



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

Luiz Fernando Bondi de Macedo

Influência de Traços Funcionais sobre o Padrão Espacial da Flora

do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar, Rio de Janeiro

Rio de Janeiro

2017

Luiz Fernando Bondi de Macedo

Influência de Traços Funcionais sobre o Padrão Espacial da Flora  
do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar, Rio de Janeiro

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical) da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro como requisito parcial para obtenção de Título de Mestre.

Orientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Laura Jane M. Santiago

Co-orientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Camila Maistro Patreze

Rio de Janeiro

2017

## Catalogação informatizada pelo(a) autor(a)

B711 Bondi-Macedo, Luiz Fernando  
Influência de Traços Funcionais sobre o Padrão  
Espacial da Flora do Complexo Rochoso do Pão de  
Açúcar, Rio de Janeiro / Luiz Fernando Bondi-Macedo.  
-- Rio de Janeiro, 2017.  
102 páginas

Orientadora: Laura Jane Moreira Santiago.  
Coorientadora: Camila Maistro Patreze.  
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do  
Estado do Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação  
em Ciências Biológicas, 2017.

1. Inselberg. 2. Traços funcionais. 3. Forma de  
crescimento. 4. Síndrome de dispersão. 5. Amplitude  
de distribuição. I. Santiago, Laura Jane Moreira,  
orient. II. Patreze, Camila Maistro, coorient. III.  
Título.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

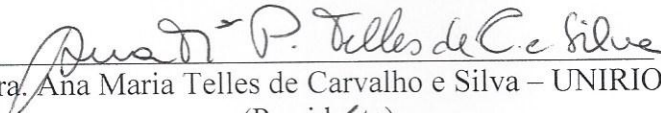
Influência de Traços Funcionais sobre o Padrão Espacial da Flora  
do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar, Rio de Janeiro


Por


Luiz Fernando Bondi de Macedo

Dissertação de Mestrado

Banca Examinadora

  
Dra. Ana Maria Telles de Carvalho e Silva – UNIRIO  
(Presidente)

  
Dra. Joelma Freire de Mesquita – UNIRIO

  
Dr. Ricardo Pereira Louro – UFRJ

Conceito:   A  

Fevereiro de 2017

Ao meu amigo Edson Luiz de Souza dos Santos,  
você foi um grande companheiro de jornada.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço muito a minha família. Devo muito deste trabalho a meu irmão, pai, mãe, vó, etc. tanto pelo suporte quanto pelo incentivo, permitindo que meu foco fosse apenas nos estudos. A minha dívida com vocês vai muito além de 2 anos.

Aos meus orientadores Laura Jane Moreira Santiago e Ricardo Pereira Louro, os quais foram os maiores responsáveis por todo meu desenvolvimento, me dando suporte e incentivo dentro e fora do mundo acadêmico. Além disso, gostaria de agradecer por toda paciência e perseverança no meu desenvolvimento como pessoa e botânico.

A minha co-orientadora, Professora Camila Maistro Patreze, sem a qual eu nem teria começado a cursar este mestrado, me deixando com uma dívida que nunca poderei pagar.

Aos meus companheiros de laboratório Danilo Alves de Carvalho e Gabriel Coimbra Rocha pelas ajudas e boa convivência no ambiente de trabalho, cuja importância foi muito maior do que um banco de dados.

Aos meus companheiros de curso e de vida, por tornarem esta caminhada mais prazerosa.

Leo e família Telles-Potsch pelo apoio no momento mais importante desta caminhada. Além de ótimos amigos e razão pelo meu interesse em biologia, foram fundamentais para a minha aprovação no mestrado.

A Izabella por nunca desistir de mim, mesmo eu descontando todas as minhas frustrações com R nela. Bellinha, com você eu sou muito mais forte. Gostaria de agradecer também a família Fontenelle-Andrade pela aceitação e carinho durante esta caminhada.

Por fim, gostaria de agradecer a CAPES pelo suporte financeiro, sem o qual tornaria este percurso muito mais árduo.

## RESUMO

Traços funcionais são características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas mensuráveis, que contribuem para identificar estratégias ecológicas determinantes para o sucesso de uma espécie em um ecossistema. Entre estes, a forma de crescimento e a síndrome de dispersão, são traços funcionais que, quando combinados, permitem inferir sobre a amplitude de ocorrência de uma espécie e seu potencial para ocupar diferentes habitats, e podem contribuir para programas de manejo e conservação. Em virtude do seu papel ecológico e evolutivo, este trabalho tem como objetivo investigar os padrões funcionais de ambos os preditores na flora do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar e a sua influência sobre a amplitude de distribuição destas plantas. Foram analisadas 220 espécies nativas com formas de crescimento herbácea, semi-lenhosa, lenhosa, liana, epífita e litófitas, e com síndromes de dispersão autocórica, anemocórica e zoocórica. Para análise da amplitude espacial das espécies foi utilizado o método de área circular. A relação dos traços funcionais entre si e com a amplitude de distribuição foi verificada através da ANOVA de Welch e análise fatorial para dados mistos. Foi verificado que a forma de crescimento lenhosa apresentou maior riqueza de espécies e a zoocoria foi a síndrome de dispersão mais frequente. A zoocoria foi mais associada com as formas de crescimento semi-lenhosas, lenhosas e epífitas, enquanto a anemocoria foi mais relacionada com herbácea, liana e litófitas. As espécies lenhosas, zoocóricas e autocóricas apresentaram maior correlação com as maiores áreas de ocorrência, e as plantas litófitas e anemocóricas foram correlacionadas com as menores áreas circulares. Estes resultados indicam uma maior influência da vegetação do entorno sobre os inselbergs estudados. Outrossim, a maior amplitude de distribuição das plantas lenhosas e zoocóricas, foi atribuída à sua maior plasticidade, o que as permitiu ocupar uma maior variedade de habitats. Em contraste, a especificidade de condições requeridas por plantas litófitas, em combinação com a dispersão anemocórica, foi responsável pela distribuição mais restrita destas espécies.

Palavras-chave: Inselberg, Traços funcionais, Forma de crescimento, Síndrome de dispersão, Amplitude de distribuição.

## ABSTRACT

Functional traits are morphological, physiological or phenological measurable features which contribute to the success of species ecological strategies in an ecosystem. Plant growth form and dispersal syndromes are functional traits which, in combination, lead to deduce about species range size and its potential to occupy different habitat types, contributing to management and conservation program. Due to their ecological and evolutive role, this work aim to investigate the functional patterns of both predictors in the Sugarloaf Rocky Complex flora as well as their influence on the species range size. It was analyzed 220 native species distributed in herbaceous, semi-woody, woody, climber, epiphyte and lithophyte growth forms, and in autochoric, anemochoric and zoochoric dispersal syndromes. The range size was analysed by the circular area method. The relationship between functional traits with each other and with the species range size was verified by Welch's ANOVA and factorial analysis of mixed data. It was observed that both the woody and zoochory attributes, gathered more species in this study. The zoochory was related to the semi-woody, woody and epiphytes growth forms, whilst anemochory was associated with herbaceous, climbers and lithophytes types. The woody, zoochoric and autochoric species showed strong correlation with the widest range size, while lithophyte and anemochory were correlated with the narrowest size distribution. The results indicate the role of the surrounding vegetation on the studied inselbergs flora. Besides, the widest average range size of woody and zoochoric species was attributed to the plant plasticity, which allowed them to occupy a wide range of habitats types. In contrast, the lithophytes requirement for a particular condition, combined with the anemochory, was decisive to the narrowest range size of these species.

Keywords: Inselberg, Functional traits, Growth form, Dispersal syndrome, Range size.



## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Mapa do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar representado pelos inselbergs do Pão de Açúcar – ■ , Urca – ■ , Cara de Cão – ■ , Babilônia – ■ , Urubu – ■ e Leme – ■ ..... 32
- Figura 2. Atributos de forma de crescimento encontrados no Complexo Rochoso do Pão de Açúcar. Espécies herbáceas (A) *Begonia hirtella* (Begoniaceae) e (B) *Epidendrum denticulatum* (Orchidaceae); semi-lenhosas (C) *Pilosocereus arrabidaei* (Cactaceae) e (D) *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae); lenhosas (E) *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) e (F) *Eugenia uniflora* (Myrtaceae); epífitas (G) *Tillandsia stricta* (Bromeliaceae) e (H) *Clusia criuva* (Clusiaceae); lianas (I) *Pereskia aculeata* (Cactaceae) e (J) *Romanoa tamnoides* (Euphorbiaceae); e litófitas (L) *Barbacenia purpurea* (Velloziaceae) e (M) *Coleocephalocereus fluminensis* (Cactaceae) e *Tillandsia araujei* (Bromeliaceae)..... 35
- Figura 3. Atributos de síndrome de dispersão encontrados no Complexo Rochoso do Pão de Açúcar. Espécies autocóricas (A) *Phyllanthus submarginatus* (Phyllanthaceae) e (B) *Dalechampia ficifolia* (Euphorbiaceae); anemocóricas (C) *Oxypetalum banksii* (Apocynaceae) e (D) *Aristolochia cymbifera* (Aristolochiaceae); e zoocóricas (E) *Clusia criuva* (Clusiaceae) e *Rhipsalis floccosa* (Cactaceae)..... 37
- Figura 4. Porcentagem de espécies com características ecológicas e morfológicas relacionadas aos traços funcionais utilizados. (A) Porcentagem de espécies com ocorrência rupícola por atributos funcionais de forma de crescimento; (B) porcentagem de espécies classificadas em diferentes categorias de tipologia dos frutos por atributos funcionais de síndrome de dispersão..... 57
- Figura 5. Frequência de espécies nativas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por amplitudes de ocorrência ..... 58
- Figura 6. Riqueza de espécies de angiospermas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de síndrome de dispersão sob os atributos funcionais de forma de crescimento..... 59
- Figura 7. Amplitude de distribuição das espécies de angiospermas nativas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de forma de crescimento e síndrome de dispersão..... 60

- Figura 8. Amplitude de distribuição das espécies do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de forma de crescimento. (A) Espécies herbáceas; (B) espécies semi-lenhosas; (C) espécies lenhosas; (D) espécies epífitas; (E) espécies lianas; (F) espécies litófitas..... 61
- Figura 9. Amplitude de distribuição das espécies do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de síndrome de dispersão. (A) Espécies autocóricas; (B) espécies anemocóricas; (C) espécies zoocóricas..... 62
- Figura 10. Amplitude de distribuição das espécies de angiospermas nativas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de síndrome de dispersão sob os atributos funcionais de forma de crescimento.....63
- Figura 11. ANOVA de Welch para a amplitude de distribuição das espécies de angiospermas nativas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de forma de crescimento. Significância estatística indicada por: \* p-valor < 0,05; \*\* p-valor < 0,01; \*\*\* p-valor < 0,001; ns = resultados não significativos..... 64
- Figura 12. ANOVA de Welch para a amplitude de distribuição das espécies de angiospermas nativas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de síndrome de dispersão. Significância estatística indicada por: \* p-valor < 0,05; \*\* p-valor < 0,01; \*\*\* p-valor < 0,001; ns = resultados não significativos..... 65
- Figura 13. Análise fatorial para dados mistos. (A) mapa fatorial da variável quantitativa; (B) mapa fatorial das variáveis qualitativas; (C) mapa de fatores individuais de acordo com os atributos de forma de crescimento; (D) mapa de fatores individuais de acordo com os atributos de síndrome de dispersão..... 66

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1. Caracterização dos atributos de forma de crescimento quanto ao desenvolvimento de suporte próprio: sp; requerimento de substrato específico: se; desenvolvimento extensivo de xilema e floema secundário derivado do câmbio vascular: cs; desenvolvimento de estruturas especializadas: ee; crescimento indeterminado: ci; mudanças de formas de crescimento ao longo da vida: mc e longevidade: lg..... 34
- Tabela 2. Caracterização dos atributos de síndrome de dispersão quanto ao desenvolvimento de mecanismos próprios: mp; vetor de dispersão utilizado: vd e síntese de recompensas alimentícias: ra..... 36
- Tabela 3. Espécies nativas de angiospermas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar com seus respectivos traços funcionais e amplitude de distribuição..... 40
- Tabela 4. Riqueza de espécies do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de forma de crescimento e famílias de angiospermas mais frequentes em cada atributo..... 56
- Tabela 5. Riqueza de espécies do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de síndrome de dispersão e famílias de angiospermas mais frequentes em cada atributo..... 56
- Tabela 6. Sumário da análise fatorial para dados mistos. Dim = Coeficiente do atributo/parâmetro registrado na dimensão; Contr. = contribuição do atributo/parâmetro para explicar a variância da dimensão;  $\cos^2$  = indica a qualidade da projeção do atributo/parâmetro na dimensão; teste- $v > |2|$  indica que o atributo é significativamente diferente de zero para a dimensão..... 65

## LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

AC – Área circular

AFDM – Análise fatorial para dados mistos

CRPA – Complexo Rochoso do Pão de Açúcar

Dim – Dimensão

DP – Desvio padrão

FC – Forma de crescimento

M – Média

SD – Síndrome de dispersão

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO .....	14
1.1 OS TRAÇOS FUNCIONAIS E SUA IMPORTÂNCIA .....	14
1.1.1 A FORMA DE CRESCIMENTO .....	17
1.1.2 A SÍNDROME DE DISPERSÃO .....	20
1.2 O PADRÃO ESPACIAL .....	24
1.3 OS TRAÇOS FUNCIONAIS E O PADRÃO ESPACIAL .....	26
1.4 ESTADO DA ARTE .....	27
1.5 OBJETIVOS .....	31
2 MATERIAL E MÉTODOS .....	32
2.1 LOCAL DE ESTUDO .....	32
2.2 FLORA, TRAÇOS FUNCIONAIS E PADRÃO ESPACIAL .....	33
2.3 ANÁLISE DOS DADOS .....	38
3 RESULTADOS .....	39
3.1 TRAÇOS FUNCIONAIS .....	39
3.2 AMPLITUDES DE DISTRIBUIÇÃO .....	58
3.3 RELAÇÃO DOS TRAÇOS FUNCIONAIS ENTRE SI E COM AMPLITUDES DE DISTRIBUIÇÃO .....	59
4 DISCUSSÃO .....	67
4.1 ESTRATÉGIAS DE VIDA DAS PLANTAS DO CRPA .....	67
4.2 A INFLUÊNCIA DAS ESTRATÉGIAS DE VIDA E MECANISMOS DE DISPERSÃO DAS PLANTAS DO CRPA SOBRE AS SUAS AMPLITUDES DE DISTRIBUIÇÃO.....	72
5 CONCLUSÕES .....	82
6 REFERÊNCIAS .....	83

## 1 INTRODUÇÃO

### 1.1 OS TRAÇOS FUNCIONAIS E SUA IMPORTÂNCIA

As estratégias ecológicas são os meios, conservados através de gerações, utilizados por uma espécie para manter suas populações, independente das condições em que estas se encontrem (Westoby 1998), e podem ser descritas através de aspectos morfológicos, fisiológicos ou fenológicos mensuráveis denominados traços funcionais (Calow 1987; Violle *et al.* 2007). Os traços funcionais caracterizam grupos de espécies que desempenham uma mesma função no ecossistema, uma vez que, respondem de forma similar e através de um mesmo mecanismo às condições locais encontradas (Keddy 1992; Díaz *et al.* 1998; McIntyre & Lavorel 2001; Violle *et al.* 2007; Joner *et al.* 2008; Mouchet *et al.* 2010).

Estas características são utilizadas, principalmente, para identificar não só associações entre os organismos presentes em um ecossistema e seus filtros climáticos ou edáficos–topológicos determinantes, como também para entender padrões na dinâmica da vegetação do passado, além de auxiliar em projeções para cenários futuros (Fleming & Heithaus 1981; Jurado *et al.* 1991; Díaz *et al.* 1998; Lindborg 2007; Myers & Harms 2009; Galetti *et al.* 2011; de Paula *et al.* 2015; Yang *et al.* 2015).

Embora a classificação filogenética seja amplamente aceita para identificar e hierarquizar grupos de espécies, a utilização de traços funcionais procura categorizar as espécies de acordo com sua função no ambiente, buscando explicar o sucesso adaptativo de diferentes estratégias nos diversos habitats (Ewel & Bigelow 1996; Schulze *et al.* 2005). Isto porque traços, são preditores da eficácia biológica dos organismos, considerando que expressam estratégias ecológicas para lidar com condições abióticas ou bióticas encontradas, variando em uma escala temporal e espacial, afetando interações tróficas e influenciando propriedades do ecossistema (McGill *et al.* 2006; Violle *et al.* 2007; Pérez–Harguindeguy *et al.* 2013). Deste modo, o conhecimento sobre os traços funcionais pode ser fundamental não só para estudos ecológicos como também evolutivos, pois auxiliam na detecção de padrões gerais presentes na natureza (Violle *et al.* 2007).

A mensuração dos traços funcionais se dá através de simples valores quantitativos ou modalidades categórica particulares, denominados atributos de um traço funcional (Violle *et al.*

2007). Estes permitem deduzir sobre estratégias bem sucedidas em cada ambiente e pressupor nichos ecológicos fundamentais através da ocorrência e predominância das adaptações encontradas (Falster & Westoby 2003; Pérez–Harguindeguy *et al.* 2013). No entanto, foi demonstrado que apenas um único traço não é suficiente para compreensão dos padrões adaptativos que levam as espécies sob determinadas condições ao sucesso, mas quando combinados, podem representar o êxito em crescer, sobreviver e se reproduzir (McGill *et al.* 2006; Violle *et al.* 2007).

As adaptações das diferentes espécies no ambiente é o resultado de pressões seletivas exercidas pela busca dos mesmos recursos, levando os organismos a preencher os nichos disponíveis ao longo de seu curso evolutivo (Oliver *et al.* 2000). Deste modo, embora a maioria das plantas utilizem os mesmos recursos para sua sobrevivência, os mecanismos utilizados para a obtenção de água, gás carbônico, luz e nutrientes minerais, assim como o seu uso e alocação, ou compostos produzidos durante o desenvolvimento das espécies, são heterogêneos (MacArthur & Levins 1964; Westoby *et al.* 2002). Esta diversidade de mecanismos é o reflexo das diferentes formas de percepção, rotas de sinalização e consequente multiplicidade de respostas moleculares a estresses e distúrbios (Kawecki 1993; Bohnert *et al.* 1995). As variações na forma de captar recursos do ambiente ou tolerar as condições locais encontradas, também determinam o grau de competição ou coexistência entre indivíduos, caso ocupem ou não o mesmo nicho ecológico (Bazzaz 1991; Schulze *et al.* 2005).

A heterogeneidade de formas de adaptação encontradas em um determinado ecossistema, seriam portanto, o resultado da diversidade de habitats disponíveis e da diferenciação dos nichos por mecanismos intrínsecos a cada espécie. Esta combinação de traços permitirá, não só evitar a exclusão por competição, predação ou ataque de patógenos, como também aumentar o espectro de tolerância à condições adversas e distúrbios, aumentando a diversidade funcional (Whittaker 1965; Bazzaz 1991; Kawecki 1993; Bohnert *et al.* 1995; Cornelissen *et al.* 2003; Pérez–Harguindeguy *et al.* 2013). Em contraste, ao expandirem a sua ocorrência para habitats equivalentes, as espécies de um mesmo grupo funcional, que respondem de forma similar a disponibilidade de um mesmo recurso, podem disputar um mesmo nicho, resultando em uma competição entre elas, ou apenas em uma coexistência, aumentando a redundância funcional (Bazzaz 1991).

A existência de redundância funcional pode sugerir que com a exclusão de uma espécie, outras espécies funcionalmente equivalentes substituam a primeira sem grandes danos ao

ecossistema. Porém, plantas com convergência ecológica em determinada função no ambiente, podem desempenhar papéis diferentes quando observados sob o prisma de outros traços funcionais. Logo, o complexo de funções desempenhadas é o que torna cada espécie singularmente importante para o funcionamento do ecossistema, e o estudo de diferentes traços funcionais auxiliam na compreensão das espécies-chave para que as perdas funcionais mais expressivas possam ser evitadas (Ewel & Bigelow 1996).

Padrões funcionais distintos são esperados em diferentes habitats, uma vez que, diferentes estratégias podem apresentar maior ou menor sucesso em cada ambiente. Em regiões quentes e úmidas onde os recursos são, em geral, mais abundantes, como nas florestas tropicais, é esperada uma maior redundância funcional e diversidade de adaptações morfológicas para a captação de recursos, tendo em vista que a maior pressão biótica decorrente da competição e coevolução nestes habitats saturados de espécies, regem eventos de diferenciação de nicho (Bazzaz 1991; Sarmiento & Monasterio 1983; Ewel & Bigelow 1996). Por outro lado, áreas onde os recursos são escassos ou sob distúrbios frequentes, são colonizadas por espécies capazes de tolerar tais condições, em geral através de adaptações convergentes e menos diversificadas (Sarmiento & Monasterio 1983; Bazzaz 1991; Yang *et al.* 2015). Nestes habitats com condições menos vantajosas, adaptações importantes para áreas mais saturadas de espécies não são mais requeridas, o que torna a competição muito mais severa para as espécies capazes de tolerar estresses abióticos e distúrbios (Grime 1977; Wilson & Lee 2000).

Considerando que os ambientes são dinâmicos, em geral espécies aptas a maior competição buscam ampliar sua ocorrência para habitats em estágios sucessionais de vegetação mais avançados, enquanto espécies mais tolerantes a estresses abióticos e distúrbios buscam expandir suas populações para habitats nos primeiros estágios sucessionais, onde é possível observar um equilíbrio não-interativo de espécies (Bazzaz 1991; Schulze *et al.* 2005). Assim, uma vez que o habitat adequado para uma espécie é aquele que satisfaça as demandas de recursos em quantidades suficientes para maior eficácia biológica, crescimento e reprodução, com a presença de polinizadores, dispersores e simbioses, além de pouca ou nenhuma frequência de melhores competidores, herbívoros e patógenos, os mecanismos de dispersão devem ser capazes de levar novos diásporos a estes locais específicos (van der Pijl 1969; Bazzaz 1991).



### 1.1.1 A FORMA DE CRESCIMENTO

Entre os traços funcionais conhecidos encontram-se a forma de crescimento, considerada um traço funcional vegetativo ou “whole-plant trait” (Cornelissen *et al.* 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Uma área é diretamente influenciada pela vegetação que a ocupa (Schulze *et al.* 2005) e a forma de crescimento das plantas é um dos fatores que contribui para este fenômeno. O padrão de crescimento das plantas varia de acordo com a disponibilidade de recursos, além de determinar a estrutura da vegetação e o grau de cobertura vegetal, sendo capaz de induzir micro-condições no ambiente (Chapin *et al.* 1987; Bazzaz 1991; Cornelissen *et al.* 2003; Schulze *et al.* 2005; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

O ambiente é o principal responsável pela diversidade e padrões de crescimento encontrados, tendo em vista que as formas de crescimento são determinadas pela relação entre a disponibilidade de recursos e as demandas ecológicas das espécies (Chapin *et al.* 1987; Ewel & Bigelow 1996). Além disso, o modo de captura e alocação dos recursos utilizados pelas plantas, deve ser compatível com a periodicidade em que os recursos se tornam disponíveis, existindo uma relação entre os tipos de forma de crescimento com os diferentes tipos de habitats (Sarmiento & Monasterio 1983). Desta forma, a partir deste traço funcional é possível prever estratégias das plantas tanto em relação a fatores ambientais quanto a estresses bióticos, além de identificar estágios de sucessão da vegetação distintos pela predominância de diferentes formas de crescimento (Costa *et al.* 2007; Moradi *et al.* 2010; Yang *et al.* 2015).

Modelos de estratégias ecológicas de plantas deduzidos a partir traços funcionais vegetativos foram propostos, e sugerem um equilíbrio de estratégias distintas em comunidades vegetais (Wilson & MacArthur 1967; Westoby 1998; Wilson & Lee 2000; Falster & Westoby 2003; Bolmgren & Cowan 2008). Considerando a existência de habitats de alta produtividade/alta competição (C), alto estresse ambiental (S) e alta perturbação (R), foi proposto o modelo C-R-S propôs a distribuição das plantas em grupos funcionais adaptados a (Grime 1973; 1977). O habitat C caracteriza-se pela presença de grande disponibilidade de recursos e ausência de estresses ambientais e distúrbios, resultando em ambientes com grande produtividade, alta biomassa e alto estresse biótico, como competição e predação. Em contraste, os habitats S são marcados pelas dificuldades na obtenção de recursos e as perturbações são raras, resultando em ambientes de baixa produtividade, baixa biomassa e assim, baixo estresse biótico. Assim como

os S, os habitats R também apresentam baixa produtividade, biomassa e estresse biótico, porém são rigidizados por distúrbios periódicos, com ausência de estresse ambiental e biótico.

Plantas encontradas em habitats C têm uma estreita relação com a altura e a posição em que folhas e ramos são expostos. Com maior disponibilidade de recursos, há a maximização da produção primária acompanhada pelo maior vigor competitivo. Estas plantas podem atingir porções mais altas do dossel e competir por luz com as plantas vizinhas. Ao captarem mais luz, aumentam a sua capacidade competitiva por luminosidade de forma direta e indireta (MacArthur & Levins 1964; Holmgren *et al.* 1997; Wilson & Lee 2000; Falster & Westoby 2003). As plantas lenhosas podem atingir seu desempenho máximo e investem energia tanto em órgãos para a captura dos recursos que estão abundantes, desenvolvendo caules lenhosos para o próprio suporte (Ewel & Bigelow 1996; Pierce *et al.* 2013). Esta estratégia afeta relações ecológicas intra e interespecíficas, permitindo desempenhar funções imprescindíveis no ecossistema, como o sequestro de carbono atmosférico e o incremento da diversidade de animais e outras plantas (Moles *et al.* 2009).

Por outro lado, o alto investimento energético para a construção e manutenção de caules que atuam no suporte da planta, as dificuldades encontradas no transporte de água que aumentam com o aumento da altura, assim como o aumento do risco de fratura, são desvantagens que impedem o crescimento indiscriminado de um indivíduo (Westoby *et al.* 2002; Falster & Westoby 2003). Estes problemas são agravados à medida em que a energia empregada em busca de maior vigor competitivo afeta o tempo de maturidade das plantas lenhosas. Isto torna os ambientes caracterizados por estresses ambientais ou perturbações identificáveis pela presença de plantas que otimizam o uso de recursos disponíveis (Cornelissen *et al.* 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

A forma de crescimento herbácea é adaptada a ambientes em que os problemas enfrentados por plantas lenhosas são mais severos, considerando que a taxa de exploração de recursos é dependente do tamanho da planta. Dessa forma, plantas herbáceas se desenvolvem em locais onde a biomassa é limitada por condições ambientais de estresse, reconhecidos como habitats S, ou em locais onde há perdas significativas de biomassa após distúrbios, identificados como habitats R (Wilson & Lee 2000; Caccianiga *et al.* 2006).

Nos habitats S, devido ao custo da tolerância aos estresses abióticos, a produtividade da vegetação é reduzida, e são encontradas espécies com baixas taxas metabólicas, crescimento

lento, maior tempo necessário para atingir a maturidade e maior tempo de vida (Grime 1977; Kawecki 1993; Oliver *et al.* 2000; Wilson & Lee 2000; Caccianiga *et al.* 2006; Pierce *et al.* 2013; Leão *et al.* 2014; Sfair *et al.* 2016). Adaptações a essas condições, envolvem tanto mecanismos fisiológicos, quanto especializações morfológicas com menor investimento na construção de caules, assim como maior proteção de caules e ramos junto ao solo (Cain 1950; Sarmiento & Monasterio 1983).

A forma de crescimento litófito pode ilustrar respostas das plantas aos habitats S, pois muitas vezes possuem mecanismos específicos de retardo ou tolerância à dessecação, e destinados a obtenção de nutrientes (Bewley 1979; Porembski *et al.* 1998; Burke 2003; Porembski 2007; Pérez–Harguindeguy *et al.* 2013; Fontenelle–Andrade 2015). Também é esperado encontrar espécies com a forma de crescimento semi–lenhosa nesses habitats, como as suculentas capazes de otimizar o uso de água, como pela estocagem deste recurso, vias fotossintéticas alternativas, como o metabolismo ácido das crassuláceas, ou otimização do uso de carbono sem ou com pouco desenvolvimento de xilema e floema secundário derivado do câmbio vascular (Tregear *et al.* 2011; Pérez–Harguindeguy *et al.* 2013; de Paula *et al.* 2015). Além disso, as consequências do metabolismo lento em plantas litófitas e semi–lenhosas, torna estas espécies mais sensíveis à competição e menos tolerantes a distúrbio regulares (Grime 1977; Wilson & Lee 2000).

