

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

LUCIANA CARVALHO DOS REIS

BRIÓFITAS EPÍFITAS EM AGROFLORESTAS DE CACAU NA FLORESTA
ATLÂNTICA

Recife

2018

LUCIANA CARVALHO DOS REIS

BRIÓFITAS EPÍFITAS EM AGROFLORESTAS DE CACAU NA FLORESTA
ATLÂNTICA

Recife

2018

LUCIANA CARVALHO DOS REIS

BRIÓFITAS EPÍFITAS EM AGROFLORESTAS DE CACAU NA FLORESTA
ATLÂNTICA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco como parte dos requisitos parciais para obtenção do título de Doutora em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecologia e conservação

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Kátia Cavalcanti Pôrto

Recife

2018

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

Reis, Luciana Carvalho dos

Briófitas epífitas em agroflorestas de cacau na Floresta Atlântica /
Luciana Carvalho dos Reis - 2018.

113 folhas: il., fig., tab.

Orientadora: Kátia Cavalcanti Pôrto

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de
Biotecnologias. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Recife,
2018.

Inclui referências

1. Briófito 2. Perturbação antrópica 3. Reprodução sexuada e assexuada
I. Pôrto, Kátia Cavalcanti da (orient.) II. Título

588

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2018-455

LUCIANA CARVALHO DOS REIS

BRIÓFITAS EPÍFITAS EM AGROFLORESTAS DE CACAU NA FLORESTA
ATLÂNTICA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Biologia Vegetal da Universidade Federal de
Pernambuco como parte dos requisitos parciais
para obtenção do título de Doutora em Biologia
Vegetal.

Aprovada em: 31/08/2018.

BANCA EXAMINADORA

Prof^ª. Dr^ª. Kátia Cavalcanti Pôrto (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof^ª. Dr^ª. Elâine Maria dos Santos Ribeiro (Titular externo)
Universidade de Pernambuco

Prof^ª. Dr^ª. Jarcilene Silva de Almeida Cortez (Titular interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Marcos Gabriel Figueiredo Mendes (Titular externo)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof^ª. Dr^ª. Mércia Patrícia Pereira Silva (Titular externo)
Universidade Federal de Pernambuco

A todos os estudantes de pós-graduação que vivem as alegrias e angústias acadêmicas traduzindo-as silenciosamente em palavras,

Dedico

AGRADECIMENTOS

A Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE) pela bolsa de estudos concedida e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) pelo financiamento concedido ao projeto PAM 0003/2013. Sem estes auxílios financeiros este doutorado teria sido impossível.

A minha orientadora Kátia Pôrto, uma pessoa incrível e de jeitinho peculiar, mas que mantém uma constante motivação e brilho no olhar que inspiram todos que têm a oportunidade de trabalhar com ela. Sem sombra de dúvidas é um grande exemplo de dedicação, competência e honestidade a ser seguido.

As equipes gestora e técnica da Reserva Biológica de Una pelo suporte logístico durante as coletas no interior da reserva, agradeço em especial a Ivan Leão.

Aos proprietários das fazendas de cacau em Una e em Ilhéus/BA, que gentilmente autorizaram minha entrada em suas propriedades para que eu pudesse realizar a coleta dos dados, sendo todos muito solícitos.

Ao querido Robson Oliveira, meu ajudante de campo durante as coletas na Reserva Biológica de Una e que fez muito além do seu “contrato”. Foi meu braço direito e um grande colega de trabalho. Conhecedor das melhores áreas na Reserva Una, das melhores trilhas, acordava cedo pra me ajudar a preparar a nossa “farofa”, amolava meu canivete e o deixava tinindo (do jeito que eu gosto – me cortei várias vezes, rs), também ajudava com a planilha de anotações do campo, a trocar sacos e organizar uma montoeira de amostras todas as noites e ainda usou sua cinquentinha para nos levar em algumas áreas muito distantes.

Aos amigos Maxwell Silveira e Rafael Santos que abriram mão de parte do seu tempo para me acompanhar nas longas e cansativas viagens de campo, me ajudando das maneiras mais diversas: dirigindo muitos quilômetros todos os dias para chegar até as áreas de coleta, fazendo longas caminhadas na floresta para montar as parcelas, nas conversas com os proprietários das fazendas, ajudando com as anotações nas planilhas de campo, trocando os milhares de saquinhos de papel das amostras molhadas todas as noites ao chegar da coleta...

Aos verdadeiros amigos e companheiros de laboratório Wanessa e Wagner, meus irmãos briólogos, por estarem sempre próximos e dispostos a me ajudar fossem com as identificações, discussões de resultados e até mesmo com a leitura dos meus trabalhos. Além, é claro, dos valiosos conselhos e de todos os momentos de descontração durante as pausas no trabalho que aliviavam as pressões e tensões diárias.

Às especialistas Dr. Anna Luiza Ilkiu-Borges e Dr. Juçara Bordin pelas identificações e confirmações de várias espécies pertencentes às famílias Plagiochilaceae, Lejeuneaceae e Fissidentaceae.

À minha amiga Maria Fabíola Barros, uma das pessoas que mais admiro neste PPGBV, por estar sempre disposta a me ajudar, por ter doado um pouco do seu tempo (que é super corrido!) para ler meus trabalhos e por ter realmente se dedicado a isso, comentando, sugerindo e corrigindo com verdadeiro afinco! Também agradeço ao amigo Maxwell Silveira por sempre tirar um tempo para ler minha tese e por todas as sugestões dadas e as ideias compartilhadas. Vocês foram fundamentais em um dos momentos mais críticos nesse doutorado infinito!

À Carol, pelo empréstimo de seu computador pessoal quando eu, por meu azar habitual, tive o meu computador danificado (perda total!) a exatamente uma semana da qualificação, e que ficou comigo até hoje (sem ele não existiria essa tese...).

Agradeço a João Paulo, amigo e colega de laboratório, pelo imprescindível apoio para impressão da versão final desta tese e entrega dos exemplares à banca examinadora.

Ao meu grande irmão, trazido para mim pelo “nosso apê 106”, Geadelande Delgado, por todas as nossas conversas científicas e não científicas, por toda a ajuda para que eu pudesse finalizar esta tese, por todos os incentivos e choques de realidade que me deu, por ter sido, juntamente com Bela, o meu porto seguro em Recife.

Agradeço também a minha grande amiga, Belany, que assistiu minhas apresentações de seminários incontáveis vezes quando eu treinava por horas e dias seguidos, sendo sempre tão sincera nas opiniões, me ajudando sempre a melhorar. Também foi uma pessoa que me deu suporte emocional (ela vai dizer que não deu) durante os problemas enfrentados nesses longos anos de doutorado, mesmo que, apesar deles, eu ainda pareça uma desequilibrada, rsrs.

Por último, e mais importante, agradeço especialmente ao meu irmão Luciano, que sempre foi um verdadeiro pai para mim, por todo o apoio e por sempre acreditar no meu potencial, além de toda ajuda financeira para que eu pudesse realizar atividades de campo, ir a eventos científicos e até mesmo para me manter em Recife durante os cinco anos que vivi aqui.

Nada é permanente, exceto as mudanças.

Heráclito

RESUMO

Tal qual ocorre para outros grupos biológicos, as comunidades de briófitas em agroflorestas são caracterizadas pela manutenção de riqueza e significativa alteração na composição das espécies, sendo esses padrões baseados em parâmetros taxonômicos. Para uma melhor compreensão dos fatores por trás da organização das comunidades de briófitas nas agroflorestas, é necessário considerar outros fatores como por exemplo, o papel das estratégias reprodutivas e dos atributos funcionais das espécies. Nós estudamos as briófitas epífitas em agroflorestas de cacau e floresta nativa localizadas na região sul da Bahia, as quais foram caracterizadas (riqueza e composição das espécies) e comparadas entre os dois ambientes. A organização das comunidades foi então analisada sob a luz da influência dos aspectos reprodutivos e funcionais das espécies. Os resultados mostraram que, embora não haja uma perda no número total de espécies de briófitas nas agroflorestas, as hepáticas têm sua riqueza reduzida (os musgos não são afetados). As agroflorestas na região sul da Bahia abrigam uma brioflora típica para esse tipo de hábitat, composta principalmente por espécies monoica produzindo esporófitos e espécies dioicas que frequentemente se reproduzem assexuadamente. Além disso, a reprodução assexuada entre as dioicas parece estar sendo beneficiada nas agroflorestas, especialmente naquelas inseridas em paisagens com menores proporções de floresta nativa, como é o caso da paisagem encontrada no município de Ilhéus. Os padrões reprodutivos encontrados sugerem que a seleção das briófitas nas agroflorestas está relacionada ao modo reprodutivo das espécies. As espécies que compõem as comunidades nas florestas e agroflorestas também diferem em relação às estratégias funcionais. As espécies selecionadas nas agroflorestas são principalmente aquelas que apresentam o atributo pigmentos secundários em suas células (proteção contra uma maior incidência luminosa). A variação no atributo presença de papilas foi explicada pelas variáveis preditoras (abertura do dossel, temperatura média anual, precipitação média anual). Nas agroflorestas estudadas, a organização funcional das comunidades de briófitas epífitas é fortemente influenciada por processos relacionados ao nicho das espécies, tendo luminosidade como principal fator ambiental selecionador das espécies. Em síntese, os resultados obtidos nesta tese mostram que as comunidades de briófitas epífitas nas agroflorestas de cacau na região sul da Bahia são caracterizadas por uma menor dispersão dos atributos funcionais (convergência funcional), elevada abundância de espécies monoicas e de espécies com frequência de reprodução assexuada, além de menor sucesso reprodutivo entre as espécies dioicas. Ou seja, em comparação com floresta nativa, as comunidades de briófitas nas agroflorestas são mais simplificadas funcionalmente e devem apresentar menor variabilidade genética, em decorrência das estratégias reprodutivas mais comumente utilizadas, e assim mais vulneráveis às perturbações.

Dessa maneira, a continuidade e crescente conversão das florestas nativas em sistemas agroflorestais deverá cada vez mais levar à uma homogeneização da brioflora na região sul da Bahia.

Palavras-chave: Perturbação antrópica. Reprodução sexuada e assexuada. Diversidade funcional

ABSTRACT

As for other biological groups, the bryophyte communities in agroforestry are characterized by the maintenance of richness and significant changes in the species composition, being these patterns based on taxonomic parameters. For a better understanding of the factors behind the organization of bryophyte communities in agroforestry, it is necessary to consider other factors such as the role of reproductive strategies and the functional attributes of species. We studied the bryophyte epiphytes in agroforestry of cocoa and native forest located in the southern region of Bahia, which were characterized (richness and species composition) and compared between the two environments. The organization of the communities was then analyzed under the light of the influence of the reproductive and functional aspects of the species. The results showed that, although there is no loss in the total number of bryophytes species in agrolforests, the hepatics have their richness reduced (mosses are not affected). The agroforestry in the southern region of Bahia harbor a typical bryoflora for this type of habitat, composed mainly of monoecious species producing sporophytes and dioecious species that frequently reproduce asexually. In addition, asexual reproduction among dioecious species seems to be benefiting in agroforestry, especially in those with lower native forest proportions, such as the landscape found in the municipality of Ilhéus. The reproductive patterns found suggest that the selection of bryophytes in agroforestry is related to the reproductive mode of the species. The species that compose the communities in the forests and agroforestry also differ in relation to the functional strategies. The species selected in the agroforestry are mainly those that have the attribute secondary pigments in their cells (protection against a greater luminous incidence). The variation in the presence of papilla was explained by the predictor variables (canopy opening, mean annual temperature, mean annual precipitation). In the agroforests studied, the functional organization of the epiphytic bryophyte communities is strongly influenced by processes related to the species niche, with luminosity as the main environmental factor selecting the species. In summary, the results obtained in this thesis show that epiphytic bryophyte communities in cocoa agroforestry in southern Bahia are characterized by lower dispersion of functional attributes (functional convergence), high abundance of monoecious species and species with reproductive frequency asexual, as well as less reproductive success among dioecious species. That is, in comparison with the native forest, bryophyte communities in the agroforestry are more functionally simplified and should present less genetic variability, due to the reproductive strategies more commonly used, and thus more vulnerable to the disturbances. In this way, the continuity and increasing conversion of native forests to agroforestry systems will increasingly lead to a homogenization of the bryoflora in the southern region of Bahia.

Keywords: Anthropogenic disturbance. Sexual and asexual reproduction. Functional diversity.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Manuscrito 1

- Figura 1 – Localização das unidades amostrais na área de estudo no sul da Bahia, Brasil. A área em branco no mapa representa outros usos do solo como áreas de pastagem e agricultura não arborea, além de áreas urbanas. O polígono em destaque representa a Reserva Biológica de Una 55
- Figura 2 – Curvas de acumulação das espécies de briófitas para a floresta nativa (linha tracejada), agroflorestas em Una (linha contínua) e agroflorestas em Ilhéus (linha pontilhada) na Floresta Atlântica na região sul da Bahia, Brasil. As árvores foram utilizadas como unidades de amostragem 56
- Figura 3 – Valores médios de espécies observadas para todas as briófitas (A), hepáticas (B) e musgos (C) em floresta nativa (FN), agroflorestas em Una (CAU) e agroflorestas em Ilhéus (CAI) na região sul da Bahia, Brasil 57
- Figura 4 – Dendrograma resultante da análise de ordenamento UPGMA (Correlação Cofenética = 0.97, Distância de Bray-Curtis) evidenciando a separação florística entre a floresta nativa e as agroflorestas na região sul da Bahia, Brasil 58

Manuscrito 2

- Figura 1 – Mapa da área de estudo com a localização das agroflorestas (círculos vermelhos, numerados de 4 a 9) e as áreas controle de floresta nativa (círculos amarelos, numerados de 1 a 3) na Floresta Atlântica do sul da Bahia, Brasil. A área branca no mapa representa outros usos do solo como áreas de pastagem e agricultura não arborea, além de áreas urbanas. O polígono em detalhe representa a Reserva Biológica de Una – Rebio Una 89
- Figura 2 – Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos das Análises de Componentes Principais (PCA) os valores de CWM dos atributos nas comunidades e assembleias, a partir da matriz de variáveis ambientais. Círculos azuis= Floresta nativa; Círculos verdes= Agroflorestas em Una; Círculos vermelhos= Parcelas de Cabrucas

	em Ilhéus. Fig. Secundários: presença de pigmentos secundários; Papilas: células dos filídios ornamentadas por papilas; Hairpoint: filídio com ápice em forma capilar; Lóbulo: lóbulos $\geq \frac{1}{2}$ do que o comprimento do lobo ou presença de lóbulos sacados ou quadrados; Esporo: Tamanho médio do esporo	90
Figura 3 –	Representação visual entre o valor observado do índice Rao observado para as comunidades (RaoC_Obs) e para as assembleias de hepáticas (RaoH_Obs) e musgos (RaoM_Obs) e efeito de seus tamanhos padronizados (RaoC_padr, RaoH_padr e RaoM_padr) nas agroflorestas na Floresta Atlântica da região sul da Bahia, Brasil	91

LISTA DE TABELAS

Manuscrito 1

- Tabela 1 – Estrutura da vegetação e microclima nas nove áreas estudadas na região sul da Bahia, Brasil. FN= floresta nativa, CAU= agroflorestas em Una e CAI= agroflorestas em Ilhéus 59
- Tabela 2 – Lista de briófitas encontradas na área de estudo localizada na região sul da Bahia, Brasil. Os valores representam a abundância das espécies (= número de colônias) para cada área de floresta e de agrofloresta (I, II e III) e para o conjunto (Total). Sistema sexual: monoico (M) e dioico (D). FN= floresta nativa, CAU= agroflorestas em Una e CAI= agroflorestas em Ilhéus. As espécies em negrito foram consideradas comuns para seus ambientes de ocorrência 60
- Tabela 3 – Parâmetros reprodutivos utilizados para obtenção do Índice Reprodutivo (RI) em florestas e agroflorestas na região sul da Bahia, Brasil. Os valores indicam o número de colônias que apresentam gametófitos portando estruturas de reprodução sexuada (SEX), estruturas de reprodução assexuada (ASEX), estruturas para ambas as estratégias reprodutivas (SEX/ASEX) e sem estruturas de reprodução (None). O valor do teste Kruskal-wallis indica a significância da diferença entre os valores de RI em FN, CAU e CAI 67-
- Tabela 4 – Informações sobre as estruturas reprodutivas por sistema sexual: Número de espécies (Sp), número de espécies portando estruturas de reprodução sexuada (Sex sp) e assexuada (Asex Sp), número de colônias com estruturas de reprodução sexuada (Sex colônias) e assexuada (Asex colônias). % representa a proporção de cada respectivo parâmetro dentro das assembleias 68

Manuscrito 2

- Tabela 1 – Variáveis ambientais mensuradas para as áreas de agrofloresta e floresta estudadas. Densidade do sub-bosque: número total de árvores com DAP ≥ 5 cm; Abertura do dossel: porcentagem de abertura do dossel (valor médio); Prec. Anual e Temp. anual: valores anuais de

	precipitação e temperatura média, respectivamente, obtidos a partir do banco de dados do <i>Worldclim</i> com resolução espacial de 1 km	92
Tabela 2 –	Atributos funcionais utilizados e as funções associadas	93
Tabela 3 –	Resultados dos Testes t entre as agroflorestas de cacau e as áreas controle de floresta nativa na região sul da Bahia, Brasil. Fig. Secundários: presença de pigmentos secundários; Papilas: células dos filídios ornamentadas por papilas; Hairpoint: filídio com ápice em forma capilar; Lóbulo: lóbulos $\geq \frac{1}{2}$ do que o comprimento do lobo ou presença de lóbulos sacados ou quadrados; Tamanho médio do esporo; Rao: diversidade funcional. Os valores representam as médias mais o desvio padrão e diferenças significativas (p valor < 0.05) estão indicadas em negrito	94
Tabela 4 –	Resultados das regressões múltiplas entre as variáveis preditoras (abertura do dossel, temperatura média anual, precipitação média anual e distância da floresta) e a diversidade (Rao) e composição funcional para cada atributo (CWM) para as comunidades e assembleias de hepáticas e musgos, separadamente, nas agroflorestas de cacau na região sul da Bahia, Brasil. Fig. Sec.: presença de pigmentos secundários; Papilas: células dos filídios ornamentadas por papilas; Hairpoint: filídio com ápice em forma capilar; Lóbulo: lóbulos $\geq \frac{1}{2}$ que o comprimento do lobo ou presença de lóbulos sacados ou quadrados; Esporo: tamanho médio do esporo. Diferenças significativas (p-valor < 0.05) estão indicadas em negrito	95
Tabela 5 –	Valores de diversidade funcional observados (Rao_obs) e padronizados (Rao_padr) para as comunidades e assembleias de briófitas amostradas nas agroflorestas. Valores padronizados maiores que zero indicam divergência funcional e os valores menores que zero indicam convergência funcional	96
Apêndice A	Presença/ausência de atributos funcionais das espécies de briófitas utilizados para cálculo das métricas de diversidade funcional. Também fornecemos informações sobre ocorrência e abundância das espécies nas agroflorestas (CA 1-6) e floresta nativa (FN 1-3) estudadas na região sul da Bahia, Brasil. (Fig. Sec.: presença de pigmentos secundários; Papilas: presença de papilas na superfície das	

células; Hairpoint: filídio com ápice em forma capilar; Lóbulo: lóbulos $\geq \frac{1}{2}$ do comprimento do lobo ou presença de lóbulos sacados ou quadrados; tamanho médio do esporo). Presente (+); Ausente (-); Não observado (0); Não aplicável (*) 95

Apêndice B Valores de CWM para cada atributo analisado nas comunidades e assembleias de briófitas amostradas nas agroflorestas de cacau e floresta nativa na região sul da Bahia, Brasil. Pig. Sec.: presença de pigmentos secundários; Papilas: células ornamentadas com papilas; Lóbulo: lóbulos $\geq \frac{1}{2}$ do comprimento do lobo ou presença de lóbulos sacados ou quadrados; Hairpoint: filídio com ápice em forma capilar; Esporo: tamanho médio do esporo 102

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	19
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	21
2.1	MONTAGEM DE COMUNIDADES VEGETAIS	21
2.2	COMUNIDADES VEGETAIS EM PAISAGENS MODIFICADAS POR ATIVIDADES HUMANAS	24
2.3	BRIÓFITAS: ECOLOGIA DE POPULAÇÕES E COMUNIDADES	25
2.4	BRIÓFITAS EM PAISAGENS FRAGMENTADAS	29
2.5	BRIÓFITAS EM AGROFLORESTAS	30
3	AS ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DAS ESPÉCIES E SEU PAPEL NA ESTRUTURAÇÃO DAS COMUNIDADES DE BRIÓFITAS EPÍFITAS EM AGROFLORESTAS DE CACAU NA REGIÃO SUL DA BAHIA, BRASIL	32
4	DIVERSIDADE E COMPOSIÇÃO FUNCIONAL EM COMUNIDADES DE BRIÓFITAS EM AGROFLORESTAS DE CACAU NA FLORESTA ATLÂNTICA	69
5	CONCLUSÕES GERAIS	103
	REFERÊNCIAS	104

1 INTRODUÇÃO

Há um consenso geral na literatura de que a intensificação das atividades humana de uso da terra tem provocado uma drástica perda de biodiversidade em escala global. Entre as diferentes formas de uso do solo, as agroflorestas de cacau sombreado por árvores nativas merecem especial atenção por serem capazes de contribuir para a manutenção de uma parcela da biota local em paisagens fragmentadas (CASSANO et al, 2014). Apesar de sua importância como uma ferramenta para conservação, as agroflorestas de cacau não representam um hábitat substituto para os remanescentes de floresta nativa (SAMBUICHI et al., 2012). Isso porque, embora mantenham elevada riqueza de espécies de diferentes grupos biológicos, as condições ambientais nas agroflorestas favorecem o estabelecimento de espécies tipicamente encontradas em ambientes alterados e o desaparecimento das espécies dependentes da floresta (FARIA ET AL., 2006, 2007; SPORN et al., 2009; DEHEUVELS et al., 2014)

Assim como para os demais grupos biológicos encontrados nas agroflorestas, os padrões sobre de organização das comunidades de briófitas nesses habitats se baseiam em parâmetros taxonômicos das espécies (ex. quantidade e identidade das espécies) (ARIYANTI et al., 2008; GRADSTEIN; SPORN, 2010). Briófitas são um grupo de plantas cujo a diversidade, distribuição e ocorrência das espécies no ambiente está intimamente relacionada à fatores ambientais e microclimáticos (ex. tipo de substrato, luminosidade, temperatura do ar, umidade relativa do ar) (HALLINGBÄCK; HODDGETTS, 2000; PROCTOR; TUBA, 2002). Já foi demonstrado que as condições microclimáticas se alteram drasticamente nas agroflorestas (= microclima mais quente e seco), quando comparadas com a floresta nativa, e que estas alterações são preponderantes para explicar a composição de espécies nesse ambiente (SPORN et al., 2009).

