

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**

WANESSA VIEIRA SILVA MENEZES BATISTA

**ASSEMBLEIAS DE BRIÓFITAS EM FLORESTAS ÚMIDAS DA CHAPADA
DO ARARIPE, CE: MONTAGEM DE COMUNIDADES E POTENCIAL
BIOINDICADOR**

**RECIFE
2018**

WANEISSA VIEIRA SILVA MENEZES BATISTA

**ASSEMBLEIAS DE BRIÓFITAS EM FLORESTAS ÚMIDAS DA CHAPADA
DO ARARIPE, CE: MONTAGEM DE COMUNIDADES E POTENCIAL
BIOINDICADOR**

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós Graduação em
Biologia Vegetal da Universidade
Federal de Pernambuco como
requisito para obtenção do título de
mestre em Biologia Vegetal

Área de concentração: Ecologia

Orientadora: Prof.^a Dra. Nivea Dias dos Santos

Coorientadora: Prof.^a Dra. Kátia Cavalcanti Pôrto

**RECIFE
2018**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD

Batista, Wanessa Vieira Silva Menezes

Assembleias de briófitas em florestas úmidas da chapada do Araripe, CE : montagem de comunidades e potencial bioindicador / Wanessa Vieira Silva Menezes Batista. – 2018.

143 f. : il.

Orientadora: Nivea Dias dos Santos.

Coorientadora: Kátia Cavalcanti Pôrto.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2018.

Inclui referências e anexos.

1. Briófito. 2. Musgo. 3. Ecologia vegetal. I. Santos, Nivea Dias dos (Orientadora). II. Pôrto, Kátia Cavalcanti (Coorientadora). III. Título.

588

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2018 - 183

WANEISSA VIEIRA SILVA MENEZES BATISTA

**ASSEMBLEIAS DE BRIÓFITAS EM FLORESTAS ÚMIDAS DA CHAPADA
DO ARARIPE, CE: MONTAGEM DE COMUNIDADES E POTENCIAL
BIOINDICADOR**

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Biologia Vegetal da
Universidade Federal de Pernambuco,
como requisito parcial para obtenção do
título de Mestre em Biologia Vegetal.

Aprovada em: 21/02/2018

BANCA EXAMINADORA:

Prof^a. Dra. Nivea Dias dos Santos (Orientadora)/
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro

Prof^a. Dra. Adaíses Simone Maciel da Silva (Examinadora externa)/
Universidade Federal de Minas Gerais

Prof. Dr. Augusto César Pessoa Santiago (Examinador externo)/
Universidade Federal de Pernambuco

Trabalhe com aquilo que gosta e não terá
que trabalhar um dia sequer na vida!

Ao meu esposo Henrique e minha família
Às briólogas, que tanto admiro
Nivea Dias e Kátia Pôrto

DEDICO



AGRADECIMENTOS

Ao senhor Deus, pois ele tudo fez por mim, por me conceder tantas alegrias durante estes dois anos do mestrado e momentos também não tão fáceis, mas que me fortaleceram para seguir em frente. E durante esta etapa, deixou meu caminho tão confortável, devido a presença de tantas pessoas que me ajudaram, incentivaram, torceram ou mesmo rezaram por mim, assim, graças eu te dou Divino Pai Eterno.

Ao apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) através da concessão da bolsa de mestrado para o desenvolvimento deste trabalho.

À Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), minha segunda “casa” desde 2011, e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV) por toda infraestrutura e suporte. Em especial ao corpo docente do PPGBV que contribuiu para minha formação e a todos funcionários dedicados, por toda atenção prestada, anteriormente Hildebrando e atualmente: Soraya Liberalquino, Elaine Maria, Adellia Carolline e Felipe Tadeu. Além dos funcionários da UFPE, Charles e Carlos, que sempre deixaram nosso ambiente de estudo mais prazeroso.

À agência de apoio à pesquisa IdeaWild, pela doação de equipamentos de campo, como microscópio, lupa e aparelho GPS.

Aos funcionários da FLONA Araripe, APA da Chapada do Araripe e a RPPN do Soldadinho do Araripe, pelas instruções e apoio durante as excursões de campo.

Aos laboratórios, Ecofisiologia Vegetal – LEV da UFPE e o de Botânica Aplicada da Universidade Regional do Cariri, por conceder equipamentos de suporte, para triagem de alguns materiais coletados.

À minha orientadora Nivea Dias dos Santos, que bem antes do mestrado durante a Graduação, acreditou em mim e me proporcionou tamanha alegria em estudar ainda mais estas pequeninas, sensíveis e previsíveis (Briófitas). A qual serei eternamente grata por todo aprendizado, incentivo, paciência, apoio, confiança e formação acadêmica e humana.

À minha segunda orientadora Kátia Cavalcanti Pôrto, pela amizade, atenção, disposição, aprendizado e por tantos momentos bons vivenciados no dia-a-dia do Laboratório Biologia de Briófitas. Agradeço a Deus por ter colocado em minha vida, duas orientadoras que são referências profissionais e pessoais para mim, duas mulheres guerreiras, justas, sobretudo exemplo de professoras que eu quero ser quando crescer.

Ao casal científico tão querido para mim, Karina Vieiralves Linhares e Weber Girão que levantam a bandeira para preservação da floresta úmida da Chapada do Araripe, obrigada por todo apoio durante a idealização do projeto, pela recepção na cidade do Crato, pelo companheirismo em algumas excursões, pela disposição e ajuda durante todas as coletas. Pelo auxílio prestado mesmo pelas redes sociais, em fim pela nossa amizade.

Ao Erik Andrei pela companhia durante as coletas e recepção na cidade do Crato.

Aos avaliadores do meu projeto de mestrado, Dra. Sylvia Mota de Oliveira, Dra. Elaine Maria dos Santos Ribeiro e Dr. José Domingos Ribeiro Neto, que fizeram contribuições enriquecedoras para o delineamento e desenvolvimento da dissertação.

À professora Dra. Juçara Bordin, por me ajudar a identificar tantas espécies de *Fissidens* que cruzaram meu caminho naquela Chapada.

Aos integrantes, companheiros e amigos do Laboratório Biologia de Briófitas que me ajudaram de forma acadêmica, pessoal e/ou psicológica nos descontraídos e críticos momentos, agradeço: Anna Cristina, Damaris Lisi, Eline Garcia, Leiliane Santos, João Paulo, Luciana Carvalho, Marília, Mércia Silva, Tatiane Lima e Wagner Santos. Em especial, a Lu pelo auxílio incondicional durante o campo, nas identificações; Wagner, menino com milhões de conhecimentos, sempre disposto a ajudar; a Tati por seus conhecimentos de Photoshop e herbário, meus irmãos de laboratório, principalmente, agradeço-lhes pela amizade. Também aos eternos agregados deste laboratório e amantes das criptógamas, agradeço: Arthur Lemos, Ana Carolina, Lucas Costa, Milena Nunes, Rafael Farias, Sinzinando Lima e Thamara Reis pela ajuda nas diversas formas.

À Marlene Alencar que é para nós do laboratório de briófitas mais que a curadora do Herbário UFP, por resolver todos nossos problemas desde organização da coleção de briófitas no herbário, coleções didáticas até assuntos, mecânicos, materiais, elétricos e estruturais para manter o bom funcionamento do nosso laboratório, além de ser a simpatia em pessoa.

Aos alunos do PPGBV que abraçaram a causa de uma formação além da dissertação, na elaboração de palestras, minicursos, organizações de eventos científicos como o I e II Encontro da Biologia Vegetal. E nesta busca de outros saberes, em especial agradeço a parceria e amizade de Luciana Carvalho, Maria Fabíola, Nathália Bandeira, Sinzinando Lima, Débora Cavalcanti e Pedro Sena.

Ao meu esposo Henrique pelo companheirismo, auxílio e apoio durante esta etapa, pelo consolo, sorrisos e choros juntamente comigo, esta vitória é nossa, obrigada por tudo. Até mesmo pelo suporte durante as excursões de campo em pleno período de carnaval.

À minha família amada que estão em todas as partes deste mundo, por todo apoio emocional, seja perto ou distante, mas diariamente via WhatsApp. Em especial a minha querida mãe que acredita em mim, mais do que eu mesma, por ter me mostrado o melhor caminho, por me apoiar em todas as minhas escolhas e principalmente pelos puxões de orelha na hora certa. Agradeço ainda, a tantos amigos que carrego no pensamento, estes que desde a seleção de mestrado torceram por mim.

Aos membros da banca de defesa do mestrado, que aceitaram o meu convite para melhorar o produto final desta dissertação. Assim agradeço: à Dra. Adaíses Simone Maciel da Silva, ao Dr. Augusto César Pessoa Santiago, à Dra. Mércia Patrícia Pereira Silva e a Dra. Inara Roberta Leal.

RESUMO

Esta dissertação teve como objetivo geral conhecer as assembleias de briófitas de Brejos de Altitude Nordestinos (BANs), em especial da floresta úmida da Chapada do Araripe (CA), Ceará, e os processos que atuam sobre a montagem de comunidades em diferentes escalas espaciais nestes ambientes. Inicialmente, foi realizado um inventário das briófitas da CA, com o objetivo de conhecer e determinar a composição florística, a distribuição geográfica e as estratégias ecológicas e reprodutivas das espécies (Capítulo I). Foram encontrados novos registros de espécies para o estado do Ceará e para a região Nordeste. Além disso, as espécies deste enclave portam estratégias ecológicas (*e.g.* formas de vida tolerantes e especificidade de substrato) e reprodutivas (*e.g.* sistema sexual monoico) que favorecem a sua permanência em regiões semiáridas. Ademais, foi verificado que a heterogeneidade da floresta úmida da CA, em função dos fatores ambientais locais, incluindo as perturbações antrópicas, afetam as briófitas epífitas (Capítulo II). Foi constatado que os *proxies* de perturbações antrópicas são os fatores mais relevantes sobre a composição de espécies epífitas. Além disso, em localidades com alto índice de perturbação, dominância da palmeira de babaçu e ausência de fontes hídricas, efeitos negativos acentuados foram encontrados sobre a riqueza de espécies e a diversidade dos grupos funcionais. Estes resultados foram instigadores para a compreensão sobre a fitogeografia e os processos estruturadores das assembleias de briófitas em escala regional, em relação aos BANs (Capítulo III). Mediante dados de literatura (florísticos, ambientais e geográficos), incluindo a CA, foi verificado que os BANs apresentam singularidade florística, sendo a Floresta Atlântica o Domínio que mais contribui para o *pool* regional de espécies. Condições ambientais (precipitação, temperatura, distância do mar e altitude) são filtros determinantes para a composição de espécies, principalmente o baixo índice de precipitação em BANs, comparativamente às Florestas Atlântica e Amazônica. Ademais, em escala de paisagem. Os resultados desta dissertação indicam que os BANs apresentam uma elevada diversidade de briófitas, incluindo espécies típicas de florestas úmidas, que estas assembleias são moldadas pelos fatores associados ao ambiente, e que alterações resultantes de perturbações antrópicas empobrecem as comunidades de briófitas funcional e taxonomicamente.

Palavras-chave: Hepáticas. Musgos. Encraves úmidos. Filtragem ambiental. Perturbações antrópicas.

ABSTRACT

This dissertation had as general goal to survey the bryophyte assemblages of “Brejos de Altitude Nordestinos (BANs)”, especially those growing in the humid forest of the Araripe Plateau, Ceará, and investigate the factors that rule the community assembly process in different spatial scales in these environments. An initial inventory was carried out in the Araripe Plateau in order to determine the floristic composition, geographical distribution and ecological and reproductive strategies of the species (Chapter I). Some species were new records for the state of Ceará and for the Northeast of Brazil. The bryophytes of this enclave have ecological (*e.g.*, desiccation tolerance, substrate specificity, low epiphytic richness) and reproductive (*e.g.*, monoicous sexual system) strategies that favor their permanence in semi-arid areas. In addition, the landscape of the rainforest of the Araripe Plateau was found to be heterogeneous in terms of local environmental factors, including anthropic disturbances over bryophytes (Chapter III). It was concluded that the proxies of anthropic disturbance are the most relevant factors driving species composition. Furthermore, high disturbance indices, dominance of babassu palm, and absence of water sources showed to have a negative effect on the richness of species and diversity of functional groups. These results stimulated the pursuit of the goal of understanding the structuring processes of these assemblages (Chapter II). Literature data (floristic, environmental and geographic), including those concerning the Araripe Plateau, indicated that the BANs present a floristic singularity, being the Atlantic Forest the Domain that most contributes to the regional pool of species. Environmental conditions (precipitation, temperature, distance from the sea, and altitude) are the determining factors for species composition, mainly the low rainfall of BANs compared to the Atlantic and Amazonian Forests. However, the ecological analyses also led to explanations that indicate that other factors are associated. The results of this dissertation indicate that the BANs host a high diversity of bryophytes, including typical wetland species, and these assemblages are driven by factors associated with the environment, and that changes resulting from anthropic disturbances have impoverished the diversity of bryophytes.

Keywords: Liverworts. Mosses. Humid Enclave. Environmental filtering. Anthropic Disturbance.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	13
2.1 MONTAGEM DE COMUNIDADES: PROCESSOS ECOLÓGICOS	13
2.2 EFEITO DAS PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS SOBRE AS BRIÓFITAS	16
3 PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS AFETAM NEGATIVAMENTE ASSEMBLEIAS DE BRIÓFITAS DE UM ENCRAVE ÚMIDO DO SEMIÁRIDO DO NORDESTE DO BRASIL	21
4 OÁSIS NO SEMIÁRIDO: COMO O CLIMA INFLUENCIA A DISTRIBUIÇÃO DE BRIÓFITAS EM ENCRAVES ÚMIDOS NO NORDESTE DO BRASIL?	48
5 CONCLUSÕES.....	88
REFERÊNCIAS	90
APÊNDICE A - ARTIGO PUBLICADO NO PERIÓDICO ACTA BOTANICA BRASILICA.....	103
APÊNDICE B – IMAGENS DA ÁREA DE ESTUDO, CHAPADA DO ARARIPE, CEARÁ.....	140
APÊNDICE C – CARTILHA PARA POPULARIZAÇÃO DO CONHECIMENTO CIENTÍFICO	142

1 INTRODUÇÃO

Entender os processos que configuram o padrão de distribuição espacial das espécies é um tema central na ecologia de comunidades. Estes processos são conhecidos como regras de montagem, sendo conceituados como qualquer processo ecológico que atua a favor ou contra as espécies do grupo regional, e assim, determina a composição da comunidade local (GÖTZENBERGER et al., 2012). Comunidades biológicas podem ser explicadas dentro de dois paradigmas principais: o estocástico, prêve que a distribuição das espécies é determinada por fatores aleatórios ou dependentes de dispersão (HUBBELL, 2001; WEIHER; KEDDY, 2004). Em contradição, o determinístico, baseado em nicho, sugere que condições abióticas e bióticas atuam como “filtros” para a estruturação das comunidades (KEDDY, 1992; WEIHER; KEDDY, 2004; GÖTZENBERGER et al., 2012). Além disso, a exploração de recursos, a fragmentação e a degradação de habitats são perturbações antrópicas que têm acometido corbeturas florestais em escala global, e consequentemente, também atuam na reorganização das comunidades (WESTERN, 2001). Essas perturbações (crônicas ou agudas) geram alterações nas condições ambientais (LÔBO et al., 2011) e perda da qualidade ambiental, afetando a distribuição espacial dos organismos, e até mesmo, ocasionando a perda de diversidade (ALVARENGA; PÔRTO, 2007; TABARELLI et al., 2010; BRANCALION et al., 2013). Neste sentido, estudos que identifiquem os efeitos de fatores naturais e antrópicos associados aos ambientes florestais, que podem comprometer a manutenção ou a perda da diversidade, são necessários para subsidiar planos de ação que visem a conservação da biodiversidade local e dos serviços ecossistêmicos.

As briófitas são plantas avasculares e poiquilohídricas, ou seja, absorvem partículas diretamente da atmosfera, principalmente de água, assim o balanço de hídrico no corpo é dependente das condições de umidade do ambiente (PROCTOR; TUBA, 2002). Ademais, a água também é essencial para que ocorra a reprodução sexuada, pois são plantas portadoras de gametas móveis (GLIME; BISANG, 2007). Devido esta estreita relação das briófitas com as condições ambientais, a filtragem ambiental é o principal processo ecológico que rege as assembleias de briófitas em ambientes naturais e alterações no sistema, como as perturbações antrópicas, têm afetado negativamente estas assembleias (FRAHM; GRADSTEIN, 1991; COSTA, 1999; OLIVEIRA; ter STEEGE, 2015). Assim, as briófitas são amplamente utilizadas como bioindicadores da qualidade

ambiental e das condições do ambiente, e.g. umidade do ar, altitude, temperatura e pluviosidade (GRADSTEIN, et al., 2001; KARGER, et al., 2012; SANTOS, et al., 2014).

Com base no exposto, a referida dissertação contribui para o entendimento da montagem de comunidades de plantas, buscando compreender os fatores que regem as assembleias de briófitas em Brejos de Altitude Nordestinos (BAN). Minimizando, desta forma, as lacunas de conhecimento quanto aos estudos ecológicos, bem como ampliando o conhecimento florístico deste grupo vegetal nestes ambientes. Este trabalho está dividido em três manuscritos, o primeiro visou conhecer a brioflora, sua distribuição geográfica e as estratégias ecológicas e reprodutivas das espécies de uma área de BAN localizada na Chapada do Araripe, estado do Ceará. O segundo objetivou utilizar as briófitas epífitas como bioindicadoras indiretas na avaliação do impacto de perturbações antrópicas sobre a qualidade ambiental da floresta úmida da Chapada do Araripe. Com base na heterogeneidade da paisagem desta floresta, foi hipotetizado que a ausência de fontes hídricas, a elevada abundância de babaçu e o alto grau de perturbação antrópica empobrecem a riqueza de espécies e modulam a composição florística e os grupos funcionais relacionados à forma de vida e tolerância à luz. Já o terceiro capítulo buscou responder: quais são as afinidades florísticas da flora de briófitas dos BANs com outros domínios fitogeográficos do Brasil? Que processos atuam sobre a distribuição das espécies: históricos, dependentes de dispersão ou determinismo ambiental? Assim, foi testada a hipótese que: processos ecológicos são preponderantes aos históricos para a configuração dos padrões de distribuição das briófitas em BANs. Como previsão: os BANs possuem singularidade florística e apresentam maior similaridade com áreas de climas semelhantes, independentemente do domínio fitogeográfico. Por fim, são destacadas as principais conclusões da dissertação e novos direcionamentos para futuras investigações.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 MONTAGEM DE COMUNIDADES: PROCESSOS ECOLÓGICOS

O padrão de distribuição espacial das espécies nas comunidades biológicas tem sido abordado ao longo dos tempos nos estudos de Ecologia. Compreender as regras de montagem destas comunidades torna-se um desafio devido às várias explicações possíveis que são correlacionadas com a distribuição e a abundância dos organismos. A distribuição das espécies dentro das comunidades pode ser estruturada pela ausência de pressões do ambiente, ou seja, processos estocásticos são preponderantes e/ou pela influência do ambiente, através de processos determinísticos (KADMON; ALLOUCH, 2007).

A Ecologia, desde seu surgimento baseia-se na premissa de que o ambiente molda a distribuição das espécies e comunidades (ter STEEGE, 2010), *i.e.* filtragem ambiental. O conceito de filtragem ambiental tem origem nos estudos de dinâmica de comunidades vegetais, referindo-se ao ambiente como uma metáfora “peneira ou filtro”, permitindo que apenas espécies com características particulares consigam tolerar as condições impostas pelo ambiente (BAZZAZ, 1991; WEIHER; KEDDY, 1995, 2004; KRAFT et al., 2015). Inicialmente, teorias pioneiras quanto aos fatores que estruturavam as comunidades foram discutidas por CLEMENTS (1916) e GLEASON (1926). Para CLEMENTS (1916), as comunidades eram delimitadas, “fechadas”, onde as relações entre os organismos funcionavam como uma unidade e os fatores abióticos, bióticos e a história local eram fatores que determinavam a estrutura da comunidade. Enquanto GLEASON (1926) defendia que as comunidades vegetais eram contínuas, *i.e.* compostas por mudanças graduais configuradas por fatores abióticos e bióticos, eventos históricos e também eventos ao acaso.

As teorias determinísticas têm como base o conceito de nicho ecológico, sendo este conceito primeiramente proposto por GRINNELL (1917), onde o nicho compõe um conjunto de características do ambiente (fatores abióticos) que limita a distribuição das espécies. Em seguida, CHARLES ELTON (1927) evidenciava (para comunidades de animais) que as relações entre os indivíduos (fatores bióticos) também compõem o nicho. Posteriormente, as contribuições de HUTCHINSON (1957), e seu modelo de nicho multidimensional, possibilitaram entender de forma integrada as relações entre espécies-

ambiente, pois englobam os processos relacionados aos fatores abióticos, também bióticos que agem sobre a distribuição das espécies e, consequente, montagem de comunidades (CALLAWAY, et al. 2002). Estes processos são denominados por CHAVE (2008), filtros fisiológicos (=filtros ambientais ou abióticos) e filtros bióticos.

Os filtros fisiológicos representam condições ambientais que limitam o estabelecimento ou a persistência das espécies (*e.g.* fatores edáficos, clima, luminosidade, disponibilidade de água). Logo, as espécies expostas a filtros fisiológicos de uma localidade tendem a possuir semelhanças funcionais, fenotípicas ou filogenéticas, devido aos filtros atuarem de forma convergente entre os membros da comunidade (FARGIONE; BROWN; TILMAN, 2003; KRAFT et al., 2015). Enquanto que os filtros bióticos representam as interações entre os organismos, como exemplo, a competição interespecífica pela aquisição de recursos (TILMAN, 1980; CHAVE, 2008). Logo, em ambientes em que os filtros fisiológicos não são restritivos, as espécies em nível taxonômico, funcional e filogenético semelhantes tendem a competir pela aquisição de recursos, *i.e.* ocupação de nicho, resultando, por conseguinte, em exclusão competitiva. Este processo torna a comunidade mais diversa (BELYEA; LANCASTER, 1999), visto que a exclusão competitiva opera preferencialmente sobre espécies filogeneticamente próximas e funcionalmente similares (GOTZENBERGER et al., 2012). Entretanto, estudos sobre plantas arbóreas sustentam hipóteses que a elevada diversidade de espécies local pode não estar associada à especialização de habitat e heterogeneidade ambiental, indicando que a distribuição destas pode ser independente e aleatória (WEBB, PEART; 2000; HARMS et al., 2001). Estas evidências apoiam a Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia (TNB) proposta por HUBBELL (2001), que assume ser a distribuição das comunidades biológicas delimitada ao acaso, podendo, por exemplo, variar devido aos fatores intrínsecos relacionados aos processos de dispersão das espécies. Esta teoria, construída e fundamentada com base na Teoria da Biogeografia de Ilhas (MACARTHUR; WILSON, 1963, 1967), postula que os organismos são funcionalmente equivalentes. Portanto, possuem a mesma probabilidade de estabelecimento e persistência em uma comunidade a depender da sua capacidade de dispersão para alcançar maiores extensões ou chegarem primeiro a um dado local (HUBBELL, 2001).

As regras de montagem podem atuar diferentemente a depender da escala espacial, sugerindo que processos determinísticos, como a filtragem ambiental ou as interações bióticas atuam em grande parte em pequenas escalas (locais) para determinar os padrões de diversidade e composição de espécies. Em contrapartida, processos

estocásticos, em parte, e históricos são preponderantes em grandes escalas espaciais (WEIHER; KEDDY, 2004; CHASE; MYERS, 2011; CHRISTENHUSZ; CHASE, 2013).

Plantas avasculares, produtoras de esporos como as briófitas (hepáticas, musgos e antóceros) têm uma elevada habilidade de dispersão, que pode ser constatada pelos padrões de distribuição amplos ou disjuntos de muitas espécies (GRADSTEIN; PÓCS; VÁNA, 1983; VAN ZANTEN; GRADSTEIN, 1988; HEINRICHS et al., 2009; SANTOS; COSTA, 2010). Os propágulos de dispersão das briófitas são principalmente transportados pelo vento, e evidências indicam que a similaridade florística pode estar correlacionada com a conectividade das paisagens por correntes aéreas (MUÑOZ et al., 2004). Em tese, devido à habilidade de dispersão destas plantas, esperaria-se uma distribuição espacial uniforme e ilimitada. Entretanto, vários estudos, em diferentes escalas espaciais, reportam que as assembleias de briófitas são estruturadas por processos baseados em nicho, relacionados aos filtros abióticos (*e.g.* FRAHM; GRADSTEIN, 1991; CITRES; DALE, 1998; COSTA; LIMA, 2005; HOLZ; GRADSTEIN, 2005; SILVA, 2013; SANTOS et al., 2014; OLIVEIRA; TER STEEGE, 2015; SILVA; ZICKEL; PÔRTO, 2016; AMORIM et al., 2017; SANTOS et al., 2017; VALENTE; PÔRTO; BASTOS, 2017). Este padrão deve-se à natureza poiquilohídrica das briófitas, *i.e.* não controlam a entrada e perda de água, sendo dependentes principalmente das condições de umidade do ambiente (PROCTOR; TUBA, 2002). Por esta razão as briófitas habitam, de forma geral, microambientes que possuem condições de elevada umidade para a manutenção dos organismos.

No contexto local, os tipos de substrato (*e.g.* troncos de árvores, folhas, rochas e solo) e as suas características físico-químicas (*e.g.* cascas de árvores rugosas, pH, grau de decomposição de troncos) atuam como filtros ambientais locais, devido às diferentes condições microclimáticas que estes propiciam, podendo influenciar diretamente a riqueza, composição e abundância das espécies (CITRES; DALE, 1998; HOLZ; GRADSTEIN, 2005; BATISTA; SANTOS 2016; SANTOS et al., 2017). Estudos realizados na Floresta Amazônica por OLIVEIRA e ter STEEGE (2015) evidenciam que as assembleias de briófitas são limitadas pelas condições ambientais locais, zonas de estratificação vertical da floresta (*basdossel*), e em escala regional, a altitude é o fator mais relevante, apesar da curta amplitude altitudinal (*ca.* 300m) em florestas de Terras Baixas. Assim, os autores concluem que estes fatores locais e regionais explicam a

dissimilaridade florística ao longo do gradiente vertical de uma localidade e entre as localidades da floresta Amazônica.

Em escala regional, para florestas úmidas montanhosas do Neotrópico, FRAHM e GRADSTEIN (1991) observaram que a composição florística difere ao longo das zonas altitudinais, padrão atribuído aos gradientes ambientais associados à altitude, principalmente de temperatura e umidade do ar. Além disso, no Brasil, para a Floresta Atlântica do Sudeste, COSTA e LIMA (2005) analisaram a diversidade de briófitas de diferentes fitofisionomias (Terras Baixas, Submontana, Montana e Alto-Montana) em um gradiente de altitude e verificaram que a brioflora mais diversa em maiores altitudes incluindo táxons exclusivos, é encontrada em fitofisionomias mais elevadas. Ademais, SANTOS et al., (2014) verificaram que a composição de hepáticas também é distinta em diferentes fitofisionomias independente da distância geográfica. Na região Nordeste, SILVA (2013) constatou que variáveis geoclimáticas são importantes na configuração dos padrões de diversidade, sendo a brioflora mais diversa em localidades com menores latitudes, variável associada às condições mais amenas de temperatura. As áreas de restinga são consideradas por RIZZINI (1963), em relação a plantas arbóreas, um único complexo vegetacional que estende-se por toda zona costeira. Contudo, SILVA, ZICKEL e PÔRTO (2016) observaram que para as briófitas há uma distinção florística entre as florestas de restinga, a porção Nordeste e Sudeste do Brasil. As autoras sugerem que o clima, o solo e a estrutura da vegetação, que diferem nestas regiões, sejam os possíveis fatores que agem sobre estas assembleias.

Em contradição aos processos determinísticos observados para assembleias de briófitas de ambientes costeiros e/ou ombrófilos, em afloramentos rochosos da Caatinga, que portam condições extremas de luminosidade, SILVA et al., (2014) observaram que a heterogeneidade ambiental (precipitação, temperatura, altitude e distância para o mar) não explica a distribuição espacial das espécies, e sugerem que processos estocásticos sejam prevalentes. Entretanto, como padrões consistentes de filtragem ambiental foram encontrados para briófitas de florestas tropicais úmidas, esta constitui uma importante premissa para o entendimento dos processos que delimitam o padrão de distribuição das espécies, sua manutenção em cenários futuros, e seu uso potencial como bioindicadoras.

2.2 EFEITO DAS PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS SOBRE AS BRIÓFITAS

As perturbações que acometem as comunidades vegetais têm sido fatores importantes que influenciam a dinâmica das comunidades (CLEMENTS, 1916; WESTERN, 2001; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017). Estas perturbações podem ser oriundas de processos ambientais naturais ou de origem antrópica (COMITA et al., 2010). As perturbações naturais, como a abertura de clareiras, são importantes para a manutenção da estrutura das comunidades (SOUSA, 1984). Já as perturbações antrópicas podem descaracterizar os processos naturais, adicionando sua influência nas condições ambientais naturais e gerando diferentes consequências para os organismos (SINGH; PANDEY; TIWARI, 1998). Como, por exemplo, novas espécies podem ser potencialmente estabelecidas na comunidade devido à ausência de outras competidoras que foram afetadas pelos efeitos das perturbações, modificando assim a estrutura das assembleias de plantas (SOUSA, 1984). Este fato tem chamado a atenção dos ecólogos, pois a eficiência de determinadas espécies adaptadas a ambientes perturbados pode levar à homogeneização biótica, seja no contexto taxonômico ou funcional, assim afetando a diversidade biológica e o funcionamento de ecossistemas (MICKNEY; LOCKWOOD, 1999; LÔBO et al., 2011).

As perturbações antrópicas podem ser classificadas em agudas (PAA) ou crônicas (PAC) (SINGH; PANDEY; TIWARI, 1998). Em geral, as PAA, como a perda e a fragmentação de habitats, tendem a ser muito intensas, com grande remoção de biomassa, total descaracterização da paisagem natural e são concentradas em um curto espaço de tempo. Enquanto que as PAC, como a exploração de lenha, caça e pecuária, modificam o ambiente de maneira gradual, sem descaracterizá-lo de forma drástica, simultaneamente afetando os organismos (SINGH; PANDEY; TIWARI, 1998; RIBEIRO-NETO et al., 2016). Evidências dos efeitos de perturbações antrópicas agudas sobre a flora de briófitas em ecossistemas florestais têm sido intensificados durante as últimas décadas (PÓCS, 1997; COSTA, 1999; ACEBEY; GRADSTEIN; KROMER, 2003; ZARTMAN, 2003; HOLZ e GRADSTEIN, 2005; ZARTMAN e NASCIMENTO, 2006; ALVARENGA; PÔRTO, 2007; ALVARENGA; PÔRTO; SILVA, 2009; ALVARENGA; PÔRTO; OLIVEIRA, 2010; SILVA; PÔRTO, 2009, 2010, 2013; OLIVEIRA; PÔRTO; SILVA, 2011; TAVARES; LOBATO; COSTA, 2014). No contexto de estudos em cronosequência, PÓCS (1997) compara as assembleias de briófitas em florestas primárias e secundárias e verificou uma perda de diversidade, onde a riqueza de espécies epífilas em florestas secundárias pode diminuir cerca de 50% em relação as florestas primárias. Além disso, ACEBEY, GRADSTEIN e KROMER (2003), ao compararem a

riqueza de epífitas em gradiente vertical de florestas úmidas na Bolívia, constataram que em florestas primárias há uma maior riqueza no dossel e nas secundárias no sub-bosque. Ademais, verificaram que as espécies tolerantes à luz (epífitas de sol), que habitam o dossel das florestas primárias, também ocorrem no sub-bosque das florestas secundárias. Logo, o estudo indicou que alterações microclimáticas nas florestas secundárias, como aumento da luminosidade e diminuição da umidade, têm influência direta sobre as assembleias de briófitas.

No sudeste do Brasil, em remanescentes de Floresta Atlântica, o estudo de COSTA (1999) foi o pioneiro, e também examinou a estrutura das comunidades de briófitas epífitas, em florestas com diferentes estádios de sucessão secundária. A autora verificou a perda de diversidade de guildas especialistas (espécies típicas de sombra) em vegetações secundárias devido à baixa disponibilidade de substrato (poucas árvores) e a perda de qualidade microclimática. A referida autora menciona também que seriam necessários cerca de 80 anos sem a influência de perturbações antrópicas para que fosse reestabelecida a brioflora original. Na Floresta Amazônica, TAVARES, LOBATO e COSTA (2014) também encontraram espécies indicadoras de florestas primárias ou secundárias, no entanto a riqueza não diferiu entre as florestas, devido à grande extensão das florestas secundárias na paisagem, que abriga uma elevada riqueza de briófitas.

A fragmentação em florestas úmidas brasileiras tem afetado de forma negativa a riqueza, diversidade, composição, abundância de espécies, incluindo extinções locais sobre populações, bem como, comunidades e grupos funcionais de briófitas (ZARTMAN, 2003; ZARTMAN; NASCIMENTO, 2006; ALVARENGA; PÔRTO, 2007; ALVARENGA, PÔRTO; SILVA, 2009; ALVARENGA, PÔRTO; OLIVEIRA, 2010; SILVA; PÔRTO 2009, 2010, 2013; OLIVEIRA; PÔRTO; SILVA, 2011). Em fragmentos de Floresta Atlântica do Nordeste, ALVARENGA e PÔRTO (2007) revelaram que as assembleias de briófitas respondem de forma negativa à fragmentação do habitat, tendo em vista que constataram um decréscimo da abundância das epífitas, da riqueza de epífilas e ainda uma maior representatividade de espécies generalistas. Além disso, mencionam que a área mínima de fragmento de vegetação necessária para a preservação da brioflora seria 50 ha, e em fragmentos menores deve ser compensada por níveis baixos de isolamento na paisagem. SILVA e PÔRTO (2009) também verificaram efeitos negativos referentes ao tamanho do fragmento para briófitas epífilas, entretanto efeitos de borda não foram detectados nos fragmentos. As autoras indicam que as formas irregulares do fragmento, ou mesmo o histórico de perturbações antrópicas podem ter

contribuído para que os fragmentos sejam funcionalmente bordas. Na Floresta Amazônica, ZARTMAN (2003) também verificou efeitos negativos da fragmentação sobre as briófitas e reporta uma homogeneização biótica em fragmentos pequenos (aproximadamente 10ha).

Detectar efeitos de perturbações antrópicas agudas, como estádios sucessionais ou fragmentação de habitats, torna-se mais fácil do que detectar as crônicas, tendo vista que são visualmente mais perceptíveis (MARTORELL; PETERS, 2005). Ademais, as perturbações agudas são facilmente mensuráveis (*e.g.* área e isolamento de fragmentos, conectividade, área de borda) e podem ser obtidas, por exemplo, a partir de imagens de satélite (RITO et al., 2017). No caso das perturbações crônicas, medidas diretas (quantidade de árvores cortadas, biomassa removida, criação de animais, exploração de recursos florestais) são de difícil obtenção, principalmente em grandes escalas. Assim, vários estudos têm mostrado a eficiência do uso de medidas indiretas, à exploração de recursos, para avaliar níveis de PAC e seus efeitos sobre a riqueza, composição de espécies e os níveis de diversidade, taxonômica, funcional e filogenética em comunidades de plantas (HILL; ROY; THOMPSON, 2002; LILEY; CLARKE, 2003; MARTORELL; PETERS, 2005; RIBEIRO et al., 2015; RIBEIRO et al., 2016; RIBEIRO-NETO et al., 2016; SFAIR et al., 2018). Nesse contexto, os *proxies* de PAC, como a distância de núcleos de atividade humana para florestas (*e.g.* estradas, casas, vilas e centros urbanos), a densidade populacional de habitantes (entorno da floresta), a presença de fezes de animais domésticos (interior da floresta) e cortes de madeira são quantificáveis para delimitar o grau de perturbação antrópica sobre as populações e comunidades biológicas associadas (HILL; ROY; THOMPSON, 2002; LAURANCE et al., 2002; LILEY; CLARKE, 2003; MARTORELL; PETERS, 2005; RIBEIRO et al., 2015; RIBEIRO-NETO et al., 2016).

Contudo, estudos que tratem de efeitos de perturbações antrópicas crônicas sobre as briófitas têm tido pouca atenção. Apenas recentemente (2017) um estudo usou *proxies* de distância aos núcleos de atividade humana para verificar o efeito de tais perturbações sobre assembleias de briófitas de afloramentos rochosos, conhecidos como “Cangas”, que são ambientes restritivos devido ao alto nível de ferro no solo. De acordo com PEÑALOZA-BOJACÁ et al., (2017) as assembleias de briófitas de Cangas são estruturadas por processos determinísticos, sendo o tipo de substrato um fator importante. Além disso, os autores verificaram que as perturbações antrópicas relacionadas com a proximidade a zonas urbanas e áreas de mineração têm conduzido à homogeneização

biótica das assembleias. Logo, verificar a influência das perturbações antrópicas crônicas na montagem de assembleias de briófitas carece de investigação nos demais ecossistemas naturais do Brasil, visto que a ação negativa pode comprometer a manutenção e a conservação destas plantas. Assim, a montagem das assembleias de briófitas em paisagens complexas, *e.g.* Brejos de Altitude, que envolvem florestas tropicais úmidas inseridas num domínio semiárido, se torna fundamental para compreender a estrutura e o funcionamento das comunidades vegetais e a sua conservação frente às perturbações antrópicas vigentes e mudanças climáticas previstas para as próximas décadas (AMBRIZZI; ARAUJO, 2014). Ademais, as briófitas podem ser úteis como bioindicadoras de qualidade ambiental, o que contribui para gerar subsídios às ações de conservação e identificar áreas prioritárias para garantir a biodiversidade nesses ecossistemas (SILVA; PÔRTO, 2015).

3 PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS AFETAM NEGATIVAMENTE ASSEMBLEIAS DE BRIÓFITAS DE UM ENCRAVE ÚMIDO DO SEMIÁRIDO DO NORDESTE DO BRASIL

Wanessa Vieira Silva Menezes Batista^{a,*}, Kátia Cavalcanti Pôrto^a, Nivea Dias dos Santos^b

^aDepartamento de Botânica, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901 Recife, PE, Brazil.

^bDepartamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 23897-000, Seropédica, RJ, Brazil.

Resumo

O principal objetivo deste estudo foi utilizar as briófitas como bioindicadores indiretos na avaliação do impacto da monodominância de palmeiras de babaçu e demais formas de perturbação antrópica sobre a qualidade ambiental de um enclave de floresta úmida localizada na Chapada do Araripe, semiárido do Nordeste do Brasil. Partindo da premissa de que as briófitas são bioindicadoras eficientes de condições ambientais, a hipótese de trabalho prevê que a ausência de fontes hídricas, a elevada abundância de babaçu e o alto grau de perturbação antrópica empobrecem a riqueza de espécies e modulam a composição florística e os grupos funcionais de briófitas. Os resultados demonstram que a região apresenta elevada heterogeneidade ambiental, sendo o nível de perturbação antrópica e a presença de fontes hídricas os fatores mais relevantes. Como previsto, a riqueza de espécies de briófitas é menor em localidades com presença de babaçu e ausência de fontes hídricas. Além disso, grupos funcionais exigentes de maior umidade e menor luminosidade são mais representativos em locais onde não há babaçu e com menor abertura do dossel. Foi comprovado que a composição florística é determinada pelas condições abióticas locais ($rM = 0,46$, $p = 0,01$) e, principalmente, pelo grau de perturbação antrópica ($rM = 0,79$, $p = 0,003$). A Análise de Correspondência Canônica (CCA) demonstrou que a perturbação antrópica constitui a variável mais correlacionada com a distribuição das briófitas nas áreas e que a proximidade de nascentes/córregos (0,73) também afeta as assembleias. Das 46 espécies registradas, três são consideradas indicadoras (IndVal entre 55,4 e 76,6 e $p < 0,002$) dos locais com menor nível de perturbação antrópica. A presença de babaçu e outras formas de perturbação antrópica limitam a distribuição de espécies de briófitas e evidenciam uma perda de qualidade ambiental em algumas localidades. Quando combinadas com a ausência de fontes hídrica

são encontrados efeitos negativos ainda mais acentuados sobre as assembleias de briófitas. Esta pesquisa demonstra os efeitos negativos das perturbações antrópicas sobre a qualidade ambiental da floresta, mensurados através de seus efeitos sobre as briófitas.

Palavras-chave: babaçu, bioindicadores indiretos, Chapada do Araripe, distúrbios antrópicos, florestas tropicais

Introdução

A modificação da estrutura e composição das florestas tropicais têm sido agravada principalmente pela intervenção humana, através de processos como a fragmentação, a exploração de recursos e o uso desordenado do solo (Western 2001; Laurance et al. 2002). Assim, as perturbações antrópicas têm atuado como um agente modulador das comunidades biológicas, interferindo na integridade do ambiente, podendo provocar mudanças ou mesmo a perda da diversidade biológica (Tabarelli et al. 2010; Brancalion 2013). Neste cenário, a utilização de organismos bioindicadores constitui uma ferramenta complementar para compreender os efeitos das alterações nos sistemas ecológicos e, desta forma, subsidiar medidas preventivas para conservação da biodiversidade (Dale & Beyeler 2001).

A Chapada do Araripe (CA), localizada no sul do estado do Ceará, Brasil, possui uma elevada heterogeneidade ambiental, com distintos tipos vegetacionais (*e.g.* cerrado, caatinga, carrasco e florestas úmidas) (Corrêa & Corrêa 2015). O enclave de florestas úmidas da CA possui maior disponibilidade de recursos hídricos (*e.g.* presença de nascentes e córregos d'água e maiores índices de precipitação) em relação a sua matriz semiárida (DNPM 1996). Essas florestas atuam como áreas de refúgio para espécies de plantas e animais restritos a tais condições, incluindo táxons endêmicos (Aquasis 2017; Loiola et al. 2015). Como exemplo, o soldadinho do Araripe (*Antilophia bokermanni* Coelho & Silva, 1998) é um pássaro endêmico da floresta úmida da região (municípios do Crato, Barbalha e Missão Velha), cuja ocorrência restrita a áreas sob forte pressão antrópica torna a espécie criticamente ameaçada de extinção (CR) a nível mundial (IUCN 2016; Birdlife International 2016).

Entre os fatores antrópicos que comprometem a diversidade biológica e a integridade desta floresta estão o desmatamento associado à urbanização, pastagem ou agricultura; atividades de visitação e turismo não monitoradas; e exploração de recursos vegetais madeiros e não-madeiros (FLONA 2004; Silva et al. 2011, Esmeraldo et al.

2011; Silva-Neto 2013; Linhares & Silva 2015; Albuquerque et al. 2017). Além disso, a degradação das fontes de água, como encanamento total e desvio de córregos d'água, esgotaram este recurso vital em algumas localidades (Silva et al. 2011).

Dentre as principais perturbações antrópicas, destaca-se a crescente dominância da palmeira de babaçu (*Atalea speciosa* Mart. Ex Spreng) nos últimos 40 anos (Almeida et al. 2016). A literatura sugere que incêndios sucessivos e o abandono de áreas degradadas resultaram no aumento da abundância desta palmeira (Fearnside, 1990; May et al. 1985; Mitja & Ferraz 2001), contribuindo para a modificação das paisagens na CA (Almeida et al. 2016). Cabe ressaltar que o babaçu é uma das principais plantas extraídas da floresta pela população da região para a produção de carvão, forrageamento de animais, produção de amêndoas e artesanatos (Campos 2013; Campos et al. 2015; Almeida et al. 2016). Embora esforços venham sendo direcionados à conservação desta floresta e a sua biota seja formalmente protegida (FLONA 2004; Birdlife International 2016), o monitoramento da qualidade dos habitats ainda é insuficiente, sendo necessário subsidiar planos de ação conservacionistas na região e de suas espécies ameaçadas (Silva et al. 2011). Neste contexto, a caracterização ambiental e o uso de espécies potencialmente bioindicadoras possibilitam contribuir para o diagnóstico da qualidade ambiental (CONAMA 1986; Dale & Beyeler 2001).

As briófitas, por sua natureza poiquilohídrica (*i. e.* dependente das condições de umidade do ambiente externo), são organismos indicadores de condições ambientais, utilizadas de forma direta (*e.g.* bioacumulação - Holt & Miller 2011; Barbosa & Carvalho 2016) ou indireta (alterações nos parâmetros estruturais da comunidade - Frahm & Gradstein 1991; Karger et al. 2012). Em florestas tropicais, comunidades de briófitas são amplamente utilizadas como bioindicadores indiretos de condições ambientais, *e.g.* umidade do ar, temperatura, gradientes altitudinais, tipos vegetacionais e integridade florestal (Frahm & Gradstein 1991; Costa 1999; Gradstein et al. 2001; Costa & Lima 2005; Acebey et al. 2003; Karger et al. 2012; Santos et al. 2014; Batke et al. 2015). As briófitas são portadoras das principais características que classificam um bom indicador: são facilmente mensuráveis, possuem ciclo de vida curto, são sensíveis a alterações do ambiente e respondem de forma previsível e alterações no ambiente (Dale & Beyeler 2001; Burger 2006; Holt & Miller 2011). Apesar do uso de bioindicadores apresentar algumas limitações quanto à captura da complexidade estrutural do sistema analisado, este deve ser eficiente para avaliar condições específicas de interesse (Burger 2006; Heink

& Kowarick 2010) e, no caso das briófitas, os fatores que favorecem a qualidade ambiental de florestas úmidas, *i.e.* umidade, são relevantes.

Considerando o contexto em que se insere a floresta úmida da Chapada do Araripe e o uso de briófitas como bioindicadoras, este estudo buscou responder: (1) qual a heterogeneidade ambiental (considerando a disponibilidade hídrica, luminosidade, abundância de babaçu e perturbações antrópicas) da floresta úmida da Chapada do Araripe? (2) As comunidades de briófitas são afetadas pela heterogeneidade do ambiente? (3) Espécies ou grupos funcionais de briófitas podem ser utilizadas como bioindicadores de qualidade ambiental? Partindo da premissa de que estas plantas poiquilohídricas são bioindicadoras, a hipótese de trabalho prevê que a ausência de fontes hídricas, a elevada abundância de babaçu e o alto grau de perturbação antrópica empobrecem a riqueza de espécies e modulam a composição florística e os grupos funcionais relacionados à forma de vida e tolerância à luz na floresta úmida da CA. Assim, o objetivo deste estudo foi utilizar as briófitas como bioindicadores indiretos na avaliação do impacto de perturbações antrópicas sobre a qualidade ambiental de um enclave de floresta úmida no semiárido do Nordeste do Brasil.

Materiais e métodos

Área de estudo

A pesquisa foi desenvolvida em remanescentes de floresta úmida (7°13'S a 7°24'S e 39°28'W a 39°09'W), encravados em um mosaico de florestas secas e savana (*e.g.* Caatinga, Cerrado e Carrasco) situados na vertente do nordeste da Chapada do Araripe (estado do Ceará, Nordeste do Brasil), com altitudes entre 600 e 950 m. A amostragem foi realizada em 12 localidades ao longo da floresta, abrangendo os municípios do Crato (quatro localidades), Barbalha (sete), e Missão Velha (uma). A altitude das áreas amostradas variou entre 684 e 934 m. De acordo com a classificação de Koeppen-Geiger, o clima da região está definido na classe Aw (*A- Equatorial w- equatorial savannah with dry winter*), caracterizado por ser quente e úmido com chuvas no verão. A região é marcada por sazonalidade de precipitação, com média anual de 1,033 mm, sendo 80% da precipitação concentrada em quatro meses do ano (janeiro a abril), que compreende a estação chuvosa (DNPM 1996). A vegetação da área é classificada como Floresta Estacional Semi-decídua (Veloso et al. 1991); entretanto, apesar da sazonalidade da precipitação, cerca de 80% da cobertura vegetal é mantida devido à disponibilidade hídrica gerada pelas nascentes e córregos d'água (DNPM 1996; Loiola et al. 2015).

A floresta úmida estudada está inserida em duas Unidades de Conservação, a Área de Proteção Ambiental (APA) da Chapada do Araripe (principalmente) e a Floresta Nacional (FLONA) Araripe. O entorno da floresta apresenta áreas urbanizadas, ocupadas pela população residente, e turística (temporária) devido à presença de hotéis e clubes recreativos; áreas de pastagem e/ou agricultura, além de algumas localidades de visitação de ecoturismo (FLONA 2004; Silva et al. 2011). Além disso, algumas das localidades de estudo não apresentam córregos, devido ao encanamento total de fontes hídricas (*e.g.* Passárgada) ou apresenta cursos d'água parcialmente encanados (*e.g.* Fonte São Joaquim). Outras localidades apresentam fontes cuja direção do curso natural da água foi alterada para o abastecimento de casas ou irrigação de plantações (cinco localidades), um processo chamado localmente de “levada” (Silva et al. 2011).

Delineamento amostral

Tendo como base observações visuais prévias quanto à heterogeneidade da estrutura da floresta em relação à ocorrência da palmeira de babaçu, de nascentes/córregos estáveis, encanados e ausentes, foi possível preestabelecer os seguintes tratamentos: três localidades com presença de água (PA) e ausência da palmeira de babaçu (AB); quatro com PA e presença de babaçu (PB); duas localidades com ausência de água (AA) e AB; três com AA e PB. As localidades têm ao menos 1,3 km de distância entre si e, em cada uma localidade, foram estabelecidas três parcelas de 10x10m (amostras). Em cada parcela foram inventariados entre seis e oito forófitos, totalizando vinte forófitos por localidade, exceto a localidade de Valentim (PAPB), que apresentou baixa cobertura de briófitas nas árvores e apenas dez forófito foram inventariados. A amostragem das briófitas epífitas foi realizada no sub-bosque da floresta, em até dois metros de altura. Para a caracterização do ambiente (Fig. 1), em cada parcela foram mensurados os seguintes *proxies* (medidas indiretas) de fatores abióticos: abertura do dossel (AB), como *proxy* de luminosidade (com câmera digital e lente olho de peixe e fotografia capturada no período entre 7-8:00 h da manhã); proximidade de nascentes/córregos d'água (Prox_água) em metros; e altitude (Altitude), ambos *proxies* de umidade atmosférica. Além disso, foram mensurados *proxies* de perturbação antrópica relacionados à exploração de recursos naturais. Estes incluíram a distância do centro de cada parcela aos seguintes núcleos de atividade humana: casa mais próxima (Casa), vila mais próxima (Vila) (vila = mais que cinco casas agrupadas em um transecto de 200m), estrada asfaltada (Estrada) e cidade mais próxima (Cidade). Estes *proxies* são variáveis de fácil mensuração, tendo em vista

que medidas diretas, por vezes não são exequíveis, e os *proxies* têm contribuído para correlacionar perturbações antrópicas com alterações na biodiversidade (Martorell & Peters 2005; Ribeiro et al. 2015). Esta metodologia considera que quanto maior a distância aos núcleos de atividade humana, menor é a intervenção antrópica sobre a exploração de recursos naturais no ambiente (Hill et al. 2002; Laurance et al. 2002; Liley & Clarke 2003; Martorell & Peters 2005; Ribeiro-Neto et al. 2016). Todos os *proxies* de perturbação antrópica foram mensurados através de imagens de satélite Land Sat 8, em metros (software QGIS versão 2.14.16). Ademais, a abundância da palmeira de babaçu (Babaçu) por parcela foi também adotada como *proxy* de perturbação, baseando-se no contexto em que este se enquadra na região.

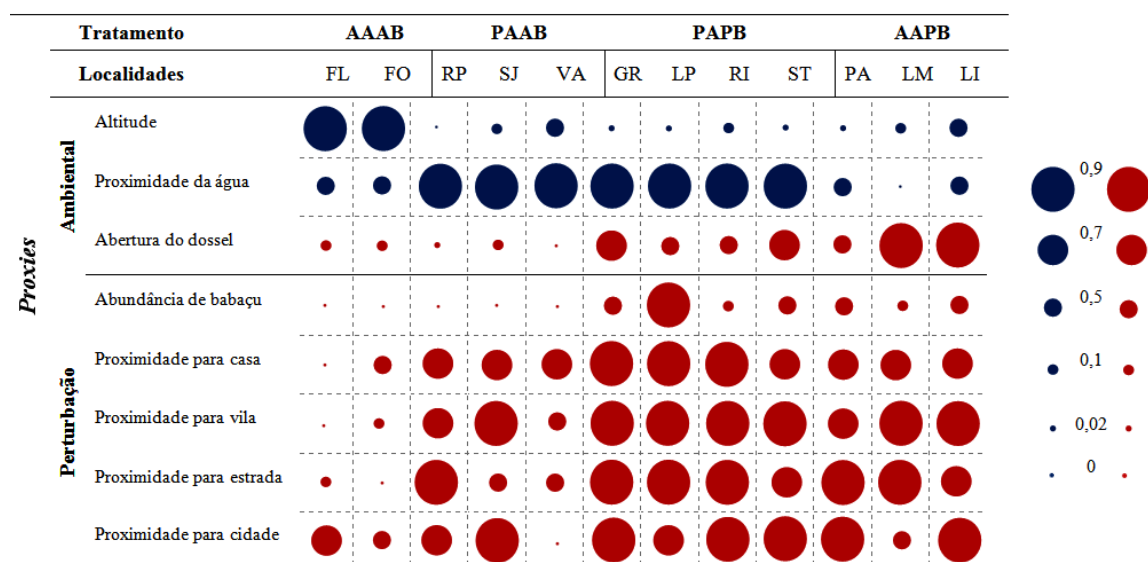


Fig. 1. Dados ambientais transformados pelo *ranging* (0 – 1) e categorizados para cada localidade estudada dos respectivos tratamentos: ausência de corréios d'água e babaçu (AABB), com presença de água e ausência de babaçu (PAAB), presença de água e babaçu (PAPB) e ausência de água e presença de babaçu (AAPB). No município do Crato: RPPN- Soldadinho do Araripe (RP); Levada da Preguiça (LP); Passárgada (PA); e Granjeiro (GR). Em Barbalha: Ladeira da Macaúba (LM); Riacho do Meio (RI); Santa Rita (ST); Linha de Transmissão (LI); Fonte São Joaquim (SJ); Grota das Flores (FL); e Grota Forquilha (FO); e para Missão Velha destaca-se a localidade Valentim (VA). As cores denotam os efeitos positivos (em azul) ou negativos (em vermelho) das variáveis sobre as briófitas. O valor zero foi atribuído para ausência do fator avaliado ou representa o menor valor para a variável correspondente.

Tratamento dos dados

As técnicas para herborização das briófitas epífitas e preservação do material botânico de briófitas estão de acordo com Yano (1984). As identificações foram baseadas principalmente em Sharp et al. (1994), Buck (1998), Gradstein & Costa (2003), e

Gradstein & Ilkiu-Borges (2009). Os parâmetros de comunidades adotados para a comparação entre os tratamentos foram riqueza, grupos funcionais (formas de vida e grupos de tolerância à luz) e composição de espécies. Para a classificação dos grupos funcionais das espécies foi utilizada a metodologia descrita em Batista et al. (2018), sendo as formas de vida, classificadas como: tufo (turf = dense colony), tapete (mat), trama (weft) e flabelada (fan), de acordo com Bates (1998), e adicionando, colônias de tufo esparso (sparse turf) (quando os indivíduos encontraram-se espacialmente esparsos/separados na colônia). De acordo com Gimingham & Birse (1957) e considerações de Bates (1998), as formas de vida respondem aos níveis decrescentes de umidade (dessecação), assim das mais tolerantes até as mais vulneráveis são: tufo e tufo esparso, tapete, trama e flabelada em relação a dessecação. Os grupos de tolerância à luz foram baseados na classificação de Richards (1954); Gradstein (1992) e Costa (1999). Foram classificadas em: espécies de sombra (shade species), as espécies de sol (sun species); por fim, espécies generalistas (generalist).

Análise de dados

Para conhecer a heterogeneidade ambiental das localidades, os dados da matriz ambiental foram padrozinados (*ranging*) e utilizados numa Análise de Componentes Principais (PCA) no programa Fitopac 2.1 (Shepherd 2010). Todos os dados mensurados para caracterização do ambiente por parcela foram incluídos. A matriz florística apresentou dados de incidência (presença/ausência) das espécies (descritores) nas diferentes localidades (amostras). Espécies raras (com uma ocorrência) dentro do conjunto amostral foram retiradas da matriz, totalizando 15 táxons excluídos. Primeiramente, a matriz florística foi submetida à análise de *outliers*, com nível de corte 2.0 no programa PCOrd 4.1 (McCune & Mefford 1999), tendo sido excluída das análises uma parcela com desvio padrão maior que 2.5 (Valentim= 2.66), esta amostra continha apenas uma espécie. A matriz florística foi submetida à Análise de Correspondência Distendida (Detrended Correspondence Analysis, DCA – Hill & Gauch, 1980) no programa PCOrd (McCune & Mefford, 1999). Esta análise permitiu verificar o tamanho do gradiente ao longo do primeiro eixo e demonstrou que os dados florísticos são unimodais (gradiente >2 unidades de desvio padrão, tamanho do gradiente = 2,95). Por esta razão, a Análise de Correspondência (CA) foi utilizada para visualizar a variação da composição florística nas parcelas em relação aos tratamentos adotados.

Também foi testada a correlação entre a dissimilaridade florística com a distância geográfica, dissimilaridade ambiental (AB, Prox_água e Altitude) e de perturbação antrópica (*proxies*: Babaçu, Casa, Vila, Estrada e Cidade). Estas matrizes foram correlacionadas através do Teste de Mantel, com 999 permutações, no programa Fitopac 2.1 (Shepherd 2010). Considerando a hipótese nula de que não há correlação linear entre as duas matrizes de distância (Legendre & Legendre 1998). Foram adotadas como amostras as diferentes localidades e a ocorrência das parcelas como indicativo de abundância, a matriz de distância florística foi calculada com o índice de dissimilaridade Bray-Curtis. As matrizes ambiental e de perturbação foram calculadas através da distância euclidiana simples e a matriz geográfica a partir da distância geográfica. De acordo com a hipótese de trabalho, esperava-se que a composição de espécies estivesse correlacionada com as condições do ambiente (matriz ambiental e matriz de perturbação) e que a distância geográfica não limita a composição florística.

Para verificar quais fatores ambientais estruturam a composição de espécies foi adotada uma Análise de Correspondência Canônica (CCA) no programa Fitopac 2.1 (Shepherd 2010). Para esta análise, os *proxies* de distância aos núcleos de atividade humana foram transformados para proximidade aos núcleos, e foram combinados através de uma Análise de Componentes Principais - PCA no programa Fitopac 2.1 (Shepherd 2010), para gerar um índice de perturbação antrópica. Ou seja, quanto mais próximo aos núcleos de atividade humana maior será a perturbação. O valor do índice para cada parcela corresponde ao valor dos escores do eixo 1 da PCA, conforme a metodologia descrita por Martorell e Peters (2005). Antes de ser utilizada na CCA, a matriz ambiental, que continha o índice de perturbação e as demais variáveis ambientais foi transformada (*ranging*). A variável altitude apresentou correlação de 0,8 com o índice de perturbação, sendo por isto excluída desta análise (*i.e.* parcelas mais altas, são mais distantes dos núcleos de atividade humana, logo são menos perturbadas). Ainda, foi adotado o teste de Monte Carlo com 1000 permutações para constatar a significância dos dois primeiros eixos da ordenação.

Para a definição de espécies indicadoras de qualidade ambiental com base nos tratamentos foi utilizada a *Indicator Species Analysis* (ISA – Dufrêne & Legendre, 1997) no programa PCOrd (McCune & Mefford, 1999). A significância do valor indicador (IndVal) das espécies foi aferida através de um teste de Monte Carlo com 1000 permutações, testando a hipótese nula de que as espécies não têm valor indicador. Foram

consideradas indicadoras as espécies que obtiveram $p \leq 0,05$ e valor indicador (IndVal) ≥ 50 .

Resultados

Qual a heterogeneidade ambiental das áreas?

Foram analisadas um total de 36 parcelas nas 12 localidades. A PCA demonstrou uma variância acumulada de 74,91% nos dois primeiros eixos (Fig. 2). O primeiro eixo esteve mais fortemente correlacionado com a distância a núcleos de atividade humana, apresentando maior correlação com a distância de vilas (0,95), estradas (0,93) e casas (0,89), bem como com a altitude (0,85) e a abundância de babaçu (-0,70). Assim, o principal gradiente ambiental existente nas localidades de trabalho é o gradiente de perturbação antrópica. As localidades com menor grau de perturbação antrópica estão localizadas nos quadrantes do lado esquerdo (principalmente o tratamento AAAB e parte do tratamento PAAB, *i.e.* áreas sem babaçu), e do lado direito, estão as que apresentam maior proximidade aos núcleos de atividade humana (*i.e.* maior nível de perturbação antrópica). O segundo eixo da PCA esteve correlacionado negativamente à proximidade de cursos hídricos (-0,79) e positivamente à abertura do dossel (0,77), seguido da abundância de babaçu (0,38) incluindo as localidades dos tratamentos PAAB e PAPB, representados no quadrante superior da PCA.

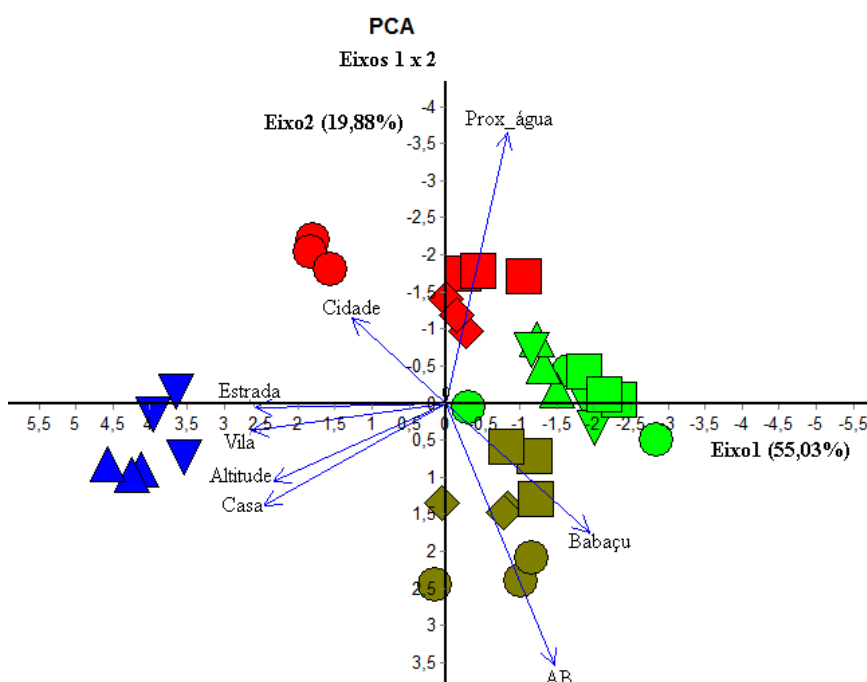


Fig. 2. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA). Cores denotam os tratamentos: PAAB (vermelho), AAAB (azul), PAPB (verde claro) e AAPB (verde escuro). E símbolos são as diferentes localidades dos tratamentos. Em PAAB: Valentim (círculo), RPPN-Soldadinho do Araripe (quadrado) e Fonte São Joaquim (losango); AAAB: Grota das Flores (triângulo) e Grota Forquilha (triângulo invertido); PAPB: Granjeiro (círculo), Levada da Preguiça (quadrado), Riacho do Meio (triângulo) e Santa Rita (triângulo invertido); AAPB: Ladeira da Macaúba (círculo), Passárgada (quadrado) e Linha de Transmissão (losango). As variáveis adotadas: altitude (Altitude), proximidade de córregos/nascentes (Prox_água), abertura do dossel (AB), abundância da palmeira de babaçu (Babaçu); e os *proxies* de perturbação: distância para casa (Casa), vila (Vila), estrada (Estrada) e cidade (Cidade).

A PCA dos *proxies* de distância aos núcleos de atividade humana combinados demonstrou uma variância acumulada nos dois primeiros eixos de 85% (ver Apêndice). O índice de perturbação antrópica (PA), gerado nos escores do eixo 1, mostra que as localidades do tratamento AAAB são as menos perturbadas para estes fatores e as localidades de PAPB apresentam os maiores valores do índice.

As briófitas são afetadas pela heterogeneidade do ambiente?

Nos 230 forófitos inventariados, um total de 45 espécies de briófitas epífitas foram encontradas, incluindo uma variedade (Tabela 1), entre hepáticas (20 spp.) e musgos (25 spp. e uma variedade). Houve um ligeiro decréscimo da riqueza de espécies nos tratamentos que não apresentavam cursos hídricos (AAAB, AAPB); sendo que, conforme esperado, o tratamento AAPB apresentou a menor riqueza (Fig. 3). Quanto às formas de vida, todos os tratamentos apresentaram predominância de formas mais tolerantes à dessecação, tufo, tufo esparso e as intermediárias tapete e trama. Já a forma flabelada (mais vulnerável) restringiu-se aos tratamentos sem babaçu (Fig. 3). Em relação à tolerância à luz, as espécies generalistas e de sol ocorreram em todas as localidades, entretanto as espécies de sombra restringiram-se parcialmente às localidades sem babaçu, exceto para uma localidade (GR). Cabe destacar que não foram encontradas espécies de sombra no tratamento sem cursos hídricos e com babaçu (AAPB) (Fig. 3).

Tabela 1. Espécies registradas nas localidades (Localities) da floresta úmida da Chapada do Araripe. No município do Crato: RPPN- Soldadinho do Araripe (RP); Levada da Preguiça (LP); Passárgada (PA); e Granjeiro (GR). Em Barbalha: Ladeira da Macaúba (LM); Riacho do Meio (RI); Santa Rita (ST); Linha de Transmissão (LI); Fonte São Joaquim (SJ); Grota das Flores (FL); e Grota Forquilha (FO); e para Missão Velha destaca-se a localidade Valentim (VA). Grupos de tolerância à luz: espécies generalistas (Gen), espécies típicas de sol (Sol) e típicas de sombra (Som). * = espécies com distribuição rara

Espécies	Grupos de tolerância à luz	Localidades da Chapada do Araripe
Marchantiophyta		
<i>Cheilolejeunea rigidula</i> (Nees ex Mont.) R. M. Schust.	Gen	RP/LP/LM/LI

<i>Cololejeunea camillii</i> (Lehm.) A. Evans	Gen	RP/GR/FO
<i>Cololejeunea contractiloba</i> A. Evans	Gen	RP/LP/PA/RI/ST/VA
<i>Cololejeunea minutissima</i> (Sm.) Schiffn.	Gen	RP/LP/ST
<i>Cololejeunea obliqua</i> (Nees & Mont.) Schiffn.*	Gen	RP
<i>Cylindrocolea rhizantha</i> (Mont.) R. M. Schust.*	Som	SJ
<i>Frullania dusenii</i> Steph.	Sol	LP/FO
<i>Frullania ericoides</i> (Nees) Mont.	Sol	All
<i>Frullania kunzei</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.	Sol	FL/RI
<i>Frullania platycalyx</i> Herzog	Sol	LM/LI
<i>Lejeunea controversa</i> Gottsche*	Gen	RP
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees*	Gen	FL
<i>Lejeunea glaucescens</i> Gottsche*	Gen	LP
<i>Lejeunea phyllobola</i> Nees & Mont.	Gen	RP/LP/PA/RI/SJ/FL/FO/VA
<i>Microlejeunea bullata</i> (Taylor) Steph.	Gen	RP/LP/PA/GR/LM/RI/ST/SJ/FO
<i>Microlejeunea epiphylla</i> Bischl.	Sol	RI/LI
<i>Micropterygium trachyphyllum</i> Reimers*	Som	FL
<i>Plagiochila raddiana</i> Lindenb.	Som	RP/FO
<i>Pycnolejeunea contigua</i> (Nees) Grolle	Sol	RP/LP/GR/ST/FO
<i>Schiffneriolejeunea polycarpa</i> (Nees) Gradst.	Sol	LP/LI/SJ/FL/FO

Bryophyta

<i>Calymperes afzelii</i> Sw.	Gen	RP/FO
<i>Calymperes palisotii</i> Schwägr.	Gen	SJ/PA
<i>Donnellia commutata</i> (Müll. Hal.) W. R. Buck	Gen	RI/PA
<i>Entodontopsis leucostega</i> (Brid.) W. R. Buck & Ireland	Gen	RP/LP/PA/GR/LM/ST/LI/SJ/VA
<i>Erpodium coronatum</i> (Hook. & Wilson.) Mitt.	Gen	LP/ST
<i>Fabronia ciliaris</i> (Brid.) Brid. subsp. <i>ciliaris</i>	Gen	RP/LP/PA/GR/LM/LI/SJ/VA
<i>Fabronia ciliaris</i> var. <i>polycarpa</i> (Hook.) W.R. Buck	Gen	PA/RI/ST/LI
<i>Fabronia macroblepharis</i> Schwägr.*	Sol	ST
<i>Fissidens brevipes</i> Besch.*	Gen	PA
<i>Fissidens cryptoneuron</i> P. de la Varde*	Gen	FL
<i>Fissidens elegans</i> Brid.	Gen	RP/PA/RI/SJ/FL/FO
<i>Fissidens gardneri</i> Mitt.*	Som	GR
<i>Fissidens pallidinervis</i> Mitt.	Som	FO
<i>Fissidens radicans</i> Mont.*	Gen	VA
<i>Isopterygium tenerifolium</i> Mitt.*	Gen	LP
<i>Isopterygium tenerum</i> (Sw.) Mitt.*	Gen	RP
<i>Jaegerina scariosa</i> (Lorentz) Arzeni	Gen	FL/FO
<i>Ochrobryum gardneri</i> (Müll. Hal.) Mitt.	Sol	FL/FO/SJ
<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	Gen	RP/LP/PA/GR/LM/RI/ST/LI/SJ/FL/FO
<i>Ptychostomum capillare</i> (Hedw.) Holyoak & Pedersen*	Gen	RI

<i>Sematophyllum galipense</i> (Müll. Hal.) Mitt.	Gen	LI/LM
<i>Sematophyllum subpinnatum</i> (Hedw.) Mitt.	Gen	RP/LP/PA/GR/FL/FO
<i>Sematophyllum subsimplex</i> (Brid.) E. Britton	Gen	RP/LP/GR/RI/ST/SJ/FL/FO
<i>Stereophyllum radiculosum</i> (Hook.) Mitt.	Gen	PA/GR/SJ/FL/VA
<i>Syrrhopodon ligulatus</i> Mont.*	Som	FL
<i>Syrrhopodon parasiticus</i> (Brid.) Paris	Sol	FL

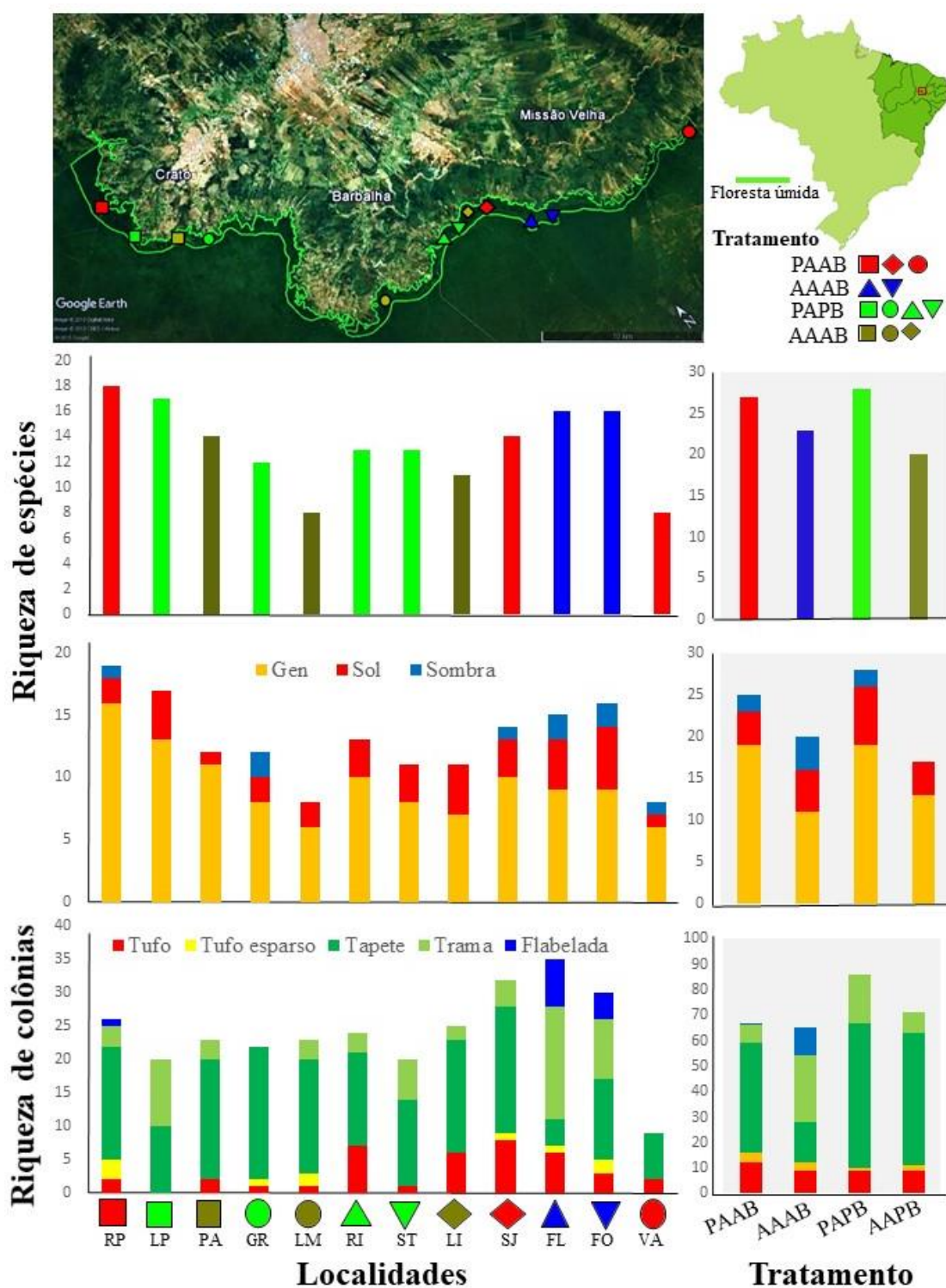


Fig. 3. Localização da floresta úmida da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. Cores denotam os tratamentos: PAAB (vermelho), AAAB (azul), AAPB (verde escuro) e PAPB (verde claro). Símbolos são as localidades ao longo da floresta. Correspondente ao mapa, no município do Crato: RPPN- Soldadinho do Araripe (RP); Levada da Preguiça (LP); Passárgada (PA); e Granjeiro (GR). Em Barbalha: Ladeira da Macaúba (LM); Riacho do Meio (RI); Santa Rita (ST); Linha de Transmissão (LI); Fonte São Joaquim (SJ); Grotas das Flores (FL); e Grotas Forquilha (FO); e para Missão Velha destaca-se a localidade Valentim (VA). A riqueza de espécies (Species richness) efetiva; riqueza em relação aos grupos de tolerância à luz: espécies generalistas (Gen), típicas de sol (Sol) e típicas de sombra (Som); e a quantidade de colônias por forma de vida: tufo, tufo esparsa, tapete, trama e flabelada são parâmetros observados por localidade e por tratamento.

Com relação à composição florística, a CA apresentou variância acumulada de 25,36% nos dois primeiros eixos e não houve formação de grupos coesos e isolados entre os tratamentos (Fig. 4). Ao longo do primeiro eixo (14,49%), verifica-se um gradiente de composição de espécies, onde as localidades sem babaçu (em azul e vermelho) predominam nos quadrantes do lado esquerdo e as que apresentam a palmeira do lado direito. Destaca-se a presença das espécies de sombra *Fissidens pallidinervis* e *Plagiochila raddiana* apenas no tratamento AAAB, que apresenta várias espécies exclusivas.