As plantas com forma de crescimento epífita estão susceptíveis às mesmas adversidades ambientais encontradas pelas plantas adjacentes, porém possuem estratégias adaptativas adicionais para tolerar desde o déficit hídrico até a baixa disponibilidade de nutrientes (Gentry & Dodson 1987; Benzing 2008; Lüttge 2012). Assim como a tolerância a ambientes estressantes, as plantas epífitas podem utilizar o suporte de outras plantas e alcançar porções mais altas do dossel, garantindo um maior acesso a luz. Assim, estas plantas são capazes de colonizar áreas já saturadas de espécies e em estágios mais avançados de sucessão, diminuindo os efeitos negativos da competição (Ewel & Bigelow 1996; Benzing 2008; Lüttge 2012).

Em contraste ao metabolismo lento de plantas tolerantes ao estresse, espécies adaptadas a habitats com maior frequência de perturbações (R) devem concluir seus ciclos de vida em menor tempo, antes de um novo distúrbio (Ewel & Bigelow 1996; Westoby 1998). Dessa forma, espécies de habitats R têm taxa metabólica alta, crescimento rápido e maturidade precoce, assim como tempo de vida curto (Grime 1977; Wilson & Lee 2000). Tanto plantas tolerantes ao estresse (S) quanto plantas ruderais (R) estão relacionadas aos primeiro estágios

sucesionais, com dominância de estratégias de acordo com regimes de estresses ambientais ou distúrbios.

Enquanto epífitas são plantas que não investem em suporte próprio e estão relacionados a estágios sucessionais tardios, as espécies com forma de crescimento liana também utilizam suporte de outras plantas, embora estejam relacionadas com a colonização de ambientes em estágios sucessionais iniciais (Schnitzer & Bongers 2002; Letcher & Chazdon 2012). Estas plantas apresentam um crescimento rápido para alcançar porções superiores do dossel através do suporte de plantas lenhosas adjacentes, o que lhes confere um maior poder competitivo (Nepstad *et al.* 2007; Letcher & Chazdon 2012; Schnitzer *et al.* 2014). Outrossim, a necessidade de suporte em indivíduos juvenis requer que as lianas iniciem o seu crescimento em habitats com condições R e a capacidade competitiva permite que estas plantas persistam ao longo dos estágios sucessionais até que as condições C sejam encontradas (Schnitzer *et al.* 2014).

### 1.1.2 A SÍNDROME DE DISPERSÃO

Os padrões encontrados na morfologia de frutos e sementes é, em grande parte, o resultado de uma longa seleção de meios eficientes de dispersão das sementes (Matlack 1987). Portanto, mecanismos de dispersão ou síndromes de dispersão, também considerados traços regenerativos, podem ser deduzidos a partir da morfologia dos frutos e das sementes, desde que suas adaptações sejam evolutivamente convergentes e facilitadoras da dispersão por um vetor específico biótico ou abiótico, refletindo o papel deste traço no ecossistema (Matlack 1987; Hughes *et al.* 1994; Thomson *et al.* 2010; Galetti *et al.* 2011).

Unidades de dispersão, diásporos ou propágulos compreendem qualquer parte da planta capaz de se propagar temporalmente ou espacialmente, desempenhando o papel de unidades funcionais, frequentemente providas de adaptações morfológicas, fisiológicas ou fenológicas, que as torna hábeis ao transporte por vetores abióticos e bióticos ou por mecanismos próprios (van der Pijl 1969; Howe & Smallwood 1982). O transporte de sementes, assim como de pólen, é o processo mais importante para promoção da diversidade genética através da manutenção de fluxo de genes entre populações, além de influenciar a distribuição de espécies, em pequena ou em larga escala (van der Pijl 1969; Levin *et al.* 2003; Lengyel *et al.* 2010; Clobert *et al.* 2012).

Em uma síndrome de dispersão, o conjunto de adaptações do diásporo é determinante para o sucesso da dispersão, mais do que apenas a presença ou ausência de uma estrutura especializada (Willson 1993). O transporte de unidades dispersoras vegetais pode envolver mais de um vetor de dispersão, incluindo não só os diásporos propagados por uma combinação de vetores de dispersão, como também a produção de propágulos com grande diversidade de formas e potenciais de dispersão para diferentes vetores, o que aumenta substancialmente as chances de sucesso na dispersão (van der Pijl 1969; Willson 1993; Schulze *et al.* 2005; Thomson *et al.* 2010).

A “hipótese da eficiência da dispersão” considera o mecanismo de dispersão de propágulos eficiente, apenas quando um diásporo alcança um local adequado para germinação de sementes, e tanto o estabelecimento de plântulas como a produção de diásporos por estes novos indivíduos são bem sucedidos (Schupp 1993; Schulze *et al.* 2005; Schupp *et al.* 2010). Assim, o sucesso dos diferentes mecanismos de dispersão deve variar em ambientes distintos, de acordo com a disponibilidade de recursos dos habitats disponíveis, como luz ou vetor de dispersão, e a capacidade das espécies em adquirir estes recursos e sobreviver aos distúrbios e estresses encontrados (Bazzaz 1991; Schulze *et al.* 2005). Além disso, o grau de exposição da unidade dispersora é determinante para o sucesso da estratégia de dispersão com ou sem agente dispersor (van der Pijl 1969; Thomson *et al.* 2011).

A adequação dos mecanismos de dispersão às condições encontradas envolve profundas diferenças nos custos energéticos para os indivíduos, resultando em dois modelos principais de dispersão de propágulos (van der Pijl 1969; Schulze *et al.* 2005; Lengyel *et al.* 2010). No primeiro caso, o modelo de baixo investimento é atribuído a plantas que produzem um grande número de sementes pequenas e com menor tempo necessário para amadurecimento, geralmente com adaptações à dispersão por mecanismos autônomos ou por vetores não seletivos. Embora possam alcançar grandes distâncias de dispersão, estas sementes são muitas vezes transportadas para lugares aleatórios às demandas ecológicas da espécie. O sucesso do modelo de baixo investimento está vinculado aos aspectos quantitativos da dispersão, como densidade de diásporos produzidos e dispersores (Schupp 1993; Schulze *et al.* 2005).

Em contraste, o modelo de alto investimento é designado para espécies que produzem sementes maiores e em menor quantidade, frequentemente providas de tecidos ou estruturas ricas em nutrientes e energia, e demandam maior tempo para o amadurecimento. Plantas adequadas a este último modelo, buscam garantir a dispersão das sementes para habitats com

maiores chances de atender as demandas ecológicas dos novos indivíduos (Schulze *et al.* 2005; Bolmgren & Cowan 2008). O sucesso do modelo de alto investimento é atribuído a aspectos qualitativos, a exemplo da forma como o diásporo é exposto ao agente dispersor e o tratamento que este agente dará ao diásporo (Schupp 1993; Schulze *et al.* 2005). Admite-se que haja um balanceamento entre estes dois principais mecanismos, supondo que as plantas não sejam capazes de gerar diásporos com sementes grandes, ricas em recompensas alimentícias e em grandes quantidades (Westoby 1998).

No modelo de baixo investimento, podem ser incluídos, não só os mecanismos de propagação de diásporos de pequeno alcance de dispersão e com sementes mais adaptadas à dispersão temporal, como aqueles com mecanismos autônomos de dispersão ou de maior alcance de dispersão, como a anemocoria, hidrocoria e epizocoria acidental ou não. Por outro lado, o modelo de alto investimento reúne espécies dispersas por mirmeocoria ou por endozocoria intencional, com distância potencial de dispersão variável de acordo com a mobilidade do animal e com o tempo de retenção no organismo do dispersor (van der Pijl 1969; Willson 1993; Traveset 1998; Schulze *et al.* 2005; Thomson *et al.* 2010).

Howe & Smallwood (1982) apontaram três hipóteses explicando diferentes mecanismos vantajosos para plantas capazes de dispersar seus diásporos. A primeira é a “hipótese da fuga” a qual propõe que sementes que atingiram maiores distâncias da planta-mãe tenham maior eficiência de dispersão. Esta eficiência de dispersão ocorre devido à menor competição intraespecífica por recursos, além de ataque de predadores e patógenos às sementes e plântulas, embora as sombras de semente com função densidade-distância da maioria das espécies, apresentem uma curva leptocúrtica em torno da planta-mãe (Fleming & Heithaus 1981; Howe & Smallwood 1982; Bazzaz 1991; Wenny 2001).

A segunda hipótese, designada “hipótese da colonização”, sugere que as sementes possam se disseminar para um local favorável ou momento oportuno para o seu estabelecimento, pressupondo que há variação de habitats ao longo do espaço e do tempo (Howe & Smallwood 1982; Wenny 2001). A fuga da planta-mãe nesse caso não busca diminuir a mortalidade dependente da densidade, mas escapar de ambientes saturados e ocupar rapidamente locais com baixa competição (Howe & Smallwood 1982). Estas espécies ocorrem temporariamente em um determinado habitat com ciclo de vida curto e rápida reprodução, raramente persistindo no mesmo local por mais de uma ou algumas poucas gerações. Esta hipótese pode ser aceita para espécies adequadas ao modelo de baixo investimento, pois além

da necessidade de produzir diásporos com um tempo de vida mais curto, vetores bióticos para dispersão são mais abundantes e diversos em estágios sucessionais de vegetação mais avançados (Molina–Montenegro *et al.* 2012).

A terceira alternativa, designada “hipótese da dispersão direta”, sugere a maior eficiência na dispersão, quando as plantas utilizam vetores de propagação particulares que direcionam a dispersão das sementes para um local adequado ao estabelecimento de plântulas e seu crescimento, produzindo diásporos convenientes ao modelo de alto investimento (Howe & Smallwood 1982; Bazzaz 1991; Wenny 2001; Schulze *et al.* 2005). Esta hipótese está relacionada com mecanismos utilizados, principalmente, por espécies que demandam condições climáticas e edáficas específicas (Howe & Smallwood 1982). Portanto, o sucesso evolutivo das plantas para atração de dispersores com seletividade por condições abióticas e bióticas favoráveis ao seu estabelecimento, contribuiu para a existência de espécies que desenvolvessem mecanismos de dispersão direcionada (van der Pijl 1969; Bazzaz 1991).

Esta heterogeneidade de estratégias demonstra que, a dispersão durante uma fase móvel é uma etapa fundamental no ciclo de vida de todas as angiospermas, na qual as unidades de dispersão são disseminadas a diferentes distâncias, possibilitando colonização de novas áreas, e assim aumentando sua amplitude de ocorrência (Schulze *et al.* 2005; Lengyel *et al.* 2010). Adicionalmente, é aceito que a dispersão possa manter as populações em fragmentos de habitats isolados e desiguais (Levine & Murrell 2003; Vandvik & Goldberg 2006), conectando-as devido ao "efeito de salvamento" a partir de populações vizinhas e reduzindo as chances de isolamento geográfico e subsequente diferenciação de espécies (Morris 1991; Akwood *et al.* 1993; Schulze *et al.* 2005; Nathan *et al.* 2008).

Contudo, durante a dispersão de diásporos alguns problemas podem ser encontrados, como a ausência do vetor de dispersão no momento favorável a planta, as dificuldades dos diásporos para colonizar a nova área alcançada, em virtude das condições abióticas e bióticas não-adequadas para a germinação, e o estabelecimento dos novos indivíduos, além das dificuldades na conexão de populações durante a polinização (Willson 1993; Schulze *et al.* 2005). Assim, entender o potencial e as limitações dos mecanismos de dispersão utilizados pelas plantas é fundamental para explicar o padrão espacial das espécies (van der Pijl 1969; Lindborg 2007).

## 1.2 O PADRÃO ESPACIAL

O resultado de processos ecológicos que determinam o ganho ou perda de populações ao longo do tempo contribuíram para a distribuição espacial das espécies, a exemplo dos eventos bem sucedidos de dispersão de propágulos (Schupp 1993; Brown *et al.* 1996; Schulze *et al.* 2005). Embora a “hipótese da eficiência da dispersão” seja de difícil verificação, uma vez que, o padrão espacial é reflexo do complexo de eventos espaciais e temporais, a amplitude dos limites geográficos pode ser um bom mensurador para se identificar estratégias de dispersão bem-sucedidas (Schupp 1993; Brown *et al.* 1996; Schupp *et al.* 2010).

A amplitude de ocorrência de uma espécie pode ser caracterizada quanto ao tamanho, forma e localização geográfica de suas populações (Gaston 1991; Brown *et al.* 1996; Schulze *et al.* 2005). Um dos métodos mais utilizados para identificar padrões espaciais de plantas baseia-se no mapeamento de grades com registros de ocorrência da espécie (Ripley 1977; Gaston 1991; 1996; Hijmans & Spooner 2001; Graham & Hijmans 2006; Mace *et al.* 2008). No entanto, a mensuração pela utilização de grades pode subestimar ou superestimar esta distribuição, dependendo da escala biogeográfica, tendo em vista que o esforço amostral de coletas pode ser tendencioso e insuficiente ao longo da escala espacial e temporal, além de variar entre espécies.

Espera-se que espécies com distribuições cosmopolitas ou ubiquistas, em geral, possuam uma alta capacidade dispersiva e competitiva, ou de serem espécies filogeneticamente mais antigas (Kruckeberg & Rabinowitz 1985; Ferreira & Boldrini 2011; Molina-Montenegro *et al.* 2012). É possível que estas características sejam encontradas em plantas ruderais e invasoras.

Espécies com distribuição mais restrita, por vezes apresentando diferentes níveis de endemismo, podem ser consideradas filogeneticamente mais antigas e com história pregressa de ampla distribuição, sendo reconhecidas como paleoendêmicas (ou endêmicas relíquias). Neste caso, a manutenção das populações seria afetada pela redução na eficiência da dispersão nos tempos atuais, devido a mudanças climáticas e na composição de espécies (Kruckeberg & Rabinowitz 1985; Ferreira & Boldrini 2011). Os eventos de perda de habitats adequados seriam mais severos nestas populações fragmentadas remanescentes, considerando que a taxa de estabelecimento de indivíduos em uma nova área é dependente da distância entre o local em



que a população fonte se encontra e o sítio para o qual os novos indivíduos estão sendo dispersados (Schulze *et al.* 2005). Outro grupo de plantas com distribuição restrita são as neoendêmicas, filogeneticamente mais recentes e limitadas pelo tempo, por este não ser longo o suficiente para que a espécie transponha barreiras biogeográficas. O estabelecimento de indivíduos em novos ambientes já saturados de espécies, também poderia ser um fator limitante para alguns *taxa*, além de um empecilho na realização dos seus nichos fundamentais (Kruckeberg & Rabinowitz 1985; Losos & Ricklefs 2009; Ferreira & Boldrini 2011).

Independente do padrão geográfico de uma espécie, são quatro os fatores principais são capazes de determinar a distribuição de uma planta, a saber: fatores ambientais, fatores bióticos, barreiras biogeográficas e susceptibilidade à mudanças (Soberón & Peterson 2005). Os fatores ambientais podem limitar a ocorrência de uma espécie pela incapacidade da mesma em tolerar a escassez ou excesso de recursos necessários para o estabelecimento de populações (Chapin *et al.* 1987; Oliver *et al.* 2000; Davis *et al.* 2015). Os fatores bióticos, os quais são considerados responsáveis por interações tanto positivas, como a presença de plantas, animais ou fungos que facilitam a colonização ou recrutamento de uma planta em um ambiente, quanto negativas, como plantas competidoras capazes da exclusão de um organismo em um habitat de condições favoráveis (MacArthur & Levins 1964; Grime 1973; Holmgren *et al.* 1997). Também devem ser consideradas as barreiras biogeográficas, que podem dificultar eventos de dispersão ou fluxo genético de populações isoladas (Wilson & MacArthur 1967; Losos & Ricklefs 2009). E por fim, a incapacidade evolutiva de uma espécie em se adaptar a novas condições resultantes de processos sucessionais ou dinâmicas de vegetação, devido a mudanças climáticas (Soberón & Peterson 2005).

Espécies que apresentam um padrão espacial mais restrito tendem a ter populações com menor abundância de indivíduos, e são mais sensíveis aos fatores limitantes, a suas expansões geográficas e extinções locais (Wilson & MacArthur 1967; Lawton 1993; Purvis *et al.* 2000; Brooks *et al.* 2002; Mace *et al.* 2008). Dessa forma, fatores que aceleram alterações nos ecossistemas, podem aumentar as taxas de extinção em uma comunidade, e assim reduzir a diversidade funcional e filogenética da mesma (Chapin *et al.* 2000; Díaz & Cabido 2001; Brooks *et al.* 2002; Soberón & Peterson 2005).

### 1.3 OS TRAÇOS FUNCIONAIS E O PADRÃO ESPACIAL

Os mecanismos de dispersão e forma de crescimento podem apresentar correlações positivas ou negativas com a amplitude de distribuição (Akwood *et al.* 1993; Peat & Fitter 1994; van der Veken *et al.* 2007). Também estão associados ao tipo de habitat ou estrutura da vegetação (Schurr *et al.* 2005; Galetti *et al.* 2011). Portanto, o sucesso dos mecanismos de dispersão e das estratégias de vida depende do habitat em que a planta se encontra, o que em parte, está relacionada aos atributos ambientais, que embora extrínsecos ao organismo, interagem com os atributos biológicos determinantes da dispersão (Moles *et al.* 2005; Vittoz & Engler 2007), influenciando igualmente na amplitude espacial de um *taxon* (Tautenhahn *et al.* 2008). Como consequência, os traços funcionais podem auxiliar na previsão da máxima distância de dispersão de uma espécie (Tamme *et al.* 2014), cuja a amplitude de distribuição é influenciada pela distância de dispersão (Brooker *et al.* 2007).

Estudos realizados na borda de uma floresta ombrófila na Austrália, constataram que as unidades de propagação tanto anemocóricas quanto zoocóricas atingiram distâncias de dispersão equivalentes, quando transportados de um campo aberto para o interior da floresta. No entanto, os diásporos dispersos por vertebrados apresentaram maior sucesso na longa dispersão ao serem transferidos do interior da floresta para o campo aberto, quando comparados aos propágulos anemocóricos (Willson 1993).

As espécies zoocóricas tendem a apresentar maior amplitude de distribuição nos ambientes áridos e semi-áridos australianos, embora esta sofra redução, quando os diásporos zoocóricos são provenientes de espécies lenhosas (Akwood *et al.* 1993). Contudo, não foram verificadas diferenças na amplitude de distribuição de espécies australianas com síndromes de dispersão distintas, tendo em vista que as espécies com área de ocorrência mais ampla foram dos gêneros *Acacia* (Fabaceae) e *Eucalyptus* (Myrtaceae), cujos frutos são zoocóricos e anemocóricos, respectivamente (Edwards & Westoby 1996). Padrões semelhantes na amplitude de distribuição também foram verificados entre diferentes síndromes de dispersão e formas de vida de espécies pertencentes a seis famílias no continente australiano (Gove *et al.* 2009).

De modo similar, foi verificada uma relação positiva entre maior amplitude de distribuição e mecanismos anemocóricos e zoocóricos de espécies herbáceas presentes em florestas decíduas da Europa (van der Veken *et al.* 2007). No entanto, herbáceas na Grã-

Bretanha com mecanismos autocóricos apresentaram maior amplitude de distribuição quando comparadas à herbáceas anemocóricas (Peat & Fitter 1994).

Portanto, são complexas as interações entre os fatores que controlam o estabelecimento de uma espécie em um determinado sítio, assim como também, a heterogeneidade dos determinantes que definem as unidades vegetacionais em que esta se encontra. Contudo, conhecer estes fatores e as relações entre eles podem ser consideradas etapas fundamentais para se entender a estruturação do padrão espacial dos diferentes taxa e as mudanças ecológicas que a regula nos diferentes ecossistemas, auxiliando programas de conservação. No entanto, são poucos os trabalhos destinados ao conhecimento do espectro funcional e da complexidade da rede de relações em um ecossistema.

#### 1.4 ESTADO DA ARTE

Os afloramentos rochosos são considerados ecossistemas dotados de condições severas e adversas ao estabelecimento da maioria das espécies, apresentando alta insolação e taxa de evaporação, assim como deficiência de nutrientes e de água, e reunindo plantas com características específicas adaptadas à disponibilidade destes recursos (Phillips 1982; Porembski 2007).

A heterogeneidade de altitude e declividade destes ecossistemas, assim como, o padrão irregular de superfície e profundidade de solo, favoreceram a existência de um mosaico de habitats que lhes confere características incomuns e fisionomia distinta na paisagem (Barthlott *et al.* 1993; Kruckeberg 2004; Parmentier *et al.* 2005; Porembski 2007). Embora parte destes ecossistemas compartilhem fisionomias semelhantes independente de suas distâncias geográficas, muitos endemismos regionais e mudanças na composição de espécies podem ser observadas, ainda que desempenhem funções equivalentes (Phillips 1982). Assim, afloramentos rochosos com características abióticas semelhantes e maiores similaridades florísticas são classificados em fitofisionomias distintas, como campos de altitude, campos rupestres, cerrados rupestres ou páramos (Ribeiro *et al.* 2007; Scarano 2007; Conceição & Pirani 2016; Silva 2016). Adicionalmente, os afloramentos rochosos reúnem um número relevante de espécies indicadoras para seus respectivos grupos florísticos em diferentes domínios brasileiros (Bondi–

Macedo 2014), evidenciando seu importante papel como refúgios de vegetação nativa e na manutenção da biodiversidade local e regional.

Entre os principais afloramentos rochosos conhecidos encontram-se os inselbergs ou pães de açúcar, afloramentos rochosos de origem pré-cambrianas que emergem do solo em regiões tropicais e sub-tropicais, destacando-se da vegetação circundante (Porembski *et al.* 1998; Barthlott *et al.* 1993). Segundo Martonne (1944) e Ab'Saber (2000) os pães de açúcar distinguem-se por serem moldados pelo intemperismo químico do ambiente úmido, enquanto os inselbergs são erodidos por desagregação mecânica promovida pelo calor, um fenômeno comum em ambientes secos. Uma vez que a maioria dos artigos sobre o assunto utiliza o termo inselberg de forma conservada, ou seja, empregando a denominação mais antiga para se referir aos dois tipos de formações, neste trabalho a formação geológica pão de açúcar será tratada sob a designação inselberg.

Estudos revelaram que o isolamento da flora dos inselbergs em relação à vegetação circundante confere dinâmicas de colonização e extinção semelhantes as das ilhas oceânicas, o que torna estas populações vegetais mais susceptíveis a prejuízos causados pelo aumento das ações antrópicas e mudanças climáticas (Barthlott *et al.* 1993; Porembski & Barthlott 2000; Burke 2003; Porembski 2007; de Paula *et al.* 2016). No entanto, foi demonstrada a existência de diferentes padrões de forma de crescimento e síndromes de dispersão na composição florística dos inselbergs, devido a influência da vegetação do entorno e de eventos vicariantes, os quais determinaram a predominância de grupos funcionais e filogenéticos neste ecossistema (Porembski & Barthlott 2000).

Estes dados, sugerem que apesar do ambiente restritivo, a vegetação dos inselbergs, assim como nos demais ecossistemas não isolados, podem apresentar padrões funcionais que auxiliem no entendimento das interações planta-ambiente e dos determinantes da sua distribuição em outros ecossistemas.

Como consequência, tipos funcionais distintos podem ser observados de acordo com a localização e condição ambiental imposta aos inselbergs de diferentes regiões. Nas montanhas australianas, submetidas a regimes de fogo natural foi verificada a predominância de plantas herbáceas ou espécies lenhosas de pequeno porte (Hunter 2003; 2016). No entanto, a flora vascular da maioria dos inselbergs localizados em ambas as regiões costeiras do continente africano, foi caracterizada pela maior ocorrência de plantas terófitas (Porembski *et al.* 1995;

Porembski *et al.* 1996; Krieger *et al.* 2000; Porembski & Barthlott 2000; Parmentier *et al.* 2006). Esta frequência contrasta com a predominância de plantas caméfitas e hemicriptófitas em áreas abertas, mas se assemelha às regiões de ecótonos dos inselbergs da Guiné Equatorial, do Gabão e de Camarões onde as fanerófitas foram as mais representativas (Parmentier *et al.* 2005; 2006). No deserto da Namíbia, os afloramentos rochosos caracterizam-se por apresentar maior precipitação do que a região do entorno, contribuindo para o domínio de espécies fanerófitas de pequeno porte, embora haja baixa representatividade da dispersão zoocórica (Burke *et al.* 1998; Burke 2002; 2004). Já a composição das espécies nos arquipélagos de Madagascar e Seychelles, apresentou padrões próprios, onde predominaram caméfitas e fanerófitas, respectivamente (Porembski & Barthlott 2000). No que se refere as síndromes de dispersão, foi verificado que os tipos predominantes deste traço funcional pode variar entre os inselbergs africanos (Porembski *et al.* 1996; Seine *et al.* 1996; Porembski & Barthlott 2000).

No continente americano, os inselbergs localizados ao norte da América do Sul (Venezuela, Guiana, Suriname e Guiana Francesa) apresentam grande incidência de plantas fanerófitas e mecanismos de dispersão, principalmente, anemocórico e autocórico (Porembski & Barthlott 2000; Sarthou *et al.* 2003). Entre os inselbergs brasileiros, algumas montanhas do nordeste sob influência da Caatinga caracterizam-se por apresentar riqueza de espécies predominantemente fanerófitas e perenes (França *et al.* 2005; Gomes & Alves 2010), enquanto outras apresentam maior incidência de espécies herbáceas ou anuais (Araújo *et al.* 2008; Barros 2008; Tolke *et al.* 2011; Sales-Rodrigues *et al.* 2014; Costa *et al.* 2015). Neste domínio morfoclimático, a dispersão anemocórica tem um papel prevalente nos afloramentos rochosos (Araújo *et al.* 2008; Costa *et al.* 2015), embora a autocoria também possa predominar em algumas regiões (Silva 2014).

No sudeste brasileiro, predominam as espécies fanerófitas (Porembski *et al.* 1997; Porembski *et al.* 1998; Porembski & Barthlott 2000; Bondi-Macedo 2014), embora uma maior riqueza de *taxa* hemicriptófitos seja reportada para algumas regiões (Meirelles *et al.* 1999), revelando o papel fundamental das moitas de monocotiledôneas para estes inselbergs (Porembski *et al.* 1998; de Paula *et al.* 2016). Também foi observado um número expressivo de epífitas e lianas, assim como a frequência reduzida de terófitas, quando comparado aos padrões registrados para os inselbergs de outras regiões (Porembski & Barthlott 2000). Como observado no nordeste, a anemocoria foi considerada a síndrome de dispersão mais importante

nestes ambientes seguida, no entanto, pela zoocoria (Porembski *et al.* 1998; Porembski & Barthlott 2000).

Além do grande número de estudos voltados para a identificação de grupos funcionais ligados a forma de crescimento ou síndrome de dispersão, recentemente traços funcionais de folhas e sementes foram investigados visando a identificação de grupos funcionais e seus determinantes ambientais de forma a contribuir para o manejo de espécies em áreas com rápida perda de habitats (de Paula *et al.* 2015). No entanto, o estabelecimento das relações entre os padrões espaciais de diferentes grupos funcionais de plantas de inselbergs, visando sua conservação não foram investigados.

Entre os inselbergs tropicais, os afloramentos rochosos da região sudeste do Brasil são considerados centro de convergência de espécies xerófitas (Porembski & Barthlott 2000; de Paula *et al.* 2016). Estes ecossistemas fazem parte da paisagem do Rio de Janeiro onde sofrem forte influência da Mata Atlântica. Composto esta cadeia montanhosa encontra-se o Complexo Rochoso do Pão de Açúcar (CRPA), um conjunto de inselbergs localizados próximos ao mar, na região essencialmente urbana da cidade e constituídos por rochas metamórficas pré-cambrianas do tipo gnaisse facoidal consideradas marco da fragmentação da Gondwana (de Morisson Valeriano & Magalhães 1984; Mansur *et al.* 2008).

