



Paisagens campestres na Mata Atlântica como chaves na conservação do bioma e relíquias paleoambientais: uma revisão

Grassland Landscapes of the Atlantic Forest as keys for biome conservation and paleoenvironmental relics: a review

Carlos Ernesto G. R. Schaefer^{1*}, Hugo Galvão Candido², Daniela Schmitz³, Prímula Viana Campos⁴, Matheus Gonçalves Matos⁵, Herval Vieira Pinto-Junior⁶, Felipe Zamborlini Saiter⁷

¹ Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Departamento de Geografia, Rio de Janeiro, RJ, Brasil, 21941-916, carlosschaefer@igeo.ufrj.br, 0000-0001-7060-1598

² Universidade Federal de Viçosa (UFV), Departamento de Solos, Viçosa, MG, Brasil / Núcleo Terrantar, Universidade Federal de Viçosa (UFV), Departamento de Solos, 36570-075, hugo.candido@ufv.br, 0000-0003-1209-6292

³ Universidade Federal de Viçosa (UFV), Departamento de Solos, Núcleo Terrantar, Viçosa, MG, Brasil, 36570-075 / Universidade Federal de Viçosa (UFV), Departamento de Biologia Vegetal, Viçosa, MG, Brasil. 36570-900 / ProBioDiversa Brasil, Associação para Conservação da Biodiversidade, Viçosa, MG, Brasil, 36570-172, daniela.schmitz@ufv.br, 0000-0002-3162-2430

⁴ Bioma Meio Ambiente, Alameda do Ingá, 840 / 10º andar, Vale do Sereno, Nova Lima, MG, Brasil, 34.006-042, primula.vc@gmail.com, 0000-0002-1501-6174

Resumo

A Mata Atlântica, um dos mais importantes hotspots de biodiversidade do planeta, é frequentemente percebida como um domínio exclusivamente florestal. No entanto, este bioma megadiverso abriga uma notável heterogeneidade de ecossistemas, incluindo uma miríade de enclaves de vegetação não florestal. Esta ampla revisão crítica colige os dados disponíveis sobre os solos nessas formações, e oferece uma visão geoambiental abrangente sobre as paisagens campestres e savânicas inseridas no bioma, que correspondem a aproximadamente 21% de sua área original. Elencamos os principais tipos de campos, integrando informações edáficas, geomorfológicas, geológicas, florísticas e fitofisionômicas em uma abordagem geoambiental abrangente. A revisão em análise revela que esses ecossistemas, longe de serem formações marginais, representam relíquias paleoambientais e palimpsestos que guardam registros da história evolutiva e climática do Quaternário. Discutimos a importância crucial desses ambientes para a conservação dos recursos naturais e da biodiversidade única da Mata Atlântica, destacando sua condição de refúgios e centros de endemismo. Por fim, enfatizamos a necessidade de políticas de conservação que reconheçam a singularidade e a fragilidade dessas paisagens, frequentemente negligenciadas em favor das formações florestais.

Palavras-chave: Biodiversidade neotropical, Conservação de solos, Ecossistemas campestres, Geoambientes pedológicos, Refúgios paleoambientais

Abstract

The Atlantic Forest, one of the world's most important biodiversity hotspots, is frequently perceived as an exclusively forested domain. However, this megadiverse biome harbors remarkable ecosystem heterogeneity, including a myriad of grassland vegetation enclaves. This

⁵ Universidade Federal de Viçosa (UFV), Departamento de Biologia Vegetal, Viçosa, MG, Brasil, matheus.g.matos@ufv.br, 0000-0002-4787-6814

⁶ Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Instituto de Biodiversidade e Sustentabilidade, Macaé, RJ, Brasil, herval_junior@yahoo.com.br, 0000-0002-2894-5191

⁷ Instituto Federal do Espírito Santo (IFES), Cariacica, ES, Brasil, fsaiter@ifes.edu.br, 0000-0001-6597-869X

*Autor correspondente: carlosschaefer@igeo.ufrj.br

Recebido: 30/11/2025

Aceito: 22/12/2025

critical review compiles the available data on the soils within these formations and provides a comprehensive geoenvironmental perspective on grassland landscapes within the biome, which corresponds to approximately 21% of its original area. We outline the main types of grasslands, detailing their edaphic, geomorphological, geological, and environmental characteristics. Our analysis reveals that these ecosystems, far from being mere anomalies, are paleoenvironmental relicts and palimpsests that preserve records of Quaternary evolutionary and climatic history. We discuss the crucial importance of these environments for the conservation of natural resources and the unique biodiversity of the Atlantic Forest, highlighting their role as refugia and centers of endemism. Finally, we emphasize the need for conservation policies that recognize the uniqueness and fragility of these landscapes, which are often neglected in favor of forest formations.

Keywords: Grassland ecosystems, Neotropical biodiversity, Paleoenvironmental refugia, Pedological geoenvironments, Soil conservation

INTRODUÇÃO

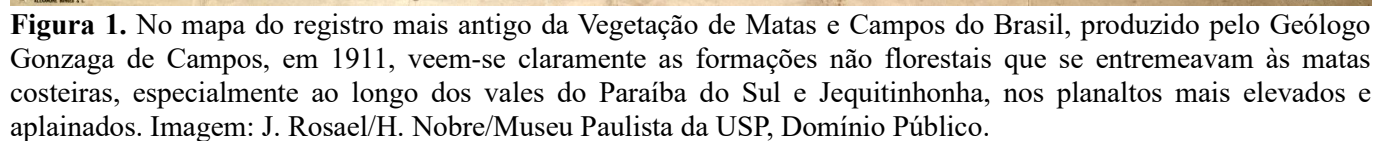
A Mata Atlântica, um dos 36 hotspots de biodiversidade do planeta, é frequentemente idealizada como um domínio exclusivamente florestal, um imenso contínuo verde que originalmente se estendia por toda a costa brasileira (Myers et al., 2000). No entanto, essa percepção simplificada oculta a complexa heterogeneidade de um bioma que, em sua formação original, abrigava um mosaico de ecossistemas, onde cerca de 21% de sua área era composta por formações não florestais, como Campos de Altitude, Campos Rupestres e Restingas (Marques et al., 2021; Scarano, 2014). Esses ecossistemas não florestais, longe de serem meras anomalias, representam enclaves de biodiversidade única, com histórias evolutivas e ecológicas distintas, que desempenham um papel fundamental na manutenção da diversidade genética e dos serviços ecossistêmicos do bioma como um todo.

Já na primeira cartografia histórica das Matas e Campos do Brasil, em 1911, percebe-se a complexidade fitofisionômica dos biomas (Figura 1). Historicamente, as políticas de conservação no

Brasil têm demonstrado um forte viés florestal, negligenciando a importância e a vulnerabilidade dos ecossistemas não florestais (Overbeck et al., 2015). Enquanto a destruição das florestas atlânticas ganhou notoriedade internacional, a degradação silenciosa de seus campos associados avançou sem o mesmo nível de alarme, impulsionada pela expansão agrícola, mineração, urbanização e mudanças climáticas. Essa negligência é paradoxal, visto que muitos desses ambientes não florestais, como os Campos Rupestres, abrigam níveis de endemismo e riqueza de espécies que rivalizam ou até superam os das florestas adjacentes, concentrando, por exemplo, cerca de 15% de toda a flora brasileira em menos de 1% do território nacional (Silveira et al., 2016).

A importância desses ecossistemas transcende a mera contagem de espécies. Eles são considerados museus de linhagens antigas e berços de diversificação contínua, funcionando como refúgios paleoambientais que guardam registros da história climática e evolutiva do Quaternário (Fernandes, 2016). Muitos desses campos são classificados como OCBILs (Old,

2016). A perda desses ambientes não significa apenas a extinção de espécies, mas também o apagamento de um valioso registro sobre a evolução da vida e a dinâmica das paisagens sul-americanas.



Esses ecossistemas únicos enfrentam ameaças existenciais. Modelos preditivos indicam que os Campos Rupestres, por exemplo, podem perder até 95% de sua área climaticamente adequada até o final do século, com uma consequente perda de 25% de sua diversidade florística (Fernandes et al., 2014). A fragilidade intrínseca desses ambientes, aliada à sua baixa resiliência, torna os impactos da mineração, dos incêndios de origem antrópica e da invasão de espécies exóticas particularmente devastadores e, muitas vezes, irreversíveis. A conservação desses ecossistemas exige, portanto, uma mudança de paradigma, com o desenvolvimento de estratégias e políticas públicas que reconheçam sua singularidade e valor intrínseco (Rezende et al., 2021).

Nesta revisão crítica, apresentamos uma visão geoambiental abrangente sobre a miríade de ecossistemas não florestais inseridos no domínio da Mata Atlântica. Nosso objetivo é sistematizar o conhecimento sobre seus principais tipos, características edáficas, geomorfológicas e geológicas, destacando sua importância crucial para a conservação da biodiversidade e sua condição de palimpsestos paleoambientais. Ao fazer isso, buscamos subsidiar a tomada de decisões e fomentar uma apreciação mais ampla da complexidade e da urgência de proteger o mosaico completo de ecossistemas que compõem a Mata Atlântica.

Mata Atlântica além das florestas

Desde os primórdios do Brasil Colônia, viajantes atentos reportaram a existência de ecossistemas de exceção no seio da vastidão florestada da costa Brasileira (Figura 1). Como um dos textos mais icônicos sobre a infância colonial do Brasil, Gabriel Soares de Souza (Tratado Descritivo do Brasil 1587) oferece uma descrição original dos "campos, como áreas de

vegetação mais aberta, em contraste com a mata atlântica litorânea", na parte do livro "Memorial e Declaração das Grandezas da Bahia", e destaca seus potenciais utilitários.

Durante o século 19, diversos naturalistas abordaram de forma basicamente fisionômica, a presença de diversos tipos de campos. Nomes como Auguste de Saint-Hilaire (1816-1822) e Carl Friedrich Philipp von Martius (1817-1820) percorreram extensas áreas do interior do Brasil, documentando a transição entre as florestas e as formações abertas, como os campos e cerrados. Suas obras, como "Viagem à Província de Goiás" de Saint-Hilaire (1817) e "A Fisionomia do Reino Vegetal no Brasil" de Martius (1824), forneceram as primeiras descrições detalhadas e classificações fisionômicas dessas paisagens, reconhecendo sua singularidade em meio ao domínio florestal predominante. Num curso pioneiro sobre Fitogeografia do Brasil, realizado em 1932 no Museu Nacional, Sampaio (1938), apresenta postulados muito avançados para a época, e reporta que:

Cartograficamente, a zona dos campos é principalmente representada na Zona Oréades de Martius (os cerrados do Brasil Central), [mas] não é restrita à esta região, pois há campos desde o norte da Amazonia até o Arroio Chuí (grafia original do autor) (Sampaio, 1938, p. 177).

O autor destaca que, do ponto de vista evolutivo, é aceita a maior antiguidade evolutiva das florestas, já que muitas das famílias botânicas ali presentes remontam aos fins do Cretáceo (e.g. Lauraceae, Myrtaceae, Sapotaceae), enquanto a maior parte das monocotiledôneas que dominam os campos bem drenados só apareceram bem mais tarde, no Eoceno, com a evolução e irradiação das Poaceae (Axelrod, 1985; Strömberg, 2011). Nesse sentido, é muito útil revisitar a visão fitogeográfica de Ruschi (1950), como ilustrado na Figura 2.

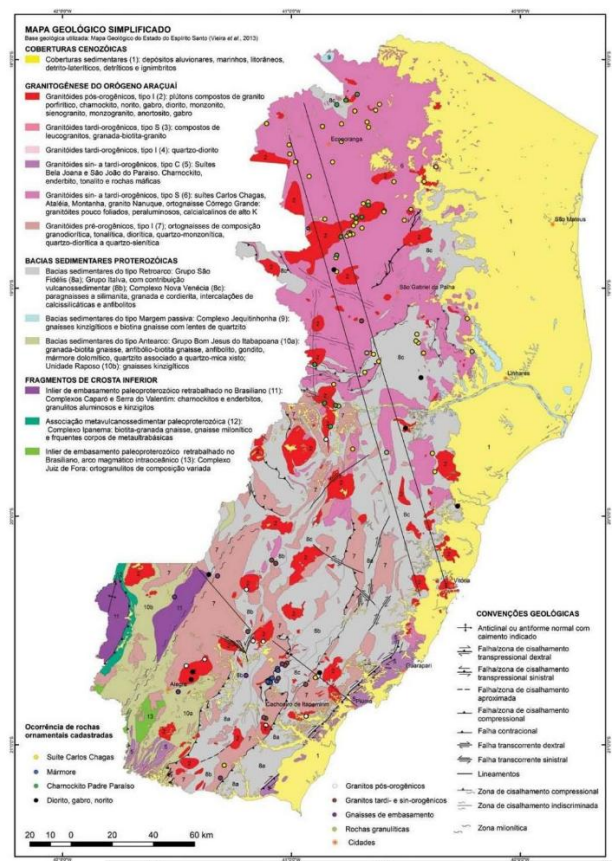
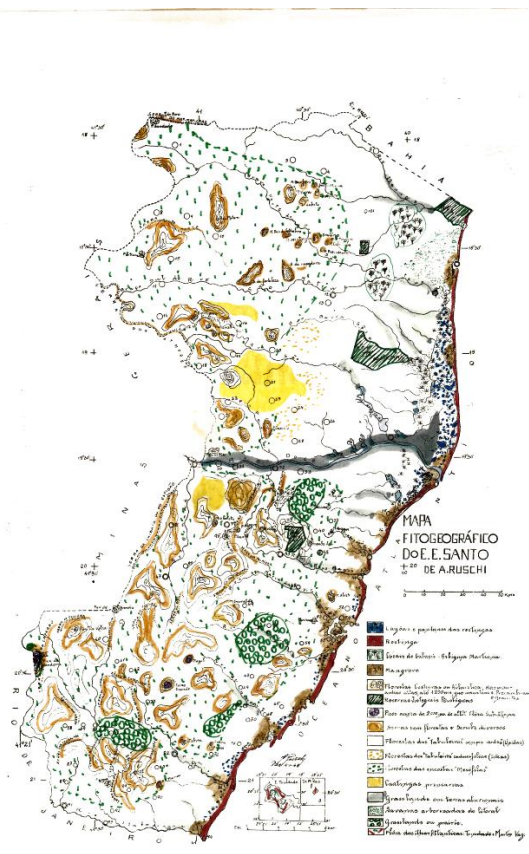


Figura 2. A fitogeografia complexa do esquema de Ruschi (1950) no Espírito Santo, evidencia problemas fitogeográficos antigos, ainda sem respostas (A); Imagem: Arquivo do Instituto Nacional da Mata Atlântica. Mapa Geológico do Estado do Espírito Santo Simplificado a partir de Vieira et al. (2014) (B).

Ruschi (1950) identifica e mapeia um corredor savânico litorâneo, arenícola (reliquir); separa de forma evidente as Matas Deciduais das Ombrófilas nos tabuleiros; identifica áreas de florestas abertas com Babaçuais na transição, e até mesmo Caatingas, nos Altos cursos do Guandu e São José. O mapa de Ruschi, a despeito dos erros interpretativos e imprecisão cartográfica, evidencia uma paisagem mutante e policíclica, revela e explicita a complexidade fitofisionômica da Mata Atlântica (Figura 2A). No mapa à direita, é possível observar a forte concordância entre as intrusivas graníticas que formam os *inselbergs* (em cor vermelha ou roxa no mapa geológico), e a ocorrência das formações campestres de Ruschi, evidenciando o controle estrutural e litológico sobre os solos e a vegetação. Vale notar que o termo Campos Alpinos usado por Ruschi (1950) foi baseado no conceito de Sampaio (1938), em

seu Phytogeographia do Brasil, da Companhia Editora Nacional.

Pelo delineamento esquemático de Ruschi, fica claro que o quadro fitofisionômico da Mata Atlântica no Brasil aponta que as formações não florestais ocupam, muitas vezes, uma posição reliquir (como refúgio) em ilhas dispersas na matriz da paisagem atual, que foi moldada pela evolução concomitante de seus solos e pela sucessão complexa de paleoclimas de alternância seco-úmida, e quente-fria. Tais ciclos e processos moldaram o mosaico atual do quadro fitogeográfico brasileiro, num complexo dinâmico e mutante de ajustes e equilíbrios, desde o litoral até as montanhas mais altas.

Campos e Florestas entremeados

O retrato atual da flora brasileira é um quadro que se delineou desde o Holoceno médio (cerca de 6 mil a.a.p.). Nesse período, em boa parte do Brasil (excetuando o Nordeste semiárido atual), as florestas ganharam terreno sobre o antigo paleoespaço predominantemente savânico do Último Máximo Glacial (UMG). Esse processo de expansão florestal perdurou até os dias na infância colonial, quando as florestas, ainda em expansão natural, encontraram o colonizador europeu ávido por suas riquezas, tombando mortas em boa parte da imensa fachada atlântica florestada numa jornada insana de destruição. Essa expansão florestal sobre as formações não florestais durante o Holoceno é um fenômeno bem documentado na literatura palinológica e de isótopos de carbono, refletindo o aumento do nível do mar e das chuvas após o período mais seco desde o UMG e Holoceno inicial (Behling, 2002; Gouveia et al., 2002; Ledru et al., 1998). Com a conversão antrópica das florestas Atlânticas em espaços abertos, de pastagens ou cultivos (cana, eucalipto, café etc.), tornou-se difícil identificar algumas das manchas não florestais que ali existiam, como enclaves singulares.

Ao contrário do mapa do UMG, apresentado na figura 3, no Holoceno médio, durante o “ótimo” climático quente e úmido, o nível do mar atingiu valores até 4,5 metros acima do nível atual, afogando grande parte dos estuários dos grandes rios da vertente Atlântica, favorecendo a enorme expansão dos manguezais nas periferias continentais mais baixas. Em contrapartida, durante o rebaixamento subsequente até o nível atual, criou-se a grande fachada atlântica de restingas e cordões arenosos do período regressivo, a partir do retrabalhamento das areias litorâneas varridas pelos ventos e correntes marinhas no período anterior. Assim, delineou-se um corredor descontínuo de

ecossistemas arenícolas (dunas, cordões, restingas) subparalelos à linha da costa, formando paisagens caracterizadas por mosaicos vegetacionais onde coexistem formações florestais, arbustivas e herbáceas (ou campestres), as quais inevitavelmente foram apreciadas pelos primeiros europeus a pisar no Brasil.

Sob condições naturais, os principais filtros ambientais que desfavorecem o avanço das formações florestais na fachada Atlântica brasileira, e respondem pela existência atual de ambientes não florestais, podem ser assim resumidas (Schaefer, 2013):

- 1) Em solos muito rasos onde o déficit hídrico é pronunciado e as árvores não conseguem se estabelecer e enraizar pela falta de substrato;
- 2) Em solos arenosos profundos em climas úmidos e quentes, onde o lençol freático aflora boa parte do ano, em condições anóxicas redutoras;
- 3) Em solos submetidos a lençol freático salobro ou salino, em condições estuarinas e sublitorâneas com anoxia moderada a forte;
- 4) Em solos muito rasos ou afloramentos rochosos diversos, onde a erosão é maior que a taxa de formação dos solos, em ambientes muito instáveis, em diferentes climas tropicais;
- 5) Em solos rasos de rochas muito empobrecidas quimicamente, nas quais a deficiência de nutrientes é tão severa que limita a produção de biomassa vegetal;
- 6) Em solos profundos e arenosos sob intenso regime de fogo crônico, favorecendo tapete gramíneo e savanização;
- 7) Em solos profundos e arenosos, sob acentuado déficit hídrico e exposto aos ventos, que exacerbam a evapotranspiração;
- 8) Em solos (geralmente rasos) dos topos e cristas montanhosas mais elevadas, em clima mesotérmico, sujeito a geadas, ventos constantes, solos geralmente ricos em matéria

orgânica, mas muito pobres quimicamente e com incidência de fogo.