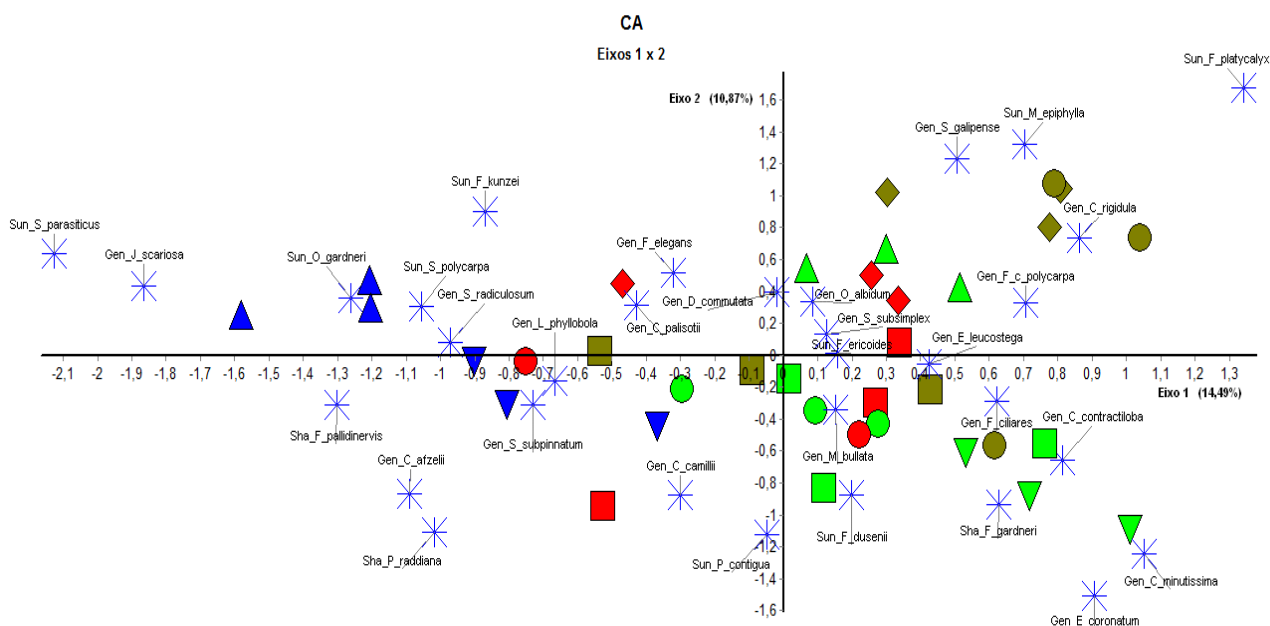


Fig. 4. Biplot do diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Correspondência (CA). Cores denotam os tratamentos: PAAB (vermelho), AAAB (azul), AAPB (verde escuro) e PAPB (verde claro) e símbolos representam as localidades dos tratamentos. Em PAAB: Valentim (círculo), RPPN-Soldadinho do Araripe (quadrado) e Fonte São Joaquim (losango); AAAB: Grotas das Flores (triângulo) e Grotas Forquilha (triângulo invertido); PAPB: Granjeiro (círculo), Levada da Preguiça (quadrado), Riacho do Meio (triângulo) e Santa Rita (triângulo invertido); AAPB: Ladeira da Macaúba (círculo), Passárgada (quadrado) e Linha de Transmissão (losango).

Efeitos das perturbações antrópicas

O Teste de Mantel confirmou a hipótese de trabalho, tendo sido encontrada correlação positiva entre a dissimilaridade florística e o nível de perturbação antrópica ($rM= 0.79$, $p=0,003$) e entre as distâncias ambiental e florística ($rM= 0.46$, $p= 0,01$). Ademais, não há correlação entre a distância geográfica e florística ($rM= 0.25$ $p= 0,07$). A CCA demonstrou baixa variância acumulada nos dois primeiros eixos (eixo 1 = 10,56% da variação total; e eixo 2 = 4,93%). No entanto, o teste de Monte Carlo foi significativo para esses eixos ($p < 0,01$). No diagrama de ordenação, os tratamentos formam grupos geralmente coesos, embora pouco isolados. O principal gradiente ambiental que afeta a composição de espécies é o de perturbação (PA), que apresentou correlação de 0,96 com o eixo 1, seguido da abundância de babaçu (0,57). As localidades com maior nível de perturbação, também associadas à maior abundância de babaçu, estão posicionadas à direita da CCA (Fig. 5). O eixo 2 esteve correlacionado com o gradiente de umidade, associado à proximidade de nascentes/córregos (0,73), separando as localidades com os maiores valores do índice de perturbação no quadrante inferior as localidades com AW e, por conseguinte, no superior as localidades próximas as nascentes/córregos, com poucas exceções (Fig. 5).

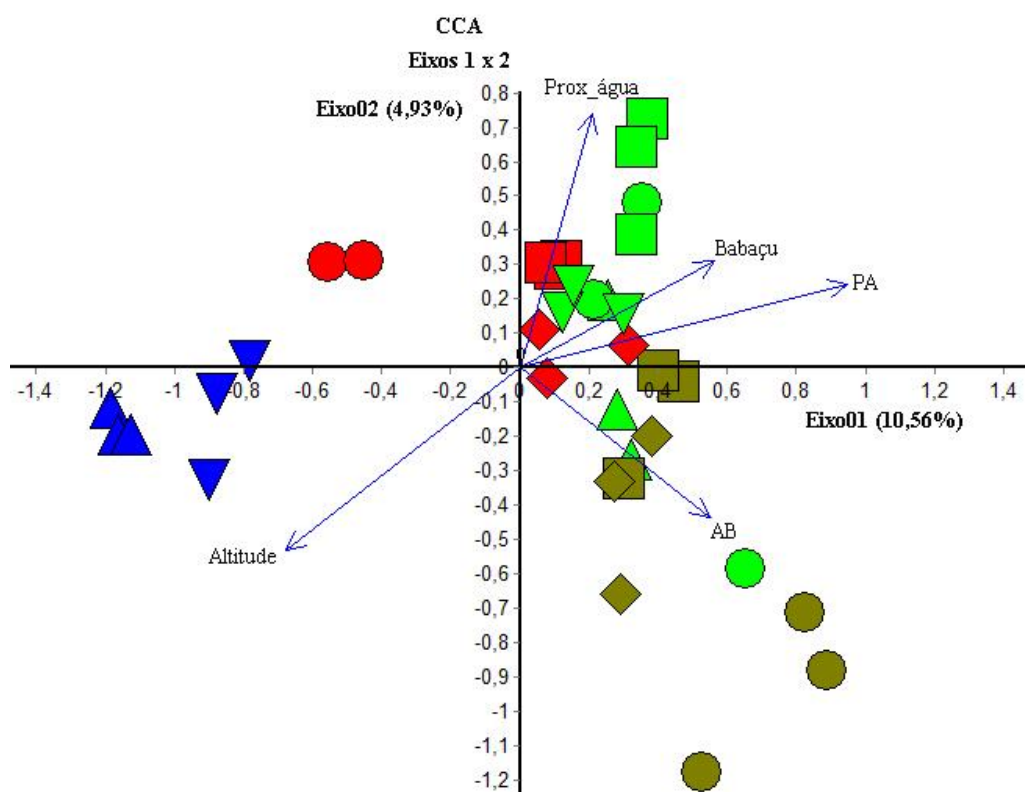


Fig. 5. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Correspondência Canônica (CCA). Cores denotam os tratamentos: PAAB (vermelho), AAAB (azul), AAPB (verde escuro), PAPB (verde)

claro) e símbolos sentam as localidades dos tratamentos. Em PAAB: Valentim (círculo), RPPN- Soldadinho do Araripe (quadrado) e Fonte São Joaquim (losango); AAAB: Grotas das Flores (triângulo) e Grotas Forquilha (triângulo invertido); PAPB: Granjeiro (círculo), Levada da Preguiça (quadrado), Riacho do Meio (triângulo) e Santa Rita (triângulo invertido); AAPB: Ladeira da Macaúba (círculo), Passárgada (quadrado) e Linha de Transmissão (losango). As variáveis adotadas foram a altitude (Altitude), proximidade de córregos/nascentes (Prox_água), abertura do dossel (AB), abundância da palmeira de babaçu (Babaçu) e índice de perturbação antrópica (PA).

A análise de espécies indicadoras demonstrou que a maioria das espécies apresenta baixa fidelidade e especificidade em relação aos tratamentos. Apenas três espécies, *Schiffneriolejeunea polycarpa* (Nees) Gradst. (IndVal = 76,6), *Jaegerina scariosa* (Lorentz) Arzeni (66,7) e *Sematophyllum subpinnatum* (Hedw.) Mitt. (55,4), apresentaram IndVal ≥ 50 e são indicadoras do tratamento AAAB, que representa o menor grau de perturbação antrópica de acordo com a PCA.

Discussão

Qual a heterogeneidade ambiental das áreas?

Os tratamentos com babaçu estão associados a uma maior abertura do dossel e à proximidade aos núcleos de atividade humana. Além dos fatores de perturbação antrópica associados ao uso do babaçu na Chapada do Araripe, que proporciona maior intervenção humana direta na floresta, a abundância da palmeira na floresta interfere no microclima do sub-bosque. A literatura relata a contribuição de palmeiras para a maior entrada de luz no sub-bosque, devido a própria estrutura morfológica destas plantas (Cintra et al. 2005; Raupp 2010). No caso da região estudada, além da maior luminosidade, foi observado que o babaçu, ao perder suas folhas, deixava um impacto visível sobre a vegetação do sub-bosque contribuindo para alteração dos microambientes disponíveis para colonização pelas briófitas. Cabe ressaltar que a palmeira de babaçu está associada às localidades que sofreram perturbações antrópicas, como áreas de pastagem abandonadas, pós incêndios, pois são resistentes a tais distúrbios (Gehring et al. 2011; Campos et al. 2015). Por conseguinte, a distribuição do babaçu concentra-se na porção basal da encosta da Chapada, entre a floresta e a zona urbana. Como verificado, as localidades com babaçu se diferenciam principalmente pela presença ou ausência de nascentes/córregos d'água. Cabe ressaltar que todas localidades (GR, LP, RI e ST) com presença de água e babaçu são as mais próximas à zona urbana, sendo pontos de visitação turística, devido principalmente à presença dos córregos, levadas e quedas d'água, que proporcionam um ambiente de lazer para população humana na região. Isto demonstra que a água é um recurso atrativo para a existência de núcleos de atividade humana na floresta. Ademais,

parte das localidades que também apresenta água, entretanto com ausência de babaçu, também estão espacialmente próximas aos núcleos humanos.

As localidades com ausência de água e babaçu (AAAB) são as menos perturbadas, ademais, estas localidades estão inseridas no platô da CA, na FLONA-Araripe. Estas áreas apresentam maior altitude, que dificulta o acesso da população humana, e estão em matriz de vegetação de Cerrado, estando mais distantes da urbanização. Cabe destacar que estas localidades são próximas às casas de apoio e de proteção ambiental desta UC, que diariamente são monitoradas por guardas ambientais. Apesar da ausência de córregos e outras fontes de água corrente nestas localidades, a maior altitude atua como um substitutivo (Körner 2007) das condições de umidade atmosférica, uma variável de difícil mensuração, mas extremamente importante para plantas poiquilohídricas. Em suma, foi confirmada a heterogeneidade ambiental da floresta úmida, que apresenta localidades potenciais para a manutenção da diversidade de briófitas, em contrapartida daquelas nocivas, associados a perturbações antrópicas.

As briófitas são afetadas pela heterogeneidade do ambiente?

Conforme esperado, a riqueza de espécies foi menor em localidades distantes de cursos hídricos, além naquelas com elevada abundância de babaçu, maior abertura do dossel e maior proximidade a núcleos de atividade humana. Contudo, apenas uma localidade distante de áreas urbanas apresentou uma baixa representatividade de briófitas (Valentim, localizada no município de Missão Velha), fato já observado durante a coleta de material botânico. Esta região apresenta vários fatores de perturbação antrópica aguda (desflorestamento) e crônica (criação de animais domésticos) que atuam causando impactos à vegetação e ocasionam a perda da qualidade ambiental. Segundo Tabarelli & Santos (2004), as perturbações crônicas e agudas, quando combinadas, podem gerar efeitos mais intensos (sinérgicos ou aditivos) para as assembleias de plantas.

Entre os grupos funcionais que exigem maiores níveis de umidade (*i.e.* maior qualidade ambiental), a forma de vida flabelada e as espécies de sombra estiveram restritas a localidades sem babaçu. Tendo em vista que a ocorrência desta palmeira está associada a modificações nas condições de luminosidade no interior da floresta (maior abertura do dossel e, conseqüentemente, maior evapotranspiração), constata-se a necessidade de um manejo adequado desta palmeira, pois manter a qualidade ambiental do sub-bosque de florestas úmidas (elevada umidade e sombra), implica na conservação

direta das espécies com exigências ecológicas que são indicadoras de tais condições (Gradstein 1992; Costa 1999).

Quanto à composição florística, muitas espécies são compartilhadas entre os tratamentos e as localidades (fato reiterado pelo baixo número de espécies indicadoras). De acordo com Batista et al. (2018), a maioria das espécies presentes na Chapada do Araripe apresenta distribuição ampla nos domínios fitogeográficos do Brasil e são generalistas em relação à tolerância à luz (dado corroborado neste trabalho pela representatividade das formas de vida tufo, tapete e trama). As localidades do tratamento com ausência de água e babaçu são floristicamente mais semelhantes entre si, tendo sido assinaladas, inclusive, espécies de sombra, *Fissidens pallidinervis* Mitt. e *Plagiochila raddiana* Lindenb.

Parte das localidades com ausência de água e presença babaçu (*i.e* menor qualidade ambiental) apresentaram composição florística similar entre si devido, principalmente, à presença das espécies de sol *Frullania platycalyx* Herzog e *Microlejeunea epiphylla* Bischl. e a generalista *Cheilolejeunea rigidula* (Nees ex Mont.) R.M. Schust. Estas, possuem oleocorpos (= terpenoides voláteis envoltos por uma membrana) dentro das suas células, característica funcional que representa uma adaptação à radiação solar e à dessecação (Gradstein 1978), sugerindo resistência a condições de estresse. Apenas uma localidade deste tratamento, Passárgada, possui maior similaridade de espécies com localidades que apresentam água. É válido destacar que em Passárgada existiam córregos d'água há algumas décadas atrás. Embora tenham sido completamente encanados, a composição de briófitas demonstra que ainda existem condições climáticas semelhantes às localidades que atualmente possuem fontes hídricas, diferentemente do que ocorre nas localidades que são naturalmente carentes deste recurso, como Ladeira da Macaúba e Linha de Transmissão.

Efeitos das perturbações antrópicas

Embora a maioria das espécies seja compartilhada entre os tratamentos, a distância geográfica entre as localidades não é um fator determinante da composição florística, mas sim as semelhanças nas condições ambientais, sobretudo o nível de perturbação antrópica. Conforme outros estudos, as briófitas de fato apresentam similaridade florística associada ao determinismo ambiental, seja em pequenas escalas, como gradientes verticais (Costa 1999; Oliveira & Steege 2015) ou em escalas maiores, como gradientes altitudinais e horizontais (Frahm & Gradstein 1991; Silva 2013; Santos et al. 2014; Amorim et al.

2017). Neste estudo foi verificado que a perturbação antrópica modifica as assembleias de briófitas em todos os parâmetros analisados (riqueza de espécies, composição florística e grupos funcionais) demonstrando que a perturbação é um fator importante na compreensão dos processos que atuam sobre as comunidades vegetais (Leal et al. 2014; Ribeiro et al. 2015, Ribeiro-Neto et al. 2016; Rito et al. 2017). Para as briófitas, investigações sobre o efeito de perturbações antrópicas agudas e crônicas reiteram o efeito negativo sobre a riqueza, a diversidade de espécies e os grupos funcionais, principalmente devido à perda de integridade ambiental (Costa 1999; Zartman 2003; Alvarenga & Pôrto 2007; Tavares et al. 2014; Peñaloza-Bojacá et al. 2017).

Os achados deste trabalho confirmam que as localidades distantes dos núcleos de atividade humana tendem a ser floristicamente diferenciadas das localidades próximas à zona urbana incluindo algumas espécies indicadoras de qualidade ambiental para a paisagem da floresta úmida da Chapada do Araripe. Isto porque estas espécies classificadas como indicadoras neste trabalho apresentam ampla distribuição em florestas tropicais e savanas do Brasil (Batista et al. 2018). Entretanto, para a região da Chapada do Araripe, é evidente que estas apresentam preferência por áreas com menor intervenção humana, além de maior altitude (*proxy* de umidade atmosférica). De fato, tais localidades apresentam as melhores condições para a sobrevivência das espécies, razão dos maiores índices de riqueza e diversidade de grupos funcionais (incluindo aqueles exigentes de umidade). Por sua vez, apesar de localidades com maior nível de perturbação antrópica e presença de babaçu apresentarem condições severas, a presença de córregos/nascentes conseguem amenizar tais condições e favorecer maior qualidade ambiental para as espécies.

Conclusão

Este estudo verificou que existe heterogeneidade ambiental ao longo da floresta úmida da Chapada do Araripe e que os parâmetros analisados para as assembleias de briófitas respondem, em parte, às diferentes condições ambientais dos tratamentos adotados (disponibilidade hídrica e perturbação antrópica). Pela primeira vez, descritores de perturbações antrópicas foram quantificados para este enclave de floresta úmida tendo como finalidade a compreensão de seus efeitos sobre as comunidades de plantas. De uma forma geral, as assembleias de briófitas indicam que a presença de babaçu na floresta limita a distribuição de espécies com exigências ecológicas de umidade e sombra, devido à maior abertura do dossel que estas palmeiras proporcionam. Isto sugere a perda de

qualidade ambiental em localidades com dominância de babaçu, causando perda de espécies e de grupos funcionais. Para a composição de espécies a perturbação mascara o efeito dos fatores ambientais e estrutura a composição florística principalmente nos dois extremos. Desta forma, esta pesquisa demonstra o potencial negativo das perturbações antrópicas para a qualidade ambiental da floresta, visto através de seus efeitos para briófitas, que são plantas sensíveis as alterações ambientais. Em suma, os dados apresentados podem contribuir em planos de ação para os gestores das unidades de conservação da região, como, assim como para os grupos de pesquisas que atuam na conservação das espécies ameaçadas da região. Como implicações para a conservação da floresta úmida da Chapada do Araripe, sugere-se maior investimento de recursos humanos e capital para minimizar o impacto do extrativismo da palmeira de babaçu através de práticas sustentáveis que garantam maior produtividade para a população e simultânea preservação da floresta; o manejo das populações de babaçu, de forma a evitar a sua hiperdominância na região; além de maior proteção dos recursos hídricos, implementando sistemas que mantenham o curso natural da água, ao menos, dentro da floresta. Futuras investigações em sistemas ecológicos frágeis, como os encaves úmidos inseridos em regiões semiáridas, devem considerar os tipos de perturbações antrópicas crônicas e agudas que podem atuar de forma sinérgica sobre a composição de espécies de plantas, bem como a interação destes com as condições abióticas da região, visto que a população humana pode exercer fortes pressões sobre este tipo de floresta.

Agradecimentos

Este estudo faz parte da dissertação de mestrado da primeira autora, realizada no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal na Universidade Federal de Pernambuco, Brasil. As autoras agradecem a CAPES pela bolsa concedida à primeira autora, como também à organização não governamental IdeaWild (EUA) pela doação de equipamentos de campo. Ao suporte essencial durante as excursões de campo, com os representantes da Associação de Pesquisa e Conservação dos Ecossistemas Aquáticos (Aquasis), em particular à equipe do projeto de conservação da ave Soldadinho do Araripe.

Referências

- Acebey, A., Gradstein, S.R., Kromer, T. 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 9-18.
- Albuquerque, U.P., Gonçalves, P.H.S., Júnior, W.S.F., et al. 2017. Humans as niche constructors: Revisiting the concept of chronic anthropogenic disturbances in ecology. *Perspectives in Ecology and Conservation*.
- Almeida, G.M., Ramos, M.A., Araújo, E.L., Baldauf, C., Albuquerque, U.P. 2016. Human perceptions of landscape change: The case of a monodominant forest of *Attalea speciosa* Mart ex. Spreng (Northeast Brazil). *Ambio*, 45(4): 458-467.
- Alvarenga, L.D.P., Pôrto, K.C. 2007. Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation*, 134: 415-427.
- Amorim, E.T., Carvalho, F.A., Santos, N.D., Luizi-Ponzo, A.P. 2017. Distribution of bryophytes in south-eastern Brazil: an approach on floristic similarity and environmental filtering. *Cryptogamie, Bryologie* 38(1): 3-17.
- Aquasis. 2017. Aquasis- Associação de Pesquisa e Conservação dos Ecossistemas Aquáticos. Projeto do soldadinho-do-araripe (*Antilophia bokermanni*). Aquasis, Fortaleza, Brazil. Retrieved from: <http://aquasis.org/soldadinho/> (accessed 11.01.18).
- Bates, J.W. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos*, 82: 223-237.
- Batista, W.V.S.M., Pôrto, K.C., Santos, N.D. 2018. Distribution, ecology, and reproduction of bryophytes in a humid enclave in the semiarid region of northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 32(2): 303-313.
- Batke, S.P., Murphy, B.R, Hill, N., Kelly, D.L. 2015. Can air humidity and temperature regimes within cloud forest canopies be predicted from bryophyte and lichen cover? *Ecological Indicators*, 56: 1-5.
- Barbosa, F.S., Carvalho, M.A.S. 2016. Análise Cienciométrica da Utilização de Briófitas como Bioindicadores. *Caderno de Pesquisa*, 28(1): 34-47.

- BirdLife International. 2016. IUCN Red List for birds. Species factsheet: *Antilophia bokermanni*. Retrieved from: <http://www.birdlife.org/> (29.07.2017).
- Brancalion, P.H.S., Melo, F.P.M., Tabarelli, M., Rodrigues, R.R. 2013. Biodiversity persistence in highly human modified tropical landscapes depends on ecological restoration. *Tropical Conservation Science*, 6 (6): 705-710.
- Buck, W.R. 1998. Pleurocarpous mosses of the West Indies. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 82: 1-400.
- Burger, J. 2006. Bioindicators: Types, Development, and Use in Ecological Assessment and Research. *Environmental Bioindicators*, 1: 22-39.
- Campos, J.L.A. 2013. Etnoecologia e ecologia populacional da palmeira de babaçu (*Attalea speciosa* Mart. Ex Spreng) (Areaceae) na região do Araripe, Nordeste do Brasil. Msc. Thesis. Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, Brazil.
- Campos, J.L.A., Almeida, G.M.A., Silva, T.L.L., Araújo, E.L., Peroni N, Albuquerque, U.P. 2015. O Babaçu (*Attalea speciosa* Mart. Ex Spreng) na Chapada do Araripe. In: Albuquerque, U.P, Meiado, M.V. (eds.). *Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe*. Bauru, NUPEEA: Canal 6, pp. 103-148.
- Cintra, R., Ximenes, A.D.C., Gondim, F.R., Kropf, M.S. 2005. Forest spatial heterogeneity and palm richness, abundance and community composition in Terra Firme forest, Central Amazon. *Brazilian Journal of Botany*, 28(1): 75-84.
- Coelho, G., Silva, W.A.G. 1998. A new species of *Antilophia* (Passeriformes: Pipridae) from Chapada do Araripe, Ceará, Brazil. *Ararajuba*, 6(2): 81-84.
- CONAMA, R. 1986. CONAMA - O Conselho Nacional do Meio Ambiente: Dispõe sobre procedimentos relativos a Estudo de Impacto Ambiental 1/86. Brazil.
- Corrêa, L.C., Corrêa, C.E. 2015. Caracterização geral da região do Araripe e distinção entre diferentes denominações. In: Albuquerque, U.P, Meiado, M.V. (eds.). *Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe*. Bauru, NUPEEA: Canal 6, pp. 103-148.

Costa, D.P. 1999. Epiphytic bryophyte diversity in primary and secondary lowland rainforest in southeastern Brazil. *Bryologist*, 102 (2): 320-326.

Costa D.P., Lima, F.M. 2005. Moss diversity in the tropical rainforest of Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 28 (4): 671-685.

Dale V.H, Beyeler S.C. 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators*, 1: 3-10.

DNPM- Departamento Nacional de Produção Mineral. 1996. Projeto Avaliação Hidrológica da Bacia Sedimentar do Araripe. Recife: Departamento Nacional de Produção Mineral.

Dufrêne, M., Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366.

Esmeraldo, A.C.C., Bezerra, L.M.A., Matias, A.C.C. 2011. A Importância da Conservação/Preservação Ambiental da Floresta Nacional do Araripe para a Região do Cariri-Ceará/Brasil. *Revista Geográfica de América Central* 2: 1-10.

Fearnside, P.M. 1990. Fire in the tropical rain forests of the Amazon Basin. In: J.G. Goldammer (Ed.). *Fire in the Tropical Biota: Ecosystem Processes and Global Challenges*. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany. pp. 106-116.

FLONA- Floresta Nacional Araripe- Apodi. 2004. Plano de Manejo da Floresta Nacional do Araripe. Retrieved from: http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/docs-planos-de-manejo/flona_araripe_pm_sum1.pdf. (accessed 15.08.17).

Frahm, J.P., Gradstein, S.R. 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography*, 18: 669-678.

Gehring, C., Zelarayán, M.L.C., Almeida, R.B., Moraes, F.H.R. 2011. Allometry of the babassu palm growing on a slash-and-burn agroecosystem of the eastern periphery of Amazonia. *Acta Amazônica*, 41(1): 127-134.

Gimingham, C.H., Birse, E.M. 1957. Ecological studies on growth-form in bryophytes. I. Correlations between growth-form and habitat. *Journal of Ecology*, 45: 533-545.

- Gradstein, S.R. 1978. Oil bodies in liverworts (Hepaticae). *Acta Botanica Neerlandica*, 27(5/6): 425-426.
- Gradstein, S.R. 1992. Threatened bryophytes of the Neotropical rain forest: a status report. *Tropical Bryology*, 6: 83-93.
- Gradstein, S.R., Churchill, S.P., Salazar-Allen, N. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 86: 1-577.
- Gradstein, S.R., Costa, D.P. 2003. The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 87: 1-336.
- Gradstein, S.R., Ilkiu-Borges, A.L. 2009. Guide to the plants of Central French Guiana. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 76(4): 1-140.
- Heink, U., Kowarik, I. 2010. What are indicators? On the definition of indicators in ecology and environmental planning. *Ecological Indicators*, 10(3): 584-593.
- Hill, M.O., Gauch, H.G. 1980. Deterended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetation*, 42: 47-58.
- Hill, M.O., Roy, D.B., Thompson, K. 2002. Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology*, 39(5): 708-720.
- Holt, E.A., Miller, S.W. 2011. Bioindicators: Using Organisms to Measure Environmental Impacts. *Nature Education Knowledge*, 3(10): 8.
- IUCN. 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Available. Retrieved from: www.iucnredlist.org. (accessed 29.07.17).
- Karger, D.N., Kluge, J., Abrahamczyk, S., Salazar, L., Homeier, J., Lehnert, M., Kessler, M. 2012. Bryophyte cover on trees as proxy for air humidity in the tropics. *Ecological Indicators*, 20: 277-281.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 569-574.

- Laurance, W.F., Albernaz, A.K., Schroth, G., Fearnside, P.M., Bergen, S., Venticinque, E.M., Da Costa, C. 2002. Predictors of deforestation in the Brazilian Amazon. *Journal of Biogeography*, 29 (5-6): 737-748.
- Leal, I.R, Silva, J.M.C, Tabarelli, M., Lacher, T.E. 2005. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Conservation Biology*, 19: 701-706.
- Leal, L, Andersen, A, Leal, I.R. 2014. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia*, 174: 173-18.
- Legendre, P., Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd ed. Elsevier, Amsterdam.
- Liley, D., Clarke, R.T. 2003. The impact of urban development and human disturbance on the numbers of nightjar *Caprimulgus europaeus* on heathlands in Dorset, England. *Biological Conservation*, 2: 219-230.
- Linhares, K.V, Silva, W.A.G. 2015. Soldadinho-do-Araripe, símbolo da conservação das águas e florestas úmidas do Cariri Cearense. *Caderno de Cultura e Ciência*, 13(2): 37-50.
- Loiola, M.I.B., Araújo, F.S., Lima-Verde, L.W., et al. 2015. Flora da Chapada do Araripe. In: Albuquerque UP, Meiado MV. (eds.). *Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe*. Bauru, NUPEEA: Canal 6, pp. 103-148.
- Martorell, C., Peters, E. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 124:199-207.
- May, P.H., Anderson, A.B., Balick, M.J., Frazão, J.M.F. 1985. Subsistence benefits from the Babassu Palm (*Orbignyamartiana*). *Economic Botany*, 39: 113-129.
- McCune, B., Mefford, M.J. 1999. *PC-ORD: multivariate analysis of ecological data, version4.10*. Gleneden Beach: MjM Software Design.
- Mitja, D., Ferraz, I. 2001. Establishment of babassu in pastures in Pará, Brazil. *Palms* 45: 138-147.

- Oliveira, S.M., Steege, H. 2015. Bryophyte communities in the Amazon forest are regulated by height on the host tree and site elevation. *Journal of Ecology*, 103(2), 441-450.
- Peñaloza-Bojacá, G.F, de Oliveira, B.A., Araújo, C.A.T, Fantecelle, L.B., dos Santos, N.D., Maciel-Silva, A.S. 2017. Bryophytes on Brazilian ironstone outcrops: Diversity, environmental filtering, and conservation implications. *Flora*.
- Raupp, S.V. 2010. Distribuição, abundância e fenologia reprodutiva de palmeiras em uma floresta de terra firme da Amazônia Central. PhD. Thesis. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.
- Ribeiro, E.M.S, Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B.A., Tabarelli, M., Leal, I.R. 2015. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 52: 611-620.
- Ribeiro-Neto, J.D. Arnan, X., Tabarelli, M., Leal, I.R.et al. 2016. Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. *Biodiversity and Conservation*. DOI 10.1007/s10531-016-1099-5.
- Richards, P.W. 1954. Notes on the bryophyte communities of lowland Tropical Rain Forest, with special reference to Moraballi Creek, British Guiana. *Vegetation*, 5.1: 319-328.
- Rito, K.F. et al. 2017. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*, 105(3): 828-838.
- Santos, N.D, Costa, D.P, Kinoshita, L.S, Shepherd, G.J. 2014. Windborne: can liverworts be used as indicators of altitudinal gradient in the Brazilian Atlantic Forest? *Ecology Indicators*, 36: 431-440.
- Sharp, A.J., Crum, H., Eckel, P.M. 1994. The moss flora Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 69, (1-2): 1-1113.
- Shepherd, G.J. 1995. FITOPAC 1. Manual do Usuário. Departamento de Botânica/UNICAMP.

Silva, M.P.P. 2013. Padrões de distribuição de briófitas na Floresta Atlântica do Nordeste do Brasil: relações ambientais, biogeográficas e conservação. PhD. Thesis. Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, Brazil.

Silva-Neto B. 2013. Perda de vegetação natural na Chapada do Araripe (1975/2007) no estado do Ceará. PhD. Thesis. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas. São Paulo, Brazil.

Silva, W.A.G., Linhares, K.V. Campos, A.A. (orgs.). 2011. Plano de ação nacional para a conservação do soldadinho-do-araripe. ICMBio, Brasília.

Tabarelli, M., Silva, J.M.C., Gascon, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity & Conservation*, 13(7): 1419-1425.

Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Peres, C.A. 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation*, 143: 2328-2340.

Tavares, A.C.C, Lobato, R.C., Costa, D.P. 2014. Bryophyte flora in upland forests at different successional stages and in the various strata of host trees in northeastern Pará, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 28: 46-58.

Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., Lima, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.

Western, D. 2001. Human-modified ecosystems and future evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10): 5458-5465.

Yano, O. 1984. Briófitas. In: Fidalgo O, Bononi V.L.R. Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico. Instituto de Botânica, 4: 27-30.

Zartman, C.E. 2003. Habitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophyte communities in central Amazonia. *Ecology*, 84(4): 948-954.

Apêndice

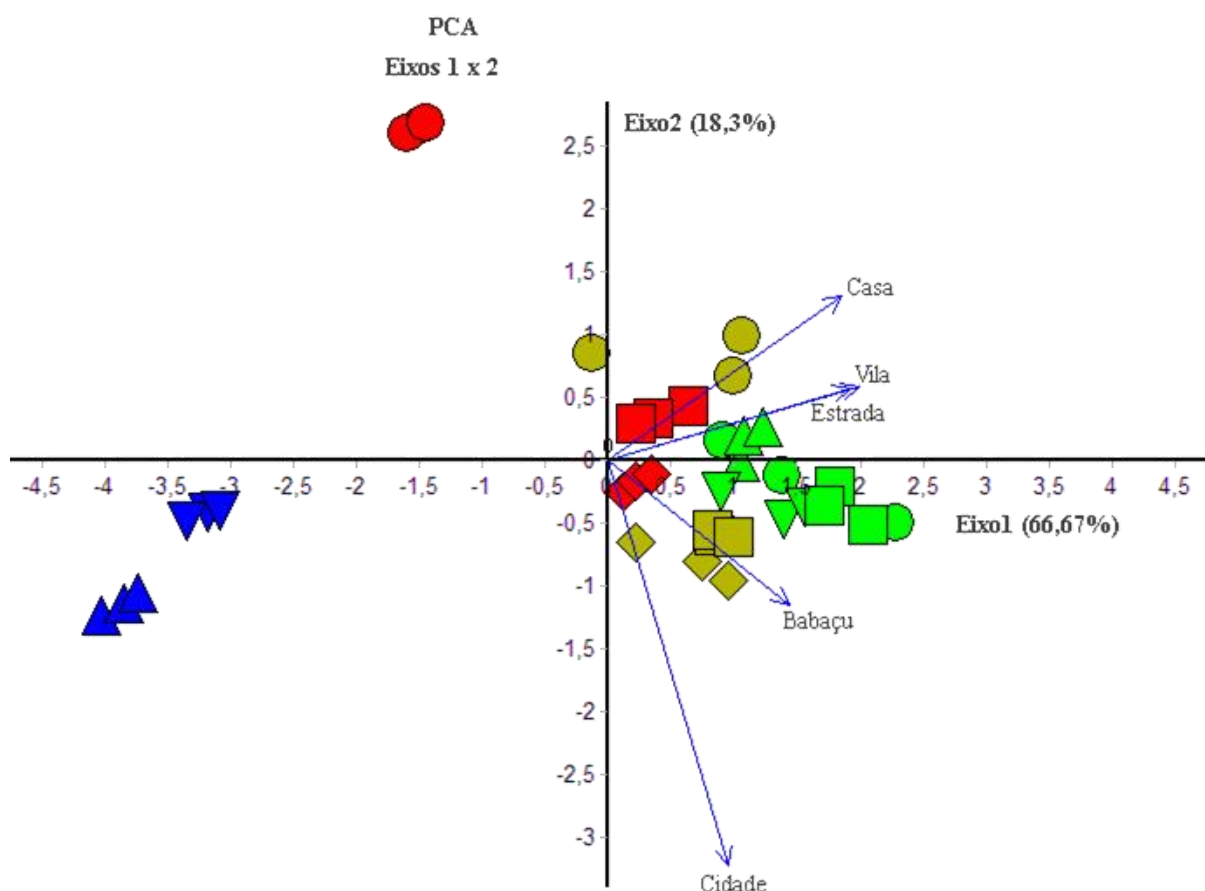


Fig.A.1 Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) para gerar o índice de perturbação. Cores denotam os tratamentos: PAAB (vermelho), AAAB (azul), PAPB (verde claro) e AAPB (verde escuro). E símbolos são as diferentes localidades dos tratamentos. Em PAAB: Valentim (círculo), RPPN- Soldadinho do Araripe (quadrado) e Fonte São Joaquim (losango); AAAB: Grotas das Flores (triângulo) e Grotas Forquilha (triângulo invertido); PAPB: Granjeiro (círculo), Levada da Preguiça (quadrado), Riacho do Meio (triângulo) e Santa Rita (triângulo invertido); AAPB: Ladeira da Macaúba (círculo), Passárgada (quadrado) e Linha de Transmissão (losango). Foram utilizados os *proxies* de perturbação: abundância de babaçu (Babaçu) e distância para casa (Casa) mais próxima, vila (Vila), estrada (Estrada) e a cidade (Cidade).

4 OÁSIS NO SEMIÁRIDO: COMO O CLIMA INFLUENCIA A DISTRIBUIÇÃO DE BRIÓFITAS EM ENCRAVES ÚMIDOS NO NORDESTE DO BRASIL?

Wanessa Vieira Silva Menezes Batista^{a,*}, Kátia Cavalcanti Pôrto^a, Nivea Dias dos Santos^b

^aDepartamento de Botânica, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901 Recife, PE, Brazil.

^bDepartamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 23897-000, Seropédica, RJ, Brazil.

Resumo

Conhecimento: Processos ecológicos são preponderantes aos processos históricos para a configuração dos padrões de distribuição das briófitas. Entretanto, os encraves de florestas úmidas da Caatinga, no Brasil, são reconhecidos como florestas de refúgio biológico, e processos históricos têm explicado a distribuição da flora e fauna destas florestas.

Objetivo: Verificamos as relações florísticas dos encraves úmidos com os Domínios fitogeográficos do Brasil e os processos estruturadores das assembleias de briófitas.

Métodos: Compilamos dados florísticos de 111 áreas, entre encraves úmidos, Floresta Atlântica, Amazônica, Caatinga e Cerrado, incluindo dados geoclimáticos. Analisamos a similaridade florística e os fatores associados, considerando as condições ambientais e a distância geográfica entre as áreas através de análises multivariadas e Testes de Mantel.

Resultados: Os encraves úmidos apresentam singularidade florística e a Floresta Atlântica tem maior contribuição para o *pool* de espécies. Apesar da proximidade geográfica, as áreas de Caatinga apresentam menor contribuição na flora. Os gradientes de precipitação, temperatura e altitude são os mais explicativos para distribuição dos táxons nas áreas estudadas. A singularidade da composição florística de briófitas de encraves úmidos é explicada pelo menor índice de precipitação, em relação às Florestas Atlântica e Amazônica.