Assim como os demais inselbergs da cidade, a vegetação ainda preservada do CRPA encontra-se sob pressão do acelerado crescimento urbano da segunda maior cidade do país. O crescimento demográfico e a intervenção antrópica aliados às alterações dos padrões climáticos têm contribuído para a fragmentação e descaracterização destes ecossistemas. Como consequência, as mudanças no atual padrão espacial das espécies serão inevitáveis. No entanto, as respostas adaptativas a estas pressões serão diversificadas. Algumas espécies apresentarão maior resistência e suas populações poderão persistir, podendo beneficiar-se de algumas alterações, enquanto outras sofrerão redução no número de representantes ou desaparecerão, podendo estabelecer-se em outros habitats (Parmesan 2006).

Uma vez que esses ecossistemas são considerados refúgios de vida silvestre e fonte de recursos genéticos para outras unidades vegetacionais, tornou-se fundamental o desenvolvimento de ferramentas que ampliem o conhecimento sobre os fatores que possam influenciar o padrão espacial de suas espécies.

## 1.5 OBJETIVOS

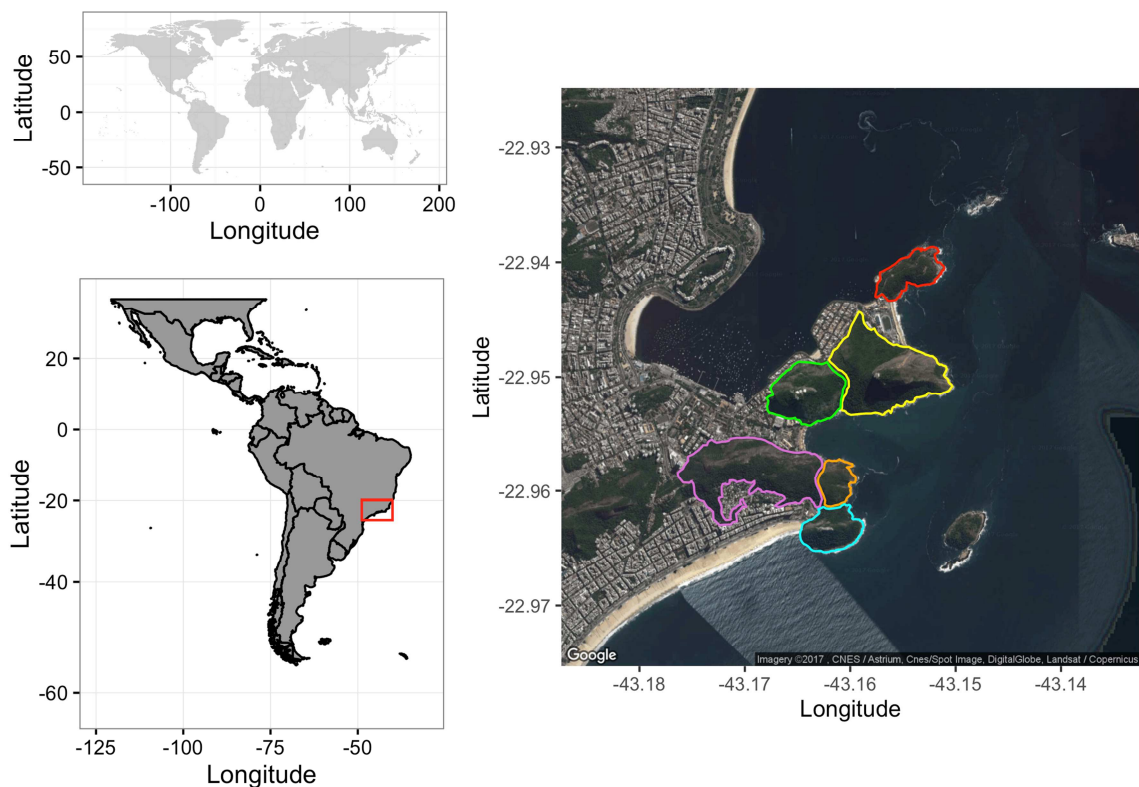
Neste trabalho serão verificados os padrões funcionais da forma de crescimento e síndrome de dispersão das espécies de angiospermas nativas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar e a sua influência sobre o padrão espacial destes *taxa*. Com esta finalidade algumas perguntas serão levantadas:

- (1) Quais são as estratégias de vida e mecanismos de dispersão prevalentes nos inselbergs em estudo?
- (2) Os atributos funcionais em questão estão relacionados com os padrões espaciais das espécies destes inselbergs?

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 LOCAL DE ESTUDO

O trabalho foi desenvolvido nos morros do Pão de Açúcar (395 m), Urca (224 m), Cara de Cão (98 m), Babilônia (235 m), Urubu (126m) e Leme (130 m) (Carauta & Oliveira 1984; Santos 2017), um conjunto de inselbergs denominado neste trabalho Complexo Rochoso do Pão de Açúcar (CRPA; 22°56'20''S – 22°57'54''S, 43°09'04''O – 43°10'29''O), o qual encontra-se situado na entrada da Baía de Guanabara, município do Rio de Janeiro, Brasil (Figura 1). O clima da região é Aw segundo a classificação de Köppen-Geiger, tropical com verão mais chuvoso e inverno não pronunciado, precipitação pluvial de 1332 mm ano<sup>-1</sup> e temperatura média anual de 22,9°C (Kottek *et al.* 2006.). O índice de sazonalidade da precipitação (IS) é 0,29, identificando um regime de pluviosidade uniforme ao longo do ano, mas com período chuvoso definido (Walsh & Lawler 1981).



**Figura 1.** Mapa do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar representado pelos inselbergs do Pão de Açúcar – ■, Urca – ■, Cara de Cão – ■, Babilônia – ■, Urubu – ■ e Leme – ■.



Os inselbergs que compõem a área de estudo são formados por grandes blocos de gnaiss facoidal de origem pré-cambriana, assim como pequenas porções de biotita-gnaiss e diques de diabásio preenchendo fraturas e falhas, além de corpos graníticos, aplíticos e pegmatíticos (de Morisson Valeriano & Magalhães 1984). O solo é ausente sobre os sítios mais inclinados e presente em pequenas quantidade nos sítios mais aplanados ou em fendas de rochas, constituindo um ecossistema com grande heterogeneidade de habitats. As áreas mais abertas estão sujeitas a alta taxa de insolação, capaz de reduzir a umidade relativa do ar durante o dia e aumentar a temperatura da rocha a valores superiores a 60°C no verão (Carauta & Oliveira 1984; Porembski 2007). A região é circundada pelo mar, incluindo trechos de faixa arenosa, além de floresta ombrófila na encosta dos morros, e do ambiente urbano isolando as espécies encontradas nos diferentes habitats destas montanhas.

## 2.2 FLORA, TRAÇOS FUNCIONAIS E PADRÃO ESPACIAL

Foram utilizadas 220 espécies de angiospermas nativas reportadas para o CRPA por Bondi-Macedo (2014). Para cada espécie, foram atualizadas e reunidas tanto informações morfológicas e ecológicas para determinação dos traços funcionais a serem utilizados, como registros de ocorrência para estimar a amplitude de distribuição, ambos com base em análise de material de campo, coleções de herbários, literatura ou através de bancos de dados nacionais e internacionais (Flora do Brasil 2020 2016; GBIF 2016; Species Link 2016; WCSP 2016).

A forma de crescimento (FC) e a síndrome de dispersão (SD) das espécies, foram selecionadas como os traços funcionais vegetativos e regenerativos capazes de retratar estratégias de sobrevivência e reprodução de plantas, respectivamente (Violle *et al.* 2007), enquanto a área de ocorrência foi selecionada como o parâmetro capaz de mensurar o padrão espacial das espécies nativas do CRPA (Gaston 1991; 1996).

Para classificar as FC foi adotado o sistema proposto por Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) com modificações para a vegetação da área estudada, por ser considerado o mais adequado a ambientes tropicais. Assim as plantas foram classificadas em seis (6) atributos distribuídos em três principais grupos; quanto ao grau de alocação de carbono na construção de caules que as permitam competir por luz em diferentes alturas do dossel através do suporte próprio, sendo denominadas herbácea, semi-lenhosa e lenhosa, e em relação a adaptações para

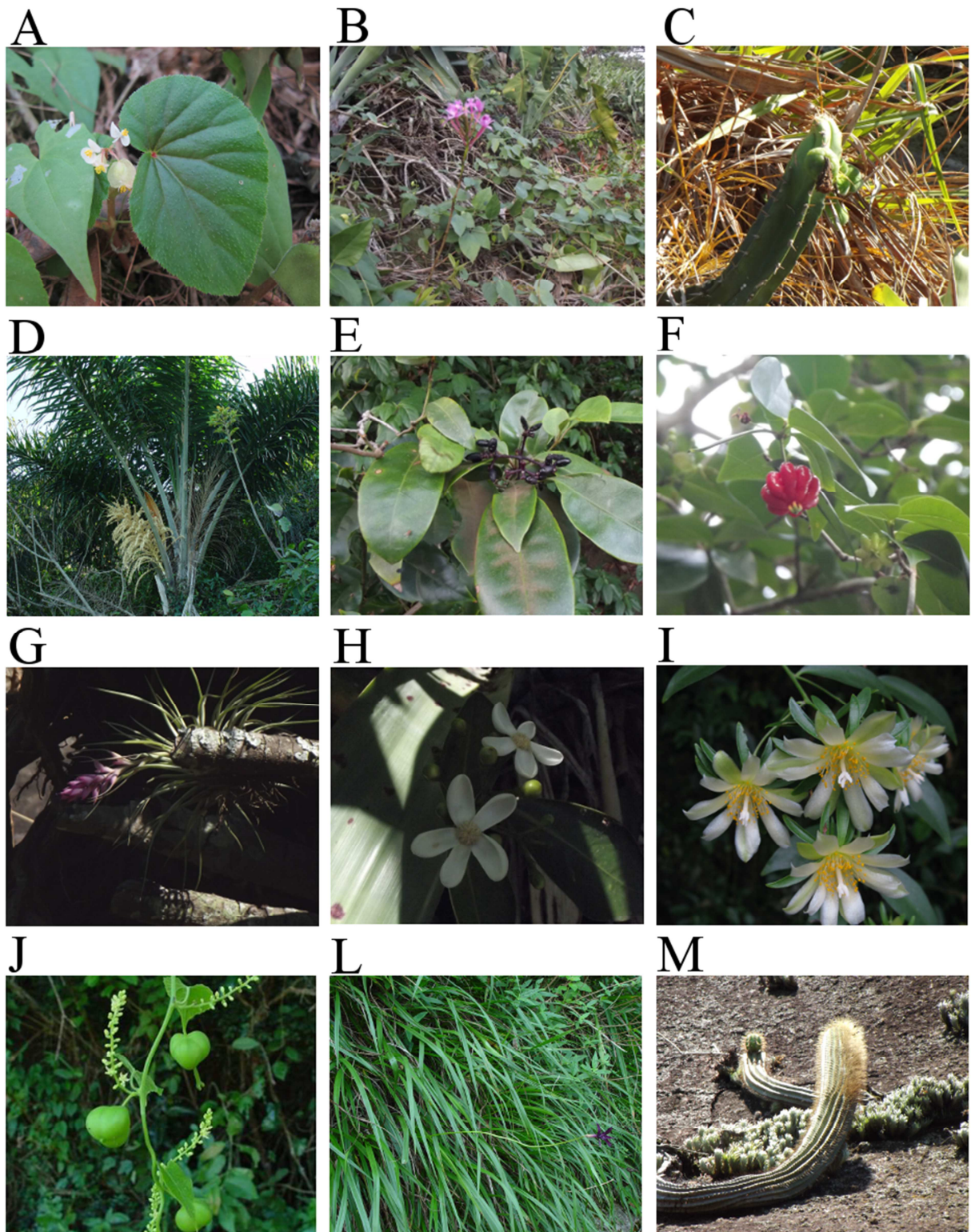
o uso do suporte de outras plantas, designadas liana e epífita, ou para habitar áreas com condições edáficas específicas, indicadas como litófito (Tabela 1; Figura 2).

**Tabela 1.** Caracterização dos atributos de forma de crescimento quanto ao desenvolvimento de suporte próprio: *sp*; requerimento de substrato específico: *se*; desenvolvimento extensivo de xilema e floema secundário derivado do câmbio vascular: *cs*; desenvolvimento de estruturas especializadas: *ee*; crescimento indeterminado: *ci*; mudanças de formas de crescimento ao longo da vida: *mc* e longevidade: *lg*.

	<i>sp</i>	<i>se</i>	<i>cs</i>	<i>ee</i>	<i>ci</i>	<i>mc</i>	<i>lg</i>
Herbácea	sim	não	não	não	facultativo	não	facultativo
Semi-lenhosa	sim	não	não	não	sim	não	sim
Lenhosa	sim	não	sim	não	sim	não	sim
Liana	não	não	facultativo	facultativo	sim	facultativo	sim
Epífita	não	sim	facultativo	facultativo	sim	facultativo	sim
Litófito	sim	sim	facultativo	não	sim	não	sim

Fonte: Classificação das formas de crescimento adaptada do sistema proposto por Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013).

Em casos de sobreposição de formas de crescimento, foram consideradas as características capazes de aumentar o espectro de habitats colonizáveis. O mesmo critério foi utilizado para síndromes de dispersão, sendo considerada a síndrome com maior potencial de distância de dispersão. A ocorrência sobre rochas nuas foi verificada, considerando tanto plantas rupícolas obrigatórias quanto facultativas com capacidade de colonizar estes habitats na área de estudo.



**Figura 2.** Atributos de forma de crescimento encontrados no Complexo Rochoso do Pão de Açúcar. Espécies herbáceas (A) *Begonia hirtella* (Begoniaceae) e (B) *Epidendrum denticulatum* (Orchidaceae); semi-lenhosas (C) *Pilocereus arrabidaei* (Cactaceae) e (D) *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae); lenhosas (E) *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) e (F) *Eugenia uniflora* (Myrtaceae); epífitas (G) *Tillandsia stricta* (Bromeliaceae) e (H) *Clusia criuva* (Clusiaceae); lianas (I) *Pereskia aculeata* (Cactaceae) e (J) *Romanoa tamnoides* (Euphorbiaceae); e litófitas (L) *Barbacenia purpurea* (Velloziaceae) e (M) *Coleocephalocereus fluminensis* (Cactaceae) e *Tillandsia araujei* (Bromeliaceae).

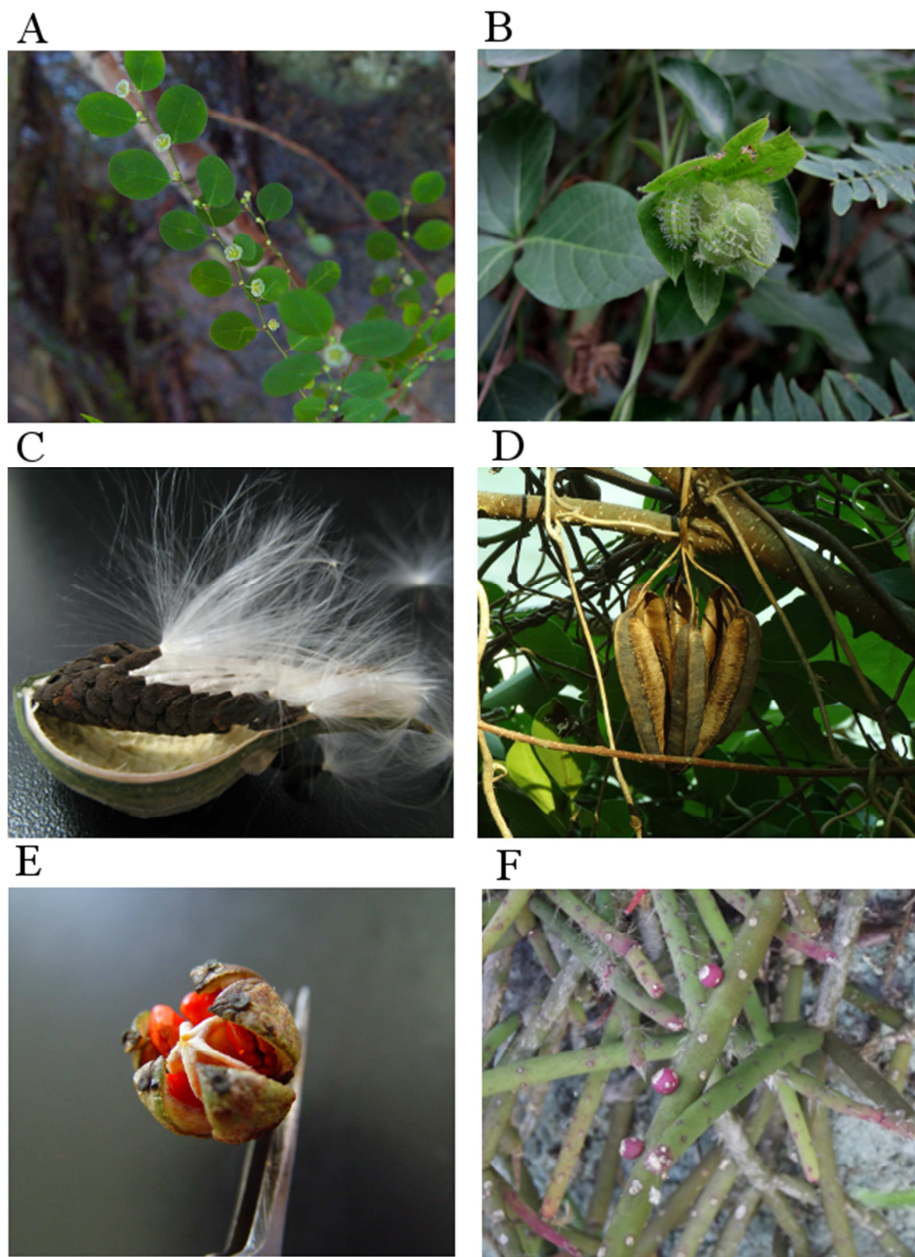
A tipologia dos frutos foi identificada de acordo com o sistema proposto por Hintze *et al.* (2013) com modificações. Assim, os frutos foram categorizados como carnosos, secos indeiscentes e secos deiscentes. Com base no sistema de SD de van der Pijl (1969), as plantas foram classificadas em autocóricas, anemocóricas e zoocóricas. Devido a dificuldade de identificar estruturas especializadas a hidrocoria (van der Pijl 1969), esta SD foi ignorada neste trabalho, embora a grande proximidade do mar e inclinação da área estudada permitam a propagação de diásporos, tanto regionais por correntes marinhas, quanto locais por fluxos de água provenientes de chuvas. Além disso, embora a propagação vegetativa seja uma estratégia fundamental para espécies características de ecossistemas insulares como inselbergs, desempenhando um importante papel nos padrões distribuição em pequena escala (Porembski *et al.* 1998; Schulze *et al.* 2005; Moora *et al.* 2009), neste trabalho será considerada apenas a propagação de diásporos providos de sementes (Tabela 2; Figura 3).

**Tabela 2.** Caracterização dos atributos de síndrome de dispersão quanto ao desenvolvimento de mecanismos próprios: *mp*; vetor de dispersão utilizado: *vd* e síntese de recompensas alimentícias: *ra*.

	<i>mp</i>	<i>vd</i>	<i>ra</i>
Autocoria	sim	-	não
Anemocoria	não	vento	não
Zoocoria	não	animais	sim

Fonte: Classificação das síndromes de dispersão adaptada do sistema proposto por van der Pijl (1969)

As plantas foram classificadas como autocóricas quando conferidos diásporos com mecanismos balísticos ou pesados o suficiente para evitar a dispersão pelo vento. A anemocoria foi verificada em diásporos leves e pequenos ou pela presença de adaptações morfológicas que reduzam a aerodinâmica dos propágulos. O transporte zoocórico pode ser identificado pela presença de alguma recompensa alimentícia capaz de tornar o propágulo desejado pelo animal dispersor ou por dispositivos aderentes, como apêndices ou glândulas com substância viscosa capaz de anexá-los principalmente a pelos ou penas de animais (van der Pijl 1969; Schulze *et al.* 2005).



**Figura 3.** Atributos de síndrome de dispersão encontrados no Complexo Rochoso do Pão de Açúcar. Espécies autocóricas (A) *Phyllanthus submarginatus* (Phyllanthaceae) e (B) *Dalechampia ficifolia* (Euphorbiaceae); anemocóricas (C) *Oxypetalum banksii* (Apocynaceae) e (D) *Aristolochia cymbifera* (Aristolochiaceae); e zoocóricas (E) *Clusia criuva* (Clusiaceae) e *Rhipsalis floccosa* (Cactaceae).

Para se estimar o padrão espacial das espécies, foi realizado o cálculo da Área Circular (AC), seguindo a metodologia proposta por Hijmans & Spooner (2001), que permite atenuar a variação espacial dos esforços de coletas. Cada ocorrência é contabilizada com a área de um círculo com raio de 50 km, assumindo que cada ocorrência represente um grupo de plantas presente em uma área de aproximadamente 7854 km<sup>2</sup>. Após realizada a estimativa da área total para todas as ocorrências, foi calculada a AC de uma espécie relativa a um círculo com raio de 50 km (Hijmans & Spooner 2001).

### 2.3 ANÁLISE DOS DADOS

Foram realizadas comparações múltiplas utilizando a ANOVA de Welch (Welch 1951) para identificar diferenças significativas na amplitude da distribuição das espécies de diferentes atributos de traços funcionais. Esta análise foi considerada mais adequada para tratar os dados, devido ao desbalanceamento natural destes, em virtude do favorecimento ecológico de determinadas estratégias na área estudada, resultando em uma heterocedasticidade moderada (McDonald 2009; Mendez & Akkartal 2010; Vallejo *et al.* 2010; Liu 2015). Adicionalmente, com a finalidade de minimizar os efeitos da assimetria dos dados na consistência da análise, foi realizada a transformação de Box–Cox (Box & Cox 1964; Sakia 1992; Vallejo *et al.* 2010).

Paralelamente, foi realizada a Análise Fatorial para Dados Mistos (AFDM) com o objetivo de entender similaridades entre estratégias que possam determinar a padrão espacial das espécies, considerando que esta é a análise multivariada mais adequada para interpretar relações, tanto entre indivíduos (espécies) quanto entre as variáveis (traços e amplitude de distribuição), quando estas são de natureza quantitativa e qualitativa (Escofier 1979; Pagès 2004; Husson *et al.* 2011). Esta análise permite escalar as variáveis quantitativas sob uma unidade de variância, utilizando Análise de Componentes Principais e Análise de Correspondência Múltipla, de forma em que ambos tipos de variáveis tenham a mesma influência na variabilidade reportada pela análise (Husson *et al.* 2011; Feuillet *et al.* 2012).

O georreferenciamento das ocorrências, mensuração das ACs e as análises descritivas e estatísticas foram conduzidas utilizando pacotes disponíveis para o software R (R Core Team 2016).

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 TRAÇOS FUNCIONAIS

Das 220 espécies reportadas para o Complexo Rochoso do Pão de Açúcar (CRPA), a maioria são plantas lenhosas (32%), seguidas de lianas (28%), epífitas (17%), herbáceas (11%), litófitas (8%) e semi-lenhosas (3%), respectivamente (Apêndice 2). Entre as espécies com suporte próprio, predominaram as plantas da família Orchidaceae (33%) entre as herbáceas, enquanto entre as semi-lenhosas se destacaram as Cactaceae (50%) e entre as lenhosas as Euphorbiaceae (13%). Em relação às espécies sem suporte próprio ou restritas a condições edáficas específicas, as plantas das famílias Dioscoreaceae e Malpighiaceae (11%) foram as lianas mais frequentes, enquanto as Orchidaceae (21%) se destacaram como as principais epífitas e as Bromeliaceae (47%) como as principais litófitas (Tabela 3).

Em relação à síndrome de dispersão (SD), houve predominância das espécies zoocóricas (53%) e anemocóricas (42%) e um número reduzido de espécies autocóricas (5%). As Cactaceae (13%) predominaram entre as espécies com diásporos zoocóricos e as Orchidaceae (19%) foram as mais bem representadas entre as espécies anemocóricas, enquanto as principais espécies autocóricas pertencem a família Euphorbiaceae (41%; Tabela 3).

**Tabela 3.** Espécies nativas de angiospermas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar com seus respectivos traços funcionais e amplitude de distribuição.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
ACHARIACEAE	<i>Carpotroche brasiliensis</i> (Raddi) A. Gray	Zoocoria	Lenhosa	38,22	Carnoso	Não
AMARANTHACEAE	<i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) Kunth	Zoocoria	Liana	441,44	Seco deiscente	Sim
ANACARDIACEAE	<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	Zoocoria	Lenhosa	178,25	Carnoso	Sim
APOCYNACEAE	<i>Aspidosperma gomezianum</i> A.DC.	Anemocoria	Lenhosa	4,32	Seco deiscente	Não
APOCYNACEAE	<i>Aspidosperma pyricollum</i> Mill.Arg.	Anemocoria	Lenhosa	60,37	Seco deiscente	Não
APOCYNACEAE	<i>Ditassa grandiflora</i> E.Fourn.	Anemocoria	Liana	3,93	Seco deiscente	Não
APOCYNACEAE	<i>Mandevilla crassinoda</i> (Gardner) Woodson	Anemocoria	Litófito	1,23	Seco deiscente	Sim
APOCYNACEAE	<i>Marsdenia loniceroides</i> (Hook.) E.Fourn.	Anemocoria	Liana	11,7	Seco deiscente	Sim
APOCYNACEAE	<i>Oxypetalum banksii</i> R.Br. ex Schult.	Anemocoria	Liana	74,27	Seco deiscente	Não
ARACEAE	<i>Anthurium coriaceum</i> G. Don	Zoocoria	Epífita	13,2	Carnoso	Sim
ARACEAE	<i>Anthurium harrisii</i> (Graham) G. Don	Zoocoria	Epífita	5,26	Carnoso	Sim
ARACEAE	<i>Anthurium microphyllum</i> (Raf.) G. Don	Zoocoria	Epífita	2,02	Carnoso	Sim
ARACEAE	<i>Anthurium parasiticum</i> (Vell.) Stellfeld	Zoocoria	Epífita	22,94	Carnoso	Sim
ARACEAE	<i>Anthurium solitarium</i> Schott	Zoocoria	Epífita	31,72	Carnoso	Sim



Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
ARACEAE	<i>Philodendron corcovadense</i> Kunth	Zoocoria	Liana	11,82	Carnoso	Não
ARECACEAE	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	Zoocoria	Semi-lenhosa	31,98	Seco deiscente	Não
ARECACEAE	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Zoocoria	Semi-lenhosa	119,63	Carnoso	Não
ARISTOLOCHACEAE	<i>Aristolochia cymbifera</i> Mart. & Zucc.	Anemocoria	Liana	56,52	Seco deiscente	Não
ARISTOLOCHACEAE	<i>Aristolochia raja</i> Mart.	Anemocoria	Liana	1,5	Seco deiscente	Não
ASTERACEAE	<i>Austroeupatorium inulaefolium</i> (Kunth) R.M.King & H.Rob.	Anemocoria	Lenhosa	163,53	Seco indeiscente	Não
ASTERACEAE	<i>Baccharis serrulata</i> (Lam.) Pers.	Anemocoria	Herbácea	74,14	Seco indeiscente	Sim
ASTERACEAE	<i>Barrosoa betonicaeformis</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	Anemocoria	Herbácea	63,52	Seco indeiscente	Não
ASTERACEAE	<i>Lepidaploa persicifolia</i> (Desf.) H.Rob.	Anemocoria	Liana	4,31	Seco indeiscente	Não
ASTERACEAE	<i>Piptocarpha brasiliana</i> Cass.	Anemocoria	Liana	7,15	Seco indeiscente	Não
ASTERACEAE	<i>Piptocarpha macropoda</i> (DC.) Baker	Anemocoria	Lenhosa	65,65	Seco indeiscente	Não
BEGONIACEAE	<i>Begonia hirtella</i> Link	Anemocoria	Herbácea	65,1	Seco deiscente	Sim
BEGONIACEAE	<i>Begonia maculata</i> Raddi	Anemocoria	Herbácea	11,85	Seco deiscente	Sim
BIGNONIACEAE	<i>Adenocalymma comosum</i> (Cham.) DC.	Anemocoria	Liana	48,56	Seco deiscente	Sim

Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
BIGNONIACEAE	<i>Adenocalymma marginatum</i> (Cham.) DC.	Anemocoria	Liana	80,86	Seco deiscente	Sim
BIGNONIACEAE	<i>Anemopaegma chamberlaynii</i> (Sims) Bureau & K.Schum.	Anemocoria	Liana	120,5	Seco deiscente	Não
BIGNONIACEAE	<i>Jacaranda jasminoides</i> (Thunb.) Sandwith	Anemocoria	Lenhosa	54,79	Seco deiscente	Sim
BORAGINACEAE	<i>Cordia trichoclada</i> DC.	Zoocoria	Lenhosa	42,63	Carnoso	Não
BORAGINACEAE	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrb. ex Steud.	Anemocoria	Lenhosa	265,93	Carnoso	Sim
BORAGINACEAE	<i>Tournefortia membranacea</i> (Gardner) DC.	Zoocoria	Liana	37,49	Carnoso	Não
BORAGINACEAE	<i>Varronia urticifolia</i> (Cham.) J.S.Mill.	Zoocoria	Liana	33,7	Carnoso	Não
BROMELIACEAE	<i>Aechmea floribunda</i> Mart. ex.Schult& Schult. F.	Zoocoria	Herbácea	6,36	Carnoso	Não
BROMELIACEAE	<i>Alcantarea geniculata</i> (Wawra) J.R. Grant	Anemocoria	Litófita	3,61	Seco deiscente	Sim
BROMELIACEAE	<i>Alcantarea glaziouana</i> (Leme) J.R.Grant	Anemocoria	Litófita	1,64	Seco deiscente	Sim
BROMELIACEAE	<i>Alcantarea regina</i> (Vell.) Harms	Anemocoria	Litófita	1,94	Seco deiscente	Sim
BROMELIACEAE	<i>Billbergia iridifolia</i> (Nees & Mart.) Lindl.	Zoocoria	Epífita	27,67	Carnoso	Sim
BROMELIACEAE	<i>Billbergia pyramidalis</i> (Sims.) Lindl.	Zoocoria	Epífita	16,56	Carnoso	Sim
BROMELIACEAE	<i>Cryptanthus acaulis</i> (Lindl.) Beer	Zoocoria	Herbácea	3,53	Carnoso	Não

Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
BROMELIACEAE	<i>Cryptanthus bromelioides</i> Otto & A.Dietr.	Zoocoria	Herbácea	1,85	Carnoso	Não
BROMELIACEAE	<i>Pitcairnia albiflos</i> Herb.	Anemocoria	Litófito	1,23	Seco deiscente	Sim
BROMELIACEAE	<i>Pitcairnia flammea</i> Lindl.	Anemocoria	Herbácea	36,77	Seco deiscente	Sim
BROMELIACEAE	<i>Pitcairnia staminea</i> Lodd.	Anemocoria	Litófito	2,5	Seco deiscente	Sim
BROMELIACEAE	<i>Quesnelia liboniana</i> (De Jongle) Mez	Zoocoria	Epífita	2,96	Carnoso	Sim
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia araujei</i> Mez	Anemocoria	Litófito	2,72	Seco deiscente	Sim
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia brachyphylla</i> Baker	Anemocoria	Epífita	1,53	Seco deiscente	Sim
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia stricta</i> Solander	Anemocoria	Epífita	165,4	Seco deiscente	Sim
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	Anemocoria	Epífita	182,2	Seco deiscente	Sim
BROMELIACEAE	<i>Vriesea botafogensis</i> Mez	Anemocoria	Litófito	1,12	Seco deiscente	Sim
BROMELIACEAE	<i>Vriesea brassicoides</i> (Baker) Mez	Anemocoria	Litófito	1,04	Seco deiscente	Sim
BROMELIACEAE	<i>Vriesea goniorachis</i> (Baker) Mez	Anemocoria	Litófito	2,05	Seco deiscente	Sim
BROMELIACEAE	<i>Vriesea neoglutinosa</i> Mez	Anemocoria	Epífita	16,79	Seco deiscente	Sim
CACTACEAE	<i>Brasiliopuntia brasiliensis</i> (Willd.) A.Berger	Zoocoria	Lenhosa	67,05	Carnoso	Sim

Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
CACTACEAE	<i>Cereus fernambucensis</i> Lem.	Zoocoria	Semi-lenhosa	47,44	Carnoso	Sim
CACTACEAE	<i>Coleocephalocereus fluminensis</i> (Miq.) Backeb.	Zoocoria	Litófito	17,34	Carnoso	Sim
CACTACEAE	<i>Hylocereus setaceus</i> (Salm-Dyck) R.Bauer	Zoocoria	Liana	69,1	Carnoso	Sim
CACTACEAE	<i>Lepismium cruciforme</i> (Vell.) Miq.	Zoocoria	Epífita	90,04	Carnoso	Sim
CACTACEAE	<i>Opuntia monacantha</i> Haw.	Zoocoria	Semi-lenhosa	46,64	Carnoso	Sim
CACTACEAE	<i>Pereskia aculeata</i> Mill.	Zoocoria	Liana	141,98	Carnoso	Sim
CACTACEAE	<i>Pereskia grandifolia</i> Haw.	Zoocoria	Lenhosa	57,06	Carnoso	Não
CACTACEAE	<i>Pilosocereus arrabidae</i> (Lem.) Byles & Rowley	Zoocoria	Semi-lenhosa	12,37	Carnoso	Sim
CACTACEAE	<i>Pilosocereus brasiliensis</i> (Britton & Rose) Backeb.	Zoocoria	Semi-lenhosa	13,65	Carnoso	Sim
CACTACEAE	<i>Rhipsalis cereoides</i> (Backeb. & Voll) Backeb.	Zoocoria	Litófito	1,23	Carnoso	Sim
CACTACEAE	<i>Rhipsalis floccosa</i> subsp. <i>pulvinigera</i> (G.Lindb.) Barthlott & N.P.Taylor	Zoocoria	Epífita	95,87	Carnoso	Sim
CACTACEAE	<i>Rhipsalis grandiflora</i> Haw.	Zoocoria	Epífita	14,36	Carnoso	Sim
CACTACEAE	<i>Rhipsalis lindbergiana</i> K. Schum.	Zoocoria	Epífita	36,17	Carnoso	Não
CACTACEAE	<i>Rhipsalis mesembryanthemoides</i> Haw.	Zoocoria	Epífita	1,87	Carnoso	Não

Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
CAPPARACEAE	<i>Mesocapparis lineata</i> (Dombey ex Pers.) Cornejo & Iltis	Zoocoria	Liana	42,87	Carnoso deiscente	Não
CELASTRACEAE	<i>Cheiloclinium serratum</i> (Cambess.) A.C.Sm.	Zoocoria	Liana	55,46	Carnoso	Não
CELASTRACEAE	<i>Maytenus obtusifolia</i> Mart.	Zoocoria	Lenhosa	57,28	Seco deiscente	Não
CELASTRACEAE	<i>Salacia arborea</i> (Schrank) Peyr.	Zoocoria	Lenhosa	11,66	Carnoso	Não
CHRYSOBALANACEAE	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	Zoocoria	Lenhosa	66,05	Carnoso	Sim
CLUSIACEAE	<i>Clusia criuva</i> Cambess.	Zoocoria	Epífita	91,96	Seco deiscente	Sim
CLUSIACEAE	<i>Clusia fluminensis</i> Planch. & Triana	Zoocoria	Epífita	16,42	Seco deiscente	Sim
CLUSIACEAE	<i>Kielmeyera membranacea</i> Casar.	Anemocoria	Lenhosa	11,68	Seco deiscente	Sim
COMELINACEAE	<i>Dichorisandra thyrsiflora</i> J.C.Mikan	Zoocoria	Herbácea	21,53	Seco deiscente	Não
CONVOLVULACEAE	<i>Jacquemontia holosericea</i> (Weinm.) O'Donell	Anemocoria	Liana	7,5	Seco deiscente	Não
CONVOLVULACEAE	<i>Jacquemontia martii</i> Choysi	Anemocoria	Liana	35,34	Seco deiscente	Sim
CYPERACEAE	<i>Bulbostylis capillaris</i> Clarke	Anemocoria	Herbácea	345,91	Seco indeiscente	Sim
CYPERACEAE	<i>Cyperus rigens</i> C.Presl	Anemocoria	Herbácea	129	Seco indeiscente	Não
CYPERACEAE	<i>Pleurostachys stricta</i> Kunth	Zoocoria	Herbácea	43,46	Seco indeiscente	Sim

Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
CYPERACEAE	<i>Trilepis lhotzkiana</i> Nees ex Arn.	Anemocoria	Litófita	45,23	Seco indeiscente	Sim
DILLENACEAE	<i>Davilla rugosa</i> Poir.	Zoocoria	Liana	154,82	Seco deiscente	Não
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea altissima</i> Lam.	Anemocoria	Liana	132,01	Seco deiscente	Sim
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea campestris</i> Griseb.	Anemocoria	Liana	114,61	Seco deiscente	Sim
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea cinammomifolia</i> Hook.	Anemocoria	Liana	12,6	Seco deiscente	Não
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea laxiflora</i> Mart. ex Griseb.	Anemocoria	Liana	66,36	Seco deiscente	Não
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea leptostachya</i> Gardner	Anemocoria	Liana	51,9	Seco deiscente	Não
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea pseudomacrocapsa</i> G.M.Barroso <i>et al.</i>	Anemocoria	Liana	1,45	Seco deiscente	Não
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea mollis</i> Kunth	Anemocoria	Liana	11,08	Seco deiscente	Sim
ERYTHROXYLACEAE	<i>Erythroxylum ovalifolium</i> Peyr.	Zoocoria	Lenhosa	5,42	Carnoso	Não
ERYTHROXYLACEAE	<i>Erythroxylum subrotundum</i> A.St.–Hil.	Zoocoria	Lenhosa	82,61	Carnoso	Sim
EUPHORBIACEAE	<i>Actinostemon klotzschii</i> (Didr.) Pax	Zoocoria	Lenhosa	75,35	Seco deiscente	Sim
EUPHORBIACEAE	<i>Algernonia leandrii</i> (Baill.) G.L.Webster	Autocoria	Lenhosa	16,69	Seco deiscente	Não
EUPHORBIACEAE	<i>Bernardia axillaris</i> (Spreng.) Mill.Arg.	Autocoria	Lenhosa	10,34	Seco deiscente	Sim

Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
EUPHORBIACEAE	<i>Croton compressus</i> Lam.	Zoocoria	Lenhosa	6	Seco deiscente	Não
EUPHORBIACEAE	<i>Dalechampia ficifolia</i> Lam.	Autocoria	Liana	63,49	Seco deiscente	Não
EUPHORBIACEAE	<i>Dalechampia micromeria</i> Baill.	Autocoria	Liana	55,08	Seco deiscente	Não
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia insulana</i> Vell.	Zoocoria	Herbácea	98,53	Seco deiscente	Sim
EUPHORBIACEAE	<i>Gymnanthes glabrata</i> (Mart.) Govaerts	Zoocoria	Lenhosa	25,1	Seco deiscente	Não
EUPHORBIACEAE	<i>Gymnanthes nervosa</i> Mill.Arg.	Zoocoria	Lenhosa	12,02	Seco deiscente	Não
EUPHORBIACEAE	<i>Manihot leptopoda</i> (Mill.Arg.) D.J.Rogers & Appan	Zoocoria	Lenhosa	7,18	Seco deiscente	Sim
EUPHORBIACEAE	<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M.Johnst.	Autocoria	Lenhosa	73,67	Seco deiscente	Sim
EUPHORBIACEAE	<i>Romanoa tamnoides</i> (A.Juss.) Radcl.–Sm.	Zoocoria	Liana	46,18	Seco deiscente	Sim
EUPHORBIACEAE	<i>Stillingia dichotoma</i> Mull. Arg.	Zoocoria	Lenhosa	3,91	Seco deiscente	Sim
EUPHORBIACEAE	<i>Tragia volubilis</i> L.	Zoocoria	Liana	292,92	Seco deiscente	Sim
FABACEAE	<i>Abarema cochliacarpus</i> (Gomes) Barneby & J.W.Grimes	Zoocoria	Lenhosa	56,81	Seco deiscente	Não
FABACEAE	<i>Albizia polycephala</i> (Benth.) Killip ex Record	Anemocoria	Lenhosa	141,49	Seco deiscente	Não
FABACEAE	<i>Canavalia parviflora</i> Benth	Autocoria	Liana	49,19	Seco deiscente	Sim

Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
FABACEAE	<i>Centrosema virginianum</i> (L.) Benth.	Autocoria	Liana	336,5	Seco deiscente	Sim
FABACEAE	<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	Anemocoria	Liana	231,54	Seco indeiscente	Sim
FABACEAE	<i>Libidibia ferrea</i> var. <i>leiostachya</i> (Benth.) L.P. Queiroz	Zoocoria	Lenhosa	132,09	Carnoso	Não
FABACEAE	<i>Muelleria virgilioides</i> (Vogel) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo	Zoocoria	Liana	6,38	Seco deiscente	Sim
FABACEAE	<i>Senegalia pteridifolia</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	Autocoria	Liana	5,51	Seco deiscente	Não
FABACEAE	<i>Sigmoidotropis speciosa</i> (Kunth) A. Delgado	Anemocoria	Liana	43,51	Seco deiscente	Não
GESNERIACEAE	<i>Sinningia bulbosa</i> (Ker-Gawl) Wiehler	Anemocoria	Litófita	5,04	Seco deiscente	Sim
GESNERIACEAE	<i>Sinningia magnifica</i> (Otto & A. Dietr.) Wiehler	Anemocoria	Litófita	23,41	Seco deiscente	Sim
MALPIGHIACEAE	<i>Heteropterys bicolor</i> A. Juss.	Anemocoria	Liana	27,02	Seco indeiscente	Não
MALPIGHIACEAE	<i>Heteropterys chrysophylla</i> (Lam.) DC.	Anemocoria	Liana	28,7	Seco indeiscente	Não
MALPIGHIACEAE	<i>Heteropterys coleoptera</i> Adr. Juss.	Zoocoria	Liana	32,43	Seco indeiscente	Não
MALPIGHIACEAE	<i>Mascagnia sepium</i> (A. Juss.) Griseb.	Anemocoria	Liana	86,86	Seco indeiscente	Sim
MALPIGHIACEAE	<i>Niedenzuella acutifolia</i> (Cav.) W.R. Anderson	Anemocoria	Liana	98,84	Seco indeiscente	Sim
MALPIGHIACEAE	<i>Stigmaphyllon auriculatum</i> (Cav.) A. Juss	Anemocoria	Liana	53,94	Seco indeiscente	Sim



Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
MALPIGHIACEAE	<i>Tetrapteryx mucronata</i> Cav.	Anemocoria	Liana	134,23	Seco indeiscente	Não
MALVACEAE	<i>Abutilon esculentum</i> A.St.–Hil.	Anemocoria	Lenhosa	2,25	Seco deiscente	Não
MALVACEAE	<i>Ceiba erianthos</i> (Cav.) Schum.	Anemocoria	Lenhosa	31,56	Seco deiscente	Sim
MALVACEAE	<i>Ceiba speciosa</i> (A. St.–Hil.) Ravenna	Anemocoria	Lenhosa	154,22	Seco deiscente	Não
MALVACEAE	<i>Helicteres ovata</i> Lam.	Autocoria	Lenhosa	48,45	Seco deiscente	Não
MALVACEAE	<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A. Robyns	Anemocoria	Lenhosa	83,72	Seco deiscente	Sim
MELASTOMATAACEAE	<i>Tibouchina corymbosa</i> (Raddi) Cogn.	Zoocoria	Lenhosa	3,39	Seco deiscente	Não
MELASTOMATAACEAE	<i>Tibouchina granulosa</i> (Desr.) Cogn.	Anemocoria	Lenhosa	3,36	Seco deiscente	Sim
MELASTOMATAACEAE	<i>Tibouchina heteromalla</i> (D. Don) Cogn.	Anemocoria	Lenhosa	97,58	Seco deiscente	Sim
MELIACEAE	<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	Zoocoria	Lenhosa	598,14	Seco deiscente	Sim
MELIACEAE	<i>Trichilia casaretti</i> C. DC.	Zoocoria	Lenhosa	77,59	Seco deiscente	Sim
MONIMIACEAE	<i>Mollinedia glabra</i> (Spreng.) Perkins	Zoocoria	Lenhosa	20,87	Carnoso	Sim
MORACEAE	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	Zoocoria	Lenhosa	387,09	Carnoso	Não
MORACEAE	<i>Dorstenia arifolia</i> Lam.	Zoocoria	Herbácea	25,68	Carnoso	Sim

Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
MORACEAE	<i>Dorstenia ramosa</i> (Desv.) Carauta, C.Valente & Sucre	Zoocoria	Herbácea	4,53	Carnoso	Sim
MORACEAE	<i>Ficus clusiifolia</i> Schott	Zoocoria	Epífita	51,94	Carnoso	Sim
MORACEAE	<i>Ficus enormis</i> Mart. Ex Miq.	Zoocoria	Lenhosa	153,64	Carnoso	Sim
MORACEAE	<i>Ficus hirsuta</i> Schott	Zoocoria	Epífita	32,31	Carnoso	Sim
MORACEAE	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	Zoocoria	Epífita	130,76	Carnoso	Sim
MORACEAE	<i>Ficus nevesiae</i> Carauta	Zoocoria	Lenhosa	4,37	Carnoso	Não
MORACEAE	<i>Ficus pertusa</i> L.f.	Zoocoria	Epífita	541,71	Carnoso	Não
MORACEAE	<i>Ficus pulchella</i> Schott	Zoocoria	Lenhosa	43,16	Carnoso	Não
MORACEAE	<i>Ficus tomentella</i> (Miq.) Miq.	Zoocoria	Epífita	16,28	Carnoso	Não
MYRTACEAE	<i>Eugenia candolleana</i> DC.	Zoocoria	Lenhosa	61	Carnoso	Não
MYRTACEAE	<i>Eugenia monosperma</i> Vell.	Zoocoria	Lenhosa	12,37	Carnoso	Não
MYRTACEAE	<i>Eugenia prasina</i> O.Berg	Zoocoria	Lenhosa	40,11	Carnoso	Não
MYRTACEAE	<i>Eugenia selloi</i> B.D.Jacks.	Zoocoria	Lenhosa	6,91	Carnoso	Não
MYRTACEAE	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Zoocoria	Lenhosa	228,17	Carnoso	Não

Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
MYRTACEAE	<i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg	Zoocoria	Lenhosa	500,5	Carnoso	Não
MYRTACEAE	<i>Plinia ilhensis</i> G.M.Barroso	Zoocoria	Lenhosa	3,1	Carnoso	Não
MYRTACEAE	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	Zoocoria	Lenhosa	92,82	Carnoso	Não
NYCTAGINACEAE	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Zoocoria	Lenhosa	213,4	Carnoso	Sim
NYCTAGINACEAE	<i>Leucaster caniflorus</i> (Mart.) Choisy	Zoocoria	Lenhosa	11,67	Carnoso	Não
OCHNACEAE	<i>Ouratea oliviformis</i> (A.St.–Hil.) Engl.	Zoocoria	Lenhosa	4,09	Carnoso	Não
ORCHIDACEAE	<i>Brassavola tuberculata</i> Hook.	Anemocoria	Epífita	74,1	Seco deiscente	Não
ORCHIDACEAE	<i>Cattleya forbesii</i> Lindl.	Anemocoria	Epífita	15,93	Seco deiscente	Sim
ORCHIDACEAE	<i>Cattleya lobata</i> Lindl.	Anemocoria	Litófito	1,2	Seco deiscente	Sim
ORCHIDACEAE	<i>Cyrtopodium flavum</i> Link & Otto ex Rchb.f.	Anemocoria	Herbácea	61,13	Seco deiscente	Não
ORCHIDACEAE	<i>Cyrtopodium glutiniferum</i> Raddi	Anemocoria	Herbácea	16,1	Seco deiscente	Não
ORCHIDACEAE	<i>Eltroplectris triloba</i> (Lindl.) Pabst	Anemocoria	Herbácea	27,2	Seco deiscente	Sim
ORCHIDACEAE	<i>Epidendrum ammophilum</i> Barb.Rodr.	Anemocoria	Herbácea	1,99	Seco deiscente	Sim
ORCHIDACEAE	<i>Epidendrum denticulatum</i> Barb. Rodr.	Anemocoria	Herbácea	56,38	Seco deiscente	Sim

Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
ORCHIDACEAE	<i>Epidendrum harrissoniae</i> Hook.	Anemocoria	Epífita	1	Seco deiscente	Sim
ORCHIDACEAE	<i>Epidendrum secundum</i> Jacq.	Anemocoria	Epífita	196,46	Seco deiscente	Não
ORCHIDACEAE	<i>Gomesa barbata</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	Anemocoria	Epífita	30,32	Seco deiscente	Sim
ORCHIDACEAE	<i>Habenaria leptoceras</i> Hook.	Anemocoria	Herbácea	15,18	Seco deiscente	Não
ORCHIDACEAE	<i>Polystachya estrellensis</i> Rchb. f.	Anemocoria	Epífita	94,16	Seco deiscente	Não
ORCHIDACEAE	<i>Prescottia plantaginifolia</i> Lindl. ex Hook.	Anemocoria	Herbácea	48,15	Seco deiscente	Sim
ORCHIDACEAE	<i>Prescottia spiranthophylla</i> Barb.Rodr.	Anemocoria	Litófito	1,47	Seco deiscente	Sim
ORCHIDACEAE	<i>Prescottia stachyodes</i> (Sw.) Lindl.	Anemocoria	Herbácea	187,7	Seco deiscente	Não
ORCHIDACEAE	<i>Prosthechea bulbosa</i> (Vell.) W.E.Higgins	Anemocoria	Epífita	30,64	Seco deiscente	Não
ORCHIDACEAE	<i>Trichocentrum pumilum</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	Anemocoria	Epífita	58,52	Seco deiscente	Sim
ORCHIDACEAE	<i>Vanilla bahiana</i> Hoehne	Zoocoria	Liana	38,67	Carnoso	Sim
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora alata</i> Curtis	Zoocoria	Liana	148,87	Carnoso	Não
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora mediterranea</i> Vell.	Zoocoria	Liana	40,48	Carnoso	Não
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora racemosa</i> Brot.	Zoocoria	Liana	8,83	Carnoso	Não

Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora setacea</i> DC.	Zoocoria	Liana	47,32	Carnoso	Sim
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora suberosa</i> L.	Zoocoria	Liana	301,4	Carnoso	Sim
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora ovalis</i> Vell. ex M.Roem.	Zoocoria	Liana	3,09	Carnoso	Não
PHYLLANTHACEAE	<i>Phyllanthus submarginatus</i> Mill.Arg.	Autocoria	Herbácea	43,25	Seco deiscente	Não
PIPERACEAE	<i>Peperomia incana</i> (Haw.) Hook.	Zoocoria	Epífita	8,01	Carnoso	Sim
PIPERACEAE	<i>Peperomia pereskiaefolia</i> (Jacq.) Kunth	Zoocoria	Epífita	127,31	Carnoso	Sim
PIPERACEAE	<i>Peperomia pseudoestrellensis</i> C.DC.	Zoocoria	Epífita	34,24	Carnoso	Sim
PIPERACEAE	<i>Peperomia tetraphylla</i> (G.Forst.) Hook. & Arn.	Zoocoria	Epífita	123,97	Carnoso	Sim
PIPERACEAE	<i>Piper amalago</i> L.	Zoocoria	Lenhosa	454,14	Carnoso	Não
PIPERACEAE	<i>Piper hispidum</i> Sw.	Zoocoria	Lenhosa	676,53	Carnoso	Sim
PIPERACEAE	<i>Piper mollicomum</i> Kunth	Zoocoria	Lenhosa	125,94	Carnoso	Não
POACEAE	<i>Raddia brasiliensis</i> Bertol.	Anemocoria	Semi-lenhosa	26,73	Seco indeiscente	Sim
POACEAE	<i>Raddia soderstromii</i> R.P.Oliveira <i>et al.</i>	Anemocoria	Semi-lenhosa	20,91	Seco indeiscente	Não
PRIMULACEAE	<i>Clavija spinosa</i> (Vell.) Mez	Zoocoria	Lenhosa	19,13	Carnoso	Sim

Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
RUBIACEAE	<i>Faramea calyciflora</i> A.Rich. ex DC.	Zoocoria	Lenhosa	2,38	Carnoso	Não
RUBIACEAE	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	Zoocoria	Lenhosa	576,89	Carnoso	Sim
RUTACEAE	<i>Galipea jasminiflora</i> (A.St.–Hil.) Engl.	Autocoria	Lenhosa	57,69	Seco deiscente	Não
RUTACEAE	<i>Rauia resinosa</i> Nees & Mart.	Autocoria	Lenhosa	45,98	Seco deiscente	Não
SAPINDACEAE	<i>Allophylus puberulus</i> (Cambess.) Radlk.	Zoocoria	Lenhosa	55,9	Carnoso	Não
SAPINDACEAE	<i>Cupania racemosa</i> (Camb.) Radlk	Zoocoria	Lenhosa	47,78	Seco deiscente	Sim
SAPINDACEAE	<i>Serjania corrugata</i> Radlk.	Anemocoria	Liana	17,21	Seco indeiscente	Não
SAPINDACEAE	<i>Serjania cuspidata</i> Cambess.	Anemocoria	Liana	11,06	Seco indeiscente	Sim
SAPINDACEAE	<i>Serjania dentata</i> (Vell.) Radlk.	Anemocoria	Liana	18,76	Seco indeiscente	Não
SAPOTACEAE	<i>Pouteria psammophila</i> (Mart.) Radlk.	Zoocoria	Lenhosa	22,28	Carnoso	Não
SMILACACEAE	<i>Smilax rufescens</i> Griseb.	Zoocoria	Liana	52,73	Carnoso	Não
SMILACACEAE	<i>Smilax spicata</i> Vell.	Zoocoria	Liana	17,31	Carnoso	Sim
SMILACACEAE	<i>Smilax subsessiliflora</i> Duhamel	Zoocoria	Liana	5,44	Carnoso	Não
SOLANACEAE	<i>Aureliana fasciculata</i> (Vell.) Sendtn.	Zoocoria	Lenhosa	132,87	Carnoso	Sim

Tabela 3. Continuação.

Família	Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de crescimento	Área circular	Tipologia de fruto	Registro como rupícola
SOLANACEAE	<i>Dyssochroma viridiflorum</i> (Sims) Miers	Zoocoria	Epífita	25,5	Carnoso	Não
SOLANACEAE	<i>Metternichia princeps</i> J.C.Mikan	Zoocoria	Lenhosa	31,58	Seco deiscente	Não
SOLANACEAE	<i>Solanum alternatopinnatum</i> Steud.	Zoocoria	Liana	55,37	Carnoso	Não
SOLANACEAE	<i>Solanum argenteum</i> Dunal	Zoocoria	Lenhosa	54,32	Carnoso	Sim
TRIGONIACEAE	<i>Trigonia rotundifolia</i> Lleras	Anemocoria	Liana	2,61	Seco deiscente	Não
TURNERACEAE	<i>Turnera serrata</i> Vell.	Zoocoria	Lenhosa	15,44	Seco deiscente	Sim
URTICACEAE	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott.) Rizzini	Zoocoria	Epífita	66,95	Carnoso	Não
VELLOZIACEAE	<i>Barbacenia purpurea</i> Hook.	Anemocoria	Litófito	3,02	Seco deiscente	Sim
VELLOZIACEAE	<i>Vellozia candida</i> J.C.Mikan	Anemocoria	Litófito	12,38	Seco deiscente	Sim
VIOLACEAE	<i>Anchietea pyrifolia</i> (Mart.) G. Don	Anemocoria	Liana	131,55	Seco deiscente	Sim

**Tabela 4.** Riqueza de espécies do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de forma de crescimento e famílias de angiospermas mais frequentes em cada atributo.

	Número de espécies	Famílias mais frequentes (número de espécies)
Herbácea	24	Orchidaceae (8), Bromeliaceae (4), Cyperaceae (2), Asteraceae (2), Begoniaceae (2), Moraceae (2)
Semi-lenhosa	8	Cactaceae (4), Arecaceae (2), Poaceae (2)
Lenhosa	70	Euphorbiaceae (9), Myrtaceae (8), Malvaceae (5), Moraceae (4), Fabaceae (3), Melastomataceae (3), Piperaceae (3), Solanaceae (3)
Liana	61	Dioscoreaceae (7), Malpighiaceae (7), Fabaceae (6), Passifloraceae (6), Euphorbiaceae (4)
Epífita	38	Orchidaceae (8), Bromeliaceae (7), Araceae (5), Cactaceae (5), Moraceae (5)
Litófito	19	Bromeliaceae (9), Cactaceae (2), Gesneriaceae (2), Orchidaceae (2), Velloziaceae (2)

Fonte: Do autor.

