites and along the forest-rocky outcrop ecotone is likely to be strongly related to the ability of pre-adult individuals of physiologically tolerating drought or developing drought-avoidance strategies (Brenes-Arguedas et al. 2008, McDowell et al. 2008, Poorter and Markesteijn 2008).

The evidence presented in this study points to the need for empirical and theoretical studies analyzing the mechanisms underlying the relationship between beta diversity and ontogenetic niche shifts. An evaluation of how species respond morphological and physiologically to different environmental filters over their ontogeny is essential for understanding the processes that underlying ecological community assembly.

### **Acknowledgements**

This study had logistic support from Turvo State Park/SEMA and was funded by research grants from CNPq (project 478190/2007-7). F. S. R. has a Doctoral fellowship from CNPq.

### **References**

- Armas, C. and Pugnaire, F. I. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. - *Journal of Ecology* 93: 978-989.
- Bell, G. 2001. Ecology - Neutral macroecology. - *Science* 293: 2413-2418.

- Bohlman, S. A., et al. 2008. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. - *Journal of Vegetation Science* 19: 863-874.
- Brenes-Arguedas, T., et al. 2008. The effect of soil on the growth performance of tropical species with contrasting distributions. - *Oikos* 117: 1453-1460.
- Chase, J. M. 2003. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. - University Of Chicago Press.
- Condit, R., et al. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. - *Science* 295: 666-669.
- Costa, S. S. and Melo, A. S. 2008. Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. - *Hydrobiologia* 598: 131-138.
- Girdler, E. B. and Barrie, B. T. C. 2008. The scale-dependent importance of habitat factors and dispersal limitation in structuring Great Lakes shoreline plant communities. - *Plant Ecology* 198: 211-223.
- Gonçalves, C. S., et al. 1993. Clima. - In: IBGE (ed.) *Recursos naturais e meio ambiente. Uma visão do Brasil*. IBGE, pp. 95-100.
- Gröger, A. and Huber, O. 2007. Rocky outcrop habitats in the Venezuelan Guayana lowlands: main vegetation types and floristic components. - *Revista Brasileira de Botânica* 30: 599-609.
- Holyoak, M. and Loreau, M. 2006. Reconciling empirical ecology with neutral community models. - *Ecology* 87: 1370-1377.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. - Princeton University Press.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. - *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.

- Inácio, C. D. and Jarenkow, J. A. 2008. Relações entre a estrutura da sinúsia herbácea terrícola e a cobertura do dossel em floresta estacional no Sul do Brasil. - *Revista Brasileira de Botânica* 31: 41-51.
- Jabot, F., et al. 2008. Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. - *Oikos* 117: 1308-1320.
- Kitajima, K. and Fenner, M. 2000. Ecology of Seedling Regeneration. - In: Fenner, M. (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI, pp. 331-360.
- Legendre, P., et al. 2005. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. - *Ecological Monographs* 75: 435-450.
- Legendre, P. and Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. - Elsevier.
- McDowell, N., et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? - *New Phytologist* 178: 719-739.
- Pillar, V. D. 1999. The bootstrapped ordination re-examined. - *Journal of Vegetation Science* 10: 895-902.
- Pillar, V. D. 2006. *MULTIV: Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling*. - Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Pillar, V. D. and Orloci, L. 1996. On randomization testing in vegetation science: Multifactor comparisons of releve groups. - *Journal of Vegetation Science* 7: 585-592.
- Poorter, L. and Markesteijn, L. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. - *Biotropica* 40: 321-331.
- Porembski, S., et al. 1997. Inselberg vegetation and the biodiversity of granite outcrops. - *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80: 193-199.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. - *Ecology Letters* 3: 349-361.

- Ruschel, A. R., et al. 2007. Woody plant species richness in the Turvo State Park, a large remnant of deciduous Atlantic forest, Brazil. - *Biodiversity and Conservation* 16: 1699-1714.
- Scarano, F. R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. - *Annals of Botany* 90: 517-524.
- Scarano, F. R., et al. 2001. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. - *Botanical Journal of the Linnean Society* 136: 345-364.
- SEMA, Rio Grande do Sul. 2005. Plano de manejo do Parque Estadual do Turvo. - Divisão de Unidades de Conservação do Estado do Rio Grande do Sul.
- Sobral, M., et al. 2006. Flora arbórea e arborescente do Rio Grande do Sul, Brasil. - *RiMa e Novo Ambiente*.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 10854-10861.
- Tuomisto, H., et al. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. - *Science* 299: 241-244.
- Volkov, I., et al. 2005. Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. - *Nature* 438: 658-661.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. - *Ecological Monographs* 30: 280-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. - *Taxon* 21: 213-251.