A atuação das condições ambientais na seleção das espécies (= filtro ambiental) também pode levar a comunidades compostas por espécies que convergirão em seus atributos morfológicos, genéticos e fisiológicos (CORNWELL; SCHWILK; ACKERLY, 2006; KRAFT et al., 2015). Assim, sabendo que as briófitas são estreitamente relacionadas com as condições ambientais, o entendimento da organização funcional de suas comunidades nas agroflorestas contribuirá para uma melhor percepção do valor desse hábitat para a conservação do grupo. Um outro aspecto relevante para melhor entender como as comunidades de briófitas estão organizadas nas agroflorestas está relacionado às estratégias reprodutivas das espécies. Briófitas podem apresentar tanto estratégias sexuadas (leva à produção de esporos) quanto assexuadas (através de estruturas especializadas ou mesmo partes vegetativas das plantas) (FREY; KÜRSCHNER, 2011), as quais estão associadas à distância de dispersão e à manutenção das populações dentro (reprodução assexuada) ou entre

hábitats (reprodução sexuada) (LAENEN et al., 2015). Enquanto a reprodução sexuada contribui para manutenção da diversidade e variabilidade genética dentro e entre as populações, a frequência na reprodução assexuada pode gerar populações de indivíduos geneticamente idênticos e consequentemente mais suscetíveis à extinção local (CRONBERG, 2002; WANG et al., 2012).

Com base nessas considerações, essa tese se propõe a contribuir para o conhecimento da brioflora nas agroflorestas de cacau na região sul da Bahia, verificando a influência de características reprodutivas nas respostas das espécies, além de entender como a organização funcional das comunidades está sendo influenciadas pela agrofloresta. Assim, esta tese é composta por dois manuscritos: O primeiro, intitulado **“As estratégias reprodutivas das espécies e seu papel na estruturação das comunidades de briófitas epífitas em agroflorestas de cacau na região sul da Bahia, Brasil”**, teve o objetivo de caracterizar e comparar as comunidades de briófitas epífitas (riqueza e composição das espécies) entre agroflorestas de cacau e a floresta nativa, além de investigar como as diferentes estratégias reprodutivas (sexuais e assexuais) estão influenciando a montagem dessas comunidades. O segundo manuscrito, é intitulado **“Diversidade e composição funcional de briófitas em agroflorestas de cacau na Floresta Atlântica”** e teve como objetivo comparar e caracterizar a organização funcional das comunidades de briófitas em agroflorestas e floresta nativa, verificando o papel de fatores ambientais sobre as respostas funcionais das espécies nas comunidades.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 MONTAGEM DE COMUNIDADES VEGETAIS

Decifrar os processos ecológicos que selecionam as espécies para formar as comunidades tem sido constante objeto de interesse dentro da ecologia. O interesse nessa temática relaciona-se ao fato de que as comunidades estão sendo constantemente reorganizadas no ambiente e em diferentes escalas espaço-temporais (CAVENDER-BARES et al., 2009), seja por processos naturais ou por influência de ações antrópicas (ULRICH; ZALEWSKI; UVAROV, 2012; ARROYO-RODRIGUEZ et al., 2017). As discussões sobre o tema “Regras de Montagem das Comunidades” foram intensificadas após estudo realizado por DIAMOND (1975), que destacou a importância das relações de competição interespecífica na estruturação de uma comunidade. No entanto, fatores abióticos também são capazes de gerar padrões não aleatórios (CONNOR; SIMBERLOFF, 1979; BELL, 2005) e, assim, atuar nos processos de montagem das comunidades (WEIHER; KEDDY, 1995; WEIHER et al., 1998).

Ainda no início do século XX, os botânicos Frederich Clements em 1916 e Henry Gleason em 1926 propuseram as primeiras e principais teorias sobre os conceitos e a natureza das comunidades vegetais. Para CLEMENTS (1916) o clima atua como principal fator na determinação da composição das comunidades, que convergem através da sucessão em direção a uma vegetação clímax e funcionam como unidades fechadas (“superorganismos”). Por outro lado, GLEASON (1926) considera que comunidades são compostas de conjuntos de populações de espécies que respondem individualmente a variações de fatores ambientais e que variam no tempo e no espaço. Embora CLEMENTS (1916) e GLEASON (1926) discordassem em relação ao conceito de comunidade, suas teorias convergem em relação à importância dos fatores ambientais na estruturação das comunidades vegetais, ou seja, são fundamentadas em processos determinísticos e dessa maneira, assumem que a amplitude de distribuição de uma dada espécie está intimamente relacionada com a espacialidade do seu nicho ecológico.

O termo “nicho ecológico” se refere a um conjunto de fatores ambientais abióticos (ex. clima, luminosidade, disponibilidade hídrica) e bióticos (ex. relações de competição, predação e mutualismo), limitantes à distribuição dos organismos e que estão associadas ao arranjo das espécies no habitat (GRINNELL, 1917; ELTON, 1927; HUTCHINSON, 1957). Logo, se os padrões de distribuição das espécies no ambiente estão intimamente relacionados às suas amplitudes de nicho ecológico, então é de se esperar que um grande número de processos relacionados a fatores bióticos e abióticos atuem na estruturação das comunidades, e que diferentes processos possam

produzir os mesmos padrões nas comunidades (VELLEND, 2010). Esses processos são considerados como Filtros Ecológicos, onde aqueles relacionados às condições ambientais limitantes ao estabelecimento de organismos não adaptados a tais condições (ex. clima, solo, disponibilidade hídrica) são classificados como “Filtros Biológicos” e aqueles processos determinados por interações competitivas intra e interespecíficas são considerados como “Filtros Biológicos” (CHAVE, 2008). Os Filtros Ecológicos podem estar relacionados com dois principais processos estruturadores das comunidades: Filtragem Ambiental e Similaridade Limitante. A Filtragem Ambiental está associada às condições ambientais que podem ser mais ou menos restritivas ou limitantes para os organismos e leva a uma convergência de atributos funcionais entre as espécies que compõem a comunidade, enquanto a Similaridade Limitante está associada à relações e interações entre os organismos (ex. competição por espaço e/ou recurso) levando a uma divergência de atributos funcionais na comunidade (KEDDY, 1992).

As condições ambientais (= filtros ambientais) atuam “selecionando” espécies que possuem determinadas características (= atributos funcionais) necessárias para superar a filtragem ecológica a qual estão submetidas (HÉRAULT, 2007). Dessa maneira, as comunidades tenderão a ser constituídas por espécies que apresentam respostas similares às condições e requerimentos ambientais aos quais estão submetidas e que convergirão em seus atributos morfológicos, genéticos e fisiológicos (CORNWELL; SCHWILK; ACKERLY, 2006; KRAFT et al., 2015). Exemplos de comunidades vegetais sendo estruturadas principalmente por processos de filtragem ambiental podem ser observados em ecossistemas marcados pela forte sazonalidade e por baixa disponibilidade hídrica, como é o caso das florestas sazonalmente secas encontradas na Caatinga brasileira. Nessas florestas secas é possível observar uma convergência dos atributos funcionais entre as espécies que compõem as comunidades vegetais, tais como uma maior densidade da madeira, menor área foliar, presença de espinhos.

Nos casos onde as condições ambientais não limitam o estabelecimento das espécies no hábitat, são as relações e interações entre os organismos que exercem o principal papel na seleção de espécies. Nessas comunidades a coexistência entre as espécies está associada a uma divergência de características entre elas, evitando uma possível sobreposição de nicho e diminuindo a possibilidade de ocorrência de exclusão competitiva (VIOLLE; JIANG, 2009). Por exemplo, quando os recursos alimentares passam a ser limitantes para duas espécies, de uma mesma comunidade e que possuem requerimentos alimentares semelhantes, elas irão competir por esses recursos e, conseqüentemente, uma das espécies acabará sendo excluída naquela localidade. O processo de Exclusão Competitiva atua preferencialmente sobre espécies filogeneticamente próximas e funcionalmente similares (GÖTZENBERGER et al., 2012), levando a uma divergência

nas características morfológicas, genéticas e fisiológicas das espécies (KEDDY, 1992) e contribuindo para tornar a comunidade mais diversa.

Embora a influência dos fatores ambientais sobre os padrões de distribuição das espécies e comunidades constitua uma premissa básica da Ecologia (TER STEERGE, 2010), há casos em que os processos determinísticos (= baseados no nicho das espécies) são menos decisivos para a montagem da comunidade. Nesses casos a distribuição das espécies ocorre de maneira independente e aleatória devido a uma atuação predominante de processos estocásticos (HARMS et al., 2001). Tais evidências de neutralidade e de distribuição aleatória das espécies suportam a Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia (TNB), a qual foi proposta por HUBBELL (2001) e se fundamenta na Teoria de Biogeografia de Ilhas (MACARTHUR; WILSON, 1967) e nos conceitos estabelecidos sobre a abundância relativa das espécies (PRESTON, 1980). O principal pressuposto da TNB é o entendimento de que as comunidades biológicas têm a sua estrutura definida ao acaso e variam em virtude da capacidade de dispersão das espécies uma vez que, de acordo com essa teoria, todos os indivíduos de todas as espécies em uma determinada categoria trófica possuem uma equivalência ecológica, isto é, possuem igual capacidade/habilidade de colonização, especiação, extinção, mortalidade e etc (HUBBELL, 2001).

O papel dos processos determinísticos ou estocásticos sobre a montagem das comunidades pode variar com a escala analisada (CAVANDER-BARES et al., 2000) de modo que determinar a importância relativa de cada um desses processos depende da precisa delimitação da escala espacial e temporal de estudo (WEIHER et al., 2011). Em geral, os processos estocásticos atuam mais fortemente em escalas mais amplas (regional) enquanto os processos determinísticos são fundamentais na montagem das comunidades em escalas menores (local) (WEITHER; KEDDY, 2004; CHASE; MEYERS, 2011; CHRISTENHUSZ; CHASE, 2013). Contudo, processos neutros e estocásticos não são necessariamente excludentes e adotar uma visão dicotômica entre as teorias neutra e de nicho pode obscurecer o fato de que ambos os processos podem influenciar simultaneamente a dinâmica das espécies nas comunidades (ADLER; HILLERISLAMBERS; LEVINE, 2007).

Acessar os processos que estão atuando na montagem ou organização das comunidades é possível não apenas pela análise dos componentes taxonômico ou funcional, mas também através a partir de análises da estrutura filogenética das comunidades. O grau de parentesco entre as espécies pode expressar a semelhança ecológica entre elas, visto que as espécies mais próximas filogeneticamente são mais similares entre si (WEBB, 2000; CADOTTE, 2013). Nas comunidades sob influência dos filtros ambientais, onde as espécies tenderão a ser ecologicamente e as comunidades próximas funcionalmente (HÉRAULT, 2007), o grau de parentesco entre as espécies

poderá determinar dois padrões filogenéticos: Dispersão Filogenética (quando as espécies são distantes filogeneticamente, ou seja, possuem menor grau de parentesco entre si) ou Agrupamento Filogenético (as espécies são próximas filogeneticamente, ou seja, são mais aparentadas). Quando o principal processo ecológico por trás da montagem da comunidade é a Similaridade Limitante, a comunidade apresentará um padrão disperso filogeneticamente, uma vez que a competição por recursos entre as espécies levará à exclusão daquelas menos aptas (exclusão competitiva). Se a comunidade é estruturada por processos neutros, então ela deverá apresentar padrões aleatórios independente da similaridade ecológica entre as espécies que a compõe (WEBB et al., 2002; KRAFT et al., 2007).

2.2 COMUNIDADES VEGETAIS EM PAISAGENS MODIFICADAS POR ATIVIDADES HUMANAS

A intensificação de atividades humanas como, por exemplo, aquelas relacionadas às atividades agrícolas (p. ex. agricultura e pecuária) (TILMAN; CLARK, 2014), tem sido apontada como a principal causadora das elevadas taxas de destruição das florestas tropicais em uma escala mundial (LAURENCE; SAYER; CASSMAN, 2014; SHACKELFORD et al., 2014). A supressão da floresta para implementação de atividades agrícolas altera a configuração espacial da paisagem, a quantidade de floresta e a qualidade dos remanescentes florestais (GARDNER et al., 2009), transformando florestas outrora contínuas em fragmentos florestais agora imersos em matrizes inter-hábitat de vegetação aberta (TABARELLI et al. 2010).

Os processos de fragmentação da floresta e perda do hábitat decorrentes de atividades humanas implicam também na perda de biodiversidade, aumento na probabilidade de extinções locais, alterações na composição e na estrutura trófica das comunidades biológicas (ANDRÉN 1994; LÔBO et al., 2011). A perturbação antrópica também pode alterar/criar condições ambientais que atuarão como filtros na seleção apenas de espécies ecologicamente similares, ou seja, que possuem adaptações/atributos convergentes que permite evitar, tolerar ou resistir às novas condições ambientais (MAYFIELD, 2010). Além disso, em paisagens antrópicas a perda de espécies pode também levar ao empobrecimento filogenético das comunidades, afetando sua capacidade dos ecossistemas em responder aos distúrbios ambientais (ou seja, menor resiliência ecológica) (WINTER et al., 2009; SANTOS et al. 2014; RIBEIRO et al., 2016).

No atual cenário mundial, onde há uma real necessidade de aumento na produção de alimentos para manter a população humana, ecólogos investem esforços para detectar e diferenciar os impactos das diferentes formas de uso dos recursos naturais sobre a biodiversidade

(SEKERCIOGLU, 2012). Nessa perspectiva, os sistemas agroflorestais têm se mostrado menos impactantes à biodiversidade e mais permeáveis à biota local do que os usos do solo desprovidos de vegetação arbórea (PERFECTO et al., 1996). Sistemas agroflorestais são formas de uso do solo ou manejo da terra nos quais se combinam espécies arbóreas (frutíferas ou madeireiras) com cultivos agrícolas e/ou criação de animais de forma simultânea ou em sequência temporal. Em se tratando especificamente das agroflorestas de cacau, nas quais o plantio ocorre consorciado com a floresta nativa, essa permeabilidade se deve ao fato de que as árvores nativas mantidas para sombrear a plantação, conferem a essa agrofloresta uma certa estratificação vertical que as assemelham às florestas nativas (PIASENTIN; SAITO, 2014).

Embora esses sistemas de cultivo sejam simplificados em relação à floresta nativa (SAMBUICHI, 2002; SAMBUICHI et al., 2012) em decorrência de um aumento na taxa de mortalidade, diminuição da densidade e redução no recrutamento de árvores nativas (SAMBUICHI, 2006), eles são mais permeáveis à biota local e podem auxiliar, mesmo que de maneira limitada, na conservação de parte da biodiversidade, minimizando as taxas de extinções locais (PERFECTO et al., 1996; HANSKI, 1999; FISCHER et al., 2006). Mas, serem consideradas como uma importante ferramenta de conservação da biodiversidade em paisagens fragmentadas, esses agrossistemas não representam habitats substitutos para a floresta nativa (ARIYANTI et al., 2008; SAMBUICHI et al., 2012). Isso porque, embora possam abrigar uma riqueza de espécies comparável àquela observada em áreas de floresta nativa, as comunidades e assembleias nas agroflorestas são caracterizadas pela substituição das espécies mais sensíveis por aquelas mais tolerantes às alterações ambientais e típicas de ambientes alterados (SCHROTH; HARVEY, 2007; CASSANO et al., 2014) e, além disso, tanto a riqueza quanto a representatividade de algumas espécies pode ser dependente da proximidade com a floresta (FARIA et al., 2006; DEHEUVELS et al., 2104).

Os padrões já descritos para a biodiversidade mantida pelas agroflorestas se baseiam principalmente em parâmetros taxonômicos e de abundância das espécies nas comunidades e se aplicam para diferentes grupos biológicos de fauna e de flora (DELABIE et al., 2007; FARIA et al., 2006, 2007; PARDINI et al., 2009; WAGNER et al., 2009; FONTOURA et al., 2010; SAMBUICHI et al., 2012; DEHEUVELS et al., 2014). Mais recentemente, estudos têm focado em outros componentes da biodiversidade nas agroflorestas como as diversidades funcional e filogenética das comunidades.

2.3 BRIÓFITAS: ECOLOGIA DE POPULAÇÕES E COMUNIDADES

Briófitas são um grupo de plantas criptógamas que compreende três filós: Bryophyta (musgos), Marchantiophyta (Hepáticas) e Anthocerotophyta (Antóceros) (GOFFINET et al., 2009). Podem ser encontradas em regiões áridas, desérticas e polares (SCHOFIELD, 1985), mas atingem os maiores níveis de riqueza e diversidade de espécies nas regiões tropicais e subtropicais (GRADSTEIN et al., 2001). Briófitas podem colonizar os mais diversos tipos de substratos como tronco vivo, troncos em decomposição, folhas vivas, solo, rochas (FUNDALI, 2001), com algumas espécies ocorrendo em substratos específicos (PÓCS, 1982; BATES, 1998).

Essas plantas apresentam um conjunto de caracteres não especializados como a ausência de sistema vascular não lignificado e de uma cutícula epidérmica verdadeira, além de predominância de geração gametofítica (n) no seu ciclo de vida (SHAW; GOFFINET, 2000). A condição poiquilohídrica (não possuem controle do ganho/perda de água por suas células), comum às briófitas, as tornam altamente sensíveis a pequenas variações microclimáticas (ex.: luminosidade, temperatura, umidade do ar) e diretamente dependentes da umidade externa para a manutenção de seus processos fisiológicos (HALLINGBÄCK; HODDGETTS, 2000; PROCTOR; TUBA, 2002). Alguns autores defendem que as hepáticas parecem ser mais sensíveis do que os musgos devido a sua menor complexidade estrutural (KURSCHNER 1999; HYLANDER et al., 2005; HYLANDER; HEDDERSON, 2006; HENRIQUES et al., 2016).

Em relação ao sistema sexual das briófitas, há uma predominância de espécies dioicas entre as hepáticas (cerca de 70%) e musgos (55-60% das espécies), enquanto espécies monoicas são predominantes entre os antóceros (WYATT, 1982; VANDERPOORTEN; GOFFINET 2009). O tipo de sistema sexual pode influenciar a capacidade de dispersão da espécie dentro e entre os habitats (LONGTON; SCHUSTER, 1983). Enquanto nas espécies monoicas a proximidade entre os gametângios (que estão localizados na mesma planta/gametófito) lhes garante uma maior frequência dos eventos de fertilização e consequente produção de esporófitos (OLIVEIRA; PÔRTO, 1998), as espécies com sistema sexual dioico encontram na distância entre as plantas femininas e masculinas uma dificuldade a mais para a fertilização e posterior produção de esporófitos (LONGTON; MILES, 1982), uma vez a ação dos anterozoides é geralmente limitado a poucos centímetros além da necessidade de meio aquoso para o seu movimento (LONGTON; SCHUSTER, 1983; BISANG; EHRLÉN; HEDENÄS, 2004). Assim, é possível que algumas populações de espécies dioicas nunca produzam esporófitos ao longo da vida, pois a ausência local de um ou outro sexo na população, ou mesmo uma grande distância existente entre plantas masculinas e femininas, pode impossibilitar a ocorrência dos eventos de fertilização (LONGTON, 1990; BOWKER et al., 2000).