Conclusões: Processos ecológicos são preponderantes aos históricos para a configuração dos padrões de distribuição das briófitas dos encraves úmidos do Nordeste do Brasil. As assembleias de briófitas são moldadas pelo determinismo ambiental, sendo o nível de pluviosidade um importante filtro ambiental que atua sobre as espécies.

Palavras-Chave: brejos de altitude; filtragem ambiental; fitogeografia; florestas úmidas; florestas secas; similaridade florística;

Introdução

Entender os processos que configuram o padrão de distribuição geográfica das espécies e a estrutura das comunidades biológicas consiste em considerar quais fatores históricos e ecológicos atuam sobre elas (Agrawal et al. 2007). Processos históricos, como a especiação e a migração de espécies devido às flutuações climáticas ocorridas no passado, têm sido utilizados para explicar padrões de biodiversidade (Carvalho and Almeida 2011; Maciel et al. 2016; Ledo and Colli 2017). Por outro lado, processos ecológicos, como aqueles baseados em nicho, sugerem que condições abióticas e bióticas atuam como “filtros” para a estruturação das comunidades (Keddy 1992; Weiher and Keddy 2004; Gotzenberger 2012). Ainda, a distribuição das espécies pode ser moldada por fatores estocásticos ou dependentes de dispersão (Hubbell 2001; Weiher and Keddy 2004).

Encraves de florestas “úmidas” inseridos no Domínio de Caatinga (Nordeste do Brasil), localmente chamados de Brejos de Altitude Nordestinos (BANs), abrigam plantas vasculares e avasculares de distribuição disjunta com as formações florestais Amazônica (AM) e Atlântica (AF) (Andrade-Lima 1960; Bigarella et al. 1975; Prance 1982; Pôrto 1990, 1992; Pôrto et al. 2004; Rodal and Sales 2008; Silva 2013; Loyola et al. 2015; Reinaldo et al. 2015; Batista et al. 2018). Este padrão tem sido atribuído a antigas conexões entre estas formações, *i.e.* vicariância climática (Ledo and Colli 2017). De fato, estudos florísticos corroboram que AF da porção Nordeste (AFN) apresenta mais afinidade com a AM do que com a AF da região Sul-Sudeste (AFS) (Rizzini 1963; Santos et al. 2007; Lima and Mansano 2011). Registros palinológicos suportam que conexões entre a AM e AF aconteceram em diversos momentos durante o Quaternário, em regiões atualmente semiáridas (Behling et al. 2000; Auler 2004; Ledru 1993; Ledru et al. 2009). Os BANs seriam então resquícios deste elo, resultantes de processos históricos que fragmentaram a AM e a AF, atuando hoje como refúgios à fauna e flora (Auler 2004; Siqueira-Filho et al. 2004; Linhares and Silva 2015).

Numa perspectiva ecológica, diferentes estudos atribuem a distribuição das espécies de plantas vasculares nos BANs a processos baseados em nicho (Silva 2014; Lima et al. 2012; Montade et al. 2016). A singularidade florística dos BANs é mantida principalmente pelas condições ambientais, *e.g.*, maior precipitação devido a chuvas

orográficas, que os diferem de suas matrizes de florestas secas (Andrade-Lima 1982; Sales 1999; Cabral et al. 2004). Para a flora lenhosa, os BANs possuem maiores afinidades com AFS (florestas submontana e montana) do que com as florestas de Terras Baixas da AFN (Rizzini 1963; Tabarelli and Mantovani 1999; Cavalcanti and Tabarelli 2004). Já para as pteridófitas, o padrão é distinto, e a composição de espécies dos BANs é mais relacionada com a AFN (Santiago 2006). Em relação às briófitas, relações florísticas e os processos estruturadores de comunidades nestes ambientes são escassos. Germano et al. (2016) verificaram que a flora de briófitas do estado da Paraíba apresenta distribuição determinística, moldada por fatores como distância do oceano, temperatura e pluviosidade e que alguns BANs exibem maior riqueza de briófitas do que áreas de Caatinga. Ademais, Silva (2013) investigou quais processos históricos explicam a distribuição das espécies através de modelos matemáticos (análise Bayesiana), considerando a distribuição atual das espécies e o tamanho do esporo. Assim, foi verificado que poucos táxons apresentam padrões de distribuição disjuntos entre a AF e AM, sendo a dispersão o processo mais provável para hepáticas (possuem esporos pequenos) e vicariância para musgos (esporos grandes).

Evidências experimentais e estudos filogeográficos com briófitas de distribuição disjunta demonstram que a maioria das espécies tem capacidade de dispersão a longas distâncias (Gradstein et al. 1983; Van Zanten and Gradstein 1988; Heinrichs et al. 2009), *i.e.* o padrão disjunto não está associado a processos de vicariância (Heinrichs et al. 2009; Silva 2013). Além disso, pela natureza poiquilohídrica (*i.e.* ausência de controle sobre o conteúdo hídrico) dos gametófitos, as briófitas são dependentes da umidade do ambiente. Por esta razão, a estruturação das assembleias de briófitas de florestas tropicais úmidas do Brasil tem sido explicada principalmente pela filtragem ambiental, relacionada à altitude e à disponibilidade hídrica (Oliveira and Steege 2015; Silva 2013; Santos et al. 2014; Amorim et al. 2017).

Considerando os contextos histórico e ecológico que atuam sobre as áreas de BANs e os diferentes padrões encontrados para a flora de fanerógamas e criptógamas, este estudo se propõe a responder as seguintes questões: Quais as afinidades florísticas da flora de briófitas dos BANs com outros domínios fitogeográficos do Brasil? Que processos atuam sobre a distribuição das espécies: históricos, dependentes de dispersão ou determinismo ambiental? Nós hipotetizamos que processos ecológicos são preponderantes aos históricos para a configuração dos padrões de distribuição das briófitas. Assim, esperamos que os BANs possuam uma singularidade florística e

apresentem maior similaridade com áreas submetidas a condições climáticas semelhantes, independentemente do domínio fitogeográfico. Logo, nosso objetivo foi verificar as relações florísticas entre os BANs com os domínios fitogeográficos do Brasil, assim como analisar os processos estruturadores das assembleias de briófitas destes encaves úmidos.

Metodologia

Delineamento amostral e tratamento dos dados

Compilamos dados de levantamentos florísticos de briófitas de diferentes domínios fitogeográficos, incluindo BANs. Para acesso aos levantamentos, foi realizada uma seleção de artigos através de buscadores *on-line*, como: Scopus (69 artigos), Periódicos Capes (35), Scielo (21), Web of Science (7), durante o período de julho a dezembro de 2016, utilizando as seguintes palavras-chave inseridas no título ou corpo do texto: bryophytes- brejos (2 artigos), bryophytes- caatinga (18), bryophytes- cerrado (30), bryophytes- Atlantic Forest (57), bryophytes- Amazon (25). Ademais, artigos e teses citados e não disponíveis nestes buscadores também foram selecionados (40). A partir deste conjunto de dados (172 documentos), foram incluídos em nossa matriz de análise apenas os estudos que apresentavam uma lista de no mínimo 10 táxons por área (incluindo musgos e hepáticas) e identificados em nível de espécie. Além disso, incluímos apenas os levantamentos de áreas que apresentavam informações quanto ao domínio fitogeográfico, considerando: AFS (22 áreas), AFN (16), AM (26), Cerrado (CE - 22), Caatinga (CAA - 12) e BANs (13), totalizando 111 levantamentos (ver Tabela I em Material Suplementar). Informamos que neste conjunto de dados foi incluído o inventário realizado em uma área de BANs recentemente (Batista et al. 2018).

Análise de dados

A compilação da lista de espécies resultou em uma matriz florística de 1.460 espécies. Espécies raras (com uma ou duas ocorrências) dentro do conjunto amostral foram retiradas da matriz (589 táxons excluídos). Desta forma, a matriz florística apresentou dados de incidência (presença/ausência) de 871 espécies (descritores) nos 111 levantamentos (amostras). Primeiramente, submetemos a matriz florística à análise de *outliers*, com nível de corte 2.0 no programa PCOrd 4.1 (McCane and Mefford 1999). Assim, três amostras comportaram-se como *outliers* e foram excluídas das análises, pois apresentaram desvio padrão entre 2.1 e 2.4 (CE.15, BR.3 e BR.7), possivelmente devido à baixa representatividade de espécies nas áreas.

Para a visualização das relações florísticas entre as áreas, nós realizamos uma ordenação por Análise de Correspondência Distendida (Detrended Correspondence Analysis, DCA – Hill and Gauch, 1980). A altitude e o tipo de domínio fitogeográfico foram utilizados como marcadores na análise. Devido à heterogeneidade no esforço amostral dos levantamentos, a similaridade florística entre os BANs com as demais áreas foi analisada através do Índice de Sørensen, que diminui o efeito das espécies raras. A formação e a validade dos grupos (tipo de domínio fitogeográfico) foram testadas através do “Multi-Response Permutation Procedures” (MRPP), com 1000 permutações no programa PCOrd (McCane and Mefford, 1999). Nesta análise utilizamos o índice de similaridade de Sørensen para testar a hipótese nula de que todos os grupos pré-estabelecidos eram iguais em composição. O valor do índice A do MRPP descreve a homogeneidade dentro dos grupos, onde $A = 1$ significa que todos os membros de cada grupo são idênticos entre si e diferentes dos demais grupos (McCune and Grace, 2002). Foi adotado o valor do índice $A \geq 0,3$, com valor de $p \leq 0,005$, para validar a heterogeneidade dos grupos.

Para conhecer as semelhanças ambientais entre as áreas incluídas na análise florística, elaboramos uma segunda matriz (ambiental). Esta matriz consistiu de dados de variáveis climáticas [precipitação média anual (prec.), temperatura média anual (temp.) e índice de aridez (arid.)], disponibilizadas no banco de dados do WorldClim (utilizando a base de dados do presente, adotado 2.5 minutos) (Hijmans et al. 2005), e dados geográficos [altitude (altitu.); e a distância mais próxima do mar (distan.), calculada por imagens de satélite LandSat 8 com auxílio do programa QGIS versão 2.14.16]. Os dados da matriz ambiental foram padronizados (*ranging*) e utilizados numa Análise de Componentes Principais (PCA), com o uso da matriz de covariância. Após a realização da PCA as variáveis que apresentaram correlação $>0,8$ foram excluídas das demais análises que requerem o uso da matriz ambiental. Assim, excluímos o índice de aridez, devido à alta correlação negativa (-0,83) com a precipitação. Todas as análises de similaridade e ordenação foram realizadas no programa Fitopac 2.1 (Shepherd 2010).

Finalmente, para compreender o efeito dos gradientes ambientais sobre a composição de espécies, nós testamos a correlação entre a dissimilaridade florística e as distâncias geográfica e ambiental através do Teste de Mantel simples, com 999 permutações no programa Fitopac 2.1 (Shepherd 2010). Este teste considera a hipótese nula de que não há correlação linear entre duas matrizes de distância (Legendre and Legendre 1998). Para as matrizes florística e ambiental calculamos a distância euclidiana;

enquanto que para a matriz geográfica utilizamos o índice de distância geográfica. Para entender quais variáveis ambientais atuam sobre a distribuição das espécies nós realizamos uma Análise de Correspondência Canônica (CCA) no programa Fitopac 2.1 (Shepherd 2010). Para tanto, utilizamos as matrizes florística e ambiental, e adotamos o teste de Monte Carlo, com 1000 permutações, para avaliar a significância dos dois primeiros eixos da ordenação.

Resultados

Relações florísticas

O diagrama da análise de ordenação (DCA) demonstrou um gradiente florístico ao longo do primeiro eixo (tamanho do gradiente = 3.202), com a distinção dos diferentes domínios fitogeográficos, contudo sem a formação de grupos coesos ou isolados (Figura 1). Neste gradiente, as áreas de BANs estão localizadas entre as unidades biogeográficas das florestas úmidas (Floresta Atlântica Sudeste/Nordeste e Amazônica), posicionando-se intermediárias entre a Floresta Atlântica do Sudeste, que apresenta altitudes (tamanhos dos círculos) maiores e a Floresta Atlântica do Nordeste, com baixas altitudes. Ao longo do eixo 2 foi observado um segundo gradiente, relacionado aos biomas de florestas úmidas, savanas e florestas secas. Apesar da DCA não destacar grupos bem definidos, o MRPP confirmou que existe uma distinção na composição de espécies de briófitas dos domínios fitogeográficos ($A = 0,41$; $p < 0.001$), *i.e.*, a diversidade beta é maior entre áreas pertencentes a diferentes domínios fitogeográficos do que dentro destes. Além disso, este teste mostrou que a composição difere daquela esperada ao acaso. Na comparação par a par, os BANs apresentaram, em geral, baixa similaridade florística com as demais áreas, estando os maiores valores (Sørensen $>0,35$ e $<0,57$) associados aos BANs, primeiramente entre si e apenas um destes (BR.9) foi mais similar a Floresta Atlântica do Sul-Sudeste (Figura 2); e em seguida a Floresta Atlântica do Nordeste e o Cerrado também estão no ranking das áreas com maiores índices de similaridade para os BANs. (Tabela II - Material Suplementar).

Caracterização ambiental

Na PCA da matriz ambiental, a porcentagem de variância acumulada nos dois primeiros eixos foi de 74,8% (Figura 3). A análise revelou baixa singularidade climática nos domínios fitogeográficos, com exceção das áreas de Caatinga e Amazônia, que apresentaram grupos mais coesos. O primeiro eixo foi mais fortemente correlacionado,

respectivamente com a precipitação (0,87), temperatura média (0,77), altitude (-0,74), índice de aridez (-0,70) e distância do mar (0,25). As áreas de BANs estiveram espacialmente mais próximas à Caatinga, Cerrado e algumas áreas de Floresta Atlântica, principalmente da unidade Nordeste, devido aos menores índices de precipitação destas áreas. O segundo eixo esteve mais relacionado ao índice de aridez (0,68) seguido da temperatura média anual (-0,54), altitude (-0,51), precipitação (-0,42) e distância para o mar (0,25).

Determinismo ambiental

O teste de Mantel confirmou nossa hipótese de que existe uma correlação, embora baixa, entre a composição de espécies e a distância ambiental ($r_M = 0,12$, $p = 0,02$). Além disso, não houve correlação entre a distância geográfica e a composição florística ($r_M = 0,07$, $p = 0,09$). A CCA demonstrou baixa variância acumulada nos dois primeiros eixos (eixo 1 = 5,09%; eixo 2 = 2,33%), o que esperávamos, devido à elevada quantidade de descritores no conjunto de dados. No entanto, o teste de Monte Carlo foi significativo para esses eixos ($p = 0,001$). Das variáveis ambientais, a temperatura média foi mais correlacionada com o eixo 1 (-0,98), seguida da altitude (0,86), e para o eixo 2 a precipitação é a mais relacionada (-0,88) (Figura 4). No diagrama da CCA os BANs estão deslocados positivamente no segundo eixo e encontram-se espacialmente mais próximos das áreas de Caatinga e Cerrado. A análise mostra que a grande distância do oceano e a baixa pluviosidade das áreas influenciam a composição de espécies dessas regiões.

Discussão

Relações florísticas

A distinção entre as unidades biogeográficas do Domínio de Floresta Atlântica (Nordeste x Sul-Sudeste) também é evidenciada para as briófitas. No gradiente florístico das áreas de florestas úmidas, os BANs estão espacialmente localizados entre a Floresta Atlântica do Nordeste e a da região Sul-Sudeste. Por sua vez, as florestas de Terras Baixas Amazônica e Atlântica (Nordeste) formam um grupo isolado (à esquerda do diagrama) sendo a Floresta Atlântica do Nordeste floristicamente mais próxima à Amazônia do que à Floresta Atlântica Sul-Sudeste ou os BANs (*i.e.* florestas com maiores altitudes). Cabe ressaltar que algumas áreas da Floresta Atlântica do Nordeste de altitudes elevadas (AFN.8; AFN.10; AFN.12; AFN.6) destoam deste padrão. Em geral, nossos resultados corroboram em parte com os achados para as plantas lenhosas, que verificam distinção

florística entre as florestas de Terras Baixas (AFN e AM) e as florestas de altitude (AFS e BANs) (Tabarelli and Mantovani 1999; Cavalcanti and Tabarelli 2004). De acordo com dados de outros estudos para as briófitas de florestas úmidas, a altitude constitui um fator ecológico relevante que configura a composição de espécies, suas estratégias ecológicas e padrões de distribuição (Frahm and Gradstein 1991; Costa et al. 2015; Oliveira and Steege 2015; Santos et al. 2017). A altitude está associada a diferentes condições ambientais (*e.g.* temperatura e umidade), sobretudo ao longo de um gradiente (Korner 2007), e esta heterogeneidade parece condicionar a distinção florística das unidades biogeográficas do Domínio de Floresta Atlântica.

Constatamos que os BANs apresentam singularidade florística e compartilham mais espécies com áreas de Floresta Atlântica do que com a Caatinga, que é a principal matriz onde estes encaves estão inseridos (Tabarelli and Santos 2004). Entretanto, algumas áreas de BANs inseridas em um mosaico florístico (Moro et al. 2015), apresentam maior influência do Cerrado, em relação a AF. Este é o caso de algumas briofloras de BANs situados no Ceará, *e.g.* Chapada do Araripe (BR.13) e Chapada do Ibiapaba (BR.8). Para a flora arbórea, estes encaves em mosaicos vegetacionais possuem mais afinidades florísticas entre si em relação a outros BANs (Loiola et al. 2015), padrão atribuído às semelhanças dos fatores ecológicos e processos históricos que originaram essas áreas (Moro et al. 2015; Nogueira and Oliveira 2006).

Caracterização ambiental

Climaticamente, os BANs e os demais domínios fitogeográficos não formaram grupos isolados. As áreas de BANs caracterizam-se principalmente pelos baixos índices de precipitação, em relação às florestas Atlântica e Amazônica, situando-se próximos às áreas de Caatinga e algumas áreas de Cerrado. Esta afinidade climática com os BANs, pode estar associada ao fato de que principalmente os Domínios de Caatinga e Cerrado apresentam sazonalidades climáticas bem definidas, com acentuada aridez (Leal et al. 2005; Ribeiro and Walter 1998). Este padrão também pode ser resultado das limitações das variáveis ambientais investigadas, visto que dados de condições climáticas locais dos BANs são escassos e não foram utilizados, *e.g.* chuvas orográficas, umidade do relativa do ar, entrada de luz no sub-bosque, presença de fontes hídricas e cachoeiras, que contribuem para as condições microclimáticas locais e podem distinguir ainda mais estes encaves de suas matrizes de florestas secas (Rizzini 1963; Andrade-Lima 1982; DNPM 1996; Cabral et al. 2004). Já o Cerrado possui uma vasta diversidade de vegetações (*e.g.*

Cerradão, Campo Rupestre e Matas de Galeria), ao longo do Planalto Central do Brasil. Essas fitofisionomias são configuradas por variações locais nas condições de precipitação, umidade, temperatura e variáveis geomorfológicas (Ribeiro and Walter 1998). Neste sentido, algumas áreas de Cerrado podem proporcionar condições ambientais mais amenas (*e.g.* menor temperatura) do que alguns BANs. Contudo, em relação às áreas de Caatinga, os BANs apresentam maiores índices de precipitação, especialmente por neblina/orvalho, embora não alcancem os valores de outras florestas úmidas.

Na PCA, algumas áreas de AFN (*e.g.* AFN.6, AFN.8, AFN.10), classificadas como Florestas Estacionais Semidecíduas, estão espacialmente próximas aos BANs e distanciam-se das Florestas Ombrófilas (*e.g.* AFN.9, AFN.13 e AFN.16), com maiores índices pluviométricos anuais (Veloso et al. 1991). Ademais, algumas áreas de Floresta Atlântica do Sul-Sudeste também apresentam afinidades ambientais com BANs (*e.g.* AFS.3, AFS.7, AFS.13 e AFS.16), podendo favorecer afinidades florísticas (*e.g.* entre as áreas BR.9 e AFS.16). Por sua vez, as áreas amazônicas (AM) estão espacialmente distantes dos BANs devido principalmente aos altos índices de precipitação, maiores temperaturas e menores altitudes.

Determinismo ambiental

A hipótese de que áreas com condições ambientais semelhantes possuem maiores afinidades brioflorísticas foi corroborada, visto que os maiores valores de similaridades florísticas dos BANs ocorrem principalmente entre si, apesar dos baixos valores do Teste de Mantel. Além disso, individualmente, os BANs compartilham mais espécies com florestas de condições amenas (*e.g.* maior precipitação), como a Floresta Atlântica e em parte o CE do que com a Caatinga, que possui condições de aridez mais severas. A proximidade florística entre a AFN e a AM, relacionada à menores altitudes e maiores temperaturas médias anuais também reforça que o nicho climático é determinante sobre a distribuição das espécies. Nossos dados corroboram o trabalho de Santos et al. (2014) que verificaram a importância de variáveis geoclimáticas sobre a composição de hepáticas em diferentes fitofisionomias da Floresta Atlântica do Sudeste. Além disso, Silva (2013) verificou que na AFN, incluindo alguns BANs, a diversidade de briófitas é positivamente afetada em maiores latitudes e altitudes, devido às condições ambientais mais amenas (menor temperatura).

As variáveis mais explicativas que atuam sobre a composição das briófitas são a temperatura média anual, a altitude e a precipitação. Igualmente nas demais florestas tropicais do Brasil, estas variáveis demonstraram ser relevantes para a estruturação das assembleias de briófitas, na dinâmica da comunidade, como também na manutenção das populações das espécies (Silva 2013; Maciel-Silva et al. 2012; Amorim et al. 2017; Farias et al. 2017). Verificamos que a composição de briófitas da AFN é mais semelhante à da AM do que aos BANs em função principalmente da maior temperatura média anual, enquanto que os BANs aproximam-se das áreas de CAA e algumas de CE devido à baixa pluviosidade e à grande distância do oceano. Entretanto, apesar da proximidade espaço-ambiental, os BANs apresentam-se briofloristicamente distintos das vegetações semiáridas de CAA e CE, sobretudo da Caatinga, cujas condições ambientais são bastante severas (*e.g.* maior aridez). Por sua vez, a maior disponibilidade hídrica (efeito de chuvas orográficas, presença de fontes de água e cachoeiras) nos BANs permite o estabelecimento de uma flora de briófitas típica de áreas de florestas úmidas. Outro fato a se considerar na distinção brioflorística entre a AFN e AFS, além da altitude, são as variações na temperatura média anual, que sugerem que áreas mais elevadas possuem temperaturas mais amenas e estas condições são relevantes para a estruturação das assembleias de briófitas deste Domínio.

Conclusão

Este estudo contribui com informações para o entendimento dos processos que atuam sobre a distribuição de plantas dispersoras de esporos como as briófitas. Existe uma singularidade florística entre os BANs e, de forma geral, a composição de briófitas dessas áreas é mais semelhante àquela das florestas úmidas, sendo o Domínio fitogeográfico da Floresta Atlântica, o que mais contribui para o pool regional de espécies. Apesar da proximidade geográfica, a Caatinga é o domínio que menos compartilha espécies com os BANs. Corroboramos que as assembleias de briófitas dos diversos Domínios fitogeográficos do Brasil são moldadas pelo determinismo ambiental, sendo os gradientes de precipitação, temperatura e altitude os mais explicativos para a distribuição das espécies. Provavelmente outros fatores estão associados à estruturação das assembleias, visto que as análises que comprovam o determinismo ambiental apresentaram baixos valores. É reconhecido que as perturbações antrópicas têm contribuído para a modificação de paisagens e para reorganização das comunidades biológicas, bem como que os BANs historicamente têm sido alvo de perturbações. Estas

florestas, consideradas verdadeiros “oásis na região semiárida” proporcionam disponibilidade de recursos e serviços ecossistêmicos, constituindo-se na principal fonte de subsistência e renda da população humana rural do entorno. Sendo assim, uma abordagem integrativa que considere condições ambientais e os níveis de perturbações antrópicas pode favorecer ainda mais o entendimento sobre a montagem de comunidades das assembleias de briófitas dos Brejos de Altitude Nordestinos.

Agradecimentos

Este estudo faz parte da dissertação de mestrado da primeira autora, realizada no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal na Universidade Federal de Pernambuco, Brasil. As autoras agradecem a CAPES pela bolsa concedida à primeira autora, como também à organização não governamental IdeaWild (EUA) pela doação de equipamentos de campo. Ao Laboratório Biologia de Briófitas da Universidade Federal de Pernambuco pelo acervo de trabalhos impressos que foram disponibilizados para realização desta pesquisa.

Referências

- Amorim ET, Carvalho FA, Santos ND, Luiz-Ponzo AP. 2017. Distribution of bryophytes in south-eastern Brazil: an approach on floristic similarity and environmental filtering. *Cryptogamie, Bryologie* 38(1): 3-17.
- Andrade-Lima D. 1960. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. *Arquivos do Instituto de Pesquisas Agronômicas* 5: 305-341.
- Andrade-Lima D. 1982. Present day forest refuges in Northeastern Brazil. In: Prance GT, editor. *Biological diversification in the Tropics*. New York (NY): Columbia University Press. p. 245-254.
- Auler AS, Wang X, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart PL, Richards DA. 2004. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. *Journal of Quaternary Science* 19: 693-701.
- Behling H, Arz HW, Patzold J, Wefer G. 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Reviews* 19(10): 981-994.

Bigarella JJ, Andrade-Lima D, Riehs PJ. 1975. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais do Brasil. Anais do Simpósio Internacional sobre o Quaternário. 1975; Curitiba, Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências. p. 411-464.

Cabral JJSP, Braga R, Montenegro SMGL, Campello MSC, Lopes-Filho S. 2004. Recursos Hídricos e os Brejos de Altitude. In: Pôrto KC, Cabral JJP, Tabarelli M, editors. Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação. Brasília (DF): Ministério do Meio Ambiente. p. 31-48.

Carvalho CJB, Almeida EAB. 2011. Biogeografia da América do Sul: padrões & processos São Paulo (SP): Roca.

Cavalcanti D, Tabarelli M. 2004. Distribuição das Plantas Amazônico-Nordestinas no Centro de Endemismo Pernambuco: Brejos de Altitude vs. Florestas de Terras Baixas. In: Pôrto KC, Cabral JJP, Tabarelli M, editors. Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação. Brasília (DF): Ministério do Meio Ambiente. p. 285-293.

Costa et al. Santos ND, Resende MA, Buck WR, Schafer-Verwimp A. 2015. Bryoflora of the Itatiaia National Park along an elevation gradient: diversity and conservation. Biodiversity and conservation 24(9): 2199-2212.

DNPM - Departamento Nacional de Produção Mineral. 1996. Projeto Avaliação Hidrológica da Bacia Sedimentar do Araripe. Recife, Departamento Nacional de Produção Mineral.

Farias RS, Pereira-Silva MP, Maciel-Silva AS, Pôrto KC. 2017. Influence of environmental factors on the distribution of Calymperes and Syrrhopodon (Calymperaceae, Bryophyta) in the Atlantic Forest of Northeastern Brazil. Flora 234: 158-164.

Frahm JP, Gradstein SR. 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. Journal of Biogeography 18: 669-678.

Germano SR, Silva JB, Peralta DF. 2016. Paraíba State, Brazil: a hotspot of bryophytes. Phytotaxa 258: 251-278.

- Gotzenberger L, Bello F, Brathen KA, Davison J, Dubuis J, Dubuis A, Guisan A, Pellissier L. 2012. Ecological assembly rules in plant communities - approaches, patterns and prospects. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87(1): 111-127.
- Gradstein SR, Pócs T, Vána J. 1983. Disjunct hepaticae in tropical America and Africa. *Acta Botanica Hungarica* 29(1-4): 127-171.
- Heinrichs J, Hentschel J, Feldberg K, Bombosch A, Schneider H. 2009. Phylogenetic biogeography and taxonomy of disjunctly distributed bryophytes. *Journal of Systematics and Evolution* 47: 497-508.
- Hill MO, Gauch HG. 1980. Deterrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetation* 42: 47-58.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hubbell SP. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Keddy PA. 1992. Thoughts on a review of a critique for ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 73: 231-233.
- Korner C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 569-574.
- Loiola MIB, Araújo FS, Lima-Verde LW, Souza SSG, Matias LQ, Menezes MOT, Neto RLS, Silva MAP, Souza MMA, Mendonça ACAM, et al. 2015. Flora da Chapada do Araripe. In: Albuquerque UP, Meiado MV editors. *Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe*. Bauru (SP): NUPEEA Canal 6. p. 103-148.
- Leal IR., Silva JD, Tabarelli M., Lacher JTE. 2005. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. *Megadiversidade* 1(1): 139-146.
- Ledo RMD, Colli GR. 2017. The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. *Journal of Biogeography* 44(11): 2551-2563.

Ledru MP. 1993. Late Quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. *Quaternary Research* 39(1): 90-98.

Ledru MP, Mourguiart P, Riccomini C. 2009. Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic rainforest since the last interglacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 271:140-152.

Legendre P, Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd ed. Amsterdam (NH): Elsevier.

Lima JR, Mansano VD. 2011. A família Leguminosae na Serra de Baturité, Ceará, uma área de Floresta Atlântica no semiárido brasileiro. *Rodriguésia (Print)* 62: 563-613.

Lima JR, Mansano VF, Araújo FS. 2012. Richness and diversity of Leguminosae in an altitudinal gradient in the tropical semi-arid zone of Brazil. *Journal of Systematics and Evolution (Print)* 50(5): 433-442.

Linhares KV, Silva WAG. 2015. Soldadinho-do-Araripe, símbolo da conservação das águas e florestas úmidas do Cariri Cearense. *Caderno de Cultura e Ciência, Ano IX* 13(2): 37-50.

Maciel-Silva AS, Válio IFM, Rydin H. 2012. Altitude affects the reproductive performance in monoicous and dioicous bryophytes: examples from a Brazilian Atlantic rainforest. *AOB Plants* 1-14.

Maciel JR, Sánchez-Tapia A, Siqueira MFD, Alves M. 2017. Palaeodistribution of epiphytic bromeliads points to past connections between the Atlantic and Amazon forests. *Botanical Journal of the Linnean Society* 183(3): 348-359.

McCune B, Grace JB. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. Corvallis (OR): MjM Software Design.

McCune B, Mefford MJ. 1999. *PC-ORD: multivariate analysis of ecological data, version 4.10*. Gleneden Beach: MjM Software Design.

Montade V, Diogo IJS, Bremond L, Favier C, Costa IR, Ledru MP, Verola CF. 2016. Pollen-based characterization of montane forest types in north-eastern Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology* 234: 147-158.

Moro MF, Macedo MB, Moura-Fé MM, Castro AS, Costa RC. 2015. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. *Rodriguésia* 66 (3): 717-743.

Nogueira MJS, Pinto VOV. 2006. Os enclaves úmidos e sub-úmidos do semi-árido do nordeste brasileiro. *Mercator-Revista de Geografia da UFC* 5(9): 85-102.

Oliveira SM, Steege H. 2015. Bryophyte communities in the Amazon forest are regulated by height on the host tree and site elevation. *Journal of Ecology* 103(2): 441-450.

Pôrto KC. 1990. Bryoflores d'une forêt de plaine et d'une forêt d'altitude moyenne dans l'État de Pernambuco (Brésil). *Analyse floristique. Cryptogamie, Bryologie Lichénologie* 11:109-161.

Pôrto KC. 1992. Bryoflores d'une forêt de plaine et d'une forêt d'altitude moyenne dans l'État de Pernambuco (Brésil). *Analyse comparative des forêts. Cryptogamie, Bryologie Lichénologie* 13:187-219.

Pôrto KC, Germano SR, Borges GM. 2004. Avaliação dos brejos de altitude de Pernambuco e Paraíba, quanto à diversidade de briófitas, para a conservação. In: Pôrto KC, Cabral JJP, Tabarelli M, editors. *Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação*. Brasília (DF): Ministério do Meio Ambiente. p. 79-97.

Prance GT. 1982. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In: Prance GT. editor. *Biological diversification in the tropics*. New York (NY). Columbia University Press. p. 137-158.

Reinaldo RCPS, Saraiva AAF, Santiago ACP. Samambaias e Licófitas da Chapada do Araripe. In: Albuquerque UP, Meiado MV editors. *Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe*. Bauru (SP): NUPEEA Canal 6. p. 85-102.

Rizzini CT. 1963. Nota previa sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia*. 25: 1-64.

Ribeiro JF, Walter BMT. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. Embrapa Cerrados. In: Sano SM, Almeida SP, editors. Cerrado: ambiente e flora. Planaltina (DF): EMBRAPA-CPAC. p. 89-166.

Rodal MJN, Sales MF. 2008. Panorama of the montane forests of Pernambuco, Brazil. The Atlantic Coastal Forest of Northeastern Brazil 541-559.

Sales MF, Rodal MJN, Mayo SJ, Zickel CS, Cabral MR, Melo S. 1999. Composição florística e diversidade dos brejos de altitude de Pernambuco. In: Araújo FD, Prendergast HDV, Mayo SJ, editors. Plantas do Nordeste. Anais do I Workshop Geral. Richmond: Royal Botanic Gardens, Kew 42-52.

Santiago ACP. 2006. Pteridófitas da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco: Florística, Biogeografia e Conservação [thesis]. [Recife (PE)]: Universidade Federal de Pernambuco.

Santos AMM, Cavalcanti DR, Silva JMC, Tabarelli M. 2007. Biogeographical relationships among tropical Forest in North-eastern Brazil. Journal of Biogeography 34: 437-446.

Santos ND, Costa DP, Kinoshita LS, Shepherd GJ. 2014. Windborne: can liverworts be used as indicators of altitudinal gradient in the Brazilian Atlantic Forest? Ecological Indicators 36: 431-440.

Santos ND, Costa DP, Kinoshita LS, Shepherd GJ. 2017. Variations in bryophyte communities in a short elevational gradient in Atlantic Forest of southeastern Brazil. Cryptogamie Bryologie 38(2): 191-211.

Shepherd, G.J. 1995. FITOPAC 1. Manual do Usuário. Departamento de Botânica/UNICAMP.

Silva MPP. 2013. Padrões de distribuição de briófitas na Floresta Atlântica do Nordeste do Brasil: relações ambientais, biogeográficas e conservação [thesis]. [Recife (PE)]: Universidade Federal de Pernambuco.

Silva IAA. 2014. Composição e riqueza de samambaias e licófitas em florestas serranas do Nordeste do Brasil: Influência de fatores físicos e conservação [thesis]. [Recife (PE)]: Universidade Federal de Pernambuco.

Siqueira-Filho JA. 2004. As Bromélias nos Brejos de Altitude em Pernambuco: Riqueza de Espécies e Status de Conservação. In: Pôrto KC, Cabral JJP, Tabarelli M, editors. Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação. Brasília (DF): Ministério do Meio Ambiente. p. 99-110.

Tabarelli M, Mantovani W. 1999. A riqueza de espécies arbóreas na floresta Atlântica de encosta de São Paulo (Brasil). *Revista Brasileira de Botânica* 22: 217-223.

Tabarelli M, Santos AMM. 2004. Uma breve descrição sobre a história natural dos brejos nordestinos. In: Pôrto KC, Cabral JJP, Tabarelli M, editors. Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação. Brasília (DF): Ministério do Meio Ambiente. p. 15-22.

Van Zanten BO, Gradstein SR. 1988. Experimental dispersal geography of neotropical liverworts. *Nova Hedwigia* 90: 41-94.

Weiher E, Keddy P. 2004. Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge (CB): Cambridge University Press.

Tabelas e Figuras

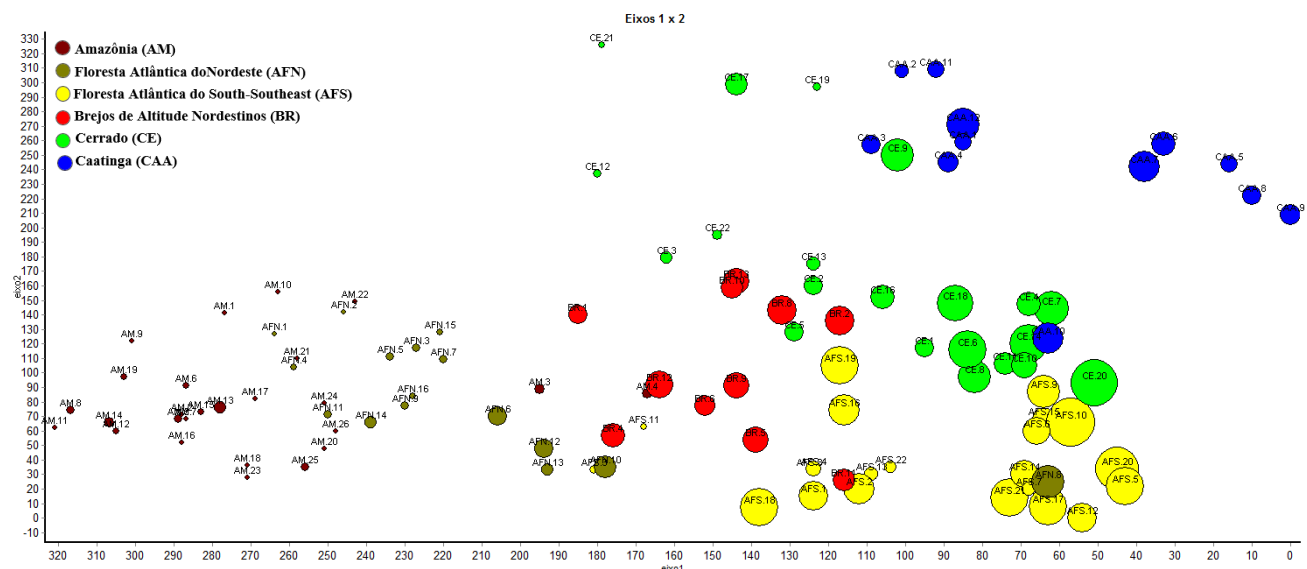


Figura 1. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Correspondência Distendida (DCA) dos dados de ocorrência de briófitas nas áreas analisadas. O tamanho dos círculos está de acordo com a altitude das respectivas áreas.