## Figures

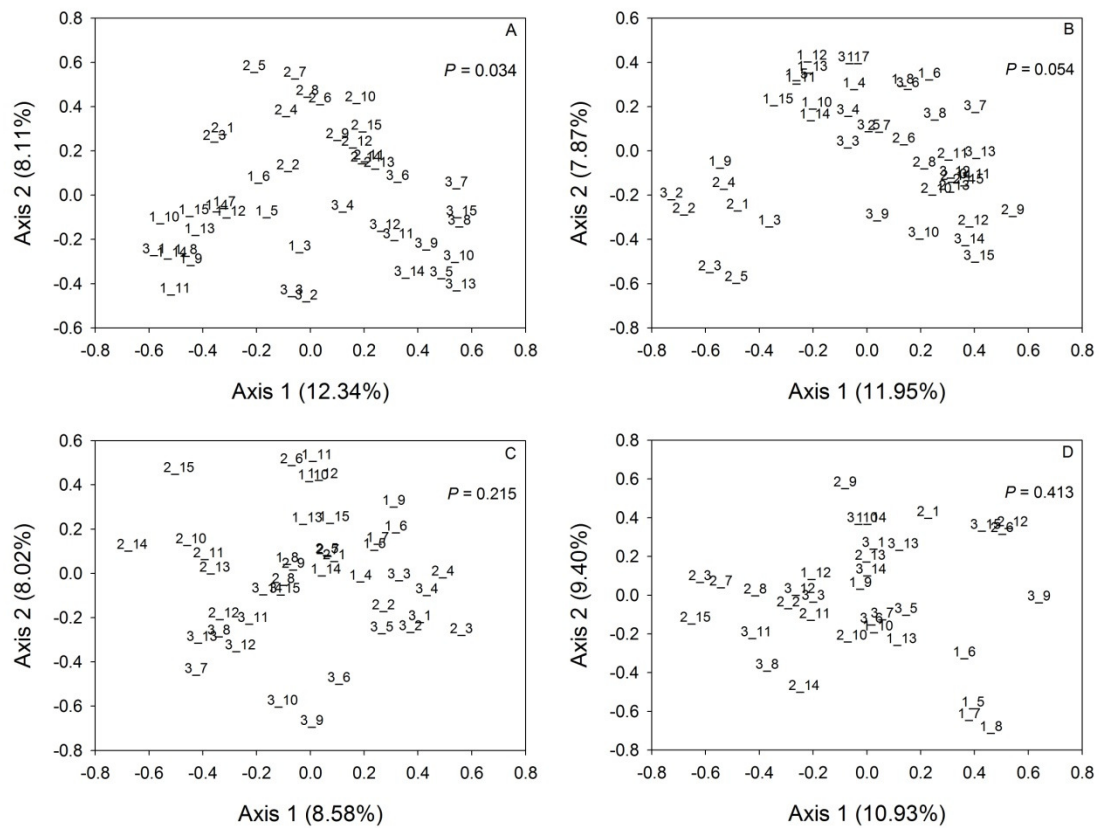


Figure 1. Ordination (PCoA) of the average values of the sampling units at each position along the forest-rocky outcrop ecotones in three sites. 1\_1: outcrop 1, position 1, 2\_1: outcrop 2, position 1, 3\_1: outcrop 3, position 1. a: Class I; b: Class II; c: Class III; d: Class IV.  $P$  value for axis 1 generated by bootstrap resampling (1,000 iterations).

## Tables

Tabela 1. MANOVA of the composition of tree species in different size classes occurring in a seasonal forest-rocky outcrop ecotone. SS = Sum of squares. Probabilities generated by 10,000 random permutations. P values < 0.1 in bold. For permutations restrictions, see text.