Muitas espécies de briófitas, especialmente as dioicas, encontram nas estratégias de reprodução assexuada uma maneira de garantir sua propagação local no ambiente mesmo na

escassez ou ausência de eventos de reprodução sexuada (LAENEN et al., 2015; LONGTON; SCHUSTER, 1983; POHJAMO et al., 2006). A propagação vegetativa é extremamente comum entre as briófitas, ocorrendo através da regeneração de estruturas especializadas, propágulos e fragmentos de partes da planta (FREY; KÜRSCHNER, 2011; HUGONNOT; CELLE, 2012). As estruturas vegetativas de reprodução são geralmente maiores e mais pesadas que os esporos e alcançando menores distâncias de dispersão que estes últimos (SÖDERSTRÖM; HERBEN, 1997). Assim, diferentemente dos esporos que contribuem para a dispersão das espécies em escala regional (ex. entre as manchas de hábitat), as estratégias de reprodução assexuada contribuem principalmente para a manutenção das populações em escalas locais (SÖDERSTRÖM; HERBEN, 1997; LAAKA-LINDBERG; KORPELAINEN; POHJAMO, 2003). Por exemplo, uma espécie com prevalência de reprodução vegetativa deverá ser mais ter mais sucesso na dinâmica intrapopulacional e provavelmente consistirá de populações localmente abundantes e pouco frequentes regionalmente. Assim, os diferentes modos reprodutivos (sexuado e assexuado), associados a outros aspectos intraespecíficos (ex. taxa de crescimento) contribuem para os padrões de frequência e abundância e, conseqüentemente, levam a diferentes níveis de ocupação da espécie na paisagem (SÖDERSTROM, 1998; CLEAVITT, 2005). No entanto, é importante destacar que, ao mesmo tempo em que a reprodução por meio de propágulos vegetativos é útil para a manutenção da população no hábitat (ao menos localmente), ela pode originar populações compostas por indivíduos geneticamente idênticos (clones) (DURING, 1990), aumentando a diferenciação genética entre as populações devido a um menor fluxo gênico entre elas (KORPELAINEN; POHJAMO; LAAKA-LINDBERG, 2005).

Devido à necessidade de água para a fertilização, as espécies de briófitas que conseguem se estabelecer em hábitats mais áridos e/ou com pouca disponibilidade hídrica investem, principalmente, em estratégias assexuadas de reprodução para a manutenção de suas populações no ambiente (DURING, 1979; KÜRSCHNER, 2004; BENASSI et al., 2011). Além disso, também já está muito bem estabelecido na literatura que fatores locais como as condições microclimáticas (ex. luminosidade, umidade relativa do ar,) bem como o tipo de substrato (ex. tronco vivo, tronco em decomposição, folhas, solo e rochas) e suas características físico-químicas (ex. pH da casca da árvore), são determinantes para a ocorrência de espécies de briófitas no ambiente (HYLANDER et al., 2005; OLIVEIRA et al., 2009; MEDINA et al., 2014; BATISTA; SANTOS, 2016; AMORIM et al., 2017; VALENTE; PÔRTO;). Nas florestas tropicais, as espécies de briófitas podem ser agrupadas em três grupos ecológicos relacionados às condições microclimáticas necessárias à sua ocorrência: Especialistas de sombra, Especialistas de sol e Generalistas. As Especialistas de sombra ocorrem no sub-bosque da floresta onde há uma maior umidade e condições de maior

sombreamento, as Especialistas de sol são aquelas típicas do dossel da floresta onde encontram maiores níveis de luminosidade e, as Generalistas possuem uma maior amplitude de nicho e podem ocorrer tanto no sub-bosque como no dossel da floresta (RICHARDS, 1954).

As briófitas têm nos processos baseados em nicho os principais estruturadores de suas comunidades, independente da escala espacial (OLIVEIRA; TER STEEGE, 2015) e as condições locais são mais importantes para a composição de espécies do que as variáveis de escalas maiores como as de paisagem e regionais (BACARO et al., 2008). Por exemplo, estudos que analisaram as comunidades de briófitas ao longo de gradientes altitudinais mostraram que os padrões de distribuição das espécies são explicados pelas diferenças nas condições ambientais, principalmente temperatura e umidade relativa do ar, que acompanham as diferentes zonas de altitude (FRAHM; GRADSTEIN, 1991; COSTA; LIMA, 2005; HENRIQUES et al., 2016; SANTOS et al., 2017). A ocorrência de espécies de briófitas também pode ser explicada por diferenças microambientais e microclimáticas associadas à fisionomia e ao tipo de vegetação, independente da escala geográfica (PHARO; LINDENMAYER; TAWS, 2004; HOLZ; GRADSTEIN, 2005; SANTOS et al., 2014). Mas, apesar das consistentes e fortes evidências empíricas sobre a importância dos processos determinísticos na estruturação das comunidades de briófitas, recentemente SILVA et al. (2014) sugeriram que processos estocásticos podem estar por trás dos padrões de distribuição espacial das espécies de briófitas em afloramentos rochosos na Caatinga.

As condições ambientais também podem determinar uma maior similaridade funcional nas comunidades de briófitas. Por exemplo, nas comunidades ocorrendo sob condições de maior luminosidade (ex. dossel da floresta) tendem a apresentar um grande número de espécies que apresentam uma coloração escura – essa característica fornece proteção contra a incidência dos raios solares (CORNELISSEN; TER STEERGE 1989). Analisando comunidades de briófitas sob o ponto de vista funcional em um gradiente de elevação em uma ilha no Arquipélago dos Açores, HENRIQUES et al. (2017) observaram diferenças significativas na composição dos traços funcionais entre comunidades nos diferentes níveis de altitude, especialmente para os musgos. Já em relação os padrões de riqueza e diversidade funcional, os autores detectaram um aumento linear para o grupo das hepáticas e não linear para os musgos ou para a comunidade total de briófitas. Além disso, AH-PENG et al. (2014), também em um gradiente de elevação, observaram uma maior diversidade funcional em comunidades de briófitas epífitas e uma maior redundância funcional em comunidades terrícolas. Tanto HENRIQUES et al. (2017) como AH-PENG et al. (2014) relacionaram os padrões encontrados às diferenças climáticas ao longo dos gradientes analisados. Interessantemente, SILVA et al. (2017) observaram que comunidades de musgos apresentando

mesmo nicho ecológico (= ilhas de solo) em afloramentos rochosos na Caatinga, podem apresentar diferentes arranjos de traços funcionais para lidar com fatores ambientais similares.

2.4 BRIÓFITAS EM PAISAGENS FRAGMENTADAS

Em fragmentos florestais remanescentes, o desaparecimento daquelas espécies de briófitas consideradas regionalmente comuns em áreas de floresta contínua (ZARTMAN, 2003) ocorre em resposta às alterações nas taxas de reprodução, recrutamento ou crescimento local das espécies, afetando assim a persistência das populações em habitats fragmentados (PHARO; ZARTMAN, 2007). Além disso, diferenças na frequência de produção de esporófito têm um forte efeito na estruturação das populações em habitats fragmentados e uma maior produção de esporófitos está diretamente relacionada a maiores níveis de diversidade genética dentro das populações (WANG; ZHU; WANG 2012), o que lhes confere uma maior resiliência frente a distúrbios ambientais (CRONBERG, 1996, 2000, 2002; CRONBERG et al., 2003). As mudanças nas abundâncias local das espécies e os desequilíbrios nas taxas de colonização e recolonização das populações de briófitas podem explicar as respostas encontradas em nível de comunidade em paisagens fragmentadas (ZARTMAN; NASCIMENTO, 2006; ZARTMAN; SHAW, 2006).

Estudos têm mostrado que em florestas alteradas (ex. florestas secundárias) as comunidades de briófitas tornam-se empobrecidas e menos diversas se comparadas às florestas primárias, além de apresentarem consideráveis alterações na composição de espécies em virtude da substituição das espécies mais sensíveis a mudanças nas condições ambientais de luminosidade, umidade do ar e temperatura (= especialistas de sombra) por aquelas adaptadas à condições mais secas e com maior luminosidade (= especialistas de sol) e espécies generalistas (GRADSTEIN 1992; COSTA, 1999; ACEBEY; GRADSTEIN; KROMER, 2003; PHARO; LINDENMAYER; TAWS, 2004; ALVARENGA; PÔRTO, 2007; SILVA; PÔRTO, 2009, 2010; ALVARENGA; PÔRTO; OLIVEIRA, 2010; OLIVEIRA; PÔRTO; SILVA, 2011). Os efeitos negativos da perturbação da floresta afetar as briófitas de maneiras distintas, com musgos e hepáticas sendo afetados com mais intensidade em um ou outro parâmetro de suas comunidades. Por exemplo, ARIYANTI et al. (2008) observaram que as atividades de corte seletivo em florestas na Indonésia reduzem a diversidade de musgos enquanto as hepáticas são negativamente afetadas nas taxas de cobertura no substrato.

2.5 BRIÓFITAS EM AGROFLORESTAS

Diferente do que ocorre em florestas secundárias, a maioria dos estudos existentes mostram que nas agroflorestas não há perda na riqueza de espécies de briófitas (ANDERSSON; GRADSTEIN, 2005; ARIYANTI et al., 2008; SPORN et al. 2009; DEHEUVELS et al., 2014). Apenas GRADSTEIN; SPORN (2010) detectaram uma perda significativa na riqueza de espécies nesses habitats em comparação à floresta nativa.

A transformação da floresta em agroflorestal é marcada por mudanças estruturais na vegetação, como por exemplo uma maior abertura do dossel e menor densidade no sub-bosque das agroflorestas que, por sua vez, contribuem para alterações nas condições microclimáticas no interior das agroflorestas (ex. maior incidência luminosa e maior entrada de ventos) (DIETZ et al., 2006; SAMBUICHI, 2006; OKE; ODEBIYI, 2007). Essas alterações microclimáticas são especialmente danosas para as espécies de briófitas, tendo em vista a importância desses fatores para a manutenção de suas populações e organização de suas comunidades no ambiente (HALLINGBÄCK; HODDGETTS, 2000). Nas agroflorestas, as alterações nos níveis de temperatura e umidade do ar, em comparação com a floresta nativa, são as principais responsáveis pelas significativas diferenças entre as composições de suas comunidades (SPORN et al. 2009).

As comunidades de briófitas no sub-bosque das agroflorestas são caracterizadas pelo aumento na representatividade de espécies especialistas de sol e generalistas, que substituem aquelas mais sensíveis e que não são aptas a se manter sob as novas condições ambientais criadas pelas mudanças na estrutura da vegetação (ARIYANTI et al., 2008; GRADSTEIN; SPORN, 2010). Além disso, há também uma tendência de que as espécies capazes de se manter nas agroflorestas sejam comuns e amplamente distribuídas no Neotrópico (GRADSTEIN, 1999; ANDERSSON; GRADSTEIN, 2005). No entanto, em alguns casos, é possível encontrar nesses ambientes, espécies que possuem elevados requerimentos de habitat como por exemplo *Spruceanthus theobromae* (Spruce) Gradst., uma espécie que possui uma alta especificidade de substrato e que ocorre exclusivamente em plantações de cacau com baixa intensidade de manejo no Equador (KAUTZ; GRADSTEIN, 2001).

A intensidade de manejo (remoção manual de epífitas no tronco do cacauzeiro) é um fator que pode potencializar os efeitos negativos das agroflorestas sobre as comunidades de briófitas epífitas, com musgos e hepáticas apresentando respostas distintas: Perda significativa na diversidade de hepáticas, mas a diversidade de musgos não é afetada (ANDERSSON; GRADSTEIN, 2005). Por outro lado, a proximidade das agroflorestas com florestas nativas é um fator que tende a beneficiar as comunidades nesses ambientes, sendo essas comunidades mais ricas

do que aquelas encontradas em agroflorestas distantes de remanescentes florestais nativos (DEHEUVELS et al., 2014).

Em comparação com outros grupos biológicos, os estudos sobre briófitas em agroflorestas são relativamente menos poucos, mas eles representam um importante passo para o entendimento sobre os processos que estruturam as comunidades de briófitas nesses habitats. Contudo, o conhecimento atual se baseia nas espécies apenas como entidades taxonômicas e essas informações não nos permitem responder, com total segurança, questões fundamentais como: 1) Espécies com predominância de um determinado modo reprodutivo (sexuado ou assexuado) possuem mais condições para ocupar as agroflorestas? e 2) As espécies que se mantêm nesses habitats estão relacionadas à qual ou quais funções dentro do ecossistema? Esses e outros questionamentos permanecem em aberto e para uma resposta satisfatória sendo necessário acessar outros componentes da biodiversidade como a diversidade funcional, além de considerar a influência de características reprodutivas sobre as respostas das espécies.

**3 AS ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DAS ESPÉCIES E SEU PAPEL NA
ESTRUTURAÇÃO DAS COMUNIDADES DE BRIÓFITAS EPÍFITAS EM
AGROFLORESTAS DE CACAU NA REGIÃO SUL DA BAHIA, BRASIL**

MANUSCRITO A SER SUBMETIDO AO PERIÓDICO FLORA

As estratégias reprodutivas das espécies e seu papel na estruturação das comunidades de briófitas epífitas em agroflorestas de cacau na região sul da Bahia, Brasil

Luciana Carvalho dos Reis^{a*}, Kátia Cavalcanti Pôrto^b

^a Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil, 50670-901. Email: luciana_cr@hotmail.com (Autor para correspondência).

^b Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil, 50670-901. Email: kentiporto@gmail.com

* Autor para correspondência

Destaques

- As agroflorestas de cacau na região sul da Bahia abrigam comunidades de briófitas características para esse tipo de ambiente, com elevada similaridade florística independente da distância entre elas.
- As comunidades nas agroflorestas são compostas principalmente por espécies monoicas produzindo esporófito e por espécies dioicas que possuem reprodução assexuada frequente.
- As espécies dioicas têm o sucesso reprodutivo (formação de esporófito) reduzido nas agroflorestas.

Resumo

Agroflorestas de cacau têm se mostrado importantes para a manutenção da biodiversidade em paisagens fragmentadas, pois são podem funcionar como hábitat para algumas espécies nativas, além de promover a conectividade entre remanescentes de floresta. Estudos baseados principalmente em parâmetros taxonômicos mostram que essas agroflorestas abrigam comunidades de briófitas tão ricas quanto as florestas, mas com significativas alterações na composição de espécies. Levando em consideração que as briófitas possuem diferentes estratégias reprodutivas e que estas são relacionadas à capacidade de dispersão das espécies no ambiente, foram objetivos desse estudo: 1) caracterizar e comparar as comunidades de briófitas epífitas (riqueza e composição das espécies) entre agroflorestas de cacau e a floresta nativa, 2) investigar como as diferentes modos de reprodução (sexual e assexual) estão influenciando a estruturação das comunidades de briófitas nas agroflorestas. As briófitas foram coletas nergião cacaeira da Bahia, Brasil, em seis agroflorestas (três no município de Una - CAU, e três em Ilhéus - CAI) e três áreas de floresta nativa insridas na Reserva Biológica de Una. Os resultados mostraram que não há perda na riqueza de briófitas para as comunidades em agroflorestas, mas a riqueza de hepáticas é menor nas agroflorestas enquanto os musgos são igualmente ricos em floresta e agroflorestal. A composição das comunidades é similar entre as agroflorestas, independente da distância entre elas, e muito distinta do observado na floresta. Nas agroflorestas, as comunidades de briófitas são principalmente compostas por espécies monoicas produzindo esporófitos e por espécies dioicas que frequentemente se reproduzem assexuadamente. Na floresta, as espécies dioicas apresentam um maior sucesso reprodutivo (produção de esporófitos) do que nas agroflorestas. Esses achados sugerem que as agroflorestas da região estudada apresentam uma brioflora característica para esse tipo de hábitat e que a seleção das briófitas nesses ambientes está relacionada ao modo reprodutivo das espécies. A reprodução assexuada entre as dioicas parece estar sendo beneficiada nas agroflorestas, especialmente naquelas inseridas em paisagens com menores proporções de floresta nativa, como é o caso da paisagem encontrada no município de Ilhéus. O aumento na representatividade das agroflorestas, combinada com a menor proporção de remenescentes de floresta nativa na paisagem, pode levar à homogeneização da brioflora na região sul da Bahia, além de tornar as comunidades mais vulneráveis às perturbações.

Palavras-chave: Perturbação antrópica, montagem de comunidades, sucesso reprodutivo, reprodução assexuada

1. Introdução

A região cacauceira do sul da Bahia está localizada na zona de maior concentração de remanescentes nativos (Ribeiro et al., 2009) e alta diversidade e endemismo dentro da Floresta Atlântica (Mori et al., 1983; Thomas et al., 1998; Amorim et al., 2008; Murray-Smith et al., 2008). Nessa região os remanescentes florestais e as plantações de cacau (*Theobroma cacao* L.) constituem um verdadeiro mosaico de vegetação (Landau, 2003). Na Bahia, ca. 30% das plantações de cacau tem o sombreamento do cacau promovido por árvores exóticas cultivadas, tais como eritrinas (*Erythrina* spp.) e seringueiras (*Hevea brasiliensis* L.), sendo os 70% restantes composto por plantações sombreadas por um dossel de árvores nativas e localmente chamadas de “cabruças” (Araújo et al., 1998). A implementação das agroflorestas de cacau no sistema de cabruca requer a supressão do sub-bosque nativo e a manutenção de parte do dossel nativo para o sombreamento do cacauceiro (Piasenti e Saito, 2014). Essas alterações na estrutura da vegetação acabam levando, em longo prazo, a um aumento na taxa de mortalidade, menor densidade e redução no recrutamento de árvores nativas (Sambuichi, 2006), tornando essas agroflorestas simplificadas em relação à floresta nativa (Sambuichi et al., 2012).

Apesar das diferenças, as agroflorestas de cacau mantêm uma estratificação vertical que as assemelham à floresta e, assim, podem assumir um importante papel como habitat para algumas espécies nativas e promovem conectividade entre os remanescentes, ainda que relativa (Cassano et al., 2014). Estudos em diferentes regiões tropicais mostram que agroflorestas de cacau são capazes de abrigar considerável riqueza de espécies de diferentes grupos biológicos de fauna e flora, mas, de maneira geral, a composição dessas comunidades se distingue do observado nas florestas uma vez que espécies mais sensíveis tendem a ser substituídas por outras que melhor se adaptam a esses ambientes (ex. generalistas de nicho ou típicas de ambientes abertos e/ou perturbados) (Faria et al., 2006, 2007; Delabie et al., 2007; Harvey e Villalobos, 2007; Pardini et al., 2009; Wagner et al., 2009, Fontoura et al., 2010; Sambuichi et al., 2012; Deheuvels et al., 2014).

Um grupo bastante interessante para ser estudado em agroflorestas são as briófitas (musgos, hepáticas e antóceros), especialmente por não possuírem controle da entrada/saída de água das suas células (poiquilohidria) e apresentarem elevada dependência das condições ambientais e microclimáticas favoráveis (Hallingbäck e Hoddgetts, 2000; Proctor e Tuba, 2002; Glime, 2017). Dessa maneira, a ocorrência e a distribuição das espécies de briófitas no ambiente estão intimamente relacionadas à fatores como, por exemplo, a luminosidade e umidade relativa do ar (Hylander et al., 2005; Oliveira et al., 2009; Medina et al., 2014; Amorim et al., 2017; Valente et al.,

2017). As alterações microclimáticas nas agroflorestas (menor umidade do ar e maior temperatura do ar durante a tarde) em relação à floresta nativa, são determinantes para a composição das comunidades de briófitas nesses ambientes (Sporn et al., 2009), onde as espécies dependentes de condições de maior sombreamento (especialistas de sombra) acabam perdendo nicho para as generalistas de hábitat ou para as mais adaptadas às condições de luminosidade mais elevada (especialistas de sol) (Andersson e Gradstein, 2005; Ariyanti et al., 2008; Sporn et al., 2009; Gradstein e Sporn, 2010; Deheuvels et al., 2104).

Níveis favoráveis de umidade do ar também são fundamentais para a ocorrência de reprodução sexuada nas briófitas, uma vez que os anterozoides necessitam de meio aquoso para seu movimento (limitado a poucos centímetros) e fecundação da oosfera (Longton e Schuster, 1983; Bisang et al., 2004). Enquanto nas espécies com sistema sexual monoico a proximidade entre os gametângios femininos e masculinos no mesmo gametófito contribui para uma maior frequência de produção de esporófitos (Gemmell, 1950; Oliveira e Pôrto, 1998; Laaka-Lindberg et al., 2000), nas espécies com sistema dioico a segregação espacial entre as plantas femininas e masculinas impõe uma limitação à fertilização e, conseqüentemente, para a produção de esporos (Bisang et al., 2004; Maciel-Silva et al., 2016; Pôrto et al., 2016). Muitas espécies dioicas podem compensar a baixa frequência na produção de esporos com estratégias de reprodução assexuada (Longton e Schuster, 1983; Pohjamo et al., 2006; Frey e Kürshner, 2011), que permitem uma rápida colonização no hábitat em escala local (Söderström e Herben, 1997; Laaka-Lindberg et al., 2003; Laenen et al., 2015). É importante destacar que uma alta frequência na reprodução assexuada pode levar a uma perda da variabilidade genética dentro das populações, tornando-as mais suscetíveis à extinção local (Cronberg, 2002; Cleavitt, 2005; Wang et al., 2012). Em paisagens fragmentadas, espécies que investem pesadamente em diásporos maiores (ex. propágulos vegetativos) e são abundantes em florestas não-perturbadas correm maiores riscos de extinção, quando comparadas com taxas que investem principalmente em diásporos mais leves e que possuem maior capacidade de dispersão (ex. esporos) (Pharo e Zartman, 2007).

A maneira como as espécies de briófitas estão se reproduzindo nas agroflorestas e como as estratégias sexuada e assexuada podem estar influenciando a estruturação de suas comunidades ainda permanece uma lacuna para o conhecimento do grupo nesses agrossistemas. O conhecimento sobre as respostas reprodutivas das briófitas nas agroflorestas deverá fornecer subsídios para a elaboração de estratégias de conservação do grupo, além de ajudar a compreender a capacidade das cabucas em manter as comunidades de briófitas na região sul da Bahia, Brasil.

