

ENTRE ROCHAS E NUVENS: DESVENDANDO AS ILHAS FLORESTAIS DE
CUME DE INSELBERGS DO SUDESTE BRASILEIRO

JOÃO MÁRIO COMPER COVRE

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO –
UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO DE 2026

ENTRE ROCHAS E NUVENS: DESVENDANDO AS ILHAS FLORESTAIS DE
CUME DE INSELBERGS DO SUDESTE BRASILEIRO

JOÃO MÁRIO COMPER COVRE

Tese apresentada ao Centro de Biociências e
Biotecnologia da Universidade Estadual do
Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das
exigências para obtenção do título de Doutor em
Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Dr. Marcelo Trindade Nascimento
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e
Biotecnologia, Laboratório de Ciências Ambientais

Coorientador: Dr. Dayvid Rodrigues Couto
Universidade Federal do Espírito Santo, Programa de pós-graduação em Biologia Vegetal,
Centro de Ciências Humanas e Naturais, Herbário VIES

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO DE 2026

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

C873

Covre, João Mário Comper.

ENTRE ROCHAS E NUVENS: DESVENDANDO AS ILHAS FLORESTAIS DE CUME DE INSELBERGS DO SUDESTE BRASILEIRO / João Mário Comper Covre. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2026.

166 f. : il.

Inclui bibliografia.

Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2026.

Orientador: Marcelo Trindade Nascimento.

Coorientador: Dayvid Rodrigues Couto.

1. afloramento rochoso. 2. comunidade arbóreo-arbustiva. 3. diversidade beta. 4. ilhas terrestres. 5. Mata Atlântica. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 577

ENTRE ROCHAS E NUVENS: DESVENDANDO AS ILHAS FLORESTAIS DE CUME DE INSELBERGS DO SUDESTE BRASILEIRO

JOÃO MÁRIO COMPER COVRE

Tese apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 26/02/2026

Comissão examinadora:



Documento assinado digitalmente

FABRICIO ALVIM CARVALHO

Data: 17/05/2026 22:01:32-0300

Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Prof. Dr. Fabrício Alvim Carvalho (UFJF)



Documento assinado digitalmente

FELIPE ZAMBORLINI SAITER

Data: 18/05/2026 09:46:22-0300

Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Prof. Dr. Felipe Zamborlini Saiter (IFES)



Documento assinado digitalmente

LUIZA FONSECA AMORIM DE PAULA

Data: 19/05/2026 18:05:04-0300

Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Profa. Dra. Luiza Fonseca Amorim de Paula (UFMG)



Documento assinado digitalmente

DAYVID RODRIGUES COUTO

Data: 18/05/2026 08:47:28-0300

Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Prof. Dr. Dayvid Rodrigues Couto (UFES)
Coorientador



Documento assinado digitalmente

MARCELO TRINDADE NASCIMENTO

Data: 17/05/2026 23:20:46-0300

Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Prof. Dr. Marcelo Trindade Nascimento (UENF)
Orientador

Dedico...

A minha família, em especial minhas queridas e amadas mãe Marcilene, avó Inez e meus queridos e amados pai Jorge e irmão Marcos, por serem os maiores e melhores exemplos de vida e incentivadores da minha caminhada.

AGRADECIMENTOS

A realização desta tese representa a conclusão de uma etapa que jamais seria possível sem o apoio, incentivo e colaboração de muitas pessoas que estiveram ao meu lado ao longo desta jornada.

Agradeço, primeiramente, à minha família, base de tudo o que sou. Aos meus pais Jorge e Marcilene, avó Inez e meu irmão Marcos, pelo amor incondicional, exemplos de força, incentivo e pela confiança depositada em mim, mesmo à distância. Aos demais familiares, pelo carinho constante e pelas palavras de incentivo que fortaleceram minha caminhada.

Ao meu orientador, Marcelo Trindade Nascimento, expresso minha profunda gratidão pela orientação firme e ao mesmo tempo generosa, pelos valiosos conselhos, paciência e dedicação, sempre disposto a ajudar com o desenvolvimento do trabalho. Aos meus coorientadores e amigos, Dayvid Rodrigues Couto e Talitha Mayumi Francisco, agradeço imensamente pelas contribuições essenciais, pela disponibilidade e por todas as discussões que enriqueceram este estudo. A confiança no meu trabalho e seus exemplos foram fundamentais para meu crescimento acadêmico e pessoal. Obrigado por tudo, vocês três realmente fizeram diferença em minha vida!!

Agradeço aos amigos que me ajudaram nas coletadas dos dados, sem vocês esse trabalho não seria possível. Obrigado Hérick Viana, Leandro Silva, Ian Moreira, Anatoly Queiroz, Jhonnatas Paiva, Henio Lima, Roberto da Costa, Nilson Berriel, Alan Oliveira, Daniel Medina, Échily Sartori, Elis Rocha e Luiz Moser. Além disso, pela convivência diária, pelas trocas científicas e, especialmente, pela parceria, apoio emocional e amizade. Cada conversa, cada ajuda em campo ou no laboratório e cada momento de descontração tornaram essa trajetória mais leve e memorável.

Agradeço também a pareceria e convívio com o grupo de Ecologia Vegetal e do Laboratório de Ciências Ambientais da UENF.

Aos taxonomistas que ajudaram na identificação das espécies em suas respectivas famílias: Haroldo Cavalcante de Lima (Fabaceae), Marcelo Souza (Myrtaceae), Alexandre Quinet (Lauraceae), Filipe Torres (Rubiaceae), Domingos Cardoso (Fabaceae), Renato Goldenberg (Melastomataceae), Thuane Bochorny (Melastomataceae), Milton Groppo (Rutaceae), Adriana Lobão (Annonaceae), Mario Gomes (Rubiaceae).

Aos amigos que ajudaram na identificação das espécies no geral: Renato Carvalho, João Paulo Zorzanelli, Davi Nepomuceno, Dayvid Couto e Fabio Mostacato Bastos.

Aos amigos escaladores Fábio Castilho Guerra Júnior e Jaques Paulo e Silva por terem aberto a via de escalada de acesso a floresta de topo da Pedra da

Andorinha. Sem vocês não seria possível acessar essa área de estudo, gratidão!!

Agradeço ao amigo Ranieri Ribeiro Paula pelo auxílio dos cálculos de biomassa e estoque de carbono das ilhas florestais de cume.

Ao Sidonil e Maria da Penha, exemplos de acolhimento e amor, por terem liberado sua propriedade para os trabalhos na Pedra do Baú e Bauzinho. Jamais esquecerei dos cafés da tarde pós campo que vocês serviam, feitos com muito amor. Obrigado por tudo.

Ao professor Henrique Machado Dias, pessoa que admiro e me orientou na graduação e mestrado, obrigado por disponibilizar o herbário CAP (UFES – Jerônimo Monteiro) como base para realização dos trabalhos na Pedra da Andorinha e Três Irmãs.

Agradeço também ao Daniel Medina Corrêa Santos, por ter reaberto a via de escalada na Pedra da Andorinha, colocando novas cordas.

Ao Felipe Pedruzzi Spilare, da Pedra do Cabrito, que nos indicou e guiou até a floresta de cume que mais me encantou.

Agradeço também a Luiza de Paula, seus pais Marcelo e Ana Lúcia, seu companheiro Renato, por terem aberto as portas de suas casas para minha estadia em Belo Horizonte para a realização de uma disciplina na UFMG. Além de todos os papos e dicas sobre estudos em inselbergs que tive a oportunidade de ter com a Luiza. Muito obrigado, minha eterna gratidão.

Grato a Fernanda Gondim Lambert Moreira pela confecção dos mapas do segundo e terceiro capítulo desta tese.

Minha gratidão também à Universidade Estadual do Norte Fluminense e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais pelo ambiente de aprendizado e pela infraestrutura oferecida. Agradeço aos professores que contribuíram para minha formação durante disciplinas, bancas, eventos e discussões científicas.

Um agradecimento especial aos professores Cláudio Roberto Marciano e Gabriel Ramatis Pugliese Andrade do Laboratório de Solos (CCTA/UENF), por cederem o laboratório para minhas análises de solo. Além da ajuda e orientação do técnico Ederaldo e dos alunos Alex, Josiane, Lailson e Dagles. Gratidão!!

Agradeço também ao professor Carlos Rezende, Carlão, gestor da Central Analítica do LCA pelas leituras das extrações realizadas para o solo. Além dos técnicos Marcelo Almeida e Diogo Quitete, que sempre se mostraram solícitos para a realização das análises.

À instituição de fomento, CAPES, pelo apoio financeiro, essencial para o desenvolvimento desta pesquisa (Processo 88887.815833/2023-00).

Aos membros da banca pela disponibilidade em analisar e contribuir com esse trabalho.

Aos amigos que a vida acadêmica me apresentou e também aos amigos de longa data, deixo meu muito obrigado pelo apoio, pelas conversas e pela compreensão nos momentos de ausência.

Por fim, agradeço a todos que, de alguma forma, contribuíram para que este trabalho se tornasse possível. A cada gesto de apoio, incentivo ou compreensão, meu sincero reconhecimento.

As noites em que dormi nas florestas de cume durante as coletas, refletia sobre como a natureza nos ensina a esperar. Ali, percebi que a paciência não é passividade, mas a aceitação de que cada processo tem seu próprio ritmo e de que o tempo segue conforme “ela” determina, não segundo nossos desejos.

Sumário

LISTA DE FIGURAS.....	XII
LISTA DE TABELAS.....	XVI
RESUMO	XIX
ABSTRACT	XXI
ORGANIZAÇÃO DA TESE	1
INTRODUÇÃO GERAL.....	2
Inselbergs	2
Definição	2
Ameaças e importância ecológica	4
Principais habitats e comunidade vegetais de inselbergs	5
Comunidades lenhosas de inselbergs	7
Objetivos Gerais da tese	10
CARACTERIZAÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO	11
Ilhas florestais de inselbergs	11
Ilha florestal de cume da Pedra das Três Irmãs e Pedra das Andorinhas	14
Ilha florestal de cume da Pedra do Baú e Pedra do Bauzinho	16
Ilha florestal de cume da Pedra do Cabrito	18
Caracterização do solo	20
CAPÍTULO 1	22
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA DA DIVERSIDADE TAXONÔMICA, FUNCIONAL E FILOGENÉTICA DE ESPÉCIES VEGETAIS SOBRE AFLORAMENTOS ROCHOSOS (INSELBERGS) NA REGIÃO TROPICAL	22
1. Resumo	22
2. Abstract	24
3. Introdução	25
4. Métodos	26
4.1. Método de pesquisa na literatura	26
4.2. Análise da literatura	28
5. Resultados	29
5.1. Diversidade taxonômica.....	31
5.2. Diversidade funcional	35

5.3. Diversidade filogenética.....	36
6. Discussão	36
6.1. Diversidade taxonômica.....	37
6.2. Diversidade funcional	39
6.3. Diversidade filogenética.....	40
7. Conclusão	41
CAPÍTULO 2	42
ILHAS FLORESTAIS DE CUME EM INSELBERGS DO SUDESTE BRASILEIRO: CARACTERIZAÇÃO FLORÍSTICA, DIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO.....	42
1. Resumo	42
2. Abstract	44
3. Introdução.....	46
4. Métodos.....	48
4.1. Áreas de estudo	48
4.2. Inventário florístico	50
4.3. Espécies ameaçadas, distribuição geográfica, tipo de vegetação e síndromes de polinização/dispersão.....	50
4.4. Fragmentos florestais de referência	51
4.5. Análise de dados	53
5. Resultados	55
5.1. Florística	55
5.2. Espécies ameaçadas.....	64
5.3. Distribuição geográfica e tipo de vegetação	66
5.4. Síndromes de polinização e dispersão	67
5.5. Dendrograma de dissimilaridade e diagrama de Venn	67
5.6. Relações com fragmentos florestais da Mata Atlântica	69
6. Discussão	73
7. Conclusão.....	81
CAPÍTULO 3	82
ESTRUTURA, DIVERSIDADE E ESTOQUE DE CARBONO DE ILHAS FLORESTAIS DE CUME EM INSELBERGS NO SUDESTE DO BRASIL.....	82
1. Resumo	82
2. Abstract	84

3. Introdução	85
4. Métodos	87
4.1. Área de estudo	87
4.2. Diversidade de espécies e estrutura da comunidade	89
4.3. Biomassa acima do solo e estoque de carbono	90
4.4. Análise de dados	90
5. Resultados	93
5.1. Diversidade de espécies e estrutura da comunidade	93
5.2. Biomassa acima do solo e estoque de carbono	110
6. Discussão	114
7. Conclusão	122
CONSIDERAÇÕES FINAIS	123
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	124

LISTA DE FIGURAS

Caracterização das áreas de estudo

Figura 1. Localização dos inselbergs estudados no domínio fitogeográfico da Mata Atlântica, sudeste do Brasil. Onde: 1 = Pedra do Cabrito, 2 = Pedra das Andorinhas, 3 = Pedra das Três Irmãs, 4 = Pedra do Bauzinho e 5 = Pedra do Baú..... 13

Figura 2. Visão geral dos inselbergs estudados. **A.** Pedra das Três Irmãs. **B.** Pedra da Andorinha. **C - D.** Acesso às ilhas florestais de cume. **E.** Logística com acampamentos para realização do estudo. **F.** Aspecto da floresta de cume na Pedra das Andorinhas. **G - H.** Presença de nevoeiros observados nas florestas de cume..... 15

Figura 3. Visão geral dos inselbergs estudados. **A.** Complexo rochoso da Pedra do Baú (à direita) e do Bauzinho (à esquerda) na região norte do Rio de Janeiro. **B.** Amostragem da vegetação e coleta de espécimes para identificação taxonômica. **C.** Visão da ilha florestal de cume com presença de um curso d'água na Pedra do Baú. **D.** Visão geral da ilha florestal de cume na Pedra do Bauzinho, com presença nevoeiro..... 17

Figura 4: Visão geral do inselberg estudado. **A.** Complexo rochoso da Pedra do Fio e Pedra do Cabrito (a direita). **B.** Ilha florestal circundada por rocha exposta no cume da Pedra do Cabrito. **C.** Borda da ilha florestal de cume. **D.** Interior da ilha florestal de cume, evidenciando a estrutura da floresta. **E.** Amostragem da ilha florestal de cume, evidenciando o sub-bosque rico em espécies herbáceas (Bromeliaceae) e epífitas avasculares (musgos) abundantes nos troncos das árvores..... 19

Figura 5: Amostragem do solo. **A.** Coleta de topo na ilha florestal de cume da Pedra do Cabrito, utilizando o trado holandês. **B.** Amostras de solo das ilhas florestais de cume, onde **1:** Pedra das Três Irmãs, **2:** Pedra das Andorinhas, **3:** Pedra do Baú, **4:** Pedra do Bauzinho e **5:** Pedra do Cabrito..... 20

CAPÍTULO 1.

Figura 1. Fluxograma descrevendo o protocolo de busca e os artigos incluídos para a revisão sistemática. Adaptado de Moher et al. (2009). Veja o texto para os critérios usados para exclusões..... 28

Figura 2. Número de publicações sobre inselbergs realizadas na região tropical do globo por país..... 29

Figura 3. Número de trabalhos sobre diversidade taxonômica, funcional e filogenética em inselbergs tropicais, no recorte temporal 2014 - 2024..... 29

Figura 4. Número de trabalhos em inselbergs para cada subtema em relação aos países da região tropical..... 30

Figura 5. Número de trabalhos de diversidade taxonômica, funcional e filogenética em inselbergs relacionados aos domínios fitogeográficos brasileiros.....	30
Figura 6. Número de trabalhos em relação ao tipo de habitat/comunidade vegetal estudadas nos inselbergs tropicais para cada subtema (taxonômico, funcional e filogenético).....	31
Figura 7. Número de trabalhos em relação ao foco de amostragem para os trabalhos de diversidade taxonômica para inselbergs da região tropical.....	32
Figura 8. Ocorrência das cinco famílias mais ricas em número de espécies nos trabalhos taxonômicos levantados.....	32
Figura 9. Ocorrência dos três gêneros mais ricos em número de espécies nos trabalhos taxonômicos levantados.....	33
Figura 10. Principais formas de vida nos levantamentos taxonômicos. O termo briófita foi inserido no contexto de forma de vida.....	34
Figura 11. Mapa com a localização dos inselbergs onde foram realizados levantamentos florísticos (2014 – 2024).....	34
Figura 12. Número de trabalhos em relação ao foco de amostragem para os trabalhos de diversidade funcional em inselbergs da região tropical.....	35
Figura 13. Número de trabalhos em relação ao tipo de traço funcional estudado para os trabalhos de diversidade funcional em inselbergs da região tropical....	35
Figura 14. Número de trabalhos em relação ao foco de amostragem para os trabalhos de diversidade filogenética em inselbergs da região tropical.....	36

CAPÍTULO 2.

Figura 1. Localização das ilhas florestais de cume dos inselbergs estudados e dos fragmentos florestais utilizados como referência da matriz do entorno. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito.....	48
Figura 2. Diagrama de Venn representando o número de espécies ameaçadas compartilhadas entre as ilhas florestais de cume dos inselbergs amostrados. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito.....	66
Figura 3. Dendrograma de dissimilaridade (índice de Jaccard) obtido pela análise de 225 espécies em cinco ilhas florestais de cume de inselbergs brasileiros. Coeficiente de correlação cofenética = 0,9817. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito.....	68
Figura 4. Diagrama de Venn representando o número de espécies compartilhadas e espécies únicas entre as ilhas florestais de cume dos inselbergs amostrados. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das	

Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito..... 69

Figura 5. Representação bidimensional da escala multidimensional não métrica (NMDS), ilustrando a ordenação da composição de espécies nas cinco ilhas florestais de cume de inselbergs e fragmentos florestais da Mata Atlântica, com base na matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis. Valor de stress = 0,1295..... 70

Figura 6. Gráfico UpSet indicando a sobreposição de espécies entre as áreas estudadas. As barras horizontais (Set Size) indicam a riqueza total de espécies por área, enquanto as barras verticais (Intersection Size) representam o número de espécies compartilhadas entre combinações de áreas. Os pontos conectados identificam quais áreas participam de cada interseção, evidenciando padrões de compartilhamento e exclusividade florística..... 71

Figura 7. Diversidade beta por tipo de par de ambientes, baseada no índice de Jaccard, subdividida em aninhamento (JNE), diversidade beta total (JAC) e substituição de espécies (JTU), para comparações entre as ilhas florestais de cume, floresta ombrófila e floresta estacional semidecidual..... 72

CAPÍTULO 3.

Figura 1. Localização dos inselbergs estudados no domínio fitogeográfico da Mata Atlântica, sudeste do Brasil. Onde: 1 = Pedra do Cabrito, 2 = Pedra das Andorinhas, 3 = Pedra das Três Irmãs, 4 = Pedra do Bauzinho e 5 = Pedra do Baú..... 88

Figura 2. Curvas de acumulação de espécies lenhosas em cinco ilhas florestais de cume de inselbergs da Mata Atlântica, sudeste do Brasil. Curvas de rarefação baseadas em indivíduos (linha contínua) e de extrapolação (linhas tracejadas) para os inselbergs estudados. Intervalos de confiança de 95% (áreas sombreadas). Os números de Hill representam a diversidade: $q = 0$ (riqueza observada); $q = 1$ (espécies comuns); $q = 2$ (espécies dominantes). As cores representam os inselbergs: P3I – Pedra das Três Irmãs, PAD – Pedra das Andorinhas, PB – Pedra do Baú, PBZ – Pedra do Bauzinho e PC – Pedra do Cabrito..... 93

Figura 3. Classificação por abundância de espécies lenhosas em cinco ilhas florestais de cume em inselbergs do sudeste do Brasil. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs; PAD = Pedra das Andorinhas; PB = Pedra do Baú; PBZ = Pedra do Bauzinho; PC = Pedra do Cabrito..... 100

Figura 4. Classificação por índice de valor de importância (IVI) de espécies lenhosas de cinco ilhas florestais de cume em inselbergs do sudeste do Brasil. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs; PAD = Pedra das Andorinhas; PB = Pedra do Baú; PBZ = Pedra do Bauzinho; PC = Pedra do Cabrito..... 100

Figura 5. Distribuição diâmetrica dos indivíduos lenhosos ($DAP \geq 5,0$ cm) de ilhas florestais de cume em cinco inselbergs do sudeste do Brasil. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs; PAD = Pedra das Andorinhas; PB = Pedra do Baú; PBZ

= Pedra do Bauzinho; PC = Pedra do Cabrito.....	101
---	-----

Figura 6. Distribuição de altura dos indivíduos lenhosos ($DAP \geq 5,0$ cm) de ilhas florestais de cume em cinco inselbergs do sudeste do Brasil. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs; PAD = Pedra das Andorinhas; PB = Pedra do Baú; PBZ = Pedra do Bauzinho; PC = Pedra do Cabrito..... 102

Figura 7. Representação bidimensional da escala multidimensional não métrica (NMDS), ilustrando a ordenação da composição de espécies lenhosas nas cinco ilhas florestais de cume de inselbergs do sudeste do Brasil, com base na matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs; PAD = Pedra das Andorinhas; PB = Pedra do Baú; PBZ = Pedra do Bauzinho; PC = Pedra do Cabrito. Valor de stress = 0,1396..... 104

Figura 8. Dissimilaridade de Morisita-Horn entre as cinco ilhas florestais de cume de inselbergs do sudeste do Brasil. Onde: PC = Pedra do Cabrito, P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PBZ = Pedra do Bauzinho e PB = Pedra do Baú. Coeficiente cophenético = 0,9970..... 105

Figura 9. Representação bidimensional da escala multidimensional não métrica (NMDS), ilustrando a ordenação da composição de espécies lenhosas das ilhas florestais de cume (P3I, PAD, PB, PBZ e PC) e vegetação lenhosa não florestal (PA, PL, PP e AS) em nove inselbergs do sudeste do Brasil, com base na matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis. Valor de stress = 0,0607..... 107

Figura 10. Dissimilaridade de Morisita-Horn entre as ilhas florestais de cume e vegetação lenhosa não florestal de inselbergs do sudeste do Brasil. Ilhas florestais de cume: PC = Pedra do Cabrito, P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PBZ = Pedra do Bauzinho, PB = Pedra do Baú. Vegetação lenhosa não florestal: SA = Santa Angélica, PA = Pedra da Aliança, PL = Pedra Lisa, PP = Pedra dos Pontões. Coeficiente cophenético = 0,9935...108

LISTA DE TABELAS

Caracterização das áreas de estudo

Tabela 1. Caracterização física e química do solo das ilhas florestais de cume de inselbergs estudados no norte do Rio de Janeiro e sul do Espírito Santo.... 21

CAPÍTULO 1.

Tabela 1. Dados extraídos dos artigos para cada subtema (Diversidade taxonômica, funcional e filogenética)..... 28

CAPÍTULO 2.

Tabela 1. Conjunto de informações dos cinco inselbergs estudados para a Mata Atlântica do sudeste brasileiro. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito. Matriz florestal: FES = Floresta Estacional Semidecidual..... 49

Tabela 2. Informações das ilhas florestais dos inselbergs estudados e fragmentos florestais da Mata Atlântica utilizados como referência da matriz do entorno. Onde: Spp. = número de espécies, IFC = ilha florestal de cume, FOD = Floresta Ombrófila Densa e FES = Floresta Estacional Semidecidual..... 52

Tabela 3. Tabela 3: Espécies lenhosas registradas em cinco ilhas florestais de cume de inselbergs da Mata Atlântica, Sudeste do Brasil. Onde: Síndrome de polinização (SP): Ent = entomofilia, Orn = ornitofilia, Qui = quiropterofilia; Síndrome de dispersão (SD): Ane = anemocórica, Zoo = zoocórica, Aut = autocórica, Bar = barocórica; Domínio Fitogeográfico (DF): AD = ampla distribuição (ocorrem em mais de três domínios fitogeográficos no Brasil e/ ou fora do Brasil), Am = Amazônia, Ca = Caatinga, Ce = Cerrado, Ma = Mata Atlântica, TV = tipo de vegetação, FO = Florestal Ombrófila, FES = Floresta Estacional Semidecidual, FTF = Floresta de Terra Firme, FV = Floresta de Várzea, FG = Floresta de Galeria, FOM = Floresta Ombrófila Mista, FEP = Floresta Estacional Perenifólia, CLS = Cerrado Lato Sensu, RES = Restinga, AR = afloramento rochoso, CR = campo rupestre, CA = Campo de Altitude, AO = ampla ocorrência (mais de três tipos de vegetação), * = ocorre em afloramento rochoso. P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra da Andorinha, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho, PC = Pedra do Cabrito..... 56

Tabela 4. Espécies ameaçadas registradas nas ilhas florestais de cume de cinco inselbergs do sudeste do Brasil. Espécies categorizadas de acordo com diferentes bancos de dados estaduais e/ou nacional. Categorias: VU = vulnerável, EN = em perigo, CR = criticamente em perigo. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito..... 65

CAPÍTULO 3.

Tabela 1. Conjunto de informações dos cinco inselbergs estudados para a Mata Atlântica do sudeste brasileiro. Onde: Cwa = Clima subtropical úmido, Aw = Clima quente e úmido, Cfb = Clima temperado quente, P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito. Matriz florestal: FES = Floresta Estacional Semidecidual..... 89

Tabela 2. Índice de diversidade de Shannon e equitatividade de Pielou em duas comunidades lenhosas de inselberg (ilha florestal de cume e vegetação lenhosa não florestal) e fragmentos florestais da Mata Atlântica. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs; PAD = Pedra das Andorinhas; PB = Pedra do Baú; PBZ = Pedra do Bauzinho; PC = Pedra do Cabrito; VL = vegetação lenhosa não florestal; F = fragmento; IFC = Ilha florestal de cume; FED* = Floresta Estacional Decídua em afloramento calcário; FOD = Floresta Ombrófila Densa; FES = Floresta Estacional Semidecidual..... 94

Tabela 3. Parâmetros fitossociológicos das espécies lenhosas amostradas em cinco ilhas florestais de cume em inselbergs do sudeste do Brasil. Inselbergs: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito. Onde: DA = densidade absoluta (indivíduos ha⁻¹); AB = área basal (m² ha⁻¹); DR = densidade relativa (%); DoR = dominância relativa (%); FR = frequência relativa (%); IVI = índice de valor de importância (%). As espécies estão listadas em ordem decrescente de IVI (Índice de Valor de Importância)..... 96

Tabela 4. Parâmetros estruturais de duas comunidades lenhosas em diferentes inselbergs da Mata Atlântica, sudeste do Brasil. Ilhas florestais de cume (IFC) de Inselbergs amostrados: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho, PC = Pedra do Cabrito. Vegetação lenhosa não florestal (VL) de Inselbergs amostrados no trabalho de Couto et al. (2025): PP = Pedra dos Pontões, PL = Pedra Lisa, PA = Pedra da Aliança e SA = Santa Angélica. Os valores são expressos como média ± desvio padrão..... 109

Tabela 5. Estoque de biomassa arbórea acima do solo (AGB) e Carbono em fragmentos florestais da Mata Atlântica e duas comunidades lenhosas de inselberg (ilha florestal de cume e vegetação lenhosa não florestal) (DAP ≥ 5,0 cm). Onde: F = fragmento; VL = vegetação lenhosa não florestal; PBZ = Pedra do Bauzinho; PB = Pedra do Baú; P3I = Pedra das Três Irmãs; PC = Pedra do Cabrito; PAD = Pedra da Andorinha; IFC = Ilha florestal de cume; FOD = Floresta Ombrófila Densa; FES = Floresta Estacional Semidecidual; FED = Floresta Estacional Decídua; * = floresta madura; ** = floresta perturbada..... 110

Tabela 6. Dez espécies que mais representaram o estoque de AGB para cada ilha florestal de cume. Onde: PBZ = Pedra do Bauzinho; PB = Pedra do Baú; P3I = Pedra das Três Irmãs; PC = Pedra do Cabrito; PAD = Pedra da Andorinha; IFC = Ilha florestal de cume. AGB = estoque de biomassa aérea; N = número de

indivíduos (0,1 ha); WG = densidade da madeira; DAP = diâmetro a 1,30 m; H = altura. Os valores de DAP e H são expressos como média $\pm$ desvio padrão... 111

RESUMO

Os inselbergs são afloramentos rochosos antigos, isolados, ambientalmente restritivos e com ampla distribuição para a região tropical, sendo constituídos predominantemente por rochas graníticas e gnáissicas. Esses ambientes apresentam um mosaico de habitats que abrigam comunidades vegetais altamente especializadas, com elevados níveis de diversidade, endemismo e adaptações a condições extremas, configurando ecossistemas de grande relevância ecológica. Apesar disso, os inselbergs permanecem entre os ecossistemas menos investigados, especialmente no que se refere a vegetação lenhosa associada a esses ambientes. Nesse contexto, esta tese teve como objetivo geral ampliar o conhecimento sobre a diversidade vegetal em inselbergs tropicais, com ênfase para a vegetação lenhosa (arbustos, árvores e palmeiras) que ocorre nas ilhas florestais de cume de inselbergs da Mata Atlântica, abordando aspectos florísticos e estruturais, bem como sua contribuição para a conservação da biodiversidade e o estoque de carbono. No capítulo 1, foi realizada uma revisão sistemática da literatura sobre a diversidade taxonômica, funcional e filogenética de plantas em inselbergs tropicais, a partir de publicações indexadas nas bases Web of Science e Scopus no período de 2014 a 2024. Foram identificados 69 estudos, com destaque para o Brasil como principal país em relação a produção científica sobre o tema. A revisão indicou a concentração de pesquisas em diversidade taxonômica, sobretudo envolvendo famílias como Fabaceae, Bromeliaceae e Orchidaceae, enquanto estudos sobre diversidade funcional e, principalmente, filogenética ainda são escassos, evidenciando lacunas importantes no conhecimento desses ecossistemas. Nos capítulos 2 e 3, foram investigadas as ilhas florestais de cume em cinco inselbergs graníticos localizados no sudeste do Brasil, avaliando a riqueza florística, a diversidade beta, a estrutura da comunidade lenhosa e o estoque de biomassa aérea. As ilhas florestais apresentaram riqueza florística comparável à de fragmentos florestais da matriz regional, forte conexão biogeográfica com a flora da Mata Atlântica e predomínio de síndromes de polinização entomófila e dispersão zoocórica. A elevada diversidade beta, dominada pela substituição de espécies, indicou baixa similaridade florística entre áreas e reforçou o papel dessas ilhas como microrefúgios para a biodiversidade vegetal. Do ponto de vista estrutural, as comunidades apresentaram padrão oligárquico, com poucas espécies

dominantes e elevada quantidade de espécies raras. Além disso, as ilhas florestais de cume se destacaram como importantes reservatórios de carbono, com elevados estoques de biomassa aérea, contribuindo de forma significativa para a dinâmica de carbono da Mata Atlântica. De forma integrada, os resultados desta tese demonstram que as ilhas florestais de cume em inselbergs representam comunidades vegetais singulares, pouco documentadas e de elevada relevância ecológica, desempenhando papel fundamental na manutenção da diversidade florística, de processos ecológicos e de serviços ecossistêmicos. Assim, medidas de conservação da Mata Atlântica devem incorporar esses ambientes negligenciados, reforçando a necessidade de estratégias de proteção mais abrangentes e de novos estudos que aprofundem a compreensão dos fatores ambientais, funcionais e filogenéticos que estruturam a flora lenhosa em inselbergs desse domínio fitogeográfico.

Palavras-chave: afloramento rochoso, biomassa aérea, diversidade beta, ecologia, estratificação horizontal, habitat, ilhas terrestres, Mata Atlântica, vegetação arbóreo-arbustiva, vegetação rupestre.

ABSTRACT

Inselbergs are ancient, isolated rocky outcrops that are environmentally restrictive and widely distributed across tropical regions, being predominantly composed of granitic and gneissic rocks. These environments exhibit a mosaic of habitats that harbor highly specialized plant communities, with high levels of diversity, endemism, and adaptations to extreme conditions, thus constituting ecosystems of great ecological relevance. Despite this, inselbergs remain among the least studied ecosystems, particularly with regard to the woody vegetation associated with these environments. In this context, the general objective of this thesis was to expand knowledge on plant diversity in tropical inselbergs, with an emphasis on woody vegetation (shrubs, trees, and palms) occurring in summit forest islands of inselbergs within the Atlantic Forest, addressing floristic and structural aspects, as well as their contribution to biodiversity conservation and carbon storage. In Chapter 1, a systematic literature review was conducted on the taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of plants in tropical inselbergs, based on publications indexed in the Web of Science and Scopus databases from 2014 to 2024. A total of 69 studies were identified, with Brazil standing out as the leading country in scientific production on this topic. The review indicated a concentration of research on taxonomic diversity, particularly involving families such as Fabaceae, Bromeliaceae, and Orchidaceae, while studies on functional and especially phylogenetic diversity remain scarce, highlighting important knowledge gaps regarding these ecosystems. In Chapters 2 and 3, summit forest islands in five granitic inselbergs located in southeastern Brazil were investigated, evaluating floristic richness, beta diversity, the structure of woody communities, and aboveground biomass stocks. The forest islands showed floristic richness comparable to that of forest fragments within the surrounding landscape matrix, a strong biogeographic connection with the Atlantic Forest flora, and a predominance of entomophilous pollination and zoochorous dispersal syndromes. The high beta diversity, driven mainly by species turnover, indicated low floristic similarity among sites and reinforced the role of these islands as microrefugia for plant biodiversity. From a structural perspective, the communities exhibited an oligarchic pattern, with a few dominant species and a high number of rare species. In addition, summit forest islands stood out as important carbon reservoirs, with high aboveground biomass stocks,

contributing significantly to carbon dynamics in the Atlantic Forest. Overall, the results of this thesis demonstrate that summit forest islands on inselbergs represent unique, poorly documented plant communities of high ecological relevance, playing a fundamental role in maintaining floristic diversity, ecological processes, and ecosystem services. Therefore, conservation measures for the Atlantic Forest should incorporate these neglected environments, reinforcing the need for more comprehensive protection strategies and further studies to deepen the understanding of the environmental, functional, and phylogenetic factors that structure woody flora in inselbergs within this phytogeographic domain.

Keywords: aboveground biomass, arboreal–shrub vegetation, Atlantic Forest, beta diversity, ecology, habitat, horizontal stratification, rocky outcrop, rupestrian vegetation, terrestrial islands.

ORGANIZAÇÃO DA TESE

A presente tese está estruturada em uma introdução geral, uma breve descrição das áreas de estudo, três capítulos independentes e considerações finais, além de uma seção única de referências bibliográficas. Na introdução geral busquei abordar os principais assuntos para fundamentar a tese, auxiliando no entendimento dos capítulos. Os capítulos são apresentados no formato de manuscritos, elaborados de forma independente, cada qual com sua seção de introdução, métodos, resultados, discussão e conclusão. Por fim, a conclusão geral tem como propósito integrar os resultados obtidos nos diferentes capítulos, promovendo uma síntese ampla das principais conclusões do trabalho.

O primeiro capítulo teve por objetivo expandir o conhecimento sobre a diversidade taxonômica, funcional e filogenética dos inselbergs tropicais, através de uma revisão bibliográfica para entender o estado da arte deste tema.

O objetivo do segundo capítulo foi a descrição da comunidade vegetal denominada ilha florestal de cume para inselbergs, bem como a listagem florística, características das espécies (distribuição geográfica, tipo de vegetação, síndromes de polinização/dispersão), levantamento de espécies ameaçadas e comparações com fragmentos florestais da Mata Atlântica (composição e diversidade beta).

Por fim, o terceiro e último capítulo teve como objetivo avaliar a diversidade e a estrutura florística da comunidade lenhosa (arbustos, árvores e palmeiras) das ilhas florestais de cume, bem como a biomassa aérea e estoque de carbono.

INTRODUÇÃO GERAL

Afloramentos rochosos ocorrem quando o substrato rochoso fica exposto na superfície terrestre, originando elementos únicos e de grande destaque na paisagem (Porembski & Barthlott 2000a; Twidale & Romaní 2005). Esses afloramentos podem variar de acordo com sua gênese, composição mineralógica e intemperismo incidente (Bremer & Sander 2000; Azevedo et al. 2024; Vanschoenwinkel et al. 2025) e possuem várias terminologias ao redor do globo, como os campos rupestres, cangas, campos de altitude, koppie, mogote, nunatak, tepui, tower karst e os inselbergs (Vanschoenwinkel et al. 2025). Geomorfologicamente, esses afloramentos funcionam como “ilhas geológicas”, com formas variando de superfícies tabulares (e.g Monte Roraima) a domos convexos (e.g inselbergs, como os Pães de açúcar). Além de sua relevância geológica, os afloramentos abrigam comunidades de plantas altamente especializadas e adaptadas a condições ambientais extremas, como déficit hídrico, elevada insolação, solos rasos ou ausentes e escassez de nutrientes (Barthlott & Porembski 2000a). Nessa tese, o foco será direcionado para os afloramentos rochosos compostos por granito e/ou gnaisse, denominados inselbergs s.str. (Barthlott & Porembski 2000a; Vanschoenwinkel et al. 2025).

Inselbergs

Definição

O termo inselberg foi introduzido pelo geólogo Wilhelm Bornhardt por volta de 1900, derivado do alemão *insel* (ilha) e *berg* (montanha) para descrever elevações rochosas isoladas na paisagem (Porembski & Barthlott 2000a). Tradicionalmente, o termo inselberg tem sido utilizado em um sentido *sensu stricto*, referindo-se a afloramentos rochosos graníticos ou gnáissicos isolados em formato de cúpula (Porembski & Barthlott 2000a). No entanto, a revisão recente de Vanschoenwinkel et al. (2025) propõe uma abordagem *sensu lato*, de caráter biológico, que amplia esse conceito para incluir diferentes tipos de afloramentos rochosos, independentemente da forma ou litologia. Nessa perspectiva, o que define um inselberg não é sua morfologia clássica, mas a combinação de antiguidade, isolamento em relação à matriz e presença de

microhabitats distintos, características que moldam os processos ecológicos e evolutivos associados a essas ilhas terrestres. Nesse sentido, diferentes tipos de afloramentos rochosos (mesas, escudos graníticos, cangas ferruginosas, torres cársticas e outros monólitos de litologias variadas) podem ser compreendidos como inselbergs desde que compartilhem essas três características. Entretanto, o foco dessa tese foi para os inselbergs *sensu stricto*, constituídos de granito e/ou gnaiss, que ocorrem de forma isolada ou agrupada e que se destacam nas paisagens onde estão inseridos (Porembski & Barthlott 2000a; Hmeljevski et al. 2017; Vanschoenwinkel et al. 2025), com sua principal distribuição para as regiões tropicais e subtropicais do globo (Porembski et al. 1997; Porembski & Barthlott 2000a). No Brasil, estão localizados principalmente nos domínios fitogeográficos da Caatinga e Mata Atlântica (Azevedo et al. 2024), mas a região sudeste ganha destaque por serem mais frequentes e exibirem a maior expressão da variabilidade dos inselbergs brasileiros (Safford & Martinelli 2000; Porembski 2007). A região sudeste brasileira está inserida entre as áreas mais importantes do mundo para esse tipo de ambiente, junto com Madagascar e o sudoeste da Austrália, que juntos representam os três *hotspots* mundiais de diversidade de plantas de inselbergs (Porembski 2007).

Esses ambientes, classificados como OCBILs (Old, Climatically Buffered, Infertile Landscapes), apresentam condições ambientais severas para a vegetação, que são afetadas pela alta incidência de radiação solar e de ventos, solos rasos que limitam a fixação de raízes, sementes e propágulos (Larson et al. 2000; Porembski & Barthlott 2000a; Hopper 2009; Hopper et al. 2021). As maiores profundidades do solo são restritas para trechos menos inclinados, em depressões rasas ou superfícies mais planas, limitando o armazenamento de nutrientes ou água, que é amplamente perdido por lixiviação e escoamento, respectivamente (Szarzynski 2000). Também, por serem ambientes abertos, a elevada incidência de radiação solar faz com que a amplitude térmica diária seja alta (Szarzynski 2000). Essas variáveis ambientais incidentes exigem estratégias de adaptações morfológicas e fisiológicas por parte da vegetação (Porembski et al. 2000; Barbosa-Silva et al. 2022), influenciando na ocorrência de espécies endêmicas e altamente especializadas (Porembski & Barthlott 2000b; Porembski 2007; Couto et al. 2016; de Paula et al. 2016; Francisco et al. 2018; Barbosa-

Silva et al. 2022). Apesar de sua importância ecológica e evolutiva, inselbergs permanecem pouco estudados e enfrentam ameaças crescentes, demandando estratégias de conservação que considerem sua singularidade e vulnerabilidade (Porembski et al. 2026; Yates et al. 2019; Pinto-Junior et al. 2024).

Ameaças e importância ecológica

A extração de rochas ornamentais, fogo, invasões biológicas e a fragmentação da matriz do entorno são as principais ameaças à biodiversidade dos inselbergs (Porembski et al. 2016). Além disso, poucos estão inseridos em unidades de conservação e, assim, sem proteção e fiscalização, sofrendo com o extrativismo de plantas para fins ornamentais e caça, resultando em perda de biodiversidade e de seus serviços ecossistêmicos (Porembski et al. 2016; de Paula et al. 2020). Não há estimativas confiáveis acerca das taxas globais de destruição dos inselbergs, nem uma legislação internacional para a conservação desses ambientes, o que dificulta a elaboração e execução de estratégias eficazes para a sua proteção (Porembski et al. 2016). A conservação desses ambientes é de extrema importância, em grande parte porque eles suportam uma biota única e endêmica, servindo de centros de diversidade para plantas especializadas, como plantas carnívoras, espécies tolerantes a dessecação e grupos hiperepilíticos restritos à habitas verticais extremamente limitantes (Seine et al. 1995; Porembski & Barthlott 2000a; Porembski et al. 2016; Barbosa-Silva et al. 2022; Couto et al. 2023).

Além disso, os inselbergs oferecem vários tipos de Contribuições da Natureza para as Pessoas (NCP - Nature's Contributions to People - <https://www.bpb.es.net.br/contribuicoes-da-natureza-para-as-pessoas/>). As contribuições seriam por Serviços de Provisão, influenciando no suprimento de água e ciclo hidrológico (Schut et al. 2014; Cross et al. 2015), além de fornecerem nutrientes para as paisagens da matriz do entorno através da lixiviação (Schut et al. 2014). Serviços de Regulação, contribuindo com o sequestro de carbono (Couto et al. 2025) e ciclagem de nutrientes (Freitas et al. 2022; Jerônimo Júnior et al. 2025). Serviços de Suporte, fornecendo refúgio e recursos alimentares necessários para animais (Pinder et al. 2000; Costa et al. 2022; Couto et al. 2025; Covre et al. 2025), estabelecendo interações bióticas cruciais. Os inselbergs também atuam como fonte de propágulos para as

florestas da matriz do entorno, podendo limitar a progressão da invasão de plantas invasoras (Costa et al. 2022). Também podem servir de refúgio ecológico para plantas típicas da matriz circundante (e.g. Couto et al. 2016; Francisco et al. 2023; Couto et al. 2025; Covre et al. 2025), funcionando como áreas úmidas dentro de florestas secas (van Der Plas & Olff 2024; Souza et al. 2025). Não menos importante, os Serviços Culturais, onde parte da história humana possui uma estreita relação com esses ambientes, seja por questões espirituais ou hábitos relacionados ao estilo de vida (e.g. escaladas, trilhas) (Larson 2004), além disso, seu valor cênico aumenta o bem estar humano (Couto et al. 2025).

Principais habitats e comunidade vegetais de inselbergs

Os inselbergs representam ambientes fragmentados, caracterizados por uma estrutura em mosaico composta por diferentes habitats e comunidades vegetais (Porembski et al. 2000; Porembski 2007). O grande número de habitats e a organização em mosaico aumenta a diversidade de espécies de plantas e consequentemente eleva a diversidade beta em relação a flora dos inselbergs (Safford & Martinelli 2000, de Paula et al. 2019).

Com base em análises estruturais da vegetação e critérios fisionômicos, os tipos de habitats e comunidades vegetais típicas desses ambientes foram sugeridas (Rizzini 1997; Porembski et al. 2000; Couto et al. 2023; Couto et al. 2025), classificadas conforme descrito a seguir:

- I. **Vegetação Criptogâmica** – Um biofilme consistindo de criptógamos, como cianobactérias e líquens, que vivem em rochas expostas. São responsáveis pela cor marrom ou acinzentada dos inselbergs.
- II. **Vegetação vascular epilítica** – plantas suculentas e xerófitas que crescem diretamente sobre a rocha e não formam uma vegetação muito agrupada, como os tapetes de monocotiledôneas. As espécies mais representativas são da família Bromeliaceae, Cactaceae e Orchidaceae.
- III. **Tapetes de monocotiledôneas** – formado principalmente por espécies das famílias Bromeliaceae, Cyperaceae e Velloziaceae, por serem clonais, constituem comunidades adensadas de plantas aderidas firmemente a rocha, formando tapetes de pequenas à grandes extensões.

- IV. **Piscinas rochosas** – são depressões existentes em locais planos ou em encostas moderadamente inclinadas, que armazenam água sazonalmente e abrigam plantas vasculares altamente especializadas que dependem da chuva para seu desenvolvimento (e.g. plantas carnívoras aquáticas).
- V. **Depressões rasas** – depressões preenchidas por substrato húmico ou solo de textura arenosa, com profundidade que varia de 2 a 30 cm. Habitat de grande importância para espécies perenes, como arbustos e árvores.
- VI. **Fendas** – aberturas estreitas que podem acumular uma fina camada de solo (como as depressões rasas) e formam locais favoráveis para o desenvolvimento de plantas mais exigentes, como árvores e/ou arbustos.
- VII. **Vegetação efêmera** – geralmente ocorrem nas bases das encostas rochosas e depende da infiltração de água durante a estação chuvosa. Espécies das famílias Poaceae, Cyperaceae, Lentibulariaceae, Eriocaulaceae e Xyridaceae são representantes dessa vegetação.
- VIII. **Paredões verticais** – habitat dominado por plantas hiperepilíticas adaptada a se estabelecer em paredes verticais (inclinação acima de 70°) e nuas, com ausência total de substrato, fixando suas raízes diretamente na superfície rochosa.
- IX. **Scrub ou Matagal lenhoso** – zona de transição entre o afloramento rochoso e a floresta da matriz do entorno.
- X. **Vegetação lenhosa não florestal** – espécies lenhosas estabelecidas sobre depressões preenchidas com solos rasos, sem formar dossel contínuo, caracterizado por árvores/arbustos espaçados e intercalados por rocha aflorada. A vegetação é composta por espécies endêmicas de inselberg e outras com ampla distribuição em florestas da matriz do entorno.
- XI. **Ilhas florestais** – localizadas em depressões no inselberg onde exista uma camada de solo com profundidade maior que 30 cm, formando florestas sob condições climáticas mais úmidas e dossel contínuo, sem a presença de rocha aflorada. Em alguns casos, essas ilhas ocorrem na porção mais alta dos inselbergs (cume), onde ocorre maior profundidade de solo entre os habitats e comunidades vegetais aqui levantadas.

Dependendo da altitude que alcançam, estão frequentemente cobertas por nuvens ou névoa, condição que pode favorecer o estabelecimento de plantas epífitas.

Os diferentes tipos de habitats e comunidades vegetais dos inselbergs diferem em grande parte de acordo com fatores microclimáticos e edáficos, influenciando as espécies de plantas que irão colonizar esses compartimentos de acordo com suas exigências ecofisiológicas (Kluge & Brulfert 2000; de Oliveira et al. 2004).

Comunidades lenhosas de inselbergs

Esse subtópico busca abordar alguns estudos sobre as comunidades lenhosas associadas a inselbergs, com ênfase nas ilhas florestais de cume (Porembski et al. 2000), foco de estudo dessa tese.

Grande parte dos habitats de inselberg são dominados por espécies herbáceas e arbustivas (de Paula et al. 2020; Couto et al. 2023), podendo estar relacionado com as condições ambientais específicas, como a ausência ou baixa profundidade do solo, dificultando o armazenamento de água e desenvolvimento de raízes (Porembski 2007), que limita o estabelecimento e influencia na riqueza e composição de espécies lenhosas (Yates et al. 2019). Dentre os habitats e comunidades vegetais descritos para os inselbergs, apenas cinco parecem favorecer o estabelecimento de espécies lenhosas, por estarem associados a solos de maior profundidade. Esses incluem o *scrub* (matagal lenhoso), fendas, depressões rasas, vegetação lenhosa não florestal e ilhas florestais (Rizzini 1997; Porembski et al. 2000; Parmentier 2003; Yates et al. 2019; Couto et al. 2025; Covre et al. 2025).

Ao longo do globo alguns estudos foram realizados especificamente para as formações lenhosas de inselbergs. Na região do Sudoeste Australiano (SWAFR), Yates et al. (2019) descreveram que variáveis ambientais relacionadas a aridez (solo, topografia, precipitação) estão mais correlacionadas com a riqueza de espécies de árvores e arbustos em depressões rasas e matagal lenhoso, quando comparado com o tamanho do inselberg ou seu isolamento espacial. Ainda para o sudoeste da Austrália, Ottaviani et al. (2019)

demonstraram que espécies de árvores e arbustos na zona de transição entre o afloramento rochoso e a matriz do entorno (matagal lenhoso) exibem características funcionais distintas e mais diversas quando comparado com espécies de áreas áridas da matriz do entorno, um padrão potencialmente ligado a uma maior resiliência, confirmando que habitats de inselbergs podem funcionar como microrefúgios. Na Guiana Francesa, Sarthou et al. (2003) forneceu informações sobre comunidades arbustivas de inselbergs que vegetam sobre rochas expostas e depressões rasas, indicando que cada inselberg possui uma comunidade arbustiva única, formada principalmente por arbustos perenes e esclerofilos e que esse resultado pode estar relacionado aos diferentes micro-habitats e ao isolamento geográfico. Em um trabalho no Parque Nacional do Serengeti (Tanzânia, África), van Der Plas & Olff (2024) investigaram como a presença de inselbergs (também chamados de kopjes) influencia a composição de árvores na savana africana, comparando a comunidade de árvores dos inselbergs com a da savana aberta (matriz do entorno), sugerindo que os kopjes funcionem como microrefúgios devido a maior retenção de água no solo, menor frequência de incêndios e condições mais favoráveis para árvores, contrastando com a matriz do entorno.