Source of variation	Class I		Class II		Class III		Class IV	
	SS	<i>P</i>	SS	<i>P</i>	SS	<i>P</i>	SS	<i>P</i>
Block	1.430		1.325		1.699		1.523	
Site	0.390	<b>0.0004</b>	0.295	<b>0.0581</b>	0.374	<b>0.0284</b>	0.281	<b>0.0751</b>
Gradient	0.864	<b>0.0651</b>	0.914	0.3310	1.735	<b>0.0033</b>	1.684	0.4137
Interaction	1.697	<b>0.0867</b>	1.833	0.2243	3.184	0.4446	3.390	0.3038
Within groups	6.918		7.764		13.767		14.746	
Total	11.299		12.131		20.759		21.624	



## Conclusão final

A análise florística e funcional das espécies ocorrentes nos afloramentos rochosos do Parque Estadual do Turvo caracterizaram essa vegetação como algo distinto dentro do contexto regional. Apesar de ocuparem uma área inferior a 0,03% do Parque, 5,5% do total de espécies registradas para a região foram registradas exclusivamente sobre esses ambientes.

Associadas a esta flora única, reportamos a ocorrência de diversas espécies florestais, tanto associadas às regiões de contato entre as formações, quanto à manchas lenhosas insulares no interior dos afloramentos. A grande contribuição de espécies arbóreas à vegetação rupestre sinaliza claramente a existência de um processo lento, devido as severas condições ambientais, mas constante de avanço da floresta sobre porções dos afloramentos. A colonização de novas áreas com vegetação rupestre por espécies arbóreas, aparentemente, é facilitada pela ocorrência de *Bromelia balansae* Mez, uma espécie estolonífera que atinge grandes densidades nas áreas de contato entre as formações. Altas coberturas desta bromélia foram positivamente correlacionadas à riqueza e abundância de plântulas florestais, com um efeito positivo espécie-específico. Nossos resultados indicam que as espécies capazes de se beneficiarem pela presença de *B. balansae* são aquelas que apresentarão maiores valores de abundância e frequências relativas como pioneiras.

As espécies arbóreas têm sua ocorrência no gradiente floresta/afloramento rochoso determinadas por suas tolerâncias ao meio estressante, a capacidade de se beneficiarem de interações positivas com outras espécies e pela limitação de dispersão inerente a cada espécie. Mais especificamente, nossos resultados demonstram que estas

respostas estão relacionados ao estágio ontogenético das espécies. Aparentemente, independente da limitação de dispersão, os momentos em que as condições ambientais serão limitantes à ocorrência de espécies arbóreas são determinados pela variação ontogenética de nicho.

Os dados aqui apresentados têm implicações práticas ao manejo da flora do Parque. Por sua condição insular extrema, pequena área e singularidade da vegetação, o cuidadoso manejo das áreas impera. Estudos complementares são necessários para a confirmação e o melhor entendimento das interações positivas e/ou negativas de *B. balansae* com as espécies arbóreas. A compreensão dos processos que estruturam as comunidades biológicas e definem a diversidade de espécies deve subsidiar posteriores ações de recuperação das florestas regionais.

## Apêndices

**Apêndice 1 (A-F).** Diferentes aspectos da vegetação ocorrente no interior dos afloramentos rochosos estudados no norte do Rio Grande do Sul, evidenciando formações arbustivas.





**Apêndice 2 (A-F).** Diferentes aspectos da vegetação ocorrente no interior dos afloramentos rochosos estudados no norte do Rio Grande do Sul, evidenciando formações arbóreas (A-E) e arborescente (F).





**Apêndice 3 (A-F).** Diferentes aspectos da vegetação ocorrente no limite entre os afloramentos rochosos estudados no norte do Rio Grande do Sul e a matriz florestal circundante, evidenciando o desenvolvimento de vegetação herbácea e arbustiva.





**Apêndice 4** (A-D). Diferentes aspectos da vegetação ocorrente nos afloramentos rochosos estudados no norte do Rio Grande do Sul, evidenciando a ocorrência de espécies arbóreas isoladas. (A) Canafístula – *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub.; (B) Guajuvira – *Cordia americana*; (C) Açoita-cavalo – *Luehea divaricata*; (D) Pitangueira – *Eugenia uniflora* L.