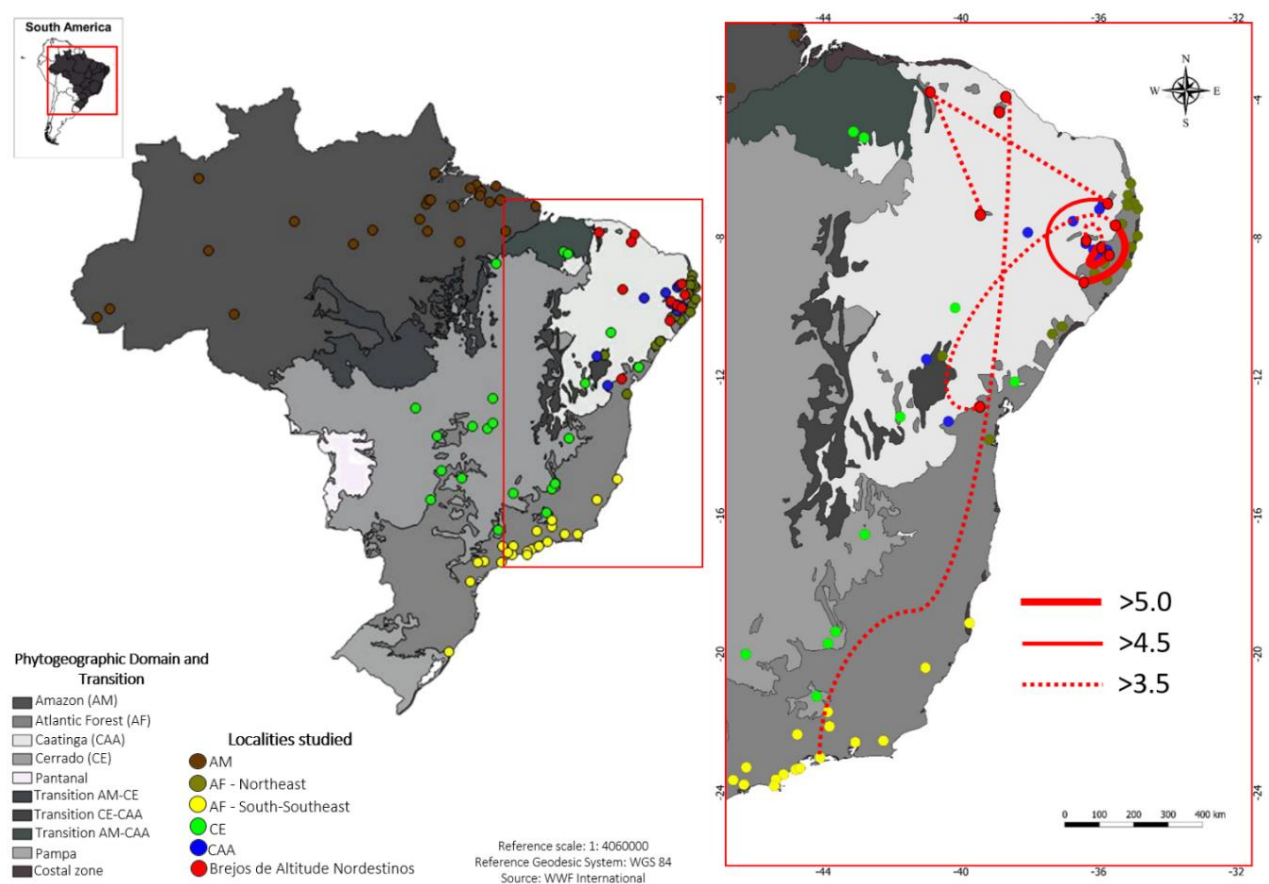


Figura 2. Localização das áreas estudadas, em destaque os maiores índices de similaridade para cada Brejo de Altitude Nordestino. A largura da linha (em vermelho) denota o valor do índice de similaridade entre duas áreas.

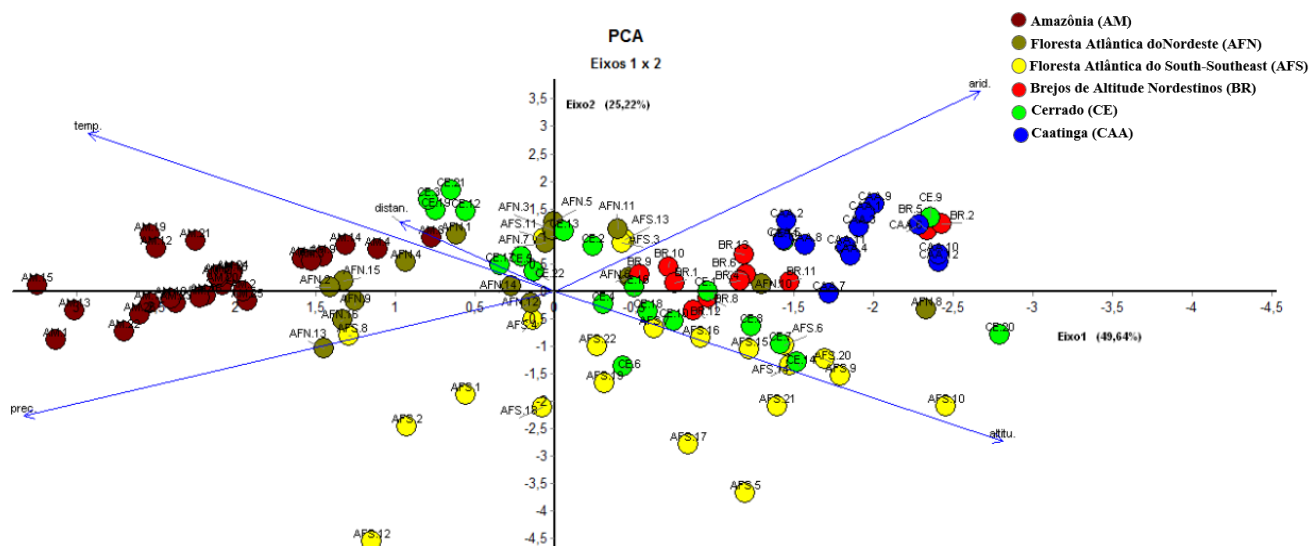


Figura 3. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) da matriz ambiental das áreas estudadas. Variáveis utilizadas: a temperatura média anual (temp.), precipitação média anual (prec.), distância para o mar (distan.), índice de aridez (arid.) e a altitude (altitu.).

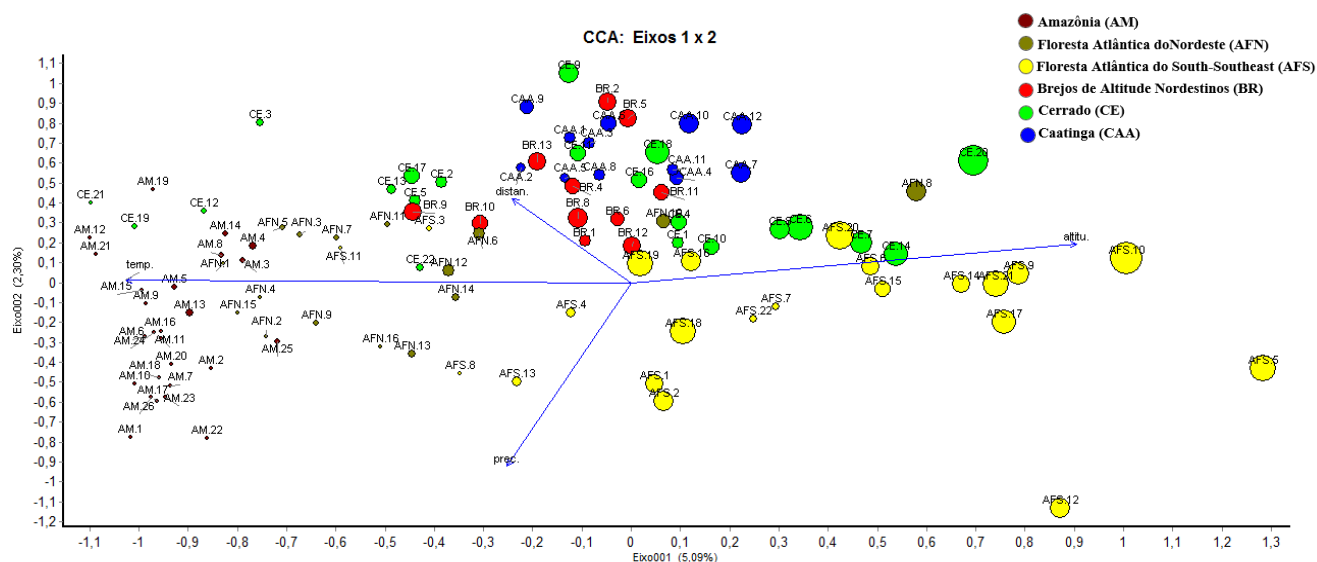


Figura 4. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Correspondência Canônica (CCA) das matrizes florística e ambiental das áreas estudadas. Variáveis utilizadas: a temperatura média anual (temp.), precipitação média anual (prec.), distância

para o mar (distan.) e a altitude (altitu.). O tamanho dos círculos está de acordo com a altitude das respectivas áreas.

Mateiral Suplementar

Tabela I. Informações sobre as áreas utilizadas na matriz de dados foram compiladas das respectivas referências. Siglas das áreas em relação ao Domínio Fitogeográfico: Floresta Atlântica - Nordeste (AFN), Floresta Atlântica - Sudeste-Sul (AFS), Floresta Amazônica (AM), Cerrado (CE) e Caatinga (CAA) e áreas de Brejos de Altitudes Nordestinos (BR). A área é a localização específica dos levantamentos estudados, seguido da localização geográfica por Município e/ou Estado: Acre (AC), Alagoas (AL), Amazonas (AM), Amapá (AP), Bahia (BA), Ceará (CE), Distrito Federal (DF), Espírito Santo (ES), Goiás (GO), Maranhão (MA), Mato Grosso (MT), Minas Gerais (MG), Pará (PA), Paraíba (PB), Paraná (PR), Pernambuco (PE), Piauí (PI), Rio de Janeiro (RJ), Rio Grande do Norte (RN), Rio Grande do Sul (RS), São Paulo (SP), Sergipe (SE).

Siglas	Riqueza	Área	Município - Estado	Referência
BR.1	62	Reserva Ecológica Mata do Pau-Ferro	Areias - PB	Porto et al. 2004; Silva 2013.
BR.2	77	Brejo de Bituri Grande	Brejo da Madre de Deus - PE	Porto et al. 2004.
BR.3	15	Brejo de Taquaritinga do Norte	Taquaritinga do Norte -PE	Porto et al. 2004.
BR.4	100	Mata do Estado	São Vicente Férrer - PE	Porto et al. 2004; Silva 2013.
BR.5	128	Parque Ecológico João Vasconcelos Sobrinho	Caruaru - PE	Porto et al. 2004
BR.6	77	Reserva Municipal de Bonito	Bonito - PE	Porto et al. 2004.
BR.7	15	Reserva Biológica de Serra Negra	Floresta/Inajá - PE	Porto et al. 2004.
BR.8	120	Chapada do Ibiapaba	Guaraciaba do Norte/Ubajara/Viçosa do Ceará/Ibiapina/Ipu/Tianguá - CE	Oliveira 2008.
BR.9	95	Serra do Maranguape e Pirapora	Maranguape - CE	Yano & Pôrto 2006.

BR.10	42	Serra de Guaramiranga e Maciço de Baturité	Baturité - CE	Yano & Pôrto 2006.
BR.11	124	Serra da Jibóia	Santa Teresinha - BA	Valente & Pôrto 2006; Valente et al. 2009.
BR.12	102	Reserva Biológica de Pedra Talhada	AL	Silva 2013.
BR.13	70	Chapada do Araripe	Barbalha/Crato/Missão Velha - CE	Batista et al. 2018.
CAA.1	16	Estação experimental do IPA	Caruaru - PE	Pôrto et al. 1994.
CAA.2	11	Fazenda Riacho do Peixe	Agrestina - PE	Pôrto & Barbosa 1996.
CAA.3	20	—	Puxinanã - PB	Silva & Germano 2013.
CAA.4	20	Pedra da Massa	Camocim de São Félix - PE	Silva 2012.
CAA.5	10	Pedra Lagoa Nova	Panelas - PE	Silva 2012.
CAA.6	20	Pedra do Cachorro	São Caetano- PE	Silva 2012.
CAA.7	26	Pico do Papagaio	Triunfo - PE	Silva 2012.
CAA.8	13	—	PB	Silva et al. 2014.
CAA.9	10	—	PB	Silva et al. 2014.
CAA.10	16	—	PB	Silva et al. 2014.
CAA.11	13	—	Planaltino/Ipirá/Cravolândia - BA	Bastos et al. 1998.
CAA.12	18	Parque Nacional da Chapada Diamantina	BA	Valente et al. 2013.
CE.1	87	Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu	Mogi-Guaçu - SP	Visnade 2004.
CE.2	40	Parque Municipal do Goiabal	Ituiutaba - MG	Silva & Rocha 2015; Lima & Rocha 2015.
CE.3	48	Parque Municipal Paulo Viana	Nova Xantina - MT	Geneviro et al. 2006.

CE.4	58	Reserva Ecológica do IBGE ou Reserva Ecológica do Roncador	DF	Câmara 2008a; Câmara 2008b; Câmara & Costa 2006.
CE.5	37	—	Quirinópolis - GO	Aquino et al. 2015.
CE.6	84	Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros	GO	Pinheiro et al. 2012; Pinheiro 2013.
CE.7	41	Serra do Curral	Belo Horizonte - MG	Patrus & Starling 2006.
CE.8	254	Parque Nacional Serra da Canastra	MG	Carmo & Peralta 2016.
CE.9	19	Morro do chapéu e Palmeiras/Parque Nacional da Chapada Diamantina	BA	Valente et al. 2013.
CE.10	227	Serra do Cipó	MG	Yano & Peralta 2011.
CE.11	36	Grão de Mogol	MG	Yano & Peralta 2009.
CE.12	21	Distrito de bananal	Município de Governado Edison Lobão - Maranhão	Varão et al. 2011.
CE.13	53	Ilha das Solteiras/Três Lagoas/Esta. Experimental da UNESP/Tabuado	MS	Yano & Bastos 2009.
CE.14	105	Serra de São José	Tiradentes - MG	Yano & Peralta 2011.
CE.15	21	Parque Estadual do Ibitipoca	MG	Siviero & Luiz-Ponzo 2015.
CE.16	64	Estação Ecológica de Águas Emendadas	DF	Oliveira et al. 2006.
CE.17	36	Área de Proteção Ambiental - Morro do Macaco	Iporá- GO	Rios et al. 2016.
CE.18	122	Parque Estadual da Serra dos Pireneus	Pirenópolis, Cocalzinho e Corumbá - GO	Rodrigues et al. 2008; Sousa & Gomes-Klein 2010.

CE.19	19	Área de Proteção Ambiental do Buriti do Meio	Caxias- MA	Costa et al.2015.
CE.20	173	Piatã/Parque Nacional da Chapada Diamantina	BA	Valente et al. 2013.
CE.21	12	Região sudeste de Teresina	Teresina- PI	Brito et al. 2008.
CE.22	25	<i>campus</i> UNEB	Alagoinhas-BA	Bôas-Bastos & Bastos 1998.
AFN.1	24	RPPN Mata Bela	RN	Silva 2013.
AFN.2	20	Jardim Botânico Benjamim Maranhão	PB	Silva 2013.
AFN.3	40	REBIO Guaribas	PB	Silva 2013.
AFN.4	36	RPPN Gargaú	PB	Silva 2013.
AFN.5	46	RPPN Pacatuba	PB	Silva 2013.
AFN.6	69	Parque Nacional de Itabaiana	SE	Silva 2013.
AFN.7	62	Refúgio da Vida Silvestre Mata do Junco	SE	Silva 2013.
AFN.8	183	Miguel Calmon/Morro do Chapéu e Palmeiras/Parque Nacional da Chapada Diamantina	BA	Valente et al. 2013.
AFN.9	109	Reserva Ecológica de Gurjaú	Cabo de Santo Agostinho - PE	Germano 2003.
AFN.10	109	RPPN Frei Caneca	Jaqueira-PE	Pôrto et al. 2006; Campelo & Pôrto 2007.
AFN.11	46	Engenho Água Azul	Timbaúba- PE	Germano & Pôrto 1996; Germano & Pôrto 1997; Germano & Pôrto 1998. Alvarenga et al. 2009;
AFN.12	184	Estação Ecológica de Murici	AL	Alvarenga & Pôrto 2010; Silva & Pôrto 2009, 2010; Oliveira et al. 2011.
AFN.13	191	Reserva Ecológica Michelin	BA	Oliveira & Bastos 2014.

AFN.14	50	Usina Serra Grande	AL	Pôrto et al. 2006.
AFN.15	48	Reserva Ecológica de Dois Irmãos	Recife - PE	Pôrto & Oliveira 1998.
AFN.16	82	Reserva Ecológica de Saltinho	PE	Pôrto 1990.
AFS.1	200	Parque Estadual Serra do Mar-Núcleo Picinguaba	Ubatuba - SP	Visnade 1998.
AFS.2	443	Parque Estadual Serra do Mar	Ubatuba - SP	Santos 2011; Carmo et al. 2016.
AFS.3	61	REBIO Poço das Antas	Silva Jardim - RJ	Costa 1999.
AFS.4	130	RPPN El Nagual	RJ	Santos & Costa 2008.
AFS.5	368	Parque Nacional de Itatiaia	RJ	Costa et al.2015.
AFS.6	202	Parque Natural Municipal Francisco Affonso de Mello - Serra Itapeti	SP	Peralta & Yano 2012.
AFS.7	207	Parque Estadual Intervales	Paranapiacaba -SP	Visnadi 2015.
AFS.8	241	Estação Ecológica Jureia-Itatins	Peruíbe/Miracatu/Itariri - SP	Visnadi 2012.
AFS.9	67	Serra do Japi	Jundiaí - SP	Santos & Shepherd 2012.
AFS.10	212	Parque Estadual Pedra Azul	Domingos Martins - ES	Silva 2011.
AFS.11	52	Reserva Natural do Vale do Rio Doce	ES	Costa & Silva 2003.
AFS.12	189	Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba	Santo André -SP	Yano et al 2009.
AFS.13	89	APA-Cairuçu	Parati - RJ	Costa 1997.
AFS.14	99	Parque Estadual Turístico do Alto do Ribeira	Guapiara, Iporanga e Apiaí - SP	Visnadi 2013.
AFS.15	203	Parque Estadual das Fontes do Ipiranga	SP	Visnadi 2015.
AFS.16	126	Reserva Ecológica de Rio das Pedras	Mangaratiba -RJ	Oliveira-e-Silva et al. 2002.
AFS.17	311	Parque Estadual Pico do Marumbi	Curitiba - PR	Santos 2016.
AFS.18	29	—	Caraguatatuba - SP	Visnadi 2005.
AFS.19	71	—	São Sebastião - SP	Visnadi 2005.

AFS.20	83	—	Serra Negra -MG	Amorim 2013.
AFS.21	305	Parque Estadual Ibitipoca	MG	Yano & Luiz-Ponzo 2014; Siviero 2010; Gomes 2010.
AFS.22	30	Área de Proteção Ambiental Morro de Osório	Osório - RS	Chilanti & Bordin 2016.
AM.1	22	Reserva Ecológica do Bacurizal	Salvaterra/Ilha do Marajó - PA	Garcia et al. 2014.
AM.2	76	—	Capitão do Poço - PA	Tavares-Martins et al. 2014.
AM.3	42	Reserva Indígena da Praia do Carapanã	Tarauacá- AC	Costa 2003.
AM.4	35	Reserva Extrativista do Alto Juruá	AC	Costa 2003.
AM.5	77	Volta Grande do Xingu	Vitória do Xingu - PA	Pantoja et al 2015.
AM.6	86	Área de Proteção Ambiental Lago de Tucuruí	Tucuruí - PA	Garcia et al. 2014.
AM.7	69	Área de Proteção Ambiental - Ilha do Combú	Belém - PA	Moura et al. 2013.
AM.8	59	Reserva Biológica de Gurupi	MA	Macedo & Ilkiu-Borges 2013.
AM.9	46	Fazenda Timbó	Mirinzal - Maranhão	Brito & Ilkiu-Borges 2014.
AM.10	23	Ilha Marajó	Cachoeira do Arari/Ilha do Marajó - PA	Brito & Ilkiu-Borges 2013.
AM.11	51	Floresta Nacional de Caxiuanã	AM	Oliveira 2013.
AM.12	41	Reserva Ducke	Manaus - AM	Oliveira 2013.
AM.13	49	Parque Nacional do Pico da Neblina	Santa Isabel do Rio Negro/ São Gabriel da Cachoeira - AM	Oliveira 2013.
AM.14	54	Floresta Nacional do Tapajós	PA	Oliveira 2013.
AM.15	57	Província petrolífera de Urucu	AM	Oliveira 2013.
AM.16	107	Floresta Nacional de Caxiuanã	Melgaço - PA	Alvarenga & Lisboa 2009.
AM.17	60	Reserva Ecológica do Lago Piratuba - Região dos lagos	Sucuriçu/Região do Lagos -AP	Lisboa et al. 2006.

AM.18	98	Parque Ecológico do Gunma	Santa Bárbara - Pará	Fagundes et al. 2016.
AM.19	33	Campus José Ribeiro Filho da Universidade Federal de Rondônia	Porto Velho - Rondônia	Cerqueira et al. 2015.
AM.20	112	Sítio Santa Joana/ Sítio São Domingos/Igarapé Catita	São Domingos do Capim - PA	Lopes et al. 2016.
AM.21	39	São Luiz do Tapajós	Itaituba - PA	Lisboa & Ilkiu-Borges 2001.
AM.22	37	—	Santarém Novo - PA	Lisboa & Tavares 2008.
AM.23	34	Reserva de Mocambo - R. Catu	Belém - PA	Lisboa 1984; Lisboa 1985.
AM.24	48	Floresta Nacional de Caxiuanã	PA	Lisboa 1997.
AM.25	22	Calçoene/Oiapoque/BR-156	Oiapoque - AP	Yano & Lisboa 1988.
AM.26	18	—	Macapá - AP	Yano & Lisboa 1988.

Referências

- Alvarenga LD, Pôrto KC, Silva M.P. 2009. Relations between regional–local habitat loss and metapopulation properties of epiphyllous bryophytes in the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 41(6): 682-691.
- Alvarenga LDP, Lisboa, RCL. 2009. Contribuição para o conhecimento da taxonomia, ecologia e fitogeografia de Briófitas da Amazônia Oriental. *Acta Amazonica* 39: 495-504.
- Alvarenga LDP, Pôrto KC. 2010. Habitat loss effects on spatial distribution of non-vascular epiphytes in a Brazilian Atlantic forest. *Biodiversity and conservation* 19(3): 619-635.
- Amorim ETD. 2013. Estudo florístico e ecológico das briófitas da Serra Negra (Minas Gerais) e sua relação com outras áreas do sudeste do Brasil [Dissertation]. [Juiz de Fora-MG]. Universidade Federal de Juiz de Fora.
- Aquino HFD, Resende ILDM, Peralta DF, Rocha L MD. 2015. Bryoflora of Gallery Forest in Quirinópolis, Goiás State, Brazil. *Hoehnea* 42(3): 419-424.
- Bastos CJP, Albertos B, Vilas-Bôas SB. 1998. Bryophytes from some Caatinga areas in the state of Bahia (Brazil). *Tropical Bryology* 14: 69-75.
- Batista WVSM, Pôrto KC, Santos ND. 2018. Distribution, ecology, and reproduction of bryophytes in a humid enclave in the semiarid region of northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 32(2):303-313.
- Bôas-Bastos SBV, Bastos CJP. 1998. Briófitas de uma área de cerrado no município de Alagoinhas, Bahia, Brasil. *Tropical Bryology* 15: 101-110.
- Brito ES, Conceição GM, Almondes LMV, Araújo MDFV, Rodrigues MS. 2008. Briófitas da região Sudeste do Município de Teresina, Piauí, Brasil. *Revista Sinapse Ambiental*. 8(4): 18-26.
- Brito ES, Ilkiu-Borges AL. 2013. Bryoflora of the municipalities of Soure and Cachoeira do Arari, on Marajó Island, in the state of Pará, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 27(1): 124-141.

- Brito ES, Ilkiu-Borges AL. 2014. Briófitas de uma área de Terra Firme no município de Mirinzal e novas ocorrências para o estado do Maranhão, Brasil. *Iheringia. Série Botânica* 69(1): 133-142.
- Câmara PEAS, Costa DP. 2006. Hepáticas e antóceros das matas de galeria da Reserva Ecológica do IBGE, RECOR, Distrito Federal, Brasil. *Hoehnea*, 33(1): 79-87.
- Câmara PEAS. 2008. Musgos acrocárpicos das matas de galeria da Reserva Ecológica do IBGE, RECOR, Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22(4): 1027-1035.
- Câmara PEAS. 2008. Musgos pleurocárpicos das matas de galeria da Reserva Ecológica do IBGE, RECOR, Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22(2): 573-581.
- Campelo MJDA, Pôrto KC. 2007. Brioflora epífita e epífila da RPPN Frei Caneca, Jaqueira, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21(1): 185-192.
- Carmo DM, Lima JS, Amélio LA, Peralta DF. 2016. Briófitas do Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Santa Virgínia, Estado de São Paulo, Brasil *Hoehnea* 43(2): 265-287.
- Carmo DMD, Peralta DF. 2016. Survey of bryophytes in Serra da Canastra National Park, Minas Gerais, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 30(2): 254-265.
- Cerqueira GR, Ilkiu-Borges AL, Manzatto AG, Maciel S. 2015. Briófitas de um fragmento de floresta ombrófila aberta no município de Porto Velho e novas ocorrências para Rondônia, Brasil. *Biota Amazônia* 5(2): 71-75.
- Chilanti SB, Bordin J. 2016. Variação vertical de briófitas epífitas na Área de Proteção Ambiental Morro de Osório, Osório, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Eletrônica Científica da UERGS* 2(1): 05-17.
- Costa DP, Santos ND, Rezende MA, Buck WR, Schafer-Verwimp A. 2015. Bryoflora of the Itatiaia National Park along an elevation gradient: diversity and conservation. *Biodiversity and conservation* 24(9): 2199-2212.
- Costa DP, Silva AG. 2003. Briófitas da Reserva Natural da Vale do Rio Doce, Linhares, Espírito Santo, Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão, Nova Série* 16: 21-38.

Costa DP. 1997. Bryophyta e Hepatophyta, In: Marques MCM. Mapeamento da cobertura vegetal e listagem das espécies ocorrentes na APA-Cairucu, Parati, RJ. Rio de Janeiro (RJ): Série Estudos e Contribuições . p. 37-43.

Costa DP. 1999. Epiphytic bryophyte diversity in primary and secondary lowland rainforests in southeastern Brazil. *Bryologist* 102: 320-326.

Costa DPD. 2003. Floristic composition and diversity of Amazonian rainforest bryophytes in the state of Acre, Brazil. *Acta Amazonica* 33(3): 399-414.

Costa FB, Silva EO, Conceição GM. 2015. Hepáticas (Marchantiophyta) e musgos (Bryophyta) da Área de Proteção Ambiental do Buriti do Meio, município de Caxias, Maranhão, Brasil. *Scientia Plena* 11(1).

Fagundes DN, Tavares-Martins AC, Ilkiu-Borges AL, Moraes ER, Santos RDC. 2016. Riqueza e aspectos ecológicos das comunidades de briófitas (Bryophyta e Marchantiophyta) de um fragmento de Floresta de Terra Firme no Parque Ecológico de Gunma, Pará, Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 71(1):72-84.

Garcia ET, Ilkiu-Borges AL, Tavares-Martins ACC. 2014. Brioflora de duas florestas de terra firme na Área de Proteção Ambiental do Lago de Tucuruí, PA, Brasil. *Hoehnea*, 41(4): 499-514.

Garcia ET, Tavares-Martins ACC, Fagundes DN. 2014. Diversidade florística de briófitas da Reserva Ecológica do Bacurizal, Salvaterra, Ilha de Marajó, Pará, Brasil. *Enciclopédia Biosfera Centro Científico Conhecer* 10(19): 2168-2181.

Genevro JA, Athayde-Filho FP, Peralta DF. 2006. Briófitas de mata de galeria no Parque Municipal Mário Viana, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 18: 149-157.

Germano SR, Pôrto KC. 1996. Floristic survey of epixylic bryophytes of an area remnant of the Atlantic Forest (Timbaúba, PE, Brazil) 1. Hepaticopsida (except Lejeuneaceae) and Bryopsida. *Tropical Bryology* 12: 21-28.

Germano SR, Pôrto KC. 1997. Ecological analysis of epixylic bryophytes in relation to the decomposition of the substrate (Municipality of Timbaúba-Pernambuco, Brazil). *Cryptogamie. Bryologie, Lichénologie* 18(2): 143-150.

Germano SR, Pôrto KC. 1998. Briófitas epíxilas de uma área remanescente de Floresta Atlântica (Timbaúba, PE, Brasil). 2. Lejeuneaceae. *Acta Botanica Brasílica* 12(1): 53-66.

Germano SR. 2003. Florística e ecologia das comunidades de briófitas em um remanescente de Floresta Atlântica (Reserva Ecológica do Gurjaú). [Thesis]. [Recife (PE)]: Universidade Federal de Pernambuco.

Gomes HCS. 2010. Hepáticas (Marchantiophyta) e Antóceros (Anthocerotophyta) ocorrentes em diferentes fisionomias, no Parque Estadual do Ibitipoca, Sudeste de Minas Gerais, Brasil [Dissertation]. [Juiz de Fora-MG]. Universidade Federal de Juiz de Fora.

Lima LCL, Rocha LM. 2015. Levantamento de musgos (Bryophyta) de um fragmento urbano remanescente de cerrado sl no município de Ituiutaba (MG). *Pesquisas, Botânica* 67: 201-216.

Lisboa RC. 1984. Avaliação da brioflora de uma área de floresta de terra firme. I. Musci. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 2(1): 23-35.

Lisboa RC. 1985. Avaliação da brioflora de uma área de floresta de terra firme. II- Hepaticae. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 2(1): 99-114.

Lisboa RCL, Nazare JMM. 1997. A Flora Briológica. In: Lisboa PLB. (Ed.). Caxiuana. Belém: MPEG, p. 223-235.

Lisboa RCL, Ilkiu-Borges F. 2001. Briófitas de São Luís do Tapajós, município de Itaituba, com novas adições para o estado do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Botânica* 17(1):75-91.

Lisboa RCL, Tavares ACC, Neto SC. 2006. Musgos (Bryophyta) e hepáticas (Marchantiophyta) da zona costeira do Estado do Amapá, Brasil. *Boletim do Instituto de Botanica* 18: 163-171.

Lisboa RCL, Tavares ACC. 2008. Briófitas de Santarém Novo, Pará. A Flora da RESEX Chocoaré-Mato Grosso: diversidade e usos. Belém: MMA/PPBIO 51-61.

Lopes MO, Peralta DF, Carmo DMD, Silva MRPD. 2016. Estudo comparativo de comunidades de briófitas sujeitas a diferentes graus de inundação no município de São Domingos do Capim, PA, Brasil. *Hoehnea* 43(2): 159-171.

- Macedo LPC, Ilkiu-Borges AL. 2014. Richness of Marchantiophyta and Bryophyta in a protected area of the Brazilian Amazon. *Acta Botanica Brasilica* 28(4): 527-538.
- Moura OSD, Ilkiu-Borges AL, Brito EDS, 2013. Bryoflora (Bryophyta and Marchantiophyta) of Combu Island, Belém, Pará State, Brazil. *Hoehnea*, 40(1): 143-165.
- Oliveira HC. 2008. Briófitas da Chapada de Ibiapaba, Ceará, Brasil [Dissertation]. [Feira de Santana- BA], Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana.
- Oliveira HC, Bastos CJP. 2014. Briófitas epífitas de fragmentos de Floresta Atlântica da Reserva Ecológica Michelin, Estado da Bahia, Brasil. *Hoehnea* 41(4): 631-645.
- Oliveira JRPM, Alvarenga LDP, Pôrto KC. 2006. Briófitas da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, material coletado por Daniel Moreira Vital. *Boletim do Instituto de Botânica (São Paulo)* 18: 181-195
- Oliveira JRPM, Pôrto KC, Silva MP. 2011. Richness preservation in a fragmented landscape: a study of epiphytic bryophytes in an Atlantic forest remnant in Northeast Brazil. *Journal of Bryology* 33(4): 279-290.
- Oliveira SMD, ter Steege H. 2013. Floristic overview of the epiphytic bryophytes of terra firme forests across the Amazon basin. *Acta Botanica Brasilica* 27(2): 347-363.
- Oliveira-e-Silva MIMN, Milanez AI, Yano O. 2002. Aspectos ecológicos de briofitas em áreas preservadas de Mata Atlântica, Rio Janeiro, Brasil. *Tropical Bryology* 22: 77-102.
- Pantoja ACC, Ilkiu-Borges AL, Tavares-Martins ACC, Garcia ET. 2015. Bryophytes in fragments of Terra Firme forest on the great curve of the Xingu River, Pará state, Brazil Part of Master's Dissertation of the first author. *Brazilian Journal of Biology* 75(3): 238-249.
- Patrus P, Starling MFV. 2006. Briófitas da Serra do Curral, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 18: 123-129.
- Peralta DF, O Yano. 2012. Briófitas da Serra do Itapeti. In: Morini MSC, Miranda VFO, editors. *Serra do Itapeti: Aspectos históricos, sociais e Naturalísticos*. Santa Cruz do Rio Pardo (SP): Viena Grafica e Editora. p. 75-86.

Pinheiro EML, Faria ALA, Câmara PEAS. 2012. Riqueza de espécies e diversidade de Marchantiophyta (hepáticas) de capões de mata, no parque nacional da chapada dos veadeiros, Goiás, Brasil. *Revista Biologia Neotrópica* 9(1): 19-27.

Pinheiro EML. 2013. Levantamento florístico de Bryophyta de capões de mata no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, Goiás, Brasil [Dissertation]. [Brasília -DF]: Universidade de Brasília.

Pôrto KC, Alvarenga LDP, Santos GHF. 2006. Briófitas. Pôrto KC, Almeida-Cortez JS, Tabarelli M, editors. In *Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco*. Brasília (DF): Ministério do Meio Ambiente. p. 25-37.

Pôrto KC, Alvarenga LDP, Santos GHF. 2006. Briófitas. Pôrto KC, Almeida-Cortez JS, Tabarelli M, editors. In *Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco*. Brasília (DF): Ministério do Meio Ambiente. p. 25-37.

Pôrto KC, Bezerra MDFDA. 1996. Bryophytes of caatinga 2: Agrestina, Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 10(1): 93-102.

Pôrto KC, Germano SR, Borges GM. 2004. Avaliação dos brejos de altitude de Pernambuco e Paraíba, quanto à diversidade de briófitas, para a conservação. In: Pôrto KC, Cabral JJP, Tabarelli M, editors. *Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação*. Brasília (DF): Ministério do Meio Ambiente. p. 79-97.

Pôrto KC, Oliveira SM. 1998. Biodiversidade e Biologia reprodutiva de briófitas da Reserva Ecológica de Dois Irmãos. Machado AV, Lopes, Pôrto KC, editors. In: *Reserva Ecológica de Dois Irmãos: estudos em um remanescente de Mata Atlântica em Área Urbana (recife – Pernambuco – Brasil)*. Recife (PE): Editora Universitária. p. 115-135.

Pôrto KC, Silveira MFG, Sá PSA. 1994. Briófitas da Caatinga 1. Estação Experimental do IPA, Caruaru, PE. *Acta Botanica Brasilica* 8(1): 77-85.

Pôrto KC. 1990. Bryoflores d'une forêt de plaine et d'une forêt d'altitude moyenne dans l'état de Pernambuco (Brésil): analyse floristique. *Cryptogamie. Bryologie, lichénologie* 11(2): 109-161.

Rios ABM, Silva JPO, Silva RP, Oliveira-Neto JF, Oliveira LS, Peralta DF, Maccagnan DHB. 2016. Bryophyte diversity in an area of Brazilian Cerrado in Central-West. *Neotropical Biology and Conservation* 11(3): 132-140.

Rodrigues MA, Gomes VL, Helena M. 2008. Antóceros e Hepáticas do Parque Estadual da Serra dos Pireneus e arredores, Município de Pirenópolis, Goiás, Brasil. *Revista Biologia Neotropical* 5(1): 1-16.

Santos EL. 2016. Briófitas em Mata Nebular no Parque Estadual Pico do Marumbi, Paraná, Brasil [Disserttion]. [Curitiba- PR]. Universidade Federal do Paraná.

Santos ND, Costa DP. 2008. A importância de Reservas Particulares do Patrimônio Natural para a conservação da brioflora da Mata Atlântica: um estudo em El Nagual, Magé, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22(2): 359-372.

Santos ND. 2011. Distribuição espacial de briófitas na Floresta Atlântica, Sudeste do Brasil [thesis]. [Campinas- SP]: Universidade Estadual de Campinas.

Santos, ND, Shepherd GJ. 2012. As briófitas do Japi. In: Vasconcellos-Neto J, Poli PR, Penteado-Dias AM, editors. *Novos Olhares, Novos Saberes Sobre a Serra do Japi: Ecos de sua biodiversidade*. 1ed. Curitiba (PR): CRV, 2012. p. 115-134.

Silva AL, Rocha LM. 2015. Hepáticas e antóceros do Parque Municipal do Goiabal, município de Ituiutaba-MG, Brasil. *Pesquisas, Botânica* 67: 131-142.

Silva JB, Germano SR. 2013. Bryophytes on rocky outcrops in the caatinga biome: A conservationist perspective. *Acta Botanica Brasilica* 27(4): 827-835.

Silva JB, Santos ND, Pôrto KC. 2014. Beta-diversity: Effect of geographical distance and environmental gradients on the rocky outcrop bryophytes. *Cryptogamie, Bryologie* 35(2): 133-163.