Para o Brasil foram realizados poucos trabalhos específicos para a vegetação lenhosa de inselbergs. Pires et al. (2014) caracterizou a estrutura da comunidade arbórea em um inselberg, mata ciliar e corredor de vegetação, correlacionando valores de abundância com as características do solo desses três compartimentos de vegetação lenhosa. O estudo de de Carvalho Araújo et al. (2022) forneceu informações importantes de como a filtragem ambiental e filtragem de habitat (tipo de habitat e topografia) moldam a história evolutiva de espécies de árvores em diferentes habitats dentro de um inselberg.

Em depressões preenchidas por solos rasos ocorre um tipo particular de comunidade lenhosa, recentemente descrita em detalhe para os inselbergs da Mata Atlântica (Couto et al. 2025), e que pode causar confusão com as ilhas florestais. Essa formação, denominada pelos autores como “inselberg woody vegetation”, é composta por espécies arbóreas e arbustivas de baixa estatura (média de 6 m de altura), tolerantes a solos rasos, baixa retenção de água e nutrientes e elevada intensidade luminosa, e que não formam dossel contínuo.

Ela inclui táxons caducifólios, litofíticos e endêmicos de inselbergs, como *Pseudobombax petropolitanum* e *Wunderlichia azulensis*, misturados a espécies típicas da matriz florestal do entorno. Posteriormente, Covre et al. (2025) corroboraram esse padrão e demonstraram que as espécies lenhosas dessas comunidades apresentam forte correlação com variáveis ambientais específicas, (e.g. altitude, temperatura máxima do mês mais quente, amplitude média diurna e precipitação no mês mais seco), além de evidenciarem que a distância geográfica é um fator determinante na similaridade florística entre os inselbergs. Estudos anteriores abordaram de forma indireta a composição de espécies da vegetação lenhosa em inselbergs da Mata Atlântica (por exemplo, de Paula et al. 2015, 2020; Couto et al. 2017), sobretudo no contexto das interações entre epífitas vasculares e as espécies lenhosas dessas comunidades (Couto et al. 2016, 2019, 2022; Francisco et al. 2018). Por outro lado, alguns estudos concentraram-se na dinâmica da serapilheira fina e nas concentrações de nutrientes (Freitas et al. 2022; Jerônimo Júnior et al. 2025).

Tratando especificadamente das ilhas florestais de cume de inselbergs, alguns poucos trabalhos foram documentados na literatura. O estudo de Whitney & Moeller (1982) buscou avaliar as relações entre espécie e ambiente no cume do Monte Cargidan (New Hampshire, EUA), sugerindo a existência de correlações ambientais ligadas ao gradiente de exposição da comunidade e umidade do solo disponível, indicando a existência de três tipos principais de comunidades do cume (arbustos perenes anões, arbustos decíduos e floresta subalpina de coníferas). Em um trabalho de caracterização de habitats de inselbergs na Bolívia, foram descritas algumas características das florestas de cume, como a deciduidade da grande maioria das espécies dessas florestas que se desenvolvem em solos rasos (até 49 cm) e possuem árvores com 10 a 15 m de altura (Ibisch et al. 1995). Courtney Mustaphi et al. (2024), em um inselberg denominado Monte Lico (Zambézia, Moçambique), investigaram a floresta de cume através da combinação do inventário de espécies arbóreas, formas e datação de carbono do carvão do solo afim de interpretar os padrões de fogo por ações antrópicas.

Para o Brasil, ainda não existem trabalhos específicos sobre as ilhas florestais de inselbergs. Embora o número de trabalhos publicados sobre a flora

de inselbergs da Mata Atlântica tenha aumentado nas últimas décadas (Couto et al. 2017; de Paula et al. 2020; Pinto-Junior et al. 2020; Covre et al. 2021; Barbosa-Silva et al. 2022), as ilhas florestais situadas no cume destes monólitos foram negligenciadas, culminando no total desconhecimento de suas comunidades florestais e prejudicando ações concretas para sua conservação. Essas florestas podem desempenhar um importante papel de refúgio para muitas espécies que também colonizavam as florestas da matriz do entorno, a qual foram intensamente antropizadas, já que afloramentos rochosos são inadequados para a agricultura devido as condições ambientais limitantes e as dificuldades de acesso (Porembski et al. 1997; Porembski 2007). Assim, torna-se necessário o conhecimento sobre as florestas de cume de inselberg, gerando informações básicas para o desenvolvimento de políticas de conservação, manejo de áreas remanescentes e recuperação/restauração desses ambientes singulares.

Objetivos Gerais da tese

Realizar uma revisão bibliográfica relacionada a diversidade taxonômica, funcional e filogenética de espécies vegetais sobre afloramentos rochosos (inselbergs) na região tropical.

Descrever e caracterizar as ilhas florestais de cume de inselbergs da Mata Atlântica do norte fluminense e sul capixaba, avaliando a composição florística, a estrutura e o estoque de carbono da vegetação lenhosa, bem como as características físico-químicas do solo, a fim de compreender a organização e o funcionamento dessas comunidades ainda pouco conhecidas.

CARACTERIZAÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO

Ilhas florestais de inselbergs

As ilhas florestais constituem comunidades florestais peculiares dos inselbergs tropicais, ocorrendo em depressões que acumulam solos mais profundos (> 30–50 cm ou mais), um hábitat capaz de sustentar formações florestais estruturadas e de maior complexidade dentro do inselberg. Essas ilhas florestais podem ocorrer desde encostas com topografia mais ondulada até as áreas mais planas do cume (denominada de Ilhas florestais de cume), sendo sempre circundadas por rocha exposta e outras comunidades vegetais, sem qualquer conexão direta com as florestas da base do afloramento. Não raramente, essas florestas estão separadas das florestas da base dos inselbergs por centenas de metros de desnível vertical, ao longo de um gradiente altitudinal extremamente abrupto, configurando um isolamento vertical na paisagem raramente considerado nos estudos sobre fragmentação florestal da Mata Atlântica.

Nos inselbergs da Mata Atlântica, as ilhas florestais são geralmente circundadas por rocha ou vegetação aberta, composta predominantemente por plantas herbáceas típicas desses ecossistemas, nas quais se observa elevado endemismo. Destacam-se, sobretudo, espécies dos gêneros *Anthurium* spp. e *Philodendron* spp. (Araceae), *Hippeastrum* spp. (Amaryllidaceae), *Alcantarea* spp., *Dyckia* spp., *Orthophytum* spp., *Pitcairnia* spp. e *Vriesea* spp. (Bromeliaceae), *Trilepis* spp. e *Cyperus* spp. (Cyperaceae), *Sinningia* spp. (Gesneriaceae), *Bifrenaria* spp., *Cattleya* spp., *Bulbophyllum* spp., *Epidendrum* spp. e *Pseudolaelia* spp. (Orchidaceae), *Ichnanthus* spp. e *Paspalum* spp. (Poaceae), além de *Barbacenia* spp. e *Vellozia* spp. (Velloziaceae). Também ocorrem espécies arbustivas, principalmente dos gêneros *Mandevilla* spp. (Apocynaceae), *Baccharis* spp., *Cololobus* spp. e *Wunderlichia* spp. (Asteraceae), *Begonia* spp. (Begoniaceae), *Coleocephalocereus* spp. (Cactaceae), *Croton* spp., *Cnidoscolus* spp. e *Stillingia* spp. (Euphorbiaceae), *Pleroma* spp. e *Merianthera* spp. (Melastomataceae), e *Stachytarpheta* spp. (Verbenaceae).

Além disso, pode ocorrer vegetação lenhosa não florestal, caracterizada por árvores esparsas, de pequeno porte e predominantemente caducifólias,

incluindo espécies endêmicas de inselbergs, como *Tabebuia reticulata* A.H.Gentry (Bignoniaceae), *Pseudobombax petropolitanum* A.Robyns (Malvaceae) e *Wunderlichia azulensis* Maguire & G.M.Barroso (Asteraceae), bem como representantes dos gêneros *Kielmeyera* spp. (Calophyllaceae), *Clusia* spp. (Clusiaceae), *Erythroxylum* spp. (Erythroxylaceae), *Eugenia* spp. e *Myrcia* spp. (Myrtaceae), além de palmeiras do gênero *Syagrus* spp. (Arecaceae).

Entretanto, como será discutido a seguir, as espécies que compõem as ilhas florestais são provenientes quase integralmente dos ecossistemas florestais da Mata Atlântica, especialmente da Floresta Ombrófila, e atuam como refúgios para a flora da matriz florestal. Em função das condições microclimáticas mais úmidas, com nevoeiros constantes durante o ano, essas ilhas frequentemente abrigam comunidades epífitas diversificadas e um sub-bosque denso dominado por plantas herbáceas, principalmente Bromeliaceae, apresentando, em muitos casos, fisionomia semelhante à de florestas nebulares das serras da Mantiqueira e do Mar.

Ilhas florestais de cume estudadas

O estudo foi desenvolvido em ilhas florestais de cume de cinco inselbergs localizados dentro do *hotspot* da Mata Atlântica (Myers et al. 2000), na região norte do estado do Rio de Janeiro e região sul do estado Espírito Santo, sudeste do Brasil (Figura 1). As ilhas florestais de cume são aquelas localizadas e isoladas na região mais alta dos inselbergs, circundadas por rocha exposta ou outras comunidades vegetais associadas a esses ambientes. Todas as ilhas florestais de cume estão bem conservadas e estruturadas, com dossel contínuo e aparentemente com pouco distúrbio antrópico. O elevado grau de conservação dessas florestas provavelmente se deve a dificuldade de acesso e o não interesse dessas áreas para a agropecuária (Porembski 2007).

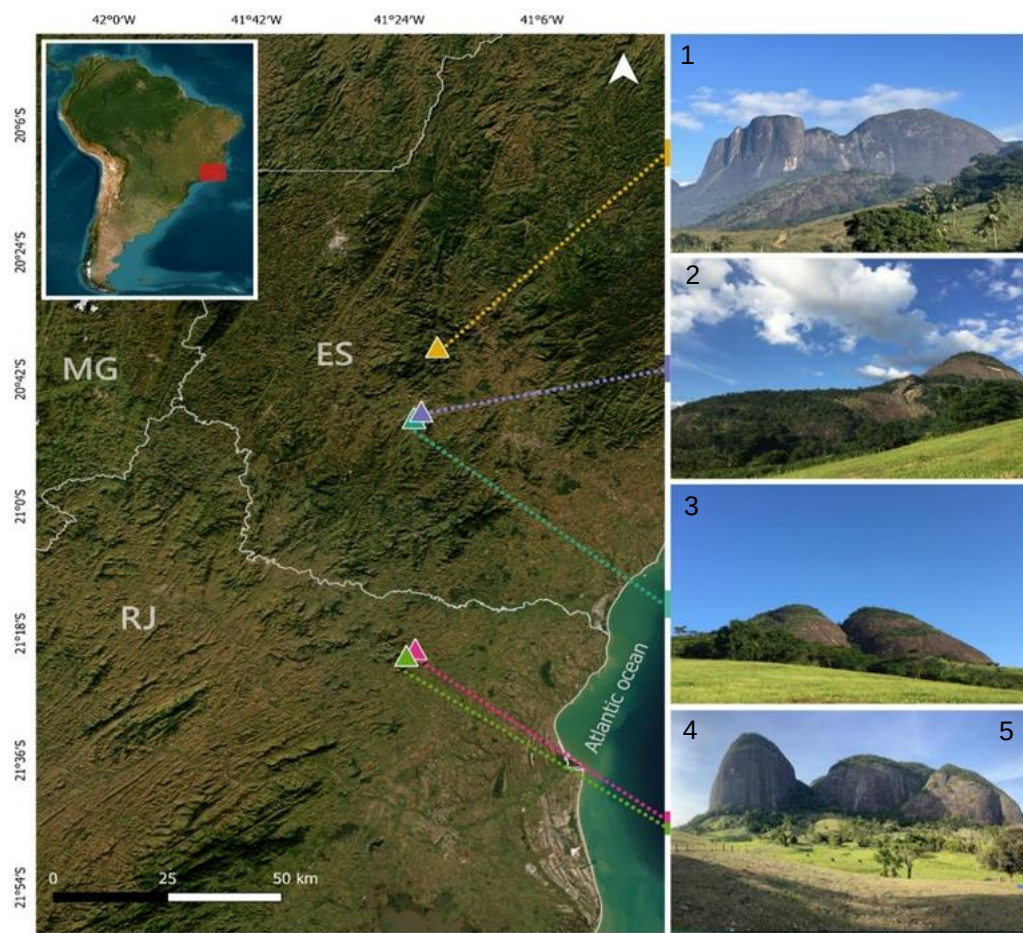


Figura 1. Localização dos inselbergs estudados no domínio fitogeográfico da Mata Atlântica, sudeste do Brasil. Onde: 1 = Pedra do Cabrito, 2 = Pedra das Andorinhas, 3 = Pedra das Três Irmãs, 4 = Pedra do Bauzinho e 5 = Pedra do Baú.

Em cada ilha florestal foram estabelecidos dez transectos lineares de 50 x 2 m, seguindo o protocolo proposto por Gentry (1982) e posteriormente adotado em estudos para vegetação lenhosa em inselbergs brasileiros (Francisco et al. 2018; Couto et al. 2025). Os transectos foram alocados de forma aleatória, mantendo-se uma distância mínima de 20 m entre suas extremidades, onde a área amostral totalizou 1.000 m² (0,1 ha) por área. Em cada transecto foram amostrados todos os indivíduos lenhosos (arbóreos e arbustivos) com DAP (diâmetro à altura do peito) $\geq$ 5 cm. Mais informações sobre a metodologia estão descritas em cada capítulo.

Ilha florestal de cume da Pedra das Três Irmãs e Pedra das Andorinhas

Estes inselbergs estão localizados no Monumento Natural Maciço das Andorinhas (20°46'19" S; 41°21'12" W), uma área protegida situada nos municípios de Jerônimo Monteiro e Cachoeiro de Itapemirim, na região sul do estado do Espírito Santo, localizados nos limites da Bacia Hidrográfica do Rio Itapemirim. A região é caracterizada por uma topografia acidentada, intercalada por pequenas áreas planas, clima do tipo Cwa (clima subtropical úmido), com precipitação média anual de aproximadamente 1.375 mm e temperatura média de 21°C (Covre et al. 2021). Pedra da Andorinha e Pedra Três Irmãs estão inseridas em uma matriz antropizada por atividades agropecuárias, principalmente a criação extensiva de gado-de-corte, cultivo de cafeeiros, citros, florestas comerciais e pequenos fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual (Covre et al. 2025).

Para acessar a floresta de cume dessas duas áreas foram necessários o uso de equipamentos e técnica de escalada em rocha, com abertura de via de escalada. A floresta de cume da Pedra das Três Irmãs e Andorinhas (Figura 2) estão a 560 e 540 m de elevação e possuem sete e quatro hectares, respectivamente. Dentre as cinco áreas estudadas, essas são as menos úmidas, com baixa presença de epífitas (observação pessoal).

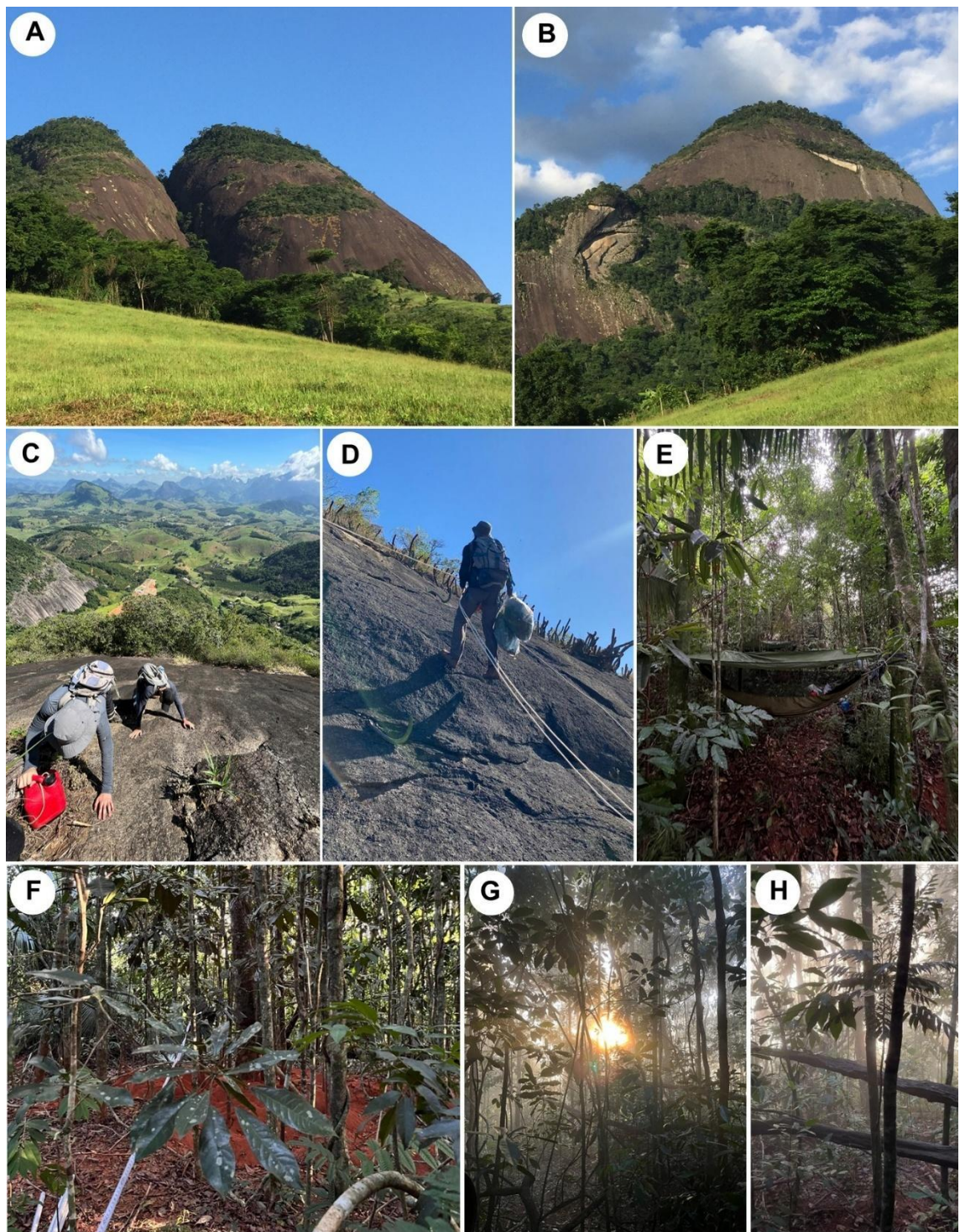


Figura 2. Visão geral dos inselbergs estudados. **A.** Pedra das Três Irmãs. **B.** Pedra da Andorinha. **C - D.** Acesso às ilhas florestais de cume. **E.** Logística com acampamentos para realização do estudo. **F.** Aspecto da floresta de cume na Pedra das Andorinhas. **G - H.** Presença de nevoeiros observados nas florestas de cume.

Ilha florestal de cume da Pedra do Baú e Pedra do Bauzinho

Estes inselbergs estão localizados no distrito de Morro do Coco, município de Campos dos Goytacazes (21° 20' 32" S; 41° 22' 26" W), região norte do estado do Rio de Janeiro, onde se encontram inseridos em uma matriz antropizada de Floresta Estacional Semidecidual (Bergallo et al. 2009), formada por pastagens e algumas áreas de regeneração natural. Segundo o sistema Köppen, o clima da região é classificado como Aw (clima quente e úmido), temperatura média anual de 24 °C e precipitação anual média de 1.023 mm (Alvares et al. 2013).

A floresta de cume do Baú e Bauzinho possuem 720 e 710 m de elevação e possuem 50 e 28 hectares, respectivamente. Nessas duas florestas há uma grande riqueza e densidade de epífitas, possivelmente pela elevada umidade proporcionada pelas chuvas orográficas e nevoeiro (observação pessoal) (Figura 3 D).



Figura 3. Visão geral dos inselbergs estudados. **A.** Complexo rochoso da Pedra do Baú (à direita) e do Bauzinho (à esquerda) na região norte do Rio de Janeiro. **B.** Amostragem da vegetação e coleta de espécimes para identificação taxonômica. **C.** Visão da ilha florestal de cume com presença de um curso d'água na Pedra do Baú. **D.** Visão geral da ilha florestal de cume na Pedra do Bauzinho, com presença nevoeiro.

Ilha florestal de cume da Pedra do Cabrito

Inselberg localizado no município de Castelo (20° 37' 23" S; 41° 19' 13" W), região sul do estado do Espírito Santo. A região é caracterizada por um relevo ondulado e montanhoso com altitudes que variam de 92 e 2082 metros e o clima é caracterizado como temperado quente (Alvares et al. 2013). O inselberg Pedra do Cabrito está inserido em uma matriz antropizada por atividades agropecuárias, principalmente a criação extensiva de gado-de-corte, cafeicultura e pequenos fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual Submontana e Montana (Teles et al. 2024).

Essa floresta de cume possui 1130 m de elevação e 2 hectares (Figura 4). Foi observada uma elevada riqueza e abundância de epífitas (observação pessoal).

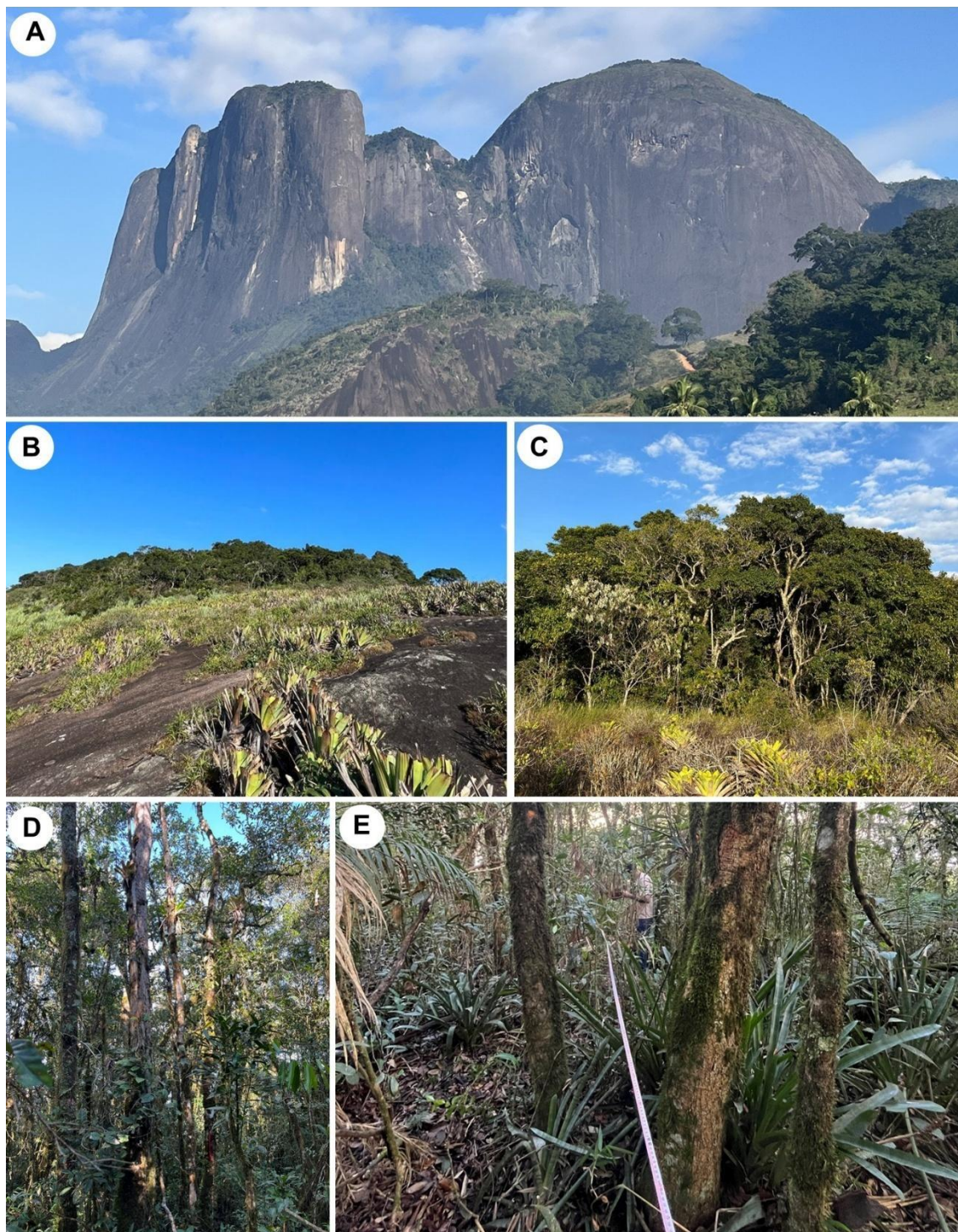


Figura 4. Visão geral do inselberg estudado. **A.** Complexo rochoso da Pedra do Fio e Pedra do Cabrito (a direita). **B.** Ilha florestal circundada por rocha exposta no cume da Pedra do Cabrito. **C.** Borda da ilha florestal de cume. **D.** Interior da ilha florestal de cume, evidenciando a estrutura da floresta. **E.** Amostragem da ilha florestal de cume, evidenciando o sub-bosque rico em espécies herbáceas (Bromeliaceae) e epífitas avasculares (musgos) abundantes nos troncos das árvores.

Caracterização do solo

Foram coletadas três amostras de solo (ponto 0, 25 e 50 m, com profundidade de 0-10 cm) em cada transecto, utilizando um trado holandês (Figura 5 A), que foram homogeneizadas para obter uma amostra de solo composta, totalizando 10 amostras por floresta de cume (uma amostra por transecto). Cada uma das amostras foram secas ao ar, posteriormente peneiradas com malha de 2 mm e armazenadas para posterior análise (Figura 5 B).



Figura 5. Amostragem do solo. **A.** Coleta de topo na ilha florestal de cume da Pedra do Cabrito, utilizando o trado holandês. **B.** Amostras de solo das ilhas florestais de cume, onde **1:** Pedra das Três Irmãs, **2:** Pedra das Andorinhas, **3:** Pedra do Baú, **4:** Pedra do Bauzinho e **5:** Pedra do Cabrito.

A partir dessas amostras compostas, foram realizadas as análises das propriedades texturais (areia, argila, silte), assim como os parâmetros químicos do solo (pH, P, K, Na, Ca, Mg, H+Al, Al). As análises de granulometria e parâmetros químicos foram realizadas no Laboratório de solos (LSOL) da UENF, seguindo os protocolos de rotina do Manual de métodos de análise de solo da EMBRAPA (Teixeira et al. 2017). A leitura do pH foi realizada utilizando o pHmetro Digimed DMpH-3. Para determinação isotópica e elementar de C e N, foi pesado aproximadamente 10 mg de solo de cada amostra e inserido em

cápsulas de estanho, para posterior determinação em um analisador elementar de fluxo contínuo acoplado a um espectrômetro isotópico de massa de razão estável (IRMS Delta Plus). Os elementos K, Na, Ca e Mg extraídos, foram determinados pela espectrofotometria de emissão por plasma induzido (ICP/OES-Varian). A leitura desses elementos (K, Na, Ca, Mg, C e N) foram realizadas na Central Analítica do Laboratório de Ciências Ambientais (LCA) da UENF.

O tipo de solo para as florestas de cumes estudadas é classificado como neossolo litólico húmico (Santos et al. 2025), exibindo uma camada de 5-10 cm de serapilheira e textura geralmente arenosa. As análises indicaram um baixo teor de fósforo, potássio, cálcio, magnésio e sódio. Além disso, apresentam elevados níveis de alumínio trocável e altos teores de carbono e relação C/N compatível para formações florestais, podem ser considerados distróficos (saturação por bases < 50%), com baixa CTC efetiva e baixo pH (Tabela 1).

Tabela 1. Caracterização físico-química do solo das ilhas florestais de cumes de inselbergs estudados no norte do Rio de Janeiro e sul do Espírito Santo.

Variável (Média/DP)	Inselberg	Pedra das Três Irmãs	Pedra das Andorinhas	Pedra do Baú	Pedra do Bauzinho	Pedra do Cabrito
Areia (%)		47,11±2,93	42,09±2,26	62,63±6,46	65,45±4,12	79,63±5,48
Argila (%)		43,11±3,29	47,95±2,89	27,85±4,93	26,42±3,08	14,07±5,06
Silte (%)		9,78±0,98	9,97±1,05	9,52±2,88	8,14±1,18	6,29±1,36
Textura		Argilo arenosa	Argilo arenosa	Franco argilo arenosa	Franco argilo arenosa	Franco arenoso
pH (H₂O)		3,54±0,29	3,23±0,15	3,67±0,16	3,69±0,33	3,41±0,29
Fósforo (mg dm⁻³)		2,58±0,36	1,50±0,54	2,62±0,38	2,74±0,51	3,28±1,35
Potássio (mg dm⁻³)		1,36±0,23	1,04±0,17	0,91±0,14	1,12±0,22	1,27±0,36
Sódio (cmolc dm⁻³)		0,56±0,1	0,47±0,1	0,52±0,13	0,70±0,17	0,62±0,12
Cálcio (cmolc dm⁻³)		1,34±0,55	0,49±0,16	1,46±0,62	1,63±1,05	0,94±0,49
Magnésio (cmolc dm⁻³)		2,09±0,64	0,84±0,17	1,12±0,44	1,59±0,49	0,71±0,38
Alúminio (cmolc dm⁻³)		1,94±0,39	1,48±0,14	1,99±0,46	2,03±0,39	1,39±0,14
Acidez potencial (cmolc dm⁻³)		10,79±0,74	9,18±0,57	13,07±2,03	12,42±1,13	22,60±3,44
C (%)		2,79±0,50	3,29±0,88	2,82±0,25	2,13±0,27	7,89±1,68
N (%)		0,21±0,03	0,25±0,06	0,23±0,01	0,23±0,01	0,53±0,09
(C/N)_a		15,14±0,60	15,56±0,74	14,40±0,70	13,78±0,52	17,19±0,85

CAPÍTULO 1

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA DA DIVERSIDADE TAXONÔMICA, FUNCIONAL E FILOGENÉTICA DE ESPÉCIES VEGETAIS SOBRE AFLORAMENTOS ROCHOSOS (INSELBERGS) NA REGIÃO TROPICAL

1. Resumo

Afloramentos rochosos são formações existentes nas paisagens naturais em todo mundo, podendo variar em formas e tamanhos conforme sua gênese, litologia e o intemperismo a que estão submetidos. Dentre os tipos de afloramentos rochosos se destacam os inselbergs, que são constituídos principalmente de rochas graníticas e/ou gnáissicas. Por conta de condições ambientais limitantes, esses ambientes abrigam espécies vegetais altamente especializadas com adaptações e características específicas, gerando uma flora com elevados níveis de diversidade e endemismo, tornando-os excelentes locais para estudos científicos. Assim, essa revisão bibliográfica teve como objetivo fazer um levantamento de publicações científicas relacionada a diversidade taxonômica, funcional e filogenética de espécies vegetais sobre afloramentos rochosos (inselbergs) na região tropical através das bases de dados Web of Science e Scopus, em um período de 10 anos (2014 – 2024). Um total de 69 publicações foram levantadas com base nos critérios de busca, sendo excluídos artigos onde (1) os inselbergs não estavam localizados na região tropical do globo; (2) os afloramentos rochosos estudados não eram inselbergs de terras baixas (e.g. campo rupestre, cangas, campos de altitude, afloramentos de calcário); (3) descrição de novas espécies e organismos estudados não fossem plantas. Deste total de publicações, o Brasil foi o país que mais se destacou em trabalhos relacionados ao tema (55). Em relação a diversidade taxonômica, as famílias que mais se destacaram foram Fabaceae, Bromeliaceae, Orchidaceae, Euphorbiaceae e Cactaceae, assim como gêneros *Tillandsia*, *Peperomia*, *Aechmea*, *Croton*, *Cyperus*, *Vellozia*, *Selaginella*, *Alcantarea*, *Pleroma*, *Epidendrum*, *Senna* e *Ipomoea*. Dos trabalhos sobre a diversidade funcional, 15 usaram traços morfológicos relacionados a aquisição de recursos e estresse hídrico. A diversidade filogenética foi o subtema menos estudado. Por fim, esta revisão ressalta a importância de pesquisas futuras voltadas para inventários

taxonômicos afim de compreender a distribuição das espécies em inselbergs e como variáveis ambientais, bem como as climáticas, influenciam na diversidade funcional e filogenética das plantas nesses ambientes, contribuindo com o conhecimento e compreensão desse ecossistema negligenciado e único.

Palavras-chave: ecologia, ilhas terrestres, vegetação rupestre.

2. Abstract

Rock outcrops are formations present in natural landscapes worldwide, varying in shape and size according to their genesis, lithology, and the weathering processes to which they are subjected. Among the different types of rock outcrops, inselbergs stand out, being mainly composed of granitic and/or gneissic rocks. Due to limiting environmental conditions, these environments harbor highly specialized plant species with specific adaptations and traits, resulting in a flora with high levels of diversity and endemism, making them excellent sites for scientific studies. Thus, this literature review aimed to survey scientific publications related to the taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of plant species on rocky outcrops (inselbergs) in tropical regions, using the Web of Science and Scopus databases over a 10-year period (2014–2024). A total of 69 publications were identified based on the search criteria, excluding articles in which (1) the inselbergs were not located in tropical regions of the globe; (2) the studied rock outcrops were not lowland inselbergs (e.g., campo rupestre, cangas, high-altitude grasslands, limestone outcrops); and (3) the focus was on the description of new species or on organisms other than plants. Among the selected publications, Brazil stood out as the country with the highest number of studies on the topic (55). Regarding taxonomic diversity, the most prominent families were Fabaceae, Bromeliaceae, Orchidaceae, Euphorbiaceae, and Cactaceae, as well as genera such as *Tillandsia*, *Peperomia*, *Aechmea*, *Croton*, *Cyperus*, *Vellozia*, *Selaginella*, *Alcantarea*, *Pleroma*, *Epidendrum*, *Senna*, and *Ipomoea*. Of the studies addressing functional diversity, 15 used morphological traits related to resource acquisition and water stress. Phylogenetic diversity was the least studied subtopic. Finally, this review highlights the importance of future research focused on taxonomic inventories in order to better understand species distribution in inselbergs and how environmental and climatic variables influence the functional and phylogenetic diversity of plants in these environments, thereby contributing to knowledge and a deeper understanding of this unique and still neglected ecosystem.

Keywords: ecology, terrestrial islands, rocky vegetation.

3. Introdução

Afloramentos rochosos são formações que se destacam na paisagem em todo mundo, podendo variar em formas e tamanhos conforme sua gênese, litologia e o intemperismo a que estão submetidos (Bremer & Sander 2000). Esses ambientes são estruturas geológicas antigas, expostas à superfície, que têm sofrido intenso intemperismo, evidenciando sua grande estabilidade frente as variações climáticas às quais foram expostas ao longo do tempo (Büdel 1978; Bremer & Sander 2000). Dentre os tipos de afloramentos rochosos se destacam os inselbergs, que são constituídos principalmente de rochas graníticas e gnáissicas (Porembski & Barthlott 2000a), considerados como *hotspots* de diversidade de plantas (Porembski et al. 1997). Esses ecossistemas singulares têm ampla distribuição pelos continentes, mas são especialmente biodiversos nas regiões tropicais e subtropicais (Porembski 2007). No Brasil, são encontrados principalmente nos domínios da Caatinga (inselbergs típicos *sensu* Ab'Saber 2003) e da Mata Atlântica (Porembski et al. 1998).

Inselbergs formam ecossistemas isolados reconhecidos como ilhas terrestres (Porembski & Barthlott 2000a), e são fortemente influenciados pela presença de filtros ambientais, com amplas variações térmicas diárias, incidência direta de ventos, solos rasos e distróficos, baixa capacidade de retenção hídrica, sendo assim considerado um ambiente com restrições para o estabelecimento de sementes e propágulos (Larson et al. 2000; Porembski & Barthlott 2000b), formando um ecossistema ecologicamente isolado em relação a matriz do entorno. Essas características promovem a ocorrência de um grande número de espécies geograficamente restritas (endêmicas), especializadas e ameaçadas (Porembski & Barthlott 2000a; Porembski 2007; de Paula et al. 2016; Francisco et al. 2019; Couto et al. 2023). Porém, vários inselbergs estão ameaçados, principalmente por atividades de mineração, gramíneas invasoras, incêndios, turismo e extração de plantas ornamentais, resultando em perda de biodiversidade e degradação de seus serviços ecossistêmicos (Porembski et al. 2016).

Diferentes tipos de habitat e comunidades vegetais foram reconhecidas em inselbergs tropicais, que incluem crosta criptogâmica, vegetação vascular epilítica, tapetes de monocotiledôneas, piscinas rochosas, depressões rasas,

fendas, vegetação efêmera, paredões rochosos verticais, vegetação lenhosa e ilhas florestais (Porembski et al. 1997; Porembski & Barthlott 2000a; Porembski 2007; Couto et al. 2023, 2025). Essa diversidade de habitats e comunidades faz com que haja uma elevada diversidade taxonômica de espécies (Safford & Martinelli 2000).

Estudos sobre características funcionais têm mostrado que as comunidades de plantas em inselbergs apresentam uma alta diversidade funcional, embora com uma considerável similaridade entre os afloramentos (de Paula et al. 2020). Contudo, outras pesquisas indicam que há variações significativas nas características funcionais entre diferentes inselbergs (Pinto-Junior et al. 2023), o que pode ser influenciado pelo tipo de habitat amostrado (de Paula et al. 2019). Essas discrepâncias sugerem que fatores ambientais e geográficos desempenham um papel importante na composição funcional das comunidades. Além disso, os inselbergs são considerados como “ilhas terrestres”, onde o isolamento geográfico pode reduzir o fluxo gênico entre populações, criando oportunidades para divergência genética e fenotípica, principalmente por meio da deriva genética, o que facilita processos de especiação (Givnish et al. 2014; Méndez-Castro et al. 2021). Esses ecossistemas, portanto, se configuram como locais de grande relevância científica, pois oferecem um ambiente singular para a descrição de novas espécies e para a compreensão da dinâmica evolutiva relacionada aos traços funcionais e filogenia.

Nesse contexto, procurando expandir o conhecimento sobre a diversidade taxonômica, funcional e filogenética dos inselbergs tropicais, foi realizada uma revisão bibliográfica para entender o estado da arte deste tema.

4. Métodos

4.1. Método de pesquisa na literatura

A revisão bibliográfica relacionada a diversidade taxonômica, funcional e filogenética de espécies vegetais sobre afloramentos rochosos (*inselbergs*) na região tropical foi feita por meio de busca de artigos científicos nas bases de dados Web of Science (www.webofscience.com) e Scopus (www.scopus.com). Foram utilizadas os seguintes termos para a revisão: rocky outcrop* or inselberg*

or granite outcrop* or rock complex* or rock plants* or rock vegetation* or granite relief* or lajedo* or lajeado* or crystalline rocky outcrops* or sugarloaf* or rock-cliff vegetation* (“All fields”) AND plant taxonomic diversity* or floristic diversity* or floristic richness* or plant functional diversity* or plant functional traits* or plant phylogenetic diversity* or plant phylogeny* (“Topic”) AND NOT páramos* or campo rupestre* or cerrado rupestre* or karst* or limestone* or serpentinite* or alpine* or glacial* or glacier* (“Title”). Foi realizado um recorte temporal para 10 anos de publicações (2014 - 2024) e artigos de revisão taxonômica, publicações em anais, dissertações e teses foram excluídos na busca inicial.

A exclusão dos artigos está representada no fluxograma abaixo (Figura 1), “modelo prisma” adaptado de Moher et al. (2009). Os três critérios de exclusão foram abordados da seguinte forma: (1) inselbergs que não estavam localizados na região tropical do globo; (2) os afloramentos rochosos estudados não eram inselbergs de terras baixas (e.g. campo rupestre, cangas, campos de altitude, afloramentos de calcário); (3) descrição de novas espécies e organismos estudados não fossem plantas.

Após a triagem e seleção final dos artigos, eles foram separados nos subtemas da revisão: diversidade taxonômica (50 artigos), funcional (15) e filogenética (14). Alguns artigos abordavam mais de um tipo de subtema, então foram incluídos mais de uma vez. Para o subtema de diversidade filogenética, foram incluídos tanto estudos que aplicaram métricas quantitativas de diversidade filogenética, quanto trabalhos de reconstrução filogenética relevantes para a compreensão de padrões evolutivos nas comunidades, sendo essa distinção explicitada na análise.

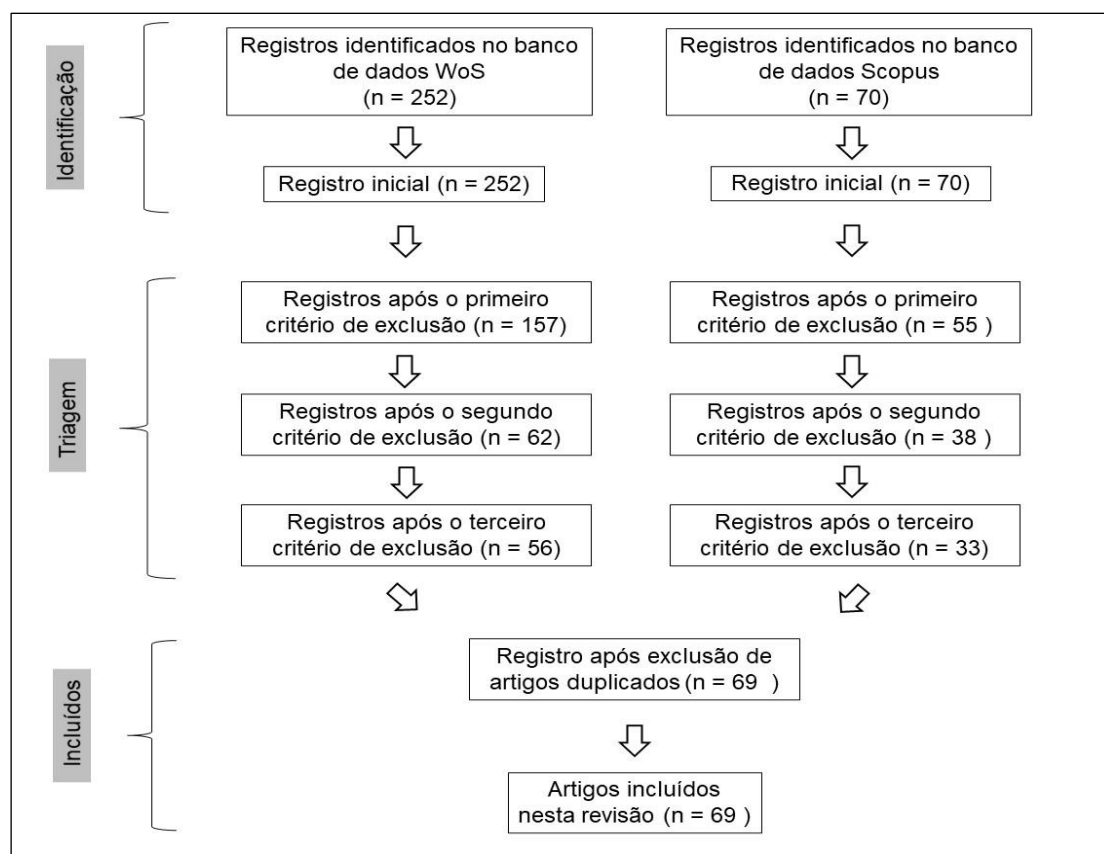


Figura 1. Fluxograma descrevendo o protocolo de busca e os artigos incluídos para a revisão sistemática. Adaptado de Moher et al. (2009). Veja o texto para os critérios usados para exclusões.

4.2. Análise da literatura

Os dados extraídos de cada artigo selecionado estão descritos na tabela 1.

Tabela 1. Dados extraídos dos artigos para cada subtema (Diversidade taxonômica, funcional e filogenética).

Diversidade taxonômica	Diversidade funcional	Diversidade filogenética
País	País	País
Ano de publicação	Ano de publicação	Ano de publicação
Bioma	Bioma	Bioma
Foco do hábito vegetativo amostrado	Foco do hábito vegetativo amostrado	Foco do hábito vegetativo amostrado
Habitat/Comunidade vegetal	Habitat/Comunidade vegetal	Habitat/Comunidade vegetal
Cinco principais famílias	Tipo de traço funcional estudado	-
Três principais gêneros	-	-
Formas de vida	-	-

5. Resultados

Dentre os trabalhos levantados para a região tropical, o país com maior destaque em trabalhos sobre inselbergs foi o Brasil, com 55 dos 69 artigos selecionados (Figura 2). Em relação aos anos de publicação dos artigos, houve uma tendência de aumento das pesquisas abordando a vegetação em inselbergs (Figura 3).

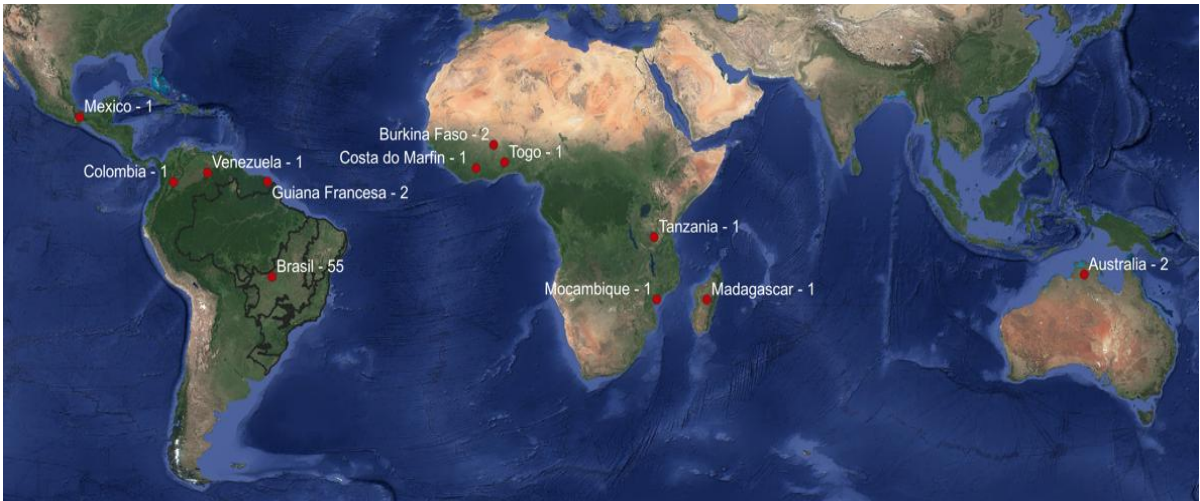


Figura 2. Número de publicações sobre inselbergs realizadas na região tropical por país.

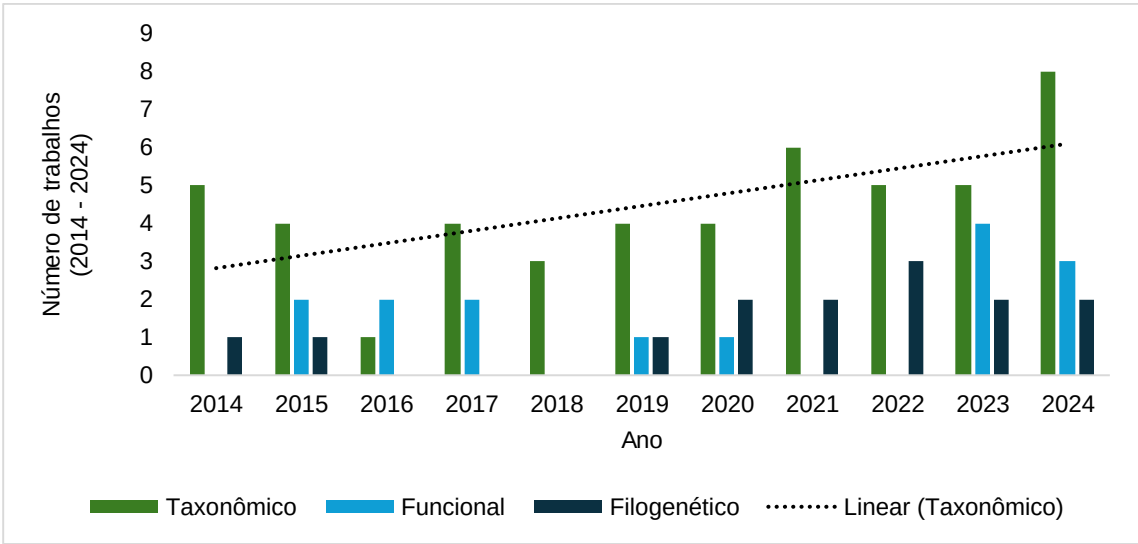


Figura 3. Número de trabalhos sobre diversidade taxonômica, funcional e filogenética em inselbergs tropicais, no recorte temporal 2014 - 2024.

Em relação ao número de trabalhos por subtema (taxonômico, funcional e filogenético), o Brasil é o país com o maior número (Figura 4). Os outros países apresentaram resultados semelhantes em relação ao número de trabalhos.