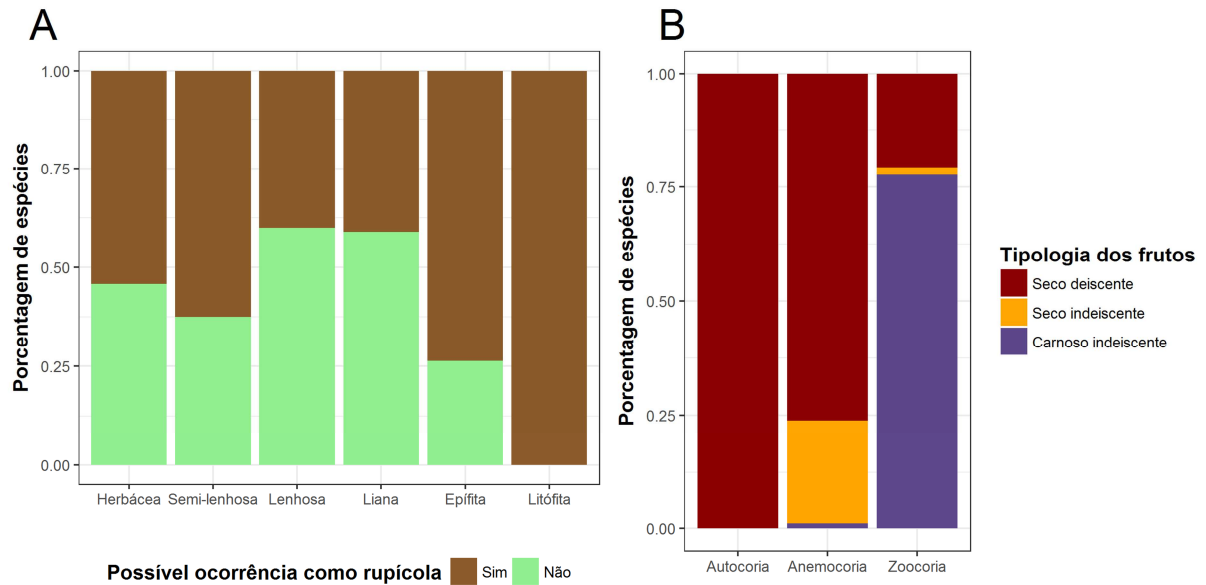
**Tabela 5.** Riqueza de espécies do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de síndrome de dispersão e famílias de angiospermas mais frequentes em cada atributo.

	Número de espécies	Famílias mais frequentes (número de espécies)
Autocoria	12	Euphorbiaceae (5), Fabaceae (3), Rutaceae (2), Malvaceae (1), Phyllanthaceae (1)
Anemocoria	92	Orchidaceae (18), Bromeliaceae (14), Dioscoreaceae (7), Apocynaceae (6), Asteraceae (6), Malpighiaceae (6)
Zoocoria	116	Cactaceae (15), Moraceae (11), Euphorbiaceae (9), Myrtaceae (8), Piperaceae (7)

Fonte: Do autor.

Entre as plantas nativas do CRPA, 118 espécies (54%) apresentaram a capacidade de se estabelecer sobre a rocha nua. Com exceção das plantas litófitas, as quais foram consideradas rupícolas, as espécies epífitas apresentaram maior capacidade de ocupar a superfície rochosa (74% das epífitas registradas), seguida pelas semi-lenhosas (62%), herbáceas (54%), lenhosas (40%) e lianas (40%). No que se refere às proporções das síndromes de dispersão estabelecidas neste tipo de habitat, foi observada a predominância das espécies anemocóricas (60%) seguidas das plantas zoocóricas (51%) e autocóricas (33%), respectivamente (Figura 4).





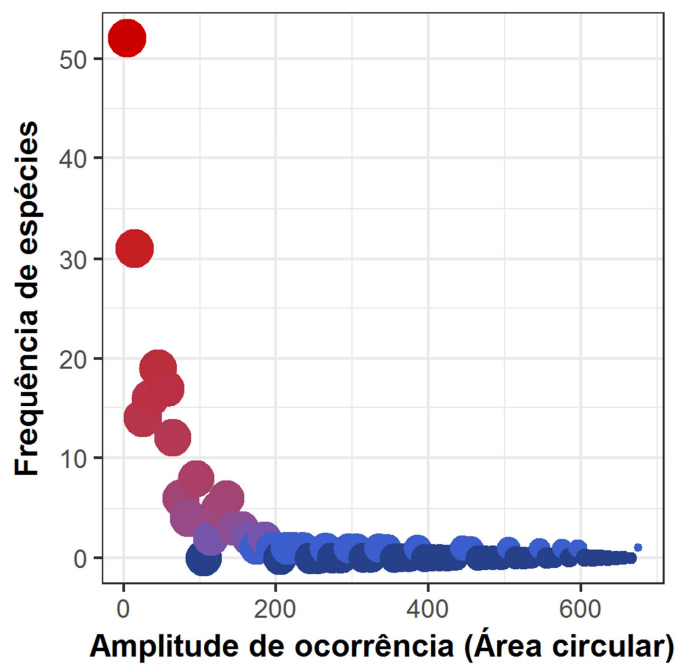
**Figura 4.** Porcentagem de espécies com características ecológicas e morfológicas relacionadas aos traços funcionais utilizados. (A) Porcentagem de espécies com ocorrência rupícola por atributos funcionais de forma de crescimento; (B) porcentagem de espécies classificadas em diferentes categorias de tipologia dos frutos por atributos funcionais de síndrome de dispersão.

Quanto à sua tipologia, os frutos secos deiscentes foram mais vezes representados (48%), enquanto os frutos secos indeiscentes foram os de menor frequência, embora os frutos carnosos apresentem valores relativamente altos de frequência (41%).

Entre os frutos zoocóricos, há uma forte predominância do tipo carnosos (77%), entre os quais apenas os frutos encontrados nas espécies *Mesocapparis lineata* (Capparaceae), *Pilosocereus arrabidaei* (Cactaceae) e *Pilosocereus brasiliensis* (Cactaceae) apresentam deiscência. e um número reduzido de frutos secos, onde os secos deiscentes (21%) apresentam forte prevalência sobre os secos indeiscentes (2%). Além destes, A maioria das plantas anemocóricas desenvolveram frutos secos deiscentes (76%), e menos frequentemente frutos secos indeiscentes (23%), cujo número sofreu uma drástica redução. Em adição, foi encontrada apenas uma espécie com fruto carnosos (1%), produzidos por indivíduos da espécie *Cordia trichotoma* (Boraginaceae). Todas as espécies autocóricas são caracterizadas por apresentar frutos secos deiscentes (Figura 4).

### 3.2 AMPLITUDES DE DISTRIBUIÇÃO

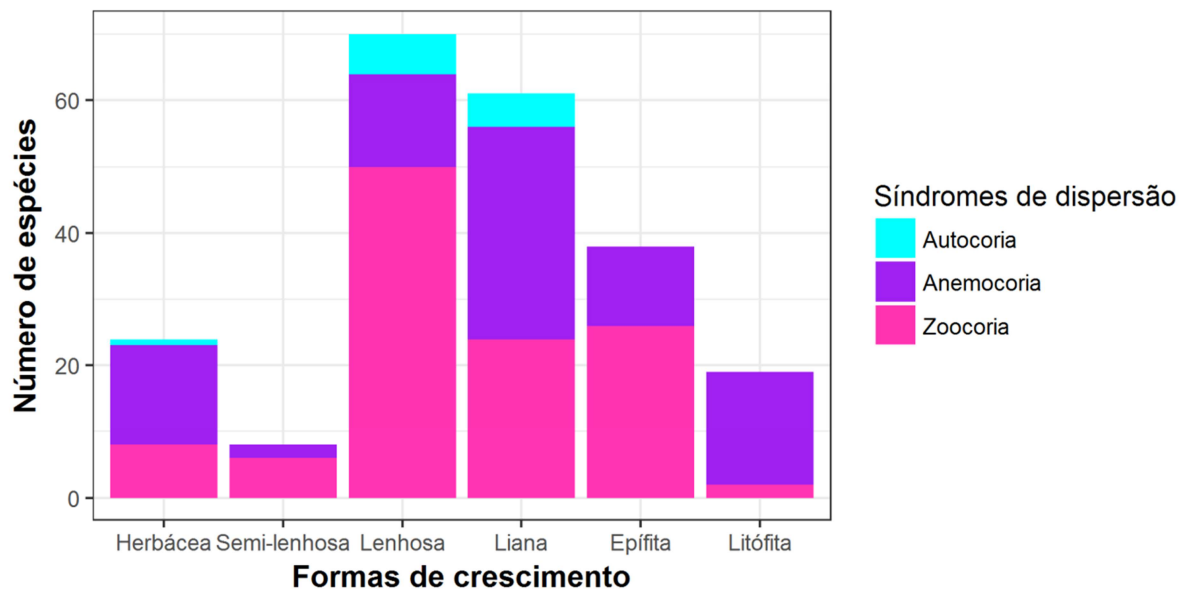
A área circular (AC) das espécies do CRPA variou entre 1 e 676,5 vezes a área de um círculo com raio de 50 km ( $M = 71,15$ ;  $DP = 109,14$ ). A maior (AC) foi registrada para *Piper hispidum* (Piperaceae;  $AC = 676.5$ ), enquanto *Epidendrum harrisoniae* (Orchidaceae) foi a espécie com a menor AC encontrada ( $AC = 1$ ). O primeiro quartil apresentou 11 unidades de AC, enquanto foram observadas 37 e 71 unidades de AC para o segundo e terceiro quartis, respectivamente (Figura 5).



**Figura 5.** Frequência de espécies nativas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por amplitudes de ocorrência.

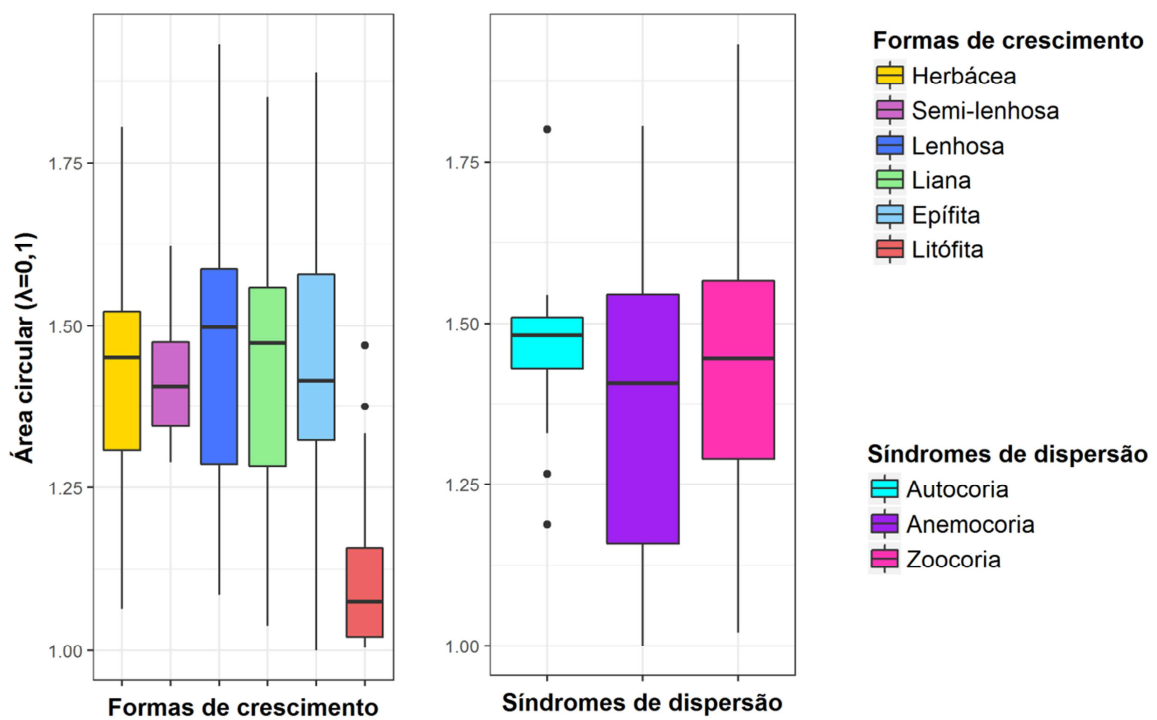
### 3.3 RELAÇÃO DOS TRAÇOS FUNCIONAIS ENTRE SI E COM AS AMPLITUDES DE DISTRIBUIÇÃO

A síndrome de dispersão predominante entre as espécies litófitas foi a anemocoria, herbáceas e lianas, enquanto a zoocoria foi a SD prevalente nas plantas semi-lenhosas, lenhosas e epífitas, embora a diferença na frequência entre estas últimas seja baixa. Ao contrário das demais, a autocoria foi a estratégia de dispersão com a menor frequência em todas as formas de crescimento registradas para o CRPA (Figura 6).

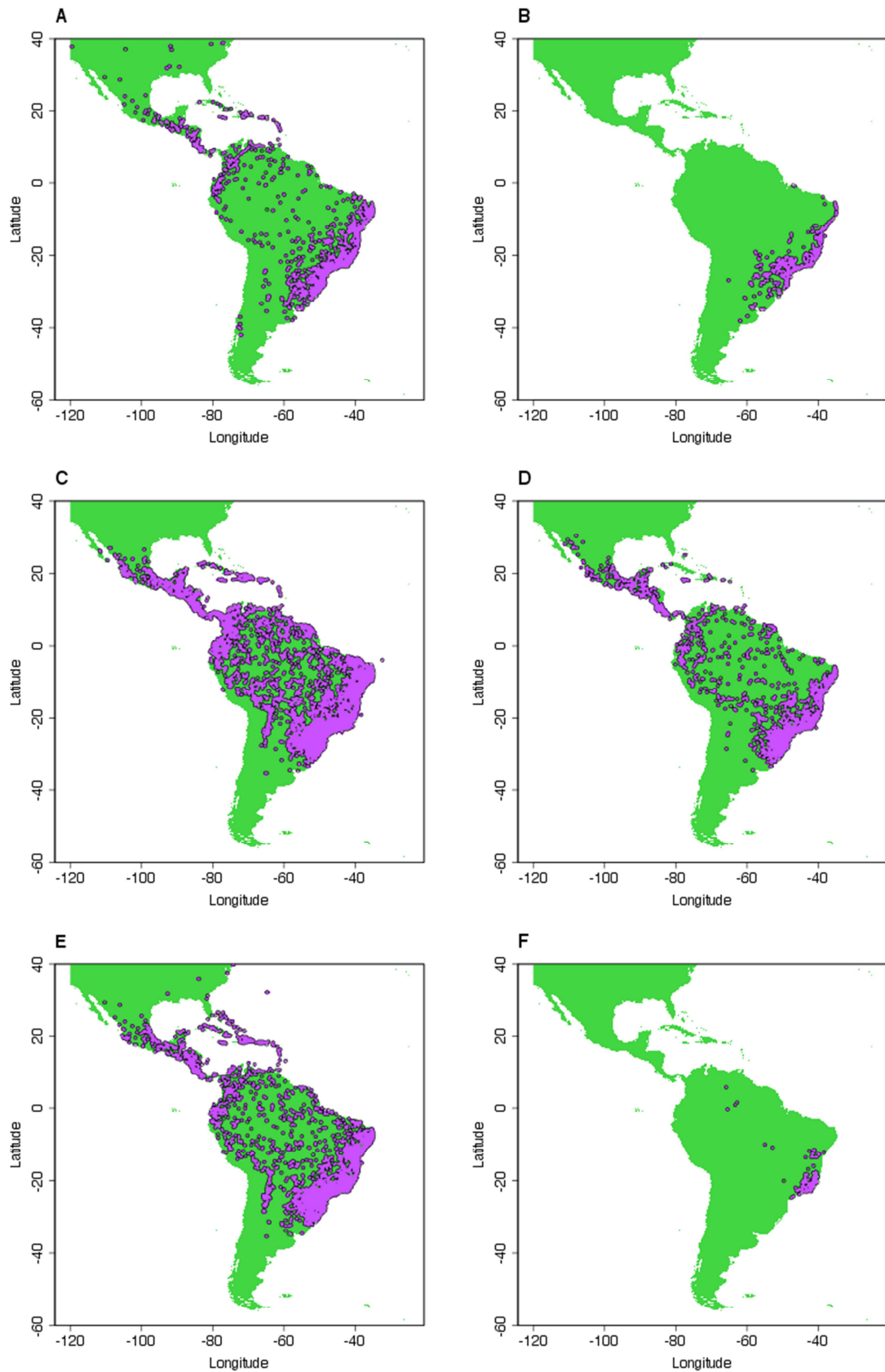


**Figura 6.** Riqueza de espécies de angiospermas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de síndrome de dispersão sob os atributos funcionais de forma de crescimento.

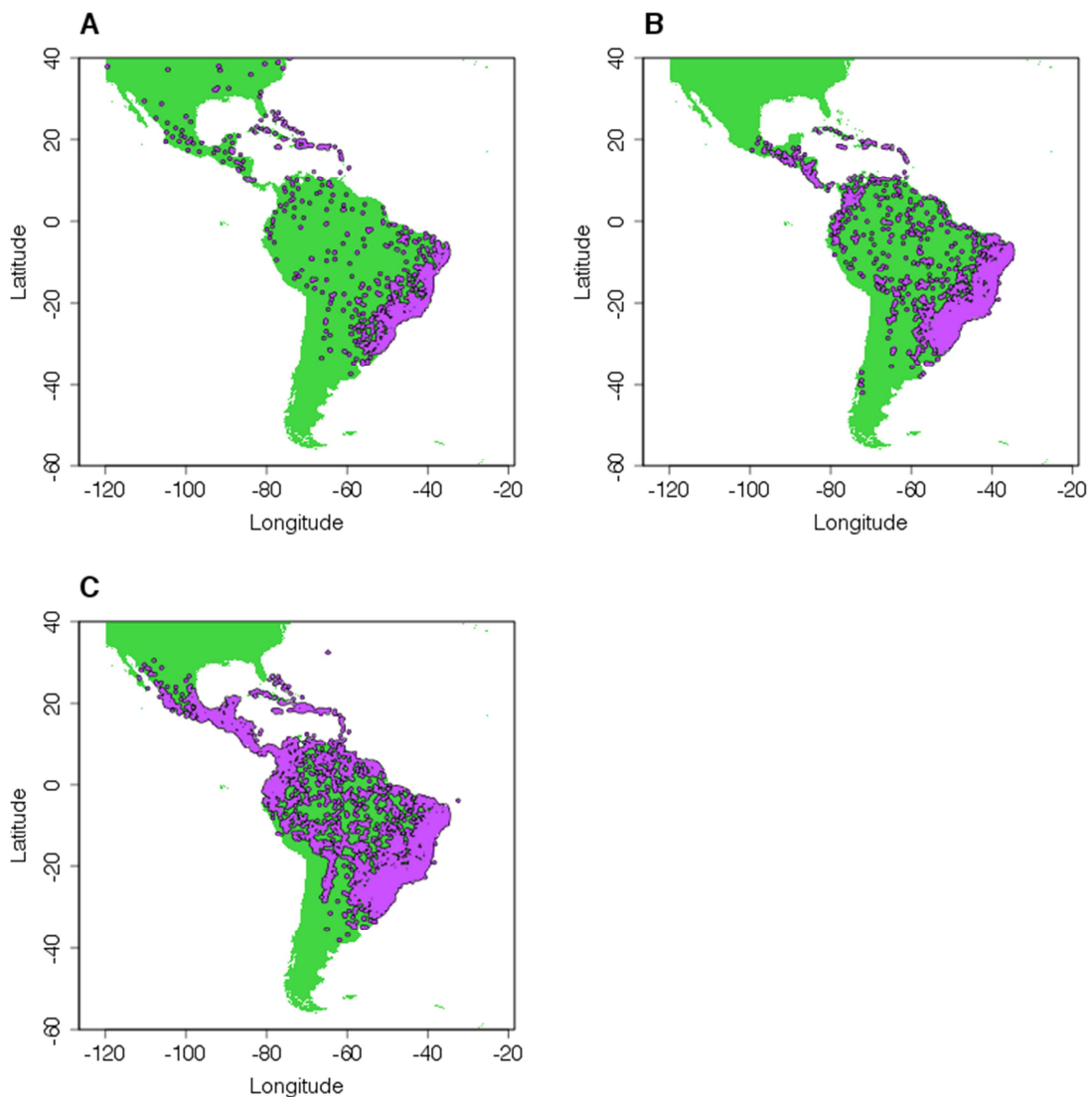
Entre os atributos de forma de crescimento, plantas lenhosas apresentaram maiores médias de AC ( $M = 99,9$ ;  $DP = 148$ ), seguidas por lianas ( $M = 70,9$ ;  $DP = 88,1$ ), epífitas ( $M = 65,6$ ;  $DP = 95,6$ ), herbáceas ( $M = 57,8$ ;  $DP = 75,6$ ), semi-lenhosas ( $M = 39,9$ ;  $DP = 34,8$ ) e litófitas ( $M = 6,8$ ;  $DP = 11,2$ ; Figuras 7 e 8). Em relação aos atributos funcionais de síndrome de dispersão, as espécies zoocóricas apresentaram AC média mais ampla ( $M = 84,6$ ;  $DP = 134,4$ ), seguidas pelas espécies autocóricas ( $M = 67,1$ ;  $DP = 84,4$ ) e anemocóricas ( $M = 54,7$ ;  $DP = 66,3$ ; Figura 7); embora a anemocoria tenha registrado uma AC total mais ampla que a autocoria (Figura 9).



**Figura 7.** Amplitude de distribuição das espécies de angiospermas nativas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de forma de crescimento e síndrome de dispersão.

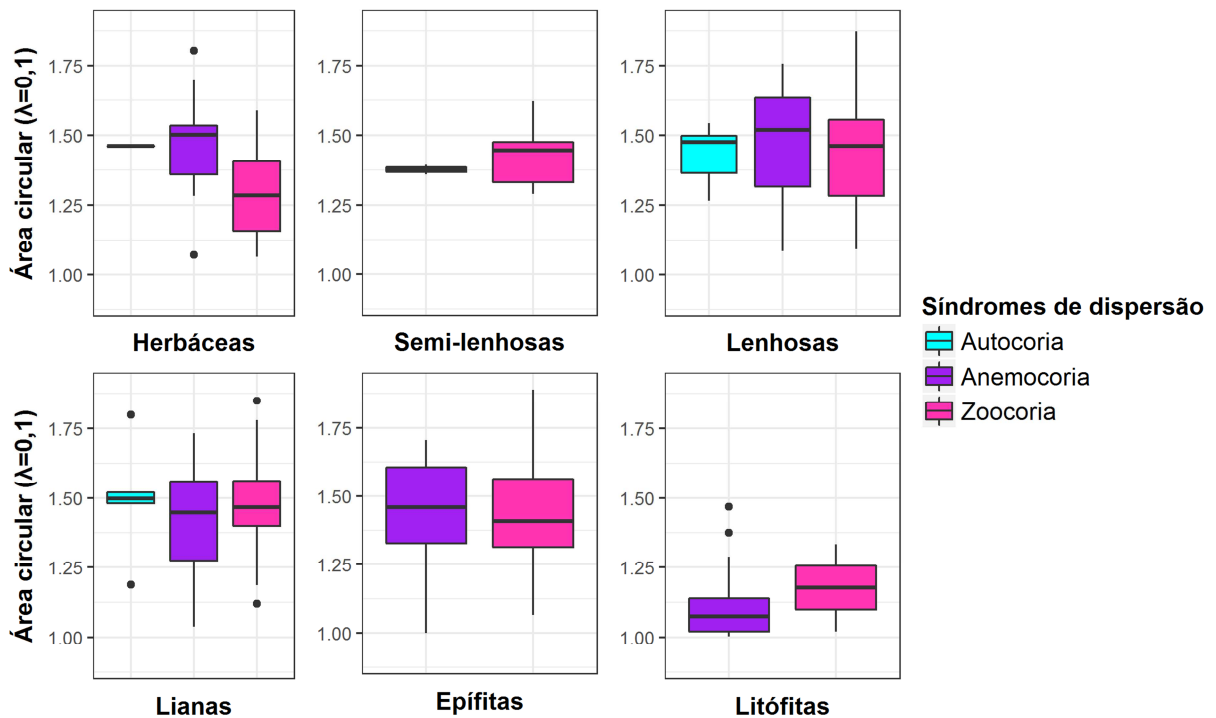


**Figura 8.** Amplitude de distribuição das espécies do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de forma de crescimento. (A) Espécies herbáceas; (B) espécies semi-lenhosas; (C) espécies lenhosas; (D) espécies epífitas; (E) espécies lianas; (F) espécies litófitas.



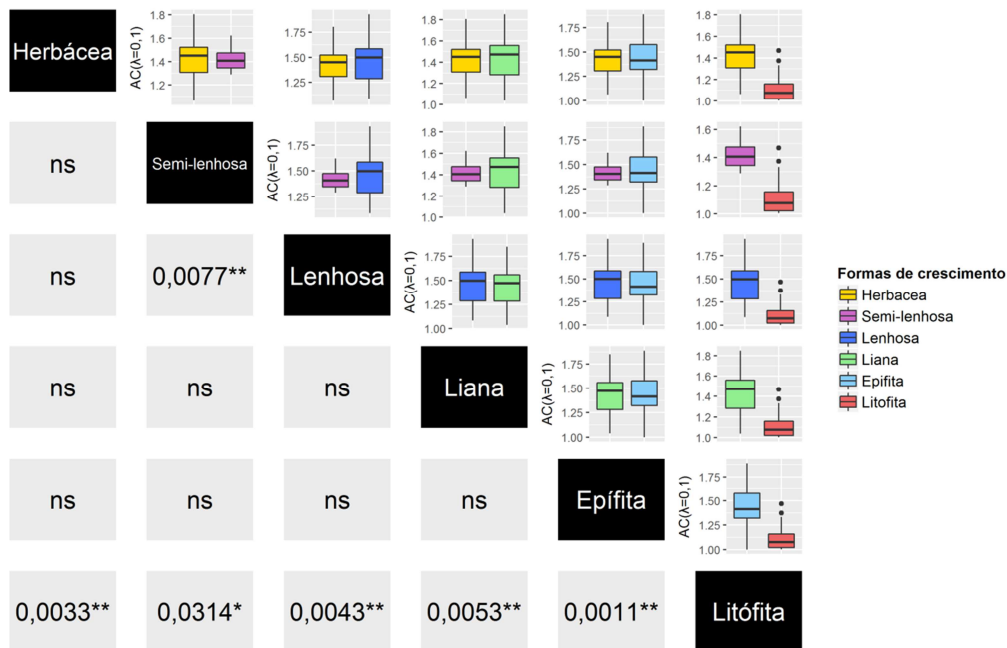
**Figura 9.** Amplitude de distribuição das espécies do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de síndrome de dispersão. (A) Espécies autocóricas; (B) espécies anemocóricas; (C) espécies zoocóricas.

As espécies semi-lenhosas e litófitas com dispersão zoocórica, apresentaram em média uma distribuição mais ampla quando comparadas às plantas da mesma FC com dispersão anemocórica. Em contraste as espécies herbáceas anemocóricas apresentaram em média maior AC quando comparadas às herbáceas autocóricas e zoocóricas (Figura 10). Espécies com FCs lenhosa, liana e epífita com diferentes atributos de SD não apresentaram diferenças claras de amplitude de distribuição (Figura 10).