Silva LTP. 2011. Briófitas do Parque Estadual Pedra Azul (PEPAZ), município de Domingos Martins, Espírito Santo, Brasil [Dissertation]. [Feira de Santana- BA]. Universidade Estadual de Feira de Santana.

Silva MP, Pôrto KC. 2010. Spatial structure of bryophyte communities along an edge-interior gradient in an Atlantic Forest remnant in Northeast Brazil. *Journal of Bryology* 32(2): 101-112.

Silva MPP, Pôrto KC. 2009. Effect of fragmentation on the community structure of epixylic bryophytes in Atlantic Forest remnants in the Northeast of Brazil. *Biodiversity and Conservation* 18(2): 317-337.

Silva MPP. 2013. Padrões de distribuição de briófitas na Floresta Atlântica do Nordeste do Brasil: relações ambientais, biogeográficas e conservação [thesis]. [Recife (PE)]: Universidade Federal de Pernambuco.

Silva TOD. 2012. Riqueza e diversidade de briófitas em afloramentos rochosos do estado de Pernambuco, nordeste do Brasil [Dissertation]. [Recife (PE)]: Universidade Federal de Pernambuco.

Siviero TS, Luizi-Ponzo AP. 2015. Briófitas de diferentes fitofisionomias florestais e campestres: estudo em uma área de conservação no Sudeste do Brasil–Parque Estadual do Ibitipoca. *Pesquisas, Botânica* 67: 101-117.

Siviero TS. 2010. Musgos (Bryophyta) do Parque Estadual do Ibitipoca (MG, Brasil) [Dissertation]. [Juiz de Fora-MG]. Universidade Federal de Juiz de Fora.

Sousa MARD, Gomes-Klein VL. 2010. Musgos (Bryophyta) do Parque Estadual da Serra dos Pirineus, Goiás, Brasil. *Revista Biologia Neotropical* 7(1): 7-26

Tavares-Martins ACC, Lisboa RCL, Costa DPD. 2014. Bryophyte flora in upland forests at different successional stages and in the various strata of host trees in northeastern Pará, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28(1): 46-58.

Valente EB, Pôrto KC. 2006. Hepáticas (Marchantiophyta) de um fragmento de Mata Atlântica na Serra da Jibóia, Município de Santa Teresinha, BA, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(2): 433-441.

Valente EDB, Pôrto KC, Bastos CJP. 2013. Species richness and distribution of bryophytes within different phytophysiognomies in the Chapada Diamantina region of Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 27(2): 294-310.

Valente EDB, Pôrto KC, Vilas-Bôas SB, Bastos CJP. 2009. Musgos (Bryophyta) de um fragmento de Mata Atlântica na Serra da Jibóia, município de Santa Terezinha, BA, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 23(2): 369-375.

Varão LF, Cunha IPR, Peralta DF. 2011. Levantamento de briófitas do distrito Bananal, município de Governador Edison Lobão, Maranhão, Brasil. *Revista de Biologia e Ciências da Terra* 11(2): 88-92.

Visnadi SR. 2004. Distribuição da brioflora em diferentes fisionomias de cerrado da Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18(4): 965-973.

Visnadi SR. 2005. Brioflora da Mata Atlântica do estado de São Paulo: região Norte. *Hoehnea* 32(2): 215-231.

Visnadi SR. 2012. Briófitas da Estação Ecológica Jureia-Itatins, estado de São Paulo, Brasil. *Tropical Bryology* 34: 17-31.

Visnadi SR. 2013. Brioflora do Parque Estadual Turístico do Alto do Ribeira (Petar), estado de São Paulo, Brasil. *Tropical Bryology* 35: 52-63.

Visnadi SR. 2015. Brioflora do Parque Estadual Intervales, São Paulo, Brasil: uma importante área para conservação da biodiversidade da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, v. 10, p. 105-125.

Visnadi SR. 2015. Parque Estadual das Fontes do Ipiranga: unidade de conservação importante para a proteção da brioflora da Mata Atlântica na cidade de São Paulo, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais* 10 (3): 437-469.

Visnadi, S. R. 1998. Briófitas em ecossistemas costeiros do núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP [thesis]. [São Paulo-SP]: Universidade Estadual Paulista.

Yano O, Lisboa RCL, 1988. Briófitas do território federal do Amapá, Brasil. *Boletim Museu Paraense Emilio Goeldi* 4(2): 243-270.

Yano O, Luizi-Ponzo AP. 2014. Adições à Brioflora do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Revista de Biologia Neotropical* 11: 71-96.

Yano O, Peralta DF. 2009. Flora de Grão-Mogol, Minas Gerais: Briófitas (Bryophyta e Marchantiophyta). *Boletim do Instituto de Botânica* 27(1): 1-26.

Yano O, Peralta DF. 2011. Bryophytes from the Serra de São José, Tiradentes, Minas Gerais State, Brazil. *Boletim do Instituto de Botânica* 21: 141-172.

Yano O, Peralta DF. 2011. Flora da serra do cipó, Minas Gerais: briófitas (Anthocerotophyta, Bryophyta e Marchantiophyta). *Boletim do Instituto de Botânica* 29(2): 135-299.

Yano O, Pôrto KC. 2006. Diversidade das briófitas das matas serranas do Ceará, Brasil. *Hoehnea* 33(1): 7-39.

Yano O, Visnadi SR, Peralta DF. 2009. In: Lopes MIMS, Kirizama M, Melo MMRF, editors. Patrimônio da Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba: a antiga Estação Biológica do Alto da Serra. São Paulo (SP): Instituto de Botânica. p. 255-268.

Yano, O., & Bastos, C. J. P. 2004. Adições à flora de briófitas de Mato Grosso do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18(3): 437-458.

Tabela II. Similaridade florística entre as áreas de Brejos de Altitude Nordestinos (BR) e os demais Domínios fitogeográficos, como a Floresta Atlântica, unidade Nordeste, (AFN) Sul-Sudeste (AFS), e o Cerrado (CE). Considerando os maiores valores obtidos através do Índice de Sørensen com similaridade $>0,35$.

	BR.1
BR.12	0,45122
BR.8	0,43956
AFN.9	0,432749
AFN.15	0,418182
BR.10	0,403846
AFN.7	0,403226
AFN.16	0,402778
BR.6	0,359712
AFN.12	0,357724

BR.2	
BR.5	0,409756
BR.6	0,441558
BR.4	
BR.12	0,574257
AFN.12	0,521127
AFN.6	0,497041
AFN.10	0,478469
BR.5	0,447368
AFN.7	0,444444
AFN.9	0,430622
BR.6	0,429379
BR.11	0,419643
AFN.14	0,4
BR.5	
BR.6	0,526829
AFN.16	0,495238
BR.12	0,478261
AFN.10	0,472574
AFN.12	0,467949
BR.4	0,44737
AFN.9	0,438819
BR.2	0,40976
AFS.4	0,356589
AFS.8	0,352304
BR.6	

BR.5	0,526829
AFN.16	0,45283
AFN.15	0,448
BR.2	0,441558
AFN.10	0,44086
AFN.9	0,430108
BR.4	0,429379
BR.12	0,413408
AFN.7	0,402878
BR.1	0,359712
BR.10	0,352941
BR.8	
BR.1	0,43956
BR.13	0,357895
CE.10	0,357349
CE.18	0,355372
BR.9	
AFS.16	0,38914
BR.11	
BR.4	0,419643
AFN.10	0,412017
BR.12	0,353982
BR.12	
BR.4	0,574257
BR.5	0,478261
AFN.6	0,479532

BR.1	0,45122
AFN.7	0,414634
AFN.9	0,417062
BR.6	0,413408
AFN.10	0,464455
AFN.12	0,517483
AFN.13	0,354949
BR.11	0,353982
BR.13	
BR.8	0,367895
CE.3	0,355932

5 CONCLUSÕES

Esta dissertação contribuiu para ampliar o conhecimento sobre a brioflora, ecologia e fitogeografia de briófitas em ambientes peculiares como os Brejos de Altitude Nordestinos, suprimindo algumas lacunas de conhecimento sobre a biologia do grupo, como a composição, amplitude de distribuição das espécies para o estado do Ceará e para o Nordeste, bem como para a Chapada do Araripe, uma área de extrema importância biológica e que, apesar de estar formalmente protegida, ainda sofre fortes pressões antrópicas. Ademais, são apresentados dados que auxiliam no entendimento dos processos ecológicos que atuam sobre a montagem das comunidades e os efeitos das perturbações antrópicas que acometem historicamente os BANs sobre a brioflora. De fato, esta dissertação corrobora os dados da maioria dos estudos com briófitas em florestas tropicais, onde estas assembleias respondem aos fatores naturais e antrópicos associados ao ambiente.

Foi constatado que as briófitas, plantas poiquilohídricas, adotam estratégias ecológicas (*e.g.* traços funcionais como papilas, presença de costa; especificidade com substrato; formas de vida tolerantes à dessecação; grupos de tolerância à luz) e reprodutivas (*e.g.* sistema sexual) que favorecem a manutenção das espécies; principalmente quando submetidas às condições desfavoráveis, como a sazonalidade de precipitação, maior luminosidade e alterações microclimáticas causadas por perturbações antrópicas. Por conseguinte, condições ambientais interferem também na distribuição espacial das espécies em diferentes escalas, seja regional, como confirmado que as assembleias de BANs apresentam singularidade florística, ou em escala local, modulando a composição florística, riqueza e os grupos funcionais.

Além disso, cabe destacar que para estas plantas dependentes de condições ambientais, integrar fatores naturais e antrópicos possibilitou melhor entendimento sobre a montagem de comunidades. Ou seja, a combinação de filtros naturais e antrópicos pode maximizar (*e.g.* abertura do dossel e perturbação) ou minimizar (*e.g.* disponibilidade hídrica e perturbação) os efeitos nocivos das perturbações antrópicas sobre as briófitas. Futuras investigações em Brejos de Altitude Nordestinos devem considerar os tipos de perturbações antrópicas crônicas (*e.g.* *proxies* de exploração de recursos) e agudas (*e.g.* perda e fragmentação da floresta) que podem atuar de forma sinérgica sobre a composição de plantas, bem como a interação com as condições abióticas, a ser verificado em

diferentes escalas espaciais e temporais, visto que a população humana pode exercer fortes pressões sobre este tipo de ecossistema.



REFERÊNCIAS

- ACEBEY, A.; GRADSTEIN, S. R.; KROMER, T. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. **Journal of Tropical Ecology**, v.19, p.9-18, 2003.
- ALBUQUERQUE, U. P.; GONÇALVES, P. H. S.; JÚNIOR, W. S. F. Humans as niche constructors: Revisiting the concept of chronic anthropogenic disturbances in ecology. **Perspectives in Ecology and Conservation**. 2017.
- ALMEIDA, G.M., RAMOS, M.A., ARAÚJO, E.L., BALDAUF, C., ALBUQUERQUE, U.P. Human perceptions of landscape change: The case of a monodominant forest of *Attalea speciosa* Mart ex. Spreng (Northeast Brazil). *Ambio*, v.45, n.4, p.458-467, 2016.
- ALVARENGA, L. D. P.; PÔRTO, K. C.; OLIVEIRA, J. R. P. M. Habitat loss effects on spatial distribution of non-vascular epiphytes in a Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v.19, n.3, p.619-635, 2010.
- ALVARENGA, L. D. P.; PÔRTO, K. C. Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v.134, p.415-427, 2007.
- ALVARENGA, L. D. P.; PÔRTO, K. C.; SILVA, M. P. P. Relations between regional-local habitat loss and metapopulation properties of epiphyllous bryophytes in the Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v.41, p.682-691, 2009.
- AMBRIZZI, T.; ARAUJO, M. (Orgs.). Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas: Primeiro Relatório da Avaliação Nacional sobre Mudanças Climáticas. Rio de Janeiro: **COPPE**, 2014. p.464.
- AMORIM, E. T.; CARVALHO, F. A.; SANTOS, N. D.; LUIZI-PONZO, A. Distribution of bryophytes in south-eastern Brazil: an approach on floristic similarity and environmental filtering. **Cryptogamie, Bryologie**, v.38, p.13-17, 2017.
- ANDRADE-LIMA, D. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. **Arquivos do Instituto de Pesquisas Agronômicas**, v. 5, p. 305-341, 1960.
- ANDRADE-LIMA, D. Present day forest refuges in Northeastern Brazil. In: Prance GT, editor. Biological diversification in the Tropics. **New York (NY): Columbia University Press**. p. 245-254, 1982.
- AQUASIS- Associação de Pesquisa e Conservação dos Ecossistemas Aquáticos. Projeto do soldadinho-do-araripe (*Antilophia bokermanni*). **Aquasis**, Fortaleza, Brazil. Retrieved from: <http://aquasis.org/soldadinho/> (accessed 11.01.18), 2017.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MELO, F. P.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; BONGERS, F.; CHAZDON, R. L.; MEAVE, J. A.; NORDEN, N.; SANTOS, B. A.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. Multiple successional pathways in human-modified tropical

landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v.92, n.1, p.326-340, 2017.

AULER, A. S.; WANG, X.; EDWARDS, R. L.; CHENG, H.; CRISTALLI, P. S.; SMART, P. L.; RICHARDS, D. A. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. **Journal of Quaternary Science**, v. 19, p. 693-701, 2004.

BARBOSA, F. S.; CARVALHO, M. A. S. Análise Cienciométrica da Utilização de Briófitas como Bioindicadores. **Caderno de Pesquisa**, v. 28, n. 1, p. 34-47, 2016.

BATES, J. W. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? **Oikos**, v. 82, p. 223-237, 1998.

BATISTA, W.V.S.M., PÔRTO, K.C., SANTOS, N.D. 2018. Distribution, ecology, and reproduction of bryophytes in a humid enclave in the semiarid region of northeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v.32, n.2, p.303-313.

BATKE, S.P., MURPHY, B.R, HILL, N., KELLY, D.L. Can air humidity and temperature regimes within cloud forest canopies be predicted from bryophyte and lichen cover? **Ecological Indicators**, v.56, p.1-5, 2015.

BAZZAZ, F. A. Habitat selection in plants. **American Naturalist**, v.137, p.116-130. 1991.

BEHLING, H.; ARZ, H. W.; PATZOLD, J.; WEFER G. 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Reviews* 19(10): 981-994.

BELYEA, L. R.; LANCASTER, J. Assembly rules within a contingent ecology. **Oikos**, v.87, p.402-416, 1999.

BIGARELLA, J. J.; ANDRADE-LIMA, D.; RIEHS, P. J. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais do Brasil. Anais do Simpósio Internacional sobre o Quaternário. Curitiba, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. p. 411-464, 1975.

BIRDLIFE INTERNATIONAL. IUCN Red List for birds. Species factsheet: *Antilophia bokermanni*. Retrieved from: <http://www.birdlife.org/> (29.07.2017). 2016.

BRANCALION, P. H. S.; MELO, F. P. M.; TABARELLI, M.; RODRIGUES, R. R. Biodiversity persistence in highly human modified tropical landscapes depends on ecological restoration. **Tropical Conservation Science**, v.6, n.6, p.705-710, 2013.

BUCK, W. R. Pleurocarpous mosses of the West Indies. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v. 82, p. 1-400, 1998.

BURGER, J. Bioindicators: Types, Development, and Use in Ecological Assessment and Research. **Environmental Bioindicators**, v. 1, p. 22-39, 2006.

- CABRAL, J. J. S. P.; BRAGA, R.; MONTENEGRO, S. M.G. L.; CAMPELLO, M. S. C.; LOPES-FILHO, S. Recursos Hídricos e os Brejos de Altitude. In: Pôrto KC, Cabral JJP, Tabarelli M, editors. Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação. Brasília (DF): **Ministério do Meio Ambiente**. p. 31-48, 2004.
- CALLAWAY, R. M.; BROOKER, R. W.; CHOLER, P.; KIKVIDZE, Z.; LORTIE, C. J.; MICHALET, R.; ARMAS, C. Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature**, v.417, n.6891, p.844-848, 2002.
- CAMPOS, J. L. A. Etnoecologia e ecologia populacional da palmeira de babaçu (*Attalea speciosa* Mart. Ex Spreng) (Areaceae) na região do Araripe, Nordeste do Brasil. **Dissertação de Mestrado**. Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, Brazil, 2013.
- CAMPOS, J. L. A.; ALMEIDA, G. M. A.; SILVA, T. L. L.; ARAÚJO, E. L.; PERONI, N. ALBUQUERQUE, U. P. O Babaçu (*Attalea speciosa* Mart. Ex Spreng) na Chapada do Araripe. In: Albuquerque, U.P, Meiado, M.V. (eds.). Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe. Bauru, **NUPEEA: Canal 6**, pp. 103-148. 2015.
- CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. Biogeografia da América do Sul: padrões & processos São Paulo (SP): **Roca**, 2011.
- CAVALCANTI, D.; TABARELLI, M. Distribuição das Plantas Amazônico-Nordestinas no Centro de Endemismo Pernambuco: Brejos de Altitude vs. Florestas de Terras Baixas. In: Pôrto KC, Cabral JJP, Tabarelli M, editors. Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação. Brasília (DF): **Ministério do Meio Ambiente**. p. 285-293, 2004.
- CHASE, J. M.; MYERS, J. A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. **Transactions of the Royal Society B**, v.366, p.2351-2363, 2011.
- CHAVE, J. Spatial variation in tree species composition across tropical forests: pattern and process. In: Schnitzer S, Carson W. (Ed.). Tropical Forest Community Ecology. **Blackwell**, v.11, p.30, 2008.
- CHRISTENHUSZ, M. J.; CHASE, M. W. Biogeographical patterns of plants in the Neotropics—dispersal rather than plate tectonics is most explanatory. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.171, n.1, p.277-86, 2013.
- CINTRA, R.; XIMENES, A. D. C.; GONDIM, F. R.; KROPF, M. S. Forest spatial heterogeneity and palm richness, abundance and community composition in Terra Firme forest, Central Amazon. **Brazilian Journal of Botany**, v. 28, n. 1, p. 75-84, 2005.
- CLEMENTS, F. E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. **Washington. Carnegie Institution of Washington**, p. 499, 1916.

COELHO, G.; SILVA, W. A. G. A new species of *Antilophia* (Passeriformes: Pipridae) from Chapada do Araripe, Ceará, Brazil. **Ararajuba**, v. 6, n. 2, p. 81-84, 1998.

COMITA, L. S.; THOMPSON, J.; URIARTE, M.; JONCKHEERE, I.; CANHAM, C. D.; ZIMMERMAN, J. K. Interactive effects of land use history and natural disturbance on seedling dynamics in a subtropical forest. **Ecological Applications**, v.20, n.5, p.1270-1284, 2010.

CONAMA, R. CONAMA - O Conselho Nacional do Meio Ambiente: Dispõe sobre procedimentos relativos a Estudo de Impacto Ambiental 1/86. Brazil. 1986.

CORRÊA, L. C., CORRÊA, C. E. Caracterização geral da região do Araripe e distinção entre diferentes denominações. In: Albuquerque, U.P, Meiado, M.V. (eds.). Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe. Bauru, **NUPEEA: Canal 6**, pp. 103-148, 2015.

COSTA, D. P.; SANTOS, N. D.; RESENDE, M. A.; BUCK, W. R.; SCHAFER-VERWIMP, A. Bryoflora of the Itatiaia National Park along an elevation gradient: diversity and conservation. **Biodiversity and conservation**, v. 24, n. 9, p. 2199-2212, 2015.

COSTA, D. P. Epiphytic bryophyte diversity in primary and secondary lowland rainforest in southeastern Brazil. **Bryologist**, v.102, n.2, p.320-326, 1999.

COSTA, D. P.; LIMA, F. M. Moss diversity in the tropical rainforest of Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.28, n.4, p.671-685, 2005.

DALE, V. H.; BEYELER, S. C. Challenges in the development and use of ecological indicators. **Ecological Indicators**, v. 1, p. 3-10, 2001.

DNPM - Departamento Nacional de Produção Mineral. Projeto Avaliação Hidrológica da Bacia Sedimentar do Araripe. Recife, Departamento Nacional de Produção Mineral. 1996.

DUFRENE, M.; LEGENDRE, P. Species assemblages and indicator species: the need for flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs**, v. 67, p. 345-366, 1997.

ELTON, C. S. Animal ecology. **University of Chicago Press**, p. 211, 1927.

ESMERALDO, A. C. C.; BEZERRA, L. M. A.; MATIAS, A. C. C. A Importância da Conservação/Preservação Ambiental da Floresta Nacional do Araripe para a Região do Cariri-Ceará/Brasil. **Revista Geográfica de América Central**, v. 2, p. 1-10, 2011.

FARGIONE, J.; BROWN, C. S.; TILMAN, D. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.100, n.15, p.8916-8920, 2003.

FARIAS, R. S.; PEREIRA-SILVA, M. P.; MACIEL-SILVA, A. S.; PÔRTO, K. C.; Influence of environmental factors on the distribution of Calymperes and Syrrhopodon

(Calymperaceae, Bryophyta) in the Atlantic Forest of Northeastern Brazil. **Flora** 234: 158-164, 2017.

FEARNSIDE, P. M. Fire in the tropical rain forests of the Amazon Basin. In: J.G. Goldammer (Ed.). *Fire in the Tropical Biota: Ecosystem Processes and Global Challenges*. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany, p. 106-116, 1990.

FLONA- Floresta Nacional Araripe- Apodi. 2004. Plano de Manejo da Floresta Nacional do Araripe. Retrieved from: http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/docs-planos-de-manejo/flona_araripe_pm_sum1.pdf. (accessed 15.08.17).

FRAHM, J. P.; GRADSTEIN, S. R. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. **Journal of Biogeography**, v.18, p.669-678, 1991.

GEHRING, C.; ZELARAYÁN, M. L. C.; ALMEIDA, R. B.; MORAES, F. H. R. Allometry of the babassu palm growing on a slash-and-burn agroecosystem of the eastern periphery of Amazonia. **Acta Amazônica**, v. 41, n. 1, p. 127-134, 2011.

GERMANO, S. R.; SILVA, J. B.; PERALTA, D. F. Paraíba State, Brazil: a hotspot of bryophytes. **Phytotaxa** 258: 251-278, 2016.

GIMINGHAM, C. H.; BIRSE, E. M. Ecological studies on growth-form in bryophytes. I. Correlations between growth-form and habitat. **Journal of Ecology**, v. 45, p. 533-545, 1957.

GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v.53, n.1, p.7-26, 1926.

GÖTZENBERGER, L.; DE BELLO, F.; BRÅTHEN, K. A.; DAVISON, J.; DUBUIS, A.; GUISAN, A.; LEPS, J.; LINDBORG, R.; MOORA, M.; PÄRTEL, M.; PELLISSIER, L. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. **Biological reviews**, v.87, n.1, p.111-127, 2012.

GRADSTEIN, S. R.; CHURCHILL, S. P.; SALAZAR-ALLEN, N.; REINER-DREHWALD, M. E. Guide to the bryophytes of Tropical America. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v.86, p.1-577, 2001.

GRADSTEIN, S. R.; PÓCS, T.; VÁNA, J. Disjunct hepaticae in tropical America and Africa. **Acta Botanica Hungarica**, v.29, n.1-4, p.127-171, 1983.

GRADSTEIN, S. R.; ILKIU-BORGES, A. L. Guide to the plants of Central French Guiana. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v. 76, n. 4, p. 1-140, 2009.

GRADSTEIN, S. R. 1978. Oil bodies in liverworts (Hepaticae). **Acta Botanica Neerlandica**, v. 27, n. 5/6, p. 425-426, 1978.

GRADSTEIN, S. R. Threatened bryophytes of the Neotropical rain forest: a status report. **Tropical Bryology**, v. 6, p. 83-93, 1992.

- GRADSTEIN, S. R., COSTA, D. P. The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v. 87, p. 1-336, 2003.
- GRINNELL, J. The niche-relationships of the California thrasher. **The Auk**, v.34, n.4, p.27-433, 1917.
- HARMS, K. E.; CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha Neotropical forest plot. **Journal of Ecology**, v.89, n.6, p.947-59, 2001.
- HEINK, U.; KOWARIK, I. What are indicators? On the definition of indicators in ecology and environmental planning. **Ecological Indicators**, v. 10, n. 3, p. 584-593, 2010.
- HEINRICHS, J.; HENTSCHEL, J.; FELDBERG, K.; BOMBOSCH, A.; SCHNEIDER, H. Phylogenetic biogeography and taxonomy of disjunctly distributed bryophytes. **Journal of Systematics and Evolution**, v.47, p.497-508, 2009.
- HIJMANS RJ, CAMERON SE, PARRA JL, JONES PG, JARVIS A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, p. 1965-1978, 2005.
- HILL MO, GAUCH HG. 1980. Deterrended correspondence analysis, an improved ordination technique. **Vegetation**, v. 42, p. 47-58, 1980.
- HILL, M. O; ROY, D. B.; THOMPSON, K. Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. **Journal of Applied Ecology**, v.39, p.708-720, 2002.
- HOLT, E. A., MILLER, S. W. 2011. Bioindicators: using organisms to measure environmental impacts. **Nature Education Knowledge**, v. 3, n. 10, p. 1-8.
- HOLZ, I.; GRADSTEIN, R. S. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica – species richness, community composition and ecology. **Plant Ecology**, v.178, n.1, p.89-109, 2005.
- HUBBELL, S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. **Princeton, Princeton University Press**, p.371, 2001.
- HUTCHINSON, G. E. Population studies: Animal ecology and demography (publicado em 1959). **Bulletin of Mathematical Biology** (Reprint), v.53, n.1-2, p.193-213, 1991.
- IUCN. 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Available. Retrieved from: www.iucnredlist.org. (accessed 29.07.17).
- KADMON, R.; ALLOUCHE, O. Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: a unification of island biogeography and niche theory. **American Naturalist**, v.170, p.443-454, 2007.

KARGER, D.N.; KLUGE, J.; ABRAHAMCZYK, S.; SALAZAR, L.; HOMEIER, J.; LEHNERT, M.; KESSLER, M. Bryophyte cover on trees as proxy for air humidity in the tropics. **Ecological Indicators**, v.20, p.277-281, 2012.

KEDDY, P. A. Thoughts on a review of a critique for ecology. **Bulletin of the Ecological Society of America**, v. 73, p. 231-233, 1992.

KORNER, C. The use of 'altitude' in ecological research. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, p. 569-574, 2007.

KRAFT, N. J.; ADLER, P. B.; GODOY, O.; JAMES, E. C.; FULLER, S.; LEVINE, J. M. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v.29, n.5, p.592-599, 2015.

LAURANCE, W. F.; ALBERNAZ, A. K.; SCHROTH, G.; FEARNSIDE, P. M.; BERGEN, S.; VENTICINQUE, E. M.; DA COSTA, C. Predictors of deforestation in the Brazilian Amazon. **Journal of Biogeography**, v. 29, n. 5-6, p. 737-748, 2002.

LEAL, I. R.; SILVA, J. D.; TABARELLI, M.; LACHER, J. T. E. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. **Megadiversidade** v. 1, n. 1, p. 139-146, 2005.

LEAL, I. R.; SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M.; LACHER, T. E. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, p. 701-706, 2005.

LEAL, L, ANDERSEN, A, LEAL, I.R. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. **Oecologia**, n. 174, p. 173-18, 2014.

LEDO, R. M. D.; COLLI, G. R. The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. **Journal of Biogeography**, v. 44, n. 11, p. 2551-2563, 2017.

LEDRU, M. P.; MOURGUIART, P.; RICCOMINI, C. Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic rainforest since the last interglacial. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 271, p.140-152, 2009.

LEDRU, M P. Late Quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. **Quaternary Research**, v. 39, n. 1, p. 90-98, 1993.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. Numerical Ecology. 2nd ed. **Elsevier**, Amsterdam. 1998.

LILEY, D.; CLARKE, R. T. The impact of urban development and human disturbance on the numbers of nightjar *Caprimulgus europaeus* on heathlands in Dorset, England. **Biological Conservation**, v.2, p.219-230, 2003.

- LIMA, J. R.; MANSANO, V. D. A família Leguminosae na Serra de Baturité, Ceará, uma área de Floresta Atlântica no semiárido brasileiro. **Rodriguésia** (Print), v. 62, p. 563-613, 2011.
- LIMA, J. R.; MANSANO, V. F.; ARAÚJO, F. S. Richness and diversity of Leguminosae in an altitudinal gradient in the tropical semi-arid zone of Brazil. **Journal of Systematics and Evolution** (Print), v. 50, n. 5, p. 433-442, 2012.
- LINHARES, K. V.; SILVA, W. A. G. Soldadinho-do-Araripe, símbolo da conservação das águas e florestas úmidas do Cariri Cearense. **Caderno de Cultura e Ciência, Ano IX**, v. 13, n. 2, p. 37-50, 2015.
- LÔBO D.; LEÃO, T.; MELO, F. P.; SANTOS, A. M.; TABARELLI, M. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, v.17, n.2, p.287-296, 2011.
- LOIOLA, M. I. B.; ARAÚJO, F. S.; LIMA-VERDE, L. W.; ET AL. Flora da Chapada do Araripe. In: ALBUQUERQUE, U. P.; MEIADO, M. V. (eds.). Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe. Bauru, **NUPEEA: Canal 6**, p. 103-148, 2015.
- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. An equilibrium theory of insular zoogeography. **Evolution** (Chap. 1), v.17, p. 373–387, 1963.
- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. The Theory of Island Biogeography. Monographs in Population Biology. **Princeton University Press, Princeton, NJ**, (Chaps. 1, 3), p.203, 1967.
- MACIEL, J. R.; SÁNCHEZ-TAPIA, A.; SIQUEIRA, M. F. D.; ALVES, M. Palaeodistribution of epiphytic bromeliads points to past connections between the Atlantic and Amazon forests. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 183, n. 3, p. 348-359, 2017.
- MACIEL-SILVA, A. S.; VÁLIO, I. F. M.; RYDIN, H. Altitude affects the reproductive performance in monoicous and dioicous bryophytes: examples from a Brazilian Atlantic rainforest. **AOB Plants**, p. 1-14, 2012.
- MARTORELL, C., PETERS, E. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. **Biological Conservation**, v. 124, p. 199-207, 2005.
- MAY, P. H.; ANDERSON, A. B.; BALICK, M. J.; FRAZÃO, J. M. F. Subsistence benefits from the Babassu Palm (*Orbignyamartiana*). **Economic Botany**, v. 39, p. 113-129, 1985.
- MCCUNE, B.; GRACE, J. B. Analysis of Ecological Communities. Corvallis (OR): **MjM Software Design**. 2002.
- MCCUNE, B.; MEFFORD, M. J. PC-ORD: multivariate analysis of ecological data, version 4.10. Gleneden Beach: **MjM Software Design**. 1999.

- MCKINNEY, L. M.; LOCKWOOD, J. L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Trends in Ecology and Evolution**, v.14, p.450-453, 1999.
- MITJA, D., FERRAZ, I. Establishment of babassu in pastures in Pará, Brazil. **Palms**, v. 45, p. 138-147, 2001.
- MONTADE, V, DIOGO, I. J. S.; BREMOND, L.; FAVIER, C.; COSTA, I. R.; LEDRU, M. P.; VEROLA, C. F. Pollen-based characterization of montane forest types in north-eastern Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 234, p. 147-158, 2016.
- MORO, M. F.; MACEDO, M. B.; MOURA-FÉ, M. M.; CASTRO, A. S, COSTA, R. C. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia**, v. 66, n. 3, p. 717-743, 2015.
- MUÑOZ, J.; FELICÍSIMO, Á. M.; CABEZAS, F; BURGAS, A. R.; MARTÍNEZ, I. Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere. **Science**, v. 304, n. 5674, p. 1144-1147, 2004.
- NOGUEIRA, M. J. S.; PINTO, V. O. V. Os enclaves úmidos e sub-úmidos do semi-árido do nordeste brasileiro. **Mercator-Revista de Geografia da UFC**, v. 5, n. 9, p. 85-102, 2006.
- OLIVEIRA, J. R.; PÔRTO, K. C.; SILVA, M. P. Richness preservation in a fragmented landscape: a study of epiphytic bryophytes in an Atlantic forest remnant in Northeast Brazil. **Journal of Bryology**, v. 33, n.4, p.279-290, 2011.
- OLIVEIRA, S. M.; STEEGE, H. Bryophyte communities in the Amazon forest are regulated by height on the host tree and site elevation. **Journal of Ecology**, v.103, n.2, p.441-450, 2015.
- PEÑALOZA-BOJACÁ, G. F.; OLIVEIRA, B. A.; ARAÚJO, C. A. T.; FANTECELLE, L. B.; SANTOS, N. D.; MACIEL-SILVA, A. S. Bryophytes on Brazilian ironstone outcrops: Diversity, environmental filtering, and conservation implications. **Flora**, 2017.
- PÓCS, T.; TÓTHMÉRÉSZ, B. Foliicolous bryophyte diversity in tropical rainforest. **Abstracta Botanica**, v.21, n.1, p.135–144, 1997.
- PÔRTO, K. C.; GERMANO, S. R.; BORGES, G. M. Avaliação dos brejos de altitude de Pernambuco e Paraíba, quanto à diversidade de briófitas, para a conservação. In:
- PÔRTO K. C.; CABRAL, J. J. P.; TABARELLI, M, (eds.). Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação. Brasília (DF): **Ministério do Meio Ambiente**. p. 79-97, 2004.
- PÔRTO, K. C. Bryoflores d'une forêt de plaine et d'une forêt d'altitude moyenne dans l'État de Pernambuco (Brésil). Analyse floristique. **Cryptogamie, Bryologie Lichénologie**, v. 11, p. 109-161, 1990.

PÔRTO, K. C. Bryoflores d'une forêt de plaine et d'une forêt d'altitude moyenne dans l'État de Pernambuco (Brésil). Analyse comparative des forêts. **Cryptogamie, Bryologie Lichénologie**, v. 13, p. 187-219, 1992.

PRANCE, G. T. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In: Prance, G. T. Ed. Biological diversification in the tropics. New York (NY). **Columbia University Press**. p. 137-158, 1982.

PROCTOR, M. C. F.; TUBA, Z. Poikilohydry and homoihydry: antithesis or spectrum of possibilities? **New Phytologist**, v.156, p.327-349, 2002.

RAUPP, S.V. 2010. Distribuição, abundância e fenologia reprodutiva de palmeiras em uma floresta de terra firme da Amazônia Central. 2010. **Tese (Doutorado em Biologia Vegetal)**. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

REINALDO, R. C. P. S.; SARAIVA, A. A. F.; SANTIAGO, A. C. P. Samambaias e Licófitas da Chapada do Araripe. In: Albuquerque UP, Meiado MV editors. Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe. Bauru (SP): **NUPEEA Canal 6**. p. 85-102, 2015.

RIBEIRO, J. F, WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma Cerrado. Embrapa Cerrados. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P. Ed. Cerrado: ambiente e flora. Planaltina (DF): EMBRAPA-CPAC. p. 89-166, 1998.

RIBEIRO, E. M. S.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; SANTOS, B. A.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Applied Ecology**, v.52, n.3, p.611-620, 2015.

RIBEIRO, E. M. S.; SANTOS, B. A.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; TABARELLI, M.; SOUZA, G.; LEAL, I. R. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. **Ecology**, v.97, p.1583-1592, 2016.

RIBEIRO-NETO, J. D.; ARNAN, X.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. **Biodiversity and conservation**, v.25, n.5, p.943-56, 2016.

RICHARDS, P. W. Notes on the bryophyte communities of lowland Tropical Rain Forest, with special reference to Moraballi Creek, British Guiana. **Vegetation**, v.5, n.1, p. 319-328, 1954.

RITO, K. F.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; QUEIROZ, R. T.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v.105, n.3, p.828-838, 2017.

RIZZINI, C. T. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. **Revista Brasileira de Geografia**, v.025, p.1-64, 1963.

RODAL, M. J. N.; SALES, M. F. Panorama of the montane forests of Pernambuco, Brazil. **The Atlantic Coastal Forest of Northeastern Brazil** 541-559, 2008.

SALES, M. F.; RODAL, M. J. N.; MAYO, S. J.; ZICKEL, C. S.; CABRAL, M. R.; MELO, S. Composição florística e diversidade dos brejos de altitude de Pernambuco. In: ARAÚJO, F. D.; PRENDERGAST, H. D. V.; MAYO, S. J. Ed. Plantas do Nordeste. Anais do I Workshop Geral. **Richmond: Royal Botanic Gardens, Kew**, p. 42-52, 1999.

SANTIAGO, A. C. P. Pteridófitas da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco: Florística, Biogeografia e Conservação. 2006. **Tese (Doutorado em Biologia Vegetal)**. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

SANTOS, A. M. M.; CAVALCANTI, D. R.; SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M. Biogeographical relationships among tropical Forest in North-eastern Brazil. **Journal of Biogeography**, v.34, p.437-446, 2007.

SANTOS, N. D, COSTA, D. P. Phytogeography of the liverwort flora of the Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Journal of Bryology**, v.32, p.9-22, 2010.

SANTOS, N. D; COSTA, D. P.; KINOSHITA, L. S.; SHEPHERD, G. J. Variations in bryophyte communities in a short elevational gradient in Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Cryptogamie Bryologie**, v.38, n.2, p.191-211, 2017.

SANTOS, N. D; COSTA, D. P.; KINOSHITA, L. S.; SHEPHERD, G. J. Windborne: can liverworts be used as indicators of altitudinal gradient in the Brazilian Atlantic Forest? **Ecological Indicators**, v.36, p.431-440, 2014.

SHARP, A. J.; CRUM, H.; ECKEL, P. M. The moss flora Mexico. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v.69, n.1-2, p.1-1113, 1994.

SHEPHERD, G. J. FITOPAC 1. Manual do Usuário. Departamento de Botânica/UNICAMP. 1995.

SILVA, I. A. A. Composição e riqueza de samambaias e licófitas em florestas serranas do Nordeste do Brasil: Influência de fatores físicos e conservação. 2014. **Tese (Doutorado em Biologia Vegetal)**. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

SILVA, M. P. P.; PÔRTO, K. C. Effect of fragmentation on the community structure of epixylic bryophytes in Atlantic Forest remnants in the Northeast of Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v.18, p.317-337, 2009.