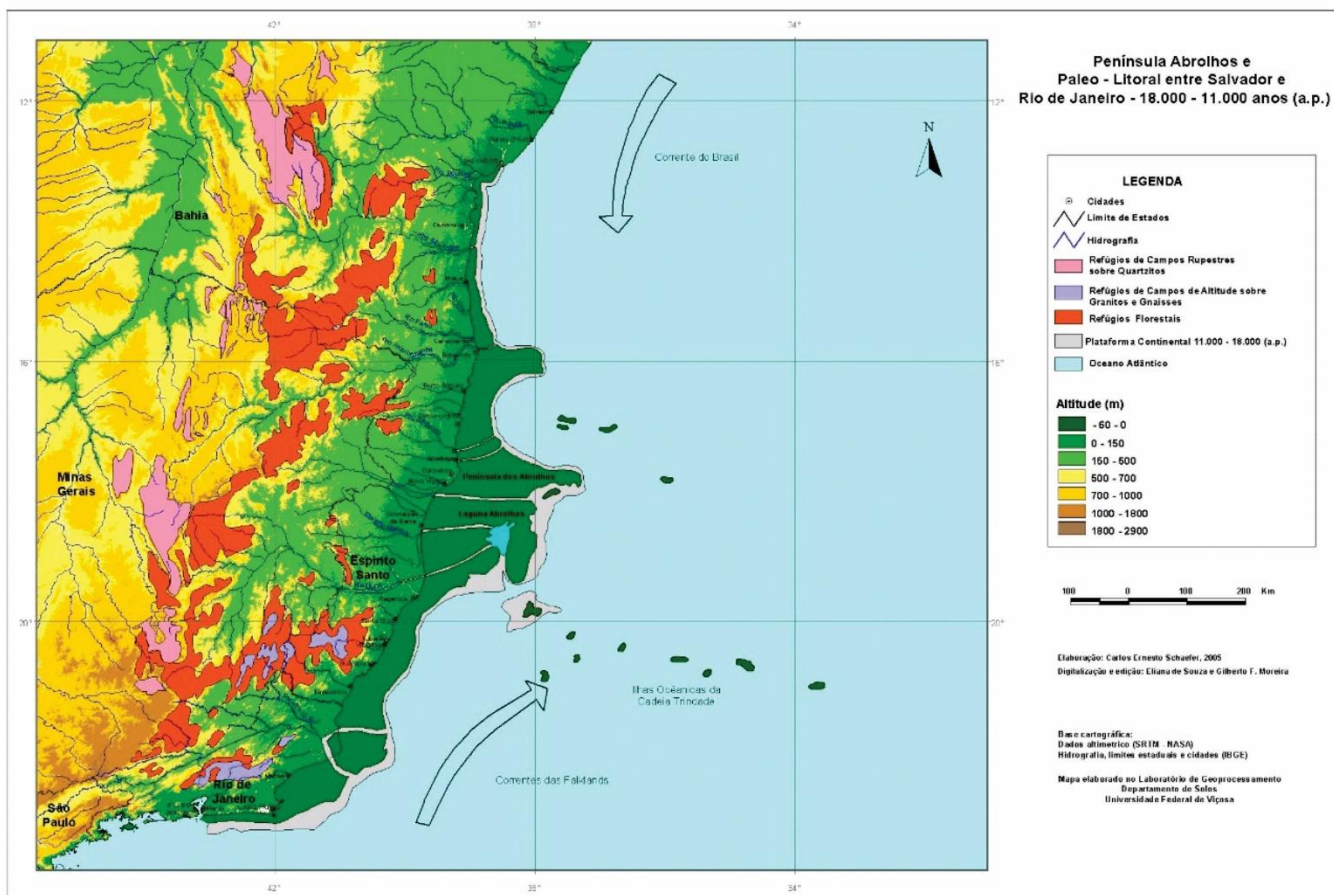


Figura 3. Contorno do paleolitoral de 18.000 até 11.000 anos a.p., durante o Último Máximo Glacial, configurando uma imensa península continental e baixa, com manguezais, Restingas e Dunas eólicas de grande extensão, com mais de 200 km entre o litoral da Bahia e as Ilhas de Abrolhos. Esse gigantesco corredor costeiro deve ter facilitado muito a migração de formações abertas e arenícolas por toda a fachada Atlântica Brasileira. Imagem: Schaefer et al. (2006).

No objetivo de analisar e sintetizar os principais geoambientes não florestais inseridos no domínio da Mata Atlântica, realizamos uma extensa revisão de literatura e a partir de uma abordagem geoambiental integrada. Utilizamos dados edáficos, geomorfológicos e geológicos para identificar padrões regionais, gradientes ambientais e singularidades pedológicas associadas a esses ecossistemas, discutindo suas implicações paleoambientais e para a conservação da biodiversidade.

METODOLOGIA

Levantamento e Compilação dos Dados de Solos

O presente estudo consiste em uma revisão e síntese de dados geoambientais, com foco nas propriedades edáficas das principais paisagens não florestais inseridas no domínio fitogeográfico da Mata Atlântica. Para tal, foi construído um robusto banco de dados a partir da compilação de perfis de solos com resultados analíticos comparáveis, provenientes de múltiplas fontes (bibliografia pedológica apresentada no próximo tópico), visando abranger a diversidade de ambientes deste bioma. A abordagem adotada não tem caráter preditivo ou inferencial, mas visa organizar, comparar e interpretar a variabilidade

dos solos associados a diferentes paisagens não florestais, integrando informações provenientes de múltiplas fontes da literatura científica.

Ao todo, foram compilados 141 perfis de solos, dos quais foram selecionadas 17 variáveis edáficas para análise, incluindo atributos químicos e físicos. Os dados foram harmonizados e padronizados, conforme os padrões da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) (Teixeira et al., 2017). O pH foi determinado em água (pH H₂O) e em solução de KCl 1 mol L⁻¹. Os cátions trocáveis cálcio (Ca²⁺) e magnésio (Mg²⁺) foram extraídos com KCl 1 mol L⁻¹ e quantificados por espectrofotometria de absorção atômica, enquanto o alumínio trocável (Al³⁺) foi determinado por titulometria com NaOH. O potássio (K⁺) e o sódio (Na⁺) foram extraídos pelo método Mehlich-1 e determinados por espectrometria de plasma indutivamente acoplado (ICP-OES). O nitrogênio total foi determinado pelo método de Kjeldahl. O carbono orgânico (C.org.) foi determinado pelo método de Walkley-Black sem aquecimento. O hidrogênio trocável (H⁺) foi estimado por diferença entre a acidez potencial (H⁺ + Al³⁺), determinada por extração com acetato de cálcio 0,5 mol L⁻¹ (pH 7,0), e o alumínio trocável (Al³⁺). A partir dos resultados obtidos, foram calculados a soma de bases trocáveis (SB), a capacidade de troca catiônica a pH 7,0 (T) e o índice de saturação por bases (V).

Valores ausentes em determinadas variáveis foram imputados utilizando-se a média da respectiva variável no conjunto de dados, procedimento adotado para não reduzir o número de amostras na análise multivariada.

Classificação dos Geoambientes

Com base em sua localização geográfica, substrato geológico, características geomorfológicas e fitofisionomia, os 141 perfis de solos foram classificados em nove grandes geoambientes. Os geoambientes definidos a priori

foram: Dunas e Restingas (n=11), Campos Brejosos Estuarinos (n=23), Muçunungas e Campos Nativos (n=7), *Inselbergs* (n=8), Altimontanos (n=6), Campos Brejosos Montanos (n=11), Campos Rupestres montanhosos (n=42), Campos Ferruginosos (n=11) e Campos Cerrados (n=22). A bibliografia pedológica consultada, de onde os dados dos geoambientes foram extraídos, foi a seguinte:

- a) Dunas, Restingas, Campos Brejosos Estuarinos: Sarcinelli (2010), Moreau et al. (2006), Araújo Filho et al. (1999), RadamBrasil (1983), Ministério da Agricultura (1958, 1975), Carvalho et al. (2013).
- b) Muçunungas e Campos Nativos: Embrapa (1980, 1987), Ministério da Agricultura (1960, 1968), Sarcinelli (2010), Gomes (2002, 2005), Gomes et al. (1998).
- c) Inselbergs: Embrapa (1978), Silveira (2021); Safford e Martinelli (2000), RadamBrasil (1983).
- d) Campos Rupestres: Schaefer et al. (2002), Dias et al. (2003), RadamBrasil (1983).
- e) Altimontanos e Campos Rupestres: Camargo et al. (1962), RadamBrasil (1983).
- f) Campos Brejosos Montanos: Carvalho-Filho (1989), Fernandes (1996), Panoso et al. (1980).
- g) Campos Ferruginosos: Araújo (2021), Pereira (2010), Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) (1993).
- h) Campos Cerrados: RadamBrasil (1983), Camargo et al. (1962).

Análise Estatística

A Análise de Componentes Principais (PCA) foi utilizada como ferramenta exploratória de ordenação, permitindo sintetizar a variabilidade multivariada dos atributos edáficos e identificar os principais gradientes ambientais que estruturam os geoambientes não florestais. A

análise foi conduzida sobre a matriz de dados padronizada das 17 variáveis edáficas para as 141 amostras, de modo a conferir pesos iguais a todas as variáveis, independentemente de suas unidades de medida ou magnitude.

Todas as análises estatísticas e a elaboração dos gráficos foram realizadas no ambiente de software livre R, versão 4.1.2 ("Bird Hippie") (R Core Team, 2021). Para a importação e manipulação dos dados, foram utilizados os pacotes *readxl* (Wickham & Bryan, 2023) e *dplyr* (Wickham et al., 2023). A PCA foi calculada utilizando a função *prcomp* do pacote *base stats*. A visualização dos resultados (biplot) foi gerada com o pacote *ggplot2* (Wickham, 2016).

RESULTADOS

Num esforço de sistematizar as paisagens não florestais imersas no seio do domínio da Mata Atlântica, desde o litoral até os setores montanhosos mais afastados, nos seus limites ocidentais, organizamos um quadro-síntese com as características dos nove geoambientes (Tabela 1). Esse quadro é complementado pela ilustração de algumas dessas paisagens (Figura 4) e resulta de uma ampla revisão dos geoambientes não florestais. O conjunto servirá de guia para nossa discussão ulterior.

Os dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2) explicaram conjuntamente 46,96% da variância total dos dados, enquanto os três primeiros componentes explicaram 61,55% (Figura 5). O primeiro componente (PC1), responsável por 25,20% da variância, representou um gradiente de fertilidade química. Valores positivos de PC1 foram fortemente correlacionados com variáveis indicadoras de

maior fertilidade, como pH, teores de cálcio (Ca^{2+}), magnésio (Mg), sódio (Na) e saturação por bases (V%). Em contrapartida, valores negativos estiveram associados a solos mais ácidos e distróficos, com maiores teores de alumínio (Al) e hidrogênio (H).

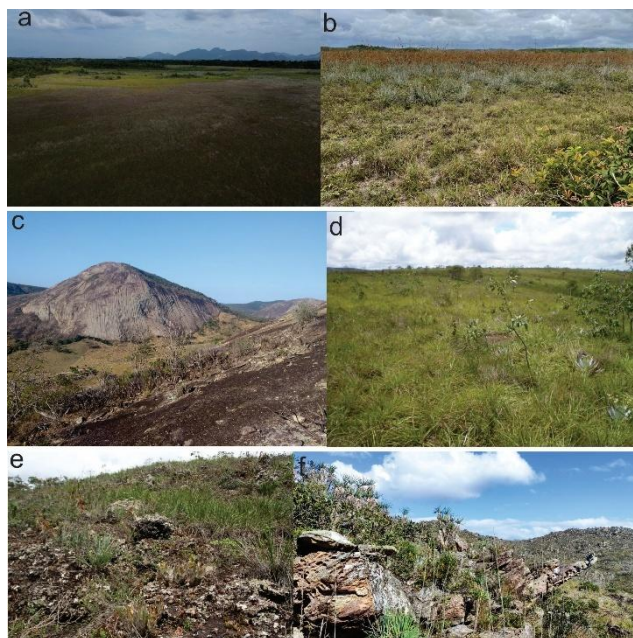


Figura 4. Mosaico de imagens de seis geoambientes não florestais da Mata Atlântica: a) Campos Brejosos Estuarinos, b) Muçununga (Imagem: Rafaela Forzza), c) *Inselbergs*, d) Campos Cerrados e) Campos Ferruginosos, f) Campos Rupestres Quartzíticos.

O segundo componente (PC2), que explicou 21,75% da variância, representou um gradiente de matéria orgânica e hidromorfismo. Valores negativos de PC2 foram associados a maiores teores de carbono orgânico (C.org), nitrogênio (N) e acidez potencial (H), caracterizando solos orgânicos ou com forte influência hídrica. Valores positivos, por outro lado, representaram solos mais minerais e com menor acúmulo de matéria orgânica.

Tabela 1. Síntese dos nove geoambientes não florestais na Mata Atlântica e suas principais características de vegetação, solos, relevo e litologia.

Geoambientes não florestais associados à Mata Atlântica	Vegetação	Solos	Relevo	Litologia
1. Dunas e Restingas	Campos arenícolas de padrão aberto ou arbustivo em mosaico	Neossolos Quartzarênicos, Espodossolos	Cordões e depressões intercordões; planícies arenosas e dunas; planícies arenosas	Sedimentos arenosos do Quaternário tardio
2. Campos Brejosos Estuarinos	Campos higrófilos ou hidrófilos	Organossolos Háplicos, Organossolos Sódicos, Gleissolos melânicos ou sálicos	Planícies de marés, lagoas, colmatados e brejos	Sedimentos Orgânicos e Turfeiras do Quaternário tardio
3. Muçunungas e Campos Nativos	Campos arenosos nativos de padrão aberto até arbustivo	Espodossolos, Argissolos Acinzentados, Neossolos Quartzarênicos espodossólicos	Depressões semi-inundáveis até inundáveis, formadas por colapso pedogeoquímico e abatimento das áreas de acúmulo de águas muito acidificadas	Mantos de alteração arenizados por acidólise profunda sobre o Grupo Barreiras, formando depressões
4. <i>Inselbergs</i>	Campos rupestres arbustivos ou abertos	Neossolos Litólicos, Neossolos Regolíticos (distróficos ou eutróficos)	<i>Inselbergs</i> isolados ou agrupados; Encostas íngremes de costões rochosos, escarpas de <i>inselbergs</i>	Granitóides, Migmatitos, Gnaisses graníticos; Granitos diversos
5. Altimontanos	Campos Rupestres + Xerófitos (encostas baixas que transicionam para Campos Arbustivos subtropicais)	Neossolos Litólicos, Neossolos Regolíticos, Cambissolos Háplicos (distrófico ou eutrófico)	Serras e Maciços em rochas (graníticas-gnaissicos (ou sienitos)	Mantos de alteração e afloramentos de Granitóides, Migmatitos, Gnaisses graníticos; Granitos diversos
6. Campos Brejosos Montanos	Campos com elevada disjunção, ricos em Cyperaceae, Xyridaceae e Eriocaulaceae	Gleissolos Melânicos, Gleissolos Háplicos, Organossolos	Depressões hidromórficas e brejos de altitude	Sedimentos argilosos do Holoceno
7. Campos Rupestres	Campos rupestres abertos ou arbustivos	Neossolos Litólicos distróficos húmicos, Neossolos Regolíticos distróficos, Espodossolos	Encostas, escarpas, cristas	Quartzitos metarenitos xistos quartzosos
8. Campos Ferruginosos	Campos rupestres abertos ou arbustivos	Plintossolos Pétricos concrecionários ou litoplínticos	Cristas, Platôs, encostas	Itabiritos, jaspilitos, cangas
9. Campos Cerrados	Campos limpos e abertos com depressões brejosas	Neossolos Quartzarênicos, Espodossolos, Neossolos Regolíticos distróficos	Platôs estruturais e aplainados	Metarenitos, xistos com muscovia, quartzitos

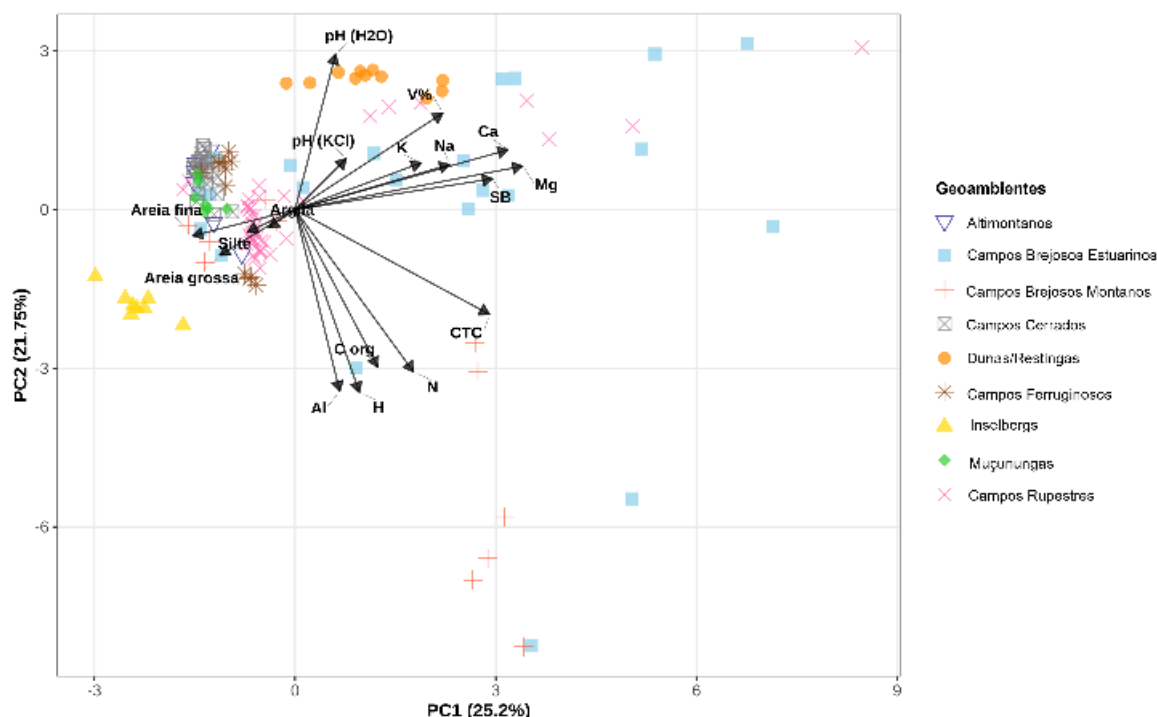


Figura 5. Biplot da Análise de Componentes Principais (PCA) dos solos de 9 geoambientes não florestais da Mata Atlântica (n=141). Os eixos representam os dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2), que explicam 46,96% da variância total. Os símbolos e cores representam os diferentes geoambientes, conforme legenda. Os vetores (setas) indicam a contribuição das variáveis edáficas para cada componente. Onde: Na⁺ (Sódio), Ca²⁺ (Cálcio), K⁺ (Potássio), Mg²⁺ (Magnésio), SB (Soma de Bases), CTC (Capacidade de Troca Catiônica), V (Saturação por Bases), C org (Carbono Orgânico), N (Nitrogênio), Al³⁺ (Alumínio),

A distribuição das amostras no espaço da PCA (Figura 5) revelou uma clara separação entre os geoambientes. Os *inselbergs* da faixa costeira (triângulos dourados, n=8) formaram um grupo distinto no quadrante inferior esquerdo, caracterizados por solos ácidos e pobres em nutrientes. Em oposição, as Dunas e Restingas (círculos laranjas, n=11) agruparam-se no topo do gráfico, refletindo solos minerais e arenosos sob influência marinha.