Considerando que a brioflora nas agroflorestas de cacau na região sul da Bahia ainda não foi estudada, o objetivo desse estudo foi caracterizar e comparar as comunidades de briófitas epífitas (riqueza e composição das espécies) entre agroflorestas de cacau e a floresta nativa, além de investigar como as diferentes estratégias reprodutivas (sexuais e assexuais) estão influenciando a estruturação dessas comunidades. Tendo em vista a ausência de informações sexuais e reprodutivas para as briófitas associadas a esses agrossistemas, as seguintes questões são propostas: 1) O modo reprodutivo predominante (sexual ou assexual) difere entre as comunidades de briófitas em agroflorestas de cacau e floresta nativa? 2) O sucesso reprodutivo (formação de esporófito) entre as dícoicas é menor nas agroflorestas do que na floresta? 3) As espécies que apresentam maior abundância nas agroflorestas tendem a apresentar reprodução assexuada frequente?

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado em agroflorestas de cacau e em floresta nativa na região sul da Bahia, Brasil (14°41'–15°22' S e 39°02'–39°11' W, *Datum* WGS 84 – ver Figura 1). A vegetação na área de estudo é composta por Floresta Tropical Úmida de terras Baixa (Oliveira-Filho e Fontes, 2000), o clima é caracterizado por temperatura média anual de 24 °C, a umidade relativa do ar média varia entre 80-90% e a precipitação anual varia entre 1200-1800 mm (Mori et al., 1983; Thomas et al., 1998).

As briófitas foram estudadas em um total de nove áreas de estudo com uma distância mínima de 2km entre si: Seis agroflorestas de cacau e três áreas de floresta nativa. Três agroflorestas estão situadas no município de Una (CAU) e as outras três em Ilhéus (CAI). As áreas de Floresta Nativa (FN) estão inseridas na Reserva Biológica de Una, uma unidade de conservação reconhecida pelo bom estado de conservação de seus remanescentes florestais, altos níveis de riqueza de espécies, diversidade biológica e endemismos dentro da Floresta Atlântica (Thomas et al., 1998; Amorim et al., 2008; Murray-Smith et al., 2008). As seis agroflorestas são semelhantes em relação ao tipo de sombreamento (feito por árvores nativas), intensidade de manejo (baixa) e idade (entre 40 a 60 anos). As informações sobre as agroflorestas foram obtidas com os proprietários das plantações. Essas precauções foram tomadas para evitar os efeitos desses fatores sobre as comunidades de briófitas (Acebey et al., 2003; Andersson e Gradstein, 2005; Ariyanti et al., 2008).

A floresta nativa possui o sub-bosque significativamente mais denso do que as agroflorestas em Una e em Ilhéus. O DAP médio das árvores, a temperatura média anual e a precipitação média anual não diferem entre a floresta e as agroflorestas estudadas. A abertura do dossel é significativamente menor na floresta nativa do que nas agroflorestas em Una, mas não difere das agroflorestas em Ilhéus (Tabela 1).

2.2. Amostragem das briófitas

As atividades de coleta ocorreram entre setembro/2014 e agosto/2015. Em cada uma das nove áreas foram estabelecidas cinco parcelas de 10 x 10 m, com distância mínima de 100 m entre elas. As briófitas foram então coletadas considerando apenas a primeira zona do gradiente vertical, que vai da base do tronco até a altura de 2m (para zonas do gradiente vertical ver Pócs (1982)). Em cada parcela, as briófitas foram amostradas em 6-8 árvores (nativas e cacauzeiro) com DAP \geq 5 cm (Gradstein et al., 1996), com distância mínima entre si de 2 m. O número de árvores amostradas variou em algumas parcelas inseridas em agroflorestas pela insuficiência de árvores que apresentassem os requisitos mínimos de DAP e de distância.

2.3. Tratamento dos dados

A identificação das espécies foi realizada com auxílio de literatura especializada (ex. Fulford, 1963, 1966, 1968, 1976; Florschütz, 1964; Sharp et al., 1994; Buck 1998; Gradstein et al., 2001; Bastos e Yano, 2002; Dauphin, 2003; Gradstein e Costa, 2003) e nós adotamos os sistemas de classificação propostos por Crandall-Stotler et al. (2009) e Goffinet et al. (2009), para hepáticas e musgos, respectivamente. O material testemunho se encontra depositado no Herbário Geraldo Mariz, da Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.

A abundância de cada espécie foi determinada de acordo com o número total de árvores colonizadas por uma dada espécie (= número de colônias de cada espécie). Foram examinados um total de 1.814 colônias de briófitas (FN: 546; CAU: 630; CAI: 638), as quais foram classificadas de acordo com a presença/ausência de estruturas reprodutivas, seguindo a classificação utilizada por Peñaloza-Bojacá et al. (2017): 1) Nenhuma: sem estruturas reprodutivas; 2) Sexual: com gametângios

intactos ou esporófitos remanescentes; 3) Assexual: com estruturas de reprodução assexuada; e 4) Sexual/Assexual: com estruturas sexuais e assexuadas.

Para a mensuração do sucesso reprodutivo nas colônias apenas os esporófitos (ou seus remanescentes) foram considerados (Alvarenga et al., 2013; Maciel-Silva et al., 2012; Pôrto et al., 2016). Esses parâmetros foram obtidos apenas para as espécies dioicas, uma vez que monoicas apresentam seus gametângios no mesmo gametófito e a capacidade de autofertilização nessas espécies contribui para maior frequência na formação de esporófitos (Longton e Schuster, 1983; Longton, 1992).

As informações sobre o sistema sexual das espécies foram compiladas a partir de observações do material coletado e informações obtidas em literatura (ex. Sharp et al., 1994; Gradstein e Costa, 2003; Costa, 2008; Gradstein e Ilkiu-Borges, 2009).

2.4. Análise de dados

Para este estudo, a floresta nativa foi comparada com as agroflorestas em Una (CAU) e em Ilhéus (CAI) separadamente. Essa decisão foi tomada devido as diferenças no contexto de paisagem entre os dois municípios, com Ilhéus apresentando uma maior proporção de agroflorestas e Una apresentando uma maior proporção de mata nativa em estágio avançado de regeneração (Landau, 2003). Também, estudos realizados por Faria et al. (2006) e Faria et al. (2007) mostraram que essas diferenças entre Una e Ilhéus influenciam os padrões de riqueza e composição das espécies mantidas pelas agroflorestas nessas paisagens.

2.4.1. Riqueza e composição de briófitas

A completude das amostragens em FN, CAU e CAI foram avaliadas através de curvas de acumulação de espécies. As diferenças na riqueza de espécies entre FN, CAU e CAI foram avaliadas através de ANOVA *One-way* e testes de Tukey *a posteriori*. Estas análises foram realizadas para a comunidade e para hepáticas e musgos, separadamente. A homogeneidade das variâncias e homocedasticidade dos resíduos foram testadas com os testes Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente.

As espécies foram consideradas comuns em FN, CAU e CAI quando sua abundância representava 10% ou mais de todas as árvores amostradas em cada um dos três conjuntos de áreas (adaptada a partir de Ariyanti et al. 2008).

Diferenças na composição de espécies foram avaliadas a partir do *cluster* resultante de uma análise de agrupamento com o método UPGMA (do inglês *Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*) realizada a partir de uma matriz de dissimilaridade entre as nove comunidades e com Distância de Bray-Curtis, no software Fitopac 2.1 (Sheperd, 2010). Para testar a significância dos grupos formados pela análise de agrupamento utilizamos um teste MRPP (do inglês *Multi-Response Permutation Procedures*) (Mielke e Berry, 2007), no software PCOrd 4.1 (McCane e Mefford, 1999). O MRPP descreve a homogeneidade dentro dos grupos e fornece o índice A que varia entre 0 e 1, onde A = 0 indica heterogeneidades iguais dentro e entre grupos, enquanto A = 1 indica uma maior heterogeneidade entre os grupos do que dentro dos grupos (McCune e Grace, 2002).

A correlação entre a similaridade florística e a distância geográfica e/ou as condições ambientais foi verificada através de testes de Mantel simples com 999 permutações, no software Fitopac 2.1 (Shepherd, 2010). Para estas análises foram utilizadas uma matriz de espécies, uma matriz com de variáveis ambientais (ambas com distância Euclidiana) e uma matriz de coordenadas geográficas (distância Geográfica).

2.4.2. Estratégias reprodutivas

O modo reprodutivo predominante (sexuado ou assexuado) foi estimado para cada uma das nove áreas estudadas, através do Índice Reprodutivo (RI) desenvolvido por Peñaloza-Bojacá et al. (2017). Este índice é dado pela equação $RI = (\sum n.1) + (\sum m.2) / (\sum n + m)$, onde n é o número de colônias onde os gametófitos apresentam apenas estruturas de reprodução assexuada, m é o número de colônias onde os gametófitos apresentam esporófitos (ou perianto, no caso das hepáticas) e $\sum n + m$ é o número total de colônias onde são encontrados gametófitos com estruturas para ambas as estratégias reprodutivas. O RI varia entre 1 e 2, onde os valores próximos de 1 indicam comunidades com tendência à reprodução assexuada e valores próximos de 2 indicam comunidades com tendência à reprodução sexuada.

Os valores de RI foram obtidos para as comunidades (considerando monoicas e dioicas) e para os conjuntos de espécies de dioicas, tendo sido comparados entre as agroflorestas e a floresta através do teste Kruskal-Wallis. O índice não foi calculado para monoicas já que sua capacidade de autofertilização nessas espécies deve garantir uma alta frequência de reprodução sexuada (Longton e Schuster, 1983; Longton, 1992).

O número de espécies e o número de colônias portando estruturas de reprodução (sexuada ou assexuada) para as monoicas e dioicas separadamente, foram comparados entre as agroflorestas e a floresta por meio do teste Kruskal-Wallis.

3. Resultados

3.1. Riqueza e composição de briófitas

Foram identificados um total de 143 *taxa* de briófitas, incluindo 88 hepáticas (oito famílias) e 56 musgos (17 famílias). Entre as hepáticas, Lejeuneaceae foi a família mais representativa (60 espécies) e entre os musgos, Calymperaceae foi a família com maior número de espécies (12) (Tabela 2).

As curvas de acumulação de espécies evidenciaram uma aproximação de assíntota para FN, CAU e CAI (Figura 2), indicando uma suficiência das amostragens. Apesar do número acumulado de espécies em FN ter sido superior ao observado em CAU e em CAI, a perda de espécies não foi significativa para a comunidade. A riqueza de hepáticas em CAI foi significativamente menor que em CAU e em FN, as quais não diferiram entre si ($F_{2,6}=6.27, p=0.03$). A riqueza de musgos não foi afetada (Figura 3).

Cinquenta e quatro espécies foram compartilhadas por CAU e CAI, das quais 26 espécies ocorreram também em FN. O cluster resultante da análise de agrupamento evidenciou a formação de dois grupos distintos: um composto apenas pelas áreas de floresta e o outro por todas as agroflorestas (CAU + CAI) (Correlação cofenética: 0.97) (Figura 4). O MRPP mostrou que a heterogeneidade entre os grupos é maior do que dentro deles ($A = 0.46, p = 0.001$). Treze espécies foram consideradas comuns para a floresta, das quais duas foram compartilhadas com CAU. Para as agroflorestas, 21 espécies foram consideradas comuns, das quais 13 *spp.* foram compartilhadas

por CAU e CAI, apresentando, inclusive, valores similares de abundância (Tabela 2). Cinquenta e sete espécies ocorreram exclusivamente em FN, 12 em CAU e 12 em CAI.

Os testes de Mantel mostraram que a similaridade florística entre as comunidades está positivamente correlacionada com as variáveis ambientais ($rM = 0.66$, $p(rM) = 0.01$). A similaridade florística e a distância geográfica não foram correlacionadas ($rM = 0.14$, $p(rM) = 0.19$).

3.2. Estratégias reprodutivas

Do total de colônias analisadas, 1.059 não apresentavam quaisquer estruturas reprodutivas, 466 possuíam gametófitos com estruturas de reprodução sexuada, 264 possuíam gametófitos com estruturas de reprodução assexuadas e 25 apresentaram gametófitos com estruturas para ambas as estratégias reprodutivas.

O índice reprodutivo (RI) para as comunidades variou entre 1,76 e 1,84 para as áreas de floresta, entre 1,55 e 1,72 para agroflorestas em Una e entre 1,34 e 1,69 para as agroflorestas em Ilhéus. Para as espécies dioicas, apenas uma agrofloresta localizada em Una apresentou valor de RI próximo aos valores observados nas florestas, ao passo que demais apresentaram valores mais baixos de RI. Os menores valores de RI foram encontrados nas agroflorestas em Ilhéus, entretanto os valores encontrados para as agroflorestas e florestas não diferiram, nem para as comunidades e nem para as dioicas (Tabela 3).

A número e a abundância de espécies dioicas portando estruturas de reprodução sexuada foram menores nas agroflorestas, em comparação com a floresta nativa (Riqueza: $H(Chi^2) = 5.95$, $p = 0.03$; Abundância: $H(Chi^2) = 5.96$, $p = 0.05$). A reprodução assexuada entre as dioicas nas agroflorestas não diferiu do observado na floresta (Riqueza: $H(Chi^2) = 3.08$, $p = 0.20$; Abundância: $H(Chi^2) = 5.42$, $p = 0.06$), embora agroflorestas tenham apresentado uma maior proporção de colônias dioicas assexuadas. A riqueza e a abundância de monoicas apresentando estruturas reprodutivas não foram afetadas (Tabela 4).

Entre as espécies dioicas consideradas comuns nas agroflorestas, predominaram aquelas com abundância na produção de estruturas de reprodução assexuada (*Calymperes palisotii*, *Cheilolejeunea rigidula*, *C. clausa*, *Crossomitrium patrisiae*, *Henicodium geniculatum*, *Lejeunea*

laetevirens, *L. tapajosensis*, *Meteorium nigrescens*, *Plagiochila montagnei*, *Pilotrichum evanescens* e *Radula quadrata*). Espécies monoicas produzindo esporófitos também foram apresentaram elevados valores de abundância nas agroflorestas (ex. *Cheiloljeune trifraria*, *Frullania riojaneirensis*, *helicodontium capillare*, *Lopholejeunea subfusca*, *Neckeropsis disticha*, *Symbiezidium barbiflorum*).

4. Discussão

Os resultados obtidos sugerem que as agroflorestas de cacau no sul da Bahia mantêm comunidades de briófitas tão ricas quanto a floresta nativa na região, entretanto quando musgos e hepáticas são considerados separadamente, essas últimas sofrem perda significativa de espécies apenas nas agroflorestas localizadas em Ilhéus. A composição de espécies é bastante similar entre as agroflorestas, independente da distância entre elas (as áreas CAU estão a pelo menos 50Km das áreas CAI), e distinta das comunidades em FN. Embora as comunidades de briófitas (independente do sistema sexual) em FN tenham mostrado uma tendência à reprodução sexuada maior do que as agroflorestas, não houve a predominância de um ou outro modo reprodutivo. Para as dioicas, todas as agroflorestas em Ilhéus apresentaram predominância de modo reprodutivo assexuado, mas nas agroflorestas em Una o modo reprodutivo variou entre sexuada e assexuada, com uma das áreas apresentando valor muito próximo das florestas. Apesar disso, o sucesso reprodutivo entre as dioicas é menor do que na floresta e espécies com frequência de reprodução assexuada foram preponderantes entre as dioicas mais abundantes nas agroflorestas.

4.1. Riqueza e composição de briófitas nas agroflorestas

De modo geral, os padrões de riqueza e composição de espécies observados nesse estudo estão de acordo com a maioria dos achados para briófitas em agroflorestas de cacau (por exemplo, Steffan-Dewenter et al., 2007; Ariyanti et al., 2008; Sporn et al., 2009; Deheuvels et al., 2014), com exceção de Gradstein e Sporn (2010) que detectaram uma perda significativa de espécies para as comunidades de briófitas nas agroflorestas em comparação com a floresta nativa.

Diferente dos resultados observados aqui para as hepáticas, Sporn et al. (2009) compararam agroflorestas de cacau com a floresta nativa na Indonésia e não detectaram qualquer efeito do tipo de hábitat sobre a riqueza de hepáticas ou musgos. Também em agroflorestas de cacau na

Indonésia, Ariyanti et al. (2008) observaram uma diminuição da riqueza de musgos, mas não de hepática. Comparando as comunidades de briófitas em agroflorestas no Equador com diferentes níveis de manejo, Andersson e Gradstein (2005) observaram que apenas as hepáticas foram afetadas pelo aumento da intensidade de manejos nas plantações, apresentando uma perda significativa na diversidade. Alguns estudos têm mostrado que as hepáticas são menos tolerantes do que os musgos às alterações nas condições microambientais (ex. temperatura e umidade do ar) (Frahm e Ohlemüller, 2001; Hylander e Hedderson, 2006; Henriques et al., 2016). A maior sensibilidade das hepáticas às condições ambientais adversas pode estar relacionada à menor variedade morfológica encontrada nesse grupo, em comparação aos musgos, o que lhes confere uma menor tolerância às condições ambientais mais estressantes (Goffnet et al., 2009).

O fato de apenas as agroflorestas em Ilhéus terem apresentado uma perda significativa de espécies, em relação à floresta, pode ter três possíveis explicações: 1) A proximidade com a floresta nativa pode aumentar a riqueza de briófitas nas agroflorestas de cacau (Deheuvels et al., 2014), e isso pode explicar o fato de que as agroflorestas em Una não apresentaram perda de hepáticas. Por outro lado, as plantações de Ilhéus também foram comparadas com floresta nativa em Una, a qual pode ser naturalmente mais rica que a floresta nativa em Ilhéus; 2) A paisagem na qual as agroflorestas estão inseridas em Ilhéus é mais fragmentada, possui poucos e pequenos fragmentos florestais e uma maior proporção de áreas cultivo de cacau (Landau, 2003). Em um estudo realizado na mesma região cacauzeira, Faria et al. (2007), observaram que, independente do grupo biológico analisado, as agroflorestas de cacau inseridas na paisagem de Ilhéus sustentam comunidades mais empobrecidas que as agroflorestas em Una; 3) A perda de espécies de hepáticas na região estudada aqui pode ser resultado de uma combinação das duas causas citadas anteriormente.

Apesar de terem apresentado resultados distintos, ao menos para a riqueza de hepáticas, as agroflorestas em Una e Ilhéus mantêm comunidades com composição de espécies bastante similar e ambas se distinguem das florestas estudadas. Estruturalmente, as agroflorestas em Una e Ilhéus não apresentam diferenças (ex. similar em densidade do sub-bosque, DAP médio e abertura do dossel) fazendo com que mantenha condições ambientais similares como por exemplo uma maior entrada de luz no sub-bosque (Dietz et al., 2006; Ashcroft e Gollan, 2012). Alterações nas condições microclimáticas das agroflorestas, em relação a floresta, têm um papel importante na determinação da composição das comunidades de briófitas nesses agrossistemas (Sporn et al., 2009). De uma maneira geral, em florestas perturbadas a composição das comunidades pode ser caracterizada pelo aumento das espécies generalistas de nicho ou espécies melhor adaptadas às novas condições

ambientais criadas pela perturbação (Gradstein, 1992; Costa, 1999; Acebey et al., 2003; Alvarenga e Pôrto, 2007; Silva e Pôrto, 2009; Alvarenga et al., 2010; Gradstein e Sporn, 2010).

4.2. Estratégias reprodutivas

Em termos reprodutivos das colônias de briófitas nas agroflorestas, não foi observado um modo reprodutivo predominante para as comunidades (considerando espécies monoicas e dioicas), porém houve tendência ao modo reprodutivo assexuado para as dioicas nas agroflorestas em Ilhéus, mas não nas agroflorestas em Una. Tendo em vista que monoicas e dioicas foram consideradas juntas na análise das comunidades, é possível que as altas frequências de esporófitos comuns às monoicas (Frey e Kürschner, 2011; Longton e Schuster, 1983; Maciel-Silva et al., 2012) tenham diluído o efeito da elevada reprodução assexuada observado para as dioicas.

Os resultados mostraram que o sucesso reprodutivo (formação de esporófito) é menor no conjunto de espécies com sistema sexual dioico nas agroflorestas, em comparação com a floresta. A perda na reprodução sexuada entre as dioicas pode ter graves consequências para a manutenção de suas populações, como por exemplo, aumentar sua vulnerabilidade frente a distúrbios ambientais e tornando-as mais suscetíveis à extinção local (Cleavitt, 2005). Isso porque muitas espécies dioicas compensam a escassez de reprodução sexuada com estratégias assexuadas (Frey e Kürschner, 2011). Contudo, uma vez que os novos indivíduos gerados são clones das plantas-mãe, a reprodução assexuada contribui para a segregação de gametófitos masculinos e femininos e a criação de colônias unissexuais, o que tende a dificultar os eventos de fertilização nessas espécies (McLetchie e Puterbaugh, 2000; Bisang e Hedenäs 2005). Entretanto, estruturas de reprodução assexuada possuem uma maior tolerância à dessecação em comparação aos esporos (Proctor et al., 2007; Stark et al., 2016), sendo úteis para uma rápida colonização da espécie no ambiente (Frey e Kürschner, 2011; Laenen et al., 2015) e favorecendo uma ampla distribuição local (Söderström e Herben, 1997; Laaka -Lindberg et al., 2003).