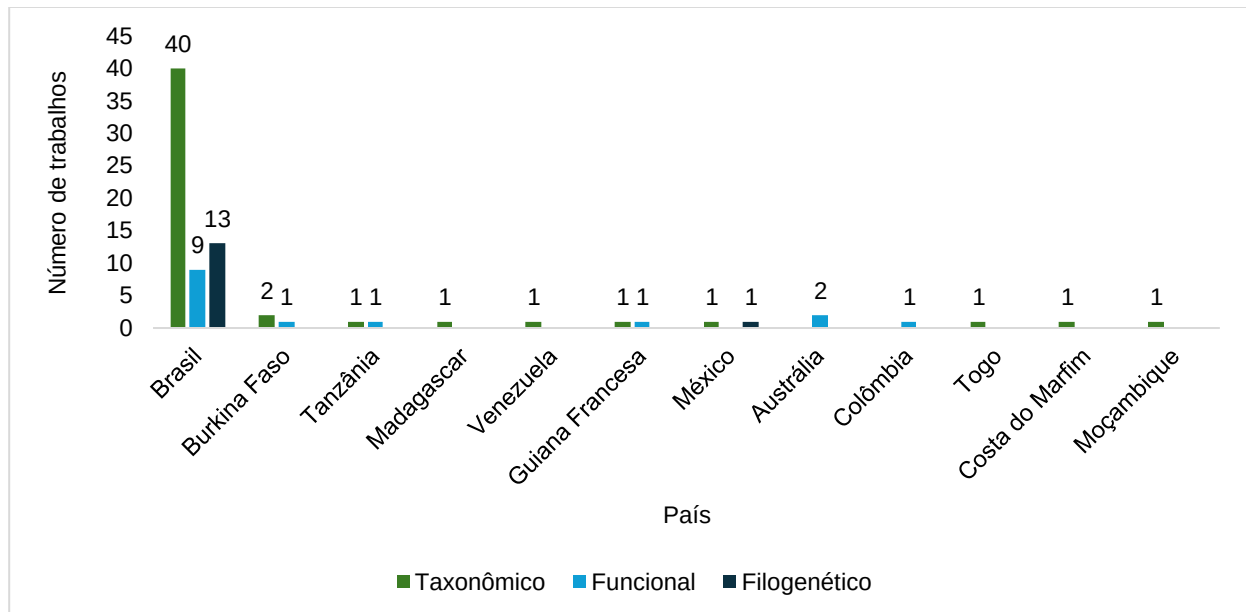


Figura 4. Número de trabalhos em inselbergs para cada subtema em relação aos países da região tropical.

Nos trabalhos em inselbergs realizados no Brasil, os domínios fitogeográficos mais estudados foram a Mata Atlântica e Caatinga (Figura 5).

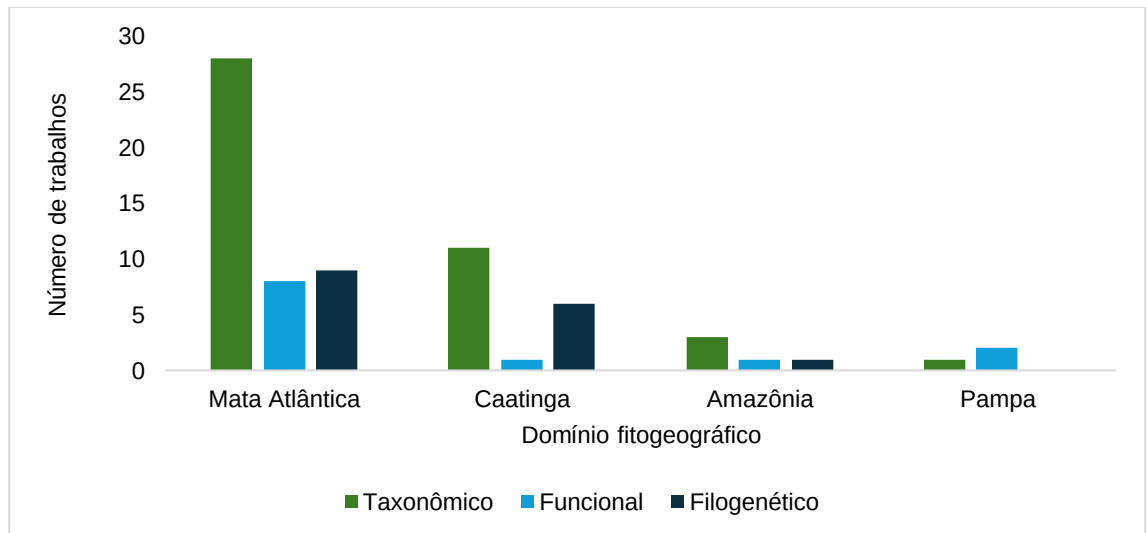


Figura 5. Número de trabalhos de diversidade taxonômica, funcional e filogenética em inselbergs relacionados aos domínios fitogeográficos brasileiros.

Nos trabalhos levantados, o tipo de estudo mais predominante foi o taxonômico, seguido dos estudos funcionais e filogenéticos (Figura 6). Grande parte dos trabalhos (n = 43) não especificava qual tipo de habitat ou comunidade era o foco de amostragem, dando a entender que a pesquisa foi realizada em toda área acessível do inselberg. Para os trabalhos em que os habitats/comunidade amostradas eram definidas (n = 26), os que mais se destacaram foram as ilhas de vegetação (15 citações), seguida dos tapetes de monocotilêneas (11) e depressões rasas (9), levando em conta que alguns trabalhos abordam mais de um tipo de habitat/comunidade.

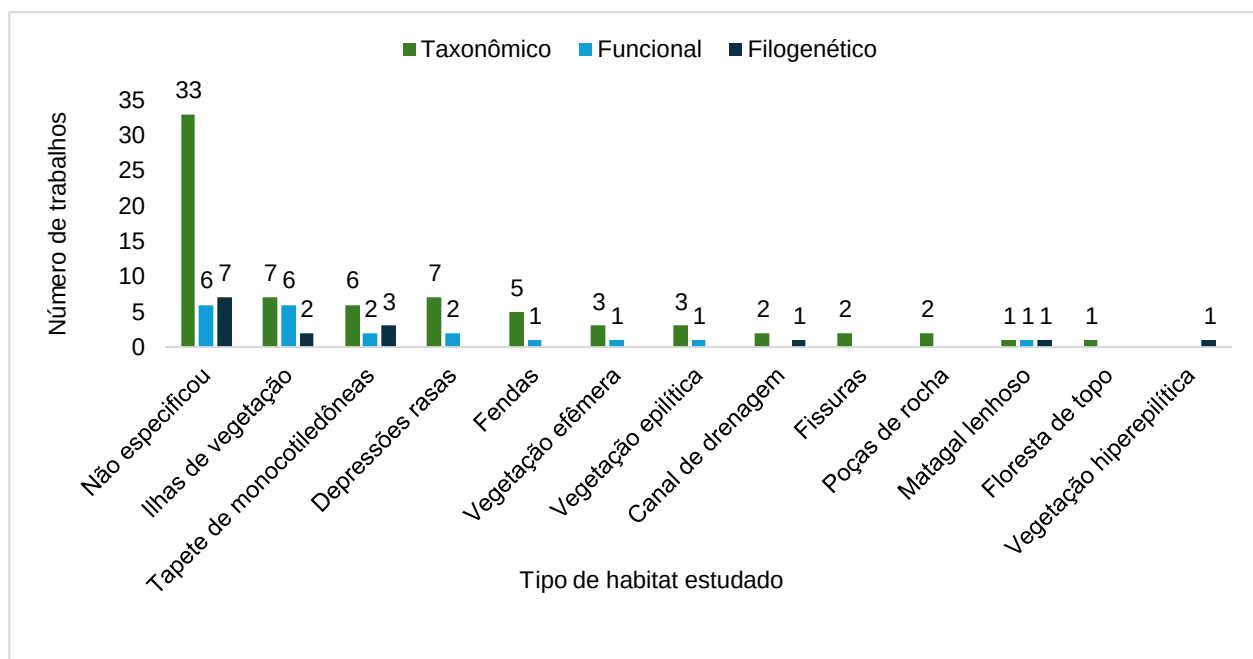


Figura 6. Número de trabalhos em relação ao tipo de habitat/comunidade estudada nos inselbergs tropicais para cada subtema (taxonômico, funcional e filogenético).

5.1. Diversidade taxonômica

Para os estudos relacionados a taxonomia, grande parte dos trabalhos (62%) focaram na produção de checklists da flora vascular (todas as formas de vida) (Figura 7). Levando em consideração estudos específicos para determinado tipo de forma de vida ou família botânica, o maior número de estudos abordava as árvores (5 trabalhos), seguido das epífitas vasculares (4).

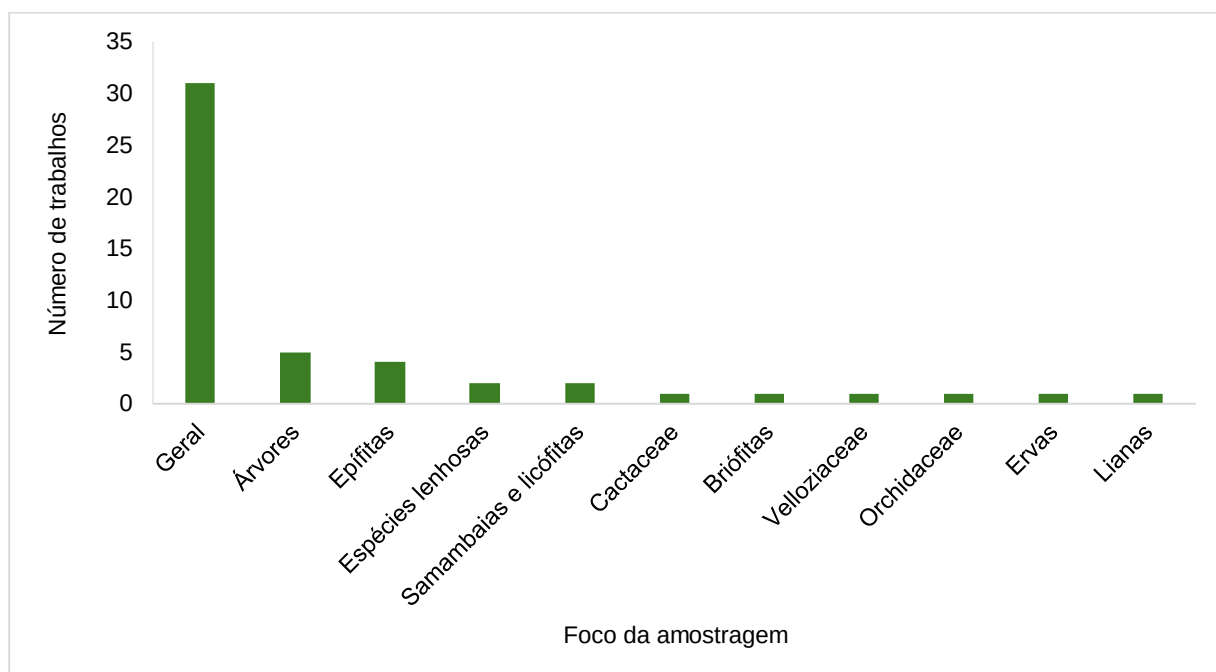


Figura 7. Número de trabalhos em relação ao foco de amostragem para os trabalhos de diversidade taxonômica para inselbergs da região tropical.

Ao analisar as cinco famílias mais ricas em espécies encontradas nos levantamentos taxonômicos dos trabalhos analisados, Fabaceae se destacou ocorrendo em 23 trabalhos entre as cinco famílias com maior riqueza de espécies (Figura 8). Em seguida, podemos observar a família Orchidaceae, Bromeliaceae e Cactaceae.

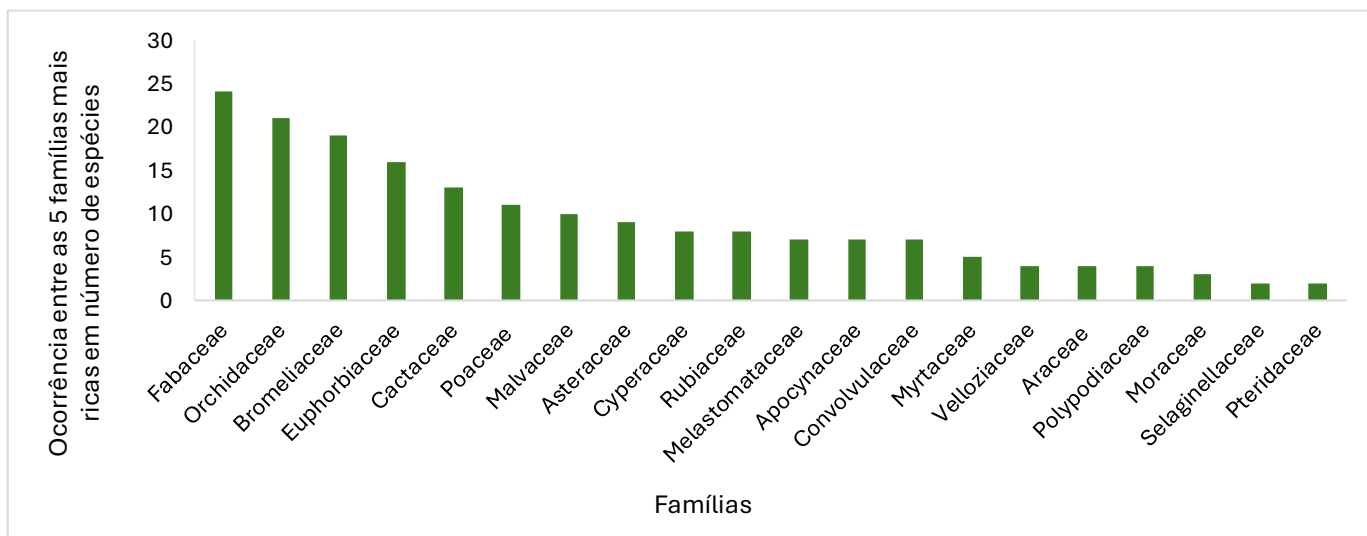


Figura 8. Ocorrência das cinco famílias mais ricas em número de espécies nos trabalhos taxonômicos levantados.

Se destacaram gêneros da família Bromeliaceae típicos de afloramentos rochosos, como *Alcantarea*, *Pitcairnia*, *Tillandsia* e *Vriesea*. Gêneros de samambaias, como *Anemia*, *Cheilanthes*, *Doryopteris* e licófitas como *Selaginella* também se destacaram, além dos gêneros *Cyperus*, *Vellozia* e *Barbacenia* (Figura 9).

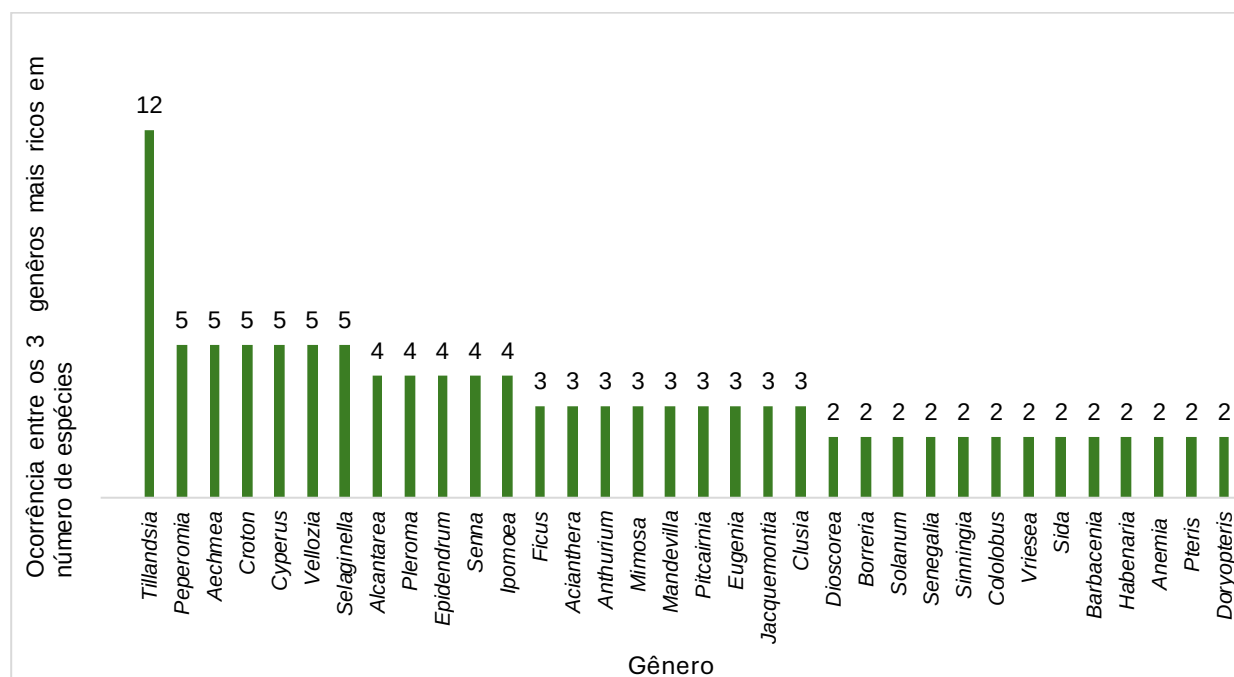


Figura 9. Ocorrência dos três gêneros mais ricos em número de espécies nos trabalhos taxonômicos levantados.

Um pouco mais da metade das espécies registradas nos estudos levantados são ervas (52%), seguidos por árvores e arbustos, que juntas abrangem cerca de 31% das espécies (Figura 10).

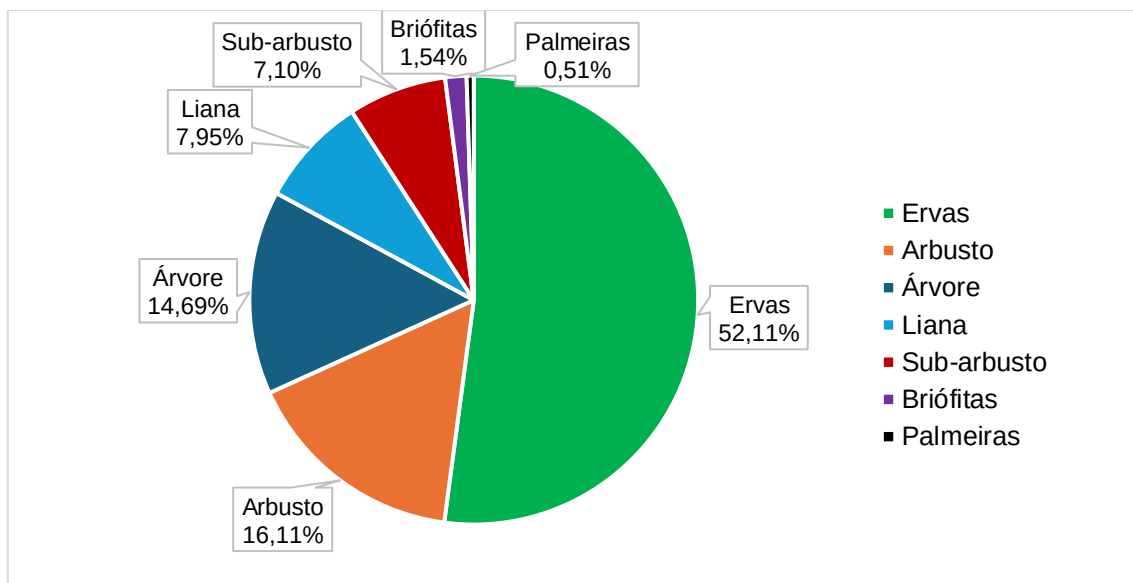


Figura 10. Principais formas de vida nos levantamentos taxonômicos. O termo briófitas foi inserido no contexto de forma de vida.

A maioria dos levantamentos florísticos são encontrados principalmente no domínio fitogeográfico da Mata Atlântica (63) e Caatinga (30) e (Figura 11), entretanto poucos desses inselbergs inventariados (28%) estão inseridos em áreas protegidas.

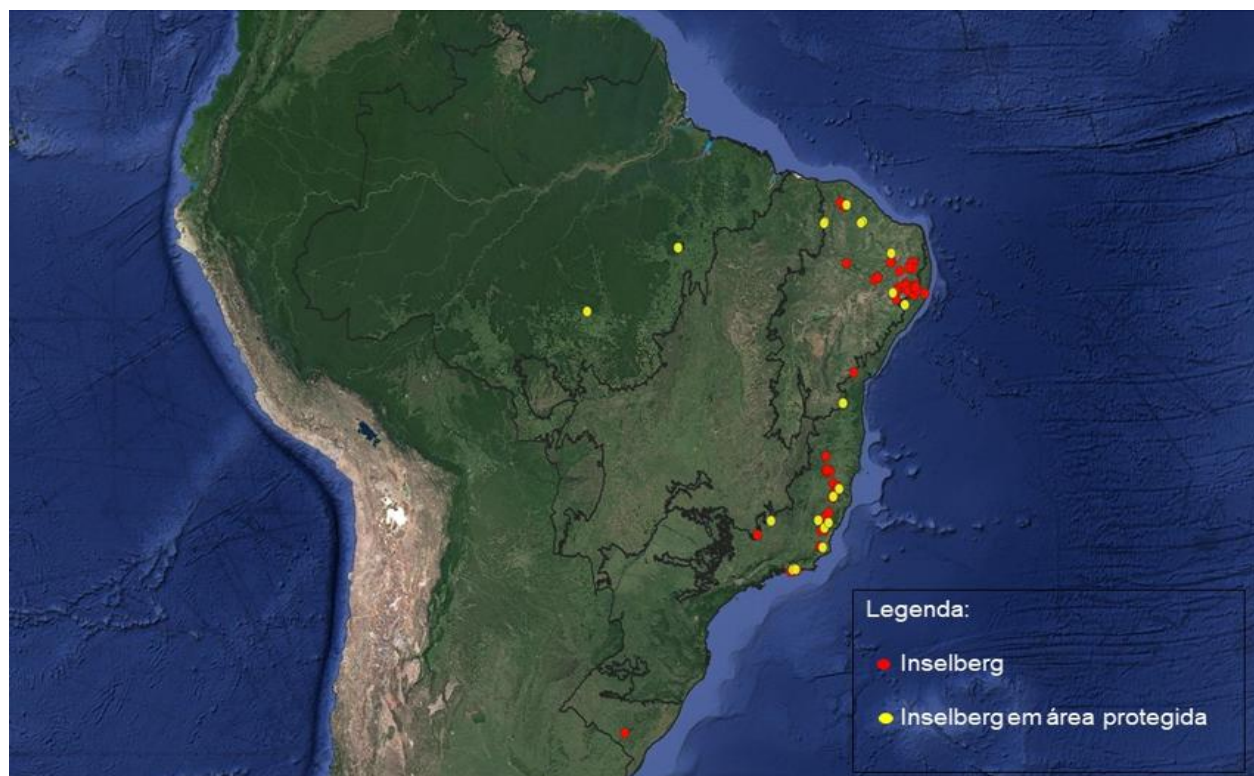


Figura 11. Mapa com a localização dos inselbergs onde foram realizados levantamentos florísticos (2014 – 2024).

5.2. Diversidade funcional

Em relação aos traços funcionais mais estudados em vegetação de inselbergs tropicais, é considerada a vegetação em um contexto geral (Figura 12). Dos 15 estudos relacionados aos traços funcionais, prevalecem os morfológicos, onde apenas seis abordam traços relacionados a anatomia e fisiologia (Figura 13).

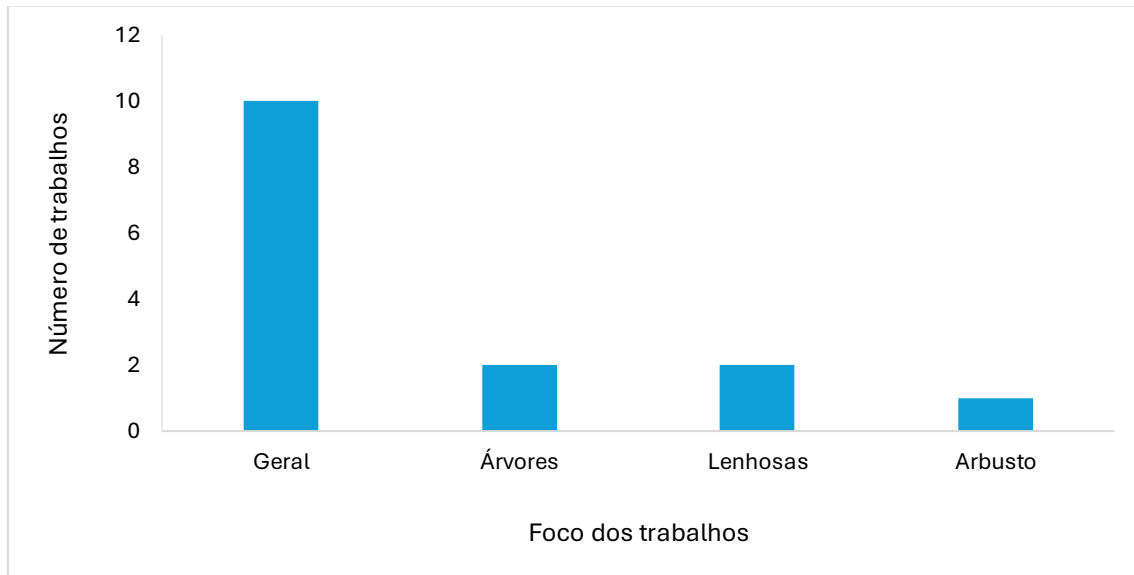


Figura 12. Número de trabalhos em relação ao foco de amostragem para os trabalhos de diversidade funcional em inselbergs da região tropical.

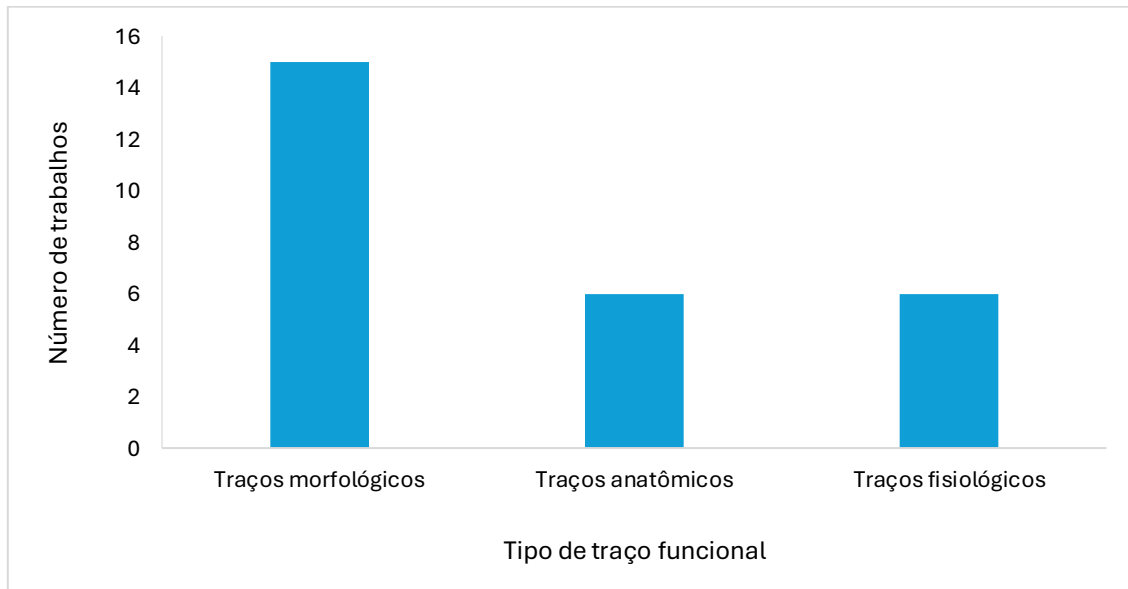


Figura 13. Número de trabalhos em relação ao tipo de traço funcional estudado para os trabalhos de diversidade funcional em inselbergs da região tropical.

5.3. Diversidade filogenética

A diversidade filogenética foi o subtema menos estudado nos artigos levantados, e o foco da amostragem foi para plantas herbáceas (Figura 14), exibindo uma grande lacuna a respeito dos estudos de diversidade filogenética para inselbergs da região tropical.

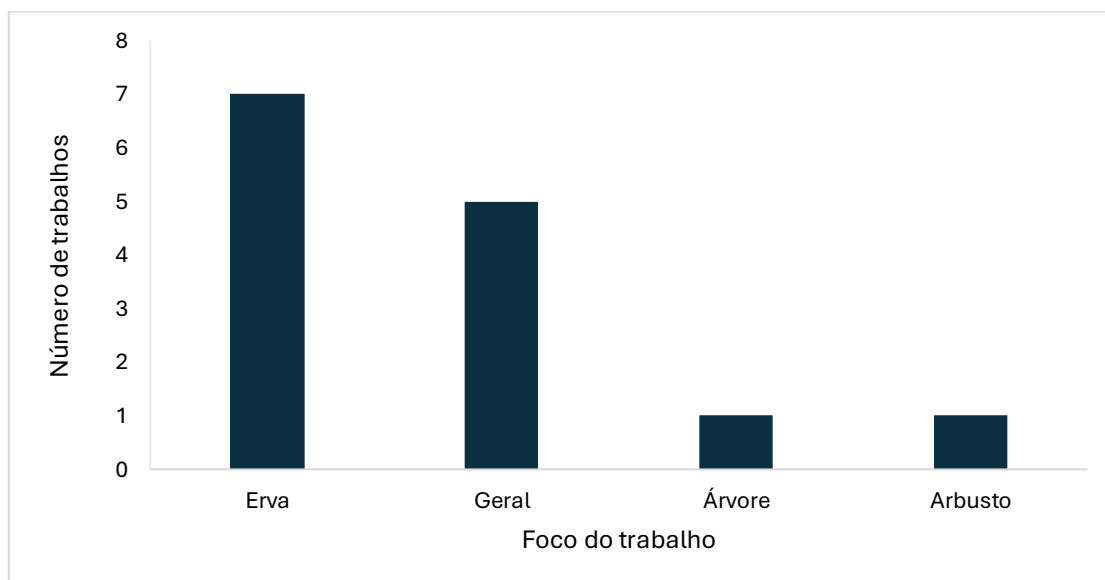


Figura 14. Número de trabalhos em relação ao foco de amostragem para os trabalhos de diversidade filogenética em inselbergs da região tropical.

6. Discussão

O Brasil ganha destaque no cenário mundial de estudos em inselbergs por ser enquadrado entre os três hotspots de diversidade de plantas desses ambientes, junto com Madagascar e o sudoeste da Austrália (Porembski 2007). O aumento no número de trabalhos é interessante, pois os inselbergs são ecossistemas que foram negligenciados em comparação a estudos em formações florestais da matriz de seu entorno. Podemos observar um grande número de levantamentos taxonômicos, informações fundamentais para o desenvolvimento de políticas públicas para conservação da biodiversidade, restauração, manejo de áreas remanescentes (Chaves et al. 2013) e tomadas de decisão para inserção desses inselbergs em áreas protegidas.

A Mata Atlântica e Caatinga ganham destaque pois exibem a maior diversidade e variabilidade dos inselbergs brasileiros (de Paula et al. 2016;

Azevedo et al. 2024), onde a flora exibe peculiaridades e diferenças em função da distância geográfica, altitude, distância em relação a região costeira e temperatura, por exemplo (Pinto-Junior et al. 2020; de Paula et al. 2021; Azevedo et al. 2024). Além disso, a variedade de habitats nesses ambientes permite o estabelecimento de espécies com diferentes exigências, o que promove maior riqueza de espécies de plantas (Safford & Martinelli 2000).

6.1. Diversidade taxonômica

Fabaceae foi a família que mais se destacou entre as famílias mais ricas em espécies encontradas nos levantamentos taxonômicos dos trabalhos analisados (n= 23). Esse resultado segue uma tendência quando analisamos as principais famílias de espécies registradas para inselbergs da Mata Atlântica (Santos et al. 2010; Pena & Alves-Araújo 2017; Couto et al. 2021, 2022a; Covre et al. 2021) e da Caatinga (Araújo et al. 2008; Porto et al. 2008; Lopes-Silva et al. 2019), em que a família Fabaceae se configura entre as mais representativas em número de espécies. Trabalhos realizados em inselbergs da África e Venezuela, também apontam Fabaceae entre as mais ricas em espécies e ressaltam a eficácia de adaptação desta família em ambientes rochosos (Gröger 1994; Porembski & Brown 1995; Gröger & Barthlott 1996; Porembski & Barthlott 2000a; Gröger 2000). A família Fabaceae tem como característica apresentar maiores variações nas estratégias de sobrevivência em ambientes mais secos (Porto et al. 2008), como a eficiência na associação com bactérias fixadoras de nitrogênio (Queiroz 2009).

Em seguida, podemos observar as famílias Orchidaceae, Bromeliaceae e que comumente se destacam pela elevada riqueza de espécies nos inselbergs, possuindo estratégias adaptativas e características morfológicas que facilitam o acúmulo de água (como pseudobulbos, suculência caular e foliar, tanques de acumulação de água), o que contribui para sua sobrevivência nesses ambientes (Benzing 2000; Menini Neto et al. 2013). Essas famílias são uma das mais importantes relacionadas a formação dos tapetes de monocotiledôneas (Porembski et al. 1998; de Paula et al. 2016) e ao epifitismo (Couto et al. 2016, 2022a; Francisco et al. 2023). Famílias como Cyperaceae e Poaceae também são importantes em inselbergs em todo mundo (Porembski 2007).

Se destacaram gêneros da família Bromeliaceae típicos de afloramentos rochosos, como *Alcantarea*, *Pitcairnia*, *Tillandsia* e *Stigmatodon*, que são encontrados em abundância nas paisagens de inselberg do Brasil (de Paula et al. 2020). Gêneros típicos de inselbergs sul-americanos foram levantados, como *Anthurium* e *Sinningia* (Porembski 2007). Gêneros de samambaias, como *Anemia*, *Cheilanthes*, *Doryopteris* e de licófitas, como *Selaginella* também se destacaram, além dos gêneros de monocotiledôneas como *Cyperus*, *Vellozia* e *Barbacenia*, onde todos são descritos como tolerantes à dessecação (Porembski & Barthlott 2000b; Porembski 2007).

Em relação a forma de vida, o menor número de espécies arbóreas e arbustivas registradas parece estar relacionado com as severas condições ambientais encontradas nos inselbergs, como baixa profundidade e/ou ausência do solo, que dificulta o desenvolvimento das raízes e reduz o armazenamento de água (Porembski 2007), limitando o estabelecimento e desenvolvimento de espécies lenhosas. Outro fator pode ser a concentração de estudos em determinados habitats/comunidades, como ilhas de vegetação, tapetes de monocotiledôneas e depressões rasas, onde há o predomínio de espécies herbáceas (Porembski 2007; de Paula et al. 2020). Habitats negligenciados, como as ilhas florestais e vegetação lenhosa, abrigam um grande número de espécies arbóreo-arbustivas (Couto et al. 2025; Covre et al. 2025; Covre et al. dados não publicados). Embora a flora dos inselbergs seja caracterizada principalmente por ervas e arbustos (Porembski 2007; Couto et al. 2017), árvores rupícolas também são importantes (Couto et al. 2016; Francisco et al. 2018; Couto et al. 2022a). Por exemplo, a espécie *Pseudobombax petropolitanum* é conhecida por desempenhar o papel de nucleadora para a flora epifítica vascular em inselbergs da Mata Atlântica, onde suas características morfológicas favorecem a colonização de uma diversidade de epífitas, permitindo que os inselbergs funcionem como refúgios de biodiversidade (Couto et al. 2016, 2019, 2022a; Francisco et al. 2018, 2023).

Na Caatinga e Mata Atlântica se concentra a maior diversidade e variabilidade de plantas dos inselbergs brasileiros (Porembski et al. 1998; Porembski 2007; de Paula et al. 2020; Azevedo et al. 2024). Entretanto poucos

desses inselbergs inventariados (28%) estão inseridos em áreas protegidas, sendo a sua maioria localizados em áreas perturbadas e possivelmente ameaçados por gramíneas invasoras, incêndios, turismo, extração de plantas ornamentais e atividades de mineração, resultando em perda de biodiversidade e degradação de seus serviços ecossistêmicos (Porembski et al. 2016). É necessário destacar a mineração de rochas ornamentais, onde o Brasil se configura entre os maiores exploradores de rocha do mundo (Sardou Filho et al. 2013), resultando na destruição de habitat e perda de biodiversidade desses ecossistemas.

6.2. Diversidade funcional

Traços funcionais morfológicos são relacionados principalmente a características das folhas, como o tamanho, espessura e área foliar, que estão correlacionados com a aquisição de recursos e estresse hídrico, refletindo estratégias ecológicas de plantas em função dos filtros ambientais imposta (Grime & Pierce 2012). Outro traço funcional morfológico considerado em alguns estudos levantados, seria a brotação, que é considerada uma característica funcional para o nicho de persistência em alguns habitats (Bellingham & Sparrow 2009; Clarke et al. 2013; de Carvalho Araujo et al. 2017). Traços anatômicos e fisiológicos são importantes para compreender como essas plantas reagem ao uso e eficiência de água e carbono, por exemplo, e está relacionada a densidade e tamanho dos estômatos, características que são estritamente reguladas por fatores ambientais e hormônios vegetais endógenos (Hetherington & Woodward 2003; Casson & Gray 2008; Tian et al. 2016).

Nos trabalhos levantados sobre características funcionais, um estudo para inselbergs brasileiros indicou que as comunidades de plantas litófitas apresentam alta diversidade funcional, embora com considerável similaridade funcional entre afloramentos (de Paula et al. 2019). Entretanto, outros trabalhos apontam para grande mudança relacionadas as características funcionais entre inselbergs (Pinto-Junior et al. 2023), mas isso pode estar variando a depender do habitat que está sendo amostrado (de Paula et al. 2019).

Embora habitats com menor produtividade normalmente apresentem baixa diversidade funcional (Webb et al. 2002), a alta diversidade observada nesses ambientes pode ser atribuída às diversas estratégias adaptativas das plantas de inselberg para lidar com a seca e outros fatores ambientais, como tolerância e evitação da dessecação (Marks 2007; Pivovarov et al. 2016; Rosado & de Mattos 2017; Bondi et al. 2024). Os diferentes tipos de habitats que existem nos inselbergs também pode influenciar nessa alta diversidade funcional dentro de um mesmo afloramento (de Paula et al. 2019). Grande parte dos trabalhos levantados indicou o predomínio de traços conservadores (de Paula et al. 2015, 2019), que geralmente são encontrados em ecossistemas de baixo recurso e baixa capacidade de crescimento (Grime 1977).

Um outro trabalho levantado nesta revisão evidenciou que uma planta pode adotar uma estratégia aquisitiva para determinados recursos e uma estratégia conservadora para outros, além de diferentes características funcionais dentro da mesma espécie, podendo ser aquisitivas em relação a um recurso, mas conservadoras em relação a outro (Aragón et al. 2023). No trabalho de Hunter (2016), comparações entre a flora restrita aos inselbergs e a flora da matriz adjacente evidenciaram diferenças nas características funcionais das espécies, como altura das plantas e tamanho de folhas, frutos e sementes. Essas variações refletem diferenças na disponibilidade de recursos e nas condições climáticas entre os ambientes. De modo geral, espécies litófitas restritas aos inselbergs apresentam menor porte, além de folhas, frutos e sementes de menores dimensões (Hunter 2016).

6.3. Diversidade filogenética

Grande parte desses trabalhos abordavam estudos de filogenia específicos para algum gênero ou espécie de planta, principalmente da família Bromeliaceae (Krapp et al. 2014; Moura et al. 2019; Mota et al. 2020; Couto et al. 2022b), Velloziaceae (Cabral et al. 2021), Euphorbiaceae (Hurbath et al. 2024), Linderniaceae (Santos et al. 2023) e Cactaceae (Juárez-Miranda et al. 2021). Esses trabalhos são de grande importância para compor estudos de diversidade filogenética.

Os trabalhos que levaram em consideração a diversidade filogenética, evidenciaram a existência de um gradiente latitudinal de diversidade filogenética em toda a paisagem de inselbergs neotropicais (Pinto-Junior et al. 2024) e que variáveis relacionadas à temperatura influenciam a diversidade filogenética de afloramentos rochosos, destacando a sazonalidade climática como um dos principais fatores que impulsionam a distribuição de espécies (Massante et al. 2023).

7. Conclusão

Considerando todos os dados evidenciados ao longo desta revisão, conclui-se que os inselbergs da região tropical são ecossistemas negligenciados. Existem poucos estudos sobre o tema levantado, ainda mais se especificarmos para trabalhos sobre a diversidade funcional e filogenética desses ambientes. Apesar disso, o Brasil lidera as pesquisas em inselbergs da região tropical, um fato de extrema relevância, levando em consideração que nesse país se concentra parte significativa dos inselbergs existentes no mundo. Isso confere ao Brasil uma responsabilidade ainda maior no avanço das pesquisas e na preservação desses ambientes.

Podemos observar também que alguns tipos de habitats e comunidades vegetais associadas aos inselbergs merecem maior atenção, como por exemplo as paredes rochosas verticais, vegetação lenhosa e ilhas florestais. Esses habitats/comunidades, que possuem características edáficas e microclimáticas distintas, são pouco estudados e contam com apenas um trabalho registrado para toda a região tropical do planeta.

Assim sendo, esta revisão ressalta a importância de pesquisas futuras voltadas para inventários taxonômicos afim de compreender a distribuição das espécies em inselbergs e como fatores ambientais e climáticos influenciam os traços funcionais e na diversidade filogenética dessas espécies de plantas, contribuindo para o conhecimento e compreensão desse ecossistema negligenciado e único, sendo estudos fundamentais para garantir sua conservação.

CAPÍTULO 2

ILHAS FLORESTAIS DE CUME EM INSELBERGS DO SUDESTE BRASILEIRO: CARACTERIZAÇÃO FLORÍSTICA, DIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO

1. Resumo

Inselbergs são afloramentos rochosos antigos, isolados e ambientalmente restritivos, que sustentam diferentes habitats e comunidades vegetais. Entre as comunidades vegetais, destacam-se as ilhas florestais, estabelecidas em depressões contendo solos mais profundos, favorecendo a formação de comunidades florestais sob condições microclimáticas mais úmidas e circundadas por vegetação aberta, típica desses ecossistemas. Em alguns inselbergs, essas ilhas florestais ocorrem nas porções mais elevadas, denominadas ilhas florestais de cume. Entretanto, essas florestas têm sido negligenciadas em estudos científicos, sendo inexistentes exemplos que caracterizem a riqueza florística associadas a esse tipo de comunidade em inselbergs. Assim, o objetivo deste estudo foi avaliar a riqueza florística do componente lenhoso das ilhas florestais de cume, incluindo a síndrome de polinização e dispersão das espécies, bem como a diversidade beta entre as ilhas florestais estudadas e estas com diferentes fragmentos de florestas estacionais semidecíduais e ombrófilas. Foram selecionadas ilhas florestais de cume em cinco inselbergs da Mata Atlântica, sendo três no sul do Espírito Santo e dois no norte do Rio de Janeiro. O levantamento da comunidade foi feito através de 10 transectos lineares de 50 x 2 (0,1 ha) em cada área, onde foram inventariados todos os indivíduos com DAP $\geq$ 5 cm. As famílias Fabaceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Lauraceae, Sapotaceae, Annonaceae, Melastomataceae e Meliaceae representaram 51% do total da riqueza. Os gêneros mais ricos em número de espécies foram *Ocotea* (Lauraceae, 14 spp.), *Myrcia* (Myrtaceae, 13 spp.), *Eugenia* (Myrtaceae, 7 spp.), *Inga* (Fabaceae, 7 spp.), *Miconia* (Melastomataceae, 5 spp.), *Pouteria* (Sapotaceae, 5 spp.) e *Trichilia* (Meliaceae, 5 spp.), abrangendo 23% das espécies registradas. As síndromes de polinização e de dispersão predominantes foram entomofilia e zoocoria. Além disso, trinta e seis (16%) espécies registradas estão nas listas

estaduais e/ou nacional de espécies da flora ameaçadas de extinção. Quanto a distribuição geográfica, predominaram espécies endêmicas da Mata Atlântica (42%) e espécies com ampla distribuição geográfica entre os domínios fitogeográficos brasileiros (20%). Em relação ao tipo de vegetação, 36% apresentaram ampla ocorrência, registradas em mais de três tipos de vegetação. Entre as espécies com distribuição restrita para Mata Atlântica (95 spp.), 45% ocorreram exclusivamente na Floresta Ombrófila e apenas uma espécie foi registrada como endêmica de afloramentos rochosos (*Clusia mexiae* P.F.Stevens). Houve um maior compartilhamento de espécies entre ilhas florestais de cume mais próximas geograficamente. Quando comparada com os fragmentos florestais, houve um grande número de espécies exclusivas e baixo compartilhamento florístico entre as áreas, indicando forte heterogeneidade florística. A diversidade beta (dissimilaridade florística) foi elevada em todos os tipos de comparação ($\beta_{JAC} = 0,72-0,89$), indicando baixa similaridade florística entre as áreas, onde a substituição de espécies foi o principal componente da diversidade beta ($\beta_{JTU} = 0,62-0,86$), enquanto o aninhamento contribuiu pouco para a dissimilaridade florística ($\beta_{JNE} < 0,10$). Este estudo oferece a primeira contribuição para o conhecimento da composição florística da comunidade lenhosa de ilhas florestais de cume de inselberg do sudeste do Brasil, bem como a diversidade beta entre remanescente florestais da Mata Atlântica e as ilhas florestais. Os resultados indicam uma singularidade florística entre as ilhas florestais estudadas, com ocorrência de espécies da flora ameaçadas de extinção, ressaltando a necessidade de proteção desses ecossistemas, visando assegurar a manutenção da diversidade florística e de processos ecológicos associados a esse domínio fitogeográfico.

Palavras-chave: afloramento rochoso, componente lenhoso, diversidade beta, habitat, Mata Atlântica, vegetação arbóreo-arbustiva.

2. Abstract

Inselbergs are ancient, isolated, and environmentally restrictive rocky outcrops that support a variety of habitats and plant communities. Among these communities, forest islands stand out; they are established in depressions with deeper soils, which favor the development of forest communities under more humid microclimatic conditions, surrounded by open vegetation typical of these ecosystems. In some inselbergs, these forest islands occur at higher elevations, known as summit forest islands. However, these forests have been largely neglected in scientific studies, with no existing examples that characterize the floristic richness associated with this type of community on inselbergs. Thus, the objective of this study was to evaluate the floristic richness of the woody component of summit forest islands, including the pollination and dispersal syndromes of species, as well as beta diversity among the studied forest islands and between these islands and different fragments of seasonal semideciduous and ombrophilous forests. Summit forest islands were selected on five inselbergs within the Atlantic Forest, three located in southern Espírito Santo and two in northern Rio de Janeiro. The community survey was conducted using ten linear transects of 50 x 2 m (0.1 ha) in each area, where all individuals with DBH $\geq$ 5 cm were recorded. The families Fabaceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Lauraceae, Sapotaceae, Annonaceae, Melastomataceae, and Meliaceae accounted for 51% of the total species richness. The most species-rich genera were *Ocotea* (Lauraceae, 14 spp.), *Myrcia* (Myrtaceae, 13 spp.), *Eugenia* (Myrtaceae, 7 spp.), *Inga* (Fabaceae, 7 spp.), *Miconia* (Melastomataceae, 5 spp.), *Pouteria* (Sapotaceae, 5 spp.), and *Trichilia* (Meliaceae, 5 spp.), comprising 23% of the recorded species. The predominant pollination and dispersal syndromes were entomophily and zoochory. Additionally, thirty-six (16%) of the recorded species are listed on state and/or national lists of threatened flora. Regarding geographic distribution, endemic species of the Atlantic Forest predominated (42%), along with species showing broad distribution across Brazilian phytogeographic domains (20%). In terms of vegetation type, 36% of the species showed wide occurrence, being recorded in more than three vegetation types. Among species restricted to the Atlantic Forest (95 spp.), 45% occurred exclusively in ombrophilous forests, and only one species was recorded as endemic to rocky outcrops (*Clusia mexiae* P.F. Stevens). There was greater species sharing

among geographically closer summit forest islands. When compared with forest fragments, a high number of exclusive species and low floristic similarity among areas were observed, indicating strong floristic heterogeneity. Beta diversity (floristic dissimilarity) was high across all comparisons ($\beta_{JAC} = 0.72-0.89$), indicating low similarity among areas. Species turnover was the main component of beta diversity ($\beta_{JTU} = 0.62-0.86$), while nestedness contributed little to floristic dissimilarity ($\beta_{JNE} < 0.10$). This study provides the first contribution to the understanding of the floristic composition of woody communities in summit forest islands on inselbergs in southeastern Brazil, as well as beta diversity between Atlantic Forest remnants and these forest islands. The results indicate a strong floristic uniqueness among the studied forest islands, including the occurrence of threatened plant species, highlighting the need for the protection of these ecosystems in order to ensure the maintenance of floristic diversity and associated ecological processes within this phytogeographic domain.

Keywords: Atlantic Forest, beta diversity, habitat, rocky outcrop, tree-shrub vegetation.