Os Campos Ferruginosos (asteriscos marrons, n=11) formaram um grupo coeso próximo à origem, indicando características químicas intermediárias e uma assinatura pedológica bem distinta dos demais Campos Rupestres.

Os Campos Brejosos Montanos (cruzes vermelhas, n=11) e Campos Brejosos Estuarinos (quadrados azul-claros, n=23) distribuíram-se ao longo do eixo PC2, evidenciando a grande

variação no teor de matéria orgânica como principal fator de diferenciação (os teores são muito variáveis entre Gleissolos Háplicos, Melânicos e Organossolos). Os Altimontanos (triângulos vazados azul-escuros, n=6) e os Campos Cerrados (quadrados com X cinza, n=22) posicionaram-se na porção central-esquerda do gráfico, enquanto as Muçunungas e Campos Nativos (losangos verdes, n=7) ficaram na porção central. O grupo mais numeroso, dos Campos Rupestres (X rosa, n=42), apresentou a maior dispersão no gráfico, indicando uma alta heterogeneidade de solos neste geoambiente.

DISCUSSÃO

A ordenação dos solos na PCA reflete a forte influência dos fatores de formação do solo, como o material de origem, o relevo e o clima, na diferenciação dos geoambientes não florestais da Mata Atlântica (Schaefer et al., 2016). A clara

segregação dos *Inselbergs* costeiros evidência como o clima mais úmido e as rochas graníticas resultam em solos intensamente lixiviados, ácidos e distróficos, separando-os dos Campos Rupestres de montanhas mais interioranas e de clima mais seco, um padrão também observado por Schaefer et al. (2023) ao comparar diferentes complexos rupestres no Brasil (Tabelas 2 e 3).

A distinção dos Campos Ferruginosos como um grupo coeso e separado dos demais Campos Rupestres é um dos principais achados deste trabalho, corroborando estudos que apontam a singularidade da vegetação e dos solos sobre canga (Carmo & Jacobi, 2013; Jacobi et al., 2008). Enquanto trabalhos anteriores focaram na

caracterização florística (Viana & Lombardi, 2007) ou em estudos de caso no Quadrilátero Ferrífero (Messias et al., 2012), nosso estudo é o primeiro a demonstrar, com uma base de dados abrangendo toda a Mata Atlântica, que os solos sobre formações ferruginosas possuem uma assinatura geoquímica distinta em escala regional. Essa separação pedológica, provavelmente associada aos altos teores de ferro e à mineralogia específica (Gagen et al., 2019), reforça a necessidade de tratar os Campos Ferruginosos como um geoambiente particular, com implicações diretas para a conservação de sua biodiversidade endêmica (Silveira et al., 2020).

Tabela 2. Média das propriedades físicas (%) dos nove geoambientes não florestais na Mata Atlântica.

Geoambientes	Areia Grossa (%)	Areia Fina (%)	Silte (%)	Argila (%)
Dunas e Restingas	32	21	16	31
Campos Brejosos Estuarinos	23	15	22	40
Muçunungas e Campos Nativos	16	22	32	30
<i>Inselbergs</i>	60	14	9	17
Altimontanos	14	24	50	12
Campos Brejosos Montanos	5	14	41	40
Campos Rupestres	19	21	28	32
Campos Ferruginosos	18	20	27	32
Campos Cerrados	12	20	32	35

O gradiente de matéria orgânica (PC2) separou com eficiência os ambientes hidromórficos, um padrão consistente com outros estudos em ecossistemas de várzea na Mata Atlântica (Ebeling et al., 2013). Campos Brejosos Montanos, localizados em maiores altitudes, e Campos Brejosos Estuarinos, sob influência das marés, ocupam a porção inferior do gráfico, indicando o acúmulo de matéria orgânica como um processo pedogenético chave. A separação,

embora sutil, sugere que os brejosos montanos tendem a ser mais ácidos e com maior teor de C orgânico que os estuarinos (por vezes sob influência salina, i.e. maiores teores de Na⁺ e Mg²⁺). Por isso, seria importante considerar a posição na paisagem para o manejo desses solos.

Por fim, a grande dispersão dos Campos Rupestres montanhosos e dos Campos Cerrados em ilhas na Mata Atlântica demonstra a alta variabilidade interna desses geoambientes, como

já apontado por Zappi et al. (2017). Tal heterogeneidade seria esperada, uma vez que ambos os grupos abrangem uma ampla gama de substratos rochosos (quartzitos, xistos, filitos, etc.) e condições de relevo, resultando em um mosaico de solos com diferentes graus de desenvolvimento, profundidade e fertilidade (Schaefer et al., 2016). A PCA, portanto, mostrou-se uma ferramenta eficaz para sintetizar as complexas relações entre os solos dos diferentes geoambientes não florestais, destacando, de forma inédita para a Mata Atlântica, os principais gradientes pedológicos que estruturam essas paisagens.

Geoambientes de Dunas e Restingas

As Restingas são geossistemas arenícolas costeiros, com predominância de formações campestres e abertas (Figura 6), em condições de drenagem variável; existem desde campos brejosos ou inundados entre os cordões arenosos, planícies arenosas de origem eólica (deflação) e arbustais e moitas (em fisionomia de parque), com muitas plantas de Bromeliaceae, Cactaceae e Orchidaceae e Myrtaceae.

Compreendem ambientes formados, em sua maioria, nos últimos 10.000 anos (Holoceno), embora algumas Dunas e Cordões mais elevados possam ser mais antigos. Possuem Espodossolos ácidos, dessaturados e profundos como dominantes. A gênese e a morfologia desses Espodossolos estão intrinsecamente ligadas à hidrologia local e à vegetação, que atua como fonte de matéria orgânica (parte aérea ou raízes) para o processo de podzolização (Vidal-Torrado et al., 2023). Uma sequência típica de solos de formações campestres de Restingas é ilustrada na Figura 7.

A antropização, iniciada com a colonização europeia do litoral brasileiro, ainda constitui forte pressão sobre as Restingas, indicando a necessidade de ações efetivas que

possam controlar a expansão urbana, extração de areias, drenagem e destruição da vegetação.

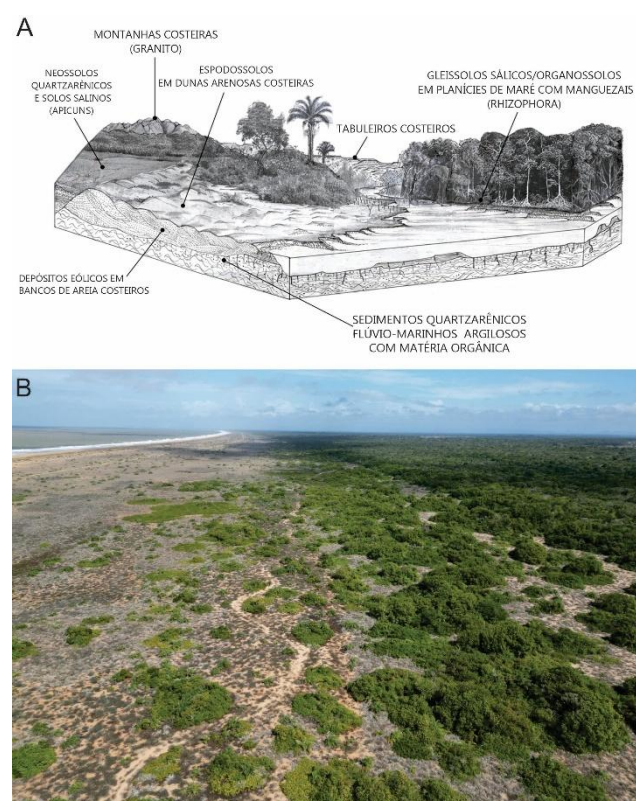


Figura 6. Exemplo de paisagem aberta nos Geoambientes litorâneos, com Espodossolos nos cordões arenosos das Restingas e apicuns, na retaguarda dos manguezais, hoje intensamente degradados pela expansão urbana nas zonas costeiras do Bioma Mata Atlântica. A) Bloco diagrama (por Carlos Schaefer); B) Restinga na Reserva Biológica de Comboios, Linhares, Espírito Santo.

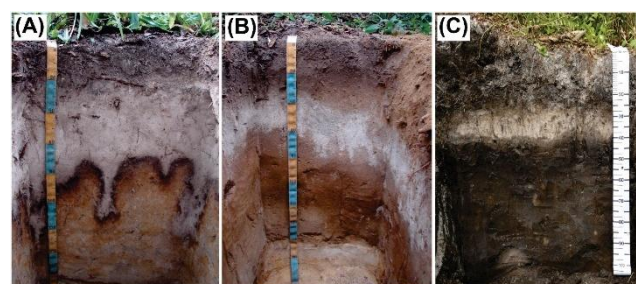


Figura 7. Perfis de Espodossolos de Restingas (Imagem: Vidal-Torrado et al., 2023).

Tabela 3. Médias e desvio padrão das propriedades químicas do solo dos nove geoambientes não florestais na Mata Atlântica.

	Dunas e Restingas	Campos Brejosos Estuarinos	Muçunungas e Campos Nativos	<i>Inselbergs</i>	Altimontanos	Campos Brejosos Montanos	Campos Rupestres	Campos Ferruginosos	Campos Cerrados
pH_H ₂ O	7,6 ± 0,3	4,9 ± 1,5	4,9 ± 0,1	4,4 ± 0,2	5,1 ± 0,2	4,4 ± 0,8	4,8 ± 0,4	5,2 ± 0,6	5,5 ± 0,4
pH_KCl	7,2 ± 0,3	4,2 ± 1,2	3,9 ± 0,2	6,9 ± 0,1	4,3 ± 0,3	4,1 ± 1,4	10,4 ± 8,4	6,3 ± 0,7	4,9 ± 0,9
Ca cmolc_kg	8,1 ± 3,1	15,8 ± 14,3	0,1 ± 0,1	0,4 ± 0,2	0,13 ± 0,7	5,0 ± 4,2	6,6 ± 4,0	0,4 ± 0,2	0,3 ± 0,2
Mg cmolc_kg	6,0 ± 3,0	7,2 ± 6,5	0,1 ± 0,1	0,13 ± 0,09	0,13 ± 0,7	1,9 ± 1,8	2,5 ± 5,6	0,3 ± 0,2	0,12 ± 0,11
K cmolc_kg	0,4 ± 0,3	0,19 ± 0,9	0,1 ± 0,07	0,14 ± 0,04	0,11 ± 0,06	0,17 ± 0,1	1,84 ± 1,8	0,06 ± 0,06	0,05 ± 0,04
Na cmolc_kg	2,4 ± 2,0	3,4 ± 1,9	0,02 ± 0,01	0 ± 0	0,04 ± 0,03	0,71 ± 0,5	1,13 ± 2,26	0,01 ± 0,01	0,02 ± 0,01
Al cmolc_kg	0 ± 0	5,2 ± 3,2	1,3 ± 0,7	1,7 ± 0,3	1,3 ± 0,09	5,4 ± 4,6	1,8 ± 0,9	1,08 ± 1,3	0,5 ± 0,3
H cmolc_kg	0	17,0 ± 28,2	2,8 ± 1,7	13,9 ± 2,9	3,7 ± 4,3	26,7 ± 26,1	10,1 ± 6,6	10,8 ± 12,8	2,4 ± 1,7
SB cmolc_kg	13,8 ± 8,0	23,7 ± 22,8	0,4 ± 0,3	0,76 ± 0,4	0,35 ± 0,30	7,6 ± 4,9	2,2 ± 1,8	0,6 ± 0,2	0,3 ± 0,4
T cmolc_kg	13,9 ± 8,2	41,8 ± 37,4	4,6 ± 2,4	14,6 ± 3,2	5,9 ± 5,0	38,8 ± 30,7	20,8 ± 12,9	11,4 ± 12,1	3,1 ± 2,0
V (%)	96 ± 1,2	53,3 ± 35,7	9,5 ± 3,5	5,06 ± 2,0	17,3 ± 16,8	21,6 ± 19,1	34,2 ± 5,5	19,0 ± 15,7	12,5 ± 9,7
C _{org} (%)	0,93 ± 0,7	8,0 ± 13,2	0,9 ± 0,5	8,8 ± 2,3	1,75 ± 1,2	19,7 ± 18,0	3,2 ± 0,6	2,1 ± 1,8	0,85 ± 0,64
N (%)	0,1 ± 0,9	0,5 ± 0,4	0,11 ± 0,03	0,23 ± 0,02	0,12 ± 0,1	0,83 ± 0,7	0,22 ± 0,03	0,23 ± 0,2	0,10 ± 0,05

Geoambientes de Campos Brejosos Estuarinos

Em muitas áreas sublitorâneas localizadas no domínio da Mata Atlântica, desde o Nordeste até o litoral paranaense, ocorrem áreas rebaixadas e colmatadas de sedimentos orgânicos e/ou argilosos, associados à última transgressão marinha do Holoceno médio, quando o nível do mar estava entre 2 e 4,5 metros acima do nível atual (Angulo & Lessa, 1997; Martin et al., 1997; Suguio et al., 1985), projetando extensas áreas de manguezais nos estuários e baixadas litorâneas. Atualmente, com a descida do nível do mar e encaixamento da drenagem dos rios de vertente Atlântica, essas áreas foram pedogenizadas e recobertas por vegetação não florestal, brejosa, com perfil de acidez superficial e sodicidade ou salinidade em subsuperfície, representando um lençol freático que ainda possui influência salobra, marinha, pela posição topográfica rebaixada e próxima no litoral (Rubira & Perez Filho, 2021).

Os solos são salino-sódicos, normalmente com condutividade elétrica > 4 dS/m, e mais de 15% de Na^+ trocável; podem ou não ter um horizonte sulfúrico (Solos Tiomórficos), muito ácido, quando a riqueza em enxofre (pirita e jarosita) se faz presente, e o solo é um pouco mais drenado (Bomfim et al., 2015; Embrapa, 2018). Os Gleissolos Sállicos e Melânicos são predominantes; podem ocorrer eflorescências de sais no período seco, e é comum a presença de concheiros em camadas subsuperficiais (Camargo, 2011).

A vegetação não florestal é graminosa (*Paspalum L.*), rica em cactáceas e samambaias, Bromélias e outras plantas halófitas (Silva, 2017; Thomazi et al., 2013). Os solos nesses ambientes guardam relação estreita com sua formação em duas fases distintas: (i) a invasão marinha e invasão de manguezais; (ii) a regressão marinha, deposição de sedimentos fluviais e drenagem parcial dos solos, com profunda acidificação (Barboza et al., 2021; Suguio et al., 1985).

Ocorrem em grande extensão ao sul de Salvador, até Prado, e nos estuários dos Rios Espírito-Santenses. São muito importantes nos deltas dos Rios Doce e Paraíba do Sul, bem como nos fundos na Baía da Guanabara, embora sejam localmente muito impactados pelas obras de drenagem e saneamento desde os tempos do império (Martin et al., 1997). Abrigam espécies halófitas, mas também acidófilas, e possuem grandes acumulações de turfeiras, além da presença de muitos sambaquis, que denotam um passado flúvio marinho de alta produtividade primária e abundantes recursos alimentares (Ferreira et al., 2022; Pavei et al., 2019). Os solos encontrados mostram tendência geral à gleização, com acumulação maior ou menor de matéria orgânica pouco decomposta (Pteridófitas principalmente). São comuns Gleissolos Sállicos, Melânicos ou Organossolos Tiomórficos (Figura 8) (Bomfim et al., 2018).

São ecossistemas de elevadíssima fragilidade, com forte potencial de acidificação quando artificialmente drenados, como exemplificado na extensa degradação testemunhada nos estuários dos rios Doce e Paraíba do Sul (Embrapa, 2018).



Figura 8. Perfil de solo de Gleissolo Sállico em Campos Brejosos Estuarinos

Geoambientes de Muçunungas e Campos Nativos

As Muçunungas e Campos Nativos dos tabuleiros costeiros na Bahia e Espírito Santo constituem uma tipologia de ecossistemas abertos

e campestres conhecida na Mata Atlântica desde os tempos coloniais (Figura 9). Embora guardem certa semelhança edáfica (são ambos arenícolas) e grande similaridade florística com as Restingas litorâneas (Saporetto-Junior et al., 2011; Scarano, 2002), as Muçunungas e Campos Nativos associados possuem uma gênese completamente diferente, já que seus solos (Espodosolos. Argissolos Acinzentados, Organossolos) são formados da profunda destruição dos mantos argilosos do Grupo Barreiras, com sobra residual de areias quartzosas, em ambiente ainda mais pobre e dessaturado que o anterior (Sarcinelli et al., 2009).

Esses ambientes apresentam hidrólise avançada, podzolização e lixiviação quase completa de nutrientes, resultando em solos sempre ácidos, pobres em nutrientes, com baixa CTC e com elevada saturação por Al. Além disso, o lençol freático é elevado, situando-se entre cerca de 30 e 80 cm de profundidade, mas que aflora em períodos de chuvas intensas (Araújo et al., 2008). Nessas condições, tais formações não suportam florestas densas ou encorpadas, mas tão-somente formações herbáceas ou arbustivas em um nítido gradiente vegetacional com a típica Floresta de Tabuleiro (Araújo et al., 2008; Saporetto-Junior et al., 2011). Simonelli et al. (2008), entretanto, indicam que certas formações de aspecto florestal caracterizadas por árvores de pequeno porte (*dwarfed trees*, 7-10 m de altura) formando um estrato lenhoso descontínuo, podem ocorrer em sítios de solos mais arenosos em meio à Floresta de Tabuleiro no norte do Espírito Santo. Araújo et al. (2008) descreveram três fisionomias típicas de Campos Nativos nas Muçunungas do norte do Espírito Santo e sul da Bahia: Nativo Graminoide Denso, Nativo Graminoide e Nativo Arbustivo Fechado.