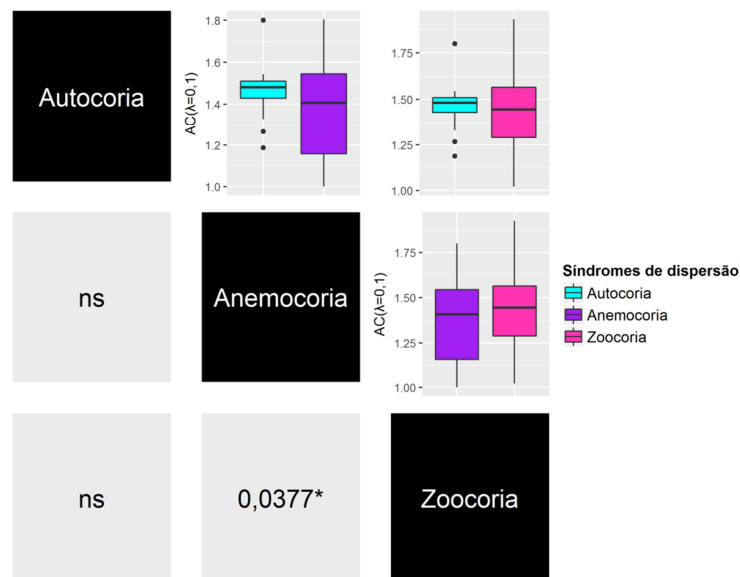
**Figura 10.** Amplitude de distribuição das espécies de angiospermas nativas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de síndrome de dispersão sob os atributos funcionais de forma de crescimento.

O método de ANOVA de Welch para dados não balanceados permitiu identificar diferenças significativas entre a amplitude de distribuição de plantas de classes distintas de FC ( $p = 0,0005$ ; Figura 11). A partir de comparações múltiplas foi verificado que as diferenças significativas estão presentes entre as ACs das plantas litófitas e plantas com os demais tipos de forma de crescimento, assim como entre espécies semi-lenhosas e lenhosas.



**Figura 11.** ANOVA de Welch para a amplitude de distribuição das espécies de angiospermas nativas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de forma de crescimento. Significância estatística indicada por: \*  $p$ -valor < 0,05; \*\*  $p$ -valor < 0,01; \*\*\*  $p$ -valor < 0,001; ns = resultados não significativos.

Com relação às amplitudes de distribuição entre atributos da SD, foram observadas diferenças significativas apenas entre anemocoria e zoocoria ( $p = 0,0377$ ; Figura 12).



**Figura 12.** ANOVA de Welch para a amplitude de distribuição das espécies de angiospermas nativas do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar por atributos funcionais de síndrome de dispersão. Significância estatística indicada por: \*  $p$ -valor < 0,05; \*\*  $p$ -valor < 0,01; \*\*\*  $p$ -valor < 0,001; ns = resultados não significativos.



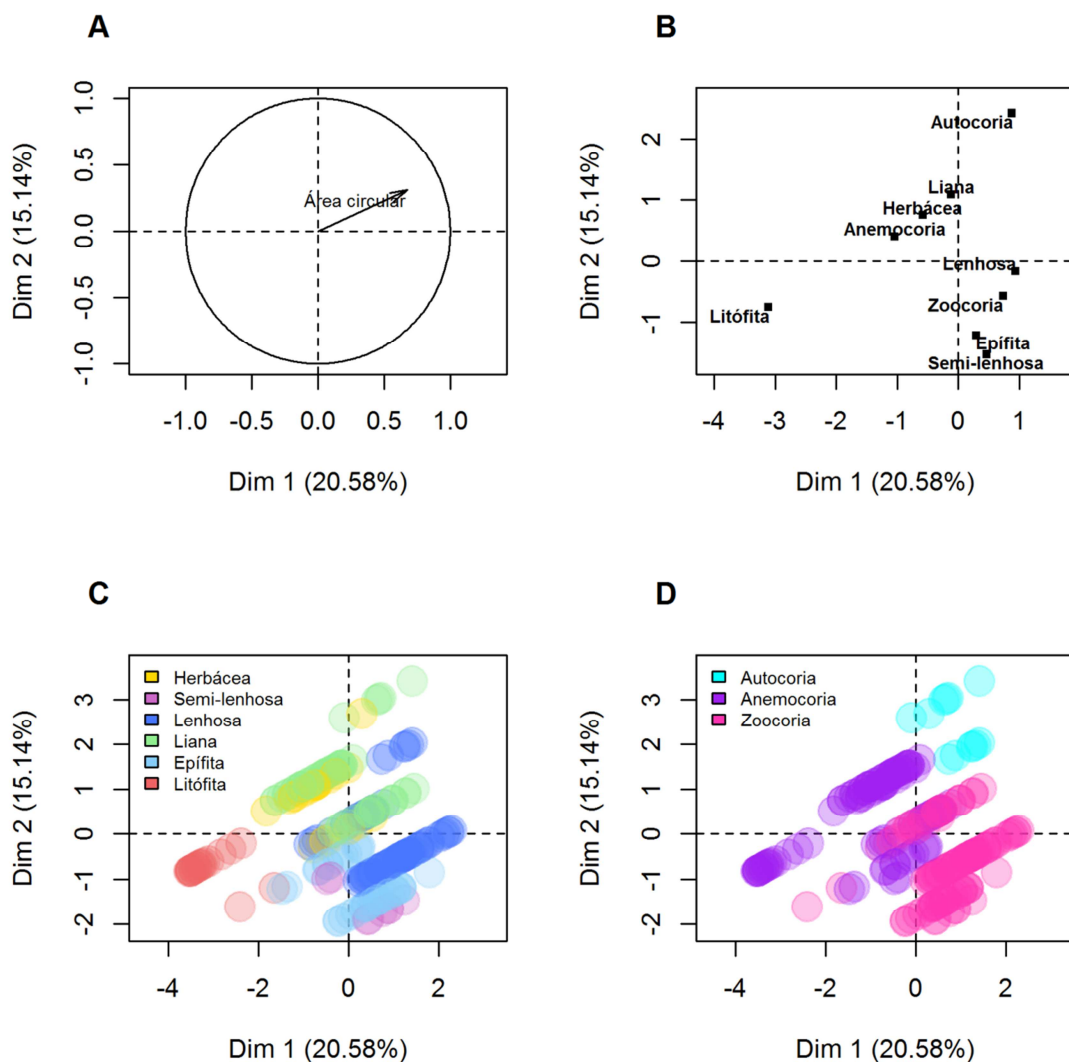
As duas primeiras dimensões da Análise Fatorial para Dados Mistos (AFDM) explicaram 20,6 % e 15,1% da variância observada, respectivamente. As ACs das espécies tiveram 27,8% de contribuição para a construção do primeiro eixo (Dim 1) e 8% de contribuição para o segundo eixo (Dim 2). Dentre as classes de FC, as plantas litófitas (30,9%) e lenhosas (10,2%) apresentaram a maior contribuição para a Dim 1, e foram as únicas significativamente diferentes de zero para este mesmo eixo, de acordo com o teste-*t*. Quanto às diferentes SDs, a anemocoria (16,6%) e a zoocoria (10,5%) apresentaram maior contribuição para a Dim 1, embora tenham sido observadas diferenças significativas de zero para a Dim 1 em todos os 3 mecanismos. Por outro lado, lianas (22,4%) e epífitas (17,4%) foram a classe de FC com maior contribuição para a Dim 2, enquanto a autocoria (21,7%) e zoocoria (11,7%) foram os atributos de SD com maior contribuição para esta mesma dimensão. Todas as categorias de ambos traços funcionais apresentaram valores significativamente diferente de zero para a Dim 2 (Tabela 6; Figura 13).

**Tabela 6.** Sumário da análise fatorial para dados mistos. Dim = Coeficiente do atributo/parâmetro registrado na dimensão; Contr. = contribuição do atributo/parâmetro para explicar a variância da dimensão;  $\cos^2$  = indica a qualidade da projeção do atributo/parâmetro na dimensão; teste-*t* >|2| indica que o atributo é significativamente diferente de zero para a dimensão.

	Dim 1	Contr.	$\cos^2$	teste- <i>t</i>	Dim 2	Contr.	$\cos^2$	teste- <i>t</i>
Área circular	0,677	27,828	0,458	-	0,312	8,064	0,098	-
Herbácea	-0,584	1,374	0,041	-2,358	0,756	4,249	0,068	3,557
Semi-lenhosa	0,465	0,290	0,008	1,041	-1,531	5,811	0,088	-3,999
Lenhosa	0,934	10,245	0,364	7,361	-0,167	0,607	0,012	-1,537
Liana	-0,115	0,134	0,005	-0,818	1,088	22,379	0,439	9,062
Epífita	0,292	0,542	0,017	1,538	-1,218	17,467	0,302	-7,483
Litófitas	-3,116	30,924	0,730	-11,048	-0,751	3,323	0,042	-3,106
Autocoria	0,875	1,540	0,043	2,424	2,417	21,726	0,327	7,807
Anemocoria	-1,039	16,655	0,642	-10,160	0,404	4,662	0,097	4,610
Zoocoria	0,734	10,467	0,508	8,936	-0,571	11,711	0,307	-8,105

Fonte: Do autor.

De acordo com a qualidade da projeção das variáveis e categorias em ambas as dimensões, indicada pelo valor cosseno quadrado ( $\cos^2$ ), foi possível observar na AFDM uma correlação negativa entre espécies litófitas e mecanismos anemocóricos com maiores valores de AC. Em contraste, relacionados negativamente com as plantas litófitas e anemocóricas, foi observada uma correlação positiva entre espécies lenhosas e mecanismos zoocóricos de dispersão com maiores AC. De forma mais discreta, a análise também evidenciou uma relação positiva entre plantas autocóricas e a ampla distribuição, além de uma maior correlação positiva com lianas e negativa com espécies epífitas (Tabela 6).



**Figura 43.** Análise fatorial para dados mistos. (A) mapa fatorial da variável quantitativa; (B) mapa fatorial das variáveis qualitativas; (C) mapa de fatores individuais de acordo com os atributos de forma de crescimento; (D) mapa de fatores individuais de acordo com os atributos de síndrome de dispersão.

## 4 DISCUSSÃO

### 4.1 ESTRATÉGIAS DE VIDA DAS PLANTAS DO CRPA

Os resultados demonstraram a existência de grande concentração e diversidade de plantas rupícolas no Complexo Rochoso do Pão de Açúcar (CRPA), embora, parte destas espécies não sejam classificadas como litófitas, em virtude da plasticidade fenotípica que lhes permite assumir outras formas de crescimento (FC). A frequência de espécies das famílias Bromeliaceae (20), Orchidaceae (19) e Cactaceae (15) inclui o CRPA entre os inselbergs do sudeste considerados centro de diversidade de vegetação rupícola (Porembski & Barthlott 2000; de Paula *et al.* 2016) embora esteja localizado em um dos maiores centros urbanos do Brasil.

Plantas essencialmente litófitas são especialistas em tolerar estresses abióticos, como déficit hídrico e de nutrientes, em locais onde poucas espécies podem co-ocorrer e competir. Neste caso, a competição pode ser considerada um fator limitante para a ocorrência destas espécies, restringindo-as a habitats específicos. Tais espécies são essenciais para os inselbergs em estudo, uma vez que são pioneiras, capazes de criar microambientes favoráveis ao estabelecimento de outros *taxa* nos ecossistemas rochosos.

O papel de agente facilitador também pode ser desempenhado por outras espécies tolerantes, porém com menor especificidade de condições edáficas. Este é o caso das espécies semi-lenhosas, as quais apresentam uma alta frequência de representantes rupícolas (62%), sobretudo as carnosas da família Cactaceae. Sugere-se que o desenvolvimento de raiz fasciculada e a estocagem de água no caule destas plantas minimize o estresse hídrico, característico dos habitats sobre rocha. Porém, a capacidade de ocupar locais com condições edáficas menos severas, como as restingas, pode ser atribuída ao conjunto de características morfológicas que sugerem maior tolerância à competição, como a presença de espinhos em Cactaceae e ausência de ramos laterais em Arecaceae (Paul & Yavitt 2011), reduzindo as chances de exclusão em comunidades, quando comparadas com as espécies essencialmente litófitas.

De modo similar, a porcentagem de espécies da FC herbácea com a capacidade de colonizar rochas nuas (54%), sugere que estas plantas, assim como as semi-lenhosas, possam habitar locais tanto com condições abióticas estressantes particulares de habitats S quanto com condições edáficas menos estressantes. Embora apenas *Bulbostylis capillaris* (Cyperaceae) tenha sido reportada como planta anual, outras herbáceas nativas dos inselbergs em estudo possuem características ruderais, como crescimento rápido e produção de numerosas sementes pequenas. Dessa forma é possível que as espécies de FC herbácea presentes no CRPA, sejam mais adaptadas tanto a limitação de biomassa por condições ambientais estressantes quanto a presença de distúrbios (Caccianiga *et al.* 2006), quando comparadas com a plantas litófitas e semi-lenhosas.

Esta adequação ao gradiente S-R pode ser ilustrada pelo fato de muitas espécies herbáceas apresentarem folhagem disposta em rosetas, o que indica tanto tolerância a fatores ambientais, por exemplo, através do microambiente criado entre as folhas reduzindo a perda de água, quanto a distúrbios, podendo apresentar resistência ao pisoteamento de herbívoros ou ao fogo, quando carnosas (Cain 1950; Cornelissen *et al.* 2003; Aximoff 2014). No entanto, assim como plantas essencialmente litófitas e semi-lenhosas, as espécies herbáceas apresentam pouco vigor competitivo, o que limitaria estas plantas apenas a locais mais abertos ou áreas em estágios sucessionais iniciais.

Por outro lado, o epifitismo em espécies herbáceas e semi-lenhosas, pode favorecer a competição por recursos em habitats C, mesmo sem investir em um suporte próprio para tanto (Grime 1973; Benzing 2008). Tais características, associadas à presença de um alto número de espécies epífitas sobre rochas (74%) no CRPA, sugere que estas epífitas possuam requisitos necessários para ocupar ambos os habitats, a exemplo da capacidade de otimizar o uso de recursos e se estabelecer em substrato rígido, embora encontrem menor insolação, maior variação térmica, assim como disponibilidade de água e nutrientes sobre o forófito (Porembski & Barthlott 2000; Pereira *et al.* 2009). Essa duplicidade de estratégias, asseguraria a estas plantas a tolerância às condições de um gradiente S-C, e poderia explicar tanto o sucesso adaptativo como a convergência da FC epífita, sugerindo que estas apresentem maior área de ocorrência quando comparadas com as espécies com FCs litófitas, semi-lenhosa e herbácea.

Na Mata Atlântica, 13,8% das plantas nativas ocorrem como epífitas ou hemi-epífitas (Flora do Brasil 2020 2016). Esta riqueza de FC é explicada pelas condições climáticas

regionais como alta pluviosidade e baixa sazonalidade, uma vez que a disponibilidade de água é o fator limitante para germinação de espécies essencialmente epífitas (Gentry & Dodson 1987; Pereira & Ribeiro 2004; Benzing 2008; Pereira *et al.* 2009). Portanto, em adição a dupla capacidade de adaptação, a influência das variáveis climáticas ligadas a precipitação, característica das florestas ombrófilas do entorno, pode ser responsável pelo número relevante de epífitas destes inselbergs (17%), contribuindo para o recrutamento de muitas espécies com esta FC e minimizando os efeitos do isolamento dos inselbergs (Couto *et al.* 2016).

Outro fator determinante para o sucesso das epífitas no CRPA é a baixa frequência de distúrbios severos nos inselbergs inseridos na matriz úmida da Mata Atlântica, como os regimes de fogo natural, o que contribuiu para a maior riqueza proporcional de epífitas nativas quando comparada aos afloramentos rochosos com maior histórico de perturbações (Putz & Holbrook 1986; Porembski *et al.* 1997; Hunter 2003; Parmentier *et al.* 2005; Gomes & Alves 2010; Aximoff 2014). Isto sugere que, a redução na frequência destes distúrbios tanto em florestas úmidas costeiras quanto em restingas em maior estado de conservação podem minimizar a fragmentação na área de ocorrência destas espécies.

No CRPA quase a metade das espécies com a FC epífita são dicotiledôneas e eudicotiledôneas (47%). A maior influência das florestas ombrófilas neotropicais na composição de epífitas dos inselbergs do CRPA pode ser ilustrada pela frequência de espécies de *Anthurium* (Araceae), *Ficus* (Moraceae) e *Peperomia* (Piperaceae) (Gentry & Dodson 1987; Prósperi *et al.* 2001; Harrison 2005; Temponi 2006; Benzing 2008).

Também devem ser destacadas as espécies da família Cactaceae, com papel importante para os inselbergs neotropicais, uma vez que apresentam a capacidade de colonizar tanto rochas como forófitos. Outrossim, o sudeste brasileiro é centro de diversidade das epífitas obrigatórias, entre elas espécies de *Rhipsalis* (Barthlott 1983; Porembski & Barthlott 2000; Calvente *et al.* 2011).

Em contraste, o número de orquídeas entre as plantas epífitas do CRPA foi relativamente baixo (21%), considerando a alta proporção de Orchidaceae entre as angiospermas epífitas da Mata Atlântica (73%) (Flora do Brasil 2020 2016) e do mundo (60% a 74%) (Gentry & Dodson 1987; Porembski & Barthlott 2000). Além disso, foi observada uma baixa proporção de epifitismo dentro da família Orchidaceae no CRPA (42%) quando

comparado aos padrões globais da família (70% a 80%) (Gentry & Dodson 1987; Saddi 2008; Gonçalves *et al.* 2015).

A baixa proporção de Orchidaceae epífitas parece estar relacionada ao fato dos inselbergs também serem considerados centros de diversidade para vegetação litófito (Porembski *et al.* 1998), cujo ambiente favoreceria o aumento no número de orquídeas rupícolas, como o observado no CRPA (58%). Isto reduziria a frequência relativa de orquídeas epífitas, a exemplo do que foi observado em outros inselbergs (Saddi 2008). Assim, nos inselbergs estudados, a família Orchidaceae estaria em geral mais relacionada aos habitats S do que aos habitats C.

Embora espécies epífitas e lianas compartilhem maior poder competitivo mesmo sem investimento em suporte próprio, ambas divergem na capacidade de tolerar estresses abióticos característicos de ambientes rochosos (Benzing 2008; Schnitzer 2014). Esta diferença de estratégias foi revelada pela menor proporção de lianas capazes de ocorrer na forma rupícola (40%). Por outro lado, foi observada uma maior proporção de lianas nativas no CRPA (28%) em relação a Mata Atlântica (12,7%) (Flora do Brasil 2020 2016).

Foi demonstrado que a abundância de lianas aumenta com a sazonalidade da precipitação (Schnitzer & Bongers 2002) e a sua competitividade em ambientes sazonais se deve, principalmente, a eficiência de suas raízes na captura de água em solos profundos, ajuste da perda de água, atividade fotossintética e absorção de nitrogênio e fósforo durante os períodos de estiagem (Nepstad *et al.* 2007; Cai *et al.* 2009; DeWalt *et al.* 2010; Álvarez-Cansino *et al.* 2015; Chen *et al.* 2015). As condições tropicais úmidas e costeiras com ausência de sazonalidade de precipitação (IS = 0,29) associadas a topografia irregular dos inselbergs em estudo, confere ambientes secos e moderadamente úmidos ao local em estudo, e poderiam explicar a maior proporção de lianas no CRPA em relação a vegetação matriz.

Além disso, a presença de lianas, em geral, foi relacionada com habitats perturbados, porém com a presença vegetação pioneira (Schnitzer & Bongers 2002; Puerta-Piñero *et al.* 2013; Schnitzer *et al.* 2014). Em espaços recém-abertos no dossel, as lianas podem competir por recursos com espécies lenhosas em estágios iniciais de desenvolvimento e reduzir a velocidade da regeneração da vegetação. O atraso na sucessão ecológica permite que os estágios sucessionais secundários possam ser mantidos por mais tempo contribuindo, assim,

para o aumento da diversidade de lianas com o recrutamento e colonização de novas espécies (Schnitzer & Bongers 2002; Schnitzer & Carson 2010; Puerta–Piñero *et al.* 2013).

A colonização em estágios sucessionais secundários, sugere não só a menor tolerância a estresses abióticos, quando comparada com espécies essencialmente litófitas pioneiras, mas também a capacidade de ocupar locais com distúrbios recentes, conferindo as lianas características comuns às espécies ruderais (Puerta–Piñero *et al.* 2013). Considerando que os inselbergs caracterizados por plantas S, como o CRPA, apresentem sucessão ecológica muito lenta (Isichei & Longe 1984; Porembski & Barthlott 2000; Ribeiro & Medina 2002; Sarthou *et al.* 2009), espera-se uma maior riqueza de lianas mesmo quando os distúrbios naturais sejam mais raros.

Alem disso, em ecossistemas com estresse ambiental plantas lenhosas características de estágios sucessionais mais tardios não atingem seus desempenhos máximos, apresentando ramos a alturas e diâmetros menores, criando condições propícias ao estabelecimento de lianas. Assim, a maior riqueza proporcional de lianas, tal como de epífitas, também pode estar relacionada ao número de espécies lenhosas encontradas no CRPA (70 espécies), uma vez que espécies lenhosas em uma comunidade desempenham o papel de agente facilitador para colonização e recrutamento de lianas e epífitas como reportado para outros inselbergs (Parmentier *et al.* 2005; Sarthou *et al.* 2009; Couto *et al.* 2016). De maneira semelhante às lianas, espera-se uma menor tolerância de plantas lenhosas a estresses ambientais, uma vez que a sua demanda por recursos não está adequada à habitats onde estes são escassos, motivo pelo qual esta FC está mais relacionada a habitats onde há presença de maior competição (C), menor estresse ambiental e onde os distúrbios são mais raros (Grime 1977).

No que diz respeito ao CRPA, a grande riqueza de espécies lenhosas encontradas, pode ser atribuída à alta produção primária encontrada em ambientes tropicais, considerando que o estresse hídrico neste ambiente pode ser atenuado pela menor sazonalidade e alto índice de pluviosidade na área em estudo ( $IS = 0,29$ ). Uma maior frequência de espécies lenhosas também foi registrada para outros inselbergs sul-americanos (Porembski *et al.* 1997; Porembski & Barthlott 2000; Sarthou *et al.* 2003; Gomes & Alves 2010), africanos (Porembski & Barthlott 2000; Burke 2002; 2004) e australiano (Hunter 2016).

## 4.2 A INFLUÊNCIA DAS ESTRATÉGIAS DE VIDA E MECANISMOS DE DISPERSÃO DAS PLANTAS DO CRPA SOBRE AS SUAS AMPLITUDES DE DISTRIBUIÇÃO

Um dos fatores que podem limitar a ocorrência de uma planta ao longo de seu nicho fundamental é o menor sucesso na capacidade de dispersar seus diásporos para ampliar a sua distribuição geográfica (Soberón & Peterson 2005; Ozinga *et al.* 2009). A baixa relação entre os atributos da SD com áreas de ocorrência mais amplas ou restritas verificada no CRPA pode ser atribuída ao fato de que a eficiência da dispersão foi influenciada não só pelas condições ambientais, mas também pela relação entre as estratégias de vida utilizadas e o ambiente.

No CRPA, a existência de 105 espécies (48%) autocóricas e anemocóricas evidenciou a importância dos mecanismos com custos metabólicos reduzidos para o desenvolvimento de diásporos, o que foi relacionado ao sucesso do modelo de baixo investimento. Parte destas espécies produzem sementes menores, mesmo com o prejuízo da sua taxa de germinação, favorecendo a dispersão por massas de água ou ventos mais intensos, ou, eventualmente, por vertebrados que, ao se alimentarem da parte vegetativa da planta, ingerem suas sementes sem digerir-las (van der Pijl 1969; Willson 1993).

Entre estas, a maioria das plantas anemocóricas (60%), apresentou capacidade de habitar rochas nuas, refletindo uma tendência para expansão da amplitude de distribuição através da colonização de habitats abertos. Mecanismos anemocóricos e autocóricos podem predominar em áreas mais abertas, não só em virtude da maior incidência de ventos devido a ausência de barreiras resultante da biomassa reduzida quanto pela baixa diversidade da fauna (Woinarski *et al.* 2004; Caccianiga *et al.* 2006).

A anemocoria apresentou diferenças significativas de AC em relação a espécies zoocóricas, evidenciando uma maior relação com as espécies de menor amplitude espacial, o que em parte foi atribuído a sua adaptação aos habitats S, como no caso das litófitas. Muitas espécies rupícolas características de inselbergs e tolerantes à seca, parecem investir mais na manutenção de populações locais com indivíduos aglomerados em moitas do que na expansão de suas populações (Porembski *et al.* 1998). Esse padrão está mais relacionado com reprodução vegetativa e menor potencial destas plantas para realizar propagação de diásporos anemocóricos a longa distância, uma vez que plantas litófitas não atingem grandes alturas, do que com mecanismos de autocoria, os quais não foram registrados para as espécies



formadoras de moitas no CRPA. Estas espécies também são caracterizadas pelo alto grau de endemismo, embora *Trilepis lhotzkiana* (Cyperaceae) seja amplamente encontrada na escarpas rochosas brasileiras e extra-brasileiras.

Assim, a menor capacidade para longa dispersão aliada a tendência de formar moitas (Porembski 1997), sugere que hipótese da fuga seja rejeitada para plantas essencialmente litófitas. Neste caso, a curta dispersão parece estar relacionada com a fraca pressão seletiva a favor de adaptações morfológicas para dispersão a longa distância ou ausência de estruturas acessórias destinadas a esta estratégia ecológica (Willson 1993).

As diferenças significativas entre o padrão de distribuição das plantas essencialmente litófitas e as demais FCs podem ser explicadas pela sua demanda por condições edáficas muito específicas (Porembski & Barthlott 2000). Além disso, as áreas potenciais de ocorrência para estas plantas é reduzida a habitats em estágios iniciais de sucessão, considerando o seu baixo poder de competição e tolerância a distúrbios, além das limitações para conquistar novos ambientes. Tais características foram atribuídas ao seu metabolismo lento e maturidade tardia, o que torna os processos de expansão da amplitude de ocorrência mais lentos (Grime 1977). Esta limitação, também pode estar associada ao fato de que estratégias adaptativas que requerem solos específicos quando aliadas a mecanismos de dispersão não relacionados a seleção destes habitats, reduzem as chances de sucesso na ampliação dos seus limites geográficos (Soberón & Peterson 2005) e na manutenção de populações em ampla escala espacial (Palma-Silva *et al.* 2011; Lexer *et al.* 2016). Adicionalmente, há a possibilidade de que o esforço amostral insuficiente e a escala utilizada para análise possam ter subestimado a amplitude de distribuição destas espécies. No entanto a metodologia de AC, sob um raio fixo entre espécies, foi esclarecedora em estudos sobre o padrão espacial de plantas com abrangências de distribuição semelhantes (Hijmans & Spooner 2001).

O contraste entre a relação positiva da FC litófitas com a anemocoria e negativa com a zoocoria também foi demonstrado pela maior frequência de plantas litófitas com dispersão pelo vento (90%), evidenciando a relação dessa estratégia de vida com mecanismos de baixo custo para dispersão. Assim, pode-se aceitar a hipótese da colonização para espécies litófitas, mas apenas em habitats onde o estresse ambiental é severo. A maior proporção de espécies essencialmente litófitas anemocóricas evidenciou a sua adaptação aos habitats abertos. No entanto, o crescimento lento destas espécies e a lenta sucessão nos inselbergs, confere uma

escala temporal especial aos processos de colonização desses habitats por plantas com esta FC.

Tais particularidades podem ser ilustradas pelas espécies de Bromeliaceae, as quais são fundamentais para os inselbergs do sudeste brasileiro (Meirelles *et al.* 1999; Bondi-Macedo 2014; de Paula *et al.* 2016). Esta importância pode ser ilustrada pela riqueza de espécies (20) nestes ecossistemas, representada por plantas nas FCs herbácea, epífita e litófitas, as quais foram distribuídas em três grupos, de acordo com as suas ACs. O grupo com ampla ocorrência foi formado pelas epífitas *Tillandsia tenuifolia* (AC = 182,20) e *Tillandsia stricta* (AC = 165,40), enquanto o grupo de amplitude intermediária de distribuição foi composto pela única erva *Pitcairnia flammea* (AC = 36,77) e as epífitas *Billbergia iridifolia* (AC = 27,67), *Vriesea neoglutinosa* (AC = 16,79) e *Billbergia pyramidalis* (AC = 16,56). Já o grupo de distribuição restrita incluiu 14 espécies restantes, das quais 9 são essencialmente litófitas, 3 são herbáceas e 2 podem ocorrer como epífitas.