3. Introdução

Inselbergs são reconhecidos como ambientes restritivos e altamente heterogêneos, que abrigam uma alta diversidade de plantas por conta dos diferentes habitats e comunidades associadas (Porembski & Barthlott 2000a; Porembski 2007). Entretanto, o conhecimento disponível sobre sua vegetação está concentrado majoritariamente em habitats e comunidades abertas, dominados por espécies herbáceas e arbustivas (de Paula et al. 2020). Em contraste, as comunidades lenhosas associadas a esses afloramentos permanecem pouco documentadas, especialmente no Brasil (Porembski 2007; de Paula et al. 2020; Couto et al. 2025, Cobre et al. 2025). Entre os poucos habitats capazes de sustentar espécies lenhosas em inselbergs, destacam-se as depressões com solos mais profundos e maior disponibilidade hídrica, onde formações de ilhas florestais conseguem se estabelecer (Porembski et al. 2000). Em alguns inselbergs graníticos da Mata Atlântica, essas ilhas ocorrem nas porções mais elevadas, formando as ilhas florestais de cume. Nesse tipo de comunidade, condições microambientais mais amenas, associadas à maior retenção de umidade e à ocorrência frequente de neblina, favorecem o desenvolvimento de comunidades lenhosas estruturalmente mais complexas, podendo atuar como microrefúgios de biodiversidade (Keppel et al. 2012; van der Plas & Olff 2024).

Apesar dessa relevância ecológica, as ilhas florestais de cume de inselberg permanecem negligenciadas em levantamentos florísticos, limitando a compreensão de sua contribuição para a diversidade regional da Mata Atlântica. Essa lacuna de conhecimento é especialmente preocupante no sudeste do Brasil, região que figura entre os principais centros mundiais de diversidade de plantas associadas a inselbergs do mundo, ao lado de Madagascar e do sudoeste da Austrália (Porembski 2007). Assim, inventários florísticos são fundamentais para revelar padrões de riqueza, endemismo e ocorrência de espécies ameaçadas, sobretudo em habitats pouco amostrados e espacialmente isolados (Myers et al. 2000; Brooks et al. 2006). Além disso, esses dados, fornecem uma base essencial para compreender como a diversidade regional está organizada no espaço, um aspecto descrito pelo conceito de diversidade beta (Baselga 2010).

A diversidade beta pode ser decomposta em dois componentes principais: a substituição de espécies (turnover), associada à troca de espécies entre áreas, e o aninhamento (nestedness), associado à fração da dissimilaridade decorrente de diferenças em riqueza entre comunidades, quando a comunidade menos rica constitui um subconjunto da mais rica (Baselga 2010, 2012). Esses componentes expressam formas complementares de variação na composição de espécies e refletem a atuação conjunta de fatores como heterogeneidade ambiental, filtros de nicho, limitações de dispersão e trajetórias evolutivas distintas, que moldam a distribuição das espécies na paisagem (Soininen et al. 2007; Whittaker & Fernández-Palacios 2007).

A compreensão desses processos é particularmente relevante no domínio da Mata Atlântica, um dos biomas mais fragmentados do planeta, onde a perda e a redução de habitats naturais impõem fortes restrições à persistência de espécies sensíveis a distúrbios antrópicos (Tabarelli et al. 2010; Vancine et al. 2024). Nos inselbergs, essas pressões são intensificadas por ameaças específicas, como a extração de rochas ornamentais, incêndios, invasão por espécies exóticas e a fragmentação da matriz florestal do entorno, comprometendo a biodiversidade desses ecossistemas singulares (Porembski et al. 2016).

Nesse contexto, investigamos a composição e a riqueza da comunidade arbóreo-arbustiva de cinco ilhas florestais de cume em inselbergs da Mata Atlântica do sudeste brasileiro, analisando a ocorrência de espécies ameaçadas, seus padrões de distribuição geográfica e síndromes de polinização e dispersão. Além disso, avaliamos a diversidade beta entre as ilhas estudadas e sua similaridade florística em relação a fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila adjacentes. Buscamos responder se as ilhas florestais de cume compartilham substancialmente a flora arbóreo-arbustiva com os remanescentes florestais do entorno ou se constituem comunidades floristicamente singulares, com combinações próprias de espécies. Considerando o caráter insular desses ambientes e sua inserção na matriz florestal regional, hipotetizamos que as ilhas florestais de cume representam subconjuntos da flora regional, sendo floristicamente mais similares aos

fragmentos florestais geograficamente mais próximos, refletindo a influência da proximidade espacial e da disponibilidade regional de espécies.

4. Métodos

4.1. Áreas de estudo

O estudo foi conduzido em cinco ilhas florestais de cume (daqui em diante, ilhas florestais) de inselbergs do sudeste do Brasil, no domínio fitogeográfico da Mata Atlântica (Figura 1). Para tanto, foram excluídas florestas da matriz do entorno e as ilhas florestais das encostas dos inselbergs. As áreas de estudo foram escolhidas de acordo com as seguintes características: floresta de cume isolada da vegetação da matriz do entorno e sua acessibilidade.

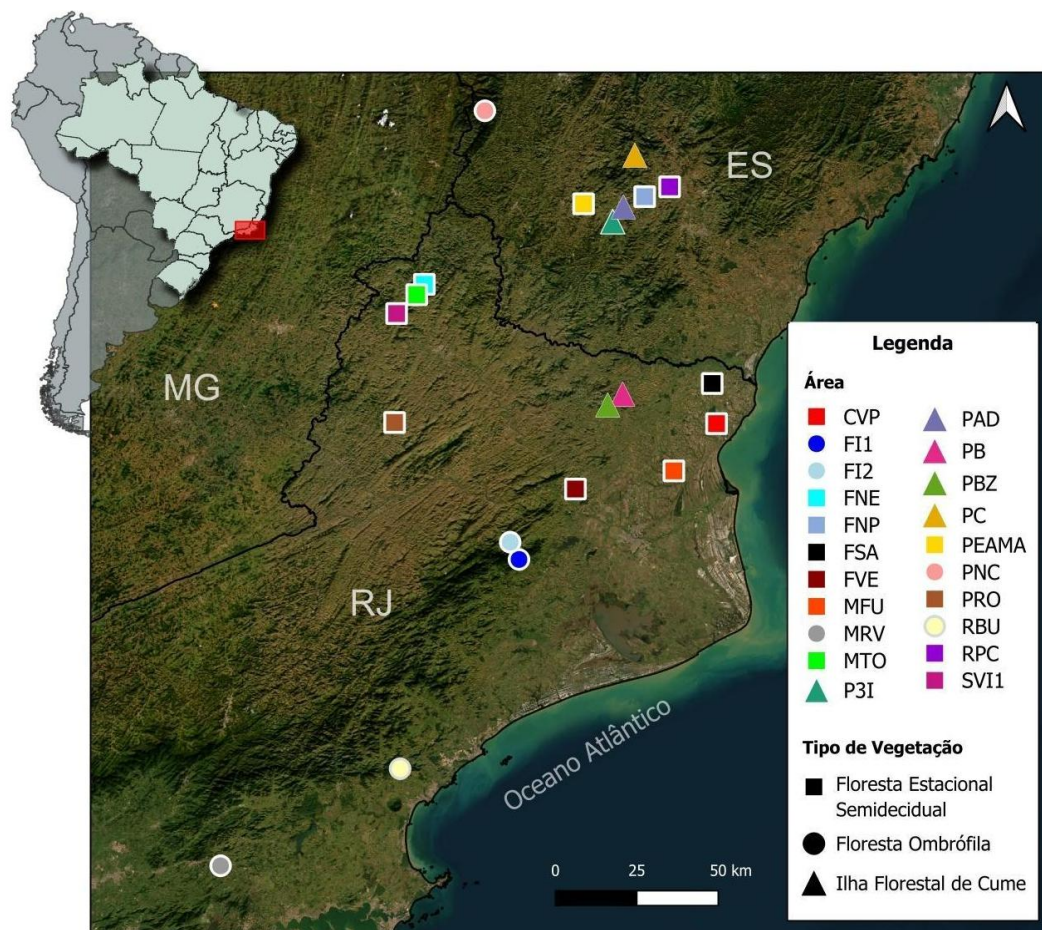


Figura 1. Localização das ilhas florestais de cume dos inselbergs estudados e dos fragmentos florestais utilizados como referência da matriz do entorno. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú,

PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito. Para os demais acrônimos, veja Tabela 2.

Os inselbergs Pedra das Três Irmãs (P3I) (20° 47' 12" S; 41° 21' 29" W) e Pedra das Andorinhas (PAD) (20° 46' 32 "S; 41° 21' 16" W) estão localizados no Monumento Natural Maciço das Andorinhas (20°47' S, 41°21' W), uma área protegida situada nos municípios de Jerônimo Monteiro e Cachoeiro de Itapemirim, na região sul do estado do Espírito Santo, circundada por uma matriz de floresta estacional semidecidual (Veloso et al. 1991). Pedra do Cabrito (PC) (20° 37' 23" S; 41° 19' 13" W) está localizado no município de Castelo, sul do Espírito Santo, possui a maior altitude (1130 m) e está circundado por uma matriz de floresta estacional semidecidual (Veloso et al. 1991). No município de Campos dos Goytacazes, norte do Rio de Janeiro, estão localizados os inselbergs Pedra do Baú (PB) (21° 20' 46" S; 41° 22' 38" W) e Pedra do Bauzinho (PBZ) (21° 21' 8" S; 41° 22' 59" W), onde estão inseridos em uma matriz de floresta estacional semidecidual (Veloso et al. 1991) (Tabela 1).

Tabela 1. Conjunto de informações dos cinco inselbergs estudados para a Mata Atlântica do sudeste brasileiro. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito. Matriz florestal: FES = Floresta Estacional Semidecidual.

Informações	Inselberg				
	P3I	PAD	PB	PBZ	PC
Matriz florestal do entorno	FES	FES	FES	FES	FES
Elevação da ilha florestal de cume (m)	560	540	720	710	1130
Tamanho da ilha florestal de cume (ha)	7	4	50	28	2
Pluviosidade média anual (mm)	1532	1532	1261	1261	1262
Temperatura média anual (°C)	23	23	23	23	21
Latitude (S)	20° 47' 12"	20° 46' 32 "	21° 20' 46"	21° 21' 08"	20° 37' 23"
Longitude (W)	41° 21' 29"	41° 21' 16"	41° 22' 38"	41° 22' 59"	41° 19' 13"

4.2. Inventário florístico

Em cada ilha florestal foram estabelecidos dez transectos lineares de 50 x 2 m, seguindo o protocolo proposto por Gentry (1982) e posteriormente adotado em estudos para vegetação lenhosa (árvores, arbustos) e palmeiras em inselbergs brasileiros (Francisco et al. 2018; Couto et al. 2025). Os transectos foram alocados de forma aleatória, mantendo-se uma distância mínima de 20 m entre suas extremidades, totalizando 1.000 m² (0,1 ha) de área amostral. Em cada transecto foram amostrados todos os indivíduos lenhosos (arbóreos e arbustivos) e palmeiras com DAP (diâmetro à altura do peito) $\geq$ 5 cm. Os indivíduos foram marcados com placas metálicas numeradas sequencialmente. Essa abordagem metodológica tem sido aplicada em levantamentos fitossociológicos para a vegetação lenhosa em inselbergs, demonstrando elevada eficácia na obtenção de parâmetros estruturais e ecológicos das comunidades (Francisco et al. 2018; Couto et al. 2025).

Amostras de material vegetativo e reprodutivo, quando disponível, foram coletadas e processadas seguindo os procedimentos usuais em levantamentos florísticos (Mori et al. 1989). A identificação seguiu por meio de chaves taxonômicas, monografias, comparações com coleções de herbários e por meio de consultas a especialistas dos grupos taxonômicos específicos. Posteriormente os espécimes serão tombados no Herbário do Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (HUENF). A circunscrição das espécies de angiospermas em famílias seguiu o sistema Angiosperm Phylogeny Group (APG IV 2016), bem como publicações taxonômicas. Abreviações de nomes dos autores, nomes atualmente aceitos e sinônimas seguiram a Flora e Funga do Brasil 2020 (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>), e The Internacional Plant Names Index - IPNI (<http://www.ipni.org>).

4.3. Espécies ameaçadas, distribuição geográfica, tipo de vegetação e síndromes de polinização/dispersão

As espécies ameaçadas foram citadas de acordo com a Lista Nacional de Espécies Ameaçadas (MMA 2022), Lista Estadual de Flora Ameaçada do Espírito Santo (Espírito Santo 2022) e Lista Estadual de Flora Ameaçada do Rio de Janeiro (Rio de Janeiro 2022) de acordo com os critérios e categorias de

ameaça da União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) (VU = Vulnerável, EN = Em Perigo, CR = Criticamente em Perigo).

As informações sobre distribuição geográfica dos táxons e tipo de vegetação foram obtidas na plataforma Flora e Funga do Brasil (<<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>>), onde as espécies com distribuição em mais de três domínios fitogeográficos foram classificadas em ampla distribuição (AD) e ocorrência em mais de três tipos de vegetação foram classificadas em ampla ocorrência (AO).

As síndromes de polinização foram determinadas segundo os critérios de Faegri & van der Pijl (2013), categorizando-as como: abióticas (anemofilia – vento) ou bióticas (entomofilia – insetos; ornitofilia – aves; quiropterofilia – morcegos). As síndromes de dispersão foram classificadas em anemocoria, autocoria, barocoria e zoocoria, conforme as categorias estabelecidas por van der Pijl (1982). Apenas as espécies identificadas ao nível específico foram relacionadas com as síndromes de polinização e dispersão, disponíveis na literatura.

4.4. Fragmentos florestais de referência

Para o levantamento das comunidades arbóreo-arbustivas dos fragmentos florestais da matriz foram realizados levantamentos bibliográficos de trabalhos realizados em fragmentos florestais o mais próximo possível dos inselbergs estudados, utilizando essas florestas como referência da matriz do entorno. Foram levantados cinco fragmentos de Floresta Ombrófila Densa e onze fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual, conforme pode ser visualizado na Tabela 2.

Tabela 2. Informações das ilhas florestais dos inselbergs estudados e fragmentos florestais da Mata Atlântica utilizados como referência da matriz do entorno. Onde: Spp. = número de espécies, IFC = ilha florestal de cume, FOD = Floresta Ombrófila Densa e FES = Floresta Estacional Semidecidual.

Sigla	Localidade (Estado)	Ambiente	Spp.	Principais famílias	Latitude (S)	Longitude (W)	Referência
P3I	Pedra das Três Irmãs (ES)	IFC	83	Fabaceae, Rubiaceae, Sapotaceae	20,7864	41,3578	Este estudo
PAD	Pedra das Andorinhas (ES)	IFC	75	Fabaceae, Myrtaceae, Rubiaceae	20,7753	41,3539	Este estudo
PB	Pedra do Baú (RJ)	IFC	93	Rubiaceae, Myrtaceae, Lauraceae	21,3450	41,3733	Este estudo
PBZ	Pedra do Bauzinho (RJ)	IFC	113	Myrtaceae, Rubiaceae, Fabaceae	21,3522	41,3850	Este estudo
PC	Pedra do Cabrito (ES)	IFC	59	Lauraceae, Fabaceae, Myrtaceae	20,6231	41,3200	Este estudo
FI1	Floresta Imbé 1 (RJ)	FOD	125	Fabaceae, Lauraceae, Moraceae	21,8160	41,6638	Moreno et al. 2003
FI2	Floresta Imbé 2 (RJ)	FOD	145	Myrtaceae, Fabaceae, Sapotaceae	21,7999	41,6666	Moreno et al. 2003
MRV	Mata Rio Vermelho (RJ)	FOD	106	Fabaceae, Lauraceae, Euphorbiaceae	22,7197	42,5494	Carvalho et al. 2007
PNC	Parque Nacional do Caparaó (ES)	FOD	455	Myrtaceae, Melastomataceae, Lauraceae	20,4923	41,7650	Araújo 2016
RBU	Reserva Biológica União (RJ)	FOD	108	Fabaceae, Lauraceae, Myrtaceae	22,4333	42,0167	Carvalho et al. 2016
CVP	Mata do Carvão (RJ)	FES	71	Fabaceae, Myrtaceae, Sapotaceae	21,4152	41,0775	Broggio 2024
FNE	Fazenda Nestoda (RJ)	FES	80	Fabaceae, Myrtaceae, Sapotaceae	21,0044	41,9447	Broggio 2024
FNPF	Floresta Nacional de Pacotuba (ES)	FES	253	Fabaceae, Sapotaceae, Myrtaceae	20,7456	41,2909	Abreu et al. 2013
FSA	Fazenda Santo Antônio (RJ)	FES	56	Fabaceae, Myrtaceae, Sapotaceae	21,2969	41,0903	Broggio 2024
FVE	Fazenda Vermelha (RJ)	FES	114	Fabaceae, Myrtaceae, Sapotaceae	21,6082	41,4962	Broggio 2024
MFU	Mata do Funil (RJ)	FES	75	Fabaceae, Myrtaceae, Sapotaceae	21,5547	41,2042	Broggio 2024
MTO	Mata da Torre (RJ)	FES	83	Fabaceae, Myrtaceae, Sapotaceae	21,0349	41,9673	Broggio 2024
PEAM A	Polo de Educação Ambiental da Mata Atlântica (ES)	FES	152	Fabaceae, Meliaceae, Euphorbiaceae	20,7667	41,4722	Lorenzoni-Paschoa et al. 2019
PRO	Fazenda Prosperidade (RJ)	FES	89	Fabaceae, Euphorbiaceae, Meliaceae	21,4118	42,0330	Dan et al. 2010
RPC	RPPN Cafundó (ES)	FES	255	Fabaceae, Myrtaceae, Euphorbiaceae	20,7167	41,2167	Archanjo et al. 2012
SVI1	Mata de São Vicente (RJ)	FES	62	Fabaceae, Myrtaceae, Sapotaceae	21,0905	42,0270	Broggio 2024

4.5. Análise de dados

A similaridade florística entre as ilhas florestais foi avaliada por meio de análises de agrupamento (cluster), através do índice de dissimilaridade de Jaccard (Magurran 1988), baseado na matriz de presença e ausência de espécies lenhosas por meio do algoritmo de agrupamento UPGMA (método de grupo de pares não ponderados com média aritmética). Para testar se o cluster representa adequadamente a matriz de similaridade original, foi calculado o coeficiente de correlação cofenética (Borcard et al. 2011) por meio de uma correlação de Pearson entre a matriz de similaridade original e a matriz cofenética. Possíveis diferenças da dissimilaridade florística entre as ilhas florestais foram verificadas por meio da análise de similaridade ANOSIM, com 1000 permutações (Clarke 1993). Um diagrama de Venn foi utilizado para representar o número de espécies únicas e compartilhadas entre as áreas amostradas (Venn 1880).

Foi realizado uma análise de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) com duas dimensões, afim de visualizar a ordenação da composição de espécies lenhosas das cinco ilhas florestais em comparação com fragmentos florestais da Mata Atlântica usados como referência da matriz do entorno (Tabela 2). Para essa análise, o índice de Bray-Curtis foi usado como medida de distância baseada na abundância de espécies lenhosas registradas por ha (hectare), em cada área amostrada. A distorção (stress) entre as ordenações foi determinada na representação gráfica dos eixos, e a matriz de dissimilaridade foi calculada para avaliar a confiabilidade do teste. Para comparar a composição de espécies entre as ilhas florestais e os fragmentos florestais de referência, foi realizada uma PERMANOVA (análise multivariada permutacional de variância) (Anderson 2001). Essa abordagem parte da variabilidade multivariada nos dados de acordo com certos fatores, baseada em qualquer medida de distância utilizando métodos de permutação (Anderson 2001). O compartilhamento e a exclusividade de espécies entre as ilhas florestais e os fragmentos florestais foram avaliados por meio do gráfico do tipo UpSet, uma abordagem desenvolvida para representar interseções entre múltiplos conjuntos, especialmente adequada quando o número de áreas analisadas inviabiliza o uso do diagrama de Venn (Lex et al. 2014).

Os padrões de diversidade beta para as espécies lenhosas entre as ilhas florestais e os fragmentos florestais foram investigados através da análise de substituição de espécies (turnover) e aninhamento (nestedness), baseada na matriz presença-ausência utilizando o índice de Jaccard. Com base neste método, a dissimilaridade observada (βJAC) é dividida em dois componentes aditivos: substituição de espécies (βJTU) e aninhamento (βJNE) (Baselga 2010).

Todas as análises foram realizadas utilizando o software R (R Development Core Team 2019), empregando o pacote “iNEXT” (Hsieh et al. 2016), “vegan” (Oksanen et al. 2013), “ggplot2” (Wickham 2009), “dplyr” (Wickham et al. 2023), “VennDiagram” (Chen & Boutros 2011), “UpSetR” (Conway et al. 2017), “Betapart” (Baselga & Orme 2012).

5. Resultados

Diante da escassez de estudos focados nas ilhas florestais de inselbergs tropicais, especialmente na Mata Atlântica brasileira, apresentamos uma análise da composição de espécies lenhosas, análises de dissimilaridade, das síndromes de polinização e dispersão, bem como da diversidade beta e do estado de conservação das espécies registradas em ilhas florestais de cinco inselbergs do sudeste do Brasil.

5.1. Florística

Nas cinco ilhas florestais dos inselbergs foram contabilizados 1732 indivíduos lenhosos, distribuídos em 279 espécies, 141 gêneros e 58 famílias (Tabela 3). Do total de espécies registradas, 225 foram identificadas em nível específico (81% do total), 21 ao nível de gênero (7%), oito ao nível de família (3%) e 25 indeterminadas (9%). As famílias mais representativas em número de espécies foram Fabaceae (29 espécies, 10,4%), Myrtaceae (28 espécies, 10%), Rubiaceae (27 espécies, 9,7%), Lauraceae (23 espécies, 8,2%), Sapotaceae (11 espécies, 3,9%), Annonaceae (nove espécies, 3,2%), Melastomataceae (nove espécies, 3,2%) e Meliaceae (oito espécies, 2,9%). Essas famílias representam 51% do total da riqueza de espécies registrada. O gênero *Ocotea* (Lauraceae) foi o mais representativo em número de espécies (14), seguido por *Myrcia* (Myrtaceae, 13 spp.), *Eugenia* (Myrtaceae, 7 spp.), *Inga* (Fabaceae, 7 spp.), *Miconia* (Melastomataceae, 5 spp.), *Pouteria* (Sapotaceae, 5 spp.) e *Trichilia* (Meliaceae, 5 spp.), abrangendo 23% das espécies registradas. Os outros gêneros foram representados por quatro ou menos espécies. Das espécies registradas, apenas *Podocarpus sellowii* Klotzsch ex Endl. (Podocarpaceae) representa à linhagem evolutiva das gimnospermas, sendo as demais pertencentes às angiospermas.

Tabela 3: Espécies lenhosas registradas em cinco ilhas florestais de cume de inselbergs da Mata Atlântica, Sudeste do Brasil. Onde: Síndrome de polinização (SP): Ent = entomofilia, Orn = ornitofilia, Qui = quiropterofilia; Síndrome de dispersão (SD): Ane = anemocórica, Zoo = zoocórica, Aut = autocórica, Bar = barocórica; Domínio Fitogeográfico (DF): AD = ampla distribuição (ocorrem em mais de três domínios fitogeográficos no Brasil e/ ou fora do Brasil), Am = Amazônia, Ca = Caatinga, Ce = Cerrado, Ma = Mata Atlântica, TV = tipo de vegetação, FO = Florestal Ombrófila, FES = Floresta Estacional Semidecidual, FTF = Floresta de Terra Firme, FV = Floresta de Várzea, FG = Floresta de Galeria, FOM = Floresta Ombrófila Mista, FEP = Floresta Estacional Perenifólia, CLS = Cerrado Lato Sensu, RES = Restinga, AR = afloramento rochoso, CR = campo rupestre, CA = Campo de Altitude, AO = ampla ocorrência (mais de três tipos de vegetação), * = ocorre em afloramento rochoso. P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra da Andorinha, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho, PC = Pedra do Cabrito.

FAMÍLIA / Espécies	Localidades					SP	SD	DF	TV
	P3I	PAD	PB	PBZ	PC				
ACHARIACEAE (1)									
<i>Carpotroche brasiliensis</i> (Raddi) A Gray		X		X		Ent	Aut, Zoo	Am, Ce, Ma	FO
ANACARDIACEAE (2)									
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	X					Ent, Ane	Ane	AD	AO
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.		X	X			Ent	Zoo	AD	AO
ANNONACEAE (9)									
<i>Annona cacans</i> Warm.	X			X		Ent	Zoo	Ma, Pam	FES, FO
<i>Annona dolabripetala</i> Raddi			X	X		Ent	Zoo	Ma	FES, FO
<i>Annona mucosa</i> Jacq.	X					Ent	Zoo	Am, Ce, Ma	FTF, FV
<i>Duguetia riedeliana</i> R.E.Fr.		X				Ent	Zoo	Ma	FO, RES
<i>Guatteria australis</i> A.St.-Hil.			X		X	Ent	Zoo	Ce, Ma	FES, FO
<i>Guatteria latifolia</i> R.E.Fr.				X		Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Guatteria</i> sp. 1		X				—	—	—	—
<i>Oxandra espintana</i> (Spruce ex Benth.) Baill.		X				Ent	Zoo	Am, Ma	FV, FO
<i>Xylopia sericea</i> A.St.-Hil.	X	X				Ent	Zoo	Am, Ce, Ma	AO
APOCYNACEAE (5)									
<i>Aspidosperma melanocalyx</i> Müll.Arg.			X	X	X	Ent	Ane	Ce, Ma	CLS, FG, FES
<i>Aspidosperma parvifolium</i> A.DC.				X		Ent	Ane	Ma	AO*
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg.	X	X				Ent	Ane	Ma	FES
<i>Himatanthus bracteatus</i> (A. DC.) Woodson	X	X				Ent	Ane	Ma	FES
<i>Malouetia cestroides</i> (Nees ex Mart.) Müll.Arg.			X	X		Ent	Ane	Am, Ma	FO
ARALIACEAE (3)									
<i>Didymopanax angustissimus</i> Marchal			X	X		Ent	Zoo	Ma	FO, RES
<i>Didymopanax calvus</i> (Cham.) Decne. & Planch.					X	Ent	Zoo	Ce, Ma	FG, FES, FO

<i>Didymopanax morototoni</i> (Aubl.) Decne. & Planch.	X				Ent	Zoo	AD	AO
ARECACEAE (3)								
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	X	X	X		Ent	Zoo	Ma	FES, FO
<i>Euterpe edulis</i> Mart.		X	X	X	Ent	Zoo	Ce, Ma	FG, FO
<i>Geonoma schottiana</i> Mart.		X	X		Ent	Zoo	Ma, Pam	FG, FO
ASTERACEAE (1)								
<i>Eremanthus crotonoides</i> (DC.) Sch.Bip.				X	Ent	Ane	Ce, Ma	AO*
BIGNONIACEAE (1)								
<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos				X	Ent, Orn	Ane	Ce, Ma	FES, FO
BURSERACEAE (3)								
<i>Protium brasiliense</i> (Spreng.) Engl.				X	Ent	Zoo	Ce, Ma	FES
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	X	X			Ent	Zoo	AD	AO
<i>Protium warmingianum</i> Marchand		X			Ent	Zoo	Ce, Ma	CLS, FES, FO
CALOPHYLLACEAE (1)								
<i>Kielmeyera excelsa</i> Cambess.		X	X		Ent	Ane	Ma	FO
CAPPARACEAE (1)								
<i>Capparidastrium frondosum</i> (Jacq.) Cornejo & Iltis				X	Ent, Orn	Aut, Zoo	Am, Ce, Ma	AO
CARICACEAE (2)								
<i>Jacaratia heptaphylla</i> (Vell.) A.DC.			X		Ent	Zoo	Ma	FES, FO, RES
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC.	X				Ent	Zoo	Am, Ce, Ma	AO
CELASTRACEAE (4)								
<i>Monteverdia ardisiifolia</i> (Reissek) Biral		X			Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Monteverdia brasiliensis</i> (Mart.) Biral		X			Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Monteverdia littoralis</i> (R.M. Carvalho-Okano) Biral		X			Ent	Zoo	Ma	FO, RES
<i>Monteverdia longifolia</i> (Reissek ex Loes.) Biral	X				Ent	Zoo	Ma	FO
CHRYSOBALANACEAE (4)								
<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.		X			Ent	Zoo	Ce, Ma	CLS, FES, FO
<i>Hirtella triandra</i> Sw.	X				Ent	Zoo	Am, Ma	AO
<i>Licania kunthiana</i> Hook.f.	X	X	X		Ent	Zoo	AD	AO
<i>Licania spicata</i> Hook.f.				X	Ent	Zoo	Ma	FO
CLUSIACEAE (4)								
<i>Clusia lanceolata</i> Cambess.				X	Ent	Zoo	Ma	FO, RES
<i>Clusia mexiae</i> P.F.Stevens				X	Ent	Zoo	Ce, Ma	CR, AR
<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	X	X	X		Ent	Zoo	AD	AO
<i>Tovomita fructipendula</i> (Ruiz & Pav.) Cambess.		X	X		Ent	Zoo	Am, Ma	AO
COMBRETACEAE (1)								
<i>Terminalia januariensis</i> DC.		X	X		Ent	Ane	Ma	FO
CORDIACEAE (1)								
<i>Cordia trichoclada</i> DC.		X			Ent	Zoo	Ma	FO
CUNONIACEAE (1)								
<i>Lamanonia ternata</i> Vell.		X	X		Ent	Ane	Ce, Ma	AO
EBENACEAE (1)								
<i>Diospyros capreifolia</i> Mart. ex Hiern		X			Ent	Zoo	Am, Ma	FO

ELAEOCARPACEAE (1)								
<i>Sloanea hirsuta</i> (Schott) Planch. ex Benth.		X	X		Ent	Aut, Zoo	Ma	FO, RES
ERYTHROPALACEAE (1)								
<i>Heisteria perianthomega</i> (Vell.) Sleumer				X	Ent	Zoo	AD	FO, RES
ERYTHROXYLACEAE (1)								
<i>Erythroxylum cuspidifolium</i> Mart.		X			Ent	Zoo	Ma	FES, FO
EUPHORBIACEAE (6)								
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.		X	X		Ent	Zoo	AD	AO
<i>Aparisthium cordatum</i> (A.Juss.) Baill.		X			Ent	Zoo	Am, Ma	AO
<i>Caryodendron grandifolium</i> (Müll.Arg.) Pax		X			Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Pausandra morisiana</i> (Casar.) Radlk.		X			Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Senefeldera verticillata</i> (Vell.) Croizat	X	X			Ent	Zoo	Ma	FO
Euphorbiaceae 1		X			–	–	–	
FABACEAE (29)								
<i>Anadenanthera peregrina</i> (L.) Speg.	X	X			Ent	Aut, Bar	AD	AO
<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.	X		X		Ent	Aut, Bar	Ca, Ce, Ma	AO
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.	X	X			Ent	Ane, Aut	AD	AO
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	X			X	Ent	Aut, Zoo	AD	AO
<i>Copaifera trapezifolia</i> Hayne			X		Ent	Aut, Zoo	Ma	FG, FO
<i>Chamaecrista ensiformis</i> (Vell.) H.S.Irwin & Barneby		X			Ent	Aut, Zoo	AD	FG, FO
<i>Dalbergia foliolosa</i> Benth.		X		X	Ent	Aut, Bar	Am, Ce, Ma	FES, FO
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton		X			Ent	Aut, Bar	AD	AO*
<i>Hymenolobium janeirense</i> Kuhlman	X				Ent	Ane, Aut	Ma	FG, FES, FO
<i>Inga capitata</i> Desv.	X	X	X	X	Ent	Aut, Zoo	Am, Ma	AO
<i>Inga hispida</i> Schott ex Benth.		X	X		Ent	Aut, Zoo	Ma	FES, FO
<i>Inga leptantha</i> Benth.	X				Ent	Aut, Zoo	Ma	FES, FO
<i>Inga marginata</i> Willd.		X			Ent	Aut, Zoo	AD	AO
<i>Inga striata</i> Benth.			X		Ent	Aut, Zoo	AD	AO
<i>Inga tenuis</i> (Vell.) Mart.		X	X		Ent	Aut, Zoo	Am	FG, FO
<i>Inga</i> sp. 1	X				–	–	–	–
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) A.M.G.Azevedo & H.C.Lima			X		Ent	Aut, Bar	AD	AO
<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel	X		X		Ent	Aut, Bar	AD	AO
<i>Machaerium</i> sp. 1				X	–	–	–	–
<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão		X	X		Ent	Aut, Bar	Ma	AO
<i>Myrocarpus</i> sp. 1		X			–	–	–	–
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms				X	Ent	Zoo	Ce, Ma	FES, FO, RES
<i>Ormosia fastigiata</i> Tul.				X	Ent	Zoo	Ce, Ma	FG, FES, FO

<i>Ormosia ruddiana</i> Yakovlev				X	Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Peltogyne angustiflora</i> Ducke	X	X			Ent	Aut, Bar	Ma	FO
<i>Pterocarpus violaceus</i> Vogel			X	X	Ent	Aut, Bar	Ca, Ce, Ma	FES, RES
<i>Swartzia apetala</i> Raddi	X	X		X	Ent	Zoo	Ca, Ce, Ma	FES, FO, RES
<i>Swartzia simplex</i> (Sw.) Spreng.				X	Ent	Zoo	Ma	FO, RES
<i>Zollernia glabra</i> (Spreng.) Yakovlev	X			X	Ent	Aut, Bar	Ma	FO
LACISTEMATACEAE (1)								
<i>Lacistema pubescens</i> Mart.				X	Ent	Zoo	Am, Ce, Ma	FO, RES
LAURACEAE (23)								
<i>Aniba firmula</i> (Nees & Mart.) Mez			X	X	X	Ent	Zoo	Am, Ce, Ma
<i>Cryptocarya saligna</i> Mez			X	X		Ent	Zoo	Ma
<i>Endlicheria glomerata</i> Mez	X					Ent	Zoo	Ca, Ce, Ma
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F.Macbr.				X		Ent	Zoo	AD
<i>Licaria armeniaca</i> (Nees) Kosterm.					X	Ent	Zoo	Am, Ce, Ma
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez					X	Ent	Zoo	Am, Ce, Ma
<i>Ocotea catharinensis</i> Mez			X			Ent	Zoo	Ma, Pam
<i>Ocotea divaricata</i> (Nees) Mez			X	X		Ent	Zoo	Ma
<i>Ocotea glaziovii</i> Mez				X		Ent	Zoo	Ca, Ce, Ma
<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez			X			Ent	Zoo	Ma
<i>Ocotea mandioccana</i> A.Quinet			X			Ent	Zoo	Ma
<i>Ocotea notata</i> (Nees & Mart.) Mez					X	Ent	Zoo	Ce, Ma
<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	X	X				Ent	Zoo	Ce, Ma
<i>Ocotea pluridomatiata</i> A.Quinet	X	X				Ent	Zoo	Ma
<i>Ocotea polyantha</i> (Nees & Mart.) Mez					X	Ent	Zoo	Ma
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	X		X	X		Ent	Zoo	AD
<i>Ocotea</i> sp. 1					X	–	–	–
<i>Ocotea</i> sp. 2					X	–	–	–
<i>Ocotea</i> sp. 3					X	–	–	–
<i>Rhodostemonodaphne macrocalyx</i> (Meisn.) Rohwer ex Madriñán					X	Ent	Zoo	Ce, Ma
Lauraceae 1				X		–	–	–
Lauraceae 2	X					–	–	–
Lauraceae 3		X				–	–	–
LECYTHIDACEAE (4)								
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze			X			Ent	Ane	Am, Ce, Ma
<i>Couratari asterotricha</i> Prance	X					Ent	Ane	Ma
<i>Couratari pyramidata</i> (Vell.) Kunth			X	X		Ent	Ane	Ma
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Mart. ex Miers		X				Ent	Zoo	Am, Ma
LOGANIACEAE (1)								
<i>Strychnos</i> sp. 1					X	–	–	–
MALVACEAE (3)								
<i>Eriotheca macrophylla</i> (K.Schum.) A.Robyns					X	Qui	Ane	Ma

<i>Eriotheca pentaphylla</i> (Vell.) A.Robyns	X		X	X		Qui	Ane	Ma	FO
<i>Pavonia makoyana</i> É.Morren			X	X		Ent	Aut, Bar	Ma	FO
MELASTOMATACEAE (9)									
<i>Huberia ovalifolia</i> DC.					X	Ent	Zoo	Ma	FG, FO, RES
<i>Miconia buddlejoides</i> Triana				X		Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Miconia latecrenata</i> (DC.) Naudin					X	Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Miconia molesta</i> Cogn.				X		Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Miconia octopetala</i> Cogn.					X	Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Miconia shepherdii</i> R.Goldenb. & Reginato					X	Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Mouriri arborea</i> Gardner				X		Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Mouriri glazioviana</i> Cogn.	X	X				Ent	Zoo	Ca, Ce, Ma	AO
<i>Pleroma estrellense</i> (Raddi) P.J.F.Guim. & Michelang.					X	Ent	Zoo	Ma	FO
MELIACEAE (8)									
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.			X	X	X	Ent	Zoo	AD	AO
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.				X		Ent	Ane	AD	AO
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer			X			Ent	Zoo	AD	AO
<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.				X		Ent	Zoo	Ce, Ma	AO
<i>Trichilia emarginata</i> (Turcz.) C.DC.			X	X		Ent	Zoo	Ca, Ce, Ma	AO
<i>Trichilia lepidota</i> Mart.		X	X			Ent	Zoo	Am, Ma	AO
<i>Trichilia ramalhoi</i> Rizzini		X				Ent	Zoo	Ma	FES, FO, RES
<i>Trichilia silvatica</i> C.DC.	X			X		Ent	Zoo	Ce, Ma	FG, FES, FO
MONIMIACEAE (2)									
<i>Macrotorus utriculatus</i> (Mart.) Perkins	X			X		Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Mollinedia argyrogyna</i> Perkins			X	X		Ent	Zoo	Ce, Ma	CLS, FO
MORACEAE (5)									
<i>Brosimum glaucum</i> Taub.	X	X				Ent	Zoo	Ma	FES, FO
<i>Brosimum glaziovii</i> Taub.	X	X		X		Ent	Zoo	Ma, Pam	FES, FO
<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) Rusby	X					Ent	Zoo	Am, Ma	AO
<i>Naucleopsis oblongifolia</i> (Kuhlm.) Carauta				X		Ent	Zoo	Am, Ce, Ma	FO
<i>Sorocea guilleminiana</i> Gaudich.	X	X	X	X		Ent	Zoo	Ce, Ma	FES, FO
MYRISTICACEAE (2)									
<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.			X	X		Ent	Zoo	Ma	FG, FO
<i>Virola gardneri</i> (A.DC.) Warb.	X	X				Ent	Zoo	Ma	FES, FO
MYRTACEAE (28)									
<i>Campomanesia macrobracteolata</i> Landrum		X				Ent	Zoo	Ma	FO, RES
<i>Eugenia arvensis</i> Vell.				X		Ent	Zoo	Ma	FO, RES
<i>Eugenia disperma</i> Vell.				X		Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Eugenia pisiformis</i> Cambess.				X		Ent	Zoo	Ma	FES, FO, RES
<i>Eugenia prasina</i> O.Berg				X		Ent	Zoo	Ce, Ma	FES, FO, FOM
<i>Eugenia</i> sp. 1				X		–	–	–	–
<i>Eugenia</i> sp. 2	X	X				–	–	–	–
<i>Eugenia</i> sp. 3		X				–	–	–	–

<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O.Berg			X			Ent	Zoo	Ma	AO
<i>Myrcia anceps</i> (Spreng.) O.Berg	X					Ent	Zoo	Ma	FES, FO
<i>Myrcia crocea</i> (Vell.) Kiaersk.			X			Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.					X	Ent	Zoo	AD	AO
<i>Myrcia hexasticha</i> Kiaersk.		X				Ent	Zoo	Ma	FO, RES
<i>Myrcia insularis</i> Gardner			X	X		Ent	Zoo	Ma	FO, RES
<i>Myrcia loranthifolia</i> (DC.) G.P.Burton & E.Lucas		X	X	X		Ent	Zoo	Ce, Ma	AO
<i>Myrcia neolucida</i> A.R.Lourenço & E.Lucas				X		Ent	Zoo	Am, Ce, Ma	AO
<i>Myrcia racemosa</i> (O.Berg) Kiaersk.	X	X	X	X		Ent	Zoo	Ce, Ma	FO, RES
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	X	X		X	X	Ent	Zoo	AD	AO
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.			X			Ent	Zoo	AD	AO
<i>Myrcia venulosa</i> DC.					X	Ent	Zoo	Ce, Ma	AO
<i>Myrcia</i> sp. 1		X	X			–	–	–	–
<i>Myrcia</i> sp. 2		X				–	–	–	–
<i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg			X			Ent	Zoo	AD	AO
<i>Neomitranthes amblymitra</i> (Burret) Mattos					X	Ent	Zoo	Ma	FES, FO
<i>Plinia pseudodichasiantha</i> (Kiaersk.) G.M.Barroso ex Sobral			X			Ent	Zoo	Ma	FO, FOM
<i>Plinia rivularis</i> (Cambess.) Rotman			X	X		Ent	Zoo	AD	FES, FO, FOM
Myrtaceae 1		X				–	–	–	–
Myrtaceae 2					X	–	–	–	–
NYCTAGINACEAE (3)									
<i>Guapira cuneifolia</i> (Schltdl.) E.C.O.Chagas & Costa-Lima					X	Ent	Zoo	Ma	FO, RES
<i>Guapira nitida</i> (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell	X		X	X		Ent	Zoo	Ma	FO, RES
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	X		X	X		Ent	Zoo	AD	AO*
OCHNACEAE (1)									
<i>Ouratea grandifolia</i> (Planch.) Engl.					X	Ent	Zoo	Ma	FO
PERACEAE (2)									
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	X	X		X	X	Ent	Zoo	AD	AO
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	X					Ent	Aut, Bar	Am, Ce, Ma	AO
PHYLLANTACEAE (1)									
<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão			X			Ent	Zoo	Am, Ce, Ma	AO
PICRAMNIACEAE (1)									
<i>Picramnia glazioviana</i> Engl.			X		X	Ent	Zoo	Ce, Ma	FG, FES, FO
PODOCARPACEAE (1)									
<i>Podocarpus sellowii</i> Klotzsch ex Endl.					X	Ane	Zoo	AD	AO
PRIMULACEAE (2)									
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	X	X			X	Ent	Zoo	AD	AO
<i>Myrsine venosa</i> A.DC.			X		X	Ent	Zoo	Ce, Ma	CR, CLS, FO
PROTEACEAE (3)									
<i>Roupala consimilis</i> Mez			X			Ent	Ane	Ma	FO, FOM
<i>Roupala longepetiolata</i> Pohl					X	Ent	Ane	Ma	FO
<i>Roupala montana</i> Aubl.	X	X			X	Ent	Ane	AD	AO*
QUIINACEAE (1)									

<i>Lacunaria crenata</i> (Tul.) A.C.Sm.					X		Ent	Zoo	Am, Ce, Ma	FTF, FO
RHAMNACEAE (1)										
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek						X	Ent	Zoo	Am, Ce, Ma	CLS, FG, FES
ROSACEAE (1)										
<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.					X		Ent	Zoo	AD	AO
RUBIACEAE (27)										
<i>Alibertia</i> sp. 1					X		–	–	–	–
<i>Alseis floribunda</i> Schott	X				X		Ent	Ane	Ca, Ce, Ma	AO
<i>Alseis</i> sp. 1					X		–	–	–	–
<i>Amaioua intermedia</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	X	X	X	X		X	Ent	Zoo	Ce, Ma	CLS, FES
<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) K.Schum.					X	X	Ent	Ane	Ce, Ma	FG, FES, FO
<i>Cordia sessilis</i> (Vell.) Kuntze					X		Ent	Zoo	Ca, Ce, Ma	AO
<i>Cordia</i> sp. 1		X					–	–	–	–
<i>Coussarea contracta</i> (Walp.) Müll.Arg.					X	X	Ent	Zoo	Ca, Ce, Ma	FO
<i>Coussarea meridionalis</i> (Vell.) Müll.Arg.					X		Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Coussarea</i> sp. 1	X						–	–	–	–
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.		X	X				Ent	Ane	AD	AO
<i>Faramea involuclata</i> Müll.Arg.						X	Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Faramea pachyantha</i> Müll.Arg.	X				X	X	Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Ixora brevifolia</i> Benth.		X					Ent	Zoo	Ca, Ce, Ma	AO
<i>Guettarda viburnoides</i> Cham. & Schltldl.					X	X	Ent	Zoo	AD	AO*
<i>Melanopsidium nigrum</i> Colla					X		Ent	Zoo	Ce, Ma	CLS, FO, RES
<i>Palicourea</i> sp. 1	X						–	–	–	–
<i>Posoqueria acutifolia</i> Mart.					X		Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	X	X	X	X			Ent	Zoo	AD	AO
<i>Psychotria rhytidocarpa</i> Müll.Arg.					X	X	Ent	Zoo	Ma	FG, FO
<i>Psychotria</i> sp. 1	X						–	–	–	–
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.					X		Ent	Zoo	AD	AO
<i>Rudgea gardenioides</i> (Cham.) Müll.Arg.					X	X	Ent	Zoo	Ma	FG, FO, FOM
<i>Rudgea</i> sp. nov.					X		–	–	–	–
<i>Simira rubra</i> (Mart.) Steyererm.					X		Ent	Ane	Ma	FO
Rubiaceae 1	X	X					–	–	–	–
Rubiaceae 2						X	–	–	–	–
RUTACEAE (3)										
<i>Conchocarpus minutiflorus</i> Groppo & Pirani						X	Ent	Zoo	Ma	FO
<i>Dictyoloma vandellianum</i> A.Juss.		X					Ent	Ane	AD	AO
<i>Zanthoxylum acuminatum</i> (Sw.) Sw.	X						Ent	Zoo	Am, Ce, Ma	AO
SALICACEAE (4)										
<i>Casearia obliqua</i> Spreng.					X	X	Ent	Zoo	AD	AO
<i>Casearia pauciflora</i> Cambess.						X	Ent	Zoo	Ma	FO, FOM
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	X	X	X	X			Ent	Zoo	AD	AO
<i>Piparea dentata</i> Aubl.	X	X	X	X			Ent	Zoo	AD	AO

SAPINDACEAE (7)							
<i>Allophylus petiolulatus</i> Radlk.				X	Ent	Zoo	Ma FG, FO, RES
<i>Cupania emarginata</i> Cambess.		X	X		Ent	Zoo	Ma FO, RES
<i>Cupania ludowigii</i> Somner & Ferrucci					X	Ent	Zoo Ma FES, FO
<i>Cupania racemosa</i> (Vell.) Radlk.	X	X	X	X	Ent	Zoo	Ca, Ce, Ma FES, FO, RES
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.			X	X	Ent	Zoo	AD AO
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	X	X			Ent	Zoo	AD AO
<i>Tripterodendron filicifolium</i> Radlk.	X	X			Ent	Ane	Ma FO
SAPOTACEAE (11)							
<i>Chrysophyllum flexuosum</i> Mart.				X	Ent	Zoo	Ma FES, FO
<i>Chrysophyllum januariense</i> Eichler			X		Ent	Zoo	Ma FO, RES
<i>Chrysophyllum lucentifolium</i> Cronquist	X	X			Ent	Zoo	Am, Ma FES, FO
<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	X	X	X	X	Ent	Zoo	Am, Ma AO
<i>Micropholis crassipedicellata</i> (Mart. & Eichler) Pierre	X	X		X	Ent	Zoo	Ma FO
<i>Micropholis</i> sp. 1					X	—	— — —
<i>Pouteria bangii</i> (Rusby) T.D.Penn.	X	X		X	Ent	Zoo	Am, Ma FEP, FES, FO
<i>Pouteria bapeba</i> T.D.Penn.				X	Ent	Zoo	Ma FES, FO
<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	X			X	Ent	Zoo	Am, Ce, Ma FES, FO
<i>Pouteria filipes</i> Eyma	X				Ent	Zoo	Am, Ma CA, FTF, FO
<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.			X		Ent	Zoo	Ce, Ma AO
SIMAROUBACEAE (1)							
<i>Homalolepis cuneata</i> (A.St.-Hil. & Tul.) Devecchi & Pirani	X	X			Ent	Ane	Ma FES, RES
SIPARUNACEAE (2)							
<i>Siparuna bifida</i> (Poepp. & Endl.) A.DC.	X				Ent	Zoo	Am, Ce, Ma FES, FO
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	X	X			Ent	Zoo	AD AO
SOLANACEAE (2)							
<i>Solanum cernuum</i> Vell.				X	Ent	Zoo	Ce, Ma AO
<i>Solanum swartzianum</i> Roem. & Schult.				X	Ent	Zoo	Ce, Ma AO*
SYMPLOCACEAE (3)							
<i>Symplocos celastrinea</i> Mart.			X		Ent	Zoo	Ce, Ma AO
<i>Symplocos estrellensis</i> Casar.			X	X	Ent	Zoo	Ma FES, FO, FOM
<i>Symplocos laxiflora</i> Benth.			X		Ent	Zoo	Ma AO
TRIGONIACEAE (1)							
<i>Trigoniodendron spiritusanctense</i> E.F.Guim. & Miguel	X				Ent	Ane	Ma FO
URTICACEAE (2)							
<i>Cecropia hololeuca</i> Miq.			X	X	Ane	Zoo	Ma FES, FO, FOM
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	X				Ane	Zoo	AD AO
VOCHYSIACEAE (2)							
<i>Qualea multiflora</i> Mart.				X	Ent	Ane	AD AO
<i>Vochysia angelica</i> M.C.Vianna & Fontella	X				Ent	Ane	Ma FO
INDETERMINADA (25)							
Indet. 1				X	—	—	— —

Indet. 2		X	—	—	—	—
Indet. 3		X	—	—	—	—
Indet. 4		X	—	—	—	—
Indet. 5		X	—	—	—	—
Indet. 6		X	—	—	—	—
Indet. 7		X	—	—	—	—
Indet. 8		X	—	—	—	—
Indet. 9		X	—	—	—	—
Indet. 10		X	—	—	—	—
Indet. 11		X	—	—	—	—
Indet. 12		X	—	—	—	—
Indet. 13		X	—	—	—	—
Indet. 14		X	—	—	—	—
Indet. 15		X	—	—	—	—
Indet. 16	X		—	—	—	—
Indet. 17	X		—	—	—	—
Indet. 18	X		—	—	—	—
Indet. 19	X		—	—	—	—
Indet. 20	X		—	—	—	—
Indet. 21		X	—	—	—	—
Indet. 22		X	—	—	—	—
Indet. 23		X	—	—	—	—
Indet. 24		X	—	—	—	—
Indet. 25		X	—	—	—	—

5.2. Espécies ameaçadas

Trinta e seis (16%) espécies registradas para as ilhas florestais estão nas listas estaduais e/ou nacional de espécies da flora ameaçadas de extinção (Tabela 4). O diagrama de Venn indicou maior compartilhamento de espécies ameaçadas entre os inselbergs mais próximos geograficamente (P3I x PAD e PB x PBZ), onde nenhuma espécie foi compartilhada entre as cinco florestas de cume. PBZ foi a ilha florestal com maior número de espécies ameaçadas exclusivas (8 spp.), seguido por PC (7), P3I (5), PAD (4) e PB (3) (Figura 2).