SILVA, M. P. P. Padrões de distribuição de briófitas na Floresta Atlântica do Nordeste do Brasil: relações ambientais, biogeográficas e conservação. 2013. **Tese (Doutorado em Biologia Vegetal)**. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

SILVA, M. P. P.; PÔRTO, K. C. Bryophyte communities along horizontal and vertical gradients in a human-modified Atlantic Forest remnant. **Botany**, v.91, p.155-166, 2013.

- SILVA, M. P. P.; PÔRTO, K. C. Diversity of bryophytes in priority areas for conservation in the Atlantic forest of northeast Brazil. **Acta Botanica Brasílica**, v.29, n.1, p.16-23, 2015.
- SILVA, M. P. P.; PÔRTO, K. C. Spatial structure of bryophyte communities along an edge-interior gradient in an Atlantic Forest remnant in Northeast Brazil. **Journal of Bryology**, v.32, p.101-112, 2010.
- SILVA, M. P. P.; ZICKEL, C. S.; PÔRTO, K. C. Bryophyte communities of restingas in Northeastern Brazil and their similarity to those of other restingas in the country. **Acta Botanica Brasílica**, v.30, p.455-461, 2016.
- SILVA, W. A. G.; LINHARES, K. V.; CAMPOS, A. A. (orgs.). Plano de ação nacional para a conservação do soldadinho-do-araripe. **ICMBio**, Brasília. 2011.
- SILVA-NETO, B. Perda de vegetação natural na Chapada do Araripe (1975/2007) no estado do Ceará. **Tese (Doutorado em Biologia Vegetal)**. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas. São Paulo, Brazil. 2013.
- SINGH, J., PANDEY, U., TIWARI, A. Man and forests: a central Himalayan case study. **AMBIO: A Journal of the Human Environment**, v.13, n.2, p.80-87, 1984.
- SIQUEIRA-FILHO JA. As Bromélias nos Brejos de Altitude em Pernambuco: Riqueza de Espécies e Status de Conservação. In: PÔRTO, K. C.; CABRAL, J. J. P.; TABARELLI M. Ed. Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação. Brasília (DF): **Ministério do Meio Ambiente**. p. 99-110. 2004.
- SOUSA, W. P. The role of disturbance in natural communities. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v.15, p.353-391, 1984.
- TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. A riqueza de espécies arbóreas na floresta Atlântica de encosta de São Paulo (Brasil). **Revista Brasileira de Botânica**, v.22, p.217-223. 1999.
- TABARELLI, M., SANTOS, AMM. Uma breve descrição sobre a história natural dos brejos nordestinos. In: PÔRTO, K. C.; CABRAL, J. J. P.; TABARELLI, M. (eds.). Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação. Brasília (DF): Ministério do Meio Ambiente. p. 15-22, 2004.
- TABARELLI, M.; AGUIAR, A. V.; RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; PERES, C. A. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, v.143, p.2328-2340, 2010.
- TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C., GASCON, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity & Conservation**, v.13, n.7, p.1419-1425.
- TAVARES, A. C. C.; LOBATO, R. C.; COSTA D. P. Bryophyte flora in upland forests at different successional stages and in the various strata of host trees in northeastern Pará, Brazil. **Acta Botanica Brasílica**, v.28, p.46-58, 2014.

- ter STEEGE, H. How neutral is Ecology? **Biotropica** 42: 631-633, 2010.
- TILMAN, D. Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. **American Naturalist**, v.116, p.686-692, 1980.
- VALENTE, E. B.; PÔRTO, K. C.; BASTOS, C. J. P. Habitat heterogeneity and diversity of bryophytes in campos rupestres. **Acta Botanica Brasilica**, v. 31, p.241-249, 2017.
- VAN ZANTEN, B. O.; GRADSTEIN, S. R. Experimental dispersal geography of neotropical liverworts. **Nova Hedwigia**, v.90, p.41-94, 1998.
- VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 1991.
- WEBB, C. O.; PEART, D. R. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. **Journal of Ecology**, v.88, p.464-478, 2000.
- WEIHER, E., KEDDY, P. Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge (CB): **Cambridge University Press**. 2004.
- WEIHER, E. KEDDY, P. A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos**, p.159-164, 1995.
- WEIHER, E.; KEDDY P. Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. **Cambridge University Press**, 2004, p.418.
- WESTERN, D. Human-modified ecosystems and future evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.98, n.10, p.5458-5465, 2001.
- YANO, O. Briófitas. In: Fidalgo O, Bononi V.L.R. Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico. **Instituto de Botânica**, v.4, p.27-30, 1984.
- ZARTMAN, C. E, NASCIMENTO, H. E. M. Are habitat-tracking metacommunities dispersal limited? Inferences from abundance-occupancy patterns of epiphylls in Amazonian forest fragments. **Biological Conservation**, v.127, p.46-54, 2006.
- ZARTMAN, C. E. Habitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophyte communities in central Amazonia. **Ecology**, v.84, n.4, p.948-954, 2003.

**APÊNDICE A - ARTIGO PUBLICADO NO PERIÓDICO ACTA BOTANICA
BRASILICA**

Acta Botanica Brasilica - 32(2): 303-313. April-June 2018.

Type of article: Original Article

Distribution, ecology, and reproduction of bryophytes in a humid enclave in the semiarid region of northeastern Brazil

Wanessa Vieira Silva Menezes Batista¹, Kátia Cavalcanti Pôrto¹ and Nivea Dias dos Santos²

¹Departamento de Botânica, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901 Recife, PE, Brazil.

²Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 23897-000, Seropédica, RJ, Brazil,

*Corresponding author: wanessa.vsm@hotmail.com

Abstract

The ready availability of water resources distinguishes the humid forest of Chapada do Araripe, Ceará State, Brazil, from the semiarid vegetation around it. The regional climate demonstrates a marked seasonality of rainfall that affects the ecological strategies of the species found there. We studied the bryophytes of the humid forest of Chapada do Araripe, analyzing their diversity, geographic distributions, and ecological and reproductive aspects. Bryophytes were collected from different substrates using the random-walk method. We gathered information concerning the geographic distribution, functional groups (life forms, light tolerance guilds, and habits) and reproductive aspects of each taxon. We found 76 bryophyte species, predominantly mosses (45 species). Ten new occurrences were recorded for Ceará State, including a new taxon for northeastern Brazil. Most species are widely distributed in that country. Desiccation tolerant (turf) and intermediate (mat and weft) life forms predominated, as well as generalist species in terms of their light requirements. Sixty eight percent of the species demonstrated substrate preferences. Monoicous (67%) sexual system predominated over dioicous. The species displayed functional groups and reproductive aspects tolerant to adverse conditions that maximized the use of available resources and allowed their persistence under the seasonal conditions of the forest.

Key-words: mosses, liverworts, floristics, enclave forest, seasonality.

Introduction

The Chapada do Araripe (CA), Ceará State, Brazil, harbors a humid forest enclave within the dry forest mosaic of the Caatinga dryland domain. The humid forest grows in an area with relatively abundant water resources provided by many streams and springs,

in spite of the long, regional dry season (DNPM 1996) constituting a type of oasis in the midst of a semiarid region that supports a wide floral and faunal diversity (FLONA 2004; Silva et al. 2011). The humid forest acts as a refuge for many species specific to that region, including endemic taxa such as *Antilophia bokermanni* (the Araripe manakin, "soldadinho do Araripe") which is critically threatened with extinction (Auler et al. 2004; Linhares & Silva 2015), and other taxa with disjunct distributions between the Atlantic and Amazon forests (e.g., spermatophytes and ferns; Loiola et al. 2015; Reinaldo et al. 2015) – illustrating the biological importance of that area and the necessity of its protection (MMA 2000).

Other humid enclaves (i.e., Montane forests, locally known as “Brejos de Altitude”) found in Ceará State, (e.g., Chapada do Ibiapaba, Serra Maciço de Baturité, and Serra de Pirapora) likewise harbor high vascular and non-vascular plant diversities, including bryophytes (Yano & Pôrto 2006; Oliveira & Alves 2007; Oliveira & Bastos, 2009a; b; 2010a; b; Lima & Mansano 2011; Lima et al. 2011; Ribeiro-Silva et al. 2012). Those enclaves, like the humid forests of Chapada do Araripe, demonstrate amenable climatic conditions with higher precipitation and lower temperatures than the surrounding matrix of dry forest (Tabarelli & Santos 2004; Silva & Casteleti 2005; Moro et al. 2015). Many species of bryophytes are found in those environments, including taxa with limited distributions and vulnerable to extinction (Pôrto et al. 2004). In general, little is known about the ecology and reproduction of the species found in humid forest enclaves in northeastern Brazil (Pôrto et al. 2004). Studies of the bryophytes of Ceará State have largely focused on species compositions, the microhabitats they colonize, and their taxonomies and geographic distributions (Yano & Pôrto 2006; Oliveira & Alves 2007; Oliveira & Bastos 2009a; b; 2010a; b). Information currently available concerning bryophytes in Chapada do Araripe is restricted to data from sporadic collections made

between 1844 and 1994 – with 25 species being recognized for the region (see the Supplementary Material section, based on Brito & Pôrto 2000; Yano & Pôrto 2006).

Bryophytes are intimately influenced by environmental conditions and demonstrate extreme requirements of water/humidity to maintain their correct hydration and biological processes (e.g., sexual reproduction) (Proctor 1999; Proctor & Tuba 2002; Glime 2007). The responses of those plants to environmental conditions reflect ecological and reproductive strategies that guarantee their establishment, persistence, and dispersal. Those strategies are reflected in their life forms as well as in physiological aspects related to light tolerance, habitat specialization, and reproductive modes (Bates 1998; Alvarenga & Pôrto 2007; Germano & Pôrto 2006; Bisang & Hedenäs 2005). While researchers have identified numerous strategies utilized by bryophytes in different tropical ecosystems (Fatoba 1998; Maciel-Silva et al. 2012b; Maciel-Silva et al. 2013), little information is currently available concerning the ecology of that group in ecological transition zones (IBGE 2012) such as those encountered within humid forests in the heterogeneous landscapes of the Brazilian semiarid region. We studied the bryophytes of the humid forest of Chapada do Araripe, analyzing their diversity, geographic distributions, and ecological and reproductive aspects.

Methodology

Study area

Our research was undertaken in a humid forest enclave on the northeastern slope of the Chapada do Araripe Range (Ceará State, northeastern Brazil) at elevations between 600 and 950 m a.s.l. (DNPM 1996) – a transition zone between seasonally dry tropical forests (Caatinga) and Neotropical Savanna (Cerrado) vegetations. Those humid forest formations occupy parts of the municipalities of Crato (7°13'66" S/39°24'32" W), Barbalha (7°18'20" S/39°18'9" W), and Missão Velha (7°15'26" S/39°8'45" W). The

vegetation there is classified as Seasonal Semi-Deciduous Montane Forest (Veloso *et al.* 1991), which, in spite of the strong regional seasonality, retains 80% of its leaf cover during the year (Loiola *et al.* 2015). The region experiences two well-defined seasons: a dry season (0-60 mm of rainfall per month) that generally extends from May through November, and a rainy season that lasts from December to April, with the heaviest rainfall from January to March (with a mean of 600 mm during those months, during the years between 1971 and 2000; FUNCEME 2000); total mean annual rainfall can reach 1,033 mm (DNPM 1996). According to the Koeppen-Geiger classification, the regional climate can be defined as Aw (*A- Equatorial w- equatorial savanna with dry winters*), hot and humid with (Austral) summer rains. The humid forests in Chapada do Araripe are partially protected by two conservation areas: the Chapada do Araripe Environmental Protection Area (APA), and (principally) the Araripe National Forest (FLONA). The area is nonetheless subject to numerous anthropogenic impacts, such as the presence of domestic animals, grazing, the extraction of natural resources, and the presence of garbage in localities frequented by tourists – as has been noted in other studies (FLONA 2004; Silva *et al.* 2011).

Sampling methods

A random-walk technique was adopted for sampling bryophytes in 12 localities (with a minimum distance of 1 km between them) throughout the extension of the humid forest enclave. The bryophyte inventory was undertaken by searching different available substrates (soil, rocks, tree bark, decaying tree trunks, leaves, and artificial substrates) in the understory (to a maximum height of 2 m). Collections were made during both the dry and rainy seasons (with priority given to the latter).

Treatment of the material

The identifications of the materials collected were based mainly on Sharp et al. (1994), Buck (1998), Gradstein & Costa (2003), and Gradstein & Ilkiu-Borges (2009), among other more specialized texts, as well as consultations with specialists. The species were classified in terms of the life form of the colony with which they were associated (e.g. turf (dense), mat, thalloid mat, weft, and fan), following Bates (1998), with the additional consideration of “sparse turf” (when portions of the larger colony demonstrated sparsely spaced individuals). According to Gimingham & Birse (1957), and considering Bates (1998), life forms respond to decreasing levels of moisture (or desiccation), so we also included life forms classification of: tolerant (turf and sparse turf), intermediate (mat, thalloid mat and weft), or vulnerable (fan) in relation to desiccation. The guilds of tolerance to light intensity were classified based on Richards (1954); Gradstein (1992); Costa (1999); Gradstein & Costa (2003); Alvarenga & Pôrto (2007); Silva & Pôrto (2009) with the assistance of specialists and field observations: “generalist species” are considered those without special restrictions of tolerance to micro-environmental conditions (in terms of humidity or light conditions); specialist species demonstrate preferences for certain types of microenvironments (such as those requiring constantly shaded environments “shade species”, as opposed to “sun species” tolerant of high light levels) (Richards 1954; Gradstein 1992; Costa 1999). In terms of the geographic distributions of the taxa, we evaluated their occurrence in different phytogeographic domains, and by state, in Brazil, classifying them as: widely-distributed (when encountered in more than five Brazilian states), or rare, when found in four states or less. We also classified their distributions as either disjunct between humid forests (Atlantic and Amazon forests) and enclaves of humid forest in the Cerrado domain (Gallery forests) and/or Caatinga (northeastern montane forests). Distribution data was obtained from Costa & Peralta (2015), as well as from floristic databanks (WVSM Batista unpubl. res),

compiled during various floristic surveys of bryophytes in Brazil published between 1990 and the first half of 2017. Each specimen was examined to determine its sexual expression and type of reproduction: sexual (with sporophytes), or asexual (with asexual diaspores). The species were classified based on their sexual systems (monoicous and dioicous) in conformity with the specialized literature (Hell 1969; Sharp et al. 1994; Buck 1998, 2003; Gradstein & Costa 2003; Pursell 2007; Silva et al. 2014) as well as the databank of Bryophytes from the Laboratório Biologia de Briófitas available at the Universidade Federal de Pernambuco.

Results

Floristics and Geographic distributions

We recorded a total of 76 species, considering both mosses (45 species) and liverworts (31), including four varieties (Table 1). Those taxa were distributed among 25 families (14 moss families and 11 liverworts). The most well-represented moss family was Fissidentaceae (16 spp.), while the most well-represented liverwort family was Lejeuneaceae (14 spp.). The most abundant liverwort species was *Frullania ericoides* (Nees) Mont. (152 occurrences) and the most important moss species was *Entodontopsis leucostega* (Brid.) W.R. Buck & Ireland (98 occurrences). We reported here 10 new species occurrences for Ceará State, including one for northeastern Brazil, *Fissidens steerei* Grout (Table 1).

In terms of the occurrence of taxa according to their phytogeographical domains, 79% of the species occur in more than three different domains, principally the Atlantic and Amazon forests and Cerrado (20% of the species); only two species are restricted to a single domain (the Atlantic Forest. In addition to the geographic distributions of the species in Brazil, 96% were known to be widely distributed, with only a few being

considered rare; 22% of the species demonstrated disjunct distributions between humid forests and humid enclaves (Table 1).

Ecological aspects

Four different life forms were identified: mat, weft, turf, and fan, with two variations (sparse turf and thalloid mat) (Fig. 1). Some colonies were associated with more than one type of life form (17% of the species). Intermediate life forms predominated in relation to desiccation tolerance (67%), followed by tolerant (30%) and low tolerance species (3%). In terms of tolerance to light intensity, most species were generalists (55%), principally mosses (60%), as opposed to liverworts (40%). Among the specialists, there was a prevalence of species tolerant of shaded environments (25%) as opposed to those typical of more direct sunlight (20%). In terms of the available substrates, 68% of the species demonstrated preferences for a single type of substrate, predominately tree bark, rocks, or soil (Fig. 2).

Reproductive aspects

The predominant sexual system was monoicous (67%), followed by dioicous (31%); only 2% of the species demonstrated both sexual systems (Fig. 3). In terms of their sexual expression, 58% of the species were observed expressing sex; 72% of those species were observed with sporophytes, those being principally monoicous (80%); 21% of those species utilized asexual reproduction (*e.g.*, the production of gemma, regenerating plantlets, and caducous leaves), with approximately 75% of them being dioicous; 7% of the species demonstrated sexual and asexual reproduction simultaneously.

Discussion

Floristics and Geographic Distributions

Sixty-one taxa were added to the floristic composition of bryophytes previously known to the study area (referred to the supplementary material), totaling 91 species of

1 bryophytes for the CA enclave, with greater moss than liverwort richness. Greater moss
 2 richness would be expected in dry forests, with liverworts being more predominant in
 3 humid forests (Gradstein et al. 2001). Mosses demonstrate wide morphological varieties
 4 (in relation to liverworts), which lends them greater tolerance to stress conditions in
 5 semiarid environments (Goffinet *et al.* 2009). The study area demonstrated high levels of
 6 available water and humidity due to the presence of springs and small streams, as well as
 7 the effects of orographic rainfall (mean annual rainfall of 1,030 mm in the humid forest
 8 and 720 mm in the adjacent dry forests) – in spite of the strong seasonality of the regional
 9 climate, with 80% of the mean annual precipitation being concentrated in just four months
 10 of the year (the rainy season) (DNPM 1996; Zanella 2005). Inventories of the bryofloras
 11 of six other humid enclaves in the states of Ceará, Paraíba, and Pernambuco in
 12 northeastern Brazil also demonstrated greater moss richness in relation to liverworts
 13 (Pôrto et al. 2004; Oliveira 2008; Silva 2013); the family Fissidentaceae was the most
 14 representative in five of those areas (Pôrto et al. 2004; Oliveira 2008; Oliveira & Bastos
 15 2010b; Silva 2013). In spite of the fact that the family comprises only a single genus
 16 (*Fissidens* Hedw.), its species are quite diverse in terms of a variety of morphological
 17 attributes, including limbidium and papillae (which are considered adaptive to desiccation
 18 tolerance); its species are found in many different environments, from natural to
 19 disturbed/urban (Pursell 2007; Bordin & Yano 2013). *Fissidens* is also the most
 20 diversified moss genus in the Caatinga domain (Bordin 2015), where the present study
 21 was undertaken, reinforcing the contributions that dry forests make to the pool of regional
 22 species. The CA forest harbors other representatives of the genus *Fissidens*, such as *F.*
 23 *neglectus* H. A. Crum and *F. cryptoneuron* P. de la Varde, which are considered
 24 vulnerable (VU) to extinction in Brazil (Bordin & Yano 2013). Lejeuneaceae was the
 25 most representative family among the liverworts, as expected, as it is the most diverse

family in Brazil (Costa & Peralta 2015), comprising taxa principally inhabiting humid tropical forests, such as *Cololejeunea contractiloba* A. Evans, *Cololejeunea obliqua* (Nees & Mont.) Schiffn., and *Diplasiolejeunea pellucida* (Meissn.) Schiffn; other of its members occur in dry forests, such as *Lejeunea flava* (Sw.) Nees, *Lejeunea glaucescens* Gottsche, and *Lejeunea phyllobola* Nees & Mont.

Most of the bryophyte species reported here are widely distributed throughout Brazil, being frequent in both humid and dry forests and in different phytogeographic domains – as seen in surveys undertaken in dry forests and disturbed areas (JB Silva *et al.* 2014; TO Silva *et al.* 2014; Carmo *et al.* 2015). Generalist species usually have functional traits that provide them with tolerance to adverse conditions (Glime 2007), such as the presence of papillae on the leaves (an adaptation to dry environments) (Kürschner 2004). Papillae were principally observed on mosses (16 spp.) of the genera *Fissidens* Hedw., *Syrrhopodon* Schwägr., *Stereophyllum* Mitt., *Callicostella* (Müll.Hal.) Mitt., and *Tortella* (Lindb.) Limpr., as opposed to liverworts (the species *Micropterygium trachyphyllum* Reimers and *Cololejeunea contractiloba*). The presence of costae on the leaves (exclusive to mosses) also represents a functional trait that facilitates water transport (Glime 2007; Goffinet *et al.* 2009). Fully 89% of the moss species of the CA had costae and some of those structures were quite broad (ca. 50% of the surface area of the leaves) (Sharp *et al.* 1994; Yano & Peralta 2011; Santos 2011), including representatives of the genera *Octoblepharum* Hedw., *Ochrobryum* Mitt., and *Campylopus* Brid.. Additionally, accessory pigments that aid in protecting the plants against solar radiation were observed (Seel *et al.* 1992), principally among species of *Frullania*.

Ecological aspects of bryophytes

The predominant life forms of the bryophytes observed in the CA were intermediate: mat and weft – forms generally associated with perennial life strategies and

therefore commonly encountered (During 1979, 1992). Life forms represent functional groups molded by ambient light intensity and humidity conditions that allow individuals and/or populations to minimize water losses and maximize primary production (Mägdefrau 1982; Bates 1998). Mat-forming populations demonstrate strong fixation to the substrate, which facilitates their establishment on many types of surfaces and leaves them less exposed to impacts by external factors (such as strong winds) (Bates 1998). Turf life forms are more tolerant and are typically encountered in sites exposed to high incident light intensities and low humidity levels. It is important to note that dense turf forms predominated over sparse turf assemblages, which reflects the responses of those bryophytes to the microclimatic conditions of the area. According to Skre et al. (1983), high colony densities favor self-shading of the gametophytes, minimizing the negative effects of high light levels that could otherwise damage their photosynthetic systems. Specialist life forms, such as fan, are more typical of shaded environments, with minimum direct exposure to sunlight while retaining viable water resources (Mägdefrau 1982; Bates 1998). It is noteworthy that the two species encountered showing fan life forms occurred in forest sites where access is generally forbidden to the general public (near the headquarters of the FLONA-Araripe); that site was also the sampling area at the highest altitude (ca. 950 m), and showed high humidity levels.

Bryophyte species demonstrate individual preferences for colonizing exposed or shaded microhabitats (Gradstein 1992). A predominance of generalist species (e.g., *Cheilolejeunea rigidula* (Nees ex Mont.) R.M. Schust., *Octoblepharum albidum* Hedw. and *Calymperes afzelii* Sw.) was expected based on other studies of bryophytes in tropical environments, as that group is less demanding in terms of the micro-environmental conditions necessary for growth and establishment (Silva & Pôrto 2009; Brito & Ilkiu-Borges 2014). Specialist species encountered in humid forest environments are

predominantly shade-demanding types (e.g. *Syrrhopodon ligulatus* Mont.) (Alvarenga & Pôrto 2007; Silva & Pôrto 2009; Santos et al. 2011; Brito & Ilkiu-Borges 2014; Visnadi 2015; Fagundes et al. 2016), while those encountered in dry forests (such as the Caatinga) are typically tolerant (e.g. *Schiffneriolejeunea polycarpa* (Nees) Gradst.) of high light intensity levels (Silva et al. 2014). It is important to remember that light intensities in the forest interior are quite dynamic due to the structural complexity of those sites and the various disturbances that can affect them (such as the occurrence of temporary clearings) (Richards 1988; Frahm 2003; Acebey et al. 2003). We observed that specialist species (typical of either high sunlight or deep shade sites) were well-represented, which reflects the micro-environmental variety encountered in those dry forests due to natural and/or anthropogenic disturbances, as well as to the phytogeographic character of the region – an area of ecological contact that mixes elements of humid and dry forests.

Most of the bryophytes demonstrated substrate type preferences, with a predominance of species that colonize tree bark. Different substrate types are known to create different micro-environments that can directly influence species richness, composition, and abundance (Citres & Dale 1998; Hodge 2005). Frahm (2003) in a study of tropical rain forest bryophytes, however, observed that substrate influences can be neutralized when regional climatic conditions (high humidity levels) are very favorable; in those cases, most species do not demonstrate particular preferences for substrate types, being capable of colonizing a wide range of available surfaces. Germano & Pôrto (2006) observed that most of the bryophytes (87%) encountered in a remnant area of Atlantic Forest with a very high mean annual precipitation rate (2,450 mm – much higher than the humid forest of CA, with 1,033 mm) did not demonstrate strong preferences for specific substrates. As such, the predominance of species demonstrating distinct preferences for certain substrates in CA appears to reflect the low humidity in the region (with high

seasonal rainfall variations) and the necessity of occupying specialized micro-habitats to take advantage of their particular conditions (such as greater or lesser water retention capacities).

A number of studies have demonstrated the existence of bryophyte specificities for distinct phorophytes in tropical and temperate forests (Cornelissen & ter Steege 1989; Schmitt & Slack 1990; Wolf 1994; Mancebo et al. 2003; Batista & Santos 2016), and related the heterogeneity of tree trunk conditions (e.g., their diameters and bark attributes such as roughness, pH, porosity, and water retention capacity, etc.) with greater microhabitat availability (i.e., more available colonization niches) (Smith 1982; Frahm 1990; Bates 1992). That type of heterogeneity is not seen with other substrates such as soil, however.

Only one species was exclusively found on a temporary substrate (the epiphyllous species *Diplasiolejeunea pellucida*). All of the individuals of that species were observed with sporophytes (eight occurrences). The short life spans of those substrates require specific strategies of the occupying species to effectively maintain their populations (Frahm 2003) – such as a prostrate growth habit and/or a short life cycle – with high fertility and high diaspore production levels (Zartman 2003; Alvarenga et al. 2013).

Reproductive aspects

Most bryophyte species (mosses and liverworts) are dioicous, with the exception of hornworts (Wyatt 1982; Villarreal & Renner 2013). The few studies that have examined the reproductive aspects of bryophytes at the community level reported monoicous species predominating on rock outcrops in the Caatinga domain (TO Silva et al. 2014), with dioicous species predominating in areas of Atlantic Forest and on rock outcrops in Cerrado sites (Silva 2013; Santos et al. 2017; Peñaloza-Bojacá et al. 2017). Environmental conditions (such as humidity) will directly influence the reproductive

processes of bryophytes (Milne 2001; Oliveira & Pôrto 2001; Maciel-Silva & Válio 2011), as they have adopted wider varieties of reproductive strategies than seed-producing plants (Glime & Bisang 2007). The sexual systems of bryophytes can facilitate sexual reproduction, as monoicous plants do not spatially segregate their reproductive organs – with the opposite occurring in dioicous individuals (Bisang & Hedenäs 2005; Stark et al. 2005). This pattern was confirmed in the present study, as the highest fertilization rates (the presence of sporophytes) were associated with monoicous species, demonstrating the efficiency of monoicous systems in carrying out sexual reproduction (Longton 1992; Longton 1997; Laaka-Lindberg et al. 2000; Söderström & During 2005).

Sexual reproduction strategies (predominate among monoicous plants) result in the production of spores – creating the possibility of dispersal over much larger distances than are possible with asexual propagules (Longton 1997; Pohjamo et al. 2006). Spores are also more resistant to desiccation and can remain dormant in spore banks (Leck & Simpson 1987; Maciel-Silva et al. 2012a). Species invest in the production of spores that can persist during dry periods and then germinate under more favorable conditions, although it is important to note that some species produce very short-lived spores (Jonsson 1993; Maciel-Silva et al. 2012a). Asexual structures are largely produced by dioicous species, as observed in our study (e.g. *Lejeunea phyllobola*, *Plagiochila raddiana* Lindenb., and including representatives of the genera *Syrrhopodon* and *Calymperes* Sw.). It is known that asexual structures can help guarantee the maintenance of populations at local scales, principally when environmental factors are unfavorable to sexual reproduction, which requires conditions of greater humidity (Newton & Mishler 1994; Longton 1997; Glime & Bisang 2007). Clonal reproduction by dioicous species contributes to the segregation of male and female gametophytes, and the frequent creation

of unisexual colonies – which tends to make fertilization more difficult (McLetchie & Puterbaugh 2000; Bisang & Hedenäs 2005).

Conclusion

The ecological aspects identified here provide important information for understanding the distributions and ecology of bryophyte species in an area of ecological transition (humid enclaves in the Caatinga domain). The general patterns encountered indicate the influence of long dry periods (associated with low and irregular regional precipitation) on bryophyte strategies, with a greater representivity of mosses with intermediate tolerance to desiccation, wide geographic distributions, specific substrate requirements, and a low richness of epiphyllous species; likewise, there is a prevalence of species with monoicous sexual systems that facilitate fecundity, together with investments in resistant propagules – reflecting the highly seasonal regional climate. The existence of species typical of shaded environments and the presence of taxa showing disjunct distributions between humid forests and humid enclaves suggest that local humidity in CA, maintained by the presence of streams and springs, allows colonization by groups of species highly demanding of humid conditions. Our data provides the basis for future ecological investigations addressing some of the questions raised here, such as identifying the structuring processes determining those assemblages and identifying the environmental filters (both natural and anthropogenic) that affect the distributions of those taxa.

Acknowledgments

The authors thank Karina Vieiralves Linhares and Weber Andrade de Girão e Silva for their support in locating the study areas, and their assistance during the field excursions; Luciana Carvalho Reis for her help with the collections and investigations; Dr. Juçara Bordin for identifying the Fissidentaceae species; Dr. Mércia Patrícia Pereira

Silva for providing reproductive data; Capes for the Masters grant; and the IDEA Wild research support agency for providing the field equipment.

Reference

Acebey A, Gradstein SR, Kromer T, 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19: 9-18.

Alvarenga LDP, Pôrto KC. 2007. Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 134: 415-427.

Alvarenga LDP, Pôrto KC, Zartman CE. 2013. Sex ratio, spatial segregation, and fertilization rates of the epiphyllous moss *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll. Hal. in the Brazilian Atlantic rainforest. *Journal of Bryology* 35(2): 88-95.

Auler AS, et al. 2004. Palaeoenvironments in semi-arid northeastern Brazil inferred from high precision mass spectrometric speleothem and travertine ages and the dynamics of South American rainforests. *Speleogenesis and Evolution of Karst Aquifers* 2(2): 1-4.

Bates JW. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos* 82: 223-237.

Bates JW. 1992. Influence of chemical and physical factors on *Quercus* and *Fraxinus* epiphytes at Loch Sunart, western Scotland: a multivariate analysis. *Journal of Ecology* 80: 163-179.

Batista WVSM, Santos ND. 2016. Can regional and local filters explain epiphytic bryophyte distributions in the Atlantic Forest of southeastern Brazil? *Acta Botanica Brasilica* 30(3): 462-472.

- 1 Bisang I, Hedenäs L. 2005. Sex ratio patterns in dioicous bryophytes re-visited. *Journal*
2 *of Bryology* 27(3): 207-219.
- 3 Bordin J, Yano O. 2013. Fissidentaceae (Bryophyta) do Brasil. *Boletim do Instituto de*
4 *Botânica* 22: 1-72.
- 5 Bordin J. 2015. Fissidentaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico
6 do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB96294>. 15 Mar.
7 2017.
- 8 Brito AERM, Pôrto KC. 2000. Guia de estudos de briófitas: Briófitas do Ceará. Fortaleza,
9 Edições Universidade Federal do Ceará.
- 10 Brito ES, Ilkiu-Borges AL. 2014. Briófitas de uma área de Terra Firme no município de
11 Mirinzal e novas ocorrências para o estado do Maranhão, Brasil. *Iheringia Série Botânica*.
12 69(1): 133-142.
- 13 Buck WR. 1998. Pleurocarpous mosses of the West Indies. *Memoirs of the New York*
14 *Botanical Garden* 82: 1-400.
- 15 Buck WR. 2003. Guide to the plants of Central French Guiana. Part. 3. Mosses. *Memoirs*
16 *of the New York Botanical Garden* 76(3): 1-176.
- 17 Carmo DM, Gasparino EC, Peralta DF. 2015. Análise comparativa de briófitas urbanas
18 da região Noroeste do estado de São Paulo com demais trabalhos em diferentes
19 fitofisionomias brasileiras. *Pesquisas Botânica* 67: 255-272.
- 20 Cornelissen JHC, ter Steege H. 1989. Distribution and ecology of epiphytic bryophytes
21 and lichens in dry evergreen forest of Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 5: 131-150.

- 1 Costa DP. 1999. Epiphytic bryophyte diversity in primary and secondary lowland
2 rainforest in southeastern Brazil. *Bryologist* 102 (2): 320-326.
- 3 Costa DP, Imbassahy CAA, Silva VPAV. 2005. Checklist and distribution of mosses,
4 liverworts and hornworts of Rio de Janeiro State, Brazil. *The Journal of the Hattori*
5 *Botanical Laboratory* 98: 259-298.
- 6 Costa DP, Luizi-Ponzo AP, Ilkiu-Borges AL et al. 2011. Synopsis of the Brazilian moss
7 flora: checklist, distribution and conservation. *Nova Hedwigia* 93: 277-334.
- 8 Costa DP, Peralta DF. 2015. Bryophytes diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66(4): 1063-
9 1071. DOI: 10.1590 / 2175-7860201566409.
- 10 Crites S, Dale MRT. 1998. Diversity and abundance of bryophytes, lichens, and fungi in
11 relation to woody substrate and successional stage in aspen mixed wood boreal forests.
12 *Canadian Journal of Botany* 76 (4): 641-651
- 13 DNPM - Departamento Nacional de Produção Mineral. 1996. Projeto Avaliação
14 Hidrológica da Bacia Sedimentar do Araripe. Recife, Departamento Nacional de
15 Produção Mineral.
- 16 During HJ. 1979. Life strategies of bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5: 2-18.
- 17 During HJ. 1992. Ecological classifications of bryophytes and lichens. In: Bates JW,
18 Farmer AM. (eds.). *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Oxford, Oxford
19 Scientific Publications. p. 1-31.
- 20 Fagundes DN, Tavares-Martins AC, Ilkiu-Borges AL, Moraes NR, Santos RCP. 2016.
21 Riqueza e aspectos ecológicos das comunidades de briófitas (Bryophyta e

- 1 Marchantiophyta) de um fragmento de Floresta de Terra Firme no Parque Ecológico de
2 Gunma, Pará, Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 71(1): 72-84.
- 3 Fatoba PO. 1998. Reproductive phenology of three selected tropical African mosses in
4 South Western Nigeria. *Nigerian Journal of Botany* 11: 25-33.
- 5 FLONA - Floresta Nacional Araripe. 2004. Plano de Manejo, Sumário executivo da
6 Floresta Nacional Araripe.
7 <http://www.icmbio.gov.br/portal/unidadesdeconservacao/biomas-brasileiros>. 10 June.
8 2017.
- 9 Frahm JP. 1990. The ecology of epiphytic bryophytes on Mt. Kinabalu, Sabah (Malaysia).
10 *Nova Hedwigia* 51: 121-132.
- 11 Frahm JP. 2003. Manual of Tropical Bryology. *Tropical Bryology* 23: 1-196.
- 12 FUNCEME - Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos hídricos. 2000. Previsão
13 numérica do clima: precipitação. [http://www.funceme.br/index.php/areas/40-](http://www.funceme.br/index.php/areas/40-previsao/clima/417-previsao-numerica-do-clima)
14 [previsão/clima/417-previsão-numérica-do-clima](http://www.funceme.br/index.php/areas/40-previsao/clima/417-previsao-numerica-do-clima). 5 June. 2017.
- 15 Germano SR, Pôrto KC. 2006. Bryophyte communities in Atlantic forest remnant, state
16 of Pernambuco, Brazil. *Cryptogamie, Bryologie* 27(1): 153-163.
- 17 Gimingham CH, Birse EM. 1957. Ecological studies on growth-form in bryophytes. I.
18 Correlations between growth-form and habitat. *Journal of Ecology* 45: 533-545.
- 19 Glime JM. 2007. Adaptive Strategies. In: *Bryophyte ecology*. Michigan, Ebook
20 sponsored by Michigan Technological University and the International Association of
21 Bryologists. <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/>. 01 June. 2010.

- 1 Glime J, Bisang I. 2007. Sexuality: Sexual Strategies. In: Glime J. (ed.). Bryophyte
2 Ecology. Michigan, Ebook sponsored by Michigan Technological University and the
3 International Association of Bryologists. [http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-](http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/)
4 [ecology1/](http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/). 08 June. 2017.
- 5 Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ. 2009. Morphology and classification of the Bryophyta.
6 In: Goffinet B, Shaw AJ. (eds.). Bryophyte Biology 2nd ed. New York, Cambridge
7 University Press. p. 55-138.
- 8 Gradstein SR. 1992. Threatened bryophytes of the Neotropical rain forest: a status report.
9 Tropical Bryology 6: 83-93.
- 10 Gradstein SR, Churchill SP, Salazar-Allen N, Reiner-Drehwald ME. 2001. Guide to the
11 bryophytes of Tropical America. Memoirs of the New York Botanical Garden 86: 1-577.
- 12 Gradstein SR, Costa DP. 2003. The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. Memoirs of
13 the New York Botanical Garden 87: 1-336.
- 14 Gradstein SR, Ilkiu-Borges AL. 2009. Guide to the plants of Central French Guiana.
15 Memoirs of the New York Botanical Garden 76(4): 1-140.
- 16 Hell KG. 1969. Briófitas talosas dos arredores da cidade de São Paulo, Brasil. Boletim da
17 Faculdade de Filosofia da Universidade de São Paulo, Botânica 25: 1-187.
- 18 Hodge D. 2005. Bryophyte species richness and composition response to substrate and
19 habitat in a montane valley, Bronte Park, Tasmania. Journal of Undergraduate Science,
20 Engineering and Technology 2: 16-24.