De uma maneira geral, as comunidades de briófitas nas agroflorestas são principalmente caracterizadas pela elevada abundância de espécies monoicas produzindo esporófitos e por espécies dioicas com predominância de reprodução assexuada. A prevalência de espécies com as características reprodutivas citadas pode levar a uma menor resiliência ecológica das comunidades. Isso porque a autofertilização comum às monoicas deve gerar uma baixa variação genética (Longton e Schuster, 1983; Stark e Brinda, 2013) e a frequência de reprodução assexuada nas

dioicas sujeitam suas populações a uma perda significativa nos níveis de diversidade genética, além da perda de fluxo gênico entre elas (Spagnuolo et al., 2007; Buczkowska et al., 2010; Wang et al., 2012).

5. Implicações para a conservação

Estudos em diferentes florestas tropicais têm demonstrado que plantações de cacau sombreado por árvores nativas são importantes para a manutenção das comunidades de briófitas (por exemplo, Ariyanti et al., 2008; Sporn et al., 2009; Deheuvels et al., 2104). Esses estudos têm focado principalmente em aspectos taxonômicos (ex. riqueza e composição) e mostram que não há perda de espécies (comunidade total ou musgos e hepáticas, separadamente), mas há uma elevada substituição das espécies nas agroflorestas. A presente pesquisa, além de detectar uma redução significativa de hepáticas nas agroflorestas em Ilhéus, trouxe as primeiras informações sobre como aspectos reprodutivos das espécies estão influenciando as comunidades de briófitas em agroflorestas de cacau.

O aumento na quantidade de agroflorestas deve levar à homogeneização das comunidades de briófitas na região sul da Bahia, uma vez que esses habitats tendem a manter uma as mesmas espécies, independente da proximidade entre eles. Ou seja, as agroflorestas da região estudada apresentam uma brioflora característica para esse tipo de habitat, a qual é distinta da brioflora mantida nas florestas nativas. Além disso, as comunidades nas agroflorestas são principalmente compostas por espécies monoicas produzindo esporófitos e por espécies dioicas que frequentemente se reproduzem assexuadamente. Esses resultados sugerem que a substituição de espécies nas agroflorestas também está relacionada às suas estratégias reprodutivas. Esses achados dão ainda mais força à ideia de que, embora sejam importantes para manter uma parcela da biodiversidade local, as agroflorestas de cacau são habitats complementares à conservação da biodiversidade e não substituem o habitat nativo (Schroth et al., 2004).

Agradecimentos

Agradecemos à Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE) pela bolsa concedida à primeira autora; À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) pelo financiamento ao projeto PAM 0003/2013; À equipe gestora da Reserva Biológica de Una pelo

apoio logístico; À Maxwell Silveira, Robson Oliveira Rafael Santos pela ajuda nas atividades de campo; Às especialistas Dr. Anna Luiza Ilkiu Borges e Dr. Juçara Bordin pela confirmação de algumas espécies.

Referências

- Acebey, C., Gradstein, S.R., Krömer, T., 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows in Bolivia. *J. of Trop. Ecol.* 18, 1-16.
- Alvarenga, L.D.P., Pôrto, K.C., 2007. Patch Size and Isolation Effects on Epiphytic and Epiphyllous Bryophytes in Fragmented Brazilian Atlantic Forest. *Biol. Conserv.* 134, 415-27.
- Alvarenga, L.D.P., Pôrto, K.C., Oliveira, J.R.P.M., 2010. Habitat loss effects on spatial distribution of epiphytic bryophytes in a Brazilian Atlantic forest. *Biodivers. Conserv.* 19, 619-635.
- Alvarenga, L.D., Pôrto, K.C., Zartman, C.E., 2013. Sex ratio, spatial segregation, and fertilization rates of the epiphyllous moss *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll. Hal. in the Brazilian Atlantic rainforest. *J. Bryol.*, 35, 88-95.
- 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. *Cryptogam., Bryol.* 38, 3-17.
- Amorim, A.M., Thomas, W.W., Carvalho, A.M.V., Jardim, J.G., 2008. Floristic of the Una Biological Reserve, Bahia, Brazil. In: Thomas W (ed.). *The Atlantic Coastal Forests of Northeastern Brazil*. Mem. N. Y. Bot. Gard. 100, 67-146.
- Andersson, M.S., Gradstein, S.R., 2005. Impact of management intensity on non-vascular epiphyte diversity in cacao plantations in Western Ecuador. *Biodivers. Conserv.* 14, 1101-1120.
- Araújo, M., Alger, K., Rocha, R., Mesquita, C.A.B. 1998. A Mata Atlântica do sul da Bahia: situação atual, ações e perspectivas. *Reserva da Biosfera da Mata Atlântica – MAB – UNESCO*, 8, 1-36
- Ariyanti, N.S., Bos, M.M., Kartawinata, K., Tjitrosoedirdjo, S.S., Guhardja, E., Gradstein, S.R., 2008. Bryophytes on tree trunks in natural forests, selectively logged forests and cacao agroforests in Central Sulawesi, Indonesia. *Biol. Conserv.* 141, 2516-2527.
- Ashcroft, M.B., Gollan, J.R., 2012. Fine-resolution (25m) topoclimatic grids of near-surface (5cm) extreme temperatures and humidities across various habitats in a large (200 x 300km) and diverse region. *Int. J. Climatol.* 32(14), 2134-2148.
- Bastos, C.J.P., Yano, O., 2002. *Pycnolejeunea porrectilobula* (Lejeuneaceae), a new specie from Brazil. *Nova Hedwigia* 74(3-4), 439-443.

- Bisang, I., Ehrlén, J., Hedenäs, L., 2004. Mate limited reproductive success in two dioicous mosses. *Oikos* 104, 291-298.
- Bisang, I., Hedenäs, L., 2005. Sex ratio patterns in dioicous bryophytes re-visited. *Journal of Bryology* 27, 207–219.
- Buck, W.R., 1998. Pleurocarpous mosses of the West Indies. *Mem. N. York Bot. Gard.* 82, 1-401.
- Buczowska, K., Sawicki, J., Szczecinska, M., Klama, H., Milewicz, M. and Baczkiewicz, A., 2010. Genetic variation in the liverwort *Bazzania trilobata* inferred from ISSR markers. *J. Bryol.* 32, 265-274.
- Cassano, C.R., Schroth, G., Faria, D., Delabie, J.H.C., Bede, L., Oliveira, L.C., Mariano-Neto, E., 2014. Desafios e recomendações para a conservação da biodiversidade na região cacauieira do sul da Bahia Ilhéus, BA. CEPLAC/CEPEC. *Bol. Téc. n° 205.* 54p.
- Cleavitt, N.L., 2005. Patterns, Hypotheses and processes in the biology of rare Bryophytes. *Bryologist* 108(4), 554-566.
- Costa, D.P., 2008. Metzgeriaceae. *Flora Neotropica Monograph* 102. N. Y. Bot. Gard., 170 pp.
- Costa, D.P., 1999. Epiphytic bryophyte diversity in primary and secondary lowland rainforests in southeastern Brazil. *Bryologist* 102, 320-326.
- Crandall-Stotler, R.E., Long, D.G., 2009. Phylogeny and classification of the Marchantiophyta. *Edinburgh J. Bot.* 66, 155-198.
- Comeau, P., 2000. Measuring light in the forest. Extension Note. Alberta: B.C. Ministry of Forests Research Branch.
- Cronberg, N. 2002. Colonization dynamics of the clonal moss *Hylocomium splendens* on islands in a Baltic land uplift area: reproduction, genet distribution and genetic variation. *J. Ecol.* v.90, p.925-35.
- Dauphin, G., 2003. Ceratolejeunea. *Flora Neotrop. Monograph* 90, 86 pp.
- Deheuvels, O., Rousseau, G.X., Quiroga, G.S., Franco, M.D., Cerda, R., Mendoza, S.J.V., Somarriba, E., 2014. Biodiversity is affected by changes in management intensity of cacao-based agroforests. *Agrof. Syst.* 88, 1-19.
- Delabie, J.H.C., Jahyny, B., Nascimento, I.C., Mariano, C.S.F., Lacau, S., Campiolo, S., Philpott, S.M., Leponce, M., 2007. Contribution of cacao plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic forest fauna of southern Bahia, Brazil. *Biodivers. Conserv.* 16, 2359-2384.
- Dietz, J., Hölischer, D., Leuschner, C., Hendrayanto, 2006. Rainfall partitioning in relation to forest structure in differently managed montane forest stand in Central Sulawesi, Indonesia. *Forest Ecol. Manag.* 237, 170-178.

- Faria, D., Baumgarten, J., 2007. Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil. *Biodivers. Conserv.* 16, 291-312.
- Faria, D., Laps, R.R., Baumgarten, J., Cetra, M., 2006. Bat and bird assemblages from forests and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic rainforest of southern Bahia, Brazil. *Biodivers. Conserv.* 15, 587-612.
- Florschütz, P.A., 1964. *The Mosses of Suriname*. Leiden, E. J. Brill.
- Fontoura, T., Cazetta, E., Catenacci, L., de Vleeschouwer, K., Raboy, B., 2010. Diurnal frugivores on the Bromeliaceae *Aechmea depressa* L.B. Sm. from northeastern Brazil: the prominent role taken by a small forest primate. *Biot. Neotrop.* 10, 351-354.
- Frey, W., Kürschner, H., 2011. Asexual reproduction, habitat colonization and habitat maintenance in bryophytes. *Flora* 206(3), 173-184.
- Fulford, M.H., 1963. Manual of the leafy Hepaticae of Latin America I. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 11, 1-172.
- Fulford, M.H., 1966. Manual of the leafy Hepaticae of Latin America II. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 11, 173-276.
- Fulford, M.H., 1968. Manual of the leafy Hepaticae of Latin America III. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 11, 277-392.
- Fulford, M.H., 1976. Manual of the leafy Hepaticae of Latin America I. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 11, 393-535.
- Frahm, J.P., Ohlemüller, R., 2001. Ecology of bryophytes along altitudinal and latitudinal gradients in New Zealand. *Studies in austral temperate rain forest bryophytes* 15. *Trop. Bryol.* 20, 117-137.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P., 1999. Gap light analyzer (GLA): imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. *Users Manual and Program Documentation, version 2.0*. New York: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies.
- Gemmell, A.R., 1950. *Studies in the Bryophyta. I. The influence of sexual mechanism on varietal production and distribution of British Musci*. *N. Phytol.* 49, 64-71.
- Glime, Janice M., "Chapter 7 - Water Relations" (2017). *Bryophyte Ecology Volume 1: Physiological Ecology*. 6.
<https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/6> (accessed 21.12.2017).
- Goffinet, B., Buck, W.R., Shaw, A.J., 2009. Morphology and classification of the Bryophyta, in: Goffinet, B., Shaw, A.J. (Eds.) *Bryophyte Biology* 2, pp 55-138.

- Gradstein, S.R., 1992. Threatened bryophytes of the Neotropical Rain Forest: a status report. *Trop. Bryol.* 6, 83-93.
- Gradstein, S.R., Costa, D.P., 2003. The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 88, 1-673.
- Gradstein, S.R., Sporn, S.G., 2010. Land-use change and epiphytic bryophyte diversity in the Tropics. *Nova Hedwigia, Beiheft*, 138, 311-323.
- Gradstein, S.R., Churchill, S.P., Salazar, A.N., 2001. Guide to the bryophytes of Tropical America. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 86: 1-577.
- Gradstein, S.R., Hietz, P., Lücking, R., Lücking, A., Sipman, H.J.M., Vester, H.F.M., Wolf, J.H.D., Gardette, E., 1996. How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forests. *Ecotropica*. 2, 59-72.
- Gradstein, S.R., Ilkiu-Borges, A.L., 2009. Guide to the Plants of Central French Guiana. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 88, 140 pp.
- Hallingbäck, T., Hodgetts, N., 2000. Mosses, liverworts & hornworts: a status survey and conservation action plan for bryophytes. - IUCN, Gland.
- Harvey, C.A., Villalobos, G., 2007. Agroforest systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodivers. Conserv.* 16, 2257-292.
- Henriques, D.S.G., Borges, P.A.V., Ah-Peng, C., Gabriel, R., 2016. Mosses and liverworts show contrasting elevational distribution patterns in an oceanic island (Terceira, Azores): the influence of climate and space. *J. Bryology*. 38, 183-194.
- Hylander, K., Dynesius, M., Jonsson, B.G., Nilsson, C. 2005. Substrate form determines the fate of bryophytes in riparian buffer strips. *Ecol. Appl.* 15(2), 674-688.
- Hylander, K., Hedderson, T., 2006. Does the width of isolated ravine forests influence moss and liverwort diversity and composition? A study of subtropical forests in South Africa. *Biodivers. Conserv.* 16, 1441-1458.
- Laaka-Lindberg, S., Hedderson, T.A., Longton, R.E., 2000. Rarity and reproductive characters in the British hepatic flora. *Lindbergia* 25, 78-84.
- Laaka-Lindberg, S., Korpelainen, H., Pohjamo, M., 2003. Dispersal of asexual propagules in bryophytes. *J. Hattori Bot. Lab.* 93, 319-30.
- Laenen, B., Machac, A., Gradstein, S.R., Shaw, B., Patiño, J., Désamoré, A., Goffinet, B., Cox, C.J., Shaw, J., Vanderpoorten, A., 2015. Geographical range in liverworts: does sex really matter? *J. Biogeog.* 43, 627-635.
- Landau, E.C., 2003. Padrões de Ocupação Espacial da Paisagem na Mata Atlântica do Sudeste da Bahia, Brasil, in: Prado, P.I., Landau, E.C., Moura, R.T., Pinto, L.P.S., Fonseca, G.A.B., Alger,

K. (Eds.). Corredores de Biodiversidade na Mata Atlântica do Sul da Bahia. IESB/CI/CABS/UFGM/UNICAMP.

- Longton, R.E., Schuster, R.M. 1983. Reproductive biology, in: Schuster, R.M. (Eds.) New Manual of Bryology 1. Hattori Bot. Lab., 386-462.
- Longton, R.E., 1992. Reproduction and rarity in British mosses. Biol. Conserv. 59, 89-98.
- Maciel-Silva, A.S., Valio, I.F.M., Rydin, H., 2012. Altitude affects the reproductive performance in monoicous and dioicous bryophytes: examples from a Brazilian Atlantic rainforest. AoB PLANTS 12, 1–14.
- Maciel-Silva, A.S., Gaspar, E.P., Conceição, F.P., Santos, N.D., Costa, D.P., 2016. Reproductive biology of *Syzygiella rubricaulis* (Nees) Steph. (Adelanthaceae, Marchantiophyta), a liverwort disjunctly distributed in high-altitude Neotropical mountains. Plant Biol. 18, 601-608.
- McCune, B., Grace, J.B., 2002. Analysis of Ecological Communities. MjM Press, Oregon.
- McCune, B., Mefford, M.J., 1999. PC-ORD: multivariate analysis of ecological data, version 4.10. Gleneden Beach: MjM Software Design.
- McLetchie, D.N., Puterbaugh, N. 2000. Population sex ratios, sexspecific clonal traits and tradeoffs among these traits in the liverwort *Marchantia inflexa*. Oikos, 90, 227-237.
- Medina, N.G., Albertos, B., Lara, F., Mazimpaka, V., Garilleti, R., Draper, D., Hortal, J., 2014. Species richness of epiphytic bryophytes: drivers across scales on the edge of the Mediterranean. Ecograp. 37(1), 80-93.
- Mielke, P.W., Berry, K.J., 2007. Permutation Methods: a distance function approach. A Distance Function Approach. Second Ed. Springer-Verlag, New York.
- Mori, S.A., Boom, B.M., Carvalho, A.M.E., Santos, T.S., 1983. Southern Bahian moist forests. The Bot. Rev. 49(2), 155-232.
- Murray-Smith, C., Brumitt, N.A., Oliveira-Filho, A.T., Bachman, S., Moat, J., Lughada, E.N., Lucas, E.J., 2008. Plant diversity hotspots in the Atlantic coastal forests of Brazil. Conserv. Biol. 23(1), 151-163.
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. Biotropic. 32, 793-810.
- Oliveira, S.M., Pôrto, K.C., 1998. Reprodução sexuada em musgos acrocápicos do estado de Pernambuco, Brasil. Acta Botanica Brasilica 12(3), 385-392.
- Oliveira, S.M., ter Steege, H., Cornelissen, J.H.C., Gradstein, S.R., 2009. Niche assembly of epiphytic bryophyte communities in the Guianas: a regional approach. J. Biogeograp. 36, 2076-2084.

- Pardini, R., Faria, D., Accacio, G.M., Laps, R.R., Mariano-Neto, E., Paciencia, M.L.B., Dixo, M., Baumgarten, J., 2009. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: a multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agroforest mosaic in southern Bahia. *Biol. Conserv.* 142, 1178-1190.
- Peñaloza-Bojacá, G.F., Oliveira, B.A., Araújo, C.A.T., Fantecelle, L.B., Maciel-Silva, A.S., 2017. Bryophyte reproduction on ironstone outcrops: delicate plants in harsh environments. *Flora*, 238, 155-161.
- Pharo, E.J., Zartman, C.E. 2007. Bryophytes in a changing landscape: The hierarchical effects of habitat fragmentation on ecological and evolutionary processes. *Biol. Conserv.*, 135, 315-325.
- Piasenti, F.B., Saito, C.H. 2014. Os diferentes métodos de cultivo de cacau no sudeste da Bahia, Brasil: aspectos históricos e percepções. *Bol. Mus. Paraense Emílio Goeldi*, 9(1), 61-78.
- Pócs, T. 1982. Tropical forest bryophytes. In: Smith, A.J.E. (ed) *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London, pp. 59-104.
- Pohjamo, M., Laaka-Lindberg, S., Ovaskainen, O., Korpelainen, H., 2006. Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Evol. Ecol.* 20, 415-430.
- Pôrto, K.C., Silva, I.C., Reis, L.C., Maciel-Silva, A.S., 2016. Sex ratios and sporophyte production in the moss *Bryum argenteum* Hedw. on a rock outcrop, north-eastern Brazil. *J. Bryol.*, 1-5.
- Proctor, M.C.F., Oliver, M.J., Wood, A.J., Alpert, A., Stark, L.R., Cleavitt, N.L., Mishler, B.D., 2007. Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *The American Bryol. Lichenol. Soc.* 110, 595-621.
- Proctor, M.C.F., Tuba, Z., 2002. Poikilohydry and homohydry: anthithesis or spectrum of possibilities? *New Phytol.* 156, 327-349.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142(6), 1141-1153.
- Sambuichi, R.H.R., 2006. Estrutura e dinâmica do componente arbóreo em área de cabruca na região cacauzeira do sul da Bahia, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 20(4), 943-954.
- Sambuichi, R.H.R., Vidal, D.B., Piasentin, F.B., Jardim, J.G., Viana, T.G., Menezes, A.A., Mello, D.L.N., Ahnert, D., Baligar, V.C., 2012. Cabruca agroforests in southern Bahia, Brazil: tree component, management practices and tree species conservation. *Biodivers. Conserv.* 21, 1055-1077.

- Sanches, L., Andrade, N.L.R., Nogueira, J.S., Biudes, M.S., Vourlitis, G.L., 2008. Índice de área foliar em floresta de transição amazônia cerrado em diferentes métodos de estimativa. *Ciência e Natureza* 30, 57-69.
- Schroth, G., Fonseca, G.A.B., Harvey, C.A., Gascon, C., Vasconcelos, H.L., Izac, A.N., 2004. Agroforest and Biodiversity Conservation, in: *Tropical Landscapes*. Washington, DC, Island Press. 523pp
- Sharp, A.J., Crum, H., Eckel, P.M., 1994. The moss flora of Mexico. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 69, 1113 pp.
- Shepherd, G.J., 2010. FITOPAC 2.1. Departamento de Botânica/UNICAMP.
- Silva, M.P.P., Pôrto, K.C., 2009. Effect of fragmentation on the community structure of epixylic bryophytes in Atlantic Forest remnants in the Northeast of Brazil. *Biodivers. Conserv.* 18, 317-337.
- Söderström, L., Herben, T., 1997. Dynamics of bryophyte metapopulations. *Adv. Bryol. Popul. Studies* 6, 205-240.
- Spagnuolo, V., Muscariello, L., Terracciano, S., Giordano, S., 2007. Molecular biodiversity in the moss *Leptodon smithii* (Neckeraceae) in relation to habitat disturbance and fragmentation. *J. Plant Research* 120, 595-604.
- Sporn, S.G., Bos, M.M., Hoffstätter-Müncheberg, M., Kessler, M., Gradstein, S.R., 2009. Microclimate determines community composition but not richness of epiphytic understory bryophytes of rainforest and cacao agroforests in Indonesia. *Func. Plant Biol.* 36(2), 171-179
- Stark, L.R., Brinda, J.C., 2013. An experimental demonstration of rhizautoicy, selfincompatibility, and reproductive investment in *Aloina bifrons* (Pottiaceae). *The Bryologist* 116, 43–52.
- Stark, L.R., Brinda, J.C., Greenwood, J.L., 2016. Propagula and shoots of *Syntrichia pagorum* (Pottiaceae) exhibit different ecological strategies of desiccation tolerance. *Bryolog.* 119, 181-192.
- Steffan-Dewenter, I. et al. (33 authors) (2007): Socioeconomic context and ecological consequences of rainforest conversion and agroforestry intensification. – *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.A.* 104, 4973-4978.
- Thomas, W.M.W., Carvalho, A.M.V., Amorim, A.M.A., Garrison, J.E., Arbelàez, A.L., 1998. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodivers. Conserv.* 7, 311-322.
- Valente, E.B., Pôrto, K.C., Bastos, C.J.P. 2017. Habitat heterogeneity and diversity of bryophytes in campos rupestres. *Acta Bot. Bras.*, 31, 241-249.
- Wang, Y., Zhu, Y., Wang, Y., 2012. Differences in spatial genetic structure and diversity in two mosses with different dispersal strategies in a fragmented landscape. *J. Bryol.*34(1), 9-16.