Tabela 4. Espécies ameaçadas registradas nas ilhas florestais de cume de cinco inselbergs do sudeste do Brasil. Espécies categorizadas de acordo com diferentes bancos de dados estaduais e/ou nacional. Categorias: VU = vulnerável, EN = em perigo, CR = criticamente em perigo. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito.

Espécie	Lista do Brasil	Lista do ES	Lista do RJ	Inselberg				
		Categoria		P3I	PAD	PB	PBZ	PC
<i>Apuleia leiocarpa</i>	VU	VU	VU	X	X			
<i>Aspidosperma parvifolium</i>	EN	VU	EN				X	
<i>Aspidosperma polyneuron</i>		EN		X	X			
<i>Campomanesia macrobracteolata</i>	EN	EN			X			
<i>Casearia pauciflora</i>		VU					X	
<i>Cedrela fissilis</i>	VU	VU	VU				X	
<i>Chamaecrista ensiformis</i>			CR		X			
<i>Chrysophyllum januariense</i>		VU				X		
<i>Conchocarpus minutiflorus</i>	CR	EN						X
<i>Couratari asterotricha</i>	EN	EN		X				
<i>Couratari pyramidata</i>	EN		EN			X	X	
<i>Eugenia disperma</i>	EN		VU				X	
<i>Euterpe edulis</i>	VU	VU	VU			X	X	X
<i>Guatteria latifolia</i>	EN						X	
<i>Hymenolobium janeirense</i>		VU		X				
<i>Kielmeyera excelsa</i>	VU		VU			X	X	
<i>Melanopsidium nigrum</i>	VU		VU				X	
<i>Miconia molesta</i>	EN						X	
<i>Monteverdia longifolia</i>	VU			X				
<i>Myrcia hexasticha</i>	EN				X			
<i>Neomitranthes amblymitra</i>	EN							X
<i>Ocotea catharinensis</i>	VU	VU				X		
<i>Ocotea odorifera</i>	EN	EN	EN	X	X			
<i>Ocotea pluridomatiata</i>	EN	VU		X	X			
<i>Ocotea polyantha</i>		VU						X
<i>Ormosia ruddiana</i>	EN							X
<i>Ouratea grandifolia</i>	EN							X
<i>Pouteria bapeba</i>	EN	CR					X	
<i>Protium brasiliense</i>	EN							X
<i>Roupala consimilis</i>		EN				X		
<i>Roupala longepetiolata</i>	VU	CR						X
<i>Trichilia ramalhoi</i>		VU			X			
<i>Trigoniodendron spiritusanctense</i>	EN	VU		X				
<i>Viola bicuhyba</i>	EN	EN	EN			X	X	
<i>Vochysia angelica</i>	EN	EN		X				
<i>Zollernia glabra</i>			EN	X			X	

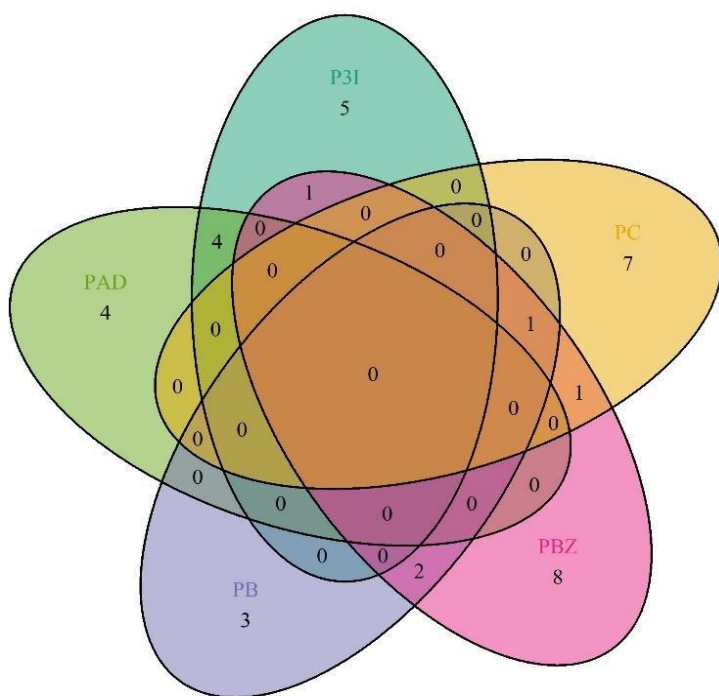


Figura 2. Diagrama de Venn representando o número de espécies ameaçadas compartilhadas entre as ilhas florestais de cume dos inselbergs amostrados. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito.

5.3. Distribuição geográfica e tipo de vegetação

Quando analisamos a distribuição geográfica das 225 espécies identificadas em nível específico, predominaram espécies endêmicas da Mata Atlântica (95 spp., 42,2%), seguido de espécies com ampla distribuição geográfica entre os domínios fitogeográficos brasileiros (46 spp., 20,4%). Trinta e três espécies (14,7%) são disjuntas entre Cerrado/Mata Atlântica, vinte e uma espécies (9,3%) foram partilhadas entre a Amazônia/Cerrado/Mata Atlântica, quatorze (6,2%) entre Amazônia/Mata Atlântica, doze (5,3%) entre Caatinga/Cerrado/Mata Atlântica e quatro (1,8%) tem distribuição entre Mata Atlântica/Pampa (Tabela 3). Em relação ao tipo de vegetação, das 225 espécies, 81 (36%) apresentaram ampla ocorrência, registradas em mais de três tipos de vegetação. Entre as espécies com distribuição restrita para Mata Atlântica (95 spp.), 45% ocorreram exclusivamente na Floresta Ombrófila (FO) e apenas uma espécie foi registrada como endêmica de afloramentos rochosos (*Clusia mexiae*).

5.4. Síndromes de polinização e dispersão

Foram analisadas 225 espécies que foram identificadas a nível específico. As estratégias de polinização mostraram o predomínio da síndrome entomófila, registrada em 98% das espécies (220 spp.), seguida por anemofilia (3 spp.), e quiropterofilia (2 spp.). As espécies *Astronium graveolens*, *Handroanthus heptaphyllus* e *Capparidastrium frondosum* apresentam mais de uma síndrome de polinização. Quanto à síndrome de dispersão, zoocoria foi o mais frequente (169 spp., 75%) seguido por anemocoria (30 spp., 13,3%). Doze espécies (5,3%) compartilharam as síndromes autocórica/zoocórica, outras doze espécies (5,3%) foram classificadas em autocórica/barocórica e duas (1%) em anemocórica/autocórica. Entre as famílias amostradas, Fabaceae foi a única que apresentou os quatro tipos de síndromes de dispersão (Tabela 3).

5.5. Dendrograma de dissimilaridade e diagrama de Venn

O dendrograma de dissimilaridade de Jaccard evidenciou a formação de três grandes grupos, sendo o primeiro formado pelo inselberg Pedra do Cabrito (PC), o segundo pelos inselbergs Pedra do Baú (PB) e Pedra do Bauzinho (PBZ), por fim, o terceiro formado pelos inselbergs Pedra das Três Irmãs (P3I) e Pedra das Andorinhas (PAD) (Figura 3).

Embora PB e PBZ tenham apresentado a menor dissimilaridade entre si (0,62), os valores observados indicam elevada diferenciação florística entre todas as ilhas, especialmente envolvendo PC, que apresentou maior dissimilaridade em relação aos demais grupos (0,93). A ANOSIM confirmou diferenças significativas na composição florística entre as ilhas ($R = 0,8995$; $p = 0,0001$), indicando forte segregação florística e baixa similaridade entre as áreas.

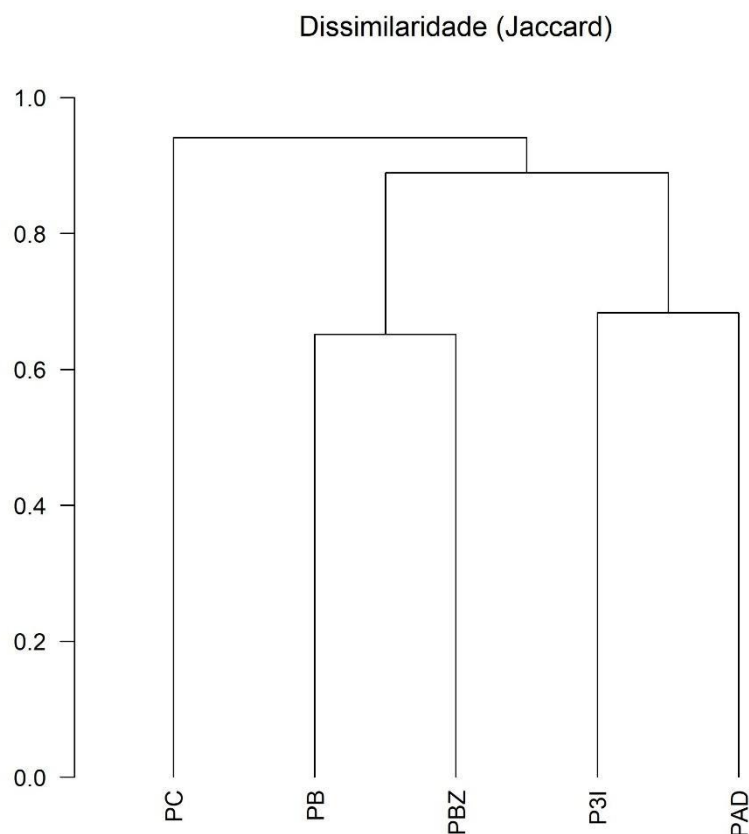


Figura 3. Dendrograma de dissimilaridade (índice de Jaccard) obtido pela análise de 225 espécies em cinco ilhas florestais de cume de inselbergs brasileiros. Coeficiente de correlação cofenética = 0,9817. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito.

O diagrama de Venn indicou maior compartilhamento florístico entre os inselbergs mais próximos geograficamente (P3I x PAD e PB x PBZ) (Figura 4). Fato a destacar é que apenas uma espécie foi compartilhada entre as cinco florestas de cume, a saber: *Amaioua intermedia*. PBZ foi a ilha florestal com maior número de espécies exclusivas (45 spp.), seguido por PC (42), PB (31), PAD (30) e P3I (29).

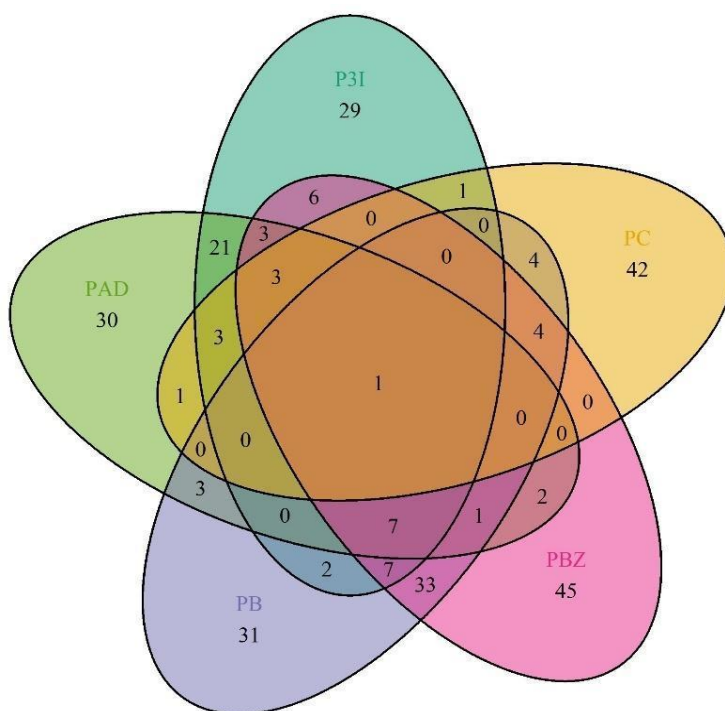


Figura 4. Diagrama de Venn representando o número de espécies compartilhadas e espécies únicas entre as ilhas florestais de cumes dos inselbergs amostrados. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito.

5.6. Relações com fragmentos florestais da Mata Atlântica

A ordenação pelo método de NMDS apresentou ajuste aceitável (stress = 0,1295), indicando uma representação espacial adequada para as diferenças florísticas entre as áreas (Figura 5). Observou-se uma organização espacial com as ilhas florestais ocupando posições distintas no diagrama de ordenação, enquanto as florestas ombrófilas e estacionais semidecíduais apresentaram maior similaridade interna, com sobreposição parcial entre esses ambientes. A PERMANOVA indicou diferenças significativas na composição florística entre os grupos ambientais ($F = 2,68$; $R^2 = 0,23$; $p < 0,0001$), demonstrando que o tipo de ambiente explica parcela substancial da variação florística. As Ilhas florestais PB e PBZ apresentaram forte relação com as áreas de Floresta Ombrófila, enquanto que as ilhas florestais P3I e PAD se agruparam próximas as áreas de Floresta Estacional Semidecidual. Já PC, teve posição isolada e distante das demais áreas.

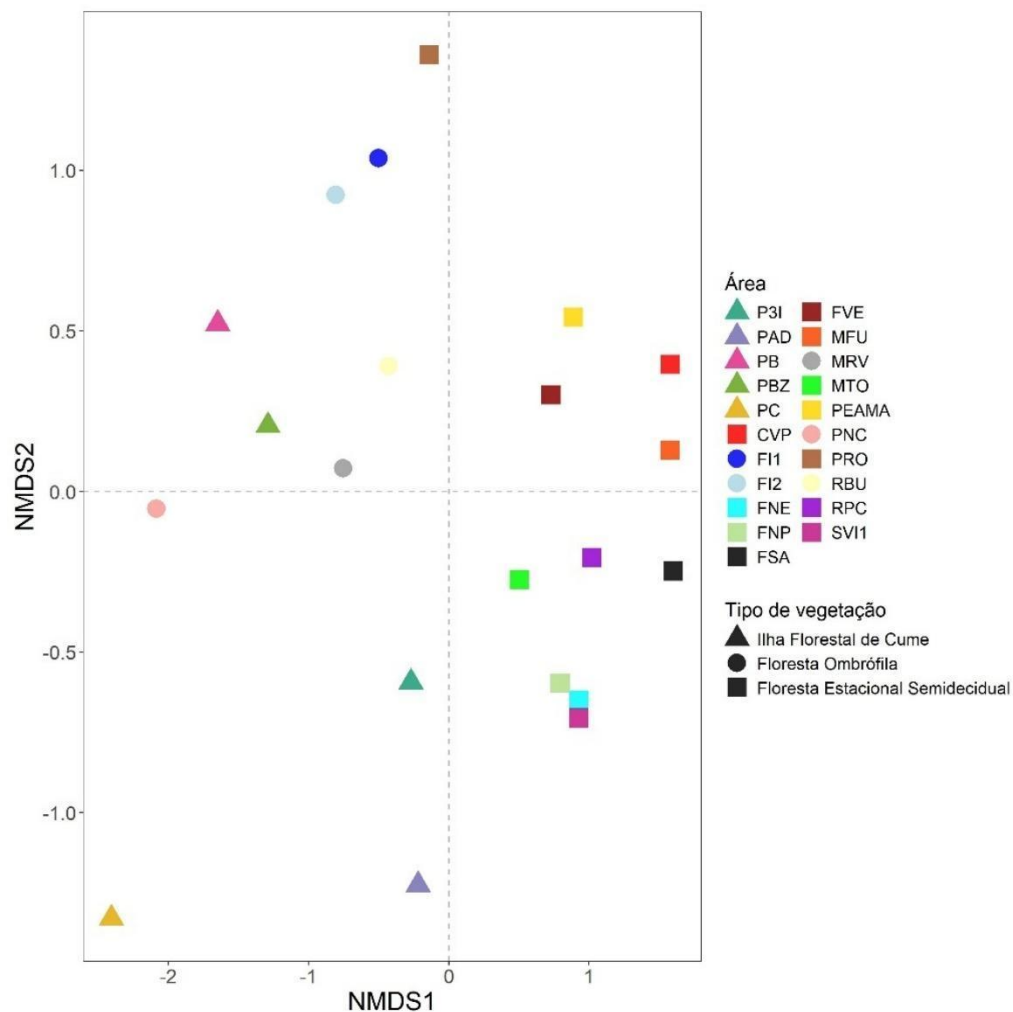


Figura 5. Representação bidimensional da escala multidimensional não métrica (NMDS), ilustrando a ordenação da composição de espécies nas cinco ilhas florestais de cumes de inselbergs e fragmentos florestais da Mata Atlântica, com base na matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis. Valor de stress = 0,1295.

O gráfico UpSet demonstra elevado número de espécies exclusivas e um baixo compartilhamento florístico entre as áreas, indicando forte heterogeneidade florística (Figura 6). O conjunto de dados reúne 768 espécies, distribuídas em 21 áreas, incluindo as cinco ilhas florestais de cumes (P3I, PAD,

Figure 1 consists of two main parts. The top part is a bar chart showing the distribution of intersection sizes for various sets. The x-axis represents the intersection size (0 to 150), and the y-axis represents the number of sets (0 to 250). The bars are colored in a gradient from blue to red. The bottom part is a dot plot showing the distribution of intersection sizes for sets of size 0 to 250. The x-axis represents the intersection size (0 to 150), and the y-axis represents the number of sets (0 to 250). The dots are colored in a gradient from blue to red, and lines connect the dots for each set size.

71

Embora as ilhas florestais de cume estejam inseridas na matriz florestal regional, os baixos valores do componente de aninhamento ($\beta_{JNE} < 0,10$) indicam que as diferenças florísticas entre as áreas não são predominantemente explicadas por padrões de subconjunto ordenado. Em vez disso, a elevada contribuição do turnover ($\beta_{JTU} = 0,62-0,86$) demonstra que as comunidades diferem principalmente pela substituição de espécies. Assim, apesar de compartilharem o mesmo pool regional, as ilhas de cume apresentam combinações florísticas distintas entre si e em relação aos fragmentos florestais adjacentes.

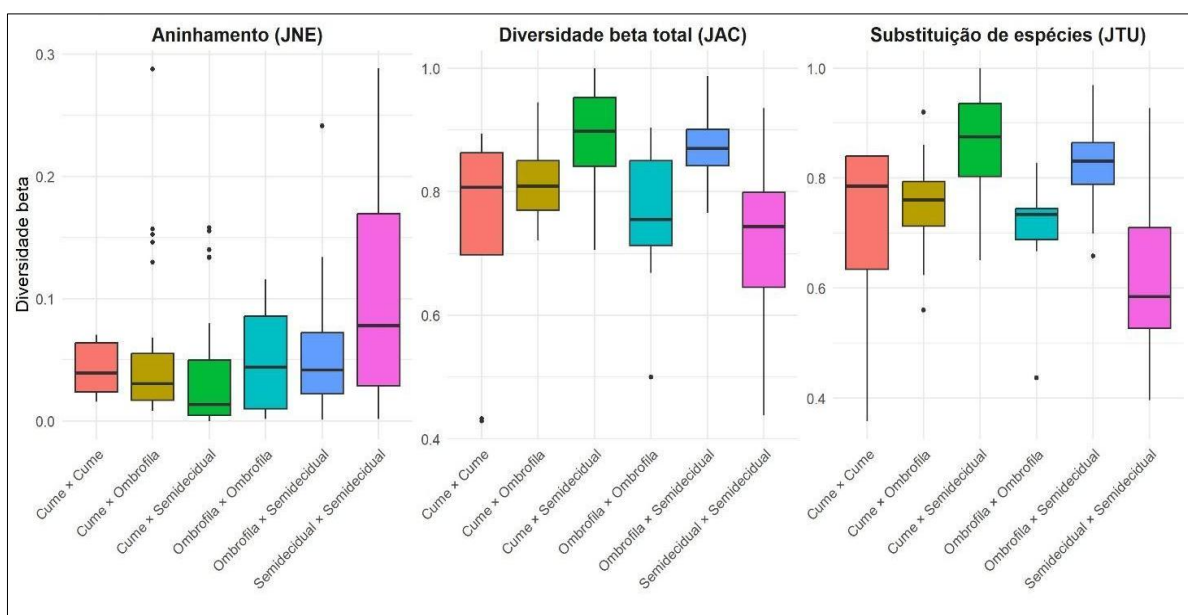


Figura 7. Diversidade beta por tipo de par de ambientes, baseada no índice de Jaccard, subdividida em aninhamento (JNE), diversidade beta total (JAC) e substituição de espécies (JTU), para comparações entre as ilhas florestais de cume, floresta ombrófila e floresta estacional semidecidual.

6. Discussão

Este estudo apresenta informações inéditas sobre a composição florística de espécies lenhosas em ilhas florestais de inselbergs graníticos da Mata Atlântica, um tipo de comunidade vegetal até então não documentada no Brasil. As ilhas florestais distinguem-se por estarem estabelecidas em depressões com solos de maior profundidade entre os habitats já descritos para inselbergs, o que possibilita o desenvolvimento de formações florestais com dossel contínuo e ausência de afloramento rochoso exposto. Tais condições edáficas e estruturais favorecem o estabelecimento de espécies lenhosas que demandam de ambientes menos restritivos para seu estabelecimento e desenvolvimento. Os resultados indicam que a hipótese geral deste capítulo não foi corroborada, uma vez que as ilhas florestais associadas aos inselbergs apresentam composição florística própria e não constituem subconjuntos florísticos dos remanescentes florestais analisados.

Destaca-se que a grande maioria das espécies registradas (98%) não havia sido previamente documentada para inselbergs brasileiros, incluindo *Cedrela fissilis*, *Copaifera trapezifolia*, *Euterpe edulis*, *Guapira cuneifolia*, *Miconia molesta*, *Ouratea grandifolia*, *Pouteria filipes*, *Virola bicuhyba*, entre outras, o que evidencia uma subestimação histórica da diversidade florística associada aos inselbergs tropicais e ressalta o papel dessas florestas como importantes componentes da diversidade da Mata Atlântica. Apesar de abrigarem espécies tipicamente associadas a fragmentos florestais da Mata Atlântica, as ilhas florestais apresentam uma composição florística singular, inclusive quando comparadas a inselbergs geograficamente próximos, evidenciando elevada dissimilaridade florística.

Ademais, as ilhas florestais proporcionam condições microclimáticas mais favoráveis, como maior retenção de umidade em comparação as demais comunidades vegetais de inselbergs, o que contribui para a ocorrência de elevada diversidade de epífitas vasculares e para o desenvolvimento de um sub-bosque bem estruturado, rico em espécies herbáceas e subarbustivas.

No geral, os resultados indicaram uma elevada riqueza florística para as ilhas florestais de cume, variando de 59 a 113 espécies, dentro dos limites intermediários/superiores quando comparado com outros habitats de inselbergs

(Couto et al. 2017; de Paula et al. 2020; Couto et al. 2025; Covre et al. 2025). O número de espécies lenhosas registrados indicam que mesmo com condições ambientais severas para a vegetação de inselbergs (Larson et al. 2000; Portembski & Barthlott 2000a), há uma considerável riqueza e complexidade florística, quando comparada com remanescentes florestais da Mata Atlântica (Guedes-Bruni et al. 2006; Carvalho et al. 2008; Meireles et al. 2008; Rochelle et al. 2011; Dan et al. 2010; Pessoa et al. 2020; Broggio 2024). Quando comparado com o inventário florístico de espécies lenhosas em afloramentos rochosos, a riqueza de espécies das ilhas florestais de inselbergs também foi superior (Silva & Scariot 2003; Felfili et al. 2007; Pinto et al. 2009; Francisco et al. 2018; Couto et al. 2025; Covre et al. 2025), podendo estar relacionada a fatores microclimáticos, edáficos, litologia e tipo de habitat/comunidade amostrada (Kluge & Brulfert 2000; de Oliveira et al. 2004; Azevedo et al. 2024; Couto et al. 2025). Além desses resultados, a elevada diversidade registrada reafirma a importância dos inselbergs como *hotspots* de biodiversidade e reforça a necessidade de estratégias de conservação para esses ambientes (Porembski 2007). Cabe ressaltar que essa comunidade vegetal foi, até o presente, negligenciada em estudos florísticos, o que se reflete no elevado número de espécies registradas pela primeira vez para inselbergs da Mata Atlântica (veja de Paula et al. 2020). Essa lacuna de conhecimento torna-se evidente ao comparar os resultados deste estudo com o levantamento florístico de plantas vasculares em inselbergs do sudeste do Brasil realizado por de Paula et al. (2020), no qual apenas três (1,33%) das espécies aqui registradas haviam sido previamente documentadas (*Aspidosperma parvifolium*, *Dalbergia frutescens* e *Myrsine venosa*). Ao analisar o levantamento florístico de Covre et al. (2021) realizado nos inselbergs de Jerônimo Monteiro - ES (P3I e PAD), observa-se que nenhuma das espécies registradas nas ilhas florestais desses afloramentos havia sido previamente documentada, reforçando o quanto é fundamental considerar todos os habitats e comunidades vegetais associadas aos inselbergs para se obter um inventário realmente completo de sua diversidade.

As famílias Fabaceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Lauraceae, Sapotaceae, Annonaceae, Melastomataceae e Meliaceae representaram mais da metade da riqueza total de espécies (51%), corroborando outros trabalhos para a Mata

Atlântica, onde essas famílias frequentemente dominam a composição florística (Oliveira-Filho & Fontes 2000; Moreno et al. 2003; Guedes-Bruni et al. 2006; Carvalho et al. 2008; Dan et al. 2010; Archanjo et al. 2012; Abreu et al. 2013; Carvalho et al. 2016; Pessoa et al. 2020). Cabe destacar que as famílias Fabaceae e Myrtaceae também predominam como as mais ricas em número de espécies lenhosas em inselbergs do sudeste brasileiro (Pena & Alves-Araújo 2017; Couto et al. 2025; Covre et al. 2025). Assim como as famílias, os gêneros registrados se figuram entre os mais ricos para a Mata Atlântica (Oliveira-Filho & Fontes 2000; Amorim et al. 2009; Pessoa et al. 2020). Esses resultados indicam que as ilhas florestais compartilham o mesmo conjunto de famílias e gêneros que estrutura a flora lenhosa da Mata Atlântica.

A elevada proporção de espécies ameaçadas de extinção registrada nas ilhas florestais (16%) evidencia a relevância conservacionista dessas comunidades no contexto da Mata Atlântica, um dos biomas mais fragmentados e ameaçados do planeta (Myers et al. 2000; Tabarelli et al. 2010). Como comparação, a proporção de espécies (registradas x ameaçadas) foi superior a encontrados em inventários de plantas vasculares em afloramentos rochosos e fragmentos florestais da Mata Atlântica (Couto et al. 2017; Moreira et al. 2020; Covre et al. 2021; Alves-Araújo et al. 2022; Barros et al. 2022; Valadares et al. 2022; Waga et al. 2024; Bochorney et al. 2024, 2025). Esse resultado também indica a necessidade de iniciativas de conservação pelo fato de espécies ameaçadas de extinção serem reconhecidas como principais indicadores para a criação de áreas protegidas (Brooks et al. 2006). A ausência de espécies ameaçadas compartilhadas entre todas as cinco ilhas florestais reforça o elevado grau de singularidade florística dessas formações, e sugere que essas florestas de cume podem ter sofrido menor pressão antrópica ao longo do tempo, em função da baixa aptidão dos afloramentos rochosos para atividades agrícolas e do difícil acesso, fatores reconhecidos como responsáveis pela conservação relativa desses ambientes (Porembski et al. 1997; Porembski 2007). Entretanto, tal singularidade aumenta a vulnerabilidade dessas comunidades, uma vez que a perda de uma única ilha florestal pode implicar a extinção local, ou mesmo regional, dessas espécies ameaçadas.

A flora das ilhas florestais de inselbergs na Mata Atlântica apresentou uma predominância de espécies endêmicas desse domínio, o que já era esperado, destacando também a importância desses ambientes para a conservação da biodiversidade regional. Além disso, ~20% das espécies registradas possuem ampla distribuição geográfica entre diferentes domínios fitogeográficos brasileiros, indicando conexões biogeográficas entre a Mata Atlântica e outros biomas (Oliveira-Filho & Fontes 2000). Esses resultados evidenciam que as ilhas florestais de inselbergs da Mata Atlântica funcionam simultaneamente como áreas de concentração de endemismos e pontos de convergência biogeográfica entre diferentes domínios brasileiros, reforçando seu papel para a conservação da diversidade vegetal. Em relação ao tipo de vegetação, das 225 espécies levantadas, 36% estão distribuídas em mais de três tipos de vegetação, o que indica a predominância de táxons generalistas, capazes de tolerar ampla variação ambiental. Ainda assim, observa-se uma quantidade relevante de espécies associadas exclusivamente a formações florestais da Mata Atlântica (95 spp.), sobretudo endêmicas da Floresta Ombrófila, que concentra 45% dessas espécies. Esse padrão reforça a afinidade florística das ilhas florestais com ambientes florestais úmidos, mesmo sob as condições ambientais restritivas impostas pelos inselbergs (Porembski et al. 2000). Em contraste, a baixa representatividade de espécies restritas a afloramentos rochosos, com apenas uma espécie endêmica desse ambiente, indica que as ilhas florestais funcionem menos como comunidades típicas de vegetação rupícola e mais como refúgios florestais, sustentando espécies vindas de formações florestais adjacentes (Porembski et al. 2000).

O predomínio da síndrome entomófila (98%) entre as espécies das ilhas florestais está de acordo com o padrão registrado para florestas tropicais, onde a polinização por insetos constitui a estratégia mais dominante (Bawa 1990). Na Mata Atlântica, estudos florísticos também apontam a entomofilia como a principal síndrome de polinização em comunidades florestais, independentemente da fitofisionomia ou do grau de fragmentação (Kinoshita et al. 2006; Yamamoto et al. 2007; Araújo et al. 2009). Esse padrão sugere que, mesmo em ambientes isolados como os inselbergs, as interações planta-

polinizador permanecem estruturadas de forma semelhante àsquelas observadas em remanescentes florestais.

Em relação às síndromes de dispersão, o predomínio da zoocoria (75%) reforça o papel central dos animais na dinâmica e manutenção dessas ilhas florestais, um padrão amplamente documentado em florestas tropicais (Howe & Smallwood 1982; Kinoshita et al. 2006; Martins et al. 2007; Almeida-Neto et al. 2008). Na Mata Atlântica, a elevada frequência de espécies zoocóricas tem sido associada à alta diversidade de aves e mamíferos frugívoros, os quais atuam como dispersores-chave mesmo em paisagens fragmentadas (Galetti et al. 2011; Galetti et al. 2013), além desse tipo de dispersão estar frequentemente relacionado a ambientes fechados (Winck et al. 2022), como as ilhas florestais em inselbergs. Em contraste, em habitats e comunidades vegetais abertas, como a vegetação lenhosa não florestal e espécies litófitas endêmicas de inselbergs, onde há uma maior exposição ao vento, observa-se o predomínio da dispersão anemocórica (Porembski et al. 1998; Costa et al. 2015; Bondi et al. 2024; Couto et al. 2025), a qual é considerada menos custosa para as plantas, uma vez que a produtividade costuma ser mais limitada por condições de estresse ambiental (McIntyre et al. 1995; Mareri et al. 2022; Bondi et al. 2024). A família Fabaceae, que apresentou todos os tipos de dispersão analisados, possui grande diversidade em relação a variação no tamanho, forma, textura e mecanismos de abertura dos frutos, resultando em múltiplas estratégias de dispersão (Queiroz 2009).

Os elevados valores de dissimilaridade, decorrentes do baixo número de espécies compartilhadas entre as áreas, inclusive entre inselbergs geograficamente próximos, evidenciam as particularidades florísticas de cada localidade. Esse padrão está de acordo com estudos conduzidos em inselbergs brasileiros e africanos, os quais indicam a distância geográfica como um dos principais determinantes da similaridade florística (Porembski & Barthlott 2000b; de Paula et al. 2020; Covre et al. 2025). O diagrama de Venn reforça esse padrão ao revelar maior compartilhamento florístico apenas entre inselbergs mais próximos entre si (P3I x PAD e PB x PBZ), enquanto a sobreposição entre as cinco ilhas florestais foi mínima, com apenas uma espécie comum. Esses resultados estão em concordância com a teoria da biogeografia de ilhas,

segundo a qual o isolamento espacial reduz as taxas de imigração e intensifica a diferença da composição vegetal entre comunidades (MacArthur & Wilson 1967).

Quando analisamos a organização espacial observada no diagrama de ordenação (biplot) da NMDS, fica evidente a segregação das ilhas florestais em relação às florestas ombrófilas e estacionais semidecíduais, ainda que haja alguma sobreposição entre os fragmentos florestais da matriz regional. Essa diferenciação pode ser atribuída tanto a fatores históricos, como eventos de colonização e extinção local, quanto a variações ambientais e microclimáticas que atuam como filtros ecológicos específicos (Porembski 2007; Whittaker & Fernández-Palacios 2007). Evidências reforçam essa interpretação ao demonstrar que habitats associados a inselbergs apresentam condições ecológicas particulares capazes de sustentar conjuntos florísticos diferenciados. Por exemplo, Ottaviani et al. (2019), em inselbergs da Austrália, mostraram que espécies arbóreas e arbustivas localizadas na zona de transição entre afloramentos rochosos e a matriz do entorno exibem maior diversidade funcional e estratégias ecológicas distintas em comparação às áreas mais áridas da matriz, sugerindo maior resiliência e o papel desses ambientes como microrefúgios (Keppel et al. 2012). Da mesma forma, van der Plas & Olff (2024), ao estudarem os kopjes do Parque Nacional do Serengeti, na África, demonstraram que esses inselbergs sustentam comunidades arbóreas distintas da savana aberta adjacente, associadas a maior retenção hídrica do solo, menor frequência de incêndios e condições microambientais mais favoráveis ao estabelecimento de árvores. Nesse contexto, a elevada dissimilaridade florística e o alto número de espécies exclusivas entre áreas, evidenciados pelo gráfico UpSet, são consistentes com a ideia de que as ilhas florestais atuam como microrefúgios, contribuindo de forma significativa para a diversidade beta regional. Outro fator que pode contribuir para a diferenciação florística é o acentuado isolamento vertical das ilhas florestais no cume de inselbergs em relação à matriz florestal do entorno, uma vez que estão separadas por extensas superfícies rochosas ambientalmente restritivas. Esse isolamento pode reduzir a conectividade e o fluxo de propágulos, atuando como um filtro ambiental

adicional que favorece diferenças na composição de espécies em comparação às florestas adjacentes.

Os valores de diversidade beta total mostram baixa similaridade florística entre as áreas, o que é comum em sistemas megadiversos e fragmentados, onde grande parte da diversidade regional está distribuída entre áreas e não dentro de cada área individual (Bergamin et al. 2017; Soares et al. 2019; Yates et al. 2019; Almeida et al. 2024). O fato da substituição de espécies (turnover) ser o principal componente e o aninhamento (nestedness) contribuir pouco, indica que as áreas tendem a ter espécies diferentes umas das outras, com baixa organização de subconjuntos entre os ambientes analisados (Baselga 2010, 2012). Por exemplo, em estudos de florestas tropicais, cerrado e inselbergs, valores semelhantes de beta diversidade foram encontrados (Soares et al. 2019; Yates et al. 2019; de Paula et al. 2019; Pinto-Junior et al. 2023; Almeida et al. 2024), indicando que cada inselberg ou fragmento florestal analisado abriga um conjunto florístico particular. Padrões semelhantes foram encontrados em inselbergs neotropicais, onde o componente de substituição de espécies domina a beta diversidade taxonômica (de Paula et al. 2019; Pinto-Junior et al. 2023, 2024), e em inselbergs graníticos na Austrália, onde a beta diversidade total é quase totalmente explicada pela substituição de espécies, com baixa contribuição de aninhamento (Yates et al. 2019).

Quando a substituição de espécies domina e o aninhamento é baixo, aponta uma forte heterogeneidade ambiental, como variação do solo, microclima, gradiente de altitude e histórico de distúrbio, gerando filtros de nicho distintos para cada área, o que seleciona conjuntos de espécies diferentes (Soares et al. 2019; Yates et al. 2019; Cordeiro et al. 2023; Almeida et al. 2024; Guclu et al. 2024; Yao et al. 2024). Logo, a predominância do componente de turnover sugere que as ilhas florestais de cume não constituem “meros subconjuntos passivos da flora regional”, mas sim comunidades estruturadas por filtros ambientais e condições ecológicas particulares. Embora estejam inseridas na matriz florestal da Mata Atlântica e compartilhem seu pool regional de espécies, fatores como profundidade e composição do solo, exposição ao vento, isolamento topográfico e limitações de dispersão podem restringir o estabelecimento de determinadas espécies e favorecer outras, resultando em

combinações florísticas próprias. Esse padrão indica que a insularidade ecológica dos cumes de inselbergs promove diferenciação florística interna, gerando elevada heterogeneidade e substituição de espécies, mesmo em escala regional relativamente restrita. Além disso, o padrão dominado pela substituição de espécies indica que cada área contribui de forma única para a flora regional, assim, é necessário proteger múltiplas ilhas florestais de cume, além dos fragmentos florestais remanescentes, para conservar a diversidade taxonômica, funcional e filogenética associada a esses diferentes ambientes e histórias evolutivas (de Paula et al. 2019; Yates et al. 2019; Pinto-Junior et al. 2023, 2024).

7. Conclusão

Este estudo fornece informações inéditas sobre a riqueza e a relevância conservacionista da comunidade lenhosa, incluindo palmeiras, das ilhas florestais de cume em inselbergs graníticos da Mata Atlântica, um tipo de comunidade vegetal até então não documentada para inselbergs no Brasil. Mesmo sob condições ambientais restritivas, essas formações apresentam riqueza comparável à de fragmentos florestais da matriz regional e compartilham o mesmo conjunto de famílias e gêneros característicos da flora atlântica, evidenciando forte conexão biogeográfica com o domínio. Além disso, o predomínio das síndromes de polinização entomófila e dispersão zoocórica indica que processos ecológicos fundamentais permanecem estruturados de forma semelhante àqueles observados em florestas tropicais contínuas.

A elevada dissimilaridade florística entre as ilhas florestais e os fragmentos florestais do entorno, associada ao predomínio da substituição de espécies na diversidade beta, demonstra que cada área contribui de maneira singular para a diversidade regional, atuando como microrefúgios para espécies vegetais. Em conjunto, esses resultados reforçam que a conservação da flora da Mata Atlântica depende não apenas da proteção de remanescentes florestais, mas também das ilhas florestais de cume, assegurando a manutenção da diversidade florística e de processos ecológicos associados a esse domínio fitogeográfico, especialmente pelo registro de muitas espécies ameaçadas.

Por fim, este estudo evidencia a importância de se considerar a maior diversidade possível de habitats e comunidades vegetais dos inselbergs em levantamentos florísticos, visando à obtenção de um panorama mais completo da flora associada a esses ambientes.

CAPÍTULO 3

ESTRUTURA, DIVERSIDADE E ESTOQUE DE CARBONO DE ILHAS FLORESTAIS DE CUME EM INSELBERGS NO SUDESTE DO BRASIL

1. Resumo

Os inselbergs constituem ecossistemas rochosos antigos, isolados e ambientalmente restritivos, cuja organização em mosaico abriga uma diversidade de habitats e comunidades vegetais. Dentre essas comunidades, existem as ilhas de florestais que estão localizadas em depressões do inselberg, formando florestas sob condições climáticas mais úmidas e dossel contínuo, onde em alguns casos, essas ilhas ocorrem na porção mais alta dos inselbergs (cume). Entretanto, não existem até o momento trabalhos específicos que abordem essas comunidades nas ilhas florestais de cume dos inselbergs. Assim, o objetivo deste estudo foi avaliar a diversidade florística e a estrutura fitossociológica da comunidade lenhosa das ilhas florestais de cume de inselbergs da Mata Atlântica, bem como estimar a biomassa aérea e estoque de carbono destas florestas. Foram selecionadas cinco ilhas florestais em diferentes inselbergs. O levantamento da comunidade lenhosa foi feito através de 10 transectos lineares de 50 x 2 (0,1 ha) em cada área, onde foram amostrados todos os indivíduos com DAP $\geq$ 5 cm. Os diâmetros dos 1732 indivíduos amostrados variaram de 5,0 a 79,9 cm (com média de 11,2 cm), e as alturas de 2,0 a 28,0 m (com média de 7,4 m). A estrutura das comunidades segue um padrão oligárquico, onde o somatório das 20 primeiras espécies com maior IVI resultou em pelo menos 50% do total para cada ilha florestal de cume. Apenas duas ilhas florestais tiveram a mesma espécie com maior IVI compartilhada (*Senefeldera verticillata*), enquanto *Lamanonia ternata*, *Copaifera trapezifolia* e *Guapira cuneifolia* foram as espécies com maior IVI para as outras. A composição florística dessas ilhas florestais mostrou ser mais homogênea entre inselbergs geograficamente próximos. Além disso, levantamos a importância ecológica das ilhas florestais como importantes reservatórios de carbono, com estoque de biomassa aérea variando de ~16 a ~64 Mg ha⁻¹, contribuindo para a dinâmica de carbono na Mata Atlântica. Este estudo oferece a primeira contribuição para o conhecimento da composição, estrutura e estoque de

biomassa aérea da comunidade lenhosa de ilhas florestais de cume de inselberg do sudeste do Brasil, reforçando a necessidade de proteção desses ecossistemas marginais da Mata Atlântica brasileira.

Palavras-chave: biomassa aérea, comunidades lenhosas, estratificação horizontal, Floresta Atlântica, habitat rupestre.

2. Abstract

Inselbergs are ancient, isolated, and environmentally restrictive rocky ecosystems whose mosaic organization supports a diversity of habitats and plant communities. Among these communities are forest islands located in depressions on the inselberg, forming forests under more humid climatic conditions and with a continuous canopy. In some cases, these islands occur at the highest portions of inselbergs (summits). However, to date, there are no specific studies addressing these communities in summit forest islands on inselbergs. Thus, the objective of this study was to evaluate the floristic diversity and phytosociological structure of the woody community of summit forest islands on inselbergs in the Atlantic Forest, as well as to estimate the aboveground biomass and carbon stock of these forests. Five forest islands located on different inselbergs were selected. The woody community survey was conducted using ten linear transects of 50 x 2 m (0.1 ha) in each area, where all individuals with DBH $\geq$ 5 cm were sampled. The diameters of the 1,732 sampled individuals ranged from 5.0 to 79.9 cm (mean = 11.2 cm), and heights ranged from 2.0 to 28.0 m (mean = 7.4 m). Community structure followed an oligarchic pattern, in which the sum of the top 20 species with the highest Importance Value Index (IVI) accounted for at least 50% of the total in each summit forest island. Only two forest islands shared the same species with the highest IVI (*Senefeldera verticillata*), while *Lamanonia ternata*, *Copaifera trapezifolia*, and *Guapira cuneifolia* were the species with the highest IVI in the other areas. The floristic composition of these forest islands was more homogeneous among geographically closer inselbergs. In addition, we highlight the ecological importance of these forest islands as significant carbon reservoirs, with aboveground biomass stocks ranging from approximately 16 to 64 Mg ha⁻¹, contributing to carbon dynamics in the Atlantic Forest. This study provides the first contribution to the understanding of the composition, structure, and aboveground biomass stock of woody communities in summit forest islands on inselbergs in southeastern Brazil, reinforcing the need for the protection of these marginal ecosystems of the Brazilian Atlantic Forest.

Keywords: aboveground biomass, Atlantic Forest, horizontal stratification, rocky habitat, woody communities.

3. Introdução

Os inselbergs constituem ecossistemas rochosos antigos, isolados e ambientalmente restritivos, cuja organização em mosaico abriga uma diversidade de habitats e comunidades vegetais (Porembski & Barthlott 2000a; Couto et al. 2023, 2025). Grande parte dos habitats de inselbergs são dominados por espécies herbáceas e arbustivas (de Paula et al. 2020; Couto et al. 2023), podendo estar relacionado com as condições ambientais específicas, como a ausência ou baixa profundidade do solo, dificultando o armazenamento de água e desenvolvimento de raízes (Porembski 2007), que limita o estabelecimento e influencia na riqueza e composição de espécies lenhosas (Yates et al. 2019). Dentre os habitats e comunidades vegetais relatadas para os inselbergs, possivelmente apenas cinco possibilitam o estabelecimento de espécies lenhosas. Isso se deve ao fato de possuírem solos associados com maior profundidade, como o *scrub* (matagal lenhoso), fendas, depressões rasas, vegetação lenhosa não florestal e ilhas de floresta (Rizzini 1997; Porembski et al. 2000; Parmentier 2003; Yates et al. 2019; Couto et al. 2025; Covre et al. 2025).

No Brasil, embora avanços recentes tenham ampliado o conhecimento sobre a flora de inselbergs, especialmente no domínio da Mata Atlântica, estudos voltados à estrutura e composição florística de comunidades lenhosas ainda são escassos (Couto et al. 2025; Covre et al. 2025). O conhecimento disponível concentra-se principalmente em áreas abertas dos afloramentos, onde árvores e arbustos se estabelecem em depressões rasas (< 30 cm de profundidade), formando comunidades compostas por indivíduos de baixa estatura (6,18 m de altura média), predominantemente decíduos e distribuídos de maneira esparsa, sem a formação de dossel contínuo e, portanto, não caracterizadas como florestas (Couto et al. 2025; Covre et al. 2025). Essas comunidades lenhosas não florestais abrigam elementos lenhosos do entorno, combinados com espécies litófitas endêmicas da vegetação de inselbergs, que se destacam na estrutura da comunidade (ver Couto et al. 2025). Por outro lado, formações florestais de inselbergs (ilhas florestais *sensu* Porembski et al. 2000), são encontradas sobre depressões com solos mais profundos (> 30 cm profundidade), que apresentam maior retenção hídrica e, portanto, permitem a

ocorrência de florestas estruturadas, formadas por espécies típicas da matriz florestal do entorno e atuando como microrefúgios de biodiversidade (Porembski et al. 2000; van Der Plas & Olf 2024).

Essas ilhas florestais circundadas por rochas expostas, foram negligenciadas em estudos com inselbergs tropicais, e até onde sabemos, não existe trabalhos específicos que abordem a flora dessas comunidades, limitando a compreensão de sua contribuição para a conservação da biodiversidade regional. Essa lacuna é especialmente relevante no sudeste do Brasil, que está inserida entre as áreas mais importantes do mundo para esse tipo de ecossistema, junto com Madagascar e o sudoeste da Austrália, formando os três hotspots mundiais de diversidade de plantas de inselbergs (Porembski 2007).

Além de sua importância florística e estrutural, as ilhas florestais podem desempenhar um papel importante no estoque de biomassa aérea e de carbono. Embora a vegetação lenhosa não florestal apresente menor biomassa aérea em relação as florestas do entorno (Couto et al. 2025), a presença de ilhas florestais pode funcionar como grandes reservatórios de carbono em vegetação de inselbergs. Em alguns casos, essas ilhas ocorrem na porção mais alta dos inselbergs (cume), onde ocorre maior profundidade de solo entre as comunidades aqui levantadas e estão frequentemente cobertas por nuvens ou névoa. Nesse contexto, procurando expandir o conhecimento de habitats e comunidades vegetais de inselbergs da Mata Atlântica, o objetivo foi avaliar a diversidade e estrutura florística, bem como o estoque de biomassa área e carbono em cinco ilhas florestais de cume (daqui em diante, ilhas florestais) de inselbergs do sudeste do Brasil.

Especificamente, (1) avaliamos a diversidade florística e a estrutura da comunidade lenhosa das ilhas florestais, comparando-as entre si. Esperamos que a composição e a estrutura da vegetação sejam mais semelhantes entre ilhas florestais geograficamente próximas; (2) Comparamos a composição de duas comunidades lenhosas associadas a inselbergs (ilha florestal e vegetação lenhosa não florestal). Por conta das diferenças edáficas entre essas duas comunidades, como a profundidade de solo e presença de rocha aflorada, a diversidade florística será maior nas ilhas florestais, com poucas espécies compartilhadas com a vegetação lenhosa não florestal (3) comparamos a

densidade e os atributos alométricos (DAP e altura) dos indivíduos entre duas comunidades lenhosas associados a inselberg (ilha florestal e vegetação lenhosa não florestal). Esperamos que todas essas métricas apresentem valores mais elevados nas ilhas florestais, em função da maior profundidade do solo e da ausência de rocha exposta; (4) analisamos o estoque de biomassa aérea e de carbono das ilhas florestais dos inselbergs, partindo da hipótese de que essas ilhas apresentam valores intermediários quando comparadas a fragmentos florestais da matriz do entorno (valores mais elevados) e a vegetação lenhosa não florestal (valores mais baixos). Essa expectativa se baseia na disponibilidade intermediária de solo e recursos nas ilhas florestais, que, apesar de estarem sujeitas às condições ambientais extremas dos inselbergs, apresentam solos ligeiramente mais desenvolvidos do que na vegetação lenhosa não florestal, mas ainda mais limitados do que em fragmentos florestais do entorno dos inselbergs.