Estes resultados permitem inferir sobre a forte relação do epifitismo com a maior amplitude espacial em Bromeliaceae e evidenciam a importância desta adaptação para o aumento das amplitudes de ocorrência das espécies de menor porte. Além disso, diferente do padrão observado em plantas essencialmente litófitas, a hipótese da dispersão direta pode ser aceita para as espécies epífitas do CRPA. A AFDM identificou uma relação positiva entre a zoocoria e o epifitismo, sugerindo um maior sucesso no recrutamento de plantas epífitas adequadas ao modelo de alto investimento nos inselbergs estudados, principalmente em fases de sucessão mais tardias (Köster *et al.* 2013). Neste caso, os mecanismos que possibilitam a seleção de habitats específicos podem refletir a influência da vegetação do entorno, considerando que a zoocoria está mais presente em epífitas de habitats C, onde recursos como a disponibilidade de água não são sazonais (Benzing 1987). Portanto, a ocorrência de um grande número de animais associados aos inselbergs em estudo e às fitofisionomias adjacentes, associada aos valores pluviométricos comuns a ambos os ecossistemas, contribuiriam para reduzir o isolamento das populações epífitas no CRPA em relação a vegetação circundante (Pereira *et al.* 2009; Couto *et al.* 2016).

No entanto, mecanismos zoocóricos de dispersão são incomuns em Orchidaceae, a família mais frequente entre angiospermas epífitas (Gentry & Dodson 1987; Neto *et al.* 2009). A ausência de diferenças claras entre o padrão espacial de espécies herbáceas e epífitas na família Orchidaceae pode ser explicado pela plasticidade de muitas espécies de orquídeas

conferindo-lhes a capacidade de se adaptar a diferentes substratos, a exemplo da epífita *Epidendrum secundum*, a orquídea nativa com maior amplitude espacial (AC = 196,5) e da herbácea *Prescottia stachyodes* (AC = 187,7), segunda orquídea com maior amplitude de ocorrência e capaz de colonizar diferentes tipos de solo, mas não outras plantas.

Por outro lado, as orquídeas essencialmente litófitas, *Prescottia spiranthophylla* e *Cattleya lobata* apresentaram uma distribuição muito restrita, 1,5 e 1,2, respectivamente, evidenciando a relação entre a especificidade de solos com os menores valores de AC. Embora, possam produzir sementes leves que facilitem uma dispersão a longa distância, as orquídeas podem ser mais sensíveis a especificidade por demandas ecológicas, uma vez que muitas espécies requerem interações simbióticas com micorrizas arbusculares, um fator limitante para a sua ocorrência geográfica (Benzing 2008; Rasmussen & Rasmussen 2009; Chagnon *et al.* 2013). Outrossim, espécies de orquídeas adaptadas a condições estressantes requerem micorrizas também adaptadas às estas mesmas condições, e capazes de otimizar o uso de carbono proveniente do seu hospedeiro, muitas vezes resultando em uma maior especificidade com seus simbiossiontes (Rasmussen & Rasmussen 2009; Chagnon *et al.* 2013; Davis *et al.* 2015).

Sugere-se que plantas adaptadas à dispersão anemocórica pela redução do tamanho e da massa de suas sementes, diminuam as chances de sobrevivência de seus diásporos na fase inicial de germinação, caso o habitat adequado não seja alcançado (Pereira *et al.* 2009). Assim, a maior plasticidade fenotípica e tolerância às diferentes condições ambientais encontradas, pode compensar a ausência na seleção de habitats, uma vez que a adaptação às diferentes condições disponíveis pode aumentar a coexistência em comunidades e ampliar as ACs (Bazzaz 1991; Callaway *et al.* 2003; Roy *et al.* 2012).

A plasticidade que torna plantas de FC herbácea capazes de se estabelecer em diferentes tipos de solo, pode ser considerada o fator responsável pelas diferenças significativas no padrão espacial destas plantas em relação a espécies essencialmente litófitas (Robinson 1994; Roy *et al.* 2012). No entanto, assim como nas plantas litófitas, foi encontrada uma maior correlação da FC herbácea com SD anemocórica, o que pode refletir a preferência destas plantas por áreas abertas, visto que esse mecanismo de dispersão apresenta maior relação com habitats S e R (van der Pijl 1969; Porembski & Barthlott 2000; Amaral *et al.* 2013). Portanto, tal como para as espécies essencialmente litófitas, a hipótese da colonização pode ser aceita para as espécies de FC herbácea.

Em contraste, sabe-se que muitas espécies herbáceas produzem frutos adequados ao modelo de baixo investimento, porém com adaptações para dispersão epizoocórica através de estruturas capazes de aderir a pelos e penas de vertebrados (van der Pijl 1969; Tackenberg *et al.* 2006). Na flora nativa do CRPA, no entanto, apenas *Pleurostachys stricta* (Cyperaceae) apresentou tais características. Esta espécie não apresentou amplitudes geográficas muito amplas, evidenciando a ausência de grandes mamíferos herbívoros nativos nos inselbergs do sudeste brasileiro, e a sua importância para conexão de floras isoladas por diásporos aderentes (Porembski & Barthlott 2000; Couvreur *et al.* 2004; 2008).

Como consequência, a grande maioria das plantas dispersas por animais e encontradas no CRPA, apresentam diásporos adequados ao modelo de alto investimento, principalmente na produção de recompensas alimentícias não só pela produção de frutos carnosos, mas também pelo desenvolvimento de arilos ou arilóides. Possivelmente, as aves frugívoras desempenhem o papel preponderante e seria o grupo responsável pelas relações florísticas dos inselbergs em estudo com outros inselbergs e unidades vegetacionais sob influência marinha do sudeste brasileiro (Castiglioni *et al.* 1995; Porembski & Barthlott 2000; Schulze *et al.* 2005; Bondi-Macedo 2014). Contudo, a importância da interação planta-animal para as dinâmicas de colonização e recrutamentos nos inselbergs estudados pode ser ilustrada pela presença de outros grupos de animais que atuam como dispersores nos afloramentos rochosos, a exemplo de espécies dos grupos Formicidae (Santos *et al.* 1999), Anura (Silva & Britto-Pereira 2006; Uribe & Hoyos 2007), Reptilia (Fialho 1990; Castro & Galetti 2004; Nogales *et al.* 2007; Uribe & Hoyos 2007), Chiroptera (Fleming 1981; Fleming & Heithaus 1981) e Didelphidae (Cáceres *et al.* 1999; Cáceres 2002).

Assim como observado no CRPA, a zoocoria foi considerada o mecanismo de dispersão mais frequente nos inselbergs sob influência de uma matriz florestal úmida não só do sudeste brasileiro mas também do oeste da Venezuela e da África (Porembski & Barthlott 2000). Este preditor, portanto, reflete a importância da diversidade da fauna associada a vegetação do entorno para a composição florística destes inselbergs. Além disso, acredita-se que plantas zoocóricas presentes na matriz florestal, e que detenham a maior plasticidade fenotípica para tolerar estresses ambientais, possam estar relacionadas com colonização de inselbergs e com maiores amplitudes de distribuição (Bazzaz 1991; Kelly *et al.* 1996).

Na verdade, a habilidade de cerca da metade das espécies zoocóricas (51%) do CRPA para colonizar ambientes rupícolas pode ser explicada não só pela plasticidade quanto pelo

grande número de espécies capazes de retardar o estresse, como aquelas que desenvolveram caules suculentos ou espessamento da cutícula foliar (Bewley 1979; Zañudo–Hernández *et al.* 2010; Yang *et al.* 2016). Estas estratégias permitiram um maior investimento de energia na produção de diásporos mesmo quando os recursos são escassos, além de contribuir para que estas espécies desempenhem o papel de facilitadoras para a instalação da fauna associada (Holmgren *et al.* 1997; DeWalt *et al.* 2003).

A família Cactaceae foi considerada uma das mais representativas para ilustrar a diversidade de plantas zoocóricas capazes de evitar o estresse hídrico em habitats sobre rochas ou árvores. Esta família, apresentou espécies com FCs semi–lenhosa, lenhosa, liana, epífita e litófito, com folhas ou caules carnosos. Embora todas as espécies sejam dispersas por animais, estas apresentaram heterogeneidade quanto a amplitude de ocorrência, evidenciando que a SD isoladamente não pode explicar os diferentes padrões espaciais encontrados. As seis espécies com maior amplitude espacial foram as lianas *Pereskia aculeata* (AC = 141,98) e *Hylocereus setaceus* (AC = 69,10), epífitas *Rhipsalis floccosa* subsp. *pulvinigera* (AC = 95,87) e *Lepismium cruciforme* (AC = 90,04) e lenhosas *Brasiliopuntia brasiliensis* (AC = 67,05) e *Pereskia grandifolia* (AC = 57,06), enquanto, as espécies exclusivamente semi–lenhosas (AC de 47,4 a 12,4) *Cereus fernambucensis*, *Opuntia monacantha*, *Pilosocereus brasiliensis* e *Pilosocereus arrabidaei* e as essencialmente litófitas (AC de 17,3 a 1,2) *Coleocephalocereus fluminensis* e *Rhipsalis cereoides* encontram–se entre as espécies com as menores áreas de ocorrência na família.

Propõe–se que plantas zoocóricas adaptadas tanto a condições de estresse abiótico quanto aos habitats C, como lenhosas, lianas e epífitas suculentas, possam ampliar suas áreas de ocorrência devido ao seu maior potencial competitivo, evitando que sejam excluídas em estágios mais avançados de sucessão, onde um maior número de plantas disputam recursos (Grime 1977; Wilson & Lee 2000). Por outro lado, plantas com FCs semi–lenhosa e litófito são mais susceptíveis a exclusão competitiva, e dispõem de menor diversidade de dispersores associados a habitats mais severos (Grime 1973).

A forte correlação positiva entre as plantas lenhosas e a SD zoocórica na AFDM para as espécies do CRPA foi atribuída ao modelo de alto investimento em ambientes com maior disponibilidade de recursos e mais saturados de espécies vegetais e animais, além de menor intensidade e frequência de distúrbios e estresses ambientais, o que levaria ao maior sucesso de estabelecimento (Galetti *et al.* 2011). Considerando que animais podem não só dispersar

sementes a uma distância maior, como também aumentam as garantias de dispersão para um local apropriado (Bazzaz 1991), é esperada uma dispersão mais eficiente, e consequente maior amplitude de distribuição destas espécies. Portanto, no CRPA, a correlação mais estreita entre SD zoocórica e os maiores valores de AC, sugere a aceitação da hipótese da dispersão direta para as espécies adaptadas a esses ecossistemas (Howe & Smallwood 1982), o que também pode ser aplicado a espécies zoocóricas das FCs epífita e lenhosa encontradas.

O sucesso da dispersão direta pode ser observado na família Euphorbiaceae, representada por 14 espécies caracterizadas por apresentar frutos secos esquizocárpicos, das quais quatro possuem propágulos dispersos apenas por mecanismos próprios e nove apresentam carúncula. A presença dessa recompensa alimentícia para formigas, inclui os diásporos destas espécies no modelo de alto investimento, devido a síntese de óleos, ácidos graxos e açúcares, além de proteínas e vitaminas (Barroso *et al.* 1999), favorecendo a dispersão secundária zoocórica por mirmecocoria. Embora a mirmecocoria seja considerada um mecanismo de pequeno potencial de dispersão (van der Pijl 1969; Schulze *et al.* 2005), *Tragia volubilis* (AC = 292,92), *Euphorbia insulana* (AC = 98,53) e *Actinostemon klotzschii* (AC = 75,35) são as três espécies de Euphorbiaceae com maior AC e todas estão adequadas ao modelo de alto investimento. Neste caso, ao serem transportadas para os ninhos das formigas, as sementes zoocóricas de Euphorbiaceae encontram condições favoráveis para germinação e desenvolvimento, como solo rico em nutrientes, menor compactação e drenagem adequada (Santos *et al.* 1999; Pizo & Oliveira 2000; Schulze *et al.* 2005). Nos inselbergs, a dispersão por formigas é fundamental para que plantas incapazes de crescer sobre rocha nua aumentem as chances de estabelecimento em habitats com condições edáficas mais adequadas, o que pode estar associado a expansão da amplitude de ocorrência das espécies.

Além da capacidade de ocupar habitats em estágios de sucessão apropriados para mecanismos de dispersão zoocórica, as plantas lenhosas tendem a ser mais aptas a competir por agentes dispersores a medida em que os frutos são expostos a maiores alturas no dossel (Hughes *et al.* 1994; Thomson *et al.* 2011). Este padrão pode ser observado nas onze espécies zoocóricas de Moraceae, representadas por cinco espécies hemi-epífitas, quatro espécies lenhosas e duas espécies herbáceas. Não foi possível verificar diferenças claras entre a distribuição espacial de plantas hemi-epífitas e lenhosas, e o padrão geral da flora do CRPA. No entanto, foi observada uma maior relação das herbáceas *Dorstenia arifolia* (AC = 25,7) e

*Dorstenia ramosa* (AC = 4,5) com amplitude de distribuição mais restrita na família, evidenciando a importância da altura da planta para os processos de ampliação da área de ocorrência das espécies zoocóricas. Além disso, a altura em que os diásporos das espécies lenhosas de Moraceae são expostos, favorece a dispersão dos mesmos por espécies de morcegos (Chiroptera) e pássaros (Aves), seus principais vetores de propagação (Fleming & Heithaus 1981; Lomáscolo *et al.* 2010).

Assim como lenhosas, as lianas também podem expor diásporos a maiores alturas, embora, a maior frequência de espécies de liana anemocóricas (52%) proponha a hipótese da colonização para estas espécies. Supõe-se que o modelo de baixo investimento seja o mais adequado para rápida colonização de ambientes recém-perturbados por espécies de lianas (Howe & Smallwood 1982; Schnitzer *et al.* 2014). Deste modo, no CRPA, a hipótese da colonização pode ser aceita para espécies adaptadas a habitats S, como as essencialmente litófitas, espécies adaptadas a habitats no eixo S–R como as herbáceas, e para lianas que estão mais relacionadas com habitats R.

O fato de não existir maiores diferenças entre as médias de AC de lianas sob os três diferentes mecanismos de dispersão, pode ser explicada pela renovação, ou “turnover”, na abundância de espécies de lianas em diferentes estágios sucessionais. É esperado que lianas heliófilas, volúveis ou escandentes e mecanismos anemocóricos de dispersão, como os encontrados nas espécies de *Dioscorea* (Dioscoreaceae), apresentem maior abundância de indivíduos nos estágios iniciais de sucessão, enquanto as lianas providas de órgãos especializados e zoocóricas, como *Vanilla bahiana* (Orchidaceae) e *Hylocereus setaceus* (Cactaceae), estejam relacionadas estágios mais avançados e florestais (Ladwig & Meiners 2010a; 2010b; Paul & Yavitt 2011; Durigon *et al.* 2013). Além disso, algumas das lianas registradas possuem hábito escandente apenas nas fases iniciais de desenvolvimento, tornando-se lenhosas ao longo da vida, como *Chamissoa altissima* (Amaranthaceae) (Siqueira 1995), sendo capaz de evitar a exclusão de populações após diferentes estágios sucessionais. Dessa forma, os modelos de baixo e alto investimento em lianas presentes nos inselbergs em estudo, não explicariam as diferenças nas amplitudes de distribuição, mas os padrões de ocorrência ao longo de estágios sucessionais.

Adicionalmente, embora a autocoria seja considerada um mecanismo de curta dispersão (van der Pijl 1969; Schulze *et al.* 2005; Vittoz & Engler 2007; Thomson *et al.* 2011), esta SD não foi relacionada às menores ACs. A maior correlação entre a autocoria e

espécies com as FCs liana e lenhosa reflete a importância da altura em que o diásporo é liberado ou lançado na prevenção de uma distribuição leptocúrtica do diásporos em torno da planta-mãe, tendo em vista que o aumento da altura pode reduzir relações na função densidade-distância de dispersão em espécies autocóricas (Beer & Swaine 1977; Hughes *et al.* 1994; Thomson *et al.* 2011). Assim, o fato de *Phyllanthus submarginatus* (Euphorbiaceae) ser a única espécie herbácea autocórica e estar entre as espécies autocóricas com padrão espacial mais restrito, sugere a aceitação da hipótese da fuga para espécies autocóricas.

Entre as plantas autocóricas, apenas a liana *Centrosema virginianum* (Fabaceae) apresentou uma grande amplitude de distribuição ( $AC = 336,5$ ) e essa ocorrência isolada pode estar vinculada às características relacionadas ao seu recrutamento em habitats R, como a presença de sementes pequenas e ausência de endosperma, além da capacidade de regeneração após distúrbios (Coffey & Kirkman 2006). Sugere-se que sucesso dos mecanismos de dispersão independentes da presença da fauna, como o observado em *Centrosema virginianum*, se deve a sua estratégia de vida, considerando que os distúrbios reduzem a produção de frutos carnosos em uma comunidade R, excluindo, desta forma, vertebrados que utilizam estes recursos alimentares (Woinarski *et al.* 2004)

Além dos mecanismos de dispersão mais evidentes, a localização geográfica do CRPA próxima ao mar, sugere que outros caminhos de dispersão possam explicar os padrões espaciais das espécies nativas destes inselbergs. Assim, mecanismos não citados durante o trabalho como a hidrocoria e a dispersão por peixes, podem tornar os processos de dispersão muito mais complexos (Vittoz & Engler 2007).

Sabe-se que plantas costeiras possuem grande capacidade de produzir diásporos capazes de flutuação no mar, quando comparadas com as sementes provenientes de plantas de fitofisionomias do interior, apresentando grande eficiência em retornar aos ambientes terrestres, o que evidencia o papel vantajoso da dispersão hidrocórica nesses ambientes (Yang *et al.* 2012). Outrossim, mecanismos de impedimento da germinação precoce destas sementes quando imersas na água, permite que as plântulas sejam menos afetadas pela salinidade (Schulze *et al.* 2005). A hidrocoria como vetor primário de dispersão pode ser ilustrada pelo transporte de *Opuntia monacantha* (Cactaceae) pelo mar após invasões marinhas causadas por ressacas, e posterior colonização de novas áreas de restinga (Lenzi *et al.* 2012). Além disso, muitos *taxa* de Cyperaceae com capacidade de habitar ambientes alagados, como *Bulbostylis*



*capillaris*, produzem diásporos capazes de flutuar e serem dispersos por hidrocoria (Leck & Schütz 2005).

Outro fator de dispersão é a presença de peixes onívoros nas praias aos arredores do CRPA (Franco *et al.* 2016). Estes peixes alimentam-se tanto de outros animais quanto de material de origem vegetal, seja ela marinha ou terrestre, a exemplo de *Genidens genidens* (Ariidae) registrado para uma das praias que circundam o CRPA. Esta espécie é encontrada em zonas costeiras brasileiras pouco profundas alimentando-se, principalmente, de detritos, crustáceos e poliquetas. No entanto, a análise sazonal do conteúdo estomacal de indivíduos capturados na Baía de Guaratuba, localizada no Paraná, identificou o material de origem vegetal como o segundo maior recurso alimentício para a espécie durante o verão, superado apenas pelo consumo de decápodos (Chaves & Vendei 1996; Gomes *et al.* 1999). Foi demonstrado que, em geral, estes peixes são predados carregando diásporos em seu trato digestório, possibilitando a dispersão de sementes por aves carnívoras. Apesar do hábito demersal de *G. genidens*, esta espécie foi observada como fonte de alimento de *Fregata magnificens* (Fregatidae), a qual se alimenta de regurgitos de outras aves marinhas, nidificando em escarpas rochosas das ilhas litorâneas (Alves *et al.* 2004; Branco *et al.* 2007). Além disso, espécies onívoras, em geral, apresentam alta plasticidade, sendo capazes de colonizar ambientes diversos (Franco *et al.* 2016), o que as torna alvo de um número maior de grupos taxonômicos de predadores, contribuindo para ampliar a área de propagação das sementes de plantas terrestres por ele transportadas e o número de habitats colonizados por estes diásporos.

Considerando a relação entre o espectro de síndromes de dispersão e forma de crescimento com a amplitude espacial das espécies do CRPA, este trabalho demonstrou que, em geral as espécies lenhosas, lianas e epífitas apresentam capacidade de tolerar tanto ambientes com algum tipo de estresse abiótico, quanto com estresse biótico ligado a competição. Uma vez que, espécies com estas FCs correspondem a 77% da flora nativa do CRPA, e detém características de maior plasticidade fenotípica e potencial competitivo, poderia se esperar que a maioria das plantas do CRPA apresentassem áreas de ocorrência mais amplas. No entanto, o grande número de espécies com amplitude espacial restrita observado nestes inselbergs, sugere não só a possibilidade destas encontrarem outros fatores restritivos a sua expansão, como barreiras biogeográficas, predadores e patógenos, quanto a existência de espécies competitivamente superiores a estas.

## 5 CONCLUSÕES

Foi verificado que a maior frequência de espécies lenhosas e zoocóricas no Complexo Rochoso do Pão de Açúcar, reflete a influência da vegetação do entorno na sua composição florística. Além disso, as formas de crescimento litófito, semi-lenhosa, herbácea e liana, foram associadas aos estágios sucessionais iniciais, enquanto as epífitas e lenhosas foram relacionados a estágios sucessionais mais tardios.

As diferenças significativas entre a área circular média dos atributos de forma de crescimento, sugerem que a amplitude espacial das espécies aumenta com a concomitante adaptação a um maior número de habitats. Outrossim, as maiores amplitudes de ocorrência registradas para plantas com maior potencial competitivo, quando comparadas com a espécies adaptadas ao estresse abiótico, foi relacionada às suas menores chances de exclusão em habitats nos estágios sucessionais mais avançados.

Adicionalmente, a eficiência da dispersão por mecanismos adequados aos modelos de baixo e alto investimento variou entre as diferentes formas de crescimento. A hipótese da colonização foi aceita para espécies de litófito, herbácea e liana, as quais possuem maior frequência de frutos anemocóricos adaptados a ocupação de áreas mais abertas. Para as plantas epífita e lenhosa foi atribuída a hipótese da dispersão direta, considerando que ambas estejam relacionadas com ocupação de habitats em estágios sucessionais mais avançados. Apenas para as plantas autocóricas foi proposta a hipótese da fuga, uma vez que foi encontrada uma relação dessa síndrome de dispersão com plantas que atingem maiores alturas no dossel.

Por fim, as diferenças significativas observadas apenas entre a amplitude espacial de plantas zoocóricas e *taxa* anemocóricos, se deve aos menores valores registrados para dispersão anemocórica das espécies essencialmente litófitas, as quais apresentam amplitudes de ocorrência mais restritas.

## 6 REFERÊNCIAS

Ab'Sáber AN (2000) The natural organization of Brazilian inter and subtropical landscapes. *Revista do Instituto Geológico* 21:57–70.

Akwood M, Jurado E, Leishman M, Westoby M (1993) Geographic ranges of plant species in relation to dispersal morphology, growth form, and diaspore weight. *Journal of Biogeography* 20:563–572.

Álvarez-Cansino L, Schnitzer SA, Reid JP, Powers JS (2015) Liana competition with tropical trees varies seasonally but not with tree species identity. *Ecology* 96:39–45.

Alves VS, Soares ABA, Couto GS (2004) Aves marinhas e aquáticas das ilhas do litoral do Estado do Rio de Janeiro. In: Branco JO (ed) *Aves marinhas insulares brasileiras: bioecologia e conservação*. Editora da UNIVALI, Itajaí, pp 83–100.

Amaral AG, Munhoz CBR, Eugênio CUO, Felfili JM (2013) Vascular flora in dry-shrub and wet grassland Cerrado seven years after a fire, Federal District, Brazil. *Check List* 9:487–503.

Araújo FS, Oliveira RF, Lima-Verde LW (2008) Composição, espectro biológico e síndromes de dispersão da vegetação de um inselbergue no domínio da Caatinga, Ceará. *Rodriguésia* :659–671.

Aximoff I (2014) Diagnóstico da conservação de duas bromélias ameaçadas e endêmicas de inselbergs litorâneos na região metropolitana do Estado do Rio de Janeiro. Dissertação, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

Barros AAM (2008) Análise florística e estrutural do Parque Estadual da Serra da Tiririca, Niterói e Maricá, RJ, Brasil. Tese, Escola Nacional de Botânica Tropical do Rio de Janeiro.

Barroso GM, Morim MP, Peixoto AL, Ichaso CLF (1999) Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Editora UFV, Viçosa.

Barthlott W (1983) Biogeography and evolution in neo and paleotropical Rhipsalinae (Cactaceae). Dispersal and distribution: an international symposium, Sonderband des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg.

Barthlott W, Porembski S, Szarzynski J, Mund JP (1993) Phytogeography and vegetation of tropical inselbergs. *Actes du Colloque International de Phytogéographie Tropicale* :15–24.

- Bazzaz FA (1991) Habitat selection in plants. *American Naturalist* :S116–S130.
- Beer T, Swaine MD (1977) On the theory of explosively dispersed seeds. *New Phytologist* 78:681–694.
- Benzing DH (1987) Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* :183–204.
- Benzing DH (2008) *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge University Press.
- Bewley JD (1979) Physiological aspects of desiccation tolerance. *Annual Review of Plant Physiology* 30 195–238.
- Bohnert HJ, Nelson DE, Jensen RG (1995) Adaptations to environmental stresses. *The Plant Cell* 7:1099–1111.
- Bolmgren KD, Cowan P (2008) Time–size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos* 117:424–429.
- Bondi–Macedo LF (2014) *Relações florísticas e influência abiótica sobre o padrão de distribuição das espécies do Complexo Rochoso do Pão de Açúcar*. Monografia, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro.
- Box GE, Cox DR (1964) An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* :211–252.
- Branco JO, Fracasso HAA, Machado IF, Evangelista CL, Hillesheim JC (2007) Alimentação natural de *Fregata magnificens* (Fregatidae, Aves) nas Ilhas Moleques do Sul, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15:73–79.
- Brooker RW, Travis JMJ, Clark EJ, Dytham C (2007) Modelling species's; range shifts in a changing climate: The impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology* 245:59–65.
- Brooks TM, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GA, Rylands AB, Konstant WR, Hilton–Taylor C (2002) Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16:909–923.

- Brown JH, Stevens GC, Kaufman DM (1996) The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:597–62.
- Burke A (2002) Island–matrix relationships in Nama Karoo inselberg landscapes. Part I: Do inselbergs provide a refuge for matrix species? *Plant Ecology* 160:79–90.
- Burke A (2003) Inselbergs in a changing world – global trends. *Biodiversity and Distribution* 9:375–383.
- Burke A (2004) From plains to inselbergs: species in special habitats as indicators for climate change? *Journal of Biogeography* 31:831–841.
- Burke A, Jürgens N, Seely, MK (1998) Floristic affinities of an inselberg archipelago in the southern Namib desert – relic of the past, centre of endemism or nothing special? *Journal of Biogeography* 25:311–317.
- Caccianiga M, Luzzaro A, Pierce S, Ceriani RM, Cerabolini B (2006) The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos* 112:10–20.
- Cáceres NC (2002) Food habits and seed dispersal by the white–eared opossum, *Didelphis albiventris*, in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37:97–104.
- Cáceres NC, Dittrich VA, Monteiro–filho EL (1999) Fruit consumption, distance of seed dispersal and germination of solanaceous plants ingested by common opossum (*Didelphis aurita*) in southern Brazil. *Revue d'Écologie* 54:225–234.
- Cai ZQ, Schnitzer SA, Bongers F (2009) Seasonal differences in leaf–level physiology give lianas a competitive advantage over trees in a tropical seasonal forest. *Oecologia* 161:25–33.
- Cain SA (1950) Life–forms and phytoclimate. *The Botanical Review* 16:1–32.
- Callaway RM, Pennings SC, Richards CL (2003) Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84:1115–1128.
- Calow P (1987) Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology* 1:57–61.
- Calvente A, Zappi DC, Forest F, Lohmann LG (2011) Molecular phylogeny, evolution, and biogeography of South American epiphytic cacti. *International Journal of Plant Sciences*, 172:902–914.