Wanger, T.C., Saro, A., Iskandar, D.T., Brook, B.W., Sodhi, N.S., Clough, Y., Tschardtke, T., 2009. Conservation value of cacao agroforest for amphibians and reptiles in south-east Asia: combining correlative models with follow-up field experiments. *J. Appl. Ecol.* 46, 823-832.

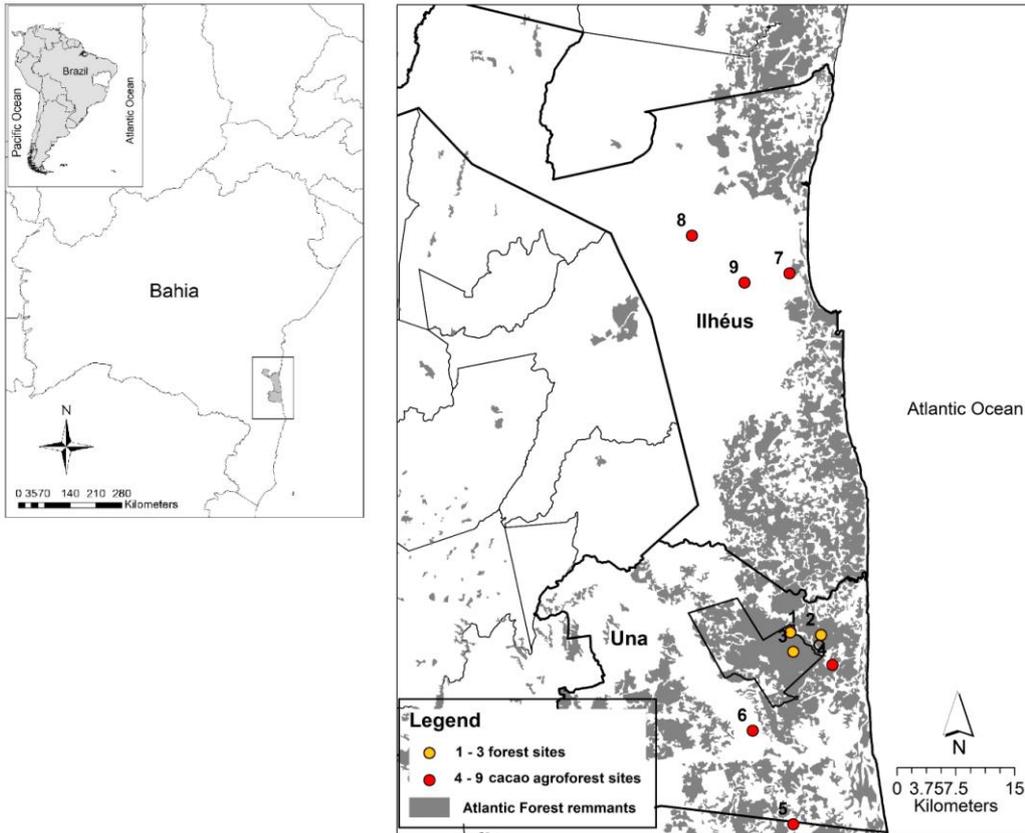


Figura 1. Localização das unidades amostrais na área de estudo no sul da Bahia, Brasil. A área em branco no mapa representa outros usos do solo como áreas de pastagem e agricultura não arborea, além de áreas urbanas. O polígono em destaque representa a Reserva Biológica de Una.

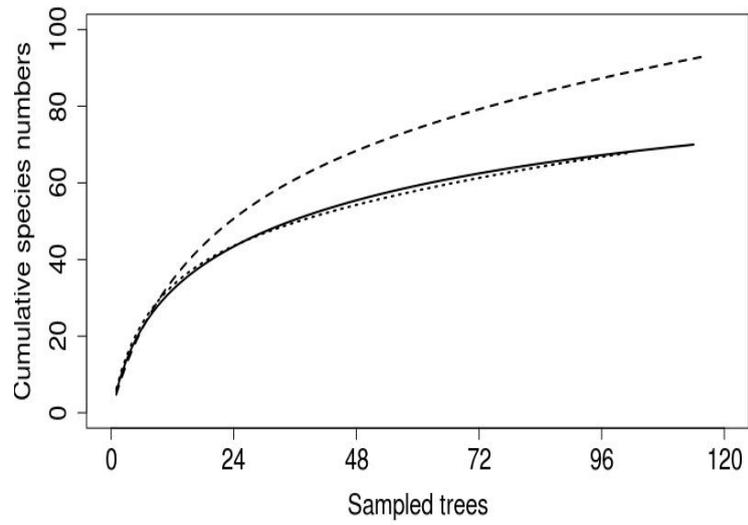


Figura 2. Curvas de acumulação das espécies de briófitas para a floresta nativa (linha tracejada), agroflorestas em Una (linha contínua) e agroflorestas em Ilhéus (linha pontilhada) na Floresta Atlântica na região sul da Bahia, Brasil. As árvores foram utilizadas como unidades de amostragem.

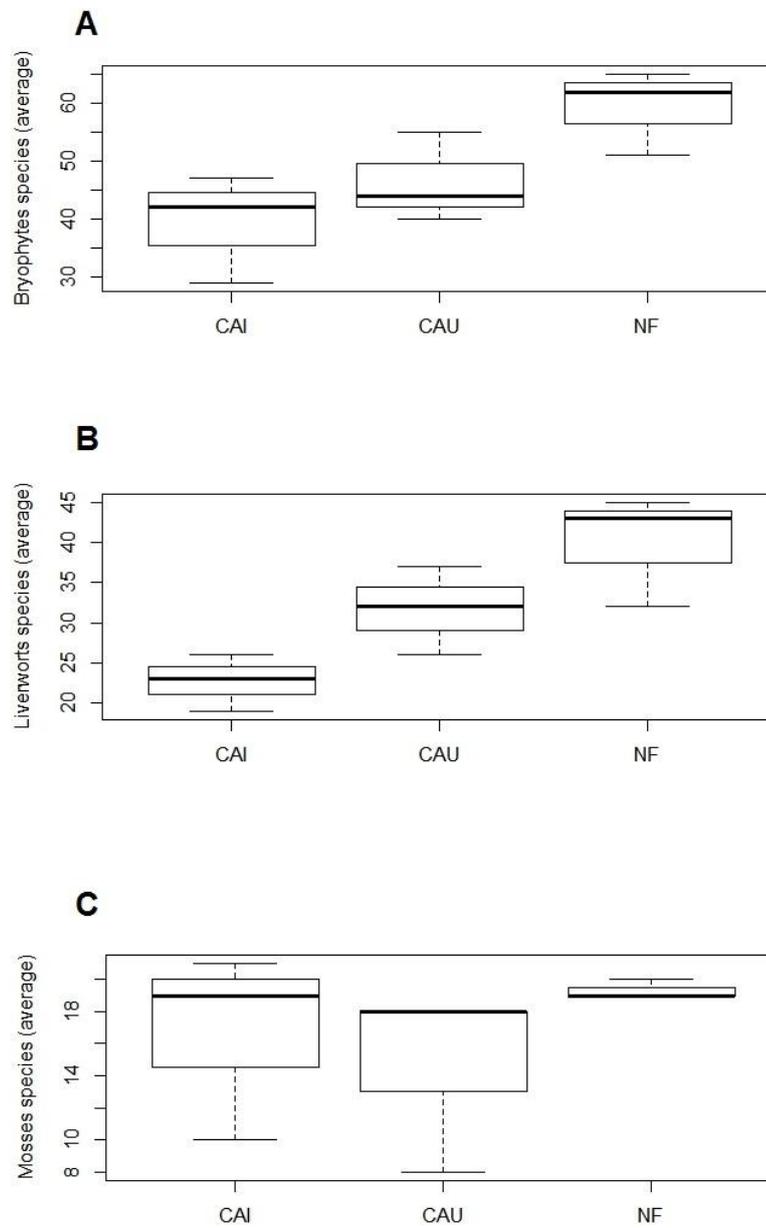


Figura 3. Valores médios de espécies observadas para todas as briófitas (A), hepáticas (B) e musgos (C) em floresta nativa (FN), agroflorestas em Una (CAU) e agroflorestas em Ilhéus (CAI) na região sul da Bahia, Brasil.

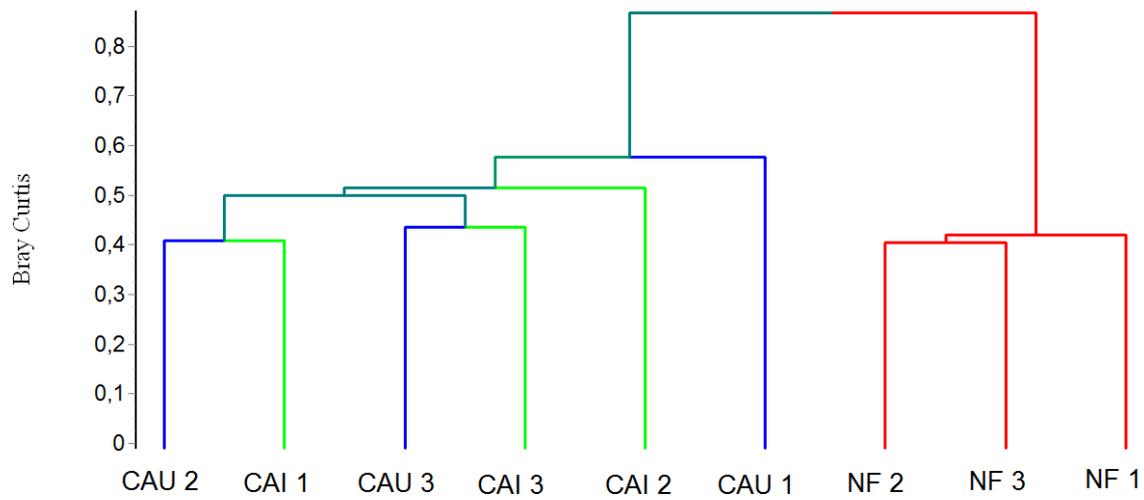


Figura 4. Dendrograma resultante da análise de ordenamento UPGMA (Correlação Cofenética = 0.97, Distância de Bray-Curtis) evidenciando a separação florística entre a floresta nativa e as agroflorestas na região sul da Bahia, Brasil.

Tabela 1. Estrutura da vegetação e microclima nas nove áreas estudadas na região sul da Bahia, Brasil. FN= floresta nativa, CAU= agroflorestas em Una e CAI= agroflorestas em Ilhéus.

Unidades amostrais	Abertura do dossel (%)	Densidade do sub-bosque	DAP	Precipitação (mm)	Temperatura (°C)
NF 1	9.41 ^a	149 ^a	14.4 ^a	1591 ^a	24.3 ^a
NF 2	8.83 ^a	123 ^a	13.7 ^a	1623 ^a	24.1 ^a
NF 3	11.24 ^a	140 ^a	12.8 ^a	1583 ^a	24.1 ^a
CAU 1	17.05 ^b	50 ^b	13.6 ^a	1678 ^a	24.5 ^a
CAU 2	12.89 ^b	48 ^b	16.4 ^a	1581 ^a	24.2 ^a
CAU 3	16.24 ^b	46 ^b	12.4 ^a	1510 ^a	24.2 ^a
CAI 1	15.07 ^{a,b}	49 ^b	10.7 ^a	1857 ^a	24.3 ^a
CAI 2	9.61 ^{a,b}	36 ^b	14.2 ^a	1631 ^a	24.4 ^a
CAI 3	11.6 ^{a,b}	39 ^b	14 ^a	1749 ^a	24.6 ^a

Densidade do sub-bosque: número total de árvores com DAP \geq 5 cm

DAP: DAP médio das árvores

Precipitação e Temperatura: valores médios anuais obtidos a partir do banco de dados do *Worldclim*, com resolução espacial de 1 km², extraídas com auxílio da ferramenta *ArcMap* do programa ArcGis 10.2.

Abertura do dossel: Obtida através de fotografias hemisféricas obtidas com lente Sigma 105 mm F2.8 EX Macro acoplada a uma câmera digital Nikon Coolpix 5400 e posicionadas a 1 m do solo com auxílio de um tripé (Sanches et al. 2000). As fotografias foram tomadas sempre no período entre 16:30-17:30, para evitar a incidência solar direta (Comeau 2000), e analisadas no software *Gap Light Analyzer (GLA) 2.0* (Frazer et al. 1999).

Tabela 2. Lista de briófitas encontradas na área de estudo localizada na região sul da Bahia, Brasil. Os valores representam a abundância das espécies (= número de colônias) para cada área de floresta e de agrofloresta (I, II e III) e para o conjunto (Total). Sistema sexual: monoico (M) e dioico (D). FN= floresta nativa, CAU= agroflorestas em Una e CAI= agroflorestas em Ilhéus. As espécies em negrito foram consideradas comuns para seus ambientes de ocorrência.

Filo/ Família/ Espécies	Sistema sexual	FN				CAU				CAI			
		I	II	III	Total	I	II	III	Total	I	II	III	Total
Hepáticas													
Frullaniaceae													
<i>Frullania apiculata</i> (Reinw. et al.) Nees	M	-	1	-	1	2	-	-	2	-	-	-	-
<i>Frullania brasiliensis</i> Raddi	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3
<i>Frullania ericoides</i> (Nees) Mont.	D	-	-	-	-	-	1	-	1	1	7	-	8
<i>Frullania gibbosa</i> Nees	M	-	-	-	-	-	2	-	2	6	5	-	11
<i>Frullania kunzei</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb	M	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-	1
<i>Frullania riojaneirensis</i> (Raddi) Spruce	M	-	-	-	-	2	17	6	25	9	10	2	21
Geocalycaceae													
<i>Saccogynidium caldense</i> (Ångström) Grolle	D	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Lejeuneaceae													
<i>Archilejeunea auberiana</i> (Mont.) A.Evans	M	-	-	-	-	7	18	-	25	9	1	7	17
<i>Archilejeunea fuscescens</i> (Hampe ex Lehm.) Fulford	M	1	4	4	9	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceratolejeunea confusa</i> R.M.Schust.	M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Ceratolejeunea cornuta</i> (Lindenb.) Schiffn.	M	1	-	-	1	4	3	1	8	2	1	1	4
<i>Ceratolejeunea cubensis</i> (Mont.) Schiffn.	M	4	5	5	14	4	5	3	12	3	1	6	10
<i>Ceratolejeunea laetefusca</i> (Austin) R.M.Schust.	D	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>Ceratolejeunea minuta</i> Dauphin	D	9	12	7	28	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceratolejeunea rubiginosa</i> Gottsche ex Steph.	D	-	-	-	-	-	2	1	3	-	-	-	-
<i>Cheilolejeunea adnata</i> (Kunze) Grolle	D	2	3	-	5	9	1	1	11	-	-	1	1
<i>Cheilolejeunea clausa</i> (Nees & Mont.) R.M.Schust.	D	-	-	-	-	3	5	8	16	2	12	10	24

Filo/ Família/ Espécies	Sistema sexual	FN				CAU				CAI			
		I	II	III	Total	I	II	III	Total	I	II	III	Total
<i>Cheilolejeunea exinnovata</i> E.W.Jones	M	1	4	2	7	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cheilolejeunea holostipa</i> (Spruce) Grolle & R.-L.Zhu	D	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Cheilolejeunea rigidula</i> (Nees ex Mont.) R.M. Schust.	D	6	10	7	23	8	3	3	14	2	3	2	7
<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw. et al.) Mizut	M	-	-	-	-	6	5	13	24	5	6	7	18
<i>Cyclolejeunea convexistipa</i> Lehm. & Lindenb.) A.Evans	D	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cyclolejeunea luteola</i> (Spruce) Grolle	D	2	1	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diplasiolejeunea pellucida</i> (Meissner) Schiffner	M	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Drepanolejeunea bidens</i> (Steph.) A.Evans	D	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Drepanolejeunea crucianella</i> (Taylor) Evans	D	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Harpalejeunea stricta</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph	D	-	-	-	-	1	4	3	8	5	-	3	8
<i>Lejeunea adpressa</i> Nees	M	-	-	-	-	-	2	-	2	-	-	-	-
<i>Lejeunea aphanes</i> Spruce	M	-	-	-	-	1	-	2	3	-	1	-	1
<i>Lejeunea boryana</i> Mont.	M	1	3	2	6	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lejeunea caulicalyx</i> (Steph.) E.Reiner & Goda	M	1	2	-	3	4	5	-	9	-	1	4	5
<i>Lejeunea controversa</i> Gottsche	M	-	6	-	6	6	2	2	10	2	3	5	10
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees	M	-	-	-	-	5	1	1	7	-	-	-	-
<i>Lejeunea grossiretis</i> (Steph.) E.Reiner & Goda	M	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lejeunea laetevirens</i> Nees & Mont.	D	-	-	-	-	18	12	10	40	24	2	6	32
<i>Lejeunea moniniae</i> (Steph.) Steph.	M	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lejeunea phyllobola</i> Nees & Mont.	M	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lejeunea tapajosensis</i> Spruce	D	2	-	1	3	5	17	5	27	17	13	13	43
<i>Lepidolejeunea involuta</i> (Gottsche) Grolle	D	3	2	2	7	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leptolejeunea elliptica</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn.	M	-	-	-	-	1	2	-	3	-	-	-	-
<i>Leptolejeunea moniliata</i> Steph.	M	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lopholejeunea eulopha</i> (Taylor) Schiffn.	M	2	-	5	7	2	-	-	2	1	-	-	1
<i>Lopholejeunea nigricans</i> (Lindenb.) Schiffn.	M	1	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees.) Schiffn.	M	4	4	3	11	6	25	23	54	22	19	27	68
<i>Mastigolejeunea auriculata</i> (Wilson) Schiffn.	M	-	-	-	-	2	2	-	4	-	1	-	1

Filo/ Família/ Espécies	Sistema sexual	FN				CAU				CAI			
		I	II	III	Total	I	II	III	Total	I	II	III	Total
<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort	D	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Metzgeriaceae													
<i>Metzgeria bahiensis</i> Schiffn.	M	-	2	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Metzgeria ciliata</i> Raddi	D	-	-	-	-	1	3	-	4	-	-	-	-
<i>Metzgeria subaneura</i> Schiffn.	D	-	-	-	-	-	4	4	8	-	-	-	-
Plagiochilaceae													
<i>Plagiochila aerea</i> Taylor	D	1	1	3	5	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiochila disticha</i> (Lehm. & Lindenb.) Lindenb.	D	3	9	6	18	5	2	1	8	-	1	-	1
<i>Plagiochila montagnei</i> Nees	D	-	3	2	5	12	7	1	20	-	11	9	20
<i>Plagiochila raddiana</i> Lindenb.	D	-	2	-	2	2	2	4	8	2	8	1	11
<i>Plagiochila simplex</i> (Sw.) Lindenb.	D	-	1	-	1	2	-	2	4	-	5	1	6
<i>Plagiochila subplana</i> Lindenb.	D	3	1	-	4	1	1	3	5	-	1	-	1
Radulaceae													
<i>Radula elliotii</i> Castle	D	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Radula javanica</i> Gottsche	D	2	4	6	12	1	1	-	2	-	-	-	-
<i>Radula kegelii</i> Gottsche ex Steph.	D	1	3	2	6	-	-	-	-	-	2	-	2
<i>Radula lígula</i> Steph.	D	3	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Radula mexicana</i> Lindenb. & Gottsche	D	-	-	1	1	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>Radula quadrata</i> Gottsche	D	-	-	-	-	-	14	6	20	-	11	-	11
<i>Radula tectiloba</i> Steph.	D	-	-	-	-	-	-	2	2	-	7	-	7
Musgos													
Brachytheciaceae													
<i>Helicodontium capillare</i> (Hedw.) A. Jaeger	M	-	-	-	-	1	5	29	35	5	8	16	29
<i>Meteoridium remotifolium</i> (Müll.Hal.) Manuel	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2
<i>Squamidium brasiliense</i> Broth.	D	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Zelometeorium patulum</i> (Hedw.) Manuel	D	-	-	-	-	-	-	3	3	-	10	-	10
Calymperaceae													