4. Métodos

4.1. Área de estudo

O estudo foi conduzido em cinco ilhas florestais de cume em inselbergs da Mata Atlântica da região sudeste do Brasil, sendo três estão localizados na região sul do estado do Espírito Santo e os outros dois estão localizados na região norte do estado do Rio de Janeiro (Figura 1) (Tabela 1). Essas áreas foram escolhidas de acordo com as seguintes características: ilha florestal circundada por rochas expostas e isolada da vegetação da matriz do entorno, assim como sua acessibilidade. Todos os cinco inselbergs estão inseridos em uma matriz antropizada por atividades agropecuárias, principalmente a criação extensiva de gado-de-corte, cultivo de cafeeiros e fragmentos florestais.

O inselberg Pedra do Cabrito (20° 37' 23" S; 41° 19' 13" W), localizado no município de Castelo, sul do Espírito Santo, possui a maior altitude (1.130 m) e encontra-se dentro dos limites da floresta estacional semidecidual (Veloso et al. 1991). Pedra das Três Irmãs (20° 47' 12" S; 41° 21' 29" W) e Pedra das Andorinhas (20° 46' 32 "S; 41° 21' 16" W) estão localizados no Monumento Natural Maciço das Andorinhas, uma área protegida situada nos municípios de Jerônimo Monteiro e Cachoeiro de Itapemirim, na região sul do estado do Espírito Santo, nos limites da floresta estacional semidecidual (Veloso et al.

1991). No município de Campos dos Goytacazes, norte do Rio de Janeiro, estão

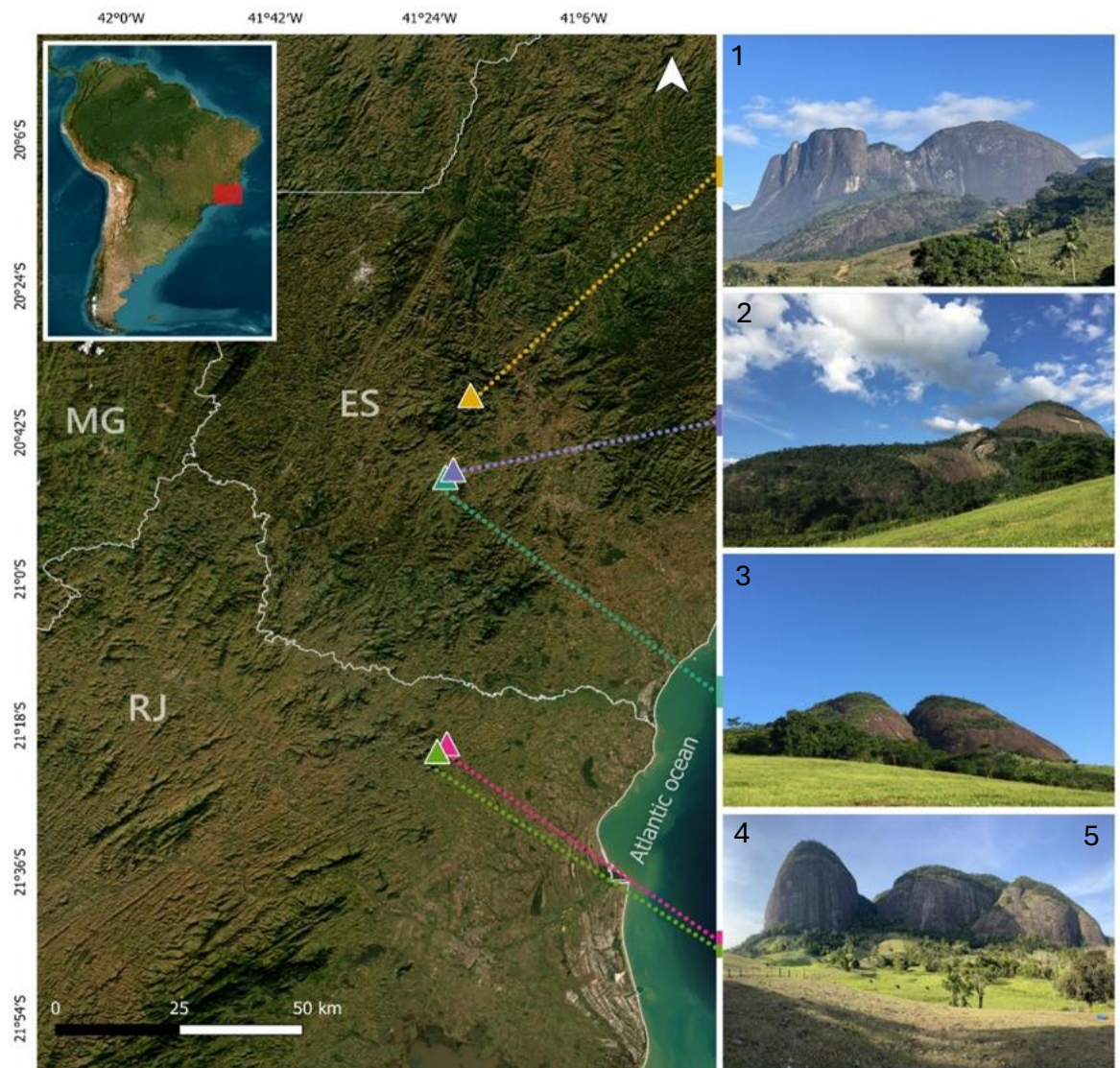


Figura 1. Localização dos inselbergs estudados no domínio fitogeográfico da Mata Atlântica, sudeste do Brasil. Onde: 1 = Pedra do Cabrito, 2 = Pedra das Andorinhas, 3 = Pedra das Três Irmãs, 4 = Pedra do Bauzinho e 5 = Pedra do Baú.

Tabela 1. Conjunto de informações dos cinco inselbergs estudados para a Mata Atlântica do sudeste brasileiro. Onde: Cwa = Clima subtropical úmido, Aw = Clima quente e úmido, Cfb = Clima temperado quente, P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito. Matriz florestal: FES = Floresta Estacional Semidecidual.

Característica	Inselberg				
	P3I	PAD	PB	PBZ	PC
Matriz florestal	FES	FES	FES	FES	FES
Elevação (m) dos transectos	520 - 560	480 - 530	690 - 720	690 - 710	1100 - 1130
Tamanho da ilha florestal de cume (ha)	7	4	50	28	2
Pluviosidade média anual (mm)	1532	1532	1261	1261	1262
Temperatura média anual (°C)	23	23	23	23	21
Tipo climático (Koppen)	Cwa	Cwa	Aw	Aw	Cfb
Latitude (S)	20° 47' 12" S	20° 46' 32 "S	21° 20' 46" S	21° 21' 08" S	20° 37' 23" S
Longitude (W)	41° 21' 29" W	41° 21' 16" W	41° 22' 38" W	41° 22' 59" W	41° 19' 13" W

4.2. Diversidade de espécies e estrutura da comunidade

Em cada ilha florestal de inselberg foram estabelecidos 10 transectos lineares de 50 x 2 m (Gentry 1982; Francisco et al. 2018, Couto et al. 2025). Os transectos foram dispostos de forma aleatória, com restrição espacial, nas ilhas florestais dos inselbergs, mantendo-se uma distância mínima de 20 m entre as extremidades, totalizando uma área amostral de 1000 m² (0,1 ha) por inselberg. Esta metodologia tem sido aplicada em outros estudos, onde se destaca sua eficácia quanto à detenção de informações ecológicas em inselbergs (e.g. Francisco et al. 2018; Couto et al. 2025). Em cada transecto foram amostrados todos os indivíduos lenhosos (árvores, arbustos e palmeiras) com diâmetro a altura do peito (DAP) igual ou superior a 5 cm. Os indivíduos foram marcados com placas metálicas sequencialmente numeradas e registrados seus dados dendrométricos: altura total (estimada com a ajuda de um gabarito de 3 m de altura) e o CAP (1,30 cm) com auxílio da fita métrica.

Amostras de material botânico (vegetativo e/ou reprodutivo) dos indivíduos foram coletadas e processadas seguindo os procedimentos usuais em

levantamentos florísticos (Mori et al. 1989) e identificadas por meio de chaves taxonômicas, monografias, floras, comparações com coleção de herbários, e, principalmente, por meio de consultas a especialistas dos grupos taxonômicos específicos. Posteriormente os espécimes, mesmo estéreis, seguirão para tombo no Herbário do Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (HUENF). A circunscrição das espécies de angiospermas em famílias seguiu o sistema *Angiosperm Phylogeny Group* (APG IV 2016), bem como publicações taxonômicas. Abreviações de nomes dos autores, nomes atualmente aceitos e sinonímias seguiram a Flora e Funga do Brasil 2020 (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>), e *The International Plant Names Index* - IPNI (<http://www.ipni.org>).

4.3. Biomassa acima do solo e estoque de carbono

Até então, apenas um estudo estimou a biomassa e estoque de carbono acima do solo para a vegetação lenhosa de inselbergs (Couto et al. 2025). Por conta da falta de equações específicas de biomassa e estoque de carbono para este ecossistema, foram usadas equações gerais, conforme Couto et al. (2025), que seguiram o modelo proposto por Chave et al. (2014) para ecossistemas tropicais. Foi medido o DAP e altura total de cada árvore e utilizado os valores médios de densidade da madeira para cada espécie ou gênero disponíveis no banco de dados global de densidade da madeira (Chave et al. 2009; Zanne et al. 2009). Para espécies sem dados de densidade da madeira disponíveis no banco de dados, foi aplicado um valor médio de $0,603 \text{ g cm}^{-3}$, baseado no estudo de Minini et al. (2022) para florestas sazonais secas da Mata Atlântica. O armazenamento de carbono na AGB foi estimado para cada árvore usando um fator de conversão de 0,47 (IPCC 2006).

Equação: $\text{AGB (kg por árvore seca}^{-1}) = 0,0673 \times (\rho D^2 H)^{0,976}$

Onde, ρ é a densidade específica da madeira em g cm^{-3} ; D é o diâmetro à altura do peito (DAP = 1,3 m acima do solo) em cm; H é a altura total em metros.

4.4. Análise de dados

A análise da estrutura da comunidade foi baseada nos parâmetros propostos por Müller-Dombois & Ellenberg (1974), que incluem densidade

absoluta (DA) e relativa (DR), frequência absoluta (FA) e relativa (FR), dominância absoluta (DoA) e relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC).

Foi calculada a diversidade de espécies lenhosas para cada inselberg usando os números de Hill (Jost 2006). Foram obtidos os três componentes de um número efetivo de espécies: $q = 0$ riqueza observada, $q = 1$ espécies comuns ou abundantes (i.e o exponencial da entropia de Shannon, e^H), e $q = 2$ espécies hiper-abundantes (Índice de Gini-Simpson). Além disso, para conduzir comparações com outras áreas já estudadas, foi apresentado o índice de diversidade de Shannon (H') e equitatividade de Pielou (J). Curvas de acumulação de espécies foram geradas usando os procedimentos de rarefação (interpolação) e extrapolação (previsão). Nesse método de padronização, as curvas de acumulação de espécies são geradas com intervalos de confiança de 95%, calculados pelo método de bootstrap com 999 replicações, permitindo quantificar a riqueza de espécies e compará-la visualmente entre múltiplos grupos (Hsieh et al. 2016).

Foi realizada uma análise de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) com duas dimensões, afim de visualizar a ordenação da composição das espécies nos cinco inselbergs estudados. Para essa análise, o índice de Bray-Curtis foi usado como medida de distância baseada na abundância de espécies lenhosas registradas em cada transecto. Os valores de stress variam de 0 a 1, com valores mais próximos de 0 indicando um melhor ajuste entre as distâncias originais dos objetos e a configuração obtida (Legendre & Legendre 2012). Para comparar estatisticamente a composição de espécies entre as ilhas florestais dos inselbergs foi realizada uma análise multivariada permutacional de variância (PERMANOVA) (Anderson 2001). Essa abordagem parte da variabilidade multivariada nos dados de acordo com certos fatores, baseada em qualquer medida de distância utilizando métodos de permutação (Anderson 2001). Em seguida, a influência da autocorrelação espacial na composição de árvores e arbustos foi analisada utilizando o teste de Mantel (Legendre & Legendre 2012). Para isso, foi criada uma matriz espacial com base nas coordenadas geográficas dos transectos para cada ilha florestal de cume dos inselbergs. A inclusão da distância geográfica entre as áreas como um componente tem por objetivo verificar a contribuição do espaço para a

similaridade florística. Em seguida, as espécies de árvores e arbustos que mais contribuíram para a dissimilaridade entre os inselbergs foram identificadas utilizando a Análise de Similaridade Percentual (SIMPER) (Clarke 1993). Também foi realizada a dissimilaridade de Morisita-Horn (Horn 1966) utilizando a abundância das espécies para cada ilha florestal de cume, e a existência de diferenças estatísticas significativas foi avaliada por meio de uma análise de similaridades (ANOSIM) (Clarke 1993).

Além das espécies das ilhas florestais amostradas, foram utilizados dados da vegetação lenhosa não florestal (Couto et al. 2025) para um novo NMDS com duas dimensões, afim de visualizar a ordenação da composição de espécies entre essas duas comunidades lenhosas associadas a inselbergs, seguindo as mesmas premissas do NMDS anterior. Foram escolhidos esses inselbergs por conta da padronização metodológica e o tipo de vegetação analisada. Também foi realizada uma PERMANOVA (Anderson 2001) afim de comparar estatisticamente a composição de espécies entre essas duas comunidades. A influência da autocorrelação espacial na composição foi analisada utilizando o teste de Mantel (Legendre & Legendre 2012).

PERMANOVA, SIMPER e Mantel foram calculadas a partir da matriz de Bray-Curtis, com significância probabilística obtida por meio de 10.000 permutações. Todas as análises foram realizadas utilizando o software R (R Development Core Team 2019), empregando o pacote “iNEXT” (Hsieh et al. 2016), “vegan” (Oksanen et al. 2013), “ggplot2” (Wickham 2009), “dplyr” (Wickham et al. 2023) e a função “fitoR” (Dalagnol et al. 2016) para parâmetros fitossociológicos.

5. Resultados

5.1. Diversidade de espécies e estrutura da comunidade

Nas cinco ilhas florestais dos inselbergs foram contabilizados 1.732 indivíduos, distribuídos em 279 espécies, 141 gêneros e 58 famílias. As curvas de rarefação e extrapolação indicaram tendência de estabilização da riqueza observada na maioria das áreas, sugerindo suficiência amostral adequada para caracterizar a comunidade lenhosa das ilhas florestais (Fig. 2). A diversidade verdadeira ($q=0$) mostrou que a área PBZ apresentou a maior riqueza de espécies lenhosas (113 espécies) em comparação com PB (93), P3I (83), PAD (75) e PC (59) (Tabela 2; Fig. 2). O número efetivo das espécies mais comuns ($q=1$) foi menor em PC (23 espécies) em comparação com PBZ (80), PB (57), P3I (46) e PAD (25) (Fig. 2). O número efetivo das espécies dominantes ($q=2$) foi maior em PBZ (60 espécies), seguido por PB (34), P3I (22), PC (13) e PAD (10) (Fig. 2). A diversidade de Shannon (H'), que é um índice mais usualmente utilizado, variou de 3,18 a 4,41 e o equitatividade de Pielou (J) variou de 0,75 a 0,93 (Tabela 2).

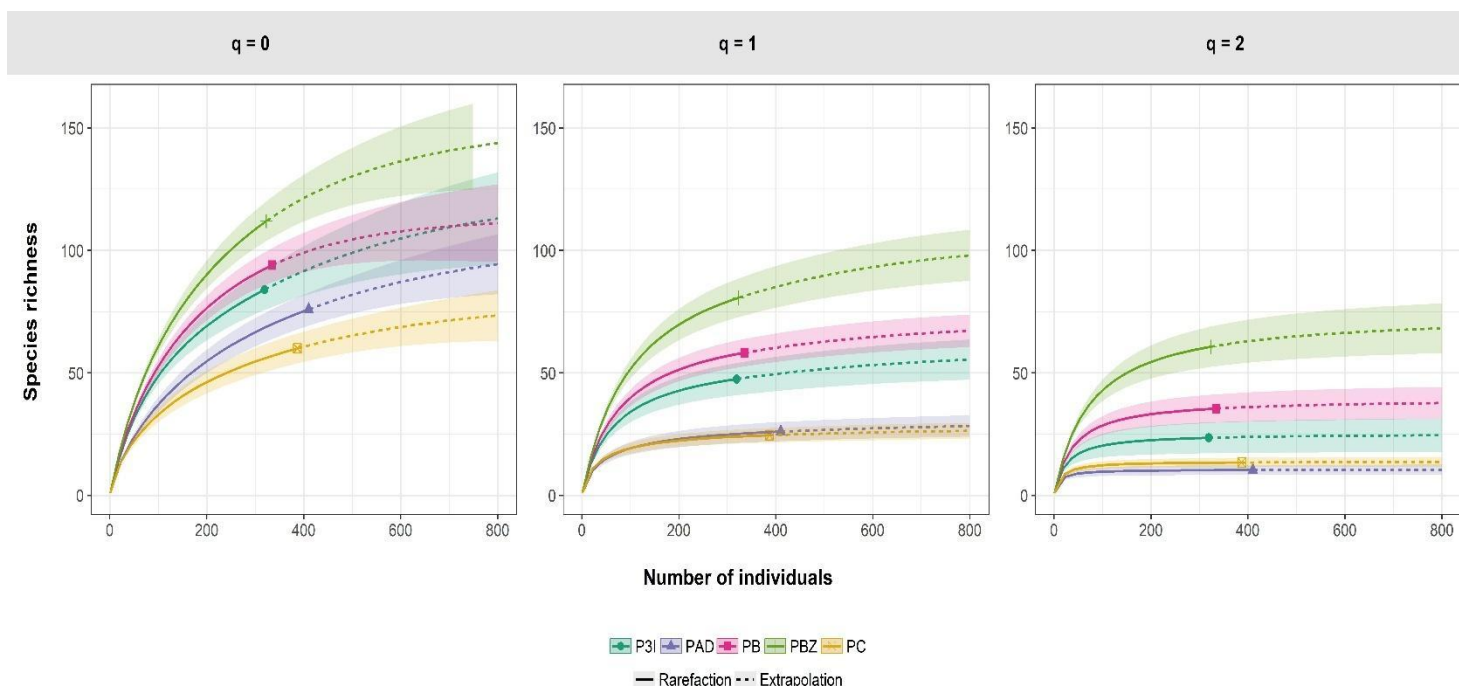


Figura 2. Curvas de acumulação de espécies lenhosas em cinco ilhas florestais de cume de inselbergs da Mata Atlântica, sudeste do Brasil. Curvas de rarefação baseadas em indivíduos (linha contínua) e de extrapolação (linhas tracejadas) para os inselbergs estudados. Intervalos de confiança de 95% (áreas sombreadas). Os números de Hill representam a diversidade: $q = 0$ (riqueza observada); $q = 1$ (espécies comuns); $q = 2$ (espécies dominantes). As cores representam os inselbergs: P3I – Pedra das Três Irmãs, PAD – Pedra das

Andorinhas, PB – Pedra do Baú, PBZ – Pedra do Bauzinho e PC – Pedra do Cabrito.

Tabela 2. Índice de diversidade de Shannon e equitatividade de Pielou em duas comunidades lenhosas de inselberg (ilha florestal de cume e vegetação lenhosa não florestal) e fragmentos florestais da Mata Atlântica. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs; PAD = Pedra das Andorinhas; PB = Pedra do Baú; PBZ = Pedra do Bauzinho; PC = Pedra do Cabrito; VL = vegetação lenhosa não florestal; F = fragmento; IFC = Ilha florestal de cume; FED* = Floresta Estacional Decídua em afloramento calcário; FOD = Floresta Ombrófila Densa; FES = Floresta Estacional Semidecidual.

Sigla	Ambiente	DAP de inclusão	Área amostrada (ha)	H'	J	Referência
P3I	IFC	5,0	0,1	3,84	0,87	Este estudo
PAD	IFC	5,0	0,1	3,23	0,75	Este estudo
PB	IFC	5,0	0,1	4,05	0,89	Este estudo
PBZ	IFC	5,0	0,1	4,41	0,93	Este estudo
PC	IFC	5,0	0,1	3,18	0,78	Este estudo
VL1	VL	5,0	0,1	1,09	0,61	Couto et al. 2025
VL2	VL	5,0	0,1	1,93	0,81	Couto et al. 2025
VL3	VL	5,0	0,1	1,73	0,73	Couto et al. 2025
VL4	VL	5,0	0,1	1,91	0,69	Couto et al. 2025
F1	FED*	4,8	0,4	3,00	0,70	Ivanauskas & Rodrigues 2000
F2	FED*	5,0	1,0	2,99	0,83	Silva & Scariot 2003
F3	FED*	5,0	1,0	2,99	0,77	Silva & Scariot 2004
F4	FES	5,0	0,9	4,24	0,87	Gonzaga et al. 2008
F5	FES	5,0	0,2	3,87	0,86	Dan et al. 2010
F6	FES	5,0	2,5	4,13	0,74	Archanjo et al. 2012
F7	FES	5,0	2,4	3,31	0,60	Abreu et al. 2013
F8	FOD	5,0	0,4	4,70	0,88	Cysneiros et al. 2015
F9	FOD	5,0	0,2	3,62	0,86	Carvalho et al. 2009
F10	FOD	4,8	1,0	4,05	0,82	Campos et al. 2011

Os parâmetros estruturais mostraram que poucas espécies são dominantes nas ilhas florestais dos inselbergs, apresentando elevada

densidade, dominância e frequência (Tabela 3). Apenas P3I e PAD tiveram a mesma espécie com maior IVI compartilhada (*Senefeldera verticillata* (Vell.) Croizat), enquanto *Lamanonia ternata* Vell., *Copaifera trapezifolia* Hayne e *Guapira cuneifolia* (Schltdl.) E.C.O.Chagas & Costa-Lima foram as espécies com maior IVI em PB, PBZ e PC, respectivamente. O somatório das 20 primeiras espécies com maior IVI resultou em pelo menos 50% do total para cada ilha florestal de cume (Tabela 3). As ilhas florestais dos inselbergs P3I, PAD e PC indicam um padrão onde poucas espécies abundantes foram dominantes, enquanto muitas espécies com poucos indivíduos foram consideradas raras (Tabela 3, Figura 3). Para PB e PBZ, o resultado foi o inverso, onde a abundância está mais distribuída entre as espécies (Figura 3). Apesar disso, o IVI (índice de valor de importância) seguiu um mesmo padrão para todas as ilhas florestais, onde poucas espécies foram mais importantes quando comparado com as localmente raras (Figura 4). Em termos de densidade, os valores variaram de 3.100 (P3I) a 4.000 (PAD) indivíduos por hectare, com destaque para *Senefeldera verticillata* no inselberg P3I (530) e PAD (1009), *Lamanonia ternata* (280) e *Euterpe edulis* (280) em PB, *Malouetia cestroides* (130), *Euterpe edulis* (120) e *Trichilia silvatica* (120) em PBZ, e *Guapira cuneifolia* (700) em PC. Apenas em PBZ que a espécie com maior IVI (*C. trapezifolia*) não exibiu a maior densidade de indivíduos por hectare (Tabela 3).

Tabela 3. Parâmetros fitossociológicos das espécies lenhosas amostradas em cinco ilhas florestais de cume em inselbergs do sudeste do Brasil. Inselbergs: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho e PC = Pedra do Cabrito. Onde: DA = densidade absoluta (indivíduos ha⁻¹); AB = área basal (m² ha⁻¹); DR = densidade relativa (%); DoR = dominância relativa (%); FR = frequência relativa (%); IVI = índice de valor de importância (%). As espécies estão listadas em ordem decrescente de IVI (Índice de Valor de Importância).

Pedra das Três Irmãs (P3I)						
Espécies	DA	AB	DR	DoR	FR	IVI
<i>Senefeldera verticillata</i>	530	4,50	17,1	11,44	4,69	11,07
<i>Homalolepis cuneata</i>	90	3,00	2,90	7,51	2,60	4,34
<i>Siparuna guianensis</i>	130	0,70	4,19	1,77	3,65	3,20
<i>Myrcia splendens</i>	100	1,30	3,23	3,34	2,60	3,06
<i>Hirtella triandra</i>	110	1,30	3,55	3,34	2,08	2,99
<i>Pera glabrata</i>	110	1,30	3,55	3,31	2,08	2,98
<i>Micropholis crassipedicellata</i>	40	2,30	1,29	5,74	1,56	2,86
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	60	1,70	1,94	4,39	1,56	2,63
<i>Copaifera langsdorffii</i>	50	1,40	1,61	3,65	2,60	2,62
<i>Ecclinusa ramiflora</i>	70	0,70	2,26	1,89	3,12	2,42
<i>Piparea dentata</i>	80	0,80	2,58	1,98	2,60	2,39
<i>Peltogyne angustiflora</i>	60	1,40	1,94	3,59	1,56	2,36
<i>Himatanthus bracteatus</i>	70	0,70	2,26	1,74	2,60	2,20
<i>Cupania racemosa</i>	70	0,80	2,26	2,14	2,08	2,16
<i>Viola gardneri</i>	80	0,50	2,58	1,36	2,08	2,01
<i>Brosimum glaucum</i>	40	0,90	1,29	2,35	2,08	1,91
<i>Inga capitata</i>	70	0,40	2,26	1,05	2,08	1,80
<i>Didymopanax morototoni</i>	60	0,50	1,94	1,35	2,08	1,79
<i>Jacaratia spinosa</i>	50	0,60	1,61	1,61	1,56	1,60
<i>Myrcia racemosa</i>	60	0,30	1,94	0,65	2,08	1,56
Outras 63 espécies	1170	13,80	37,74	35,87	52,52	42,05

Pedra das Andorinhas (PAD)						
Espécies	DA	AB	DR	DoR	FR	IVI

<i>Senefeldera verticillata</i>	1090	6,20	27,25	18,87	4,40	16,84
<i>Ecclinusa ramiflora</i>	440	2,80	11,00	8,55	4,95	8,16
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	280	1,80	7,00	5,34	5,49	5,94
<i>Homalolepis cuneata</i>	120	3,60	3,00	10,86	3,85	5,90
<i>Virola gardneri</i>	200	2,00	5,00	6,05	4,40	5,15
<i>Micropholis crassipedicellata</i>	70	2,80	1,75	8,60	2,20	4,18
<i>Sorocea guilleminiana</i>	160	1,20	4,00	3,58	4,95	4,18
<i>Mouriri glazioviana</i>	120	1,20	3,00	3,72	3,30	3,34
<i>Tripterodendron filicifolium</i>	40	1,50	1,00	4,59	2,20	2,60
<i>Pera glabrata</i>	60	0,30	1,50	0,84	2,75	1,70
<i>Roupala montana</i>	70	0,30	1,75	0,94	2,20	1,63
<i>Pouteria bangii</i>	70	0,40	1,75	1,30	1,65	1,57
<i>Duguetia riedeliana</i>	50	0,20	1,25	0,62	2,75	1,54
<i>Peltogyne angustiflora</i>	20	0,90	0,50	2,70	1,10	1,43
<i>Inga capitata</i>	50	0,20	1,25	0,56	2,20	1,34
<i>Matayba guianensis</i>	50	0,10	1,25	0,39	2,20	1,28
<i>Eugenia</i> sp, 3	80	0,20	2,00	0,71	1,10	1,27
<i>Myrcia racemosa</i>	40	0,30	1,00	1,03	1,65	1,23
<i>Protium warmingianum</i>	30	0,40	0,75	1,10	1,65	1,16
<i>Himatanthus bracteatus</i>	30	0,30	0,75	0,95	1,65	1,11
Outras 55 espécies	930	6,00	23,25	18,74	43,45	28,45

Pedra do Baú (PB)

Espécies	DA	AB	DR	DoR	FR	IVI
<i>Lamanonia ternata</i>	280	16,90	8,59	25,65	4,59	12,94
<i>Euterpe edulis</i>	280	2,60	8,59	3,98	4,13	5,57
<i>Geonoma schottiana</i>	190	0,40	5,83	0,68	3,67	3,39
<i>Cupania vernalis</i>	120	2,00	3,68	3,01	2,29	2,99
<i>Eriotheca pentaphylla</i>	80	2,40	2,45	3,66	2,75	2,96
<i>Malouetia cestroides</i>	100	2,60	3,07	3,91	1,83	2,94
<i>Symplocos celastrinea</i>	80	2,80	2,45	4,23	1,83	2,84
<i>Ocotea catharinensis</i>	60	2,10	1,84	3,16	1,83	2,28

<i>Sloanea hirsuta</i>	80	1,00	2,45	1,53	2,75	2,25
<i>Bathysa australis</i>	50	1,90	1,53	2,89	2,29	2,24
<i>Symplocos estrellensis</i>	70	1,60	2,15	2,46	1,83	2,15
<i>Guapira opposita</i>	70	1,00	2,15	1,44	2,29	1,96
<i>Kiellmeyera excelsa</i>	60	1,50	1,84	2,31	1,38	1,84
<i>Licania kunthiana</i>	60	0,90	1,84	1,33	2,29	1,82
<i>Ocotea puberula</i>	30	2,00	0,92	3,04	1,38	1,78
<i>Piparea dentata</i>	60	0,90	1,84	1,33	1,83	1,67
<i>Cabralea canjerana</i>	40	1,30	1,23	1,90	1,38	1,50
<i>Ecclinusa ramiflora</i>	50	0,90	1,53	1,40	1,38	1,44
<i>Tovomita fructipendula</i>	40	0,70	1,23	0,99	1,83	1,35
<i>Myrceugenia myrcioides</i>	40	0,50	1,23	0,82	1,83	1,29
Outras 73 espécies	1420	19,40	43,58	30,27	54,72	42,80

Pedra do Bauzinho (PBZ)

Espécies	DA	AB	DR	DoR	FR	IVI
<i>Copaifera trapezifolia</i>	80	16,10	2,52	24,29	2,02	9,61
<i>Cabralea canjerana</i>	70	6,70	2,21	10,14	2,43	4,93
<i>Malouetia cestroides</i>	130	2,80	4,10	4,19	2,43	3,57
<i>Guapira opposita</i>	80	3,10	2,52	4,74	2,43	3,23
<i>Trichilia silvatica</i>	120	1,20	3,79	1,74	3,24	2,92
<i>Euterpe edulis</i>	120	1,50	3,79	2,33	2,02	2,71
<i>Cupania vernalis</i>	60	2,40	1,89	3,60	2,02	2,51
<i>Rudgea gardenioides</i>	110	0,50	3,47	0,68	3,24	2,46
<i>Cecropia hololeuca</i>	70	2,20	2,21	3,33	1,21	2,25
<i>Ecclinusa ramiflora</i>	70	1,50	2,21	2,21	2,02	2,15
<i>Ocotea divaricata</i>	90	1,20	2,84	1,87	1,62	2,11
<i>Eriotheca pentaphylla</i>	60	1,00	1,89	1,50	1,62	1,67
<i>Cryptocarya saligna</i>	70	0,60	2,21	0,94	1,62	1,59
<i>Myrcia neolucida</i>	60	0,40	1,89	0,54	2,02	1,49
<i>Piparea dentata</i>	50	0,60	1,58	0,85	2,02	1,48
<i>Pterocarpus violaceus</i>	40	1,20	1,26	1,85	1,21	1,44

<i>Myrcia loranthifolia</i>	60	0,50	1,89	0,77	1,62	1,43
<i>Lamanonia ternata</i>	40	1,20	1,26	1,76	1,21	1,41
<i>Symplocos estrellensis</i>	40	0,80	1,26	1,20	1,62	1,36
<i>Posoqueria acutifolia</i>	40	0,80	1,26	1,19	1,62	1,36
Outras 93 espécies	1710	20,00	54,17	30,26	60,41	48,32

Pedra do Cabrito (PC)

Espécies	DA	AB	DR	DoR	FR	IVI
<i>Guapira cuneifolia</i>	700	14,70	18,47	31,13	5,65	18,42
<i>Swartzia apetala</i>	470	2,50	12,4	5,34	5,65	7,80
<i>Micropholis</i> sp, 1	370	2,50	9,76	5,27	5,65	6,89
<i>Pera glabrata</i>	330	2,80	8,71	6,01	5,65	6,79
<i>Myrcia guianensis</i>	230	2,00	6,07	4,15	5,08	5,10
<i>Ormosia arborea</i>	140	2,50	3,69	5,37	3,39	4,15
<i>Eriotheca macrophylla</i>	80	2,80	2,11	6,04	2,82	3,66
<i>Aspidosperma melanocalyx</i>	90	1,90	2,37	4,02	3,39	3,26
<i>Guatteria australis</i>	120	0,90	3,17	1,81	3,95	2,98
<i>Huberia ovalifolia</i>	50	2,30	1,32	4,83	2,26	2,8
<i>Neomitranthes amblymitra</i>	90	0,90	2,37	1,97	3,39	2,58
<i>Clusia mexiae</i>	50	1,50	1,32	3,24	2,82	2,46
<i>Euterpe edulis</i>	70	0,40	1,85	0,89	3,39	2,04
<i>Miconia octopetala</i>	60	0,30	1,58	0,59	3,39	1,85
<i>Dalbergia foliolosa</i>	50	0,80	1,32	1,64	1,69	1,55
<i>Rhodostemonodaphne macrocalyx</i>	50	0,40	1,32	0,86	2,26	1,48
<i>Ouratea grandifolia</i>	40	0,50	1,06	0,96	2,26	1,42
<i>Cupania ludowigii</i>	40	0,60	1,06	1,17	1,69	1,31
<i>Ocotea notata</i>	50	0,40	1,32	0,74	1,69	1,25
<i>Ocotea polyantha</i>	30	1,10	0,79	2,36	0,56	1,24
Outras 39 espécies	680	5,50	17,9	11,62	33,2	20,97

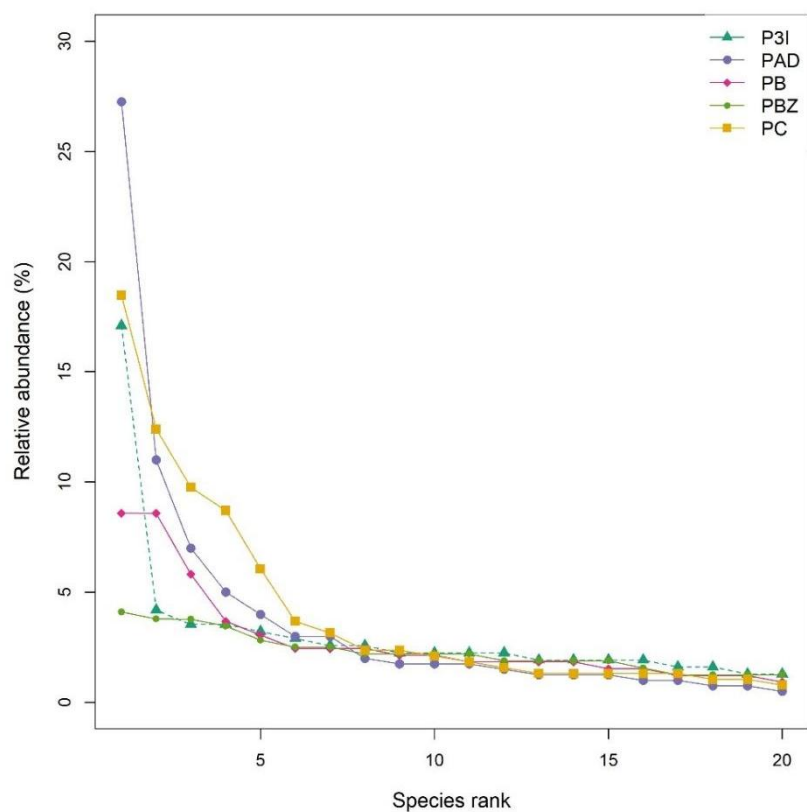


Figura 3. Classificação por abundância de espécies lenhosas em cinco ilhas florestais de cumeeiro em inselbergs do sudeste do Brasil. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs; PAD = Pedra das Andorinhas; PB = Pedra do Baú; PBZ = Pedra do Bauzinho; PC = Pedra do Cabrito.

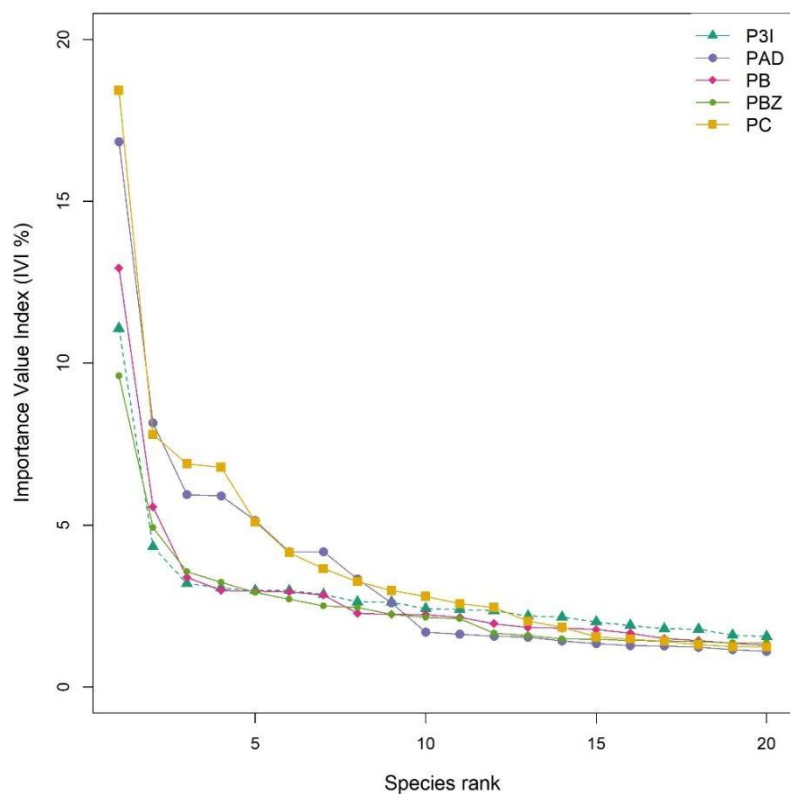


Figura 4. Classificação por índice de valor de importância (IVI) de espécies lenhosas em cinco ilhas florestais de cume em inselbergs do sudeste do Brasil. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs; PAD = Pedra das Andorinhas; PB = Pedra do Baú; PBZ = Pedra do Bauzinho; PC = Pedra do Cabrito.

A área basal variou de 33,07 m² ha⁻¹ em PAD a 66,17 m² ha⁻¹ em PBZ (média geral de 50,31 m² ha⁻¹ para as cinco ilhas florestais) (Tabela 4). Em relação as espécies com maior área basal, *Senefeldera verticillata* exibiu o maior valor em P3I (4,50 m² ha⁻¹) e PAD (6,20 m² ha⁻¹), enquanto *Lamanonia ternata*, *Copaifera trapezifolia* e *Guapira cuneifolia* exibiram os maiores valores em PB (16,90 m² ha⁻¹), PBZ (16,10 m² ha⁻¹) e PC (14,70 m² ha⁻¹), respectivamente (Tabela 3).

A classe diamétrica seguiu um mesmo padrão de distribuição em formato de J invertido para todas as ilhas florestais (Figura 5), entretanto PB e PBZ se destacaram por apresentarem uma percentagem maior de indivíduos de grande porte (> 25 cm DAP).

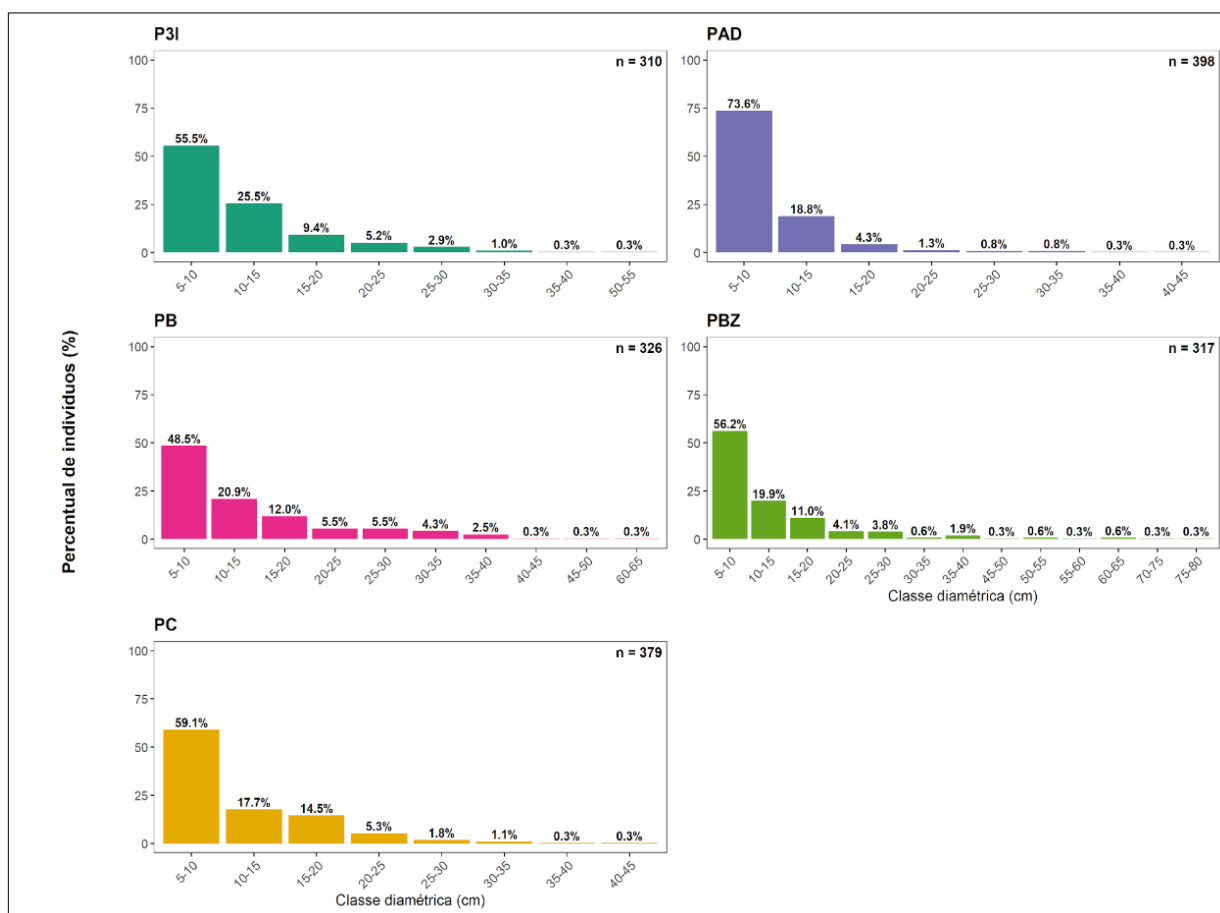


Figura 5. Distribuição diâmetrica dos indivíduos lenhosos (DAP $\geq$ 5,0 cm) de ilhas florestais de cumes em cinco inselbergs do sudeste do Brasil. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs; PAD = Pedra das Andorinhas; PB = Pedra do Baú; PBZ = Pedra do Bauzinho; PC = Pedra do Cabrito.

Em relação a distribuição dos indivíduos por classe de altura (Figura 6), foi verificado que a altura total dos indivíduos variou de 2 a 28 m (média geral de 7,45 m), com apenas 11% dos indivíduos emergentes ultrapassando 10 m, *Copaifera trapezifolia* apresentou a maior altura (28 m) e *Mollinedia argyrogyna* a menor altura (2 m).

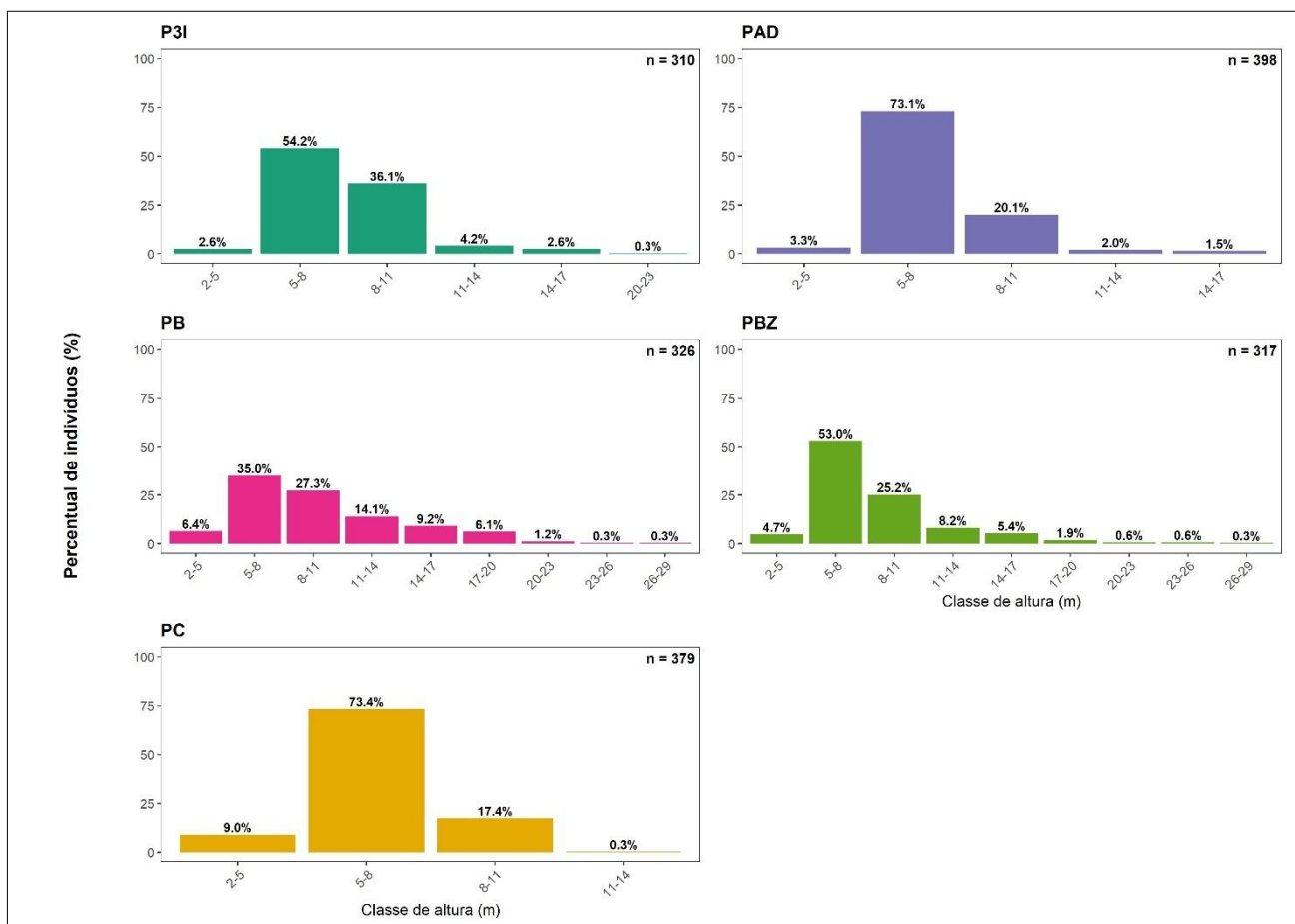


Figura 6. Distribuição de altura dos indivíduos lenhosos (DAP $\geq$ 5,0 cm) de ilhas florestais de cumes em cinco inselbergs do sudeste do Brasil. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs; PAD = Pedra das Andorinhas; PB = Pedra do Baú; PBZ = Pedra do Bauzinho; PC = Pedra do Cabrito.

A composição de espécies entre as ilhas florestais diferiu significativamente (Permanova: $F = 9,58$; $r^2 = 0,46$; $p < 0,001$) (Figura 7). O teste de Mantel indicou uma correlação espacial positiva e significativa entre a distância geográfica das ilhas florestais e a composição de espécies (teste de Mantel: $r = 0,3426$; $p < 0,0001$). O dendrograma de dissimilaridade de Morisita-Horn (coeficiente cofenético = 0,9970) exibiu que as relações de similaridade observadas são maiores entre as ilhas florestais mais próximas espacialmente, reforçado pelo teste de Mantel. O padrão de agrupamento resultou na formação de três grupos principais, correspondentes aos inselbergs PC (grupo 1), P3I-PAD (grupo 2) e PBZ-PB (grupo 3) (Figura 8). A análise ANOSIM baseada no índice de Morisita-Horn exibiu diferença entre os inselbergs analisados ($r = 0,865$; $p < 0,0001$), indicando que a composição de espécies difere significativamente.

A análise SIMPER indicou que a dissimilaridade florística entre as ilhas florestais foi predominantemente explicada por diferenças na abundância relativa de um conjunto reduzido de espécies dominantes, evidenciando contrastes estruturais e florísticos entre os inselbergs ($p < 0,05$). De modo geral, PC destacou-se pela maior abundância de espécies exclusivas como *Guapira cuneifolia*, *Swartzia apetala* e *Myrcia guianensis*, o que resultou na menor similaridade com os outros inselbergs. Em contraste, PAD e P3I apresentaram a composição influenciada por espécies como *Aspidosperma polyneuron*, *Ecclinusa ramiflora*, *Senefeldera verticillata*, *Sorocea guilleminiana* e *Virola gardneri*, responsáveis em grande parte pela dissimilaridade em relação às demais áreas. PB e PBZ, por sua vez, exibiram uma maior abundância de espécies como *Euterpe edulis*, *Lamanonia ternata*, *Geonoma schottiana*, *Malouetia cestroides* e *Trichilia silvatica*.