O Campo Nativo Graminoide Denso é caracterizado por uma cobertura herbácea contínua com cerca de 1,3 m de altura. Alguns arbustos e subarbustos ocorrem isolados. Por sua

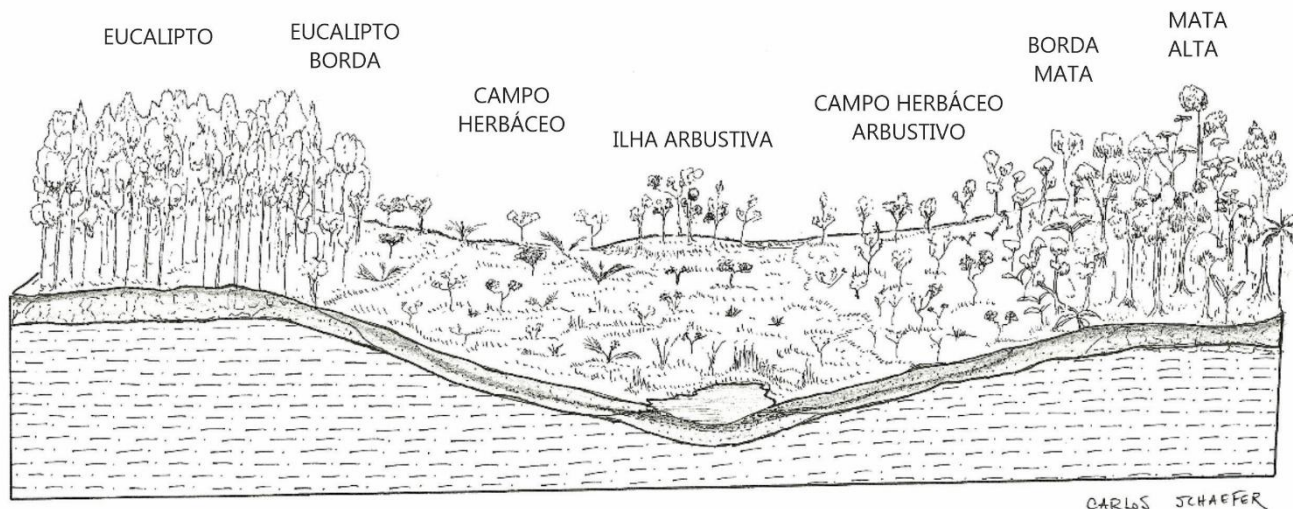
vez, o Campo Nativo Graminoide consiste em uma vegetação predominantemente graminoide, descontínua, com 1-1,5 m de altura e um estrato subarbustivo com cerca de 0,7 m de altura (Figura 9B). Arbustos são mais frequentes e podem atingir 2-3 de altura. Por fim, o Nativo Arbustivo Fechado consiste em uma associação densa de arbustos de caules finos com até 5 m de altura e estrato herbáceo descontínuo de baixa estatura (cerca de 40 cm de altura). Apesar das diferenças fitofisionômicas relatadas, a composição florística dos Campos Nativos é pouco variável, com gramíneas (especialmente *Renvoizea trinii* (Kunth) Zuloaga & Morrone) e ciperáceas (*Lagenocarpus rigidus* (Kunth) Nees) dominando o estrato herbáceo em associação com outras ervas ou subarbustos, como melastomataceas (*Marsetia taxifolia* (A.St.-Hil.) DC.), ericauláceas (*Leiothrix hirsuta* (Wikstr.) Ruhland.), xiridáceas (*Xyris jupicai* Rich. e *Xyris ciliata* Thunb.), ericáceas (*Gaylussacia brasiliensis* (Spreng.) Meisn.) e orquídeas (especialmente *Sobralia liliastrum* Lindl. e *Cyrtopodium flavum* (Nees) Link & Otto ex Rchb.).

No estrato lenhoso arbustivo são comuns espécies como *Bonnetia stricta* (Nees) Nees & Mart., *Pagamea guianensis* Aubl., *Tabebuia elliptica* (DC.) Sandwith., *Chamaecrista ensiformis* (Vell.) H.S.Irwin & Barneby, *Humiria balsamifera* (Aubl.) A.St.-Hil., *Myrcia loranthifolia* (DC.) G.P. Burton & E. Lucas, *Vantanea bahiaensis* Cuatrec. e *Pleroma macrochiton* (Mart. ex DC.) Triana.

Esses campos e arbustais campestres formam verdadeiras ilhas isoladas no seio da Mata Atlântica de Tabuleiros, sendo ligeiramente rebaixadas pela destruição química dos mantos argilosos, formando depressões ligeiramente chatas, e por vezes, muito amplas, sustentadas pela camada ferruginosa e orgânica, muito dura e cimentada, que impede a infiltração de água

(duripan ou ortstein) e resulta em lençol freático suspenso.

A

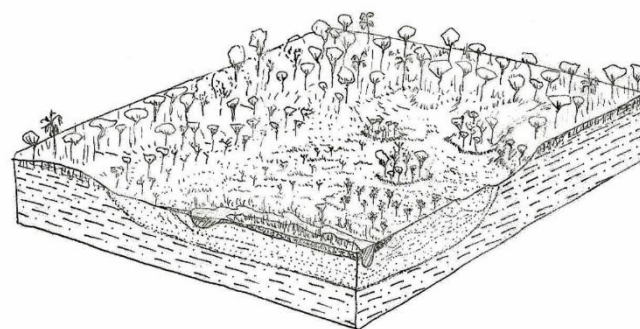


B



C

MUÇUNUNGA EM DEPRESSÃO HIDROMÓRFICA DENTRO DOS TABULEIROS



SEDIMENTOS ARENOSOS DA MUÇUNUNGA GRUPO BARREIRAS (G.B.)

Figura 9. Paisagem típica de Muçununga com vegetação campestre arbustiva sobre Espodosolos nos Tabuleiros Costeiros. A) Bloco diagrama da paisagem (por Carlos Schaefer); B) Campos de Muçununga no Parque Nacional do Descobrimento (Imagem: Rafaela Forzza); Bloco diagrama de Muçununga do Grupo Barreiras (por Carlos Schaefer).

Em recente estudo detalhado dos solos da Reserva Biológica da Vale, em Sooretama, Schaefer et al. (2025) reportam que existem muitos solos transicionais, moderadamente arenizados e podzolizados, alguns com fragipan em subsuperfície, entre as Muçunungas abertas e campestres e as Florestas Ombrófilas densas, sustentando uma floresta transicional, de caráter mais semidecidual e aberta, de menor biomassa. Tal fato corrobora os dados de Buso Junior et al.

(2013) que mostram que os sinais paleoclimáticos pré-Holoceno Médio (antes de 6.000 a.p) revelam se mais secos, com vegetação mais aberta e graminosa. É admissível, assim, que formações campestres semelhantes, tenham tido uma extensão bem maior durante o UGM, e até o Holoceno Médio. As Florestas de Tabuleiros, como os Portugueses a conheceram, tinha poucos milhares de ano de existência na fachada atlântica.

Os aspectos de ameaças à conservação de Muçunungas são múltiplos: (i) sua elevada fragilidade quando sob pressão antrópica, especialmente fogo e loteamentos irregulares; (ii) invasão de espécies exóticas, como *Acacia mangium* Willd., desfigurando o ecossistema; (iii) a extração ilegal de areias para construção civil; (iv) o plantio de Eucalipto até as margens inundadas das lagoas e depressões fechadas, com supressão de vegetação de APPs.

Na Figura 9 estão ilustradas em bloco diagramas, a paisagem típica, os principais solos e a vegetação nas Muçunungas do sul da Bahia e norte do Espírito Santo, estudadas por Sarcinelli et al. (2009).

Geoambientes de *Inselbergs*

Inselbergs são afloramentos rochosos isolados de rochas mais resistentes, comumente granitos e granitoides, onde se desenvolvem comunidades vegetais singulares, campestres até arbustivas, baixas, xerófitas, rupestres, com forte similaridade fisionômica a outras formações rupestres brasileiras (Figuras 10 e 11). Contudo, possuem notável diversidade de atributos edáficos, em função da complexidade litológica desses afloramentos (Silveira et al., 2022).

As comunidades vegetais em *inselbergs* exemplificam a complexidade da formação de comunidades vegetais em ambientes extremos de seca, distrofia, calor e exposição aos ventos. Estão sempre inseridas em uma matriz de ecossistemas variados, no caso de Mata Atlântica, florestado, formando um habitat raro e infrequente, de "ilha dentro de ilha" (Porembski et al., 2000).

Os *inselbergs* são formações geológicas únicas que fornecem uma gama diversificada de habitats para a vida vegetal (Porembski, 2007). Geralmente, apresentam limites bem definidos, onde as condições ecológicas e as assembleias de plantas diferem de forma mais ou menos acentuada de seus arredores (Parmentier et al.,

2011; Porembski et al., 2000). Os habitats rupestres típicos são fragmentados, desde crostas criptogâmicas, tapetes de monocotiledôneas, brejos em microdepressões e vegetação efêmera (Porembski, 2007). Estudos sobre *inselbergs* revelaram os efeitos da filtragem ambiental, especialmente a profundidade do solo, a topografia e o clima, na formação de comunidades de *inselbergs* (de Paula et al., 2021; Henneron et al., 2019; Pinto-Junior et al., 2020a; Sarthou et al., 2017; Silveira et al., 2022).

A composição florística dos *inselbergs* é marcada pela predominância de famílias típicas de ambientes rupestres – especialmente Bromeliaceae, Asteraceae, Orchidaceae, Melastomataceae e Velloziaceae – além de uma estrutura nitidamente oligárquica, na qual poucas espécies dominantes concentram grande parte do valor de importância, enquanto a maioria consiste em espécies raras e de baixa abundância (Pinto-Junior et al., 2020a, 2020b). As comunidades apresentaram diferenças marcantes em riqueza, cobertura e diversidade, formando grupos florísticos distintos e reforçando que cada *inselberg* possui uma identidade própria fortemente influenciada por limitações de dispersão, heterogeneidade ambiental e história evolutiva (Pinto-Junior et al., 2020a, 2020b).

A diversidade beta taxonômica entre *inselbergs* é consistentemente elevada, indicando uma alta substituição de espécies entre diferentes afloramentos (de Paula et al., 2020; Pinto-Junior et al., 2023). Contudo, a dinâmica da diversidade beta funcional é mais complexa e apresenta padrões distintos na literatura. Por um lado, estudos como o de Pinto-Junior et al. (2023) demonstram que a substituição de espécies é acompanhada por uma alta substituição de traços funcionais, sugerindo que diferentes *inselbergs* selecionam estratégias ecológicas distintas.

Por outro lado, alguns trabalhos apontam para a ocorrência de convergência funcional entre *inselbergs*. Nesse cenário, mesmo com uma alta

diversidade beta taxonômica, a diversidade beta funcional pode ser baixa, indicando que espécies diferentes desempenham funções ecológicas semelhantes em diferentes afloramentos (de Paula et al., 2020). Esse padrão de redundância funcional é considerado comum em ecossistemas insulares e fragmentados, onde a forte filtragem ambiental imposta pelas condições extremas (e.g., estresse hídrico, solos rasos, alta radiação) seleciona um conjunto restrito de traços funcionais adaptativos, independentemente da linhagem taxonômica (Vanschoenwinkel et al., 2024).

Todavia, é fundamental reconhecer que a aparente redundância funcional pode ser um artefato metodológico decorrente do número limitado de traços funcionais tipicamente mensurados nos estudos ecológicos. Enquanto duas espécies aparentam ser funcionalmente redundantes em relação a um conjunto específico de traços (e.g., área foliar específica, altura da planta, densidade da madeira), essas mesmas espécies podem desempenhar funções ecológicas complementares ou únicas em outras dimensões não mensuradas, tais como interações bióticas específicas (polinização, dispersão de sementes, associações micorrízicas), tolerância a múltiplos estresses simultâneos, ou contribuições para a ciclagem de nutrientes e processos ecossistêmicos (Gagic et al., 2015; Mouillot et al., 2013). Assim, a elevada diversidade taxonômica entre *inselbergs* pode guardar um repertório funcional ainda não compreendido, mas potencialmente crítico para a resiliência e funcionamento desses ecossistemas, principalmente em cenários de mudanças climáticas.

Muitos estudos ainda precisam ser conduzidos para elucidar a real extensão da diversidade funcional em *inselbergs* neotropicais, em especial considerando a multifuncionalidade das espécies e a variabilidade intraespecífica de traços em resposta a gradientes ambientais locais (Violle et al., 2012). A divergência entre os

padrões reportados na literatura pode refletir não apenas diferenças na escala espacial, nos traços analisados ou no contexto biogeográfico, mas também a necessidade de abordagens mais integrativas que considerem múltiplas dimensões da funcionalidade ecológica simultaneamente.

Do ponto de vista da conservação na Mata Atlântica, essas incertezas reforçam a aplicação do princípio da precaução: mesmo diante de evidências de redundância funcional para determinados traços, a perda de espécies pode resultar na erosão de funções ecológicas ainda não mensuradas ou compreendidas (Naeem et al., 2012). Portanto, tanto a singularidade taxonômica quanto a potencial complementaridade funcional entre espécies são cruciais. Os dados de Pinto-Junior et al. (2023) e de Paula et al. (2020) convergem na necessidade de estratégias de conservação que abranjam uma rede de *inselbergs* para proteger a totalidade da diversidade taxonômica, funcional e das interações ecológicas que sustentam a resiliência desses ecossistemas únicos.



Figura 10. Os *inselbergs* se destacam da paisagem de solos profundos e muito intemperizados do Bioma Mata Atlântica, sendo quase sempre sustentados por rochas granitizadas, mais uniformes e resistentes ao intemperismo. Figura A e B – exemplos de *inselbergs* inseridos na Mata Atlântica do norte do Espírito Santo. Figura C e D – padrão de distribuição das comunidades dos *inselbergs* na Mata Atlântica.

Em um recente trabalho, Pinto-Junior et al. (2024) encontraram que os *inselbergs* da Mata Atlântica exibem menor diversidade filogenética e forte agrupamento de espécies de clados recentes, indicando que sua flora rupícola é formada principalmente por linhagens jovens que se diversificaram ou colonizaram o bioma mais recentemente. A alta substituição filogenética em clados jovens e a menor singularidade evolutiva refletem um histórico de maior conectividade entre afloramentos, especialmente durante o Pleistoceno, quando corredores de baixa resistência facilitaram o fluxo gênico e a dispersão de espécies ao longo do Sudeste. Embora menos isolados que os *inselbergs* de outros biomas, os afloramentos inseridos na Mata Atlântica formam importantes hotspots de riqueza e diversidade, mas com baixa sobreposição com áreas protegidas, ressaltando a urgência de estratégias de conservação que considerem esses centros ativos de diversificação e sua conectividade histórica.

Os maciços graníticos — e, menos frequentemente, gnáissicos — que emergem em forma de pontões isolados ou agrupados, conhecidos popularmente como “pães de açúcar”, configuram verdadeiras ilhas geomorfológicas. Essas formações apresentam encostas íngremes, com pouca ou nenhuma formação de solo (Porembski et al., 2000; Porembski, 2007), e ocorrem como enclaves ao longo do litoral ou distribuídas de maneira mais espaçada no interior. Estruturalmente condicionados por rochas ígneas ou metamórficas, destacam-se nitidamente na paisagem, elevando-se sobre planaltos e depressões adjacentes. Na faixa costeira, dão origem a costões rochosos expostos à salinidade e

ventos intensos, onde dominam plantas herbáceas e arbustivas altamente especializadas (Sarhou et al., 2017). No interior, a vegetação varia conforme a orientação da encosta: faces oeste tendem a abrigar comunidades mais abertas, xerófitas e de porte reduzido devido aos solos rasos e afloramentos; já as faces voltadas ao oceano sustentam formações arbustivas mais densas e desenvolvidas (Porembski et al., 2000).

O Maciço Montanhoso de Santa Teresa (ES) exemplifica bem essa heterogeneidade ambiental e florística associada a essas paisagens rupestres (Figura 11a). A Classe de solos dominante é de Neossolos Litólicos ou Regolíticos, com variação expressiva das características químicas e físicas.

Do ponto de vista florístico, possui muitas espécies compartilhadas com os Campos Rupestres do Espinhaço ou com os campos altimontanos dos blocos montanhosos do Caparaó, Itatiaia e Serra dos Órgãos (Safford, 1999). São formas muito comuns nos estados do Espírito Santo e Bahia, além do Rio de Janeiro, São Paulo e Minas Gerais, associados aos relevos graníticos mais resistentes.

Os solos desses ambientes não florestais são dos mais complexos e variados, em termos de composição e profundidade. Podem ocorrer solos distróficos (predominantes) ou ricos e eutróficos (menos comuns), a depender da região (mais seca ou mais úmida), e da natureza da rocha granítica. Representam áreas chave para a conservação da Mata Atlântica, pois abrigam níveis de endemismo ainda muito pouco conhecido (Alves et al., 2014).

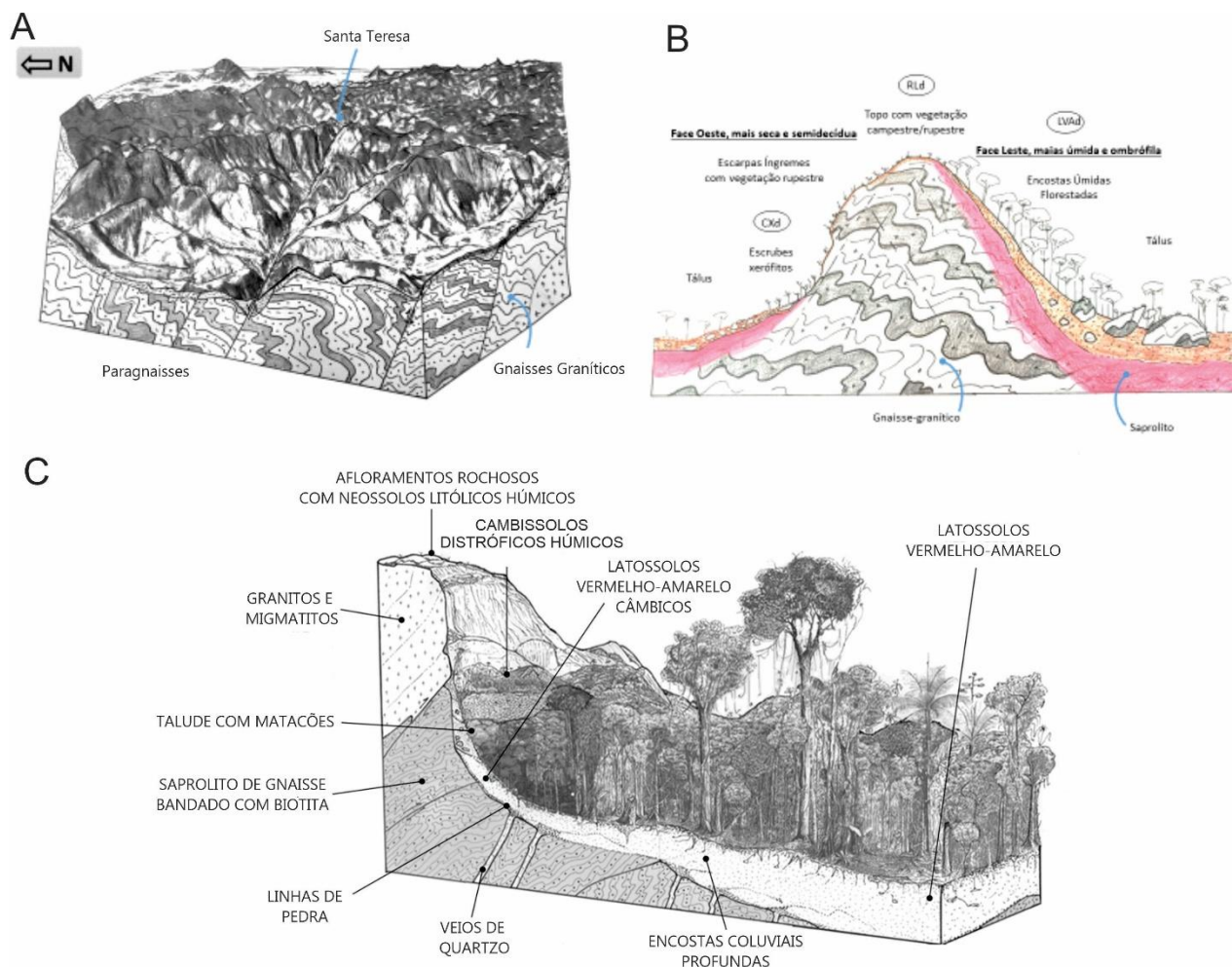


Figura 11. A) Bloco diagrama e corte geocológico da região de Santa Teresa, Espírito Santo (por Carlos Schaefer). B) Vista de noroeste do Bloco Montanhoso de Santa Teresa, com escarpas de falhas e cristas assimétricas, vales estruturais, complexo vegetacional com vertentes fortemente contrastantes. Na face oeste, as montanhas revelam uma vegetação mais seca, de escrubes xerófitos, e topos de vegetação rupestre de *inselbergs* (por Carlos Schaefer). C) Na face Atlântica de leste, predominam florestas úmidas, em Latossolos bem mais profundos (por Carlos Schaefer). Tal assimetria deve propiciar fortes pressões adaptativas e evolutivas, geradoras de biodiversidade.