Filo/ Família/ Espécies	Sistema sexual	FN				CAU				CAI			
		I	II	III	Total	I	II	III	Total	I	II	III	Total
<i>Calymperes afzelii</i> Sw.	D	-	1	-	1	1	-	1	2	-	1	1	2
<i>Calymperes lonchophyllum</i> Schwägr.	D	6	4	6	16	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calymperes palisotii</i> Schwägr.	D	-	-	-	-	2	1	1	4	18	-	4	22
<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	M	2	-	-	2	-	-	-	-	-	-	2	2
<i>Octoblepharum cocuiense</i> Mitt.	M	3	5	1	9	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Octoblepharum pulvinatum</i> (Dozy & Molke.) Mitt	M	-	4	2	6	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Syrrhopodon incompletus</i> Schwägr.	D	3	5	3	11	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>Syrrhopodon incompletus</i> var <i>luridus</i> (Paris e Broth.) Florsch.	D	-	3	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Syrrhopodon leprieurii</i> Mont.	D	4	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Syrrhopodon ligulatus</i> Mont.	D	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Syrrhopodon parasiticus</i> (Brid.) Besch.	D	1	2	1	4	-	4	1	5	-	2	-	2
<i>Syrrhopodon prolifer</i> Schwägr.	D	12	15	10	37	-	-	-	-	-	-	-	-
Cryphaeaceae													
<i>Schoenobryum concavifolium</i> (Griff.) Gangulee	M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Dicranaceae													
<i>Leucoloma serrulatum</i> Brid.	D	11	5	7	23	-	-	-	-	-	-	-	-
Fissidentaceae													
<i>Fissidens asplenioides</i> Hedw.	M	1	1	2	4	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Fissidens radicans</i> Mont.	M	1	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
Hypnaceae													
<i>Chryso-hypnum diminutivum</i> (Hampe) W.R.Buck	M	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	6	6
<i>Isopterygium tenerum</i> (Sw.) Mitt.	M	1	-	-	1	11	1	-	12	1	-	-	1
Lembophyllaceae													
<i>Pilotrichela flexilis</i> (Hedw.) Aongstr.	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Leucobryaceae													
<i>Leucobryum martianum</i> (Hornsch.) Hampe ex Müll. Hal.	D	6	2	3	11	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ochrobryum gardneri</i> (Müll.Hal.) Lindb.	D	9	2	1	12	-	-	-	-	-	-	-	-
Meteoriaceae													

Filo/ Família/ Espécies	Sistema sexual	FN				CAU				CAI			
		I	II	III	Total	I	II	III	Total	I	II	III	Total
<i>Aerobryopsis capensis</i> (Müll.Hal.) M.Fleisch.	M	2	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Floribundaria flaccida</i> (Mitt.) Broth.	D	-	-	-	-	-	2	1	3	-	6	-	6
<i>Meteorium deppei</i> (Hornsch.) Mitt.	D	-	-	-	-	-	1	2	3	1	6	-	7
<i>Meteorium nigrescens</i> (Hedw.) Dozy & Molk.	D	-	-	-	-	-	1	-	1	-	13	2	15
<i>Pseudotrachypus martinicensis</i> (Broth.) W.R. Buck	D	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Neckeraceae													
<i>Homaliodendron piniforme</i> (Brid.) Enroth	D	-	-	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Neckeropsis disticha</i> (Hedw.) Kindb.	M	-	-	-	-	9	4	16	29	1	3	13	17
<i>Neckeropsis undulata</i> (Hedw.) Reichardt	M	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	1	2
<i>Porotrichum substriatum</i> (Hampe) Mitt.	M	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Orthotrichaceae													
<i>Groutiella apiculata</i> (Hook.) H.A.Crum & Steere	D	-	-	-	-	-	2	6	8	4	1	9	14
<i>Groutiella tomentosa</i> (Hornsch.) Wijk & Margad.	D	-	-	-	-	-	-	2	2	-	-	-	-
<i>Groutiella tumidula</i> (Mitt.) Vitt	D	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1	1
<i>Schlotheimia rugifolia</i> (Hook.) Schwägr.	D	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-
Phyllogoniaceae													
<i>Phyllogonium viride</i> Brid.	D	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Pilotrichaceae													
<i>Callicostella pallida</i> (Hornsch.) Ångström	M	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Crossomitrium patrisiae</i> (Brid.) Müll. Hal.	D	-	1	-	1	2	4	12	18	-	7	8	15
<i>Lepidopilum amplirete</i> Müll. Hal.	M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2
<i>Pilotrichum bipinnatum</i> (Schwägr.) Brid.	M	1	1	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pilotrichum evanescens</i> (Müll.Hal.) Müll.Hal.	D	-	-	-	-	5	-	-	5	-	2	10	12
Pterobryaceae													
<i>Henicodium geniculatum</i> (Mitt.) W.R.Buck	D	-	-	-	-	11	17	6	34	7	18	22	47
<i>Jaegerina scariosa</i> (Lorentz) Arzeni	D	-	1	-	1	-	-	-	-	-	2	-	2
<i>Orthostichidium quadrangulare</i> (Schwägr.) B.H. Allen & Magill	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	-	9
<i>Pireella cymbifolia</i> (Sull.) Cardot	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1

Filo/ Família/ Espécies	Sistema sexual	FN				CAU				CAI			
		I	II	III	Total	I	II	III	Total	I	II	III	Total
Sematophyllaceae													
<i>Acroporium longirostre</i> (Brid.) W.R.Buck	M	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Sematophyllum subpinnatum</i> (Brid.) E.Britton	M	-	1	-	1	-	8	1	9	16	-	2	18
<i>Sematophyllum subsimplex</i> (Hedw.) Mitt.	M	16	16	7	39	-	3	-	3	1	-	1	2
<i>Taxithelium planum</i> (Brid.) Mitt.	M	7	1	5	13	-	1	-	1	-	-	5	5
<i>Trichosteleum papillosum</i> (Hornsch.) A.Jaeger	M	2	-	3	5	-	-	1	1	1	-	-	1
Stereophyllaceae													
<i>Pilosium chlorophyllum</i> (Hornsch.) Müll. Hal.	M	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-
Thuidiaceae													
<i>Pelekium minutulum</i> (Hedw.) A.Touw	M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3
<i>Pelekium scabrosulum</i> (Mitt.) A.Touw	M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
	Número de espécies	65	62	51	93	40	55	44	70	29	47	42	68
	Abundância (= número de colônias)	188	190	168	546	198	238	194	630	177	232	229	638

Tabela 3. Parâmetros reprodutivos utilizados para obtenção do Índice Reprodutivo (RI) em florestas e agroflorestas na região sul da Bahia, Brasil. Os valores indicam o número de colônias que apresentam gametófitos portando estruturas de reprodução sexuada (SEX), estruturas de reprodução assexuada (ASEX), estruturas para ambas as estratégias reprodutivas (SEX/ASEX) e sem estruturas de reprodução (None). O valor do teste Kruskal-wallis indica a significância da diferença entre os valores de RI em FN, CAU e CAI.

Parâmetros/ Unidades amostrais	ASX	SEX	None	SEX/ASX	RI	Kruskall- wallis
Comunidades						
NF 1	7	39	141	1	1.84	
NF 2	14	46	126	4	1.76	
NF 3	11	48	107	2	1.81	
CAU 1	38	47	108	5	1.55	$H(chi^2) = 4.2,$ $p=0.06$
CAU 2	46	67	121	4	1.59	
CAU 3	24	64	103	3	1.72	
CAI 1	20	41	113	3	1.67	
CAI 2	69	35	127	1	1.34	
CAI 3	35	79	113	2	1.69	
Assembleia de dioicas						
NF 1	7	23	75	1	1.76	
NF 2	14	16	75	2	1.53	
NF 3	11	13	57	2	1.54	
CAU 1	36	40	42	3	1.53	$H(chi^2) =$ $4.86, p=0.08$
CAU 2	46	2	48	4	1.04	
CAU 3	24	6	58	3	1.2	
CAI 1	69	5	47	3	1.06	
CAI 2	20	4	102	1	1.17	
CAI 3	35	11	54	2	1.23	

Tabela 4. Informações sobre as estruturas reprodutivas por sistema sexual: Número de espécies (Sp), número de espécies portando estruturas de reprodução sexuada (Sex sp) e assexuada (Asex Sp), número de colônias com estruturas de reprodução sexuada (Sex colônias) e assexuada (Asex colônias). % representa a proporção de cada respectivo parâmetro dentro das assembleias.

Unidades amostrais	Sistema sexual monoico					Sistema sexual dioico							
	Sp	Colônias	Sex sp	Sex Colônias	Sex Colônias (%)	Sp	Colônias	Sex. sp.	Sex Colônias	Sex Colônias (%)	Asex sp	Asex Colônias	Asex Colônias (%)
NF 1	33	78	12	16	20.5	32	110	11	23	20.9	6	7	6.4
NF 2	32	86	12	30	34.9	30	104	13	16	15.4	9	14	13.5
NF 3	28	88	17	35	39.8	23	80	8	13	16.3	6	11	13.8
CAU 1	19	100	13	46	46.0	2	98	1	1	1.0	10	36	36.7
CAU 2	24	120	19	65	54.2	30	118	2	2	1.7	16	46	39.0
CAU 3	18	104	8	58	55.8	26	90	2	6	6.7	13	24	26.7
CAI 1	17	93	9	37	39.8	12	84	2	4	4.8	5	20	23.8
CAI 2	17	66	9	30	45.5	30	166	2	5	3.0	16	69	41.6
CAI 3	23	123	17	68	55.3	19	106	6	11	10.4	8	35	33.0

4 DIVERSIDADE E COMPOSIÇÃO FUNCIONAL DE BRIÓFITAS EM AGROFLORESTAS DE CACAU NA FLORESTA ATLÂNTICA

MANUSCRITO A SER SUBMETIDO AO PERIÓDICO FLORA

Diversidade e composição funcional de briófitas em agroflorestas de cacau na Floresta Atlântica

Luciana Carvalho dos Reis^{a*}, Kátia Cavalcanti Pôrto^b

^a Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brazil, 50670-901. Email: luciana_cr@hotmail.com (Autor para correspondência).

^b Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brazil, 50670-901. Email: kentiporto@gmail.com

* Autor para correspondência

Destaques

- Os padrões de diversidade funcional de briófitas variam de acordo com o grupo taxonômico e com o nível de organização das espécies nas agroflorestas.
- Este é o primeiro estudo que investiga os padrões de diversidade funcional em comunidade e assembleias de briófitas em agroflorestas de cacau.
- A luminosidade constitui o principal filtro ambiental na seleção das espécies e estruturação das assembleias de musgos nas agroflorestas.

Resumo

Agroflorestas são sistemas de cultivo que permitem conciliar a conservação de uma parte da biodiversidade local com o desenvolvimento sócio-econômico regional. A maioria dos estudos sobre briófitas nesses agrossistemas focam em parâmetros puramente taxonômicos e mostram, assim como outros grupos biológicos, uma significativa alteração na composição das comunidades, em comparação com a floresta nativa. Estudos com outros grupos biológicos nas agroflorestas (ex. aves) têm mostrado que espécies de grupos funcionais mais especializados desaparecem dando lugar àquelas espécies pertencentes a grupos funcionais mais generalistas. Assim, considerando que a diversidade funcional em uma comunidade é frequentemente influenciada por diferentes fatores ambientais e que as briófitas são um grupo vegetal altamente dependente das condições favoráveis de umidade, temperatura e luminosidade, nós investigamos a diversidade funcional de comunidades de briófitas em agrofloresta no sul da Bahia, Brasil. Nós utilizamos cinco traços funcionais relacionados à proteção contra incidência luminosa, aquisição e retenção de água e dispersão de musgos e hepáticas para calcular as métricas funcionais dentro e entre as seis agroflorestas, que foram comparadas com áreas controle de floresta nativa. A composição de traços diferiu significativamente entre comunidades em florestas e agroflorestas apenas para a Presença de pigmentos secundários e Presença de papilas, mas foi dependente do grupo taxonômico ou nível de organização das espécies. A tendência ao constante raleamento do sub-bosque e dossel do dossel nas agroflorestas devem criar cada vez mais condições de alta incidência luminosa, influenciando os padrões de diversidade funcional nesses agrossistemas.

Palavras-chave: Montagem DE comunidades, Convergência funcional, Filtro ambiental

1. Introdução

As agroflorestas são sistemas de produção que combinam componentes da estrutura florestal nativa e culturas como plantações de café (*Coffea arabica* e *C. robusta*), cacau (*Theobroma cacao*) e palmeira de dendê (*Elaeis guineensis*) e que podem funcionar como importantes refúgios para uma significativa parcela da diversidade de espécies locais, de diferentes grupos de animais e plantas (Faria et al., 2006, 2007; Oke e Odebiyi, 2007; Valencia et al., 2014; Almeida et al., 2016). No entanto, o papel das agroflorestas na conservação é limitado, pois esses ambientes favorecem a colonização das espécies típicas de ambientes alterados com perda das espécies mais sensíveis a alterações ambientais (Delabie et al., 2007; Pardini et al., 2009; Wagner et al., 2009; Gradstein e Sporn, 2010; Cassano et al., 2014), além de apresentar um declínio dos grupos funcionais mais especializados em detrimento de outros menos especializados (Tschardt et al., 2008; Sekercioglu, 2012). Ademais, a riqueza e a composição de espécies bem como a diversidade funcional nas agroflorestas podem depender da proximidade com a floresta nativa (Perfecto et al., 2007; Sambuichi et al., 2012; Deheuvels et al., 2014).

Cada vez mais os estudos da biodiversidade estão incorporando abordagens de diversidade funcional (FD), a qual é determinada em função do valor e da variedade de características/atributos funcionais das espécies nas comunidades (Tilman, 2001; Pavoine et al., 2009). Os atributos funcionais são propriedades mensuráveis e comparáveis dos organismos potencialmente relevantes para seu crescimento ou adaptação (ex. características morfológicas, bioquímicas, fisiológicas, estruturais, fenológicas, ecológicas ou comportamentais) (Violle et al., 2007), que influenciam o desempenho das espécies em diferentes condições ambientais (características de resposta) e estão relacionadas à funções do ecossistema (características do efeito) (McGill et al., 2006; Cadotte et al., 2011). A composição dos atributos funcionais em uma comunidade é frequentemente influenciada por diferentes fatores ambientais e não somente por eventos estocásticos e de dispersão (Petchey et al., 2007). Espécies expostas a condições ambientais restritivas similares podem apresentar uma convergência de características (ex. características morfológicas, genéticas ou fisiológicas similares) relacionadas ao habitat que ocupam (filtro ambiental) (Cingolani et al., 2007). No entanto, características similares podem conduzir a uma divergência de características decorrente da atuação de outro processo estruturador chamado similaridade limitante, o qual está associado à competição entre as espécies pela utilização dos recursos (Keddy, 1992). A semelhança entre as espécies pode levar à exclusão competitiva devido à sobreposição de nicho entre as espécies que, para coexistirem no ambiente, deverão apresentar características distintas (Violle e Jiang, 2009).

Estudos que abordam aspectos funcionais em comunidades e assembleias de briófitas ainda são recentes e têm mostrado as mudanças na diversidade funcional ao longo de gradientes ambientais relacionados à altitude em florestas subalpinas e oceânicas (Ah-Peng et al., 2014; Henriques et al., 2017), na organização funcional em afloramentos rochosos (Silva et al., 2017), composição de grupos funcionais em florestas manejadas (Bardat e Aubert, 2007), em florestas inseridas em paisagens agrofloretais (Giordani et al., 2014) e ao longo do gradiente vertical em árvores em florestas de terras baixas (Pardow et al., 2012) e o uso de grupo funcionais como indicadores de gradientes ecológicos (Vieira et al., 2012). Nas agroflorestas, os trabalhos sobre briófitas têm focado em aspectos taxonômicos das espécies e evidenciam o papel das diferentes intensidades de manejo nas plantações (Andersson e Gradstein, 2005) e das alterações microclimáticas (maior temperatura e menor umidade), em comparação com a floresta nativa (Ariyanti et al., 2008; Sporn et al., 2009), sobre as significativas diferenças na composição das espécies encontradas nas agroflorestas. No entanto, o papel das agroflorestas sobre a diversidade e composição funcional ainda representam uma lacuna de conhecimento para este grupo vegetal. Compreender as implicações da mudança do uso da terra sobre os aspectos funcionais das briófitas é essencial pois esse grupo de plantas desempenha um importante papel na manutenção e no funcionamento dos ecossistemas, incluindo o fornecimento de substrato para crescimento e nutrição de epífitas vasculares (Nadkarni e Longino, 1990), proteção e espaço de reprodução para pequenos invertebrados, insetos e anfíbios (Glime e Boelema, 2017) e contribuição para o equilíbrio hídrico da umidade atmosférica nas florestas (Richards, 1984; Vanderpoorten e Goffinet, 2009).

Dados sobre como as comunidades podem ser organizadas nas agroflorestas a partir da seleção de traços funcionais das espécies podem fornecer informações úteis sobre a estrutura da comunidade e sua relação com os fatores ambientais, que, por sua vez, afetam o funcionamento do ecossistema (Pescador et al., 2015). Nosso objetivo é realizar a primeira avaliação dos padrões de diversidade e composição funcional em sistemas agrofloretais, buscando entender como as comunidades de briófitas são funcionalmente organizadas nas agroflorestas de cacau e como esta organização se relaciona com as características ambientais nesses habitats. Para isso, nós hipotetizamos que (1) os mecanismos que modulam a estruturação das comunidades de briófitas epífitas nas agroflorestas de cacau estarão mais relacionados à filtragem ambiental (menor divergência funcional), e (2) a proximidade com a floresta nativa exercerá uma influência positiva sobre a diversidade e composição funcional nas comunidades em agrofloresta.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo e seleção das unidades amostrais

A área de estudo está localizada na região sul da Bahia, Brasil (14°41'–15°22' S e 39°02'–39°11'W, *Datum* WGS 84) e inserida no domínio de Floresta Atlântica. A vegetação na área de estudo é composta por Floresta Tropical Úmida de terras Baixas (Oliveira-Filho e Fontes, 2000), o clima é caracterizado por temperatura média anual de 24 °C, a umidade relativa do ar média varia entre 80-90% e a precipitação anual varia entre 1200-1800 mm (Mori et al., 1983; Thomas et al., 1998).

Selecionamos seis agroflorestas de cacau (CA), com base nos seguintes critérios: (1) o sombreamento do cacau ser mantido por árvores nativas, (2) apresentar baixa intensidade de manejo (retirada das epífitas no tronco do cacau), e (3) ser uma plantação já estabelecida há pelo menos 20 anos, evitando plantações jovens e/ou recentemente estabelecidas (a idade das agroflorestas variou entre 40 – 60 anos). Esses critérios foram utilizados devido à influência (negativa ou positiva) sobre as briófitas em agroflorestas de cacau e em florestas perturbadas de um modo geral, como alterações na riqueza, composição e diversidade das espécies nas comunidades (Acebey et al., 2003; Zartman, 2003; Andersson e Gradstein, 2005; Aryanti et al., 2008). Três áreas em floresta nativa (FN) foram utilizadas como áreas controle para coleta de briófitas em ambiente natural não perturbado, as quais estão inseridas na Reserva Biológica de Una (Rebio Una), município de Una, Bahia. A distância mínima entre duas áreas foi de 2 km (Figura 1).

2.2. Amostragem das briófitas e obtenção das variáveis ambientais

As atividades de coleta ocorreram entre setembro/2014 e agosto/2015. Em cada uma das nove áreas foram estabelecidas cinco parcelas de 10 x 10 m, com distância mínima de 100 m entre elas. As briófitas foram então coletadas considerando apenas a primeira zona do gradiente vertical, que vai da base do tronco até a altura de 2m (para zonas do gradiente vertical ver Pócs (1982)). Em cada parcela, as briófitas foram amostradas em 6-8 árvores (nativas e cacau) com DAP \geq 5 cm (Gradstein et al., 1996), com distância mínima entre si de 2 m. O número de árvores amostradas variou em algumas parcelas inseridas em agroflorestas pela insuficiência de árvores que apresentassem os requisitos mínimos de DAP e de distância.

Para cada área nós mensuramos a abertura do dossel através de fotografias hemisféricas obtidas com lente Sigma 105 mm F2.8 EX Macro acoplada a uma câmera digital Nikon Coolpix 5400, posicionada a 1 m do solo com auxílio de um tripé (Sanches et al., 2000). As fotografias foram tomadas sempre no período entre 16:30-17:30, para evitar a incidência solar direta (Comeau, 2000), e analisadas no software *Gap Light Analyzer* (GLA) 2.0 (Frazer et al., 1999).

Valores médios de precipitação e temperatura anuais foram obtidos a partir do banco de dados do Worldclim, com resolução espacial de 1 km², extraídas com auxílio da ferramenta ArcMap do programa ArcGis 10.2. A distância entre cada agrofloresta e o fragmento florestal mais próximo foi mensurada através do mapa de uso e ocupação do solo para a região sul da Bahia gerado por Landau et al. (2003), com auxílio de ferramentas do *software* ArcGIS 10.2.

2.3. Atributos funcionais das espécies

Para obtenção das métricas funcionais nós primeiro produzimos a lista total de espécies (Apêndice A), as quais foram identificadas com auxílio de literatura especializada (Sharp et al. 1994; Buck 1998; Gradstein e Costa, 2003; Gradstein e Ilkiu-Borges, 2009) de acordo com os sistemas de classificação propostos por Crandall-Stotler et al. (2009) e atualizações, para as hepáticas e Goffinet et al. (2009) e atualizações, para os musgos. O material testemunho encontra-se depositado no Herbário UFP, da Universidade Federal de Pernambuco.