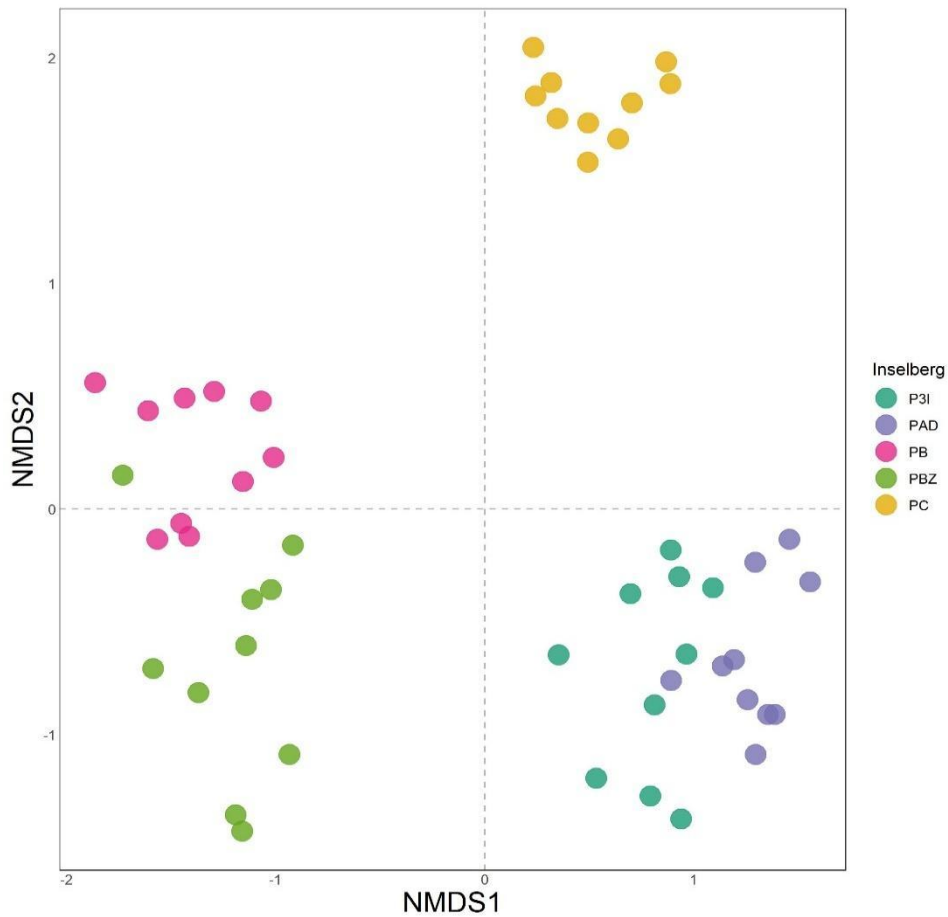


Figura 7. Representação bidimensional da escala multidimensional não métrica (NMDS), ilustrando a ordenação da composição de espécies lenhosas nas cinco ilhas florestais de cumo de inselbergs do sudeste do Brasil, com base na matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis. Onde: P3I = Pedra das Três Irmãs; PAD = Pedra das Andorinhas; PB = Pedra do Baú; PBZ = Pedra do Bauzinho; PC = Pedra do Cabrito. Valor de stress = 0,1396.

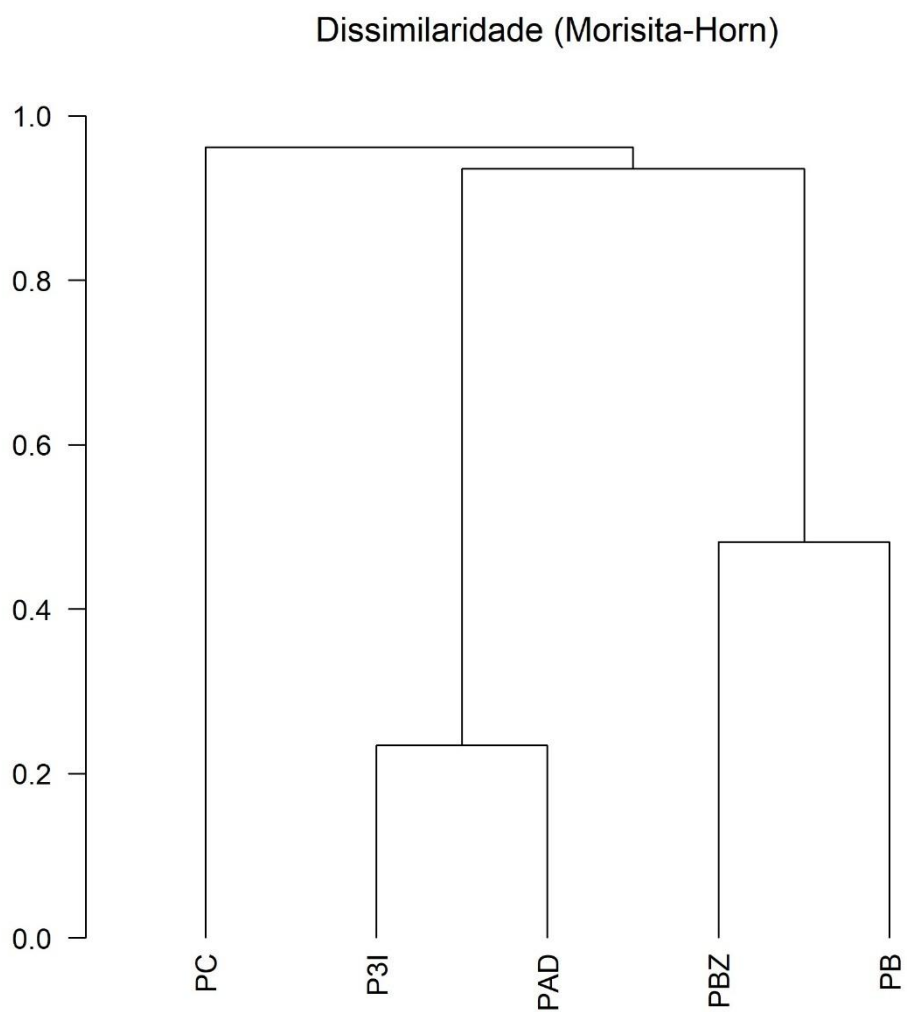


Figura 8. Dissimilaridade de Morisita-Horn entre as cinco ilhas florestais de cume de inselbergs do sudeste do Brasil. Onde: PC = Pedra do Cabrito, P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PBZ = Pedra do Bauzinho e PB = Pedra do Baú. Coeficiente cofenético = 0,9970.

Quando comparado com as espécies da vegetação lenhosa não florestal (Couto et al. 2025), a composição de espécies diferiu significativamente (Permanova: $F = 12,451$; $r^2 = 0,551$; $p < 0,0001$), indicando como as espécies lenhosas em inselbergs diferem a depender do tipo de comunidade lenhosa amostrada (Figura 9). O teste de Mantel indicou uma correlação espacial positiva e significativa entre a distância geográfica e a composição de espécies dos inselbergs (teste de Mantel: $r = 0,2721$; $p < 0,0001$). O dendrograma de dissimilaridade baseado no índice de Morisita-Horn apresentou elevado ajuste à matriz original (coeficiente cofenético = 0,9935) e evidenciou a formação de dois grandes grupos florísticos, correspondentes às ilhas florestais e à vegetação lenhosa não florestal (Figura 10). Apesar dessa separação geral, uma das áreas de vegetação não florestal (PP) agrupou-se mais proximamente às ilhas florestais, indicando maior similaridade florística com essa comunidade. Além da diferença de composição de espécies, as ilhas florestais apresentaram diferenças na abundância de indivíduos, área basal média, altura média e DAP médio (Tabela 4).

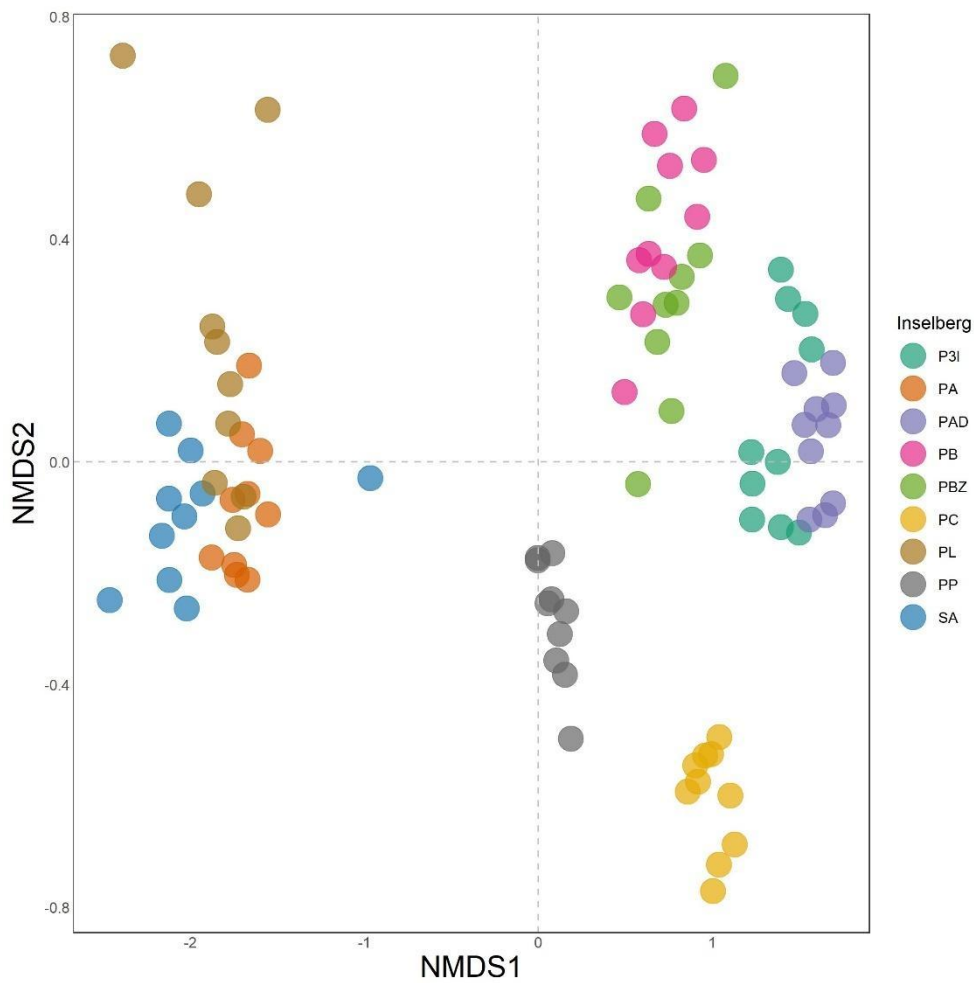


Figura 9. Representação bidimensional da escala multidimensional não métrica (NMDS), ilustrando a ordenação da composição de espécies lenhosas de ilhas florestais de cume (P3I, PAD, PB, PBZ e PC) e vegetação lenhosa não florestal (PA, PL, PP e AS) em nove inselbergs do sudeste do Basil, com base na matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis. Valor de stress = 0,0607.

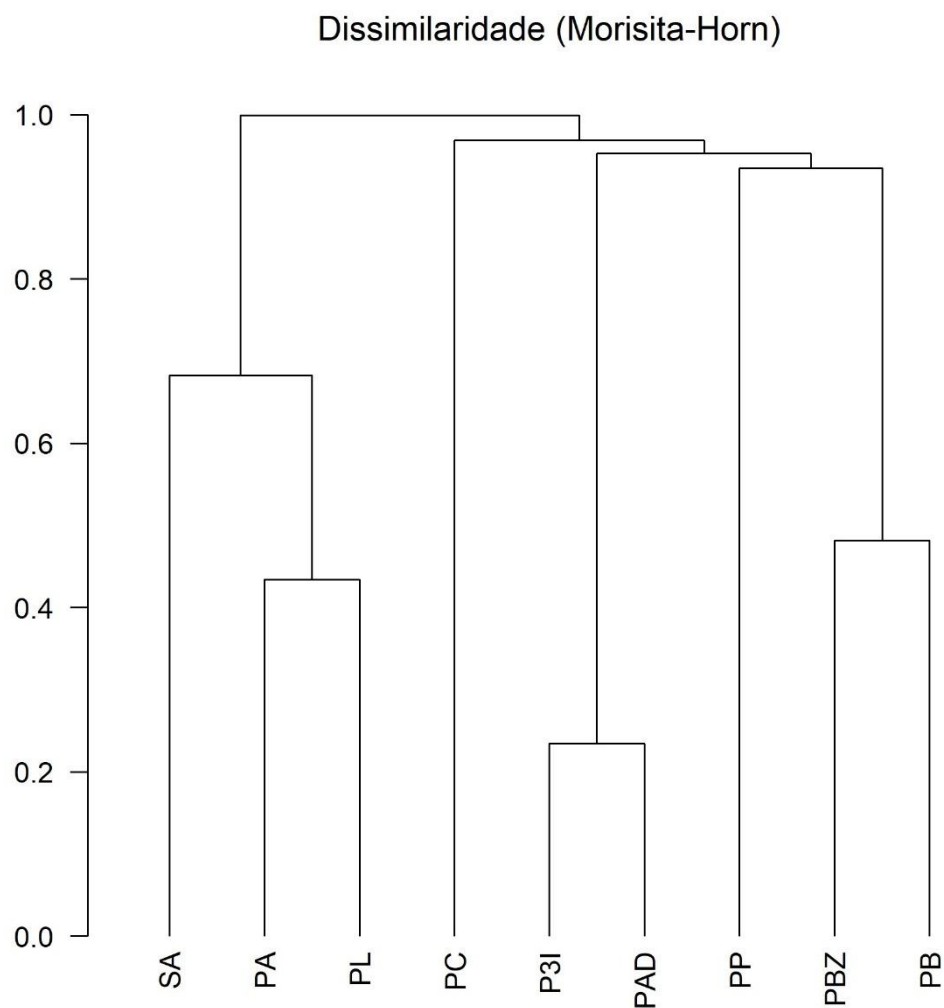


Figura 10. Dissimilaridade de Morisita-Horn entre as ilhas florestais de cume e vegetação lenhosa não florestal de inselbergs do sudeste do Brasil. Ilhas florestais de cume: PC = Pedra do Cabrito, P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PBZ = Pedra do Bauzinho, PB = Pedra do Baú. Vegetação lenhosa não florestal: SA = Santa Angélica, PA = Pedra da Aliança, PL = Pedra Lisa, PP = Pedra dos Pontões. Coeficiente cofenético = 0,9935.

Tabela 4. Parâmetros estruturais de duas comunidades lenhosas em diferentes inselbergs da Mata Atlântica, sudeste do Brasil. Ilhas florestais de cume (IFC) de Inselbergs amostrados: P3I = Pedra das Três Irmãs, PAD = Pedra das Andorinhas, PB = Pedra do Baú, PBZ = Pedra do Bauzinho, PC = Pedra do Cabrito. Vegetação lenhosa não florestal (VL) de Inselbergs amostrados no trabalho de Couto et al. (2025): PP = Pedra dos Pontões, PL = Pedra Lisa, PA = Pedra da Aliança e SA = Santa Angélica. Os valores são expressos como média ± desvio padrão.

Características da vegetação	Inselberg								
	P3I	PAD	PB	PBZ	PC	PP	PL	PA	SA
Abundância de indivíduos	310	400	326	317	379	82	61	55	114
Densidade de plantas (ind.ha ⁻¹)	3100 ± 432	4000 ± 368	3269 ± 583	3170 ± 577	3790 ± 593	820 ± 424	610 ± 242	550 ± 255	1140 ± 538
Área basal (m ² ha ⁻¹)	39,3 ± 8,59	33,07 ± 8,84	65,92 ± 16,00	66,17 ± 28,20	47,09 ± 5,43	48,48 ± 67,00	28,06 ± 18,45	36,45 ± 21,57	15,61 ± 5,84
Altura média (m)	7,60 ± 2,17	6,60 ± 1,78	9,30 ± 4,20	8,00 ± 3,63	6,20 ± 1,39	6,18 ± 2,24	5,61 ± 2,99	4,89 ± 1,28	3,91 ± 1,23
Média do DAP (cm)	11,00 ± 6,35	9,10 ± 4,83	13,20 ± 9,19	12,30 ± 10,70	11,00 ± 6,17	16,89 ± 21,75	19,69 ± 14,18	23,94 ± 16,59	11,66 ± 6,21
Comunidade lenhosa	IFC	IFC	IFC	IFC	IFC	VL	VL	VL	VL

5.2. Biomassa acima do solo e estoque de carbono

Os valores de AGB variaram de 1,87 a 5915,63 kg por árvore. A ilha florestal do inselberg PBZ foi a que apresentou o maior valor médio de AGB ($\sim 138 \text{ Mg ha}^{-1}$), seguido por PB ($\sim 129 \text{ Mg ha}^{-1}$), P3I ($\sim 60 \text{ Mg ha}^{-1}$), PC ($\sim 40 \text{ Mg ha}^{-1}$) e PAD ($\sim 35 \text{ Mg ha}^{-1}$) (Tabela 4). Consequentemente, o estoque de carbono da biomassa aérea foi mais alto na ilha florestal de cume do inselberg PBZ ($\sim 64 \text{ Mg ha}^{-1}$) e mais baixo no inselberg PAD ($\sim 16 \text{ Mg ha}^{-1}$). Em PBZ, PB, P3I, PC e PAD as espécies que mais representaram a AGB foram *Copaifera trapezifolia* ($\sim 37\%$), *Lamanonia ternata* ($\sim 36\%$), *Senefeldera verticillata* ($\sim 11\%$), *Guapira cuneifolia* ($\sim 29\%$) e *Senefeldera verticillata* ($\sim 17\%$), respectivamente (Tabela 5).

Tabela 5. Estoque de biomassa arbórea acima do solo (AGB) e Carbono em fragmentos florestais da Mata Atlântica e duas comunidades lenhosas de inselberg (ilha florestal de cume e vegetação lenhosa não florestal) (DAP $\geq 5,0$ cm). Onde: F = fragmento; VL = vegetação lenhosa não florestal; PBZ = Pedra do Bauzinho; PB = Pedra do Baú; P3I = Pedra das Três Irmãs; PC = Pedra do Cabrito; PAD = Pedra da Andorinha; IFC = Ilha florestal de cume; FOD = Floresta Ombrófila Densa; FES = Floresta Estacional Semidecidual; FED = Floresta Estacional Decídua; * = floresta madura; ** = floresta perturbada.

Sigla	Estoque de AGB (Mg ha ⁻¹)	Estoque de Carbono (Mg ha ⁻¹)	Ambiente	Referência
PBZ	138,09	64,90	IFC	Este estudo
PB	129,84	61,03	IFC	Este estudo
P3I	60,53	28,45	IFC	Este estudo
PC	40,96	19,25	IFC	Este estudo
PAD	35,45	16,66	IFC	Este estudo
VL1	102,95	48,38	VL	Couto et al. 2025
VL2	47,72	22,43	VL	Couto et al. 2025
VL3	42,42	19,94	VL	Couto et al. 2025
VL4	29,47	13,85	VL	Couto et al. 2025
F1	470,87	222,72	FOD*	Reis 2019
F2	436,60	205,20	FOD*	Lindner 2010
F3	427,63	202,27	FOD*	Reis 2019
F4	334,00	156,98	FOD*	Rolim et al. 2005
F5	134,40	63,17	FOD**	Cunha et al. 2009
F6	135,77	59,33	FES**	Broggio 2018
F7	134,07	58,59	FES**	Broggio 2018

F8	126,92	59,65	FES**	Silva et al. 2018
F9	115,60	52,00	FES**	Diniz et al. 2015
F10	38,99	18,33	FES**	Ribeiro et al. 2010
F11	34,30	15,40	FES**	Diniz et al. 2015

Tabela 6. Dez espécies que mais representaram o estoque de AGB para cada ilha florestal de cume. Onde: PBZ = Pedra do Bauzinho; PB = Pedra do Baú; P3I = Pedra das Três Irmãs; PC = Pedra do Cabrito; PAD = Pedra da Andorinha; IFC = Ilha florestal de cume. AGB = estoque de biomassa aérea; N = número de indivíduos (0,1 ha); WG = densidade da madeira; DAP = diâmetro a 1,30 m; H = altura. Os valores de DAP e H são expressos como média $\pm$ desvio padrão.

P3I

Espécie	Estoque de AGB (%)	N	WG (g/cm³)	DAP (cm)	H (m)
<i>Senefeldera verticillata</i>	11,47	53	0,780	9,5 $\pm$ 4,18	7,2 $\pm$ 1,51
<i>Homalolepis cuneata</i>	7,82	9	0,603	18,5 $\pm$ 9,18	10,1 $\pm$ 2,89
<i>Micropholis crassipedicellata</i>	7,61	4	0,650	19,1 $\pm$ 21,74	9,0 $\pm$ 4,08
<i>Peltogyne angustiflora</i>	7,06	6	0,800	13,4 $\pm$ 11,95	9,7 $\pm$ 5,13
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	5,91	6	0,833	17,6 $\pm$ 8,33	9,5 $\pm$ 2,34
<i>Copaifera langsdorffii</i>	4,00	5	0,650	16,7 $\pm$ 10,34	9,4 $\pm$ 2,88
<i>Myrcia splendens</i>	3,86	10	0,800	11,8 $\pm$ 5,57	8,4 $\pm$ 1,84
<i>Brosimum glaucum</i>	3,42	4	0,671	12,5 $\pm$ 13,56	8,0 $\pm$ 5,60
<i>Pera glabrata</i>	2,97	11	0,670	11,6 $\pm$ 4,10	8,1 $\pm$ 1,51
<i>Hirtella triandra</i>	2,86	11	0,683	11,1 $\pm$ 5,55	7,8 $\pm$ 0,98
Total	56,98	119	-	-	-

PAD

Espécie	Estoque de AGB (%)	N	WG (g/cm³)	DAP (cm)	H (m)
<i>Senefeldera verticillata</i>	17,00	109	0,780	8,1 $\pm$ 2,62	6,2 $\pm$ 1,04
<i>Micropholis crassipedicellata</i>	12,66	7	0,650	19,5 $\pm$ 16,10	9,8 $\pm$ 4,40
<i>Homalolepis cuneata</i>	12,40	12	0,603	17,7 $\pm$ 8,53	9,4 $\pm$ 3,23
<i>Ecclinusa ramiflora</i>	9,47	44	0,961	8,6 $\pm$ 2,75	6,2 $\pm$ 1,11
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	5,63	28	0,738	8,2 $\pm$ 3,82	7,0 $\pm$ 1,51
<i>Peltogyne angustiflora</i>	4,77	2	0,800	19,3 $\pm$ 19,68	10,0 $\pm$ 5,66
<i>Mouriri glazioviana</i>	4,49	12	0,836	10,7 $\pm$ 4,22	7,7 $\pm$ 1,83
<i>Tripterodendron filicifolium</i>	4,02	4	0,603	19,5 $\pm$ 11,67	8,0 $\pm$ 1,41

<i>Virola gardneri</i>	3,98	20	0,450	10,8 ± 3,31	8,0 ± 1,28
<i>Sorocea guilleminiana</i>	3,11	16	0,608	9,0 ± 3,83	6,4 ± 2,47
Total	77,53	254	-	-	-

PB

Espécie	Estoque de AGB (%)	N	WG (g/cm³)	DAP (cm)	H (m)
<i>Lamanonia ternata</i>	36,14	28	0,807	24,9 ± 12,45	14,0 ± 4,47
<i>Ocotea catharinensis</i>	3,96	6	0,750	16,3 ± 14,55	10,8 ± 5,12
<i>Symplocos celastrinea</i>	3,41	8	0,531	17,2 ± 12,92	9,6 ± 4,14
<i>Malouetia cestroides</i>	2,99	10	0,580	16,1 ± 8,81	9,7 ± 2,87
<i>Ocotea puberula</i>	2,62	3	0,433	29,2 ± 1,45	18,3 ± 1,53
<i>Cabralea canjerana</i>	2,51	4	0,532	16,2 ± 13,49	13,8 ± 9,14
<i>Bathysa australis</i>	2,47	5	0,640	19,9 ± 10,45	11,4 ± 2,30
<i>Eriotheca pentaphylla</i>	2,45	8	0,430	16,8 ± 10,80	11,4 ± 4,07
<i>Kielmeyera excelsa</i>	1,97	6	0,593	15,2 ± 10,53	8,8 ± 3,87
<i>Licania kunthiana</i>	1,93	6	0,880	11,3 ± 8,36	9,2 ± 4,92
Total	60,45	84	-	-	-

PBZ

Espécie	Estoque de AGB (%)	N	WG (g/cm³)	DAP (cm)	H (m)
<i>Copaifera trapezifolia</i>	37,42	8	0,650	43,5 ± 27,61	17,6 ± 8,38
<i>Cabralea canjerana</i>	9,17	7	0,532	27,6 ± 23,19	12,3 ± 4,57
<i>Guapira opposita</i>	6,52	8	0,830	16,6 ± 15,99	9,0 ± 4,57
<i>Cupania vernalis</i>	3,60	6	0,663	15,9 ± 17,43	8,3 ± 3,93
<i>Malouetia cestroides</i>	3,32	13	0,580	13,7 ± 9,59	8,4 ± 3,57
<i>Ecclinusa ramiflora</i>	2,81	7	0,961	13,2 ± 10,35	8,3 ± 3,5
<i>Cecropia hololeuca</i>	1,99	7	0,430	19,7 ± 4,08	12,3 ± 1,98
<i>Lamanonia ternata</i>	1,88	4	0,807	17,6 ± 9,08	11,5 ± 1,73
<i>Eugenia</i> sp. 1	1,87	2	0,728	20,6 ± 22,02	10,0 ± 8,49
<i>Pterocarpus violaceus</i>	1,52	4	0,583	17,8 ± 9,98	10,5 ± 4,43
Total	70,1	66	-	-	-

PC

Espécie	Estoque de AGB (%)	N	WG (g/cm ³)	DAP (cm)	H (m)
<i>Guapira cuneifolia</i>	29,69	70	0,599	14,80 ± 6,99	6,3 ± 1,48
<i>Ormosia arborea</i>	7,95	14	0,700	12,4 ± 9,03	7,6 ± 1,74
<i>Pera glabrata</i>	6,13	33	0,670	9,3 ± 4,77	6,4 ± 0,94
<i>Swartzia apetala</i>	5,72	47	0,842	7,7 ± 2,95	5,2 ± 0,91
<i>Aspidosperma melanocalyx</i>	5,44	9	0,748	15,0 ± 6,91	7,7 ± 1,12
<i>Eriotheca macrophylla</i>	4,69	8	0,454	19,2 ± 9,87	7,0 ± 1,70
<i>Myrcia guianensis</i>	4,64	23	0,811	9,2 ± 1,08	5,5 ± 1,08
<i>Micropholis</i> sp. 1	4,28	37	0,589	8,6 ± 3,38	5,8 ± 1,09
<i>Huberia ovalifolia</i>	3,78	5	0,603	23,5 ± 5,66	6,2 ± 0,84
<i>Clusia mexiae</i>	3,68	5	0,668	19,4 ± 3,59	7,8 ± 1,10
Total	76,00	251	-	-	-

6. Discussão

Este estudo oferece informações inéditas sobre a composição, estrutura e estoque de carbono da comunidade lenhosa em ilhas florestais de inselbergs graníticos da Mata Atlântica, um tipo formação florestal ainda não documentada no Brasil. A estrutura da comunidade segue um padrão oligárquico, caracterizado por um baixo número de espécies dominantes e elevado número de espécies localmente raras. Em uma escala local, os resultados destacam que a composição florística dessas ilhas florestais é mais semelhante entre inselbergs mais próximos geograficamente, entretanto é mais diversa e distinta quando comparada com outras comunidades lenhosas associados à inselbergs, corroborando com a primeira e segunda hipótese. A terceira hipótese, referente a densidade e os atributos alométricos (DAP e altura) dos indivíduos da comunidade arbórea-arbustiva entre diferentes comunidades lenhosas associados a inselberg, foi parcialmente corroborada. Além disso, esses resultados corroboram em parte com a hipótese de que as ilhas florestais exibiriam valores intermediários de estoque de ABG e carbono, mas destacam a importância dos inselbergs como importantes reservatórios de carbono.

A diferença entre os números efetivos de espécies (e.g. diversidade verdadeira ($q = 0$), espécies comuns ou abundantes ($q = 1$) e espécies hiper-abundantes ($q = 2$) indica que, além de abrigar mais espécies, a floresta de cume PB e PBZ também possuem maior equitatividade e menor dominância de poucas espécies, indicando uma comunidade mais diversa e equilibrada (Chao et al. 2014; Gatti et al. 2020). Em contraste, as florestas de cume P3I, PAD e PC exibiram menor número efetivo de espécies comuns e dominantes, sugerindo maior dominância de poucas espécies e menor equitatividade, padrão também observado em fragmentos da Mata Atlântica (Lopes et al. 2012; Carvalho et al. 2016). A maior dominância de poucas espécies e menor equitatividade podem estar relacionadas com áreas mais perturbadas e diferentes estágios da sucessão (Lopes et al. 2012; Carvalho et al. 2016; Pessoa et al. 2020). Entretanto, como os afloramentos rochosos despertam pouco interesse para a agricultura devido ao difícil acesso (Porembski et al. 1997; Porembski 2007), esse resultado pode estar relacionado aos filtros ambientais impostos a vegetação (Larson et al. 2000; Porembski & Barthlott 2000a), favorecendo

espécies menos exigentes de recursos, e consequentemente, elevando a dominância.

Os índices de diversidade de Shannon (H') e equitatividade de Pielou (J) evidenciam diferenças estruturais entre os ambientes avaliados (Tabela 2). As ilhas florestais apresentaram elevados valores de diversidade ($H' = 3,18$ a $4,41$) e alta equitatividade ($J = 0,75$ a $0,93$), indicando comunidades relativamente ricas e com distribuição mais uniforme dos indivíduos entre as espécies, mesmo sob as condições ambientais restritivas impostas pelos inselbergs. Esses valores são comparáveis aos registrados em fragmentos florestais da Mata Atlântica, incluindo florestas estacionais semidecíduais e florestas ombrófilas densas (Carvalho et al. 2009; Gonzaga et al. 2008; Dan et al. 2010; Campos et al. 2011; Archanjo et al. 2012; Abreu et al. 2013; Cysneiros et al. 2015). Em contraste, a vegetação lenhosa não florestal de inselbergs apresentou os menores valores de diversidade ($H' = 1,09$ a $1,93$) e equitatividade ($J = 0,61$ a $0,81$), sugerindo comunidades com menor riqueza e maior dominância de poucas espécies, padrão semelhante ao observado em florestas estacionais decíduas associadas a afloramentos calcários (Ivanauskas & Rodrigues 2000; Silva & Scariot 2003, 2004). Em conjunto, esses resultados indicam que as ilhas florestais representam ambientes menos restritivos dentro do contexto de afloramentos rochosos, quando comparados à vegetação lenhosa não florestal de inselbergs e a florestas decíduas sobre afloramentos calcários.

As espécies com maior IVI em inselbergs geograficamente próximos (P3I x PAD; PBZ x PB) foram, em grande parte, compartilhadas entre as ilhas florestais, embora a posição relativa de algumas espécies no ranking de IVI varie entre as áreas. Esse padrão é exemplificado por *Homalolepis cuneata*, *Ecclinusa ramiflora* e *Virola gardneri* em P3I/PAD, e por *Lamanonia ternata*, *Euterpe edulis* e *Malouetia cestroides* em PBZ/PB. Destaca-se que a espécie de maior IVI em P3I e PAD, *Senefeldera verticillata*, também foi registrada em posições elevadas de IVI em estudos fitossociológicos realizados em fragmentos de florestas estacionais semidecíduais da Mata Atlântica (Archanjo et al. 2012; Abreu et al. 2013, 2014). Para PBZ e PB, *Euterpe edulis*, que apresentou elevado IVI, é reconhecida como uma das espécies mais importantes em fragmentos de floresta ombrófila densa da Mata Atlântica (Moreno et al. 2003; Guilherme et al.

2004; Elias et al. 2019). Por sua vez, na ilha florestal de cume do inselberg PC, *Guapira cuneifolia*, embora não figure entre as espécies de maior IVI em outros levantamentos fitossociológicos, apresenta afinidade com *Guapira opposita* (Vell.) Reitz, espécie do mesmo gênero registrada como uma das mais importantes em áreas associadas a florestas ombrófilas densas (Guilherme et al. 2004; Campos et al. 2011) e também para a vegetação lenhosa não florestal em um inselberg montano da Mata Atlântica (Couto et al. 2025).

Em fragmentos florestais da Mata Atlântica, a estrutura das comunidades lenhosas frequentemente apresenta alta heterogeneidade florística, com grande variação espacial da abundância e distribuição das espécies (Scudeller et al. 2001). Apesar da alta riqueza, poucas espécies tendem a ser dominantes em termos de densidade e valor de importância, enquanto muitas outras são localmente raras (Augusto et al. 2000; Dan et al. 2010; Carvalho et al. 2016; Silva et al. 2017), semelhante ao observado nas ilhas florestais dos inselbergs estudados. Para outras comunidades lenhosas de inselberg, como a vegetação lenhosa não florestal, o mesmo padrão é encontrado, onde poucas espécies são dominantes em relação aos parâmetros estruturais (Couto et al. 2025). Além disso, a soma dos IVI das 20 espécies mais importantes representando mais da metade do valor total reforça o padrão de dominância de poucas espécies (Carvalho et al. 2016). A distribuição dos parâmetros estruturais entre as espécies pode variar conforme o contexto ambiental (distúrbios) (Chazdon et al. 2007; Carvalho et al. 2016) e que pequenos fragmentos da Mata Atlântica tendem a possuir maior dominância de poucas espécies e redução de espécies raras, enquanto em fragmentos maiores a abundância tende a ser uniforme (Santo-Silva et al. 2016). Esse padrão é semelhante ao observado nos inselbergs PB e PBZ, que possuem as maiores áreas entre as ilhas florestais levantadas (50 e 28 ha). Apesar disso, é importante destacar que as ilhas florestais dos inselbergs P3I, PAD e PC indicaram um padrão encontrado em ecossistemas insulares e ambientes fragmentados, onde poucas espécies são dominantes e há um grande número de espécies raras com poucos indivíduos (Rybicki et al. 2020; Yang et al. 2025). Este fato pode ser explicado pelo tamanho reduzido da ilha florestal, onde o espaço limitado pode intensificar a competição e funcionar como um filtro ambiental que favorecem apenas um subconjunto de

espécies capazes de tolerar essa condição, resultando em distribuições de abundância heterogêneas (Ibanez et al. 2020; Rybicki et al. 2020).

Em um recente trabalho com vegetação lenhosa não florestal de inselbergs da Mata Atlântica, com árvores e arbustos espaçados, foi registrada uma baixa densidade de indivíduos por hectare (550 a 1140 ind. ha⁻¹) (Couto et al 2025). Já para as ilhas florestais de inselbergs, que possui um dossel contínuo e não há presença de rocha aflorada, a densidade de indivíduos foi elevada (3100 a 4000 ind. ha⁻¹). Esse resultado pode ser atribuído às grandes extensões de rocha exposta e as encostas íngremes onde essa vegetação lenhosa não florestal ocorre, que podem ultrapassar 45% da área, criando filtros específicos para o estabelecimento e crescimento desse tipo de vegetação, que inclui espécies especialistas de rochas, como por exemplo: *Pseudobombax petropolitanum* A. Robyns, *Wunderlichia azulensis* Maguire & G.M.Barroso e *Tabebuia reticulata* A.H.Gentry (Couto et al. 2025). A inclinação é reconhecida como um fator limitante para a colonização e persistência da flora lenhosa em afloramentos rochosos, pois influencia o acúmulo do solo, a retenção de água e o estabelecimento das raízes, sementes e propágulos (Larson et al. 2000; Porembski & Barthlott 2000a; Couto et al. 2023). Para as ilhas florestais de inselbergs, o relevo geralmente possui baixa inclinação, favorecendo o acúmulo de solo, retenção de água e, conseqüentemente, o estabelecimento e desenvolvimento de árvores, arbustos e palmeiras provenientes de fragmentos florestais da matriz do entorno, áreas com solos mais desenvolvidos, como as florestas estacionais semidecíduais e florestas ombrófilas densas.

Comparando com fragmentos florestais em diferentes estágios de sucessão e fitofisionomias da Mata Atlântica (Carvalho et al. 2009; Dan et al. 2010; Archanjo et al. 2012; Abreu et al. 2013; Cysneiros et al. 2015; Carvalho et al. 2016), o número de indivíduos por hectare nas ilhas florestais foi maior. O resultado pode estar associado ao pequeno tamanho dos fragmentos florestais situados no cume dos inselbergs, que os torna mais suscetíveis ao efeito de borda. Esse efeito aumenta a mortalidade de árvores, favorecendo a colonização de espécies sucessionais que respondem positivamente ao aumento da luz, elevando a densidade total de árvores (Numata et al. 2017). Fatores abióticos locais, como a baixa profundidade do solo (comparando com formações

florestais contínuas da matriz) e alta exposição a ventos (Larson et al. 2000; Portembski & Barthlott 2000a) podem aumentar a mortalidade de indivíduos de maior porte pela queda, abrindo clareiras e aumentando a densidade de indivíduos localmente. Portanto, a combinação do efeito de borda e condições abióticas específicas podem explicar a maior densidade de indivíduos de menor porte em fragmentos pequenos e expostos, como os localizados nas ilhas florestais de inselbergs na Mata Atlântica.

Os valores de área basal registrados nas cinco ilhas florestais foram superiores aos observados em alguns fragmentos da Mata Atlântica (Dan et al. 2010; Archanjo et al. 2012; Abreu et al. 2013; Carvalho et al. 2016), resultado que reflete, principalmente, o maior número de indivíduos por hectare. Contudo, nos inselbergs PAD, P3I e PC, a área basal foi inferior à registrada em outros fragmentos florestais (Dias et al. 2009; Cysneiros et al. 2015). Essas comparações devem ser interpretadas com cautela, uma vez que fragmentos submetidos a diferentes níveis de perturbação antrópica e/ou natural podem apresentar valores de área basal reduzidos em relação a fragmentos mais preservados (Liebsch et al. 2007; Archanjo et al. 2023; Oliveira et al. 2024). Embora apresentem alta densidade de indivíduos, as ilhas florestais possuem árvores de baixo DAP (~50% dos indivíduos na classe 5-10 cm), o que reduz a área basal total e que possivelmente é influenciado pelas típicas condições ambientais severas de inselbergs (Larson et al. 2000; Portembski & Barthlott 2000a). A classe diamétrica em formato de J invertido é um padrão reconhecido para fragmentos florestais da Mata Atlântica que apresentam boa regeneração (Archanjo et al. 2012; Abreu 2013; Cysneiros et al. 2015; Carvalho et al. 2016), onde as curvas de distribuição diamétrica são unimodais, com as classes de diâmetros menores possuindo maior número de indivíduos. O efeito das condições ambientais parece também refletir-se na baixa estatura da vegetação amostrada, uma vez que 35% a 73% dos indivíduos concentram-se na classe de 5-8 m. Esse padrão tem sido registrado em outros estudos sobre a vegetação de inselbergs (Hunter 2016) e também em fragmentos florestais, nos quais florestas mais úmidas tendem a sustentar árvores de maior altura, enquanto ambientes mais secos, como os inselbergs, estão associados a comunidades arbóreas de menor estatura (Cysneiros et al. 2021).

A baixa similaridade na composição de espécies entre as ilhas florestais reflete a presença de particularidades florísticas locais, podendo ser influenciada pela heterogeneidade ambiental quanto por barreiras à dispersão. Esse padrão é especialmente evidente em ambientes rochosos como os inselbergs, onde a dispersão é frequentemente limitada e pode variar mesmo em curtas distâncias (Barthlott et al. 1993; Porembski 2007; Schut et al. 2014; Couto et al. 2025; Covre et al. 2025). As análises estatísticas corroboram essa variação na composição florística entre as ilhas florestais de inselberg estudados, com a PERMANOVA indicando diferenças significativas entre os grupos formados e o teste de Mantel revelando uma correlação positiva entre a distância geográfica e a dissimilaridade de espécies, evidenciando o efeito do isolamento espacial na estruturação das comunidades. O dendrograma baseado no índice de Morisita-Horn, aliado aos resultados da ANOSIM, mostra diferenças da composição entre as ilhas florestais analisadas. Ainda assim, observa-se o compartilhamento de espécies entre as ilhas florestais geograficamente mais próximas (P3I x PAD; PBZ x PB), embora a abundância dessas espécies varie entre áreas. Esse padrão reforça a ideia de que a composição dessas comunidades é moldada pela interação entre limitações à dispersão e condições ambientais específicas, mesmo entre inselbergs espacialmente próximos. Os resultados da análise SIMPER indicam que a dissimilaridade florística entre as ilhas florestais é explicada, em grande parte, por variações na abundância relativa de um conjunto reduzido de espécies dominantes, mais do que pela substituição completa de espécies entre áreas. Isso sugere que as comunidades lenhosas compartilham um conjunto florístico básico, especialmente entre inselbergs mais próximos geograficamente, mas diferem quanto à abundância de determinadas espécies.

As diferenças observadas na composição de espécies entre as ilhas florestais e a vegetação lenhosa não florestal reforçam o papel das características do habitat (por exemplo, profundidade do solo e inclinação) como um fator determinante da diversidade e da estrutura das comunidades lenhosas nos inselbergs. O efeito dessas características pode ter influenciado os resultados do teste de Mantel, indicando que, embora o espaço geográfico contribua para a estruturação da composição florística, ele não atua como o único fator dominante. Em comparação com a vegetação lenhosa não florestal,

os valores médios de DAP e de área basal não foram maiores em todas as ilhas florestais, como inicialmente esperado, apesar da expressiva diferença na densidade de indivíduos por hectare entre essas duas comunidades lenhosas associadas aos inselbergs. Esse resultado pode ter influência da espécie litófito *Pseudobombax petropolitanum* na vegetação lenhosa não florestal, que pode representar até 86% da área basal total dessa comunidade (Couto et al. 2025). Trata-se de uma espécie arbórea, exclusiva de inselbergs, que é caracterizada por elevados valores de DAP (44,5 a 116,9 cm) e alta abundância (140 a 270 ind. ha⁻¹) para esse tipo de comunidade (Couto et al. 2025). Entretanto, as ilhas florestais apresentaram maiores valores de densidade e altura média dos indivíduos, o que pode ser atribuído à maior profundidade do solo, formação de uma cobertura florestal contínua, conferindo melhores condições microclimáticas para o estabelecimento da vegetação florestal nos inselbergs. Em contraste, a vegetação lenhosa não florestal compreende um tipo de comunidade aberta, com presença de espécies litófitas típicas de inselbergs, sendo caracterizada por árvores mais espaçadas, presença de rocha exposta e solo pouco desenvolvido (Couto et al. 2025).

Os valores de biomassa aérea (AGB) apresentados, variando de 1,87 a 5915,63 kg por árvore, os estoques médios de AGB (~35 a ~138 Mg ha⁻¹) e de carbono (~16 a ~64 Mg ha⁻¹) entre as ilhas florestais estão dentro do limite inferior a médio da faixa de valores observada para fragmentos perturbados da Mata Atlântica (Cunha et al. 2009; Ribeiro et al. 2010; Diniz et al. 2015; Broggio 2018; Silva et al. 2018) e vegetação lenhosa não florestal de inselbergs (Couto et al. 2025). Quando comparado com remanescentes florestais maduros da Mata Atlântica, os valores das ilhas florestais se encontram no limite inferior (Rolim et al. 2005; Lindner 2010; Reis 2019).

A biomassa aérea e o estoque de carbono, como visto anteriormente, podem variar principalmente em função do grau de sucessão do fragmento florestal (Verly et al. 2023; Fonseca et al. 2024). Entretanto a composição florística, onde espécies com maior densidade da madeira e/ou que atingem grande porte, contribuem significativamente para o aumento do AGB total (Chave et al. 2009; Zanne et al. 2009). As ilhas florestais de PBZ e PB, com os maiores estoques (~138 e ~129 Mg ha⁻¹, respectivamente), possuem espécies

com maior diâmetro, altura e/ou alta densidade de madeira, como *Cabralea canjerana*, *Copaifera trapezifolia*, *Lamanonia ternata* e *Ocotea catharinensis*, sendo características que destacam a importância de espécies-chave que contribuem significativamente para a AGB total e maior estoque de carbono (Arcanjo et al. 2023). Quando analisamos os inselbergs P3I, PAD e PC que apesar de possuírem dominância de espécies com média a alta densidade da madeira (*Guapira cuneifolia* e *Senefeldera verticillata*) e maior densidade de indivíduos por hectare, exibiram os menores valores de AGB entre as ilhas florestais (~60, ~35 e ~40 Mg ha⁻¹) por conta do menor DAP e altura média registrados para essas espécies. Esses resultados confirmam que além da densidade da madeira, fatores alométricos (diâmetro e altura) são importantes para o aumento de AGB total e consequentemente o maior estoque de carbono (Chave et al. 2005).

7. Conclusão

Este estudo fornece informações inéditas sobre a diversidade, estrutura e o estoque de carbono da comunidade lenhosa das ilhas florestais de cume, um tipo de comunidade lenhosa de inselbergs até então não documentada para o Brasil. As ilhas florestais representam uma comunidade vegetal singular, com características florísticas e estruturais diferentes de outras comunidades em inselbergs. A estrutura da comunidade segue um padrão oligárquico, no qual um número reduzido de espécies é dominante, enquanto um número elevado de espécies raras apresenta uma menor abundância.

Em nível local, os resultados indicam que a composição florística dessas ilhas florestais é mais homogênea entre inselbergs geograficamente próximos. No entanto, quando comparada a outra comunidade lenhosa associada aos inselbergs, as ilhas florestais se destacam por sua maior diversidade e dissimilaridade entre as espécies compartilhadas com a vegetação lenhosa não florestal, sugerindo que fatores edáficos e microclimáticos podem estar influenciando na formação e manutenção dessas comunidades nos inselbergs.

Além disso, este estudo evidencia a importância ecológica das ilhas florestais como importantes reservatórios de carbono, com elevado estoque de biomassa aérea, o que contribui para a dinâmica de carbono na Mata Atlântica.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A síntese dos capítulos aqui apresentados evidencia que os inselbergs permanecem entre os ecossistemas negligenciados do ponto de vista científico, especialmente no que se refere à diversidade funcional e filogenética de suas comunidades vegetais. Embora o Brasil lidere as pesquisas sobre inselbergs na região tropical, o conhecimento disponível ainda é limitado, reforçando a necessidade de ampliar esforços de pesquisa e conservação. Entre os diferentes habitats e comunidades associadas aos inselbergs, as ilhas florestais de cume se destacam como ambientes singulares e pouco documentados. Mesmo sob condições ambientais restritivas, essas formações apresentam riqueza florística comparável à de fragmentos florestais da matriz regional, forte conexão biogeográfica com a flora da Mata Atlântica, além de um número expressivo de espécies ameaçadas de extinção. A elevada dissimilaridade florística entre áreas, associada ao predomínio da substituição de espécies na diversidade beta, indica que cada ilha florestal contribui de forma única para a diversidade regional, atuando como microrefúgios para espécies lenhosas da matriz florestal adjacente. Além de sua relevância para a biodiversidade, as ilhas florestais desempenham papel importante na dinâmica do carbono, apresentando elevados estoques de biomassa aérea. Assim, esses achados reforçam que a conservação da Mata Atlântica deve ir além da proteção de remanescentes florestais contínuos, incorporando ambientes como as ilhas florestais de inselbergs. Estudos futuros voltados a inventários taxonômicos e análises funcionais e filogenéticas são fundamentais para aprofundar a compreensão desses ambientes e subsidiar estratégias de conservação mais eficazes, principalmente em relação a vegetação lenhosa associada.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Sáber, A. N. (2003). *Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas* (Vol. 1). Ateliê Editorial.
- Abreu, K. M. P. D., Silva, G. F. D., & Silva, A. G. D. (2013). Análise fitossociológica da Floresta Nacional de Pacotuba, Cachoeiro de Itapemirim, ES-Brasil. *Cerne*, 19, 157-168.
- Abreu, K. M. P., Braga, J. M. A., & Nascimento, M. T. (2014). Tree species diversity of coastal lowland semideciduous forest fragments in northern Rio de Janeiro State, Brazil. *Bioscience Journal*, 30(5), 1529-1550.
- Almeida, A. C. S. D., Lopes, G. M. B., & Albuquerque, S. F. D. (2024). Heterogeneidade ambiental e sua influência na riqueza e diversidade taxonômica em Floresta Tropical Seca em Pernambuco, Brasil. *Ciência Florestal*, 34, e73821.
- Almeida-Neto, M., Campassi, F., Galetti, M., Jordano, P., & Oliveira-Filho, A. (2008). Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic forest: Broad-scale patterns and macroecological correlates. *Global Ecology and Biogeography*, 17(4), 503-513.
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. D. M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische zeitschrift*, 22(6), 711-728.
- Amorim, A. M., Jardim, J. G., Lopes, M. M. M., Fiaschi, P., Borges, R. A. X., Perdiz, R. D. O., & Thomas, W. W. (2009). Angiospermas em remanescentes de floresta montana no sul da Bahia, Brasil. *Biota Neotropica*, 9, 313-348.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32-46.
- APG (The Angiosperm Phylogeny Group). (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), 1-20.
- Aragón, L., Messier, J., Atuesta-Escobar, N., & Lasso, E. (2023). Tropical shrubs living in an extreme environment show convergent ecological strategies but divergent ecophysiological strategies. *Annals of Botany*, 131(3), 491-502.
- Araújo, E. A. (2016). *Estrutura, composição florística e relação vegetação-ambiente em floresta tropical, Parque Nacional do Caparaó, Espírito Santo* (Dissertação de mestrado). Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES, Brasil.