Geoambientes Altimontanos

Um dos mais singulares e biodiversos ecossistemas no domínio da Mata Atlântica, os geoambientes Altimontanos no Brasil são encontrados nas partes mais elevadas da Serra da Mantiqueira, Serra Geral e Serra do Mar, mais frequentemente acima de 1000m. Sua vegetação é

campestre até arbustiva, representando um grande conjunto de paisagens de exceção rupestres, entremeadas de solos mais profundos, geralmente ricos em matéria orgânica (MO). Combinam elevada suscetibilidade ao fogo, aos ventos, aos raios, grande nebulosidade, ocorrência de geadas (até neve), tendência ao acúmulo de MO complexada ao Al, extrema distrofia (Figura 12).

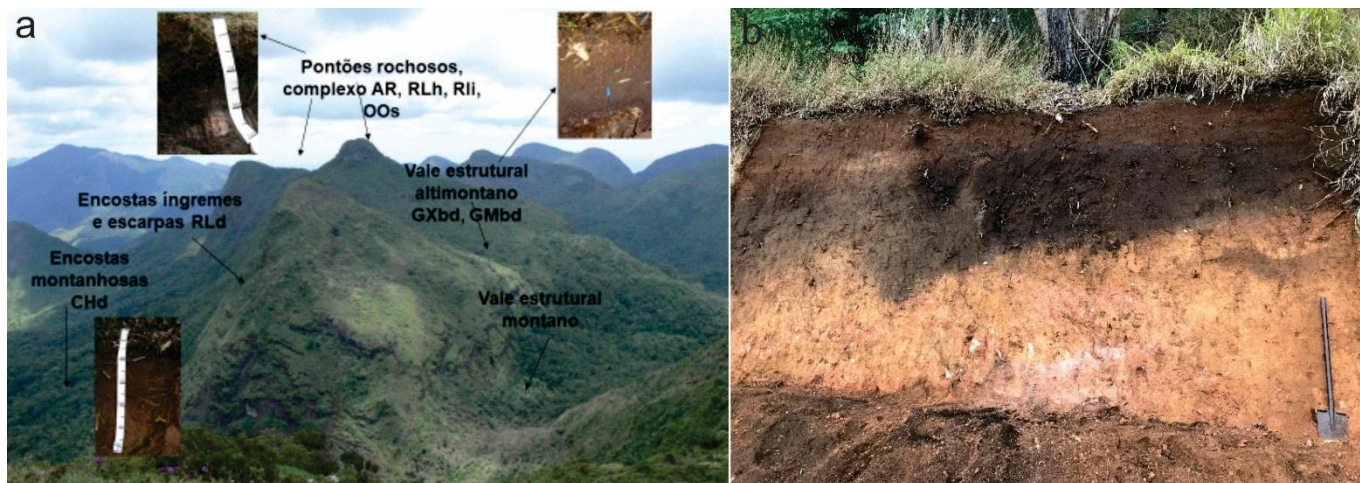


Figura 12. Vista aérea da Pedra do Pato, com quase 2000 metros, no mosaico de cristas e pontões do Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, em Minas Gerais. As encostas altimontanas, acima de 1350 metros, possuem solos fortemente acumuladores de Carbono Orgânico, associado a teores muito elevados de Al^{3+} trocável de condições paleoambientais mais frias que as atuais. O Complexo altimontano ali é semelhante à Serra do Caparaó, com forte ocorrência de Campos Rupestres de granitos e migmatitos.

Alguns dos conjuntos exemplares de geoambientes Altimontanos rupestres são os maciços do Caparaó, Brigadeiro e do Itatiaia. A maioria dos solos nas montanhas de Itatiaia possui horizontes O ou A hísticos ou húmicos, com evidências claras das condições passadas que levaram à sua formação. A datação dessas turfas e horizontes húmicos resultou em idades de 14C entre 2000 e 8000 anos antes do presente (calibradas). Portanto, todas as turfeiras foram formadas durante o Holoceno (Soares et al., 2016), logo após o aquecimento subsequente ao fim do último período glacial.

De acordo com Soares et al. (2016), as propriedades morfológicas, o grau de transformação e o fracionamento químico da matéria orgânica do solo foram consistentes com materiais hêmicos (moderadamente transformados) e sápricos (muito transformados). As análises isotópicas de $\delta^{13}C$ e $\delta^{15}N$ mostraram contribuição variável de materiais vegetais. O Histossolo estudado apresentou influência de plantas do tipo C3. A datação por ^{14}C para a parte superior foi do Holoceno Tardio (2005 ± 5 anos) (idade moderna), mas há evidências de formação de turfa pelo menos desde 8.000 anos AP.

Como regra, solos pouco desenvolvidos são encontrados nesses ambientes, como os Neossolos Litólicos, Organossolos e Cambissolos Húmicos e afloramentos rochosos. Os Organossolos (Histossolos) são particularmente muito comuns (Benites et al., 2007; Simas et al., 2005; Soares et al., 2016). Esses solos possuem grande importância ambiental/ecológica, devido à sua elevada capacidade de armazenamento de carbono, grande capacidade de recarga hídrica e vegetação endêmica.

Esses ambientes de altitude apresentam características distintas de solo e biota em relação ao bioma florestado da Mata Atlântica circundante. Os solos são geralmente rasos, de textura grosseira, com alto teor de Al^{3+} e quantidades variáveis de matéria orgânica (Schaefer et al., 2023). Como já comentado, Neossolos, Cambissolos e Organossolos são dominantes, diretamente associados aos afloramentos rochosos, formando um mosaico complexo de solos. Alguns desses solos são endêmicos, devido a condições peculiares de material de origem, topografia e vegetação, e essa pedodiversidade é importante para a detecção de solos únicos e ameaçados de extinção (Benites et al., 2007). Nesses solos, a matéria orgânica é

altamente humificada, com grande quantidade de formas solúveis e presença conspícua de carvão (Benites et al., 2007; Simas et al., 2005). Horizontes espódicos e rios de água escura são tipicamente associados a quartzitos e afloramentos quartzíticos, formados pela iluviação de compostos orgânicos, sendo menos comuns em rochas graníticas (Benites et al., 2007). O baixíssimo teor de nutrientes desses solos e outras limitações ambientais exigiram o desenvolvimento de adaptações fisiológicas e morfológicas específicas nas plantas (Benites et al., 2007). A maioria dos ambientes de alta altitude são instáveis nas condições climáticas atuais, e as intervenções antrópicas podem estar acelerando esse processo.

Os solos associados a afloramentos rochosos (portanto, rupestres) nessas terras altomontanas apresentam sempre baixo teor de nutrientes (distróficos), tonalidades amareladas/acastanhadas, textura grosseira, altos níveis de alumínio trocável e horizontes superficiais de coloração escura devido ao acúmulo de matéria orgânica. O baixo nível de fertilidade do solo está relacionado às perdas de nutrientes por lixiviação, intensificadas pela alta drenagem, e ao baixo teor de nutrientes do material de origem, especialmente em áreas de quartzito ou em saprólito profundo.

Os solos apresentam reação ácida, favorecendo a dissolução da caulinita e dos aluminossilicatos, e o Al^{3+} satura o complexo de troca. Os níveis de Al^{3+} trocável são mais elevados em solos associados a afloramentos graníticos/gnaisses, especialmente na Mantiqueira, uma vez que as rochas ígneas contêm altas quantidades de alumínio e ferro, em comparação com o quartzito.

Um Cambissolo Húmico foi selecionado aqui por representar um solo típico (Figura 13). Ele apresenta a combinação incomum de um alto grau de intemperismo com a presença de minerais primários intemperizáveis em perfis superficiais.

Assim, podemos observar, lado a lado, gibbsita, um produto final extremo do intemperismo tropical, com feldspatos alcalinos instáveis (micropertita), piroxênio de sódio, nefelina e biotita ocasional, parcialmente preservada.



Figura 13. Paisagem e solo (Cambissolo Húmico) no Parque Nacional do Itatiaia, Rio de Janeiro, com desenvolvimento excepcional do horizonte A húmico. Imagem: Ademir Fontana.

Os minerais secundários dominantes são a caulinita e a gibbsita, esta última com maior presença na fração argilosa. A gibbsitização dos minerais primários ocorreu mais diretamente a partir de feldspatos e nefelina, enquanto a caulinita foi formada principalmente a partir da biotita. Os teores de silte e areia fina são elevados.

De modo geral, os solos associados a afloramentos rochosos são pouco desenvolvidos, apresentando propriedades fortemente influenciadas pelos materiais de origem (Schaefer et al., 2016). A profundidade do solo é extremamente variável, em função da topografia local, com solos muito rasos em encostas íngremes e solos mais profundos em áreas mais estáveis. Os afloramentos rochosos ocorrem dispersos entre manchas de solo, ou pequenas áreas de solo se formam diretamente sobre a rocha nua. A presença de um saprólito profundo pré-intemperizado exerce grande influência sobre a fertilidade do solo, uma vez que os solos desenvolvidos a partir desses mantos são geralmente muito pobres, mesmo que possam ser rasos (Benites et al., 2007; Schaefer et al., 2016). Há diferenças claras e contrastantes entre solos rasos em rochas graníticas ou quartzíticas. Em

rochas mais graníticas, observam-se blocos erráticos associados a mantos intemperizados profundos, e a maioria das espécies arbóreas é encontrada entre grandes afloramentos rochosos (Schaefer et al., 2016). Nas rochas quartzíticas, fraturamento, xistosidade e falhamento são características proeminentes que controlam o desenvolvimento do solo e da vegetação (Schaefer et al., 2016).

Devido à sua pouca profundidade, a maioria dos solos associados a afloramentos rochosos são classificados como “Neossolos Litólicos” no Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (Embrapa, 2018), que correspondem à ordem Entissolos da Taxonomia de Solos dos EUA (Soil Survey Staff, 2014) e aos Leptossolos do sistema de classificação de solos da FAO (IUSS Working Group WRB, 2015). Esses solos são normalmente caracterizados por um horizonte A superficial localizado diretamente sobre a rocha subjacente ou sobre um horizonte C ou saprólito (rocha matriz parcialmente intemperizada).

O horizonte A dos solos altimontanos assume grande importância como critério de classificação em níveis de categorias inferiores, subdividindo os Neossolos em diferentes subordens (Embrapa, 2018).

Geoambientes de Campos Brejosos Montanos

São campos e formações herbáceas, normalmente adaptadas à inundação prolongada e hidromorfismo, em sedimentos argilosos, argilo-siltosos ou orgânicos, muitas vezes profundos, localizados entre encostas montanhosas ou terraços, florestados. Não incluem os ambientes brejosos que podem também ocorrer como variantes inundáveis no meio de outras formações não florestais, descritas nesse artigo. A maioria dos Campos Brejos Montanos ocorre em áreas de antigos lagos colmatados durante o Holoceno, no interior na Mata Atlântica. Em muitos casos, foram artificialmente drenados para cultivo de arroz ou plantio de pastagens no último século.

Possuem vegetação hidrófila adaptada, rica em Ciperáceas, Eriocauláceas, Xiridáceas e Tifáceas. Estes ambientes funcionam como verdadeiras esponjas hídricas, desempenhando um papel crucial na regulação dos fluxos de água e na manutenção das nascentes e cabeceiras de importantes bacias hidrográficas (Martinelli et al., 2009; Safford, 1999). A saturação hídrica constante e o acúmulo de matéria orgânica em decomposição lenta levam à formação de solos escuros, ricos em carbono e extremamente ácidos.

Os solos dominantes são Gleissolos, Háplicos ou Melânicos, e Organossolos. A ocorrência de Organossolos é geralmente menor que os Gleissolos. Dois perfis típicos (Gleissolo e Organossolo), ambos com vegetação dominada por Taboa (*Typha* sp.) foram selecionados para exemplificar o pedoambiente de Campos Brejosos

Geoambientes de Campos Rupestres em Montanhas

Os Campos Rupestres em montanhas e maciços residuais são um tipo peculiar de vegetação caracterizada por uma combinação de árvores anãs, arbustos, ervas, gramíneas e geófitas, que crescem em solos muito pobres em nutrientes em afloramentos rochosos nas partes mais altas da paisagem montanhosa antiga brasileira. Os Campos Rupestres podem ser encontrados em todo o Brasil, em diferentes litologias (quartzito, itabirito, filitos, granitos, gnaisses, sienitos, xistos), principalmente em altitudes elevadas (acima de 800 m) (figura 14)

Uma ampla revisão de dados de solos existentes em Campos Rupestres revelou uma tendência geral de muito baixa fertilidade, perfis rasos, acidez e severa deficiência de fósforo (Schaefer et al., 2016). A biomassa vegetal dos Campos Rupestres geralmente aumenta com a profundidade do solo. As diferenças físicas e morfológicas, em vez das químicas, nos solos dos Campos Rupestres são os principais fatores que

controlam as comunidades vegetais (estrutura e composição) em seus diferentes ambientes. O agrupamento de todos os solos de Campo Rupestre permitiu distinguir dois grupos básicos de solos pobres em nutrientes: (1) um relacionado

com maior acumulação de matéria orgânica e texturas argilosas/siltosas (desenvolvidas a partir de canga rica em Fe^* e Itabirito); (2) solos de textura arenosa com maiores níveis de Al^{3+} trocável (quartzito e granitos, principalmente).

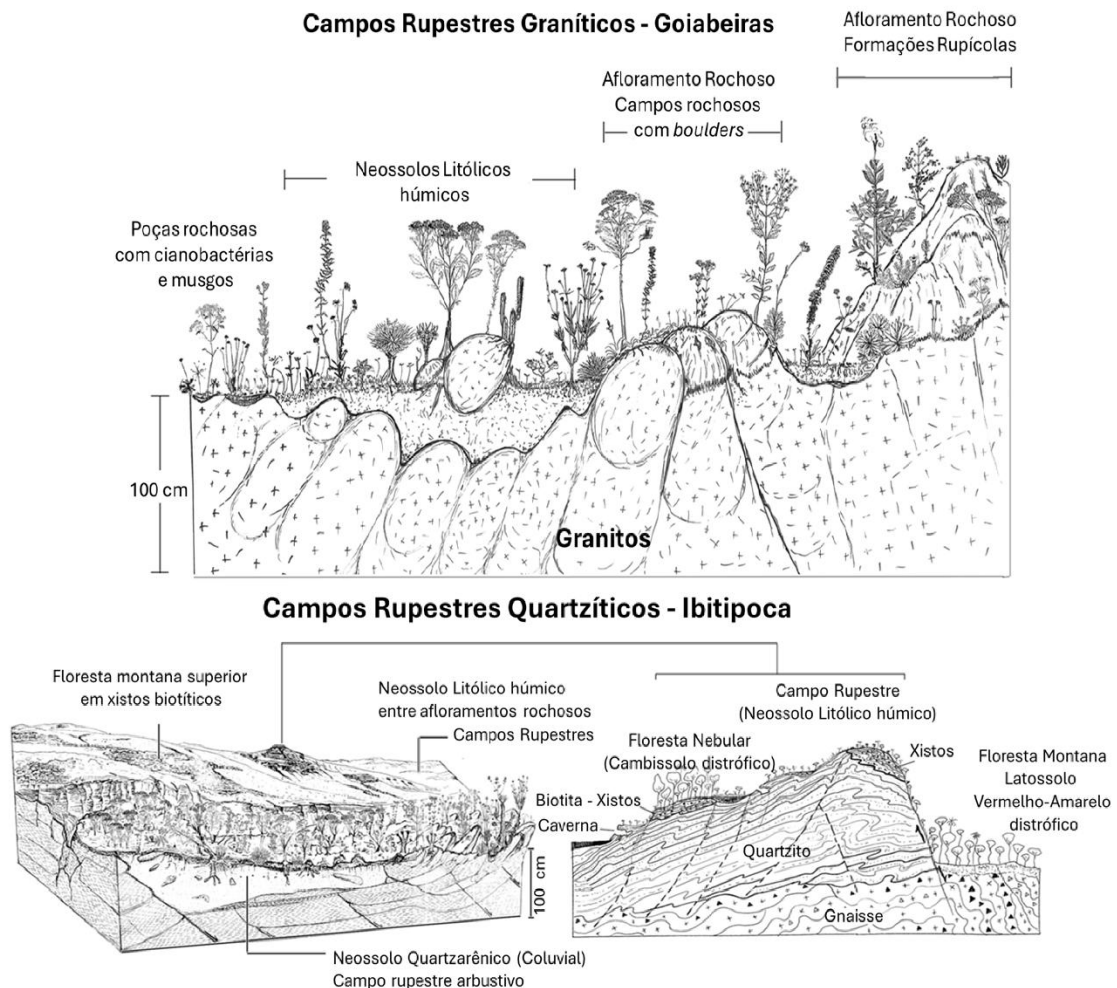


Figura 14. Blocos diagrama de dois campos rupestres típicos, em litologias muito contrastantes (granitos, em Goiabeiras; quartzitos, no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais), ambos inseridos e cercados pela Mata Atlântica (por Carlos Schaefer). A Convergência fisionômica e afinidades florísticas denotam a impropriedade de separar o Complexo Rupestre pela litologia. Campos Rupestres representam um Complexo de Vegetação Neotropical, azonal, ocorrendo num mosaico de “ilhas” montanhosas, de afloramentos rochosos, principalmente sobre quartzitos, canga, xistos e granitos, e solos rasos, deles derivados. Em termos de distribuição, ocorrem em mosaico por todo o Brasil, sem limites de latitude ou longitude, e sem limites climáticos.