- Carauta JPP, Oliveira RR (1984) Plantas vasculares do morro da Urca, Pão de Açúcar e Cara de Cão. *Rodriguésia* 36:12–24
- Castiglioni GDA, Cunha LST, Gonzaga LP (1995) *Ramphocelus bresilius* como dispersor das sementes de plantas da restinga de Barra de Maricá, Estado do Rio de Janeiro (Passeriformes: Emberizidae). *Ararajuba* 3:94–99.
- Castro ERD, Galetti M (2004) Frugivoria e dispersão de sementes pelo lagarto teiú *Tupinambis merianae* (Reptilia: Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)* :91–97.
- Chagnon PL, Bradley RL, Maherali H, Klironomos JN (2013) A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science* 18:484–491.
- Chapin FS, Bloom AJ, Field CB, Waring RH (1987) Plant responses to multiple environmental factors. *Bioscience* 37:49–57.
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Mack MC (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–242.
- Chaves PTC, Vendei AL (1996) Aspectos da alimentação de *Genidens genidens* (Valenciennes) (Siluriformes, Ariidae) na baía de Guaratuba, Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia* 13:669–675
- Chen YJ, Cao KF, Schnitzer SA, Fan ZX, Zhang JL, Bongers F (2015) Water-use advantage for lianas over trees in tropical seasonal forests. *New Phytologist* 205:128–136.
- Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM (2012) *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press.
- Coffey KL, Kirkman LK (2006) Seed germination strategies of species with restoration potential in a fire-maintained pine savanna. *Natural Areas Journal* 26:289–299.
- Conceição AA, Pirani JR (2016) Succession on the rocky outcrop vegetation: a rupestrian grassland scheme. In: Fernandes GW (ed) *Ecology and Conservation of Mountaintop grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, pp 181–206.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden HGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of

protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335–380.

Couto DR, Dias HM, Pereira MCA, Fraga CND, Pezzopane JEM (2016) Vascular epiphytes on *Pseudobombax* (Malvaceae) in rocky outcrops (inselbergs) in Brazilian Atlantic Rainforest: basis for conservation of a threatened ecosystem. *Rodriguésia* 67:583–601.

Couvreur M, Christiaen B, Verheyen V, Hermy M (2004) Large herbivores as mobile links between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal. *Applied Vegetation Science* 7:229–236.

Couvreur M, Verheyen K, Vellend M, Lamoot I, Cosyns E, Hoffmann M, Hermy M (2008) Epizoochory by large herbivores: merging data with models. *Basic and Applied Ecology* 9:204–212.

Costa ECS, Lopes SDF, Melo M (2015) Floristic similarity and dispersal syndromes in a rocky outcrop in semi-arid Northeastern Brazil. *Revista de Biología Tropical* 63:827–843.

Costa RC, de Araújo FS, Lima-Verde LW (2007) Flora and life-form spectrum in an area of deciduous thorn woodland (caatinga) in northeastern, Brazil. *Journal of Arid Environment* 68:237–247.

Davis BJ, Phillips RD, Wright M, Linde CC, Dixon KW (2015) Continent-wide distribution in mycorrhizal fungi: implications for the biogeography of specialized orchids. *Annals of Botany* 116:413–421.

DeWalt SJ, Maliakal SK, Denslow JS (2003) Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* 182:139–151.

DeWalt SJ, Schnitzer SA, Chave J, Bongers F, Burnham RJ, Cai Z, Chuyong G, Clark DB, Ewango CEN, Gerwing JJ, Gortaire E, Hart T, Ibarra-Manríquez G, Ickes K, Kenfack D, Macía MJ, Makana JR, Martínez-Ramos M, Mascaro J, Moses S, Muller-Landau HC, Parren MPE, Parthasarathy N, Pérez-Salicrup DR, Putz FE, Romero-Saltos H, Thomas D (2010) Annual rainfall and seasonality predict pan-tropical patterns of liana density and basal area. *Biotropica* 42:309–317.

Díaz S, Cabido M, Casanoves F (1998) Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9:113–122.

Díaz S, Cabido M (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology Evolution* 16:646–655.

Durigon J, Durán SM, Gianoli E (2013) Global distribution of root climbers is positively associated with precipitation and negatively associated with seasonality. *Journal of Tropical Ecology* 29:357–360.

Edwards W, Westoby M (1996) Reserve mass and dispersal investment in relation to geographic range of plant species: phylogenetically independent contrasts. *Journal of Biogeography* 23:329–338.

Escofier B (1979) Traitement simultané de variables qualitatives et quantitatives en analyse factorielle. *Les Cahiers de l'Analyse des Données* 4:137–146.

Ewel JJ, Bigelow SW (1996) Plant life-forms and tropical ecosystem functioning. In: Orians, G, Dirzo, R, Cushman, JH (eds) *Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests*. Springer Berlin Heidelberg, 101–126.

Falster DS, Westoby M (2003) Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology Evolution* 18:337–343.

Ferreira P, Boldrini II (2011) Potential reflection of distinct ecological units in plant endemism categories. *Conservation Biology* 25:672–679.

Feuillet T, Mercier D, Decaulne A, Cossart E (2012) Classification of sorted patterned ground areas based on their environmental characteristics (Skagafjörður, Northern Iceland). *Geomorphology* 139:577–587.

Fialho RF (1990) Seed dispersal by a lizard and a treefrog—effect of dispersal site on seed survivorship. *Biotropica* :423–424.

Fleming TH (1981) Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia* 51:42–46.

Fleming TH, Heithaus ER (1981) Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 45–53.



Flora do Brasil 2020 (2016) Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasiljbrjgovbr/>>.

Fontenelle–Andrade I (2015) Estrutura e fisiologia de folhas de *Barbacenia purpurea* Hook. (Velloziaceae) durante a tolerância à dessecação. Monografia, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro.

França F, de Melo E, Santos AKA, Melo JGAN, Marques M, Silva–Filho MFB, Moraes L, Machado C (2005) Estudos ecológicos e florísticos em ilhas de vegetação de um inselberg no semi–árido da Bahia, Brasil. *Hoehnea* 32:93–101.

Franco ACS, Ramos Chaves MCN, Castel–Branco MPB, Santos LN (2016) Responses of fish assemblages of sandy beaches to different anthropogenic and hydrodynamic influences. *Journal of Fish Biology* 89:921–938.

Galetti M, Pizo MA, Morellato LPC (2011) Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species–rich Atlantic Rain Forest. *Biota Neotropica* 11:181–194.

Gaston KJ (1991) How large is a species' geographic range? *Oikos* :434–438.

Gaston KJ (1996) Species range–size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology Evolution* 11:197–201.

GBIF (2016) Global Biodiversity Information Facility. Disponível em <<http://www.gbif.org/>>.

Gentry AH, Dodson CH (1987) Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74:205–233.

Gomes ID, Araújo FG, Azevêdo MCCD, Pessanha ALM (1999) Reproductive biology of the marine catfish *Genidens genidens* Valenciennes and *Cathorops spixii* Agassiz (Siluriformes, Ariidae) in the Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista brasileira de Zoologia* 16:171–180.

Gomes P, Alves M (2010) Floristic diversity of two crystalline rocky outcrops in the Brazilian northeast semi–arid region. *Brazilian Journal of Botany* 33:661–676.

Gonçalves GF, Sampaio D, Barros F (2015) Levantamento de Orchidaceae em quatro fragmentos de campos de altitude em Campos do Jordão, SP, Brasil. *Hoehnea* 42:649–662.

- Gove AD, Fitzpatrick MC, Majer JD, Dunn RR (2009) Dispersal traits linked to range size through range location, not dispersal ability, in Western Australian angiosperms. *Global Ecology and Biogeography* 18:596–606.
- Graham CH, Hijmans RJ (2006) A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. *Global Ecology and Biogeography* 15:578–587
- Grime JP (1973) Competitive exclusion in herbaceous communities. *Nature* 242:344–347.
- Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111:1169–1194.
- Harrison RD (2005) Figs and the diversity of tropical rainforests. *Bioscience* 55:1053–1064.
- Hijmans RJ, Spooner DM (2001) Geographic distribution of wild potato species. *American Journal of Botany* 88:2101–2112.
- Hintze C, Heydel F, Hoppe C, Cunze S, König A, Tackenberg O (2013) D<sup>3</sup>: The Dispersal and Diaspore Database – baseline data and statistics on seed dispersal. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15:180–192.
- Holmgren M, Scheffer M, Huston MA (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966–1975.
- Howe HF, Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201–228.
- Hughes L, Dunlop M, French K, Leishman MR, Rice B, Rodgerson L, Westoby M (1994) Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. *Journal of Ecology* 82:933–950.
- Hunter JT (2003) Persistence on inselbergs: the role of obligate seeders and resprouters. *Journal of Biogeography* 30:497–510.
- Hunter JT (2016) Differences in functional trait distribution between inselberg and adjacent matrix floras. *International Journal of Ecology*.
- Husson F, Josse J, Le S, Mazet J (2011) *FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining with R*. R package version 116.

- Isichei AO, Longe PA (1984) Seasonal succession in a small isolated rock dome plant community in Western Nigeria. *Oikos* :17–22.
- Joner F, Blanco C, Sosinski Jr EE, Müller SC, Pillar VD (2008) Riqueza, redundância funcional e resistência de comunidades campestres sob pastejo. *Revista Brasileira de Biociências* 5:528–530.
- Jurado E, Westoby M, Nelson D (1991) Diaspore weight, dispersal, growth form and perennality of Central Australian plants. *Journal of Ecology* 79:811–830.
- Kawecki TJ (1993) Age and size at maturity in a patchy environment: fitness maximization versus evolutionary stability. *Oikos* 309–317.
- Keddy PA (1992) A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* 6:621–626.
- Kelly CK, Woodward FI, Crawley MJ (1996) Ecological correlates of plant range size: taxonomies and phylogenies in the study of plant commonness and rarity in Great Britain [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 351:1261–1269.
- Köster N, Kreft H, Nieder J, Barthlott W (2013) Range size and climatic niche correlate with the vulnerability of epiphytes to human land use in the tropics. *Journal of Biogeography* 40:963–976.
- Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Rubel F (2006) World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15: 259–263.
- Krieger A, Porembski S, Barthlott W (2000) Vegetation of seasonal rock pools on inselbergs situated in the savanna zone of the Ivory Coast (West Africa). *Flora (Jena)* 195:257–266.
- Kruckeberg AR (2004) *Geology and Plant Life: the Effects of Landforms and Rock Types on Plants*. University of Washington Press.
- Kruckeberg AR, Rabinowitz D (1985) Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* :447–479.
- Ladwig LM, Meiners SJ (2010a) Liana host preference and implications for deciduous forest regeneration 1. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 137:103–112.

- Ladwig LM, Meiners SJ (2010b) Spatiotemporal dynamics of lianas during 50 years of succession to temperate forest. *Ecology* 91:671–680.
- Lawton JH (1993) Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology Evolution* 8:409–413.
- Leão TCC, Fonseca CR, Peres CA, Tabarelli M (2014) Predicting extinction risk of Brazilian Atlantic Forest angiosperms. *Conservation Biology* 28:1349–1359.
- Leck MA, Schütz W (2005) Regeneration of Cyperaceae, with particular reference to seed ecology and seed banks. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7:95–133.
- Lengyel S, Gove AD, Latimer AM, Majer JD, Dunn RR (2010) Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: a global survey. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12:43–55.
- Lenzi M, de Matos JZ (2011) Dispersão zoocórica e hidrocórica marítima de *Opuntia monacantha* (Willd) Haw (Cactaceae). *Biotemas* 25:47–53.
- Letcher SG, Chazdon RL (2012) Life history traits of lianas during tropical forest succession. *Biotropica* :1–8.
- Levin SA, Muller-Landau HC, Nathan R, Chave J (2003) The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:575–604.
- Levine JM, Murrell DJ (2003) The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34:549–574.
- Lexer C, Marthaler F, Humbert S, Barbará T, Harpe M, Bossolini E, Paris M, Martinelli G, Versieux LM (2016) Gene flow and diversification in a species complex of *Alcantarea* inselberg bromeliads. *Botanical Journal of the Linnean Society* :185–3201.
- Lindborg R (2007) Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. *Journal of Ecology* 95:555–564.
- Liu H (2015) Comparing Welch's ANOVA, a Kruskal–Wallis test and traditional ANOVA in case of heterogeneity of variance. *Dissertação, Virginia Commonwealth University*.

- Lomáscolo SB, Levey DJ, Kimball RT, Bolker BM, Alborn HT (2010) Dispersers shape fruit diversity in *Ficus* (Moraceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:14668–14672.
- Losos JB, Ricklefs RE (Eds) (2009) *The Theory of Island Biogeography Revisited*. Princeton University Press.
- Lüttge U (Ed) (2012) *Vascular Plants as Epiphytes: Evolution and Ecophysiology*. Springer-Verlag.
- MacArthur R, Levins R (1964) Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 51:1207–1210.
- Mace GM, Collar NJ, Gaston KJ, Hilton-Taylor C, Akçakaya HR, Leader-Williams N, Milner-gulland EJ, Stuart SN (2008) Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. *Conservation Biology* 22:1424–1442.
- Mansur KL, Carvalho IS, Delphim CFM, Barroso EV (2008) O gneisse facoidal: a mais carioca das rochas. *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ* 31:9–22
- Martonne E (1944) Problemas morfológicos do Brasil tropical atlântico. *Revista Brasileira de Geografia* 2:155–178.
- Matlack GR (1987) Diaspore size, shape, and fall behavior in wind-dispersed plant species. *American Journal of Botany* :1150–1160.
- Mcdonald JH (2009) *Handbook of Biological Statistics*. MD: Sparky House Publishing, Baltimore.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology Evolution* 21:178–185.
- McIntyre S, Lavorel S (2001) Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology* 89:209–226.
- 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* 26:10–20.

- Mendeş M, Akkartal E (2010) Comparison of ANOVA F and WELCH tests with their respective permutation versions in terms of type I error rates and test power. *Kafkas Universitesi Veteriner Fakültesi Dergisi* 16:711–716.
- Moles AT, Ackerly DD, Webb CO, Tweddle JC, Dickie JB, Pitman AJ, Westoby M (2005) Factors that shape seed mass evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:10540–10544.
- Moles AT, Warton DI, Warman L, Swenson NG, Shawn W, Zanne AE, Pitman A, Hemmings FA, Leishman MR (2009) Global patterns in plant height. *Journal of Ecology* 97:923–932.
- Molina–Montenegro MA, Cleland EE, Watts SM, Broitman BR (2012) Can a breakdown in competition–colonization tradeoffs help explain the success of exotic species in the California flora? *Oikos* 121:389–395.
- Moora M, Opik M, Zobel K, Zobel M (2009) Understory plant diversity is related to higher variability of vegetative mobility of coexisting species. *Oecologia* 159:355–361.
- Moradi G, Mohadjer MRM, Amiri GZ, Shirvany A, Zargham N (2010) Life form and geographical distribution of plants in Posthband region, Khonj, Fars Province, Iran. *Journal of Forest Research* 21:201–206.
- de Morisson Valeriano C, Magalhães AC (1984) Geologia estrutural da área do Pão de Açúcar e adjacências, Rio de Janeiro, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 56:295–301.
- Morris DW (1991) On the evolutionary stability to sink habitats. *The American Naturalist* 137:910–911.
- Mouchet MA, Villegger S, Mason NW, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24:867–876.
- Myers JA, Harms KE (2009) Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta–analysis. *Ecology Letters*, 12:1250–1260.
- Nathan R, Schurr FM, Spiegel O, Steinitz O, Trakhtenbrot A, Tsoar A (2008) Mechanisms of long–distance seed dispersal. *Trends in Ecology Evolution* 23:638–647.

Nepstad DC, Tohver IM, Ray D, Moutinho P, Cardinot G (2007) Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon Forest. *Ecology* 88:2259–2269.

Neto LM, Forzza RC, Zappi D (2009) Angiosperm epiphytes as conservation indicators in forest fragments: A case study from southeastern Minas Gerais, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 18:3785–3807.

Nogales M, Padilla DP, Nieves C, Illera JC, Traveset A (2007) Secondary seed dispersal systems, frugivorous lizards and predatory birds in insular volcanic badlands. *Journal of Ecology* 95:1394–1403.

Oliver MJ, Tuba Z, Mishler BD (2000) The evolution of vegetative desiccation tolerance in land plants. *Plant Ecology* 151:85–100.

Ozinga WA, Romermann C, Bekker RM, Prinzing A, Tamis WLM, Schamine E JHJ, Hennekens SM, Thompson K, Poschlod P, Kleyer M, Bakker JP, van Groenendael JM (2009) Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecology Letters* 12:66–74.

Pagès J (2004) Analyse factorielle de données mixtes. *Revue de Statistique Appliquée* 52:93–111.

Palma-Silva C, Wendt T, Pinheiro F, Barbará T, Fay MF, Cozzolino S, Lexer C (2011) Sympatric bromeliad species (*Pitcairnia* spp) facilitate tests of mechanisms involved in species cohesion and reproductive isolation in Neotropical inselbergs. *Molecular Ecology* 20:3185–3201.

Parmentier I, Oumorou M, Porembski S, Lejoly J, Decocq G (2006) Ecology, distribution, and classification of xeric monocotyledonous mats on inselbergs in West Africa and Atlantic Central Africa. *Phytocoenologia* 36:547–564.

Parmentier I, Stévant T, Hardy OJ (2005) The inselberg flora of Atlantic Central Africa I. Determinants of species assemblages. *Journal of Biogeography* 32: 685–696.

Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37:637–669.

Paul GS, Yavitt JB (2011) Tropical vine growth and the effects on forest succession: a review of the ecology and management of tropical climbing plants. *The Botanical Review* 77:11–30.

de Paula LF, Forzza RC, Neri AV, Bueno ML, Porembski S (2016) Sugar Loaf Land in south-eastern Brazil: a centre of diversity for mat-forming bromeliads on inselbergs. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181:459–476.

de Paula LF, Negreiros D, Azevedo LO, Fernandes RL, Stehmann JR, Silveira FA (2015) Functional ecology as a missing link for conservation of a resource-limited flora in the Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation* 24:2239–2253.

Peat HJ, Fitter AH (1994) Comparative analyses of ecological characteristics of British angiosperms. *Biological Reviews* 69:95–115.

Pereira AR, Andrade ACS, Pereira TS, Forzza RC, Rodrigues AS (2009) Comportamento germinativo de espécies epífitas e rupícolas de Bromeliaceae do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32: 827–838.

Pereira UZ, Ribeiro LF (2004) Caracterização de comunidades de Orchidaceae em fragmentos de Floresta Ombrófila Densa Montana, em diferentes estágios de regeneração em Santa Teresa, Espírito Santo, Brasil. *Natureza on line* 2:52–60.

Pérez-Harguindeguy N, Días S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quérier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167–234.

Phillips DL (1982) Life-forms of granite outcrop plants. *American Midland Naturalist* :206–208.

Pierce S, Brusa G, Vagge I, Cerabolini BE (2013) Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology* 27:1002–1010.

Pizo MA, Oliveira PS (2000) The use of fruits and seeds by ants in the atlantic forest of Southeast Brazil. *Biotropica* 32:851–861.



- Porembski S (2007) Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. *Revista Brasileira de Botânica* 30:579–586.
- Porembski S, Barthlott W (2000). *Inselbergs: Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions*. Springer Berlin Heidelberg.
- Porembski S, Brown G, Barthlott W (1995) An inverted latitudinal gradient of plant diversity in shallow depressions on ivorian inselbergs. *Vegetatio*:117 151–163.
- Porembski S, Martinelli G, Ohlemuller R, Barthlott W (1998) Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselberg in the Brazilian Atlantic Rainforest. *Diversity and Distribution* 4:107–119.
- 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.
- Porembski S, Szarzynski J, Mund JP, Barthlott W (1996) Biodiversity and vegetation of small-sized inselbergs in a West African Rain Forest (Tai, Ivory Coast). *Journal of Biogeography* 23:47–55.
- Prósperi J, Caballé G, Caraglio Y (2001) Lianas and hemiepiphytes: distribution, development, and adaptations. *Selbyana* 22:197–212.
- Puerta-Piñero C, Muller-Landau HC, Calderón O, Wright SJ (2013) Seed arrival in tropical forest tree fall gaps. *Ecology* 94:1552–1562.
- Purvis A, Gittleman JL, Cowlishaw G, Mace GM (2000) Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 267:947–1952
- Putz F, Holbrook N (1986) Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana* 9:61–69.
- R Core Team (2016) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2012
- Raunkiaer C (1934) *The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer*. The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer.

- Rasmussen HN, Rasmussen FN (2009) Orchid mycorrhiza: implications of a mycophagous life style. *Oikos* 118:334–345
- 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. *Brazilian Journal of Botany* 30:623–639.
- Ribeiro KT, Medina BO (2002) Estrutura, dinâmica e biogeografia das ilhas de vegetação sobre rocha do Planalto do Itatiaia, RJ. *Boletim do Parque Nacional do Itatiaia* 10:1–84
- Ripley B (1977) Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 39:172–212
- Robinson D (1994) The responses of plants to non–uniform supplies of nutrients. *New Phytologist* 127:635–674.
- Roy J, Caldwell, MM, Pearce, RP (2012) Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above and belowground. Academic Press.
- Saddi EM (2008) Orchidaceae dos afloramentos rochosos da Pedra da Gávea, Parque Nacional da Tijuca, Rio de Janeiro. Dissertação, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Sakia RM (1992) The Box–Cox transformation technique: a review. *The Statistician* :169–178.
- Sales–Rodrigues J, Castelo–Branco Brasileiro J, Miranda de Melo JI (2014) Flora de un inselberg en la mesoregi3n agreste del estado de Paraiba, Brasil. *Polibot3nica* 37:47–61.
- Santos GMM, Delabie JHC, Resende JJ (1999) Caracteriza3o da mirmecofauna (Hymenoptera: Formicidae) associada 3 vegeta3o perif3rica de inselbergs (Caatinga–Arb3rea–Estacional–Semi–dec3dua) em Itatim, Bahia, Brasil. *Sitentibus* 20:33–43.
- Santos PHC (2017) Cat3logo de vias do Leme. Dispon3vel em:<<https://goo.gl/XSyThr>>.
- Sarmiento G, Monasterio M (1983) Life forms and phenology. In: Bourliere F (Ed) *Ecosystems of the World XIII. Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam.

- Sarthou C, Kounda–Kiki C, Vaçulik A, Mora P, Ponge JF (2009) Successional patterns on tropical inselbergs: A case study on the Nouragues inselberg (French Guiana). *Flora–Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 204:396–407.
- Sarthou C, Villiers JF, Ponge JF (2003) Shrub vegetation on tropical granitic inselbergs in French Guiana. *Journal of Vegetation Science* 14:645–652.
- Scarano, FR (2007) Rock outcrop vegetation in Brazil: a brief overview. *Brazilian Journal of Botany* 30:561–568.
- Schnitzer S, Bongers F, Burnham RJ, Putz FE (2014) *Ecology of lianas*. John Wiley Sons.
- Schnitzer SA, Bongers F (2002) The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology Evolution* 17:223–230.
- Schnitzer SA, Carson WP (2010) Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology Letters* 13:849–857.
- Schulze ED, Beck E, Müller–Hohenstein K (2005) *Plant Ecology*. Springer Berlin – Heidelberg.
- Schupp EW (1993) Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. In: *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. Springer Netherlands.
- Schupp EW, Jordano P, Gómez JM (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188:333–353.
- Schurr FM, Bond WJ, Midgley GF, Higgins SI (2005) A mechanistic model for secondary seed dispersal by wind and its experimental validation. *Journal of Ecology* 93:1017–1028.
- Seine R, Porembski S, Barthlott W (1996) A neglected habitat of carnivorous plants: Inselbergs. *Feddes Repertorium* 106:555–562.
- Sfair JC, Rosado BH, Tabarelli M (2016) The effects of environmental constraints on plant community organization depend on which traits are measured. *Journal of Vegetation Science* 27:1264–1274.
- Silva FSD (2014) Aspectos ecológicos e florística de "ilhas" de vegetação em um afloramento rochoso no semiárido do Brasil. Trabalho de Conclusão de Curso, Universidade Estadual da Paraíba.

- Silva HR, Britto-Pereira D (2006) How much fruit do fruit-eating frogs eat? An investigation on the diet of *Xenophyla truncata* (Lissamphibia: Anura: Hylidae). *Journal of Zoology* 270:692–698.
- Silva JB (2016) Panorama sobre a vegetação em afloramentos rochosos do Brasil. *Oecologia Australis* 20:451–463.
- Siqueira JC (1995) Fitogeografia das amarantáceas brasileiras. *Pesquisas. Botânica* 45.
- Soberon J, Peterson AT (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1–10.
- Species Link (2016) Rede de Dados Species Link. Disponível em <<http://slinkcriaorgbr/>>.
- Tackenberg O, Römermann C, Thompson K, Poschod P (2006) What does seed morphology tell us about external animal dispersal? Results from an experimental approach measuring retention times. *Basic and Applied Ecology* 7:45–58.
- Tamme R, Götzenberger L, Zobel M, Bullock JM, Hooftman DA, Kaasik A, Pärtel M (2014) Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits. *Ecology* 95:505–513.
- Tautenhahn S, Heilmeyer H, Goetzenberger L, Klotz S, Wirth C, Kuehn I (2008) On the biogeography of seed mass in Germany distribution patterns and environmental correlates. *Ecography* 31:457–468
- Temponi LG (2006) Sistemática de *Anthurium* sect. *Urospadix* (Araceae). Tese, Universidade de São Paulo.
- Thomson FJ, Moles AT, Auld TD, Kingsford RT (2011) Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology* 99:1299–1307.
- Thomson FJ, Moles AT, Auld TD, Ramp D, Ren S, Kingsford RT (2010) Chasing the unknown: predicting seed dispersal mechanisms from plant traits. *Journal of Ecology* 98:1310–1318.
- Tolke E, Silva JB, Pereira ARL, de Melo JIM (2011) Flora vascular de um inselbergue no estado da Paraíba, Nordeste do Brasil. *Biotemas* 24:39–48.

- Traveset A (1998) Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1:151–190.
- Tregear JW, Rival A, Pintaud JC (2011) A family portrait: unravelling the complexities of palms. *Annals of Botany* 108:1387–1389.
- Uribe DG, Hoyos, J. H. (2007) Relaciones planta–herpetofauna: nuevas perspectivas para la investigación en Colombia. *Universitas Scientiarum* 12:9–34.
- Vallejo G, Ato M, Fernández MP (2010) A robust approach for analyzing unbalanced factorial designs with fixed levels. *Behavior Research Methods* 42:607–617.
- van der Pijl L (1969) *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Berlim, Springer–Verlag.
- van der Veken S, Bellemare J, Verheyen K, Hermy M (2007) Life-history traits are correlated with geographical distribution patterns of western European forest herb species. *Journal of Biogeography* 34:1723–1735.
- Vandvik V, Goldberg DE (2006) Sources of diversity in a grassland metacommunity: quantifying the contribution of dispersal to species richness. *American Naturalist* 168:157–167.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- Vittoz P, Engler R (2007) Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica* 117:109–124.
- Walsh RPD, Lawler DM (1981) Rainfall seasonality: description, spatial patterns and change through time. *Weather* 36:201–208.
- WCSP (2016) *World Checklist of Selected Plant Families*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Disponível em <<http://apps.kew.org/wcsp/>>.
- Welch BL (1951) On the comparison of several mean values: an alternative approach. *Biometrika* 38:330–336.
- Wenny DG (2001) Advantages of seed dispersal: a re–evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3:37–50.

- Westoby M (1998) A leaf–height–seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199:213–227.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* :125–159.
- Whittaker RH (1965) Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147:250–260.
- Willson MF (1993) Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* 107:261–280.
- Wilson EO, MacArthur RH (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton, NJ.
- Wilson JB, Lee WG (2000). C–S–R triangle theory: community–level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relation to other theories. *Oikos* 91:77–96.
- Woinarski JCZ, Risler J, Kean L (2004) Response of vegetation and vertebrate fauna to 23 years of fire exclusion in a tropical Eucalyptus open forest, Northern Territory, Australia. *Austral Ecology* 29:156–176.
- Yang H, Lu Q, Wu B, Zhang J (2012) Seed dispersal of east Asian coastal dune plants via seawater–short and long distance dispersal. *Flora–Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207:701–706.
- Yang SJ, Sun, M, Yang, QY, Ma, RY, Zhang, JL, Zhang, SB (2016) Two strategies by epiphytic orchids for maintaining water balance: thick cuticles in leaves and water storage in pseudobulbs. *AoB Plants* 8:1–11.
- Yang Y, Zhu, Q, Peng, C, Wang, H, Chen, H (2015) From plant functional types to plant functional traits A new paradigm in modelling global vegetation dynamics. *Progress in Physical Geography* 39:514–535.
- Zañudo–Hernández J, Aranda EGC, Ramírez–Hernández BC, Pimienta–Barrios E, Castillo–Cruz I, Pimienta–Barrios E (2010) Ecophysiological responses of *Opuntia* to water stress under various semi–arid environments. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 12:20–36.