Araújo, F. S., Oliveira, R. F., & Lima-Verde, L. W. (2008). Composição, espectro biológico e síndromes de dispersão da vegetação de um inselbergue no domínio da Caatinga, Ceará. *Rodriguésia*, 59, 659-671.

Araújo, J. L. O., Quirino, Z. G. M., Gadelha Neto, P. C., & Araújo, A. C. (2009). Síndromes de polinização ocorrentes em uma área de Mata Atlântica, Paraíba, Brasil. *Biotemas*, 22(4), 83-94.

Arcanjo, F. A., Barufi, G. M., & Torezan, J. M. D. (2023). Selective logging that occurred decades ago is still impacting aboveground biomass and tree assemblage structure in Brazilian semi-deciduous seasonal Atlantic forest fragments. *Forest Ecology and Management*, 535, 120895.

Archanjo, K. M. P. de A., da Silva, G. F., Chichorro, J. F., & Soares, C. P. B. (2012). Estrutura do componente arbóreo da Reserva Particular do Patrimônio Natural Cafundó, Cachoeiro de Itapemirim, Espírito Santo, Brasil. *Floresta*, 42(1), 145-160.

Augusto, A., Tabanez, J., & Viana, V. M. (2000). Patch structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. *Biotropica*, 32(4b), 925-933.

Azevedo, L., Zappi, D. C., de Oliveira, D. M. G., Meyer, L., Nic Lughadha, E., Clegg, R., ... & Neves, D. M. (2024). On the rocks: Biogeography and floristic identity of rocky ecosystems in eastern South America. *Journal of Systematics and Evolution*, 62(2), 305-320.

Barbosa-Silva, R. G., Andrino, C. O., Azevedo, L., Lucrecia, L., Lovo, J., Hiura, A. L., ... & Zappi, D. C. (2022). A wide range of South American inselberg floras reveal cohesive biome patterns. *Frontiers in Plant Science*, 13, 928577.

Barros, A. A. M. D., Kurtz, B. C., Machado, D. N. D. S., Oliveira, R. R. D., Ribas, L. D. A., & Pessoa, S. D. V. A. (2022). Tree species composition in Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brazil. *Biota Neotropica*, 22(3), e20221336.

Barthlott, W., Gröger, A., & Porembski, S. (1993). Some remarks on the vegetation of tropical inselbergs: Diversity and ecological differentiation. *Biogéographica*, 69, 105-124.

Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134-143.

Baselga, A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1223-1232.

Baselga, A., & Orme, C. D. L. (2012). betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808-812.

- Bawa, K. S. (1990). Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 399-422.
- Bellingham, P. J., & Sparrow, A. D. (2009). Multi-stemmed trees in montane rain forests: Their frequency and demography in relation to elevation, soil nutrients, and disturbance. *Journal of Ecology*, 97, 472-483.
- Benzing, D. H. (2000). *Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press.
- Bergallo, H. G., Vicente, R. S., Baptista, R. L., Bomtempo, C. B., Saraça, C. E., Baptista, D. F., ... & Salgado, N. C. (2009). Região Agropecuária dos Rios Pomba, Muriaé e Itabapoana. Estratégias e ações para a conservação da biodiversidade no Estado do Rio de Janeiro. Instituto Biomas, Rio de Janeiro.
- Bergamin, R. S., Bastazini, V. A. G., Vélez-Martin, E., Debastiani, V., Zanini, K. J., Loyola, R., & Müller, S. C. (2017). Linking beta diversity patterns to protected areas: Lessons from the Brazilian Atlantic Rainforest. *Biodiversity and Conservation*, 26(7), 1557-1568.
- Bochorny, T., Antar, G. M., Azevedo, I. H., Junior, F. B., Carrijo, T. T., Dutra, V. F., ... & Forzza, R. C. (2024). Using biodiversity databases to assess vascular plant diversity in Protected Areas: A case study of Parque Estadual do Forno Grande, Brazil. *Biodiversity Data Journal*, 12, e133976.
- Bochorny, T., Quinet, A., Castello, A. C. D., Alves-Araújo, A., Costa, A. F., Peixoto, A. L., ... & Forzza, R. C. (2025). Vascular plants of Reserva Biológica do Tinguá, Rio de Janeiro, Brazil: Leveraging herbarium databases to address knowledge gaps in the Atlantic Forest. *Biodiversity Data Journal*, 13, e157961.
- Bondi, L., Patreze, C. M., Louro, R. P., & Santiago, L. J. M. (2024). Approaching inselberg biodiversity conservation through plant growth and dispersal strategies. *Journal of Systematics and Evolution*, 62(2), 291-304.
- Bondi, L., Prado, B., de Paula, L. F., Rosado, B. H., & Porembski, S. (2024). Rethinking the relationship between desiccation-tolerant vascular plants and water deficit. *Plant Ecology & Diversity*, 1-19.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical ecology with R*. New York, NY: Springer.
- Bremer, H., & Sander, H. (2000). Inselbergs: geomorphology and geoecology. In *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions* (pp. 7-35). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Bremer, H., & Sander, H. (2000). Inselbergs: Geomorphology and geoecology. In S. Porembski & W. Barthlott (Eds.), *Inselbergs: Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions* (Ecological Studies, Vol. 146, pp. 7-35). Springer-Verlag.

Broggio, I. S. (2018). *Dinâmica da biomassa arbórea em fragmentos de floresta estacional do Norte Fluminense, RJ* (Dissertação de mestrado). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ, Brasil.

Broggio, I. S. (2024). *Influência da fragmentação florestal na dinâmica espaço-temporal dos estoques de carbono na Mata Atlântica* (Tese de doutorado). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, Campos dos Goytacazes, RJ, Brasil.

Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., da Fonseca, G. A., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J. F., ... & Rodrigues, A. S. (2006). Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313(5783), 58-61.

Büdel, J. (1978). *Das Inselberg-Rumpfflächenrelief der heutigen Tropen und das Schicksal seiner fossilen Altformen in anderen Klimazonen. Zeitschrift für Geomorphologie, Supplementband, (31), 79-110.*

Cabral, A., Luebert, F., & Mello-Silva, R. (2021). Evidence for Middle Miocene origin and morphological evolutionary stasis in a *Barbacenia* inselberg clade (Velloziaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 161, 107163.

Campos, M. C. R., Tamashiro, J. Y., Assis, M. A., & Joly, C. A. (2011). Florística e fitossociologia do componente arbóreo da transição entre floresta ombrófila densa das terras baixas e floresta ombrófila densa submontana no Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 11, 301-312.

Carvalho, F. A., Braga, J. M. A., & Nascimento, M. T. (2009). Estrutura da comunidade arbórea de fragmentos de Floresta Atlântica Ombrófila Submontana na região de Imbaú, município de Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia*, 60, 695-710.

Carvalho, F. A., Braga, J. M. A., & Nascimento, M. T. (2016). Tree structure and diversity of lowland Atlantic forest fragments: Comparison of disturbed and undisturbed remnants. *Journal of Forestry Research*, 27(3), 605-609.

Carvalho, F. A., Nascimento, M. T., & Braga, J. M. A. (2007). Estrutura e composição florística do estrato arbóreo de um remanescente de Mata Atlântica submontana no município de Rio Bonito, RJ, Brasil (Mata Rio Vermelho). *Revista Árvore*, 31, 717-730.

Carvalho, F. A., Nascimento, M. T., & Oliveira Filho, A. T. (2008). Composição, riqueza e heterogeneidade da flora arbórea da bacia do rio São João, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 22, 929-940.

Casson, S., & Gray, J. E. (2008). Influence of environmental factors on stomatal development. *New Phytologist*, 178, 9-23.

- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45-67.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., et al. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12, 351-366.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., et al. (2014). Modelos alométricos aprimorados para estimar a biomassa acima do solo de árvores tropicais. *Global Change Biology*, 20(10), 3177-3190.
- Chaves, A. D. C. G., Santos, R. M. S., dos Santos, J. O., Fernandes, A. A., & Maracajá, P. B. (2013). A importância dos levantamentos florístico e fitossociológico para a conservação e preservação das florestas. *Agropecuária Científica no Semiárido*, 9, 43-48.
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., & Finegan, B. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1478), 273-289.
- Chen, H., & Boutros, P. C. (2011). VennDiagram: A package for the generation of highly-customizable Venn and Euler diagrams in R. *BMC Bioinformatics*, 12, 35.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117-143.
- Clarke, P. J., Lawes, M. J., Midgley, J. J., Lamont, B. B., Ojeda, F., Burrows, G. E., Enright, N. J., & Knox, K. J. E. (2013). Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist*, 197, 19-35.
- Conway, J. R., Lex, A., & Gehlenborg, N. (2017). UpSetR: An R package for the visualization of intersecting sets and their properties. *Bioinformatics*, 33(18), 2938-2940.
- Cordeiro, A. D. A. C., Klanderud, K., Villa, P. M., & Neri, A. V. (2023). Patterns of species richness and beta diversity of vascular plants along elevation gradient in Brazilian páramo. *Journal of Mountain Science*, 20(7), 1911-1920.
- Costa, A., Heleno, R., Dufrene, Y., Huckle, E., Gabriel, R., Doudee, D., & Kaiser-Bunbury, C. N. (2022). Seed dispersal by frugivores from forest remnants promotes the regeneration of adjacent invaded forests in an oceanic island. *Restoration Ecology*, 30(8), e13654.

- Costa, E. C. S., Lopes, S. D. F., & Miranda Melo, J. I. D. (2015). Floristic similarity and dispersal syndromes in a rocky outcrop in semi-arid Northeastern Brazil. *Revista de Biología Tropical*, 63(3), 827-843.
- Courtney Mustaphi, C. J., Platts, P. J., Willcock, S., Timberlake, J. R., Osborne, J., Matimele, H., Osgood, H. S., Muiruri, V. M., Gehrels, M., Bayliss, J., & Marchant, R. (2024). Tree demographics and soil charcoal evidence of fire disturbances in an inaccessible forest atop the Mount Lico inselberg, Mozambique. *Plants, People, Planet*, 7(1), 229-244.
- Couto, D. R., Dan, M. L., Aguiar, W. M., Braga, J. M. A., & Nascimento, M. T. (2021). Floristic composition, structure and species-area relationships on a Neotropical inselberg in southeastern Brazil. *Rodriguésia*, 72, e00872020.
- Couto, D. R., Dias, H. M., Pereira, M. C. A., Fraga, C. N. D., & Pezzopane, J. E. M. (2016). Vascular epiphytes on *Pseudobombax* (Malvaceae) in rocky outcrops (inselbergs) in Brazilian Atlantic Rainforest: basis for conservation of a threatened ecosystem. *Rodriguésia*, 67(3), 583-601.
- Couto, D. R., Francisco, T. M., & Nascimento, M. T. (2022a). Commensalistic epiphyte-photophyte networks in woody vegetation of tropical inselbergs: Patterns of organization and structure. *Austral Ecology*, 47(5), 911-927.
- Couto, D. R., Francisco, T. M., De Paula, L. F., Paula, R. R., & Nascimento, M. T. (2025). Woody vegetation on tropical inselbergs: floristic-structural characterization and aboveground carbon storage. *Journal of Mountain Science*, 1-18.
- Couto, D. R., Francisco, T. M., Garbin, M. L., Dias, H. M., Pereira, M. C. A., Neto, L. M., & Pezzopane, J. E. M. (2019). Surface roots as a new ecological zone for occurrence of vascular epiphytes: a case study on *Pseudobombax* trees on inselbergs. *Plant Ecology*, 220(11), 1071-1084.
- Couto, D. R., Francisco, T. M., Manhães, V. C., Dias, H. M., & Pereira, M. C. A. (2017). Floristic composition of a Neotropical inselberg from Espírito Santo State, Brazil: An important area for conservation. *Check List*, 13(1), 1-12.
- Couto, D. R., Kessous, I. M., Neves, B., Paixão-Souza, B., Faria, C. G., Barfuss, M. H., ... & Costa, A. F. D. (2022). Molecular phylogenetics and trait evolution in *Stigmatodon* (Bromeliaceae, Tillandsioideae), an endemic genus to Brazilian rocky outcrops. *Systematic Botany*, 47(2), 347-362.
- Couto, D. R., Porembski, S., Barthlott, W., & de Paula, L. F. (2023). Hyperepithitics-an overlooked life form of vascular plants on tropical vertical rock walls. *Austral Ecology*, 48(6), 1074-1082.
- Covre, J. M. C., Couto, D. R., Dias, H. M., & Zorzanelli, J. P. F. (2021). Vascular plants on inselberg landscapes in Espírito Santo state: Bases for the creation of

a protected area in southeastern Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 43.

Covre, J. M. C., Couto, D. R., Francisco, T. M., Nascimento, M. T., & Dias, H. M. (2025). Vegetação lenhosa em inselbergs de Mata Atlântica: similaridade florística, padrões de riqueza, síndromes de polinização/dispersão e influência de variáveis climáticas. *Biota Neotropica*, 25, e20251796.

Cross, A. T., Turner, S. R., Merritt, D. J., Van Niekerk, A., Renton, M., Dixon, K. W., & Mucina, L. (2015). Vegetation patterns and hydro-geological drivers of freshwater rock pool communities in the monsoon-tropical Kimberley region, Western Australia. *Journal of Vegetation Science*, 26(6), 1184-1197.

Cunha, G. D. M., Gama-Rodrigues, A. C., Gama-Rodrigues, E. F., & Velloso, A. C. X. (2009). Biomassa e estoque de carbono e nutrientes em florestas montanas da Mata Atlântica na região norte do estado do Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 33, 1175-1185.

Cunha, G. D. M., Gama-Rodrigues, A. C., Gama-Rodrigues, E. F., & Velloso, A. C. X. (2009). Biomassa e estoque de carbono e nutrientes em florestas montanas da Mata Atlântica na região norte do estado do Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 33, 1175-1185.

Cysneiros, V. C., de Souza, F. C., Gai, T. D., Pelissari, A. L., Orso, G. A., do Amaral Machado, S., ... Silveira-Filho, T. B. (2021). Integrating climate, soil and stand structure into allometric models: An approach of site-effects on tree allometry in Atlantic Forest. *Ecological Indicators*, 127, 107794.

Cysneiros, V. C., Mendonça-Júnior, J. D. O., Gai, T. D., & Braz, D. M. (2015). Diversidade, estrutura da comunidade e estado de conservação de um fragmento de Mata Atlântica no estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Biota Neotropica*, 15, e20140132.

Dalagnol, R., Christo, A. G., Higuchi, P., et al. (2016). *fitoR: Funções para cálculo de descritores fitossociológicos e similaridade entre áreas* [Pacote de software]. GitHub. <https://github.com/ricds/fitoR>

Dan, M. L., Braga, J. M. A., & Nascimento, M. T. (2010). Estrutura da comunidade arbórea de fragmentos de floresta estacional semidecidual na bacia hidrográfica do rio São Domingos, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia*, 61(4), 749-766.

de Carvalho Araújo, F., de Aguiar-Campos, N., de Souza, C. R., Paula, E. D. P., & dos Santos, R. M. (2022). Old climatically-buffered infertile landscapes (OCBILs): more than harsh habitats, Atlantic Forest inselbergs can be drivers of evolutionary diversity. *Journal of Mountain Science*, 19(9), 2528-2543.

de Carvalho Araújo, F., Mendes, C. N., Pires, G. G., de Oliveira Menino, G. C., Fontes, M. A. L., & dos Santos, R. M. (2017). Adaptive strategy of tree

communities on an environmentally harsh hinterland inselberg in Minas Gerais, Brazil. *Australian Journal of Botany*, 65(5), 463-470.

de Oliveira, T. D., Ribeiro, M. C., Costa, I. L. L., Faria, F. S. F. S., & Côrtes, J. E. C. F. E. (2004). Estabelecimento de espécies vegetais em um inselberg granítico de Mata Atlântica. *Estudos de Biologia*, 26(57).

de Oliveira, T. D., Ribeiro, M. C., Costa, I. L. L., Faria, F. S. F. S., & Côrtes, J. E. C. F. E. (2004). Estabelecimento de espécies vegetais em um inselberg granítico de Mata Atlântica. *Estudos de Biologia*, 26(57).

de Paula, L. F., Azevedo, L. O., Mauad, L. P., Cardoso, L. J. T., Braga, J. M. A., Kollmann, L. J., ... & Forzza, R. C. (2020). Sugarloaf Land in south-eastern Brazil: a tropical hotspot of lowland inselberg plant diversity. *Biodiversity Data Journal*, 8, e53135.

de Paula, L. F., Azevedo, L. O., Mauad, L. P., Cardoso, L. J. T., Braga, J. M. A., Kollmann, L. J., ... & Forzza, R. C. (2020). Sugarloaf Land in south-eastern Brazil: a tropical hotspot of lowland inselberg plant diversity. *Biodiversity Data Journal*, 8, e53135.

de Paula, L. F., Colmenares-Trejos, S. L., Negreiros, D., Rosado, B. H., Arcoverde de Mattos, E., de Bello, F., ... & Silveira, F. A. (2019). High plant taxonomic beta diversity and functional and phylogenetic convergence between two Neotropical inselbergs. *Plant Ecology & Diversity*, 13(1), 61-73.

De Paula, L. F., Forzza, R. C., Azevedo, L. O., Bueno, M. L., Solar, R. R. C., Vanschoenwinkel, B., & Porembski, S. (2021). Climatic control of mat vegetation communities on inselberg archipelagos in south-eastern Brazil. *Biological Journal of the Linnean Society*, 133, 604-623.

de Paula, L. F., Forzza, R. C., Neri, A. V., Bueno, M. L., & 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(3), 459-476.

de Paula, L. F., Negreiros, D., Azevedo, L. O., Fernandes, R. L., Stehmann, J. R., & Silveira, F. A. (2015). Functional ecology as a missing link for conservation of a resource-limited flora in the Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation*, 24(9), 2239-2253.

Dias, O. C., Schiavini, I., Lopes, S. D. F., Vale, V. S. de, Gusson, A. E., & Oliveira, A. P. de. (2009). Estrutura fitossociológica e grupos ecológicos em fragmento de floresta estacional semidecidual, Uberaba, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia*, 60(4), 1087-1100.

Diniz, A. R., Machado, D. L., Pereira, M. G., de Carvalho Balieiro, F., & Menezes, C. E. G. (2015). Biomassa, estoques de carbono e de nutrientes em estádios

sucessionais da Floresta Atlântica, RJ. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*, 10(3), 443-451.

Elias, G. A., Colares, R., Antunes, A. R., Padilha, P. T., Lima, J. M. T., & Santos, R. (2019). Palm (Arecaceae) communities in the Brazilian Atlantic Forest: A phytosociological study. *Floresta e Ambiente*, 26(4), e20180413.

Espírito Santo. (2022). *Decreto nº 5.238-R, de 25 de novembro de 2022. Declara as espécies de fauna ameaçadas de extinção no Estado do Espírito Santo e dá outras providências*. Diário Oficial dos Poderes do Estado, Vitória, Espírito Santo.

Faegri, K., & van der Pijl, L. (2013). *Principles of pollination ecology* (3rd rev. ed.). Pergamon Press/Elsevier.

Felfili, J. M., Nascimento, A. R. T., Fagg, C. W., & Meirelles, E. M. (2007). Floristic composition and community structure of a seasonally deciduous forest on limestone outcrops in Central Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 30, 611-621.

Flora do Brasil 2020. (2021). *Jardim Botânico do Rio de Janeiro*. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> (Acesso em 3 de maio de 2025).

Fonseca, N. C., Cunha, J. S. A., Albuquerque, E. R. D., & Lins-e-Silva, A. C. B. (2024). Carbon stock in aboveground biomass and necromass in the Atlantic Forest: An analysis of data published between 2000 and 2021. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 96(1), e20220761.

Francisco, T. M., Couto, D. R., Evans, D. M., Garbin, M. L., & Ruiz-Miranda, C. R. (2018). Structure and robustness of an epiphyte-phorophyte commensalistic network in a neotropical inselberg. *Austral Ecology*, 43(8), 903-914.

Francisco, T. M., Couto, D. R., Garbin, M. L., Muylaert, R. L., & Ruiz-Miranda, C. R. (2019). Low modularity and specialization in epiphyte-phorophyte commensalistic network in a tropical cloud forest. *Biotropica*, 51, 1-10.

Francisco, T. M., Couto, D. R., Moreira, M. M., Fontana, A. P., & De Fraga, C. N. (2023). Inselbergs from Brazilian Atlantic Forest: high biodiversity refuges of vascular epiphytes from Espírito Santo. *Biodiversity and Conservation*, 32(7), 2561-2584.

Freitas, C. A. A. D., Souza, R. C. D., Pereira, M. G., Caldeira, M. V. W., Couto, D. R., Kunz, S. H., ... & Momolli, D. R. (2022). Contribution of *Pseudobombax aff. petropolitanum* to Nutrient Cycling in Woody Vegetation from a Neotropical Inselberg. *Floresta e Ambiente*, 29(4), e20220034.

Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M. C., Fadini, R., Von Matter, S., Leite, A. B., ... & Jordano, P. (2013). Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science*, 340(6136), 1086-1090.

- Galetti, M., Pizo, M. A., & Morellato, L. P. C. (2011). Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species-rich Atlantic rain forest. *Biota Neotropica*, 11, 181-193.
- Gatti, R. C., Amoroso, N., & Monaco, A. (2020). Estimating and comparing biodiversity with a single universal metric. *Ecological Modelling*, 424, 109020.
- Gentry, A. H. (1982). Patterns of neotropical plant species diversity. In M. K. Hecht, B. Wallace, & G. T. Prance (Eds.), *Evolutionary biology* (pp. 1-84). Springer, Boston, MA.
- Givnish, T. J., Barfuss, M. H. J., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P. A., Jabaily, R. S., Crayn, D. M., Smith, A. C., Winter, K., Brown, G. K., Evans, T. M., Holst, B. K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P. E., & Sytsma, K. J. (2014). Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 71, 55-78.
- Gonzaga, A. P. D., Oliveira-Filho, A. T., Machado, E. L. M., Hargreaves, P., & Machado, J. N. M. (2008). Diagnóstico florístico-estrutural do componente arbóreo da floresta da Serra de São José, Tiradentes, Minas Gerais, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 22, 505-520.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194.
- Grime, J. P., & Pierce, S. (2012). *The evolutionary strategies that shape ecosystems*. Wiley-Blackwell.
- Gröger, A. (1994). Análisis preliminar de la florula y vegetación del monumento natural "Piedra la Tortuga", estado Amazonas, Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica*, 17, 128-153.
- Gröger, A. (2000). Flora and vegetation of inselbergs of Venezuelan Guayana. In S. Porembski & W. Barthlott (Eds.), *Inselbergs: Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions* (Ecological Studies, Vol. 146, pp. 291-314). Springer-Verlag.
- Gröger, A., & Barthlott, W. (1996). Biogeography and diversity of the inselberg (laja) vegetation of southern Venezuela. *Biodiversity Letters*, 3, 165-179.
- Guclu, C., Luk, C. L., Ashton, L. A., Abbas, S., & Boyle, M. J. (2024). Beta diversity subcomponents of plant species turnover and nestedness reveal drivers of community assembly in a regenerating subtropical forest. *Ecology and Evolution*, 14(9), e70233.
- Guedes-Bruni, R. R., Silva Neto, S. J. D., Morim, M. P., & Mantovani, W. (2006). Floristics and structure of the forest canopy on hillocks in the lowlands, Rio de Janeiro, Brazil. *Rodriguésia*, 57, 429-442.

- Guilherme, F. A. G., Morellato, L. P. C., & Assis, M. A. (2004). Horizontal and vertical tree community structure in a lowland Atlantic rain forest, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 27, 725-737.
- Hetherington, A. M., & Woodward, F. I. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424, 901-908.
- Hmeljevski, K. V., Nazareno, A. G., Leandro Bueno, M., Dos Reis, M. S., & Forzza, R. C. (2017). Do plant populations on distinct inselbergs talk to each other? A case study of genetic connectivity of a bromeliad species in an Ocbil landscape. *Ecology and Evolution*, 7(13), 4704-4716.
- Horn, H. S. (1966). Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *The American Naturalist*, 100(914), 419-424.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 201-228.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456.
- Hunter, J. T. (2016). Differences in functional trait distribution between inselberg and adjacent matrix floras. *International Journal of Ecology*, 2016, 6417913.
- Hunter, J. T. (2016). Differences in functional trait distribution between inselberg and adjacent matrix floras. *International Journal of Ecology*, 2016, 6417913.
- Hurbath, F., Leal, B. S., Cordeiro, I., Chaves, C. J., & Palma-Silva, C. (2024). Phylogeographic analysis reveals early Pleistocene divergence and strong genetic structure in *Euphorbia phosphorea* (Euphorbiaceae), an endemic species to the semi-arid Caatinga Biome. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 204(4), 343-358.
- Ibanez, T., Keppel, G., Baider, C., Birkinshaw, C., Florens, F. V., Laidlaw, M., ... Birnbaum, P. (2020). Tropical cyclones and island area shape species abundance distributions of local tree communities. *Oikos*, 129(12), 1856-1866.
- Ibisch, P. L., Rauer, G., Rudolph, D., & Barthlott, W. (1995). Floristic, biogeographical, and vegetational aspects of Pre-Cambrian rock outcrops (inselbergs) in eastern Bolivia. *Flora*, 190(4), 299-314.
- IPCC. (2006). *Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories*. Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme. In H. S. Eggleston et al. (Eds.). IGES, Kanagawa, Japan.
- Ivanauskas, N., & Rodrigues, R. R. (2000). Florística e fitossociologia de remanescentes de floresta estacional decidual em Piracicaba, São Paulo, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*, 23, 291-304.

- Jerônimo Júnior, R. A. D. C., Paula, R. R., Francisco, T. M., Couto, D. R., Covre, J. M. C., & Villela, D. M. (2025). Leaf Chemistry Patterns in Populations of a Key Lithophyte Tree Species in Brazil's Atlantic Forest Inselbergs. *Forests*, 16(7), 1186.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375.
- Juárez-Miranda, A. I., Cornejo-Romero, A., & Vargas-Mendoza, C. F. (2021). Population expansion and genetic structure in *Cephalocereus nizandensis* (Cactaceae), a microendemic cactus of rocky outcrops of the Tehuantepec basin, Mexico. *Plant Ecology and Evolution*, 154(2), 217-230.
- Keppel, G., Van Niel, K. P., Wardell-Johnson, G. W., Yates, C. J., Byrne, M., Mucina, L., ... & Franklin, S. E. (2012). Refugia: Identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 393-404.
- Kinoshita, L. S., Torres, R. B., Forni-Martins, E. R., Spinelli, T., Ahn, Y. J., & Constâncio, S. S. (2006). Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 20, 313-327.
- Kluge, M., & Brulfert, J. (2000). Ecophysiology of vascular plants on inselbergs. In *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions* (pp. 143-174). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Kluge, M., & Brulfert, J. (2000). Ecophysiology of vascular plants on inselbergs. In S. Porembski & W. Barthlott (Eds.), *Inselbergs - Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions* (Vol. 146, p. 143). Springer.
- Krapp, F., de Barros Pinangé, D. S., Benko-Iseppon, A. M., Leme, E. M., & Weising, K. (2014). Phylogeny and evolution of *Dyckia* (Bromeliaceae) inferred from chloroplast and nuclear sequences. *Plant Systematics and Evolution*, 300, 1591-1614.
- Larson, D. W. (2004). *The urban cliff revolution: New findings on the origins and evolution of human habitats*. Fitzhenry & Whiteside.
- Larson, D. W., Matthes, U., & Kelly, P. E. (2000). *Cliff ecology: Pattern and process in cliff ecosystems*. Cambridge University Press.
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology* (3rd ed.). Amsterdam, Netherlands: Elsevier Science B.V.
- Lex, A., Gehlenborg, N., Strobelt, H., Vuillemot, R., & Pfister, H. (2014). UpSet: Visualization of intersecting sets. *IEEE Transactions on Visualization and Computer Graphics*, 20(12), 1983-1992.

- Liebsch, D., Goldenberg, R., & Marques, M. C. M. (2007). Florística e estrutura de comunidades vegetais em uma cronosequência de Floresta Atlântica no Estado do Paraná, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 21, 983-992.
- Lindner, A. (2010). Biomass storage and stand structure in a conservation unit in the Atlantic Rainforest: The role of big trees. *Ecological Engineering*, 36(12), 1769-1773.
- Lopes, S. D. F., Schiavini, I., Oliveira, A. P., & Vale, V. S. (2012). An ecological comparison of floristic composition in seasonal semideciduous forest in Southeast Brazil: Implications for conservation. *International Journal of Forestry Research*, 2012(1), 537269.
- Lopes-Silva, R. F., Rodrigues, J. D. S., Gomes-Silva, F., Lucena, D. D. S., & Lucena, M. D. F. D. A. (2019). Floristic composition of an inselberg in the semi-arid of Paraíba State, Brazilian Northeast. *Rodriguésia*, 70, e02812017.
- Lorenzoni-Paschoa, L. D. S., Abreu, K. M. P. D., Silva, G. F. D., Dias, H. M., Machado, L. A., & Silva, R. D. D. (2019). Estágio sucessional de uma floresta estacional semidecidual secundária com distintos históricos de uso do solo no sul do Espírito Santo. *Rodriguésia*, 70, e02702017.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography* (Rev. ed.). Princeton University Press.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Mareri, L., Parrotta, L., & Cai, G. (2022). Environmental stress and plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(10), 5416.
- Marks, C. O. (2007). The causes of variation in tree seedling traits: The roles of environmental selection versus chance. *Evolution*, 61, 455-469.
- Martins, M., Zanzini, A. C. S., & Santiago, W. T. V. (2007). Síndromes de dispersão em formações florestais do bioma Cerrado no Estado do Tocantins. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(S1), 807-809.
- Massante, J. C., Neri, A. V., Villa, P. M., Fialho, I. F., Pontara, V., Bueno, M., & Gastauer, M. (2023). Looking similar but all different: Phylogenetic signature of Brazilian rocky outcrops and the influence of temperature variability on their phylogenetic structure. *Journal of Ecology*, 111(9), 1905-1920.
- McIntyre, S., Lavorel, S., & Tremont, R. M. (1995). Plant life-history attributes: Their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, 83(1), 31-44.
- Meireles, L. D., Shepherd, G. J., & Kinoshita, L. S. (2008). Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila

densa alto-montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. *Brazilian Journal of Botany*, 31, 559-574.

Méndez-Castro, F. E., Conti, L., Chytrý, M., Jiménez-Alfaro, B., Hájek, M., Horsák, M., Zelený, D., Malavasi, M., & Ottaviani, G. (2021). What defines insularity for plants in edaphic islands? *Ecography*, 44, 1249-1258.

Menini Neto, L., Forzza, R. C., & Berg, C. (2013). Taxonomic revision of *Pseudolaelia* Porto & Brade (Laeliinae, Orchidaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 27, 418-435.

Minini, D., Silva, J. G. M., Paula, R. R., et al. (2022). Insights about wood density in Atlantic Forest ecosystems: Spatial variability and alternative measurement. *Canadian Journal of Forest Research*, 52(9), 1212-1223.

Ministério do Meio Ambiente (MMA). (2022). *Portaria MMA nº 148, de 7 de junho de 2022*.

Moher, D., Liberati, A., Tetzlaff, J., Altman, D. G., & PRISMA Group. (2009). Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: The PRISMA statement. *PLoS Medicine*, 6(7), e1000097.

Moreira, M. M., Carrijo, T. T., Alves-Araújo, A. G., Rapini, A., Salino, A., Firmino, A. D., ... & Forzza, R. C. (2020). A list of land plants of Parque Nacional do Caparaó, Brazil, highlights the presence of sampling gaps within this protected area. *Biodiversity Data Journal*, 8, e59664.

Moreno, M. R., Nascimento, M. T., & Kurtz, B. C. (2003). Estrutura e composição florística do estrato arbóreo em duas zonas altitudinais na Mata Atlântica de encosta da região do Imbé, RJ. *Acta Botanica Brasilica*, 17, 371-386.

Mori, S. A., Silva, L. A. M., Lisboa, G., & Coradini, L. (1989). *Manual de manejo do Herbário Fanerogâmico*. Centro de Pesquisa do Cacau.

Mota, M. R., Pinheiro, F., Leal, B. S. D. S., Sardelli, C. H., Wendt, T., & Palma-Silva, C. (2020). From micro- to macroevolution: Insights from a Neotropical bromeliad with high population genetic structure adapted to rock outcrops. *Heredity*, 125(5), 353-370.

Moura, M. N., Santos-Silva, F., Gomes-da-Silva, J., Pereira de Almeida, J. P., & Forzza, R. C. (2019). Between spines and molecules: A total evidence phylogeny of the Brazilian endemic genus *Encholirium* (Pitcairnioideae, Bromeliaceae). *Systematic Botany*, 44(1), 14-25.

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

- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Numata, I., Silva, S. S., Cochrane, M. A., & d'Oliveira, M. V. (2017). Fire and edge effects in a fragmented tropical forest landscape in the southwestern Amazon. *Forest Ecology and Management*, 401, 135-146.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., ... & Wagner, H. (2013). *Vegan: Community Ecology Package* (Version 2.0-10) [Computer software]. CRAN. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliveira, J. T. D., Dadalto, F. D. C., Dias, H. M., Zorzanelli, J. P. F., Magnago, L. F. S., & Dias, P. B. (2024). Floristic and structural variations in lowland Atlantic forests with different histories and their use in conservation planning. *Hoehnea*, 51, e542023.
- Oliveira-Filho, A. T., & Fontes, M. A. L. (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32(4B), 793-810.
- Ottaviani, G., Keppel, G., Marcantonio, M., Mucina, L., & Wardell-Johnson, G. (2019). Woody species in resource-rich microrefugia of granite outcrops display unique functional signatures. *Austral Ecology*, 44(4), 575-580.
- Ottaviani, G., Keppel, G., Marcantonio, M., Mucina, L., & Wardell-Johnson, G. (2019). Woody species in resource-rich microrefugia of granite outcrops display unique functional signatures. *Austral Ecology*, 44(4), 575-580.
- Parmentier, I. (2003). Study of the vegetation composition in three inselbergs from Continental Equatorial Guinea (Western Central Africa): effects of site, soil factors and position relative to forest fringe. *Belgian Journal of Botany*, 63-72.
- Pena, N. T. L., & Alves-Araújo, A. (2017). Angiosperms from rocky outcrops of Pedra do Elefante, Nova Venécia, Espírito Santo, Brazil. *Rodriguésia*, 68(5), 1895-1905.
- Pessoa, S. D. V. A., & Araujo, D. S. D. D. (2020). Tree species richness and composition in a fragmented landscape of the Brazilian lowland Atlantic Forest. *Rodriguésia*, 71, e02842017.
- Pinder, A. M., Halse, S. A., Shiel, R. J., & McRae, J. M. (2000). Granite outcrop pools in south-western Australia: foci of diversification and refugia for aquatic invertebrates. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 83(3), 149-61.
- Pinto, J. R. R., Lenza, E., & Pinto, A. D. S. (2009). Floristic composition and structure of woody vegetation in a cerrado rupestre, Cocalzinho de Goiás, Goiás State, Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 32, 1-10.

- Pinto-Junior, H. V., Heringer, G., Diniz, É. S., Müller, L. A. D. C., Villa, P. M., Meira-Neto, J. A. A., & Neri, A. V. (2024). Biogeographic isolation and climate shape the evolutionary heritage of Neotropical inselbergs. *Global Ecology and Biogeography*, 33(8), e13860.
- Pinto-Junior, H. V., Müller, L. A. de C., & Neri, A. V. (2023). Turnover is the dominant process of taxonomic and functional β -diversity on Neotropical inselbergs. *Flora*, 305, 152319.
- Pinto-Junior, H. V., Villa, P. M., Pereira, M. C. A., & Menezes, L. F. T. D. (2020). The pattern of high plant diversity of Neotropical inselbergs: highlighting endemic, threatened and unique species. *Acta Botanica Brasilica*, 34(4), 645-661.
- Pires, G. G., dos Santos, R. M., Tristão, R. A., Pifano, D. S., Reis, C. A., & Domingos, D. Q. (2014). Influence of environmental variables in the community of arboreal inselbergs. *Cerne*, 20(1), 97-104.
- Pivovarovoff, A. L., Pasquini, S. C., De Guzman, M. E., Alstad, K. P., Stemke, J. S., & Santiago, L. S. (2016). Multiple strategies for drought survival among woody plant species. *Functional Ecology*, 30, 517-526.
- Porembski, S. (2007). Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. *Brazilian Journal of Botany*, 30, 579-586.
- Porembski, S., & Barthlott, W. (2000a). *Inselbergs: Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions* (Ecological Studies, Vol. 146). Springer-Verlag.
- Porembski, S., & Barthlott, W. (2000b). Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. *Plant Ecology*, 151(1), 19-28.
- Porembski, S., & Brown, G. (1995). The vegetation of inselbergs in the Comoé National Park (Ivory Coast). *Candollea*, 50, 351-365.
- Porembski, S., Becker, U., & Seine, R. (2000). Islands on islands: Habitats on inselbergs. In S. Porembski & W. Barthlott (Eds.), *Inselbergs: Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions* (Ecological Studies, Vol. 146, pp. 49-67). Springer-Verlag.
- Porembski, S., Becker, U., & Seine, R. (2000). Islands on islands: Habitats on inselbergs. In S. Porembski & W. Barthlott (Eds.), *Inselbergs: Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions* (Ecological Studies, Vol. 146, pp. 49-67). Springer-Verlag.
- Porembski, S., Martinelli, G., Ohlemüller, R., & Barthlott, W. (1998). Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Diversity and Distributions*, 4(3), 107-119.

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

Porembski, S., Silveira, F. A., Fiedler, P. L., Watve, A., Rabarimanarivo, M., Kouame, F., & Hopper, S. D. (2016). Worldwide destruction of inselbergs and related rock outcrops threatens a unique ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, 25(13), 2827-2830.

Porto, P. A. F., Almeida, A., Pessoa, W. J., Trovão, D., & Felix, L. P. (2008). Composição florística de um inselbergue no agreste paraibano, município de Esperança, Nordeste do Brasil. *Revista Caatinga*, 21, 214-222.

Porto, P. A. F., Almeida, A., Pessoa, W. J., Trovão, D., & Felix, L. P. (2008). Composição florística de um inselbergue no agreste paraibano, município de Esperança, Nordeste do Brasil. *Revista Caatinga*, 21, 214-222.

Queiroz, L. P. (2009). *Leguminosas da Caatinga*. Editora Universidade Estadual de Feira de Santana.

R Core Team. (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>

Reis, B. N. (2019). *Efeito de borda sobre a dinâmica da biomassa arbórea em fragmento de floresta ombrófila na Mata Atlântica* (Dissertação de mestrado). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ, Brasil.

Ribeiro, S. C., Jacovine, L. A. G., Soares, C. P. B., Martins, S. V., Nardelli, Á. M. B., & Souza, A. L. D. (2010). Quantificação de biomassa e estimativa de estoque de carbono em uma capoeira da Zona da Mata Mineira. *Revista Árvore*, 34, 495-504.

Rio de Janeiro. (2022). *Secretaria Municipal de Meio Ambiente. Resolução SMAC nº 74, de 19 de agosto de 2022. Dispõe sobre a divulgação da Lista das Espécies Nativas da Flora Ameaçadas de Extinção que ocorrem na Cidade do Rio de Janeiro e dá outras providências*. Diário Oficial do Município do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

Rizzini, C. T. (1997). *Tratado de fitogeografia do Brasil* (2ª ed.). HUCITEC/Universidade de São Paulo.

Rochelle, A. L. C., Cielo-Filho, R., & Martins, F. R. (2011). Florística e estrutura de um trecho de floresta ombrófila densa atlântica submontana no Parque Estadual da Serra do Mar, em Ubatuba/SP, Brasil. *Biota Neotropica*, 11, 337-346.

- Rolim, S. G., Jesus, R. M., Nascimento, H. E., do Couto, H. T., & Chambers, J. Q. (2005). Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: The ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. *Oecologia*, 142(2), 238-246.
- Rosado, B. H. P., & de Mattos, E. A. (2017). On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. *Functional Ecology*, 31, 1969-1974.
- Rybicki, J., Abrego, N., & Ovaskainen, O. (2020). Habitat fragmentation and species diversity in competitive communities. *Ecology Letters*, 23(3), 506-517.
- Safford, H. D., & Martinelli, G. (2000). Variations on one theme: Regional floristics of inselberg vegetation in southeast Brazil. In S. Porembski & W. Barthlott (Eds.), *Inselbergs: Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions* (Ecological Studies, Vol. 146, pp. 339-360). Springer-Verlag.
- Santos, A. S., Almeida, E. M., Aecyo, P., Costa, L., Wanderley, A., Batalha Filho, H., ... & Souza, G. (2023). Macroevolutionary trends of the Neotropical genus *Ameroglossum* (Linderniaceae) in rocky outcrop environments. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 189, 107929.
- Santos, H. G. dos, Jacomine, P. K. T., Anjos, L. H. C. dos, Oliveira, V. A. de, Lumbreras, J. F., Coelho, M. R., Almeida, J. A. de, Araujo Filho, J. C. de, Lima, H. N., Marques, F. A., Oliveira, J. B. de, & Cunha, T. J. F. (2025). *Sistema brasileiro de classificação de solos*. Embrapa Solos.
- Santos, L. G., Griffo, C. L., & Silva, A. G. (2010). Estrutura da vegetação arbustivo-herbácea de um afloramento rochoso da ilha de Vitória, Espírito Santo, sudeste do Brasil. *Natureza On Line*, 8, 14-23.
- Santo-Silva, E. E., Almeida, W. R., Tabarelli, M., & Peres, C. A. (2016). Habitat fragmentation and the future structure of tree assemblages in a fragmented Atlantic forest landscape. *Plant Ecology*, 217(9), 1129-1140.
- Sardou Filho, R., Matos, G. M. M., Mendes, V. A., & Iza, E. R. H. F. (2013). *Atlas de rochas ornamentais do estado do Espírito Santo*. CPRM.
- Sarthou, C., Villiers, J. F., & Ponge, J. F. (2003). Shrub vegetation on tropical granitic inselbergs in French Guiana. *Journal of vegetation science*, 14(5), 645-652.
- Schut, A. G., Wardell-Johnson, G. W., Yates, C. J., Keppel, G., Baran, I., Franklin, S. E., ... & Byrne, M. (2014). Rapid characterisation of vegetation structure to predict refugia and climate change impacts across a global biodiversity hotspot. *PLoS One*, 9(1), e82778.
- Schut, A. G., Wardell-Johnson, G. W., Yates, C. J., Keppel, G., Baran, I., Franklin, S. E., ... Byrne, M. (2014). Rapid characterisation of vegetation structure to

predict refugia and climate change impacts across a global biodiversity hotspot. *PLoS ONE*, 9(1), e82778.

Scudeller, V. V., Martins, F. R., & Shepherd, G. J. (2001). Distribution and abundance of arboreal species in the Atlantic ombrophilous dense forest in southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 152(2), 185-199.

Seine, R., Porembski, S., & Barthlott, W. (1996). A neglected habitat of carnivorous plants: inselbergs. *Feddes Repertorium*, 106(5-8), 555-562.

Silva, H. F., Ribeiro, S. C., Botelho, S. A., Liska, G. R., & Cirillo, M. A. (2018). Biomass and carbon in a seasonal semideciduous forest in Minas Gerais. *Floresta e Ambiente*, 25(1), e20160508.

Silva, L. Á. D., & Scariot, A. (2003). Composição florística e estrutura da comunidade arbórea de uma floresta estacional decídua sobre afloramento calcário em São Domingos, Goiás, bacia do rio Paranã, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 17, 305-313.

Silva, L. Á. D., & Scariot, A. (2003). Floristic composition and structure of the tree community in a deciduous forest on a limestone outcrop in São Domingos, Goiás, Paranã river basin, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 17, 305-313.

Silva, L. Á. D., & Scariot, A. (2004). Comunidade arbórea de uma floresta estacional decídua sobre afloramento calcário na bacia do rio Paranã. *Revista Árvore*, 28, 61-67.

Silva, W. M., Zorzanelli, J. P. F., Moreau, J. S., Abreu, K. M. P. D., & Kunz, S. H. (2017). Estrutura e sucessão ecológica de uma comunidade florestal urbana no sul do Espírito Santo. *Rodriguésia*, 68(2), 301-314.

Soares, C. J., Sampaio, M. B., Santos-Filho, F. S., Martins, F. R., & dos Santos, F. A. (2019). Patterns of species diversity in different spatial scales and spatial heterogeneity on beta diversity. *Acta Botanica Brasilica*, 34, 9-16.

Soininen, J., McDonald, R., & Hillebrand, H. (2007). The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30(1), 3-12.

Souza, B. I. D., Lunguinho, R. L., Xavier, R. A., Queiroz, R. T. D., Medeiros, J. R. D., Cardoso, E. C. M., ... & Cordeiro, J. M. P. (2025). Rainwater runoff, soil, and vegetation interactions in inselbergs provide microrefugia in Brazil's Caatinga drylands. *Environmental Monitoring and Assessment*, 197(7), 772.

Szarzynski, J. (2000). Xeric islands: environmental conditions on inselbergs. In *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions* (pp. 37-48). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

- Tabarelli, M., Aguiar, A. V., Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., & Peres, C. A. (2010). Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation*, 143(10), 2328-2340.
- Teixeira, P. C., Donagemma, G. K., Fontana, A., & Teixeira, W. G. (2017). *Manual de métodos de análise de solo* (3ª ed.). Embrapa.
- Teles, A. M., Manhaes, V. D. C., & Rodrigues, D. (2024). Half a century later, a new species of *Wunderlichia* (Wunderlichieae, Asteraceae) from the Atlantic Forest inselbergs of Espírito Santo, Brazil. *Phytotaxa*, 664(3), 172-180.
- The International Plant Names Index. (2020). *IPNI: The international plant names index*. <http://www.ipni.org> (Acesso em 18 de junho de 2025).
- Tian, M., Yu, G., He, N., & Hou, J. (2016). Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: Mechanisms and influencing factors. *Scientific Reports*, 6, 19703.
- Twidale, C. R., & Romaní, J. R. V. (2005). *Landforms and geology of granite terrains*. CRC Press.
- Valadares, R. T., Dutra, V. F., Firmino, A. D., Iglesias, D. T., Silva, L. A., Barros, P. H. D., ... & Gomes, J. M. (2022). Floristic inventory and conservation of one of the most striking coastal mountains in the Brazilian Atlantic Forest. *Acta Botanica Brasilica*, 36, e2021abb0038.
- van der Pijl, L. (1982). Principles of dispersal in higher plants (Vol. 214). Springer-Verlag.
- van Der Plas, F., & Olff, H. (2024). Rocky outcrops form islands of high and unique tree biodiversity within an ocean of grass in Serengeti National Park. *African Journal of Ecology*, 62(3), e13313.
- Vanschoenwinkel, B., de Paula, L. F., Snoeks, J. M., Van der Stocken, T., Buschke, F. T., Porembski, S., & Silveira, F. A. (2025). The ecological and evolutionary dynamics of inselbergs. *Biological Reviews*, 100(2), 481-507.
- Veloso, H. P., Rangel-Filho, A. L. R., & Lima, J. C. A. (1991). *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE.
- Venn, J. (1880). On the diagrammatic and mechanical representation of propositions and reasonings. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*, 10(59), 1-18.
- Verly, O. M., Leite, R. V., da Silva Tavares-Junior, I., da Rocha, S. J. S. S., Leite, H. G., Gleriani, J. M., ... Jacovine, L. A. G. (2023). Atlantic forest woody carbon stock estimation for different successional stages using Sentinel-2 data. *Ecological Indicators*, 146, 109870.

- Waga, I. M., da Costa, A. F., Mynssen, C. M., Fernandez, E. P., Guimarães, E. F., Saleme, F., ... & Verdi, M. (2024). Floristic survey of vascular plants of the Parque Estadual da Pedra Selada, Rio de Janeiro, Brazil. *Biodiversity Data Journal*, 12, e129475.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475-505.
- Whitney, G. G., & Moeller, R. E. (1982). An analysis of the vegetation of Mt. Cardigan, New Hampshire: a rocky, subalpine New England summit. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 177-188.
- Whittaker, R. J., & Fernández-Palacios, J. M. (2007). *Island biogeography: Ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press.
- Wickham, H. (2009). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag.
- Wickham, H., François, R., Henry, L., & Müller, K. (2023). *dplyr: A grammar of data manipulation* (Version 1.1.4) [Computer software]. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
- Winck, N., Colli, G. R., Mews, H. A., Silvério, D. V., Abadia, A. C., Pinto, J. R., ... Lenza, E. (2022). Differences in plant-dispersal mechanisms between contrasting Brazilian savanna habitats. *Plant Ecology & Diversity*, 15(3-4), 169-178.
- Yamamoto, L. F., Kinoshita, L. S., & Martins, F. R. (2007). Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecídua Montana, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 21, 553-573.
- Yang, C., Zhao, J., Huang, S., Zhou, S., & Cheng, Y. (2025). Distribution of different plant life forms on tropical islands: Patterns and underlying mechanisms. *Frontiers in Plant Science*, 16, 1566156.
- Yao, Z., Xin, Y., Ma, Z., Zhao, L., Mu, W., Guo, J., & Ali, A. (2024). Plant beta-turnover rather than nestedness shapes overall taxonomic and phylogenetic beta-diversity triggered by favorable spatial-environmental conditions in large-scale Chinese grasslands. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1285787.
- Yates, C. J., Robinson, T., Wardell-Johnson, G. W., Keppel, G., Hopper, S. D., Schut, A. G., & Byrne, M. (2019). High species diversity and turnover in granite inselberg floras highlight the need for a conservation strategy protecting many outcrops. *Ecology and Evolution*, 9(13), 7660-7675.
- Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A., et al. (2009). *Global wood density database*. Dryad. <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>