O termo Campos Rupestres foi usado pela primeira vez por Magalhães (1966) para definir a vegetação encontrada no topo da Serra do Espinhaço, em solos associados a afloramentos de quartzito (Figura 15). Apesar de sua abundância no alinhamento do Espinhaço, principalmente associado a quartzitos e metarenitos pré-cambrianos (Fernandes, 2016), ele é amplamente

distribuído no Brasil, sendo encontrado em todos os biomas brasileiros (não apenas no Cerrado – ao contrário do que se pensa), em litologias contrastantes (granitos, gnaisses, xistos, sienitos, metapelitos, itabiritos) (Funch et al., 2002; Harley & Simmons, 1986; Jacobi & Carmo, 2011; Jacobi et al., 2007; Vincent & Meguro, 2008). (Figura 16), todas representando as rochas mais

resistentes em termos de condições químicas e físicas (Benites et al., 2005; Schaefer et al., 2016). Semir (1991) considerou que os Campos Rupestres incluem qualquer tipo de vegetação aberta associada a afloramentos rochosos. Veloso et al. (1991) classificaram como “refúgios vegetais ou tipos de vegetação relictas” floristicamente diferentes da flora dominante circundante. Colli-Silva et al. (2019) propuseram que tais áreas atuaram como refúgios durante fases climáticas secas associadas a grandes glaciações, bem como centros de especiação recente.



Figura 15. Campo rupestre no Espinhaço, localizado no Parque Estadual da Serra do Intendente, inserido nos distritos de Tabuleiro do Mato Dentro e Itacolomi, no município de Conceição do Mato Dentro, Minas Gerais.

Embora existam enormes diferenças no substrato e no clima, essas áreas de Campos Rupestres compartilham características comuns, o que permite agrupá-las como um Complexo Rupestre (Benites et al., 2003; Schaefer et al., 2016; Semir, 1991): solos rasos e extremamente oligotróficos, alta incidência de radiação solar, isolamento geográfico, grande amplitude térmica diária, déficit hídrico, exposição ao vento e altitudes geralmente acima de 900 metros. Além disso, essas terras altas são muito suscetíveis a

regimes de incêndio frequentes e severos, que participam da dinâmica dos Campos Rupestres. O fogo nos Campos Rupestres desempenha um papel fundamental no desenvolvimento e na sobrevivência das plantas, pois controla os ciclos de destruição, regeneração, maturação e reprodução, tendo, portanto, grande influência na pressão seletiva que permitiu o surgimento da enorme diversidade nas pastagens rupestres (Alves et al., 2014; Grime, 2001; Jacobi et al., 2008; Nunes et al., 2015; Schaefer, 2013; Schaefer et al., 2015; Schaefer et al., 2016; Viana & Lombardi, 2007). As condições ambientais adversas, somadas ao relevo montanhoso acidentado dos Campos Rupestres no seio da Mata Atlântica proporcionam uma combinação complexa e variada de substratos, declive, altitude e condições edáficas, promovendo conjuntamente a diversificação de espécies por meio da especialização de nicho. Tal caso é exemplarmente ilustrado no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais (Figura 16).

Além disso, a distribuição insular dos Campos Rupestres no Brasil aponta para um corte no fluxo gênico em relação às áreas florestais circundantes, mantendo sua identidade florística singular por meio de isolamento e estabilidade biogeográfica de longo prazo, permitindo a seleção de inúmeras adaptações e especiações da vegetação ao longo do tempo, tornando os CR um foco crítico de biodiversidade em qualquer bioma, com inúmeros endemismos em escala regional e local (Giulietti et al., 1997; Myers et al., 2000).

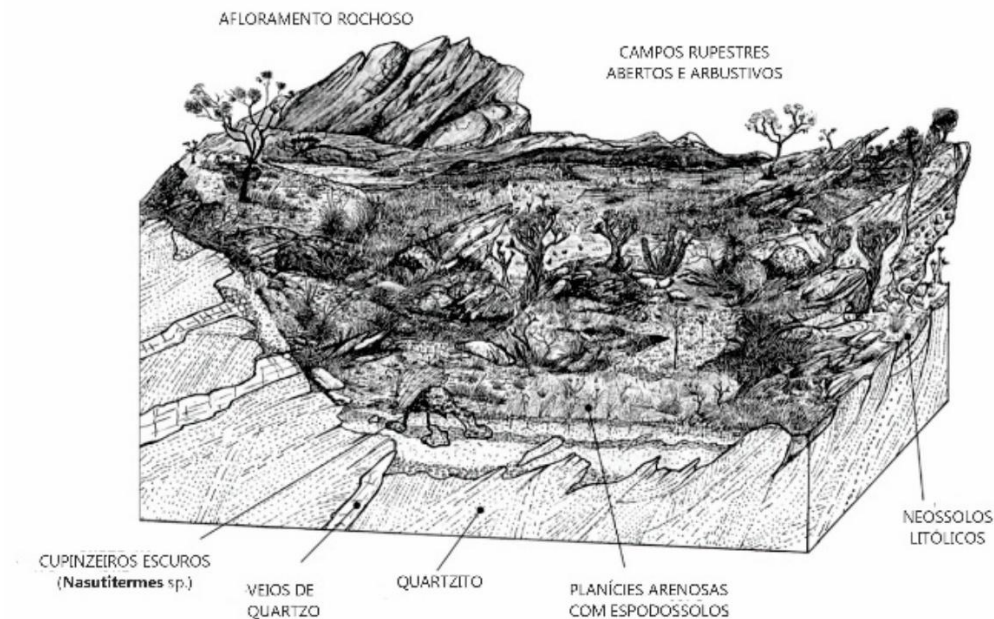


Figura 16. Campo rupestre no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, ilustrando a complexa combinação de substratos, declive e condições edáficas que promovem a diversificação de espécies (Por Carlos Schaefer)

Geoambientes de Campos Ferruginosos no Quadrilátero Ferrífero

Um tipo especial de geoambiente se desenvolve sobre litologias ricas em ferro nas antigas montanhas Brasileiras. O Quadrilátero Ferrífero, com cerca de 7200 km², apresenta uma estrutura geológica antiga e complexa na região sudeste do estado de Minas Gerais – Brasil, e é reconhecido principalmente por suas rochas proterozoicas ricas em minério de ferro (Carmo & Jacobi, 2013; Jacobi & Carmo, 2008). Esta formação geológica de idade pré-cambriana exerce forte controle estrutural sobre o terreno regional, devido à grande resistência à erosão de suas litologias, criando uma paisagem de montanhas, na qual se formam formações vegetais únicas, com alto índice de diversidade e espécies endêmicas (Skirycz et al., 2014; Zappi et al., 2017). Ali, a vegetação de Formações Ferruginosas (canga) ocupa aproximadamente 100 km², representando 14,2% da área do Quadrilátero Ferrífero (Carmo et al., 2018; Carmo & Jacobi, 2013).

Pereira (2016) caracterizou os solos e a vegetação de uma área representativa de Formações Ferruginosas ao longo da borda leste

(Mata Atlântica) do Quadrilátero Ferrífero no estado de Minas Gerais, Brasil, examinando as relações entre atributos selecionados do solo e a distribuição de espécies vegetais ao longo de um gradiente fitofisionômico. Nesse verdadeiro Complexo Rupestre Ferruginoso (Schaefer et al., 2016), quatro tipos principais de vegetação se destacam, e foram classificados como:

Campos Rupestres Ferruginosos Herbáceos (CRFH) - Vegetação aberta em solos muito rasos e bem drenados, raramente ultrapassando 10 cm de profundidade, com dominância de *Vellozia graminea* Pohl e *V. tragacantha* Mart. ex Seub (Jacobi et al., 2007; Vincent & Meguro, 2008). Os antigos cupinzeiros geralmente estão associados a solos ligeiramente mais profundos (20 cm).

Campos Rupestres Ferruginosos Arbustivos - ocorre como arbustos esparsos em canga laterítica dura fraturada, com solos mais profundos que os do Campo Herbáceo; as principais espécies são *Vellozia compacta* Mart., *Lychnophora pinaster* Mart. e *Stachytarpheta glabra* Cham (Viana & Lombardi, 2007).

Campos Rupestres Herbáceos Brejosos - encontrados na área de planície dentro da

superfície plana do planalto, onde ocorre alagamento sazonal durante a estação chuvosa (Carmo et al., 2024);

Mata de Capão (MC) - pequenos fragmentos florestais de formas circulares a semicirculares, com depressões suaves, mas sem alagamento (20 a 40 cm mais profundos). Os solos são profundos, com menos concreções, e as espécies típicas são: *Copaifera langsdorffii* Desf., *Myrcia amazonica* DC., *Machaerium brasiliense* Vogel, *Eugenia sonderiana* O.Berg. e *Miconia corallina* Spring ex Mart (Vincent, 2004).

Os solos que sustentam as fisionomias de CRFH neste estudo são sempre distróficos (pobres em nutrientes), ácidos e intemperizados, mas demonstram variações importantes em termos de atributos químicos, físicos e morfológicos (Schaefer et al., 2016; Vincent & Meguro, 2008). Essas variações parecem ser responsáveis por controlar, ou pelo menos influenciar, a distribuição das espécies e o acúmulo de biomassa (Caneschi et al., 2018).

Os Campos Rupestres Ferruginosos Herbáceos Brejosos foram associados a solos com altíssima retenção de P, bem como altos níveis de silte (representados por micronódulos de canga) (Vincent & Meguro, 2008). Por outro lado, as ilhas Florestais ou Capões apresentaram os solos mais profundos e correlacionaram-se com alto nível de alumínio e argila, com teores de nutrientes comparativamente mais elevados (Pereira, 2016). Os Campos Rupestres Ferruginosos Arbustivos representaram um estágio intermediário de degradação no gradiente de canga ferruginosa, correlacionado com teor de areia grossa (fragmentos de concreções) e K, à medida que a canga rica em ferro se intemperiza gradualmente e libera nutrientes - resultando no aumento da biomassa vegetal e na formação de solos bem drenados (Silveira et al., 2020; Vincent & Meguro, 2008).

O estudo revelou um gradiente pedológico claro acompanhando as mudanças na estrutura e

diversidade da vegetação (Pereira, 2016). Mais uma vez, a textura do solo se mostra um dos principais fatores responsáveis pela diferenciação da vegetação entre os ambientes (Carmo et al., 2024; Schaefer et al., 2016).

Geoambiente de Campos Cerrados e Campos Sujos de Planaltos quartzosos e xistosos

Um dos menos conhecidos e estudados dos campos inseridos nos limites da Mata Atlântica corresponde aos Campos Cerrados e Campos Sujos, de ocorrência comum nas transições entre a Mata Atlântica e os Cerrados do Brasil Central. Nos campos das Vertentes, forma uma imensa ilha de Cerrado desenvolvida sobre substratos muito pobres e ácidos, como metarenitos, xistos quartzosos, micaxistos aluminosos e ardósias. Em geral, os solos são bem rasos, com predominância de Cambissolos rasos, muito ricos em Al^{3+} fitotóxico, ou Neossolos Litólicos. A distrofia é generalizada, assim como a incidência de fogo e ventos. Em contraste com os Campos Rupestres Quartzíticos, possuem maior teor de argila e silte, e cores mais desenvolvidas.

A Serra da Canastra, Serra do Lenheiro e São José são bons exemplos desse geoambiente não florestal. Muitas vezes, transicionam para campos rupestres típicos, quando a litologia quartzítica se faz presente, especialmente nas escarpas e encostas mais íngremes. A flora desses campos é adaptada tanto ao oligotrofismo e acidez dos solos quanto ao fogo periódico, apresentando uma notável convergência fisionômica com os campos rupestres, embora com distintas composições de espécies (Ratter et al., 1997; Vasconcelos, 2011).

Implicações biogeográficas dos geossistemas rupestres

Embora geossistemas rochosos sejam encontrados em todos os continentes, o Brasil se destaca como um hotspot de biodiversidade para

plantas rupícolas (Azevedo et al., 2024; Hopper et al., 2016; Martinelli, 2007; Porembski, 2007). Essa alta diversidade pode estar associada à grande geodiversidade do território brasileiro, que consiste em uma variedade de afloramentos de diferentes litologias, como granito-gnaiss (e migmatitos), xistos, calcários, metarenitos, itabiritos e quartzitos (Barthlott et al., 2005; de Paula et al., 2021; Schaefer et al., 2023).

Estudos amplos sobre os solos dos Geossistemas Rupestres brasileiros revelaram forte similaridade nos atributos edáficos entre os solos dos geoambientes Altimontanos ou Rupestres, e individualização dos geossistemas ferruginosos (Schaefer et al., 2016). Em todos os casos são fundamentalmente comunidades estresse-tolerantes, com filtros ambientais convergentes (solos rasos, deficiência nutricional severa, teores de Al^{3+} elevados, matéria orgânica recalcitrante e aromática, déficit hídrico independente da sazonalidade, carbono pirogênico, exposição aos ventos, temperaturas extremas, elevada pedregosidade), e substratos tão distintos mostram um complexo fitofisionômico convergente em seus aspectos mais fundamentais. Ressalta-se que não foram incluídos *inselbergs* de áreas semiáridas, nem afloramentos de calcário, nesse estudo.

Os dados edáficos apontam que, na verdade, o que existe é um grande complexo rupestre brasileiro, que não pode nem deve ser separado por litologia, nem por cota altimétrica, nem por clima. Por exemplo, na serra do Itatiaia e no Caparaó, acima de 2000 metros, vamos encontrar geossistemas rupestres típicos, e bem variados, sobre sienitos, migmatitos ou gnaisses graníticos (com Cambissolos e Neossolos Litólicos dominantes). Em contrapartida, os mesmos geossistemas vão ocorrer em maciços montanhosos ou montanhas quartzíticas do Espinhaço, como Caraça, Itambé, ou Serra do Cipó, ou quartzo-xistosas (Lenheiro, São José) com variações entre campos mais abertos e

gramíneos, abertos, em Cambissolos ou Espodossolos arenosos mais profundos, até Neossolos litólicos equivalentes nas áreas onde a rocha quartzítica ou xistosa aflora. Todo e qualquer geossistema rupestre é singular, e deveria ser alvo de proteção à priori, pelo fato de ser rupestre.

A razão para a existência do Complexo Rupestre é a resistência diferencial das rochas ao intemperismo, e a longa evolução da paisagem brasileira sem movimentações tectônicas relevantes, o que confere à paisagem sua condição estável e rupestre (dominada por rocha). Rochas ígneas graníticas, sieníticas ou metamórficas (migmatíticas, xistosas), além de quartzitos, metarenitos e itabiritos, podem produzir geossistemas rupestres muito semelhantes, com filtros ambientais equivalentes, similares, imersos em climas muito variáveis, mas sempre com pedoclima extremo (pela condição rupestre). Como não existem fronteiras florísticas distintas entre todos eles, em sua ampla distribuição por todos os biomas, mas antes uma sobreposição marcante de muitos gêneros e mesmo espécies, não há como justificar essa separação arbitrária.

Voltamos às descrições do livro pioneiro de Phytogeographia do Brasil (Sampaio, 1938), que denominaram a vegetação aberta dos topos de montanha do Leste brasileiro de “campos alpinos”, seguindo a sugestão de Gonzaga de Campos (1912). Relatam que não são contínuos (antes em mosaico), mas destacam sua generalidade nas chapadas altas da Canastra, do Alto Rio Grande, do Itatiaia, do Caparaó, da Serra dos Pineneus em Goiás, da Serra do Espinhaço, desde a Bahia até MG. Destacam a ampla variação altimétrica e o papel de Velloziaceae (*Vellozia* Vand. e *Barbacenia* Vand.) como estruturadoras dos campos rupestres. Sampaio (1938) também relata que mesmo os *inselbergs* urbanos do Rio de Janeiro possuem *Vellozia* (na Tijuca e na Penha) ao lado de *Barbacenia*, bem como os campos ferríferos na Serra do Curral, em

Belo Horizonte, Minas Gerais. Mostra assim, como visão fitogeográfica ampla, a afinidade florística geral em todo o Brasil, e a tendência aos endemismos locais. Tal visão nos parece mais pertinente para o reconhecimento de um bioma ou domínio rupestre.

Vasconcelos (2011) realizou uma revisão sobre o uso dos termos e corroborou a separação entre campos de altitude e rupestres, com base na litologia. Contudo, não realizou nenhuma revisão sobre dados edáficos, totalmente negligenciados em estudos botânicos em geral, nem aprofundou nas muitas sobreposições florísticas que existem nos enclaves quartzíticos mais próximos do litoral, como Serra Negra e Ibitipoca, em Minas Gerais.

Essa visão não abrangente e aprofundada de um Complexo Rupestre Brasileiro pouco ajudou na sua conservação. Recentemente, numa base mais robusta e abrangente, Azevedo et al. (2024), mostraram, antes de tudo, o forte efeito climático no agrupamento dos geossistemas rupestres (ou rupícolas) e a separação dos *inselbergs* em grupos florísticos distintos na Caatinga e na Mata Atlântica. Ressaltam, contudo, a identidade florística dos campos rupestres quartzíticos, comparado aos campos de altitude, sem mencionar as possíveis sobreposições nos enclaves dentro da Mata Atlântica, fora do contexto do Espinhaço, nem usar qualquer dado de solos. Sendo evidente o controle climático observado, é de se admitir que os campos rupestres do Espinhaço, ocorrentes num domínio mais sazonal limítrofe (ou incluso) ao Cerrado, possuam uma assembleia distinta de espécies em relação aos campos de altitude, sem que isso signifique um efeito geral da litologia. Além disso, os autores, acertadamente, tratam todos os geossistemas como litobiomas, o que pressupõe o reconhecimento do caráter rupestre de todos.

O tradicional não reconhecimento do Complexo Rupestre Brasileiro como bioma de

expressão nacional tornou muito frágeis as medidas protetivas de ordem legal, especialmente fora do contexto clássico de ocorrências mais estudadas (Mata Atlântica e transição com Cerrado), tornando a conservação um grande desafio. Ao contrário, vinculou sua existência dentro dos biomas como enclaves de exceção, sem oferecer salvaguarda maior de proteção, a despeito de sua importância ao abrigar uma elevada diversidade florística. Ao separar arbitrariamente os ambientes rupestres em províncias florísticas como enclaves associados, sem a devida ênfase fitofisionômica, diminuiu seu valor intrínseco como detentor geral de elevada biodiversidade, em si mesmos.

Não parecem existir vários litobiomas, mas antes um Complexo Rupestre Brasileiro, que abarca todos os geossistemas nas diferentes litologias de ocorrência. Por essa razão, *inselbergs* graníticos no litoral do Paraná, ainda que possuidores de formações rupestres, vão abrigar um conjunto de espécies distintas dos *inselbergs* em Minas Gerais, e estes das montanhas-ilhas cearenses. E todos serão, marcadamente, influenciados pelo bioma envolvente e o clima regional. Um caminho mais promissor seria considerar todo o Complexo Rupestre (ou rupícola) como um bioma integral, abrangendo todas as variações retromencionadas, protegendo-as dentro do mesmo marco legal, numa visão sistêmica sem eleger relevâncias especiais para casos especiais. Todas, rupestres que são, estão em igualdade de fragilidades e riscos, e demandantes de uma lei única e abrangente.