- 1 IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. Manual Técnico da
2 Vegetação Brasileira. 2ed. <http://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/livros/liv63011.pdf>.
3 01 Aug. 2017.
- 4 Jonsson BG. 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance
5 in a boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 4(81): 9-826.
- 6 Kürschner H. 2004. Life strategies and adaptations in bryophytes from the Near and
7 Middle East. *Turk Journal Botanic* 28: 73-84.
- 8 Laaka-Lindberg S. 2000. Ecology of Asexual Reproduction in Hepatics. Masters
9 dissertation. University of Helsinki, Helsinki.
- 10 Leck MA, Simpson RL. 1987. Spore bank of a delaware river freshwater tidal wetland.
11 *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114(1): 1-7.
- 12 Lima JR, Sampaio EVSB, Rodal MJN, Araújo FS. 2011. Physiognomy and structure of
13 a seasonal deciduous forest the Ibiapaba plateau, Ceará, Brazil. *Rodriguésia* 62(2): 379-
14 389.
- 15 Lima JR, Mansano VD. 2011. A família Leguminosae na Serra de Baturité, Ceará, uma
16 área de Floresta Atlântica no semiárido brasileiro. *Rodriguésia* 62: 563-613.
- 17 Linhares KV, Silva WAG. 2015. Soldadinho-do-Araripe, símbolo da conservação das
18 águas e florestas úmidas do Cariri Cearense. *Caderno de Cultura e Ciência*, Ano IX 13
19 (2).
- 20 Loiola MIB, Araújo FS, Lima-Verde LW et al. 2015. Flora da Chapada do Araripe. In:
21 Albuquerque UP, Meiado MV. (eds.). *Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe*.
22 Bauru, NUPEEA: Canal 6. p. 103-148.

- 1 Longton RE. 1992. Reproduction and rarity in British mosses. *Biological Conservation*
2 59: 89-98.
- 3 Longton RE. 1997. Reproductive biology and life-history strategies. *Advances in*
4 *Bryology* 6: 65-101.
- 5 Maciel-Silva AS, Válio IFM. 2011. Reproductive phenology of bryophytes in tropical
6 rain forests: the sexes never sleep. *The Bryologist* 114 (4): 708-719.
- 7 Maciel-Silva AS, Válio IFM, Håkan R. 2012a. Diaspore bank of bryophytes in tropical
8 rain forests: the importance of breeding system, phylum and microhabitat. *Oecologia*
9 168(2): 321-333.
- 10 Maciel-Silva AS, Válio IFM, Rydin H. 2012b. Altitude affects the reproductive
11 performance in monoicous and dioicous bryophytes: examples from a Brazilian Atlantic
12 rainforest. *AOB Plants* 1-14.
- 13 Maciel-Silva AS, Coelho MLP, Pôrto KC. 2013. Reproductive traits in the tropical moss
14 *Octoblepharum albidum* Hedw. differ between rainforest and coastal sites. *Journal of*
15 *Bryology* 35(3): 206-215.
- 16 Maciel-Silva AS, Oliveira MP. 2016. How tropical moss sporophytes respond to
17 seasonality: examples from a semi-deciduous ecosystem in Brazil. *Cryptogamie,*
18 *Bryologie* 37 (3): 1-14.
- 19 Mägdefrau K. 1982. Life-forms of bryophytes. In: Smith AJE. (ed.). *Bryophyte Ecology*.
20 New York, Chapman & Hall. p. 45-58.

- 1 Mancebo JMG, Lima AL, McAlister S. 2003. Host specificity of epiphytic bryophyte
2 communities of a laurel forest on Tenerife (Canary Islands, Spain). *The Bryologist*
3 106(3): 383-394.
- 4 McLetchie DN, Puterbaugh MN. 2000. Population sex ratios, sex-specific clonal traits
5 and tradeoffs among these traits in the liverwort *Marchantia inflexa*. *Oikos* 90: 227-237.
- 6 MMA - Ministério do meio ambiente. 2000. Avaliação e ações prioritárias para a
7 conservação da Biodiversidade da Floresta Atlântica e Campos Sulinos. Brasília,
8 MMA/SBF.
- 9 Milne J. 2001. Reproductive Biology of three Australian Species of *Dicranoloma*
10 (Bryopsida, Dicranaceae): sexual reproduction and phenology. *The Bryologist* 104 (3):
11 440-452.
- 12 Moro MF, Macedo MB, Moura-Fé MM, Castro AS, Costa RC. 2015. Vegetação, unidades
13 fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. *Rodriguésia* 66 (3): 717-
14 743.
- 15 Newton AE, Mishler, BD. 1994. The evolutionary significance of asexual reproduction
16 in mosses. *Journal Hattori Botanic Laboratory*. 76: 127-145.
- 17 Oliveira HC, Alves MH. 2007. Adições à Brioflora do Estado do Ceará, Brasil.
18 *Rodriguésia* 58:1-11.
- 19 Oliveira HC. 2008. Briófitas da Chapada da Ibiapaba, Ceará, Brasil. Dissertação de
20 Mestrado, Universidade Estadual Feira de Santana, Brasil.
- 21 Oliveira HC, Bastos CJP. 2009a. Antóceros (Anthocerotophyta) e Hepáticas Talosas
22 (Marchantiophyta) da Chapada da Ibiapaba, Ceará, Brasil. *Rodriguésia* 60(3): 01-08.

- 1 Oliveira HC, Bastos CJP. 2009b. Jungermanniales (Marchantiophyta) da Chapada da
2 Ibiapaba, Ceará, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 23(4): 1202-1209.
- 3 Oliveira HC, Bastos CJP. 2010a. Musgos pleurocárpicos da Chapada da Ibiapaba, Ceará,
4 Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 24(1): 193-204.
- 5 Oliveira HC, Bastos CJP. 2010b. Fissidentaceae (Bryophyta) da Chapada da Ibiapaba,
6 Ceará. *Brazilian Journal of Botany*. 33(3): 393-405.
- 7 Oliveira SM, Pôrto KC. 2001. Reproductive phenology of the moss *Sematophyllum*
8 *subpinnatum* in a tropical lowland forest of north-eastern Brazil. *Journal of Bryology* 23:
9 17-21
- 10 Peñaloza-Bojacá, GF, Oliveira BA, Araújo CAT, Fantecelle LB, Maciel-Silva AS. 2017.
11 Bryophyte reproduction on ironstone outcrops: delicate plants in harsh environments.
12 *Flora*. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2017.02.017>.
- 13 Pohjamo M, Laaka-Lindberg S, Ovaskainen O, Korpelainen H. 2006. Dispersal potential
14 of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*.
15 *Evolutionary Ecology* 20(5): 415–430. DOI 10.1007/s10682-006-0011-2
- 16 Pôrto KC, Germano SR, Borges GM. 2004. Avaliação dos brejos de altitude de
17 Pernambuco e Paraíba, quanto à diversidade de briófitas, para a conservação. In: Pôrto
18 KC, Cabral JJP, Tabarelli M. (eds.). *Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba. História*
19 *Natural, Ecologia e Conservação*. Brasília, Ministério do Meio Ambiente. p. 79-97.
- 20 Proctor M. 1999. Water-relations parameters of some bryophytes evaluated by
21 thermocouple psychrometry. *Journal of Bryology* 21(4): 263-270.

- 1 Proctor MCF, Tuba Z. 2002. Poikilohydry and homoihydry: antithesis or spectrum of
2 possibilities? *New Phytologist* 156(3): 327-349.
- 3 Pursell RA. 2007. Fissidentaceae. *Flora Neotropica*, Monograph 101: 1-278.
- 4 Reinaldo RCPS, Saraiva AAF, Santiago ACP. 2015. Samambaias e licófitas da Chapada
5 do Araripe. In: Albuquerque UP, Meiado MV. (eds.). *Sociobiodiversidade na Chapada*
6 *do Araripe*. Bauru, NUPEEA: Canal 6. 85-102.
- 7 Ribeiro-Silva S, Medeiros MD, Gomes BM, Seixas ENC, Silva MAP. 2012.
8 Angiosperms from the Araripe National Forest, Ceará, Brazil. *Check List* 8: 744-751
- 9 Richards PW. 1954. Notes on the bryophyte communities of lowland Tropical Rain
10 Forest, with special reference to Moraballi Creek, British Guiana. *Vegetation* 5.1: 319-
11 328.
- 12 Richards PW. 1988. Tropical forest bryophytes. Synusiae and strategies. *Journal of the*
13 *Hattori Botanical Laboratory* 64: 1-4.
- 14 Santos ND, Costa DP, Kinoshita LS, Shepherd GJ. 2011. Aspectos brioflorísticos e
15 fitogeográficos de duas formações costeiras de Floresta Atlântica da Serra do Mar,
16 Ubatuba/SP, Brasil. *Biota Neotrópica* 11: 425-438.
- 17 Santos ND, Costa DP, Kinoshita LS, Shepherd GJ. 2014. Windborne: can liverworts be
18 used as indicators of altitudinal gradient in the Brazilian Atlantic Forest? *Ecological*
19 *Indicators* 36: 431-440.
- 20 Santos ND, Costa DP, Kinoshita LS, Shepherd GJ. 2017. Variations in bryophyte
21 communities in a short elevational gradient in Atlantic Forest of southeastern Brazil.
22 *Cryptogamie, Bryologie* 38 (2): 191-211.

- 1 Schmitt CK, Slack NG. 1990. Host specificity of epiphytic lichens and bryophytes: a
2 comparison of the Adirondack Mountains (New York) and the Southern Blue Ridge
3 Mountains (North Carolina). *The Bryologist* 93: 257-274.
- 4 Seel WE, Hendry GAF, Lee JA. 1992. Effects of desiccation on some activated oxygen
5 processing enzymes and anti-oxidants in mosses. *Journal of Experimental Botany* 43 (8):
6 1031-1037.
- 7 Sharp AJ, Crum H, Eckel PM. 1994. The moss flora Mexico. *Memoirs of the New York*
8 *Botanical Garden* 69(1-2): 1-1113.
- 9 Silva JB, Santos ND, Pôrto KC, 2014. Beta-diversity effect of geographical distance and
10 environmental gradients on the rocky outcrop bryophytes. *Cryptogamie, Bryologie*. 35:
11 133-163.
- 12 Silva JM, Casteleti CHM. 2005. Estado da biodiversidade da Mata Atlântica brasileira.
13 In: Galindo-Leal C, Câmara IG. *Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*.
14 *Fundação SOS Mata Atlântica. Belo Horizonte, Conservação Internacional*. p. 43-59.
- 15 Silva MPP, Pôrto KC. 2009. Effect of fragmentation on the community structure of
16 epixylic bryophytes in Atlantic Forest remnants in the northeast of Brazil. *Biodiversity*
17 *and Conservation* 18: 317-337.
- 18 Silva MPP. 2013. Padrões de distribuição de briófitas na Floresta Atlântica do Nordeste
19 do Brasil: relações ambientais, biogeográficas e conservação. Tese de Doutorado,
20 Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.
- 21 Silva TO, Silva MPP, Pôrto KC. 2014. Briófitas de Afloramentos Rochosos do Estado de
22 Pernambuco, Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (N. Sér.)* 36: 85-100.

- 1 Silva WAG, Linhares KV, Campos AA. 2011. Plano de ação nacional para a conservação
2 do soldadinho-do-araripe. Brasília, Instituto Chico Mendes de Conservação da
3 Biodiversidade.
- 4 Skre O, Oechel WC, Miller PM. 1983. Moss leaf water content and solar radiation at the
5 moss surface in a mature black spruce forest in central Alaska. Canadian Journal of Forest
6 Research 13 (5): 860-868.
- 7 Smith AJE. 1982. Epiphytes and epiliths. In: Smith AJE. (ed.) Bryophyte Ecology. New
8 York, Chapman and Hall. p. 191-227.
- 9 Söderström L, Durling H. 2005. Bryophyte rarity viewed from the perspectives of life
10 history strategy and metapopulation dynamics. Journal of Bryology 27(3): 259-266.
- 11 Stark LR, Mclellie DN, Mishler BD. 2005. Sex expression, plant size, and spatial
12 segregation of the sexes across a stress gradient in the desert moss *Syntrichia caninervis*.
13 The Bryologist 108(2): 183-193.
- 14 Tabarelli M, Santos AMM. 2004. Uma breve descrição sobre a história natural dos brejos
15 nordestinos. In: Pôrto KC, Cabral JJP, Tabarelli M. Brejos de Altitude em Pernambuco e
16 Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação. Brasília, Ministério do Meio
17 Ambiente. p. 15-22.
- 18 Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Alves-Lima JC. 1991. Classificação da vegetação
19 brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de
20 Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências.
- 21 Villarreal JC, Renner SS. 2013. Correlates of monoicy and dioicy in hornworts, the
22 apparent sister group to vascular plants. Evolutionary Biology 13(1): 239.

- 1 Visnadi SR. 2015. Brioflora do Parque Estadual Intervales, São Paulo, Brasil: uma
2 importante área para conservação da biodiversidade da Mata Atlântica do sudeste
3 brasileiro. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais 10: 105-125.
- 4 Wolf JHD. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and nonvascular
5 epiphytes in the northern Andes. Vegetation 112: 15-28.
- 6 Wyatt R. 1982. Population ecology of bryophytes. Journal of the Hattori Botanical
7 Laboratory 52: 179-198.
- 8 Yano O. 1984. Checklist of Brazilian liverworts and hornworts. Journal of the Hattori
9 Botanical Laboratory 56: 481-548.
- 10 Yano O, Pôrto KC. 2006. Diversidade das briófitas das Matas Serranas do Ceará, Brasil.
11 Hoehnea 33: 7-40.
- 12 Yano O, Peralta DF. 2011. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Briófitas
13 (Anthocerotophyta, Bryophyta e Marchantiophyta). Boletim de Botânica da Universidade
14 de São Paulo 29: 135-211.
- 15 Zanella ME. 2005. As características climáticas e os recursos hídricos do Estado do
16 Ceará. In: Silva JB, Cavalcante TC, Dantas EWC. (eds.). Ceará: um novo olhar
17 geográfico. Fortaleza, Edições Demócrito Rocha. p. 169-188.
- 18 Zartman CE. 2003. Habitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophyte communities
19 in central Amazonia. Ecology 84(4): 948-954.

Tables and Figure

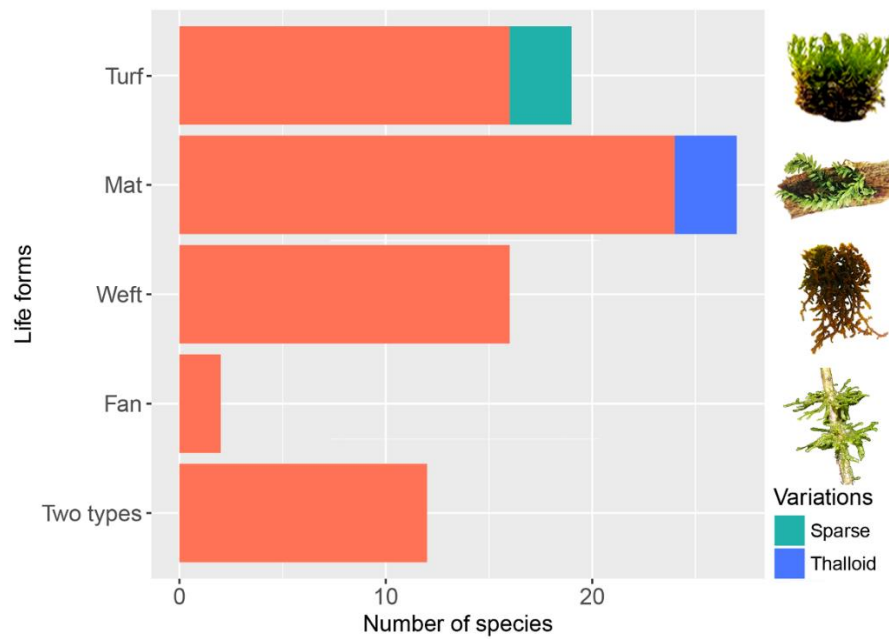


Fig. 1. Numbers of species per life form: Fan; Mat; Turf and variation: colony sparse turf (sparse); Thalloid mat (thalloid) and Weft. Species with more than one type of life form (two types).

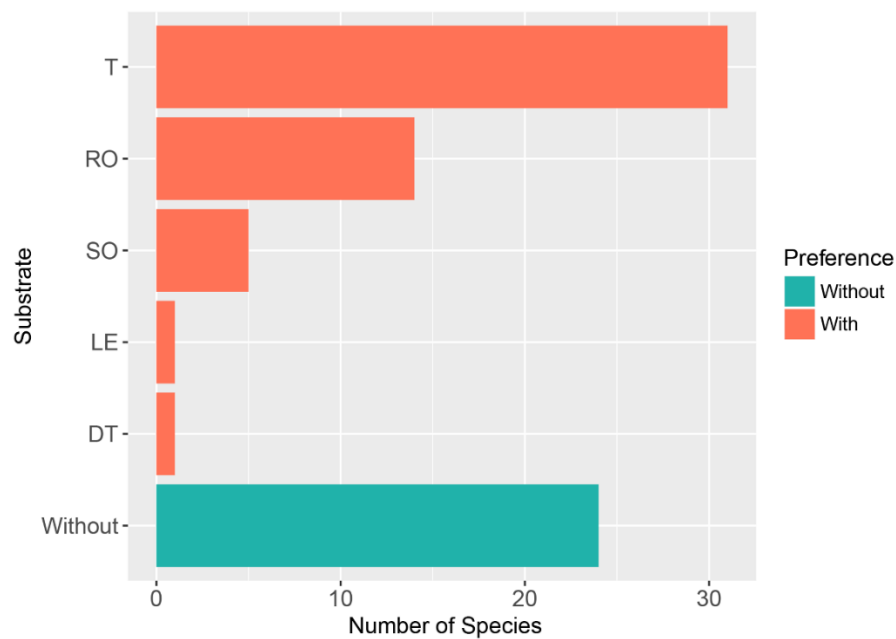


Fig. 2. Numbers of species with substrate preferences (With), on tree bark (T), rocks (RO), soil (SO), leaves (LE), and on decaying tree trunks (DT). Species that colonize more than one type of substrate (two types), those that do not demonstrate any preference (Without).

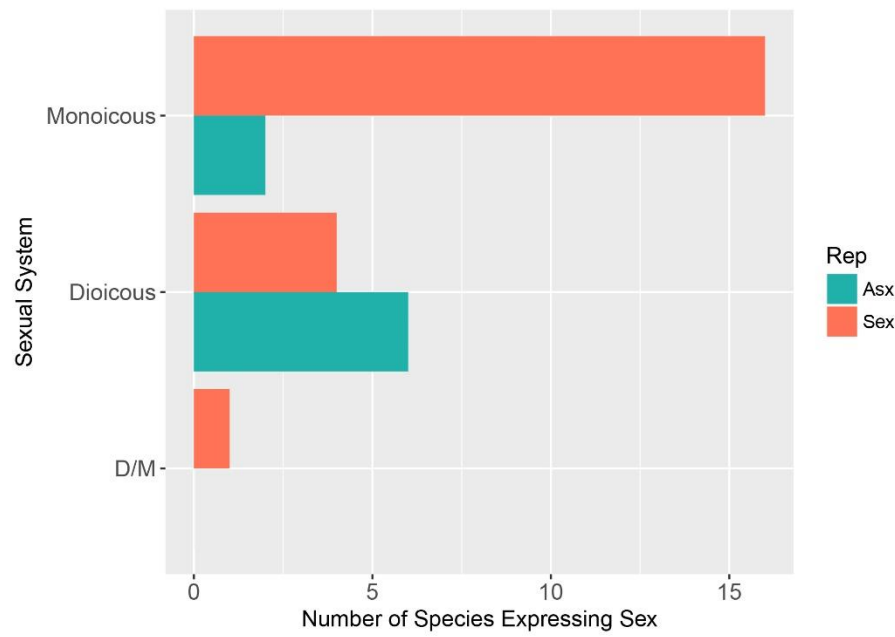


Fig. 3. Numbers of species according to their reproductive strategies: monoicous and dioicous (both: D/M). Type of reproduction (Rep), sexual (Sex) and asexual (Asx).

Table 1. List and characteristics of bryophytes species of Chapada do Araripe. Phytogeographic domains (Phyt. dom.): AM = Amazon Rainforest; AF = Atlantic Forest; CA= Caatinga; CA* = enclaves within the Caatinga; CE =Cerrado; CE* = enclaves within Cerrado; PM = Pampa; and PL = Pantanal. Geographic distribution in Brazil: Wide = Wide distribution; Disjunct = Disjunct distribution within rain forests; Rare = Rare distribution. Life forms: Fan, Mat, Thalloid Mat, Turf, Turf* = sparse colony of Turf and Weft. Light tolerance Guilds (Guilds): generalists = generalist species; sun = sun species; shade = shade species. Substrate: Art = Artificial; DT = Decaying trunk; Le = Leaf; Ro = Rock; So = Soil; and T = Tree bark. Sexual System: D = Dioicous; M = Monoicous. Sexual Structures: FG = Female gametangia; MG = Male gametangia; Sp = Sporophytes; Asex = Asexual propagule. Symbol: * in species = New record for State of Ceará; ** in species = New record for northeastern Brazil.

Species	Geographic distribution	Ecological Strategies	Reproduction Strategies				
	Phyt. Dom.	Brazil	Life Form	Guilds	Substrate	Sexual System	Sexual structures
Marchantiophyta							
<i>Calypogeia laxa</i> Gottsche & Lindenb.	AM/AF	Wide/Disjunct	Weft	generalists	So/Ro	Dioicous	-
<i>Cheilolejeunea rigidula</i> (Nees ex Mont.) R. M. Schust.	AF/CA/CE/PL	Wide	Weft	generalists	T	Dioicous	FG
<i>Chiloscyphus liebmannianus</i> (Gottsche) J. J. Engel & R. M. Schust.	AM/AF/CE*	Wide/Disjunct	Weft	generalists	Ro	Monoicous	-
<i>Chiloscyphus martianus</i> (Nees) J. J. Engel & R. M. Schust.	AM/AF/CE/PL	Wide	Mat/Weft	generalists	Ro	Monoicous	-
<i>Cololejeunea camillii</i> (Lehm.) A. Evans	AM/AF	Wide/Disjunct	Mat	generalists	Ro/T	Monoicous	FG
<i>Cololejeunea contractiloba</i> A. Evans*	AM/AF/CE	Wide	Mat	generalists	T	Monoicous	FG
<i>Cololejeunea minutissima</i> (Sm.) Schiffn.	AM/AF/CE/PL	Wide	Mat	generalists	T	Monoicous	-
<i>Cololejeunea obliqua</i> (Nees & Mont.) Schiffn.	AM/AF	Wide/Disjunct	Mat	generalists	T	Monoicous	-
<i>Cylindrocolea rhizantha</i> (Mont.) R. M. Schust.	AM/AF/CE*	Wide/Disjunct	Weft	shade	Ro	Monoicous	FG
<i>Diplasiolejeunea pellucida</i> (Meissn.) Schiffn.	AM/AF	Wide/Disjunct	Mat	sun	Le	Dioicous	FG/MG
<i>Fossombronina porphyrorhiza</i> (Nees) Prosk.	AF/CA/CE/PL	Wide	Mat	generalists	Ro	Monoicous	-
<i>Frullania dusenii</i> Steph.	AM/AF/CA/CE	Wide	Weft	sun	Ro/T	Monoicous	FG/Sp

<i>Frullania ericoides</i> (Nees) Mont.	all	Wide	Mat/Weft	sun	Ro/T	Dioicous	FG/MG/Sp
<i>Frullania kunzei</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.	AM/AF/CE/PL	Wide	Weft	sun	T	Monoicous	FG
<i>Frullania platycalyx</i> Herzog	CE/AF	Wide	Mat/Weft	sun	DT/T	Monoicous	FG/MG/Sp
<i>Lejeunea controversa</i> Gottsche	AM/AF/PL	Wide	Mat	generalists	T	Monoicous	FG/MG/Sp
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees	all	Wide	Mat	generalists	T	Monoicous	-
<i>Lejeunea glaucescens</i> Gottsche	AM/AF/CE/PL	Wide	Mat	generalists	DT/Ro/So	Monoicous	FG/MG
<i>Lejeunea phyllobola</i> Nees & Mont.	AM/AF/CA/CE/PL	Wide	Mat/Weft	generalists	Ro/T	Dioicous	FM/Asex
<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort.	AM/AF/CE*	Wide/Disjunct	Weft	shade	Ro/T	D/M	-
<i>Microlejeunea bullata</i> (Taylor) Steph.	all	Wide	Mat	generalists	T	Dioicous	FG
<i>Microlejeunea epiphylla</i> Bischl.	AM/AF/CA/CE/PL	Wide	Mat	sun	T	Dioicous	FG
<i>Micropterygium trachyphyllum</i> Reimers*	AM/AF/CE*	Wide/Disjunct	Mat	shade	T	Dioicous	-
<i>Plagiochila raddiana</i> Lindenb.	AM/AF/CE*	Wide/Disjunct	Fan	shade	Ro/T	Dioicous	FG/Asex
<i>Pycnolejeunea contigua</i> (Nees) Grolle	AM/AF	Wide/Disjunct	Mat	sun	Ro/T	Dioicous	FG
<i>Riccardia chamedryfolia</i> (With.) Grolle*	AF/CE*	Wide/Disjunct	Thalloid Mat	shade	Ro	Monoicous	-
<i>Riccardia tenuicula</i> (Spruce) Meenks*	AM/AF/CE*	Wide/Disjunct	Thalloid Mat	shade	Ro	Dioicous	MG/Sp
<i>Schiffneriolejeunea polycarpa</i> (Nees) Gradst.	AM/AF/CA/CE/PL	Wide	Mat	sun	T	D/M	MF/MG/Sp
<i>Symphyogyna aspera</i> Steph.	AM/AF/CE/PL	Wide	Thalloid Mat	shade	Art/Ro	Dioicous	-
<i>Telaranea nematodes</i> (Gottsche ex Austin) M. A. Howe	AM/AF/CE*	Wide/Disjunct	Weft	shade	Art/So	Monoicous	FG
<i>Zoopsidella macella</i> (Steph.) R. M. Schust.	AM/AF/CA/CE	Wide	Weft	generalists	Ro/So	Monoicous	FG
Bryophyta							
<i>Bryum huillense</i> Welm. & Duby*	AF/CE	Wide	Turf	shade	Ro	Dioicous	-
<i>Bryum limbatum</i> Müll. Hal.	AF/AM	Wide	Weft	shade	Ro	Dioicous	-
<i>Callicostella pallida</i> (Hornsch.) Ångström	all	Wide	Weft	generalists	Art/Ro	Monoicous	Sp
<i>Calymperes afzelii</i> Sw.	AM/AF/CE	Wide	Turf	generalists	T	Dioicous	FG/Asex
<i>Calymperes palisotii</i> Schwägr.	AM/AF/CA/CE	Wide	Turf/Weft	generalists	T	Dioicous	MG/Asex
<i>Campylopus cuspidatus</i> (Hornsch.) Mitt.*	AM/AF/CE	Wide	Turf	sun	So	Dioicous	-
<i>Campylopus julicaulis</i> Broth.*	AF/PA	Wide	Turf	sun	Ro/So	Dioicous	-

<i>Donnellia commutata</i> (Müll. Hal.) W. R. Buck	AM/AF/CE/PL	Wide	Mat	generalists	T	Monoicous	-
<i>Entodontopsis leucostega</i> (Brid.) W. R. Buck & Ireland	AM/AF/CA/CE/PL	Wide	Mat/Weft	generalists	DT/T	Monoicous	Sp
<i>Erpodium coronatum</i> (Hook. & Wilson.) Mitt.	AF/CE/PL	Wide	Mat/Weft	generalists	T	Dioicous	Sp
<i>Fabronia ciliaris</i> (Brid.) Brid. subsp. <i>ciliaris</i>	AM/AF/CA/CE/PL	Wide	Mat	generalists	T	Monoicous	Sp
<i>Fabronia ciliaris</i> (Brid) W. R. Buck var. <i>polycarpa</i>	AM/AF/CA/CE/PL	Wide	Mat	generalists	T	Monoicous	-
<i>Fabronia macroblepharis</i> Schwägr.	AF/CA/CE/PL	Wide	Weft	sun	T	Monoicous	Sp
<i>Fissidens angustifolius</i> Sull.	all	Wide	Turf	generalists	So	Monoicous	-
<i>Fissidens brevipes</i> Besch.	all	Wide	Turf/Weft	generalists	T	Monoicous	-
<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	AF	Rare/Disjunct	Turf*	shade	So	Monoicous	-
<i>Fissidens cryptoneuron</i> P. de la Varde	CA*/CE	Rare	Weft	generalists	T	Monoicous	-
<i>Fissidens elegans</i> Brid.	all	Wide	Weft	generalists	T	Monoicous	MG/Sp/Asex
<i>Fissidens gardneri</i> Mitt.*	AF/CA/CE	Wide	Mat	shade	T	Monoicous	-
<i>Fissidens hornschurchii</i> Mont.	all	Wide	Turf	generalists	So	Monoicous	-
<i>Fissidens inaequalis</i> Mitt.	AM/AF/CE*	Wide/Disjunct	Weft	shade	Ro	Monoicous	-
<i>Fissidens lagenarius</i> Mitt. var. <i>Lagenarius</i>	AF/CA/CE/PL	Wide	Fan/Weft	shade	Ro	Monoicous	Sp
<i>Fissidens neglectus</i> H. A. Crum*	AF	Rare/Disjunct	Turf*	generalists	So	Monoicous	-
<i>Fissidens pallidinervis</i> Mitt.	AM/AF/CA/CE/PL	Wide	Fan/Weft	shade	DT/T	Monoicous	FG/MG
<i>Fissidens pellucidus</i> Hornsch. var. <i>pellucidus</i>	all	Wide	Fan/Weft	generalists	Ro	Monoicous	-
<i>Fissidens radicans</i> Mont.	AM/AF/CA/CE	Wide	Turf/Weft	generalists	Ro/T	Monoicous	MG/Sp
<i>Fissidens steerei</i> Grout**	AF/CE*	Rare/Disjunct	Fan	shade	Ro	Monoicous	-
<i>Fissidens submarginatus</i> Bruch	all	Wide	Turf*	shade	So	Monoicous	Sp
<i>Fissidens zollingeri</i> Mont.	AM/AF/CA/CE/PL	Wide	Turf	generalists	T	Monoicous	-
<i>Hyophyla involuta</i> (Hook.) A. Jaeger	all	Wide	Turf	sun	Ro	Dioicous	-
<i>Isopterygium tenerifolium</i> Mitt.	AM/AF/CE	Wide	Weft	generalists	T/Wa	Monoicous	Sp
<i>Isopterygium tenerum</i> (Sw.) Mitt.	all	Wide	Mat	generalists	T	Monoicous	Sp
<i>Jaegerina scariosa</i> (Lorentz) Arzeni	AM/AFCE/PL	Wide	Fan	generalists	T	Dioicous	-
<i>Macrocoma</i> sp.	AF/CE	-	Mat	-	T	-	-

<i>Ochrobryum gardneri</i> (Müll. Hal.) Mitt.	AM/AF/CE/PL	Wide	Turf	sun	T	Dioicous	Sp
<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	all	Wide	Turf/Turf*	generalists	T	Monoicous	Asex/Sp
<i>Ptychostomum capillare</i> (Hedw.) Holyoak & Pedersen	AF/CA/CE/PA/PL	Wide	Turf	generalists	DT/So/T	Dioicous	Sp
<i>Schlotheimia rugifolia</i> (Hook.) Schwägr.	AM/AF/CE	Wide	Mat	sun	DT	Dioicous	Sp
<i>Sematophyllum galipense</i> (Müll. Hal.) Mitt.	AM/AF/CE*	Wide/Disjunct	Mat	generalists	Ro/T	Monoicous	Sp
<i>Sematophyllum subpinnatum</i> (Hedw.) Mitt. J. Linn. Soc.	all	Wide	Mat	generalists	Ro/T	Monoicous	Sp
<i>Sematophyllum subsimplex</i> (Brid.) E. Britton	AM/AF/CA/CE/PL	Wide	Mat	generalists	Ro/T	Monoicous	Sp
<i>Stereophyllum radiculosum</i> (Hook.) Mitt.	AM/AF/CE/PL	Wide	Turf	generalists	T	Monoicous	Sp
<i>Syrrhopodon ligulatus</i> Mont.	AM/AF/CE*	Wide/Disjunct	Turf	shade	T	Dioicous	FG/Asex
<i>Syrrhopodon parasiticus</i> (Brid.) Paris	AM/AF/CE/PL	Wide	Turf	sun	T	Dioicous	FG/Asex
<i>Tortella lilliputana</i> (Müll. Hal. ex Roth) R. H. Zander.*	AF/CE*	Rare/Disjunct	Turf	shade	Ro	-	-

Table. List of species of the Chapada do Araripe, collected between the years 1844 and 1996. (*) = Species found in ours study.

Species of Chapada do Araripe	Reference	Collection Year
Marchantiophyta		
<i>Frullania neesii</i> Lindenb.	Yano 1989	1987
<i>Lejeunea flava</i> (S.w) Nees*	Yano & Porto 2006	1983
<i>Lejeunea phyllobola</i> Nees & Mont.*	Yano & Porto 2006	1983
<i>Schiffneriolejeunea polycarpa</i> (Nees) Gradst.*	Yano & Porto 2006	1983
Bryophyta		
<i>Brachymenium globosum</i> A. Jaeger	Yano & Porto 2006	1994
<i>Bryum caespitium</i> Brid.	Yano 1981	1845
<i>Callicostella merkelii</i> (Hornsch.) A. Jaeger	Yano 1981	1844; 1845
<i>Callicostella pallida</i> (Hornsch.) Ångström*	Yano 1981/Yano & Porto 2006	1879/1983
<i>Cyathodium cavernarum</i> Kunze	Yano 1995	1974
<i>Donnellia commutata</i> (Müll. Hal.) W.R. Buck*	Yano & Porto 2006	1983
<i>Fissidens intromarginatus</i> (Hampe) Mitt.	Yano & Costa 1992	1974
<i>Fissidens minutipes</i> (Müll. Hal.) Broth.	Yano 1989/Yano & Costa 1992	1979
<i>Fissidens palmatus</i> Hedw.	Yano & Costa 1992/Yano 1995	1974/1992
<i>Fissidens pellucidus</i> Hornsch*	Yano & Porto 2006	1994
<i>Isopterygium affusum</i> Mitt.	Yano 1995	1991; 1992
<i>Isopterygium tenerifolium</i> Mitt.*	Yano 1981/Yano 1989	1869/1979
<i>Mittenothamnium langsdorffii</i> (Hook.) Cardot	Yano 1981	1869
<i>Ochrobryum gardneri</i> (Müll. Hal.) Mitt.*	Yano 1981	1975
<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.*	Yano 1981/Yano & Porto 2006	1975/1983
<i>Octoblepharum cocuiense</i> Mitt.	Yano 1995	1974
<i>Octoblepharum pulvinatum</i> (Dozy & Molk.) Mitt.	Yano 1995	1974
<i>Ptychostomum capillare</i> (Hedw.) Holyoak & Pedersen*	Yano 1989	1980
<i>Stereophyllum leucostegum</i> (Brid.) Mitt.	Yano 1981	1844; 1845
<i>Thamniopsis langsdorffii</i> (Hook.) W.R. Buck	Yano 1989	1979
<i>Trichostomum tenuirostre</i> (Hook. & Taylor) Lindb.	Yano & Porto 2006	1983

Reference

Yano O. 1981. A checklist of Brazilian mosses. Journal of the Hattori Botanical Laboratory 50: 279-456.

Yano O. 1989. An additional checklist of Brazilian bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* (66), p371-434.

Yano O. Costa DP. 1992. Novas ocorrências de briófitas no Brasil. *Anais 8 Congress SBSP*, 33-45.

Yano O. 1995. A new additional annotated checklist of Brazilian bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 78: 137-182.

Yano O, Pôrto KC. 2006. Diversidade das briófitas das Matas Serranas do Ceará, Brasil. *Hoehnea* 33(1):7-39.

APÊNDICE B – IMAGENS DA ÁREA DE ESTUDO, CHAPADA DO ARARIPE, CEARÁ.



Imagens A-F: Floresta úmida da Chapada do Araripe. Presença da palmeira de babaçu na floresta (A e C) e evidências da extração dos frutos de babaçu empilhados em sacos (B). Encanamento parcial de fontes hídricas (D) e quedas d' água dentro da floresta (E). Parte da paisagem da floresta com presença da palmeira de babaçu (F).

APÊNDICE C – CARTILHA PARA POPULARIZAÇÃO DO CONHECIMENTO CIENTÍFICO

Cartilha para auxiliar ações de educação ambiental e divulgação científica na região adjacente a floresta úmida da Chapada do Araripe. Imprimir em tamanho A4.

Frete:

Considerações finais

Os Brejos de Altitude possuem uma elevada diversidade de briófitas e abrigam espécies exigentes de locais úmidos e de sombra. De forma geral, as briófitas de Brejos colonizam ambientes com clima similar, ou seja, outros Brejos, como também algumas áreas de Floresta Atlântica. As condições ambientais da Chapada do Araripe são importantes: localidades (■◆) sem cursos de água, com presença de babaçu e elevado índice de perturbação antrópica, apresentam condições desfavoráveis para a ocorrência de briófitas gerando perda de diversidade de espécies e grupos funcionais.

Como contribuir para conservação de briófitas em Brejos?

- ✓ Não desmatar as florestas, para garantir as condições climáticas locais;
- ✓ Investir em práticas sustentáveis, que garantam a produção de recursos, como o babaçu, como também a preservação da floresta;
- ✓ Evitar encanamentos totais das fontes hídricas e aderir sistemas de uso que mantenham os cursos naturais da água;
- ✓ Não provocar incêndios, pois estes têm ligação direta com a perda de vegetação e de animais. Em especial, espécies endêmicas como o pássaro Soldadinho do Araripe.

VAMOS PRESERVAR!

Realização:



Biologia Vegetal
Universidade Federal de Pernambuco

Wanessa Vieira S. Menezes Batista
Kátia Cavalcanti Pôrto
Nivea Dias dos Santos

Recife
2018

Apoio:



Briófitas em Brejos de Altitude do Nordeste do Brasil

Quem são as briófitas?

São plantas pequenas, sem sistema vascular. Foram as primeiras plantas a colonizar o ambiente terrestre.

No Brasil:
Cerca de 1.565 espécies