CONCLUSÕES

Esta revisão crítica evidencia que a Mata Atlântica, longe de ser um domínio exclusivamente florestal, abriga uma extraordinária diversidade de ecossistemas não florestais. Os nove geoambientes não florestais aqui caracterizados constituem um mosaico

pedológico e florístico de complexidade notável, moldado por interações entre litologia, geomorfologia, clima e história evolutiva (Schaefer et al., 2016). Essa heterogeneidade edáfica, por sua vez, sustenta comunidades vegetais altamente especializadas e adaptadas a condições de estresse ambiental extremo déficit hídrico, baixa disponibilidade de nutrientes, elevados teores de alumínio tóxico, regimes de fogo frequentes e exposição a ventos e radiação solar intensa (Silveira et al., 2016).

Os ecossistemas não florestais da Mata Atlântica funcionam como verdadeiros museus vivos da evolução neotropical. Vários desses ambientes se mantiveram relativamente estáveis durante as oscilações climáticas do Quaternário, atuando como refúgios paleoambientais que preservaram linhagens antigas e promoveram especiação contínua (Fernandes, 2016; Silveira et al., 2016). Os Campos Rupestres, em particular, concentram cerca de 15% de toda a flora brasileira em menos de 1% do território nacional, com níveis de endemismo que rivalizam ou superam os das florestas adjacentes (Giulietti et al., 1997; Silveira et al., 2016). Os *inselbergs* costeiros, as muçunungas, os campos ferruginosos e os campos de altitude abrigam comunidades florísticas únicas, com elevada diversidade beta e forte estruturação filogenética, evidenciando processos evolutivos distintos e isolamento biogeográfico de longo prazo (Azevedo et al., 2024; Pinto-Junior et al., 2020a; Pinto-Junior et al., 2023).

Apesar de sua importância ecológica, evolutiva e biogeográfica, esses ecossistemas enfrentam ameaças existenciais que comprometem sua integridade e persistência. A mineração de ferro no Quadrilátero Ferrífero (Silveira et al., 2020; Skirycz et al., 2014), a expansão agrícola e silvicultural sobre campos cerrados e muçunungas (Araújo et al., 2008), a drenagem artificial de campos brejosos (Embrapa, 2018), a urbanização acelerada sobre

restingas e *inselbergs* costeiros, e os incêndios de origem antrópica (Nunes et al., 2015) constituem vetores de degradação de impacto crescente e, muitas vezes, irreversível (Rezende et al., 2021). Modelos preditivos indicam que as mudanças climáticas podem eliminar até 95% da área climaticamente adequada para campos rupestres até o final do século, com perda de 25% da diversidade florística (Fernandes et al., 2014). A invasão de espécies exóticas, especialmente gramíneas africanas e *Acacia mangium*, desfigura a estrutura e composição das comunidades nativas, comprometendo processos ecológicos fundamentais (Overbeck et al., 2015).

A conservação desses ecossistemas exige uma mudança de paradigma nas políticas públicas brasileiras. Historicamente, as estratégias de conservação da Mata Atlântica têm privilegiado as formações florestais, negligenciando a importância e a vulnerabilidade dos campos associados (Overbeck et al., 2015). A ausência de reconhecimento legal específico para o Complexo Rupestre Brasileiro como bioma ou domínio fitogeográfico distinto enfraquece as medidas protetivas e dificulta a implementação de planos de manejo adequados. É imperativo que os instrumentos legais de conservação unidas unidades de conservação, áreas de preservação permanente, reservas legais sejam revistos e ampliados para garantir a proteção efetiva da geodiversidade e biodiversidade não florestal da Mata Atlântica (Fernandes et al., 2014; Rezende et al., 2018).

Lacunas significativas de conhecimento persistem e demandam esforços de pesquisa futuros. Estudos detalhados sobre a ecologia funcional, dinâmica populacional e resiliência das comunidades não florestais são escassos, especialmente para geoambientes menos estudados como os campos brejosos montanos e os campos cerrados sobre substratos xistosos (Vasconcelos, 2011). A caracterização pedológica de alta resolução, integrando análises mineralógicas, micromorfológicas e

geoquímicas, é fundamental para compreender os mecanismos de filtragem ambiental e coexistência de espécies (Schaefer et al., 2016). Abordagens multidisciplinares que integrem pedologia, botânica, ecologia, paleoclimatologia e genética de populações são essenciais para desvendar a história evolutiva desses ecossistemas e subsidiar estratégias de conservação baseadas em evidências (Azevedo et al., 2024; Silveira et al., 2016).

Por fim, é crucial reconhecer que a conservação dos campos da Mata Atlântica não é apenas uma questão de preservação de espécies ou paisagens, mas de manutenção de processos evolutivos, serviços ecossistêmicos e patrimônio natural insubstituível. Esses ecossistemas regulam fluxos hídricos (Martinelli et al., 2009; Safford, 1999), armazenam carbono, protegem solos contra erosão, abrigam polinizadores e dispersores, e guardam registros paleoclimáticos e paleoambientais de valor inestimável (Behling, 2002; Ledru et al., 1998). Sua perda representa o apagamento de capítulos inteiros da história evolutiva sul-americana (Fernandes, 2016). A urgência de proteger o mosaico completo de ecossistemas que compõem a Mata Atlântica florestas e campos não pode mais ser subestimada (Overbeck et al., 2015; Silveira et al., 2016).

REFERÊNCIAS

- Alves, R. J. V., Silva, N. G., Oliveira, J. A., & Medeiros, D. (2014). Circumscribing campo rupestre – megadiverse Brazilian rocky montane savannas. *Brazilian Journal of Biology*, 74(2), 355–362. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.23212>
- Angulo, R. J., & Lessa, G. C. (1997). The Brazilian sea-level curves: A critical review with emphasis on the curves from the Paranaguá and Cananéia regions. *Marine Geology*, 140(1–2), 141–166. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(97\)00015-7](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(97)00015-7)
- Araújo, D. S. D., Pereira, O. J. & Peixoto, A. L. (2008). Campos Nativos at the Linhares Forest Reserve, Espírito Santo, Brazil. In W. W. Thomas (Ed.), *The Atlantic Coastal Forest of Northeastern Brazil*. The New York Botanical Garden Press.
- Araújo, R. W. (2021). *Modelagem geoambiental do Parque Nacional da Serra do Gandarela (MG): interações solo, relevo e vegetação* [Tese de Doutorado, Universidade Federal de Viçosa].
- Araújo Filho, J. C., Lopes, O. F., Oliveira Neto, M. B., Nogueira, L. R. Q., & Barreto, A. C. (1999). *Levantamento de reconhecimento de média intensidade dos solos da região dos Tabuleiros Costeiros e da Baixada Litorânea do Estado de Sergipe*. Embrapa Solos; Embrapa Tabuleiros Costeiros. (Boletim de Pesquisa, 4).
- Axelrod, D. I. (1985). Rise of the grassland biome, central North America. *The Botanical Review*, 51(2), 163–201. <https://doi.org/10.1007/BF02861083>
- Azevedo, L., Zappi, D. C., Garcia de Oliveira, D. M., Meyer, L., Neves, D. M., Vieira, T. L., & Fernandes, G. W. (2024). On the rocks: Biogeography and floristic identity of rocky ecosystems in eastern South America. *Journal of Systematics and Evolution*, 62(1), 305–324. <https://doi.org/10.1111/jse.13052>
- Barboza, E. G., Rosa, M. L. C. C., Dillenburg, S. R., Tomazelli, L. J., Ayup-Zouain, R. N., & Hesp, P. A. (2021). Holocene sea-level changes in southern Brazil based on high-resolution radar stratigraphy. *Geosciences*, 11(8), 326. <https://doi.org/10.3390/geosciences11080326>
- Barthlott, W., Mutke, J., Rafiqpoor, D. M., Kier, G., & Kreft, H. (2005). Global centers of vascular plant diversity. *Nova Acta Leopoldina (Neue Folge)*, 92(342), 61–83.
- Behling, H. (2002). South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177(1–2), 19–27. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00349-2](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00349-2)
- Benites, V. M., Caiafa, A. N., Mendonça, E. S., Schaefer, C. E., & Ker, J. C. (2003). Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da

Mantiqueira e do Espinhaço. *Floresta e Ambiente*, 10(1), 76–85.

Benites, V. M., Mendonça, E. S., Schaefer, C. E. R., Novotny, E. H., Reis, E. L., & Ker, J. C. (2005). Properties of black soil humic acids from high altitude rocky complexes in Brazil. *Geoderma*, 127, 104–113. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.11.020>

Benites, V. M., Schaefer, C. E. G. R., Simas, F. N. B., & Santos, H. G. (2007). Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(4), 569–577. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400003>

Bomfim, M. R., Santos, J. A. G. Costa, O. V., Otero, X. L., Vilas Boas, G. S., Capelão, V. S., Santos, E. S., & Nacif, P. G. S. (2015). Genesis, characterization, and classification of mangrove soils in the Sabué river bason, Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 39(4), 1247–1260.

Bomfim, M. R., Santos, J. A. G., Costa, O. V., Conceição, J. N., Silva, A. A., Souza, C. S., & Almeida, M. C. (2018). Morphology, Physical and Chemical Characteristics of Mangrove Soil under Riverine and Marine Influence: A Case Study on Subaé River Basin, Bahia, Brazil. In S. Sharma (Ed), *Mangrove ecosystem ecology and function*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.79142>

Buso Junior, A. A., Pessenda, L. C. R., De Oliveira, P. E., Giannini, P. C. F., Cohen, M. C. L., Volkmer-Ribeiro, C., Oliveira, S. M. B., Rossetti, D. F., Lorente, F. L., Borotti Filho, M. A., Schiavo, J. A., Bendassolli, J. A., França, M. C., Guimarães, J. T. F., & Siqueira, G. S. (2013). Late Pleistocene and Holocene vegetation, climate dynamics, and Amazonian taxa in the Atlantic Forest, Linhares, SE Brazil. *Radiocarbon*, 55(2–3), 1747–1762. <https://doi.org/10.1017/S0033822200048669>

Camargo, M. N., Hirano, C., Freitas, F. G., Jacomine, P. T. K., Antones, F. S., Silveira, C. O., & Bennema, J. (1962). *Levantamento de reconhecimento dos solos da região sob*

influência do Reservatório de Furnas (contribuição à Carta de Solos). Serviço Nacional de Pesquisas Agronômicas. (Boletim, 13).

Camargo, P. M. P. (2011). *Aspectos geoquímicos de Gleissolos em ambientes estuarinos da Amazônia Oriental* [Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Pará].

Campos, G. de. (1912). As superfícies de erosão no Brasil. *Revista do Instituto Histórico e Geográfico Brasileiro*, 74, 1–30.

Caneschi, W. L., Felestrino, É. B., Fonseca, N. P., Villa, M. M., Lemes, C. G. C., Cordeiro, I. F., Assis, R. A. B., Sanchez, A. B., Vieira, I. T., Kamino, L. H. Y., Carmo, F. F., Garcia, C. C. M., & Moreira, L. M. (2018). Brazilian ironstone plant communities as reservoirs of culturable bacteria with diverse biotechnological potential. *Frontiers in Microbiology*, 9, 1638. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01638>

Carmo, F. F., & Jacobi, C. M. (2013). A vegetação de canga no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais: Caracterização e contexto fitogeográfico. *Rodriguésia*, 64(3), 527–541. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602013000300005>

Carmo, F. F., Mota, R. C., Kamino, L. H. Y., & Jacobi, C. M. (2018). Checklist of vascular plant communities on ironstone ranges in south-eastern Brazil: dataset for conservation. *Biodiversity Data Journal*, 6, e27032. <https://doi.org/10.3897/BDJ.6.e27032>

Carmo, F. F., Campos, I. C., Carmo, F. F., & Kamino, L. H. Y. (2024). Communities structure and plant diversity in endangered canga vegetation: a reference ecosystem in the Brazilian semiarid region. *Biota Neotropica*, 24(4), 1–12 <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2024-1670>

Carvalho, V. S., Ribeiro, M. R., Souza Junior, V. S., & Brilhante, S. A. (2013). Caracterização de Espodossolos dos Estados da Paraíba e de Pernambuco, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 37, 1454–1463. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832013000600003>

Carvalho-Filho, A. (1989). *Caracterização mineralógica, química e física de duas unidades de paisagem do planalto de Viçosa* [Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa].

Colli-Silva, M., Vasconcelos, T. N. C., & Pirani, J. R. (2019). Outstanding plant endemism levels strongly support the recognition of campo rupestre provinces in mountaintops of eastern South America. *Journal of Biogeography*, 46(8), 1723–1733. <https://doi.org/10.1111/jbi.13585>

de Paula, L. F. A., Colmenares-Trejos, S. L., Negreiros, D., Rosado, B. H. P., Arcoverde de Mattos, E., de Bello, F., Porembski, S., & Silveira, F. A. O. (2020). High plant taxonomic beta diversity and functional and phylogenetic convergence between two Neotropical inselbergs. *Plant Ecology & Diversity*, 13(1), 61–73. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1673846>

de Paula, L. F. A., 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(2), 604–623. <https://doi.org/10.1093/biolinnea/blaa196>

Dias, H. C. T., Schaefer, C. E. G. R., Fernandes Filho, E. I., Oliveira, A. P., Michel, R. F. M., & Lemos Junior, J. B. (2003). Caracterização de solos altimontanos em dois transectos no Parque Estadual do Ibitipoca (MG). *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 27, 469–481. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832003000300009>

Ebeling, A. G., Anjos, L. H. C., Pérez, D. V., Pereira, M. G., & Novotny, E. H. (2013). Atributos físicos e matéria orgânica de Organossolos Háplicos em distintos ambientes no Brasil. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 37(4), 1059–1073. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832013000300023>

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos. (1978). *Levantamento de*

reconhecimento dos solos do Estado do Espírito Santo. Embrapa. (Boletim Técnico, 45).

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos. (1980). *Levantamento semidetalhado e aptidão agrícola dos solos do município do Rio de Janeiro, RJ*. Embrapa. (Boletim Técnico, 66).

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos. (1987). *Levantamento semidetalhado de solos, classificação da aptidão agrícola das terras e anteprojeto de colonização do Projeto Campos Novos no Estado do Rio de Janeiro* (Parte 1). Embrapa-SNLCS/INCRA.

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. (2018). *Sistema Brasileiro de Classificação de Solos* (5. ed.). Embrapa.

Fernandes, G. W. (Ed.). (2016). *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5>

Fernandes, G. W., Barbosa, N. P. U., Negreiros, D., & Paglia, A. P. (2014). Challenges for the conservation of vanishing megadiverse rupestrian grasslands. *Natureza & Conservação*, 12(2), 162–165. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2014.08.003>

Fernandes, M. M. (1996). *Caracterização de solos e uso atual empregando aerofotos não convencionais nas sub-bacias Marengo, Palmital e Silibar, Rio Turvo Sujo, MG* [Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa].

Ferreira, J., Bandeira, D. R., Souza, R., Tureck, C. R., & Lorenzi, L. (2022). Estudo arqueomalacológico do sambaqui sob rocha Casa de Pedra: uma abordagem sobre os recursos pesqueiros das sociedades pré-históricas da Baía Babitonga, Santa Catarina, Brasil. *Revista de Arqueologia*, 35(2), 41–62.

Funch, L.S., Funch, R., & Barroso, G.M. (2002). Phenology of Gallery and Montane Forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Biotropica*,

34(1), 40–50. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00240.x>

Gagen, E. J., Levett, A., Paz, A., Gastauer, M., Caldeira, C. F., Valadares, R. B. S., Bitencourt, J. A. P., Alves, R., Oliveira, G., Siqueira, J. O., Vasconcelos, P. M., & Southam, G. (2019). Biogeochemical processes in canga ecosystems: Armoring of iron ore against erosion and importance in iron duricrust restoration in Brazil. *Ore Geology Reviews*, 107, 573–586. <https://doi.org/10.1016/j.oregeorev.2019.03.013>

Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E. M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S. G., Tscharnkte, T., Weisser, W., & Bommarco, R. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1801), 20142620. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2620>

Giulietti, A. M., Pirani, J. R., & Harley, R. M. (1997). Espinhaço Range region, eastern Brazil. In S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-MacBride, J. Villa-Lobos, & A. C. Hamilton (Eds.), *Centres of plant diversity: A guide and strategy for their conservation* (Vol. 3, pp. 397–404). WWF/IUCN.

Gomes, F. H. (2002). *Caracterização de solos de manguezais e de restinga no município de Ilhéus, Bahia* [Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa].

Gomes, F. H. (2005). *Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso, SP* [Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo].

Gomes, J. B. V., Resende, M., Rezende, S. B., & Mendonça, E. S. (1998). Solos de três áreas de restinga: I. Morfologia, caracterização e classificação. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 33, 1907–1919.

Gouveia, S. E. M., Pessenda, L. C. R., Aravena, R., Boulet, R., Scheel-Ybert, R., Bendassoli, J. A., Ribeiro, A. S. & Freitas, H. A. (2002). Carbon isotopes in charcoal and soils in studies of paleovegetation and climate changes during

the late Pleistocene and the Holocene in the southeast and centerwest regions of Brazil. *Global and Planetary Change*, 33(1–2), 95–106. [https://doi.org/10.1016/S0921-8181\(02\)00064-4](https://doi.org/10.1016/S0921-8181(02)00064-4)

Grime, J. P. (2001). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties* (2nd ed.). John Wiley & Sons.

Harley, R. M., & Simmons, N. A. (1986). *Florula of Mucugê, Chapada Diamantina, Bahia, Brazil*. Royal Botanic Gardens, Kew.

Henneron, L., Sarthou, C., Massary, J.-C., & Ponge, J.-F. (2019). Habitat diversity associated to island size and environmental filtering control the species richness of rock-savanna plants in neotropical inselbergs. *Ecography*, 42(9), 1536–1547. <https://doi.org/10.1111/ecog.04482>

Hopper, S. D., Silveira, F. A. O., & Fiedler, P. L. (2016). Biodiversity hotspots and OCBIL theory. *Plant and Soil*, 403, 167–216. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2764-2>

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (1993). *Levantamento de recursos naturais: Projeto RadamBrasil*. IBGE.

IUSS Working Group WRB. (2015). *World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015* (World Soil Resources Reports No. 106). FAO.

Jacobi, C. M., & Carmo, F. F. (2008). Diversidade dos Campos Rupestres Ferruginosos no Quadrilátero Ferrífero, MG. *Megadiversidade*, 4(1–2), 24–32.

Jacobi, C. M., & Carmo, F. F. (2011). Life-forms, pollination and seed dispersal syndromes in plant communities on ironstone outcrops, SE Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 25(2), 395–412. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062011000200016>

Jacobi, C. M., Carmo, F. F., & Vincent, R. C. (2008). Estudo fitossociológico de uma comunidade vegetal sobre canga como subsídio para a reabilitação de áreas mineradas no Quadrilátero Ferrífero, MG. *Revista Árvore*, 32(2), 345–353. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622008000200017>

- Jacobi, C. M., Carmo, F. F., Vincent, R. C., & Stehmann, J. R. (2007). Plant communities on ironstone outcrops: A diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, 16, 2185–2200. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9156-8>
- Ledru, M. P., Salgado-Labouriau, M. L., & Lorscheitter, M. L. (1998). Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr BP. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99(2), 131–142. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(97\)00049-3](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(97)00049-3)
- Magalhães, G. M. (1966). Sobre os cerrados de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 38(Supl.), 59–70.
- Marques, M. C. M., Trindade, W., Bohn, A. & Grelle, C. E. V. (2021). The Atlantic Forest: An introduction to the megadiverse forest of South America. In M. C. M. Marques & C. E. V. Grelle (Eds.), *The Atlantic Forest: History, biodiversity, threats opportunities of the mega-diverse forest*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7_1
- Martin, L., Suguio, K., Dominguez, J. M. L., & Flexor, J. M. (1997). *Geologia do Quaternário costeiro do litoral norte do Rio de Janeiro e do Espírito Santo*. CPRM/FAPESP.
- Martinelli, G. (2007). Mountain biodiversity in Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 30: 587–597.
- Martinelli, G., Vieira, C. M., Gonzalez, M., Leitman, P., Piratininga, A., Costa, A. F., & Forzza, R. C. (2009). Bromeliaceae da Mata Atlântica brasileira: Lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia*, 60(1), 1–38.
- Martius, C. F. P. von. (1824). *Die Physiognomie des Pflanzenreiches in Brasilien*. Lindauer.
- Messias, M. C. T. B., Leite, M. G. P., Meira-Neto, J. A. A., & Kozovits, A. R. (2012). Fitossociologia de campos rupestres quartzíticos e ferruginosos no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. *Acta Botanica Brasileira*, 26(1), 120–132. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062012000100022>
- Ministério da Agricultura. Departamento Nacional de Pesquisa Agropecuária. Centro de Pesquisas Pedológicas. (1975). *Levantamento exploratório-reconhecimento dos solos do Estado de Alagoas*. Brasil. (Boletim Técnico, 35).
- Ministério da Agricultura. Equipe de Pedologia e Fertilidade do Solo. (1968). *Levantamento de reconhecimento detalhado dos solos que ocupam a parte baixa do núcleo colonial de Macaé*. Brasil. (Boletim Técnico, 5).
- Ministério da Agricultura. Serviço Nacional de Pesquisas Agronômicas. (1958). *Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado do Rio de Janeiro e Distrito Federal: contribuição à carta de solos do Brasil*. Brasil. (Boletim, 11).
- Ministério da Agricultura. Serviço Nacional de Pesquisas Agronômicas. (1960). *Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado de São Paulo: contribuição à carta de solos do Brasil*. Brasil. (Boletim, 12).
- Moreau, A. M. S. S., Ker, J. C., Costa, L. M., & Gomes, F. H. (2006). Caracterização de solos de duas topossequências em Tabuleiros Costeiros do sul da Bahia. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 30, 1007–1019. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832006000600010>
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3), 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Naeem, S., Duffy, J. E., & Zavaleta, E. (2012). The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science*, 336(6087), 1401–1406. <https://doi.org/10.1126/science.1215855>
- Nunes, J. A., Schaefer, C. E. G. R., Ferreira Júnior, W. G., Neri, A. V., Correa, G. R., &

- Enright, N. J. (2015). Soil–vegetation relationships on a banded ironstone “island”, Carajás Plateau, Brazilian Eastern Amazonia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87(4), 2097–2110. <https://doi.org/10.1590/0001-376520152014-0106>
- Overbeck, G. E., Vélez-Martin, E., Scarano, F. R., Lewinsohn, T. M., Fonseca, C. R., Meyer, S. T., Müller, S. C., Ceotto, P., Dadalt, L., Durigan, G., Ganade, G., Gossner, M. M., Guadagnin, D. L., Lorenzen, K., Jacobi, C. M., Weisser, W. W., & Pillar, V. D. (2015). Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. *Diversity and Distributions*, 21(12), 1455–1460. <https://doi.org/10.1111/ddi.12380>
- Panoso, L. A., Santos, H. L., Siqueira, C., Saraiva, F., & Ferreira, M. B. (1980). *Levantamento semidetalhado de solos da área do Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Leite, Coronel Pacheco, MG*. Embrapa-SNLCs. (Boletim técnico, 76).
- Parmentier, I., Harrigan, R. J., Buermann, W., Mitchard, E. T. A., Saatchi, S., Malhi, Y., Bongers, F., Hawthorne, W. D., Leal, M. E., Lewis, S. L., Nusbaumer, L., Sheil, D., Sosef, M. S. M., Affum-Baffoe, K., Bakayoko, A., Chuyong, G. B., Chatelain, C., Comiskey, J. A., Dauby, G., Doucet, J. -L., Fauset, S., ... Hardy, O. J. (2011). Predicting alpha diversity of African rain forests: models based on climate and satellite-derived data do not perform better than a purely spatial model. *Journal of Biogeography*, 38, 1164–1176. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02467.x>
- Pavei, D. D., Borges, C., Santos, M. C. P., Campos, J. B., & Rosa, A. M. (2019). Análise zooarqueológica do Sambaqui Lagoa dos Freitas, extremo sul de Santa Catarina, Brasil: Primeiros resultados e tendências de exploração de ecossistemas litorâneos durante o holoceno final. *Archaeofauna*, 28, 119–130. <https://doi.org/10.15366/archaeofauna2019.28.010>
- Pereira, A. F. S. (2010). *Modelagem geoambiental do Parque Nacional da Serra do Gandarela (MG): interações solo, relevo e vegetação* [Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa].
- Pereira, A. F. S. (2016). *Florística, fitossociologia e relação solo-vegetação complexo rupestre do Quadrilátero Ferrífero, MG* [Tese de Doutorado, Universidade Federal de Viçosa].
- Pinto-Junior, H. V., Müller, L. A. C., & Neri, A. V. (2023). Turnover is the dominant process of taxonomic and functional β -diversity on Neotropical inselbergs. *Flora*, 305, 152319. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2023.152319>
- Pinto-Junior, H. V., Villa, P. M., Menezes, L. F. T., & Pereira, M. C. A. (2020a). The pattern of high plant diversity of Neotropical inselbergs: Highlighting endemic, threatened and unique species. *Acta Botanica Brasilica*, 34, 645–661. <https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0129>
- Pinto-Junior, H. V., Villa, P. M., Menezes, L. F. T., & Pereira, M. C. A. (2020b). Effect of climate and altitude on plant community composition and richness in Brazilian inselbergs. *Journal of Mountain Science*, 17, 1931–1941. <https://doi.org/10.1007/s11629-019-5801-4>
- Pinto-Junior, H. V., Heringer, G., Diniz, É. S., Müller, L. A. 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, e13860. <https://doi.org/10.1111/geb.13860>
- Porembski, S. (2007). Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. *Brazilian Journal of Botany*, 30(4), 579–586. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400004>
- Porembski, S., Seine, R., & Barthlott, W. (2000). Factors controlling species richness of inselbergs. In S. Porembski & W. Barthlott (Eds.), *Inselbergs: Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions. Ecological Studies* (Vol. 146). Springer-Verlag.
- R Core Team. (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R

Foundation for Statistical Computing.
<https://www.R-project.org/>

RadamBrasil. (1983). *Folhas SF.23/24 Rio de Janeiro/Vitória: geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra*. (Levantamento de Recursos Naturais, 32).

Ratter, J. A., Ribeiro, J. F., & Bridgewater, S. (1997). The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, 80(3), 223–230.
<https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0469>

Rezende, C. L., Scarano, F. R., Assad, E. D., Joly, C. A., Metzger, J. P., Strassburg, B. B. N., Tabarelli, M., Fonseca, G. A., & Mittermeier, R. A. (2018). From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(4), 208–214.
<https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>

Rezende, L. A. L., Fernandes, G. W., Braga, R. P., Dias, L. E., & Gomes, V. M. (2021). Topsoil depth influences the recovery of rupestrian grasslands degraded by mining. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 45, e0210056.
<https://doi.org/10.36783/18069657rbcs20210056>

Rubira, F. G., & Perez Filho, A. (2021). Regressão marinha que sucedeu o optimum climático holocênico. *Revista Brasileira de Geomorfologia*, 22(3), 508–531.
<https://doi.org/10.20502/rbg.v22i3.1843>

Ruschi, A. (1950). Fitogeografia do Estado do Espírito Santo: considerações gerais sobre a distribuição da flora no estado do Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão, Série Botânica*, 1: 1–353.

Safford, H. D. (1999). Brazilian páramos I: An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography*, 26(4), 693–712.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00313.x>

Safford, H. D., & Martinelli, G. (2000). Southeast Brazil. In S. Porembski & W. Barthlott (Eds.), *Inselbergs: biotic diversity of isolated*

rock outcrops in tropical and temperate regions. *Ecological Studies* (Vol. 146). Springer-Verlag.

Saint-Hilaire, A. de. (1975). *Viagem à Província de Goiás*. Editora Itatiaia; EdUSP.

Sampaio, A. J. (1938). *Phytogeographia do Brasil* (2. ed.). Companhia Editora Nacional.

Saporetti-Junior, A. W., Schaefer, C. E. G. R., Souza, A. L., Soares, M. P., Araújo, D. S. D., & Meira-Neto, J. A. A. (2011). Influence of soil physical properties on plants of the Mussununga ecosystem, Brazil. *Folia Geobotanica*, 47(1), 29–39. <https://doi.org/10.1007/s12224-011-9106-9>

Sarcinelli, T. S. (2010). *Muçunungas: enclaves de vegetação arenícola na Floresta Atlântica de Tabuleiro* [Tese de Doutorado, Universidade Federal de Viçosa].

Sarcinelli, T. S., Schaefer, C. E. G. R., Lynch, L. S., Arato, H. D., Viana, J. H. M., Filho, M. R. A., & Gonçalves, T. T. (2009). Chemical, physical and micromorphological properties of termite mounds and adjacent soils along a toposequence in Zona da Mata, Minas Gerais State, Brazil. *Catena*, 76(2), 107–113.
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2008.10.001>

Sarthou, C., Pavoine, S., Gasc, J.-P., de Massary, J.-C., & Ponge, J.-F. (2017). From inselberg to inselberg: Floristic patterns across scales in French Guiana (South America). *Flora*, 229, 147–158.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.02.025>

Scarano, F. R. (2002). Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany*, 90(4), 517–524. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf189>

Scarano, F. R. (2014). *Mata Atlântica: Uma história do futuro*. Edições de Janeiro; Conservação Internacional.

Schaefer, C. E. G. R. (2013). *Bases físicas da paisagem brasileira*. Editora UFV.

Schaefer, C. E. G. R., Candido, H. G., Corrêa, G. R., Campos, P. V., Senra, E. O., Gjorup, D. F. &

Fernandes-Filho, E. (2023). Soils of campos rupestres (rupestrian rasslands) of the old Brazilian mountain ranges. In C. E. G. R. Schaefer (Ed.), *The soils of Brazil*. Springer.

Schaefer, C. E. G. R., Candido, H. G., Corrêa, G. R., Nunes, J. A., & Arruda, D. M. (2016). Soils associated with rupestrian grasslands. In G. W. Fernandes (Ed.), *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_3

Schaefer, C. E. G. R., Corrêa, G. R., Candido, H. G., Arruda, D. M., Nunes, J. A., Araujo, R. W., Rodrigues, P. M. S., Fernandes Filho, E., Pereira, A. F. S., Brandão, P. C. & Neri, A. V. (2015). The physical environment of rupestrian grasslands (campos rupestres) in Brazil: Geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. In G. W. Fernandes (Ed.), *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil* (pp. 15–53). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_2

Schaefer, C. E. G. R., Ker, J. C., Gilkes, R. J., Campos, J. C., Costa, L. M., & Saadi, A. (2002). Pedogenesis on the uplands of the Diamantina Plateau, Minas Gerais, Brazil: A chemical and micropedological study. *Geoderma*, 107, 243–269. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(01\)00151-3](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(01)00151-3)

Schaefer, C. E. G. R., Pereira, T. L., Dergam, J. A., Albuquerque, M. A., & Souza, E. (2006). Barreira biogeográfica da Península de Abrolhos: Geomorfologia, ictiofauna e conciliação de dados botânicos. In R. J. V. Alves & A. A. J. F. Castro (Eds.), *Ilhas oceânicas brasileiras: da pesquisa ao manejo*. Ministério do Meio Ambiente.

Schaefer, C. E. G. R., Souza, E., Vallejos, M., Vidal-Torrado, P., Souza, C. R. G., Corrêa, G. R., Moreira, H. L., Ker, J. C., Alves, R. J. V., Rodrigues, P. M. S., Fernandes Filho, E. I., Nunes, J. A., Simas, F. N. B., Benites, V. M., Machado, P. E. F., & Pinheiro, W. A. (2025). Soils of the Vale Natural Reserve, Linhares, Espírito Santo, Brazil: Pedodiversity, genesis and environmental relationships. *Geoderma Regional*. [no prelo].

Semir, J. (1991). *Revisão taxonômica de Lychnophora Mart. (Vernonieae: Compositae)* [Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas].

Silva, S. M. (2017). A vegetação das restingas no Brasil. In J. C. F. Melo Junior & M. R. T. Boeger, (Eds.), *Patrimônio natural, cultura e biodiversidade da restinga do Parque Estadual Acaraí*. Editora Univille.

Silveira, F. A. O., Negreiros, D., Barbosa, N. P. U., Buisson, E., Carmo, F. F., Carstensen, D. W., Conceição, A. A., Cornelissen, T. G., Echternacht, L., Fernandes, G. W., Garcia, Q. S., Guerra, T. J., Jacobi, C. M., Lemos-Filho, J. P., Le Stradic, S., Morellato, L. P. C., Neves, F. S., Oliveira, R. S., Schaefer, C. E., Viana, P. L., & Lambers, H. (2016). Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: A neglected conservation priority. *Plant and Soil*, 403(1–2), 129–152. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2637-8>

Silveira, F. A. O., Perillo, L. N., Carmo, F. F., Kamino, L. H. Y., Mota, N. F. O., Viana, P. L., Carmo, F. F., Ranieri, B. D., Ferreira, M. C., Vial, L., Alvarenga, L. J., & Santos, F. M. G. (2020). Vegetation misclassification compromises conservation of biodiversity and ecosystem services in Atlantic Forest ironstone outcrops. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 18(4), 238–242. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2020.10.001>

Silveira, V. A. (2021). *Modeling and mapping of inselbergs in the domain of the Atlantic Forest and Caatinga, Brazil* [Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa].

Silveira, V. A., Veloso, G. V., Paula, H. B., Santos, A. R., Schaefer, C. E. G. R., Fernandes-Filho, E. I., & Francelino, M. R. (2022). Modeling and mapping of inselberg habitats for environmental conservation in the Atlantic Forest and Caatinga domains, Brazil. *Environmental Advances*, 8, 100209. <https://doi.org/10.1016/j.envadv.2022.100209>

Simas, F. N. B., Schaefer, C. E. G. R., Fernandes Filho, E. I., Chagas, A. C., & Brandão, P. C. (2005). Chemistry, mineralogy and

micropedology of highland soils on crystalline rocks of Serra da Mantiqueira, southeastern Brazil. *Geoderma*, 125, 187–201.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.07.013>

Simonelli, M., Souza, A. L., Peixoto, A. L., & Silva, A. F. (2008). Floristic composition and structure of the tree component of a Muçununga forest in the Linhares Forest Reserve, Espírito Santo, Brazil. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 100, 345–364.

Skirycz, A., Castilho, A., Chaparro, C., Carvalho, N., Tzotzos, G., & Siqueira, J. O. (2014). Canga biodiversity, a matter of mining. *Frontiers in Plant Science*, 5, 653.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00653>

Soares, P. F. C., Anjos, L. H. C., Pereira, M. G., & Pessenda, L. C. R. (2016). Histosols in an upper montane environment in the Itatiaia Plateau. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 40, e0160176.
<https://doi.org/10.1590/18069657rbcS20160176>

Soil Survey Staff. (2014). *Keys to soil taxonomy* (12th ed.). USDA-Natural Resources Conservation Service.

Strömberg, C. A. E. (2011). Evolution of grasses and grassland ecosystems. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 39, 517–544.
<https://doi.org/10.1146/annurev-earth-040809-152402>

Suguio, K., Martin, L., Bittencourt, A. C. S. P., Dominguez, J. M. L., Flexor, J. M., & Azevedo, A. E. G. (1985). Flutuações do nível relativo do mar durante o Quaternário superior ao longo do litoral brasileiro e suas implicações na sedimentação costeira. *Revista Brasileira de Geociências*, 15(4), 273–286.

Teixeira, P. C., Donagemma, G. K., Fontana, A., & Teixeira, W. G. (Eds.). (2017). *Manual de métodos de análise de solo* (3. ed. rev. e ampl.). Embrapa.

Thomazi, R. D., Rocha, R. T., Oliveira, M. V., Bruno, A. S., & Silva, A. G. (2013). Um panorama da vegetação das restingas do Espírito Santo no contexto do litoral brasileiro. *Natureza Online*, 11(1), 1–6.

<https://www.naturezaonline.emnuvens.com.br/revista/article/view/243>

Vanschoenwinkel, B., de Paula, L. F. A., Snoeks, J. M., Van der Stocken, T., Buschke, F. T., Porembski, S., & Silveira, F. A. O. (2024). The ecological and evolutionary dynamics of inselbergs. *Biological Reviews*, 100(2), 481–507.
<https://doi.org/10.1111/brv.13150>

Vasconcelos, M. F. (2011). O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do leste do Brasil? *Brazilian Journal of Botany*, 34(2), 241–246. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000200012>

Veloso, H. P., Rangel Filho, A. L. R., & Lima, J. C. A. (1991). *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE.

Viana, P. L., & Lombardi, J. A. (2007). Florística e caracterização dos campos rupestres sobre canga na Serra da Calçada, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia*, 58(1), 159–177.
<https://doi.org/10.1590/2175-7860200758112>

Vidal-Torrado, P., Buurman, P., Martinez, P. H. R. M., Lopes-Mazzetto, J. M., Schellekens, J., Coelho, M. R., & Gomes, F. H. (2023). Soils of Restingas. In N. Curi, J. C. Ker, R. F. Novais, P. Vidal-Torrado, & C. E. G. R. Schaefer (Eds.), *The soils of Brazil*. Springer.
https://doi.org/10.1007/978-3-031-19949-3_14

Vieira, V. S., Silva, M. A., Corrêa, T. R., & Lopes, M. H. B. (2014). Mapa geológico do Espírito Santo, escala 1:400.000. In *VI Simexmin, Simpósio Brasileiro de Exploração Mineral, Ouro Preto*.

Vincent, R. C. (2004). *Florística, fitossociologia e relações entre a vegetação e o solo em áreas de campos ferruginosos no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais* [Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo].

Vincent, R. C., & Meguro, M. (2008). Influence of soil properties on the abundance of plant species in ferruginous rocky soils vegetation, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 31(3), 377–

388. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042008000300002>

Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V., & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(4), 244–252. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014>

Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer.

Wickham, H., & Bryan, J. (2023). *readxl: Read Excel files* (Version 1.4.3) [R package]. <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>

Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & Vaughan, D. (2023). *dplyr: A grammar of data manipulation* (Version 1.1.4) [R package]. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>

Zappi, D. C., Moro, M. F., Meagher, T. R., & Lughadha, E. N. (2017). Plant biodiversity drivers in Brazilian campos rupestres: Insights from phylogenetic structure. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2141. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02141>