Seguindo as recomendações de Laughlin (2014), nós limitamos o número de atributos funcionais utilizados a fim de evitar a correlação entre eles. Selecionamos cinco atributos que se acredita estarem relacionadas com a captação e fluxo e/ou retenção de água, proteção contra a radiação ultravioleta e capacidade de dispersão e colonização de novos habitats: Presença de Pigmentos Secundários (Pig. Sec.), Células ornamentadas por papilas (Papilas), Lóbulos $\geq \frac{1}{2}$ do que o comprimento do lobo ou presença de lóbulos sacados ou quadrados (Lóbulo), Filídios com ponta capilar (Hairpoint) e tamanho médio dos esporos (Esporo) (Tabela 2). O tamanho médio dos esporos foi obtido para 87.5% das espécies de musgos, para as demais espécies (incluindo as hepáticas) não foram encontradas informações na literatura (Apêndice A). Nós calculamos o índice de correlação de Pearson entre cada par de atributos para estimar o nível de redundância na informação funcional e para isso utilizamos uma matriz com distância de Gower (Pavoine et al., 2009). As informações sobre os atributos utilizados para cada espécie foram obtidas através de dados disponíveis em literatura e de observações do material coletado.

2.4. Análise dos dados

2.4.1. Composição e diversidade funcional

Os índices de composição e diversidade funcional foram calculados para cada uma das áreas amostradas e as análises foram realizadas considerando a comunidade total de briófitas e as assembleias de hepáticas e musgos separadamente.

Para identificar a estratégia ecofisiológica selecionada pelo ambiente de agrofloresta, nós comparamos os valores de CWM de cada atributo com os valores observados na floresta nativa (controle) através de Testes t. A composição funcional nas comunidades e assembleias foi calculada para cada um dos atributos utilizados, através do CWM (do inglês *Community Weighted Mean*), (Ricotta e Moretti, 2011). O CWM é um índice amplamente utilizado e está relacionado às condições ambientais (Carreño-Rocabado et al., 2015).

Para detectar quais os principais processos estruturadores das comunidades e assembleias de briófitas nas agroflorestas (filtragem ambiental, similaridade limitante ou ausência de processos determinísticos), calculamos o coeficiente Rao (Rao, 1982) e comparamos seus valores observados com valores aleatorizados através de modelos nulos com 1000 permutações para cada uma das comunidades e assembleias de briófitas. Dessa maneira, observamos o quanto os valores observados diferem dos valores obtidos ao acaso através da obtenção de valores padronizados de Rao, a partir da seguinte equação: $[\text{Rao obs} - \mu (\text{Rao aleat})] / \sigma (\text{Rao aleat})$, onde: $\mu (\text{Rao aleat})$ é a média de Rao aleatorizado e $\sigma (\text{Rao aleat})$ é o desvio padrão do Rao aleatorizado de cada área. Valores padronizados de Rao maiores que zero indicam divergência funcional (dispersão funcional maior do que o esperado ao acaso), valores abaixo de zero indicam convergência funcional (dispersão funcional menor do que o esperado ao acaso) e valores iguais a zero indicam que a dispersão dos atributos das espécies não difere do acaso (Gómez et al., 2010; Hidasi-Neto et al., 2012).

A correlação entre os valores de CWM para cada atributo funcional e o Rao com as variáveis preditoras (abertura média do dossel, precipitação média anual, temperatura média anual e distância para o fragmento florestal mais próximo) foi verificada através de regressões lineares múltiplas. A variável distância para o fragmento florestal mais próximo foi correlacionada apenas com o tamanho médio do esporo.

A relação entre as médias ponderadas dos atributos funcionais (CWMs) mais representativos nas comunidades e assembleias foi verificada através de Análises de Componentes Principais (PCAs), utilizando a matriz de correlação.

Com exceção das PCAs (realizadas no software Fitopac 2.1; Shepherd, 2010), todas as análises foram realizadas usando o software R (R Development Core Team 2017).

3. Resultados

No total, foram identificadas 141 espécies (85 hepáticas e 56 musgos) distribuídas em 25 famílias e 42 gêneros. Dessas, 92 espécies foram amostradas na floresta nativa (controle) e 85, em agroflorestas. Nas agroflorestas, 48% das espécies encontradas possuem pigmentos secundários (Fig. Sec.), 16% possuem as células ornamentadas por papilas (Papilas), 30% das hepáticas apresentam lóbulos $\geq \frac{1}{2}$ que o comprimento do lobo ou presença de lóbulos sacados ou quadrados (Lóbulo), 14% dos musgos possuem filídios com ponta capilar (Hairpoint). Na floresta, 33% das espécies possuem pigmentos secundários, 21% possuem as células ornamentadas por papilas, 31% das hepáticas apresentam lóbulos $\geq \frac{1}{2}$ que o comprimento do lobo ou presença de lóbulos sacados ou quadrados e 13% dos musgos possuem filídios com ponta capilar. O tamanho médio dos esporos (Esporo) de musgos nas agroflorestas foi 19.3 ± 8.3 (variou entre 08-32 μ m) e na floresta foi 19.5 ± 6.2 (variou entre 10-45 μ m) (Apêndice A).

Considerando o CWM de cada atributo separadamente (Apêndice B) e o nível de organização das espécies (comunidade ou assembleia), algumas estratégias diferem entre agrofloresta e floresta nativa: o atributo Fig. Sec. diferiu entre os ambientes quando comparado em nível de comunidade ($p = 0.02$), e o atributo Papilas diferiu entre os ambientes apenas para a assembleia de hepáticas ($p = 0.00$). Para a assembleia de musgos, não houve diferença entre os ambientes para nenhum dos atributos funcionais analisados (Tabela 3; Figura 2 A-C).

O atributo Papilas foi correlacionado às variáveis ambientais, mas somente quando considerada a comunidade (abertura do dossel: $p = 0.04$, temperatura média anual: $p = 0.01$ e precipitação média anual: $p = 0.09$; $R^2 = 0.96$) e Hairpoint foi correlacionado com a temperatura anual (temperatura média anual: $p = 0.03$). Os demais atributos funcionais não foram explicados por nossas variáveis preditoras nem para comunidade e nem para as assembleias de hepáticas ou musgos (Tabela 4).

A diversidade funcional foi menor nas agroflorestas, em comparação com a floresta nativa, apenas para a assembleia de hepáticas (Tabela 3). Ao compararmos os valores observados e os valores padronizados de Rao nós visualizamos uma tendência a uma menor dispersão dos atributos em relação àquela esperada ao acaso para as comunidades de briófitas nas agroflorestas, mas essa tendência é menos evidente para a assembleia de hepáticas. Para as assembleias de musgos, algumas agroflorestas apresentaram menor dispersão dos atributos, em outras observamos uma maior dispersão e em outras, ainda, se observa uma neutralidade na dispersão dos atributos em relação ao acaso (Tabela 5; Figura 3).

4. Discussão

Nossos resultados mostram as respostas funcionais das briófitas nas agroflorestas variam de acordo com o nível de organização das espécies (ou seja, comunidade ou assembleia) bem como em relação ao grupo taxonômico (musgo ou hepática). Nesses agroecossistemas, os processos determinísticos baseados em nicho são decisivos para a montagem das comunidades, e as condições de luminosidade constituem o principal filtro ambiental na seleção das espécies. As agroflorestas estudadas apresentam um dossel mais aberto, em comparação com a floresta nativa, consequentemente permitindo uma maior incidência luminosa no sub-bosque desses habitats (Smith, 1982; Ashcroft e Gollan, 2012). A luminosidade representa uma condição ambiental limitante ao estabelecimento de espécies de briófitas que não possuem características que lhes permitam superar o filtro ambiental ao qual estão submetidas como, por exemplo, a presença de pigmentos secundários (Xie e Lou, 2009) e que conferem às espécies de briófitas uma boa tolerância à irradiação UV (Csintalan et al., 2001). Nós observamos uma maior proporção de espécies que possuem pigmentos secundários (atributo Pig. Sec.) ocorrendo nas comunidades em agroflorestas além de uma diferença significativa para este atributo entre a floresta e a agrofloresta, mesmo ele não estando correlacionado com as diferenças detectadas na abertura do dossel nesses ambientes (e nem com nenhuma outra variável ambiental mensurada nesse estudo). Em geral, ambientes alterados por processos antrópicos podem modificar ou criar novos filtros ambientais que selecionarão apenas as espécies que possuam adaptações para evitar, tolerar e resistir às condições ambientais criadas (Mayfield, 2010). Nós também observamos uma tendência à convergência funcional para as comunidades, mas não para as assembleias. De fato, a tendência em apresentar uma dispersão funcional menor do que aquela esperada ao acaso (convergência funcional) observada nas agroflorestas, à exceção de duas que apresentaram organização funcional próxima da

neutralidade, indica que a heterogeneidade ambiental é um fator determinante na organização das comunidades nesses ambientes.

Nós observamos diferentes respostas para as assembleias de hepáticas e musgos nas agroflorestas. Para as hepáticas, foram evidenciadas diferenças na composição funcional do atributo presença de papilas nas células dos filídios (Papilas), o qual está associada com otimização do movimento e do armazenamento de água pelas briófitas (Kürschner, 2003, 2004), e proporciona às espécies certo grau de proteção contra a rápida perda de água, retardando a dessecação e / ou aumentando as taxas de absorção de água e a reidratação (Vitt et al., 2012; Glime, 2017). Já para os musgos, observamos diferenças nos valores de CWM do atributo Hairpoint (filídio com ápice capilar), o qual está associado ao aumento da absorção de vapor d'água condensado e tempo de retenção da água (Tao e Zang, 2012). Diferentes respostas funcionais para musgos e hepáticas também foram encontradas por Henriques et al. (2017) em um gradiente altitudinal em florestas oceânicas. Esses autores observaram que ao longo do gradiente, as espécies de musgos com papilas vão sendo substituídas por espécies sem este atributo, enquanto as hepáticas não apresentam padrões claros para os valores de CWM dos atributos relacionados à disponibilidade hídrica, sugerindo que este grupo é menos diversificado e possui maior redundância funcional que os musgos para tais características.

A perda de diversidade funcional nas agroflorestas em relação à floresta nativa foi observada apenas para as hepáticas, mas não para a comunidade ou para a assembleia de musgos. Diferente dos nossos resultados, para comunidades plantas lenhosas em agroflorestas na Indonésia, Okubo et al. (2012) observaram elevada diversidade funcional e ampla variação nos atributos foliares relacionados ao uso diferencial do recurso de luz disponível, necessários para manutenção do funcionamento do ecossistema. No entanto, os efeitos negativos da modificação da floresta tropical para a agroflorestas sobre a diversidade funcional das comunidades já foram descritos para outros grupos como invertebrados (Almeida et al., 2016), pássaros insetívoros, insetos predadores e abelhas polinizadoras (Tscharntke et al., 2008). Mas apesar dos achados para a diversidade funcional nas hepáticas, diferente do observado para as comunidades, para essas assembleias nas agroflorestas não foram encontradas evidências de que a diversidade funcional é influenciada pela heterogeneidade ambiental, ou seja, não observamos tendências à convergência funcional dos atributos nessas assembleias. O mesmo foi observado para os musgos. Este resultado está de acordo com o observado por Silva et al. (2017) para musgos em afloramentos rochosos, que mostram que assembleias de musgos expostas às mesmas condições ambientais podem apresentar diferentes arranjos funcionais, sugerindo uma maior importância de processos estocásticos na organização das assembleias estudadas. Quando os fatores ambientais não restringem a distribuição das espécies, os

filtros bióticos (relações e interações entre os organismos, como p.ex. a competição por espaço e/ou recurso) deverão ter uma maior importância para a seleção dessas espécies (Weiher e Keddy, 2004), o que pode levar ao aumento na probabilidade de ocorrência do processo de exclusão competitiva sobre as espécies filogeneticamente próximas e funcionalmente similares nesses ambientes (Götzenberger et al., 2012).

Também não observamos efeitos da distância com a floresta sobre o tamanho médio do esporo e nem sobre a diversidade funcional das comunidades ou assembleias nas agroflorestas. Esses resultados diferem do observado para pássaros insetívoros, insetos predadores e de abelhas em agroflorestas, cuja proximidade desses habitats agrícolas às florestas tem uma forte influência sobre a diversidade funcional (Tschardt et al., 2008). Entretanto, as agroflorestas têm se mostrado importante para a biodiversidade em paisagens de produção dominadas por sistemas de monocultura, onde podem atuar como reservatórios de diversidade e estabilidade funcional (Almeida et al., 2016) e a mudança do sistema tradicional de produção agroflorestal por sistemas de uso único pode prejudicar funções do ecossistema, como o sequestro de carbono (Okubo et al., 2012).

4. Conclusão

As comunidades de briófitas em agroflorestas de cacau na Floresta Atlântica no sul da Bahia, Brasil, são organizadas por processos estruturadores relacionados ao nicho das espécies, tendo luminosidade como principal condição ambiental de seleção das espécies em nível de comunidade. Para as assembleias de hepáticas e musgos, atributos relacionados a condições de disponibilidade hídrica diferem entre as agroflorestas e a floresta nativa. Os resultados mostram que a estruturação das brioflora e seleção das espécies nas agroflorestas variam de acordo com o grupo taxonômico estudado (musgo ou hepática) e com o nível de organização das espécies (ex. comunidade ou assembleia). Além disso, as tendências relacionadas a uma convergência funcional para as comunidades reforça a ideia de que as características físicas locais são filtros ambientais importantes para selecionar grupos de espécies.

Agradecimentos

Agradecemos à Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE) pela bolsa concedida à primeira autora; À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) pelo financiamento ao projeto PAM 0003/2013; À equipe gestora da Reserva Biológica de Una pelo apoio logístico; À Maxwell Silveira, Robson Oliveira Rafael Santos pela ajuda nas atividades de campo; Às especialistas Dr. Anna Luiza Ilkiu Borges e Dr. Juçara Bordin pela confirmação de algumas espécies.

Referências

Acebey, C., Gradstein, S.R., Krömer, T., 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows in Bolivia. *J. of Trop. Ecol.* 18, 1-16.

Ah-Peng, C., Florese O., Wildinge N., Bardate J., Lovanomanjanaharye M., Hedderson T.A. J., Strasberge D. Functional diversity of subalpine bryophyte communities in an oceanic island (La Réunion). *Arctic, Antarct., Alp. Researc.*, v.46, n.4, p.841-851, 2014.

Almeida, S.M., Silva, L.C., Cardoso, M.R., Cerqueira, P V., Juen, L., Santos, M.P.D. 2016. The effects of oil palm plantations on the functional diversity of Amazonian birds. *J. Trop. Ecol.* pp.1-16.

Andersson, M.S., Gradstein, S.R. 2005. Impact of management intensity on non-vascular epiphyte diversity in cacao plantations in Western Ecuador. *Biodiv. Conserv.* 14: 1101–1120

Ariyanti, N.S, Bos, M.M., Kartawinata, K., Tjitrosoedirdjo, S.S., Guhardja, E., Gradstein, S.R. 2008) Bryophytes on tree trunks in natural forests, selectively logged forests and cacao agroforests in Central Sulawesi, Indonesia. *Biol. Conserv.* 141: 2516-2527.

Ashcroft, M.B., Gollan, J.R., 2012. Fine-resolution (25m) topoclimatic grids of near-surface (5cm) extreme temperatures and humidities across various habitats in a large (200 x 300km) and diverse region. *Int. J. Climatol.* 32(14), 2134-2148.

Bardat, J., Aubert, M. 2007. Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biol. Conserv.* 139, p.47-66.

Buck, W.R. 1998. Pleurocarpous mosses of the West Indies. *Mem. N.Y. Bot. Gard.* 82: 1-401.

- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotchnick, N. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.* 48:1079-1087.
- Carreño-Rocabado, G., Peña-Claros, M., Bongers, F., Díaz, S., Quétier, F., Chuvina, J., Poorter, L., 2015. Land-use intensification effects on functional properties in tropical plant communities. *Ecol. Appl.* 26, 175-189.
- Cassano, C. R., Schroth, G., Faria, D., Delabie, J. H. C., Bede, L., Oliveira, L. C., Mariano-Neto, E. Desafios e recomendações para a conservação da biodiversidade na região cacauera do sul da Bahia Ilhéus, BA. CEPLAC/CEPEC. *Bol. Téc.* 205, p.54, 2014.
- Cingolani, A.N., Cabido, M., Gurvich, D.E., Renison, D., Díaz, S. 2007. Filtering process in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *J. Veg. Sci.* 18: 911-920.
- Comeau, P., 2000. Measuring light in the forest. Extension Note. Alberta: B.C. Ministry of Forests Research Branch.
- Crandall-Stotler, B., Stotler, R.E., Long, D.G. 2009. Phylogeny and classification of the Marchantiophyta. *Edinburgh J. Bot.* 66: 155-198.
- Csintalan, Z., Tuba, Z., Takács, Z., Laitat, E. 2001. Responses of nine bryophyte and one lichen species from different microhabitats to elevated UV-B radiation. *Photosynthetic.*, 39: 317-320.
- Deheuvels, O., Rousseau, G.X., Quiroga, G.S., Franco, M.D., Cerda, R., Mendoza, S.J.V., Somarriba, E. 2014) Biodiversity is affected by changes in management intensity of cocoa-based agroforests. *Agroforest. Syst.* 88: 1–19.
- Delabie, J.H.C., Jahyny, B., Nascimento, I.C., Mariano, C.S.F., Lacau, S., Campiolo, S., Philpott, S.M., Leponce, M., 2007. Contribution of cacao plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic forest fauna of southern Bahia, Brazil. *Biodivers. Conserv.* 16, 2359-2384.
- During, H.J. 1992. Ecological classifications of bryophytes and lichens. In: Bates, J. W., Farmer, A. M. (eds.): *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*, Clarendon Press, Oxford, pp. 1-31.

- Faria, D., Laps, R.R., Baumgarten, J., Cetra, M. 2006. Bat and bird assemblages from forests and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic rainforest of southern Bahia, Brazil. *Biodiv. Conserv.* 15: 587-612.
- Faria, D., Paciencia, M.L.B., Dixo, M., Laps, R.R., Baumgarten, J. 2007. Ferns, frogs, lizards, birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic forest, Brazil. *Biodiv. Conserv.* 16: 2335–2357.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P. 1999. Gap light analyzer (GLA): imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. Users Manual and Program Documentation, version 2.0. New York: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies.
- Giordani, P., Incerti, G., Rizzi, G., Rellini, I., Nimis, P. L., Modenes, P. 2014. Functional traits of cryptogams in Mediterranean ecosystems are driven by water, light and substrate interactions. *J. Veg. Sci.* 25, 778–792.
- Glime, J.M. 2017 "Chapter 7 - Water Relations". *Bryophyte Ecology Volume 1: Physiological Ecology*. 6.
<https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/6> (accessed 21.12.2017).
- Glime, J.M., Boelema, W.J. 2017. Amphibians: Anuran adaptations. In: Glime, J.M. *Bryophyte Ecology*. Vol.14-1-12. Bryological Interaction. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Last updated 21 April 2017 and available at <<http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology2/>>
- Goffinet, B., Buck, W.R., Shaw, A.J. 2009. Morphology and classification of the Bryophyta. In: Gofnet B, Shaw AJ. *Bryophyte Biology* 2, pp 55-138.
- Gómez, J.P., Bravo, G.A., Brumfield, R.T., Tello, J.G., Cadena, C.D. 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *J. An. Ecol.* 79: 1181-1192.
- Götzenberger, L., De Bello, F, Bråthen, K. A, Davison, J, Dubuis, A, Guisan, A, Lepš, J, Lindborg, R, Moora, M, Pärtel, M, Pellissier, L, Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., Zobel, M. 2012. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. *Biol. Rev.*, v.87, p.111-127.

- Gradstein, S.R., Costa, D.P. 2003. The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. Mem. N. Y. Bot. Gard. 88: 1–673.
- Gradstein, S.R., Hietz, P., Lücking, R., Lücking, A., Sipman, H.J.M., Vester, H.F.M., Wolf, J.H.D., Gardette, E. 1996. How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forests. *Ecotrop.* 2: 59-72.
- Gradstein, S.R., Ilkiu-Borges, A.L. 2009. Guide to the Plants of Central French Guiana. Mem. N. Y. Bot. Gard 88 76 (4): 140 pp.
- Gradstein, S.R., Sporn, S.G., 2010. Land-use change and epiphytic bryophyte diversity in the Tropics. *Nova Hedwigia*, Beiheft, 138, 311-323.
- Henriques, D. S. G., Rigal, F., Borges, P. A. V., Ah-Peng, C., Gabriel, R. 2017. Functional diversity and composition of bryophyte water-related traits in Azorean native vegetation. *Plant Ecol. Div* p.2-11.
- Hidasi-Neto, J., Barlow, J., Cianciaruso, M. 2012. Bird functional diversity and wildfires in the Amazon: the role of forest structure. *An Conserv.* 15: 407- 415.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3, p.157-164.
- Kürschner, H. 2003. Epiphytic bryophyte communities of southwestern Arabia-phytosociology, ecology and life strategies. *Nova Hedwigia*, 77: 55-71.
- Kürschner, H. 2004. Life strategies and adaptations in bryophytes from the near and Middle east. *Turkish Journal of Botany*, 28: 73-84.
- Landau, E.C., 2003. Padrões de Ocupação Espacial da Paisagem na Mata Atlântica do Sudeste da Bahia, Brasil, in: Prado, P.I., Landau, E.C., Moura, R.T., Pinto, L.P.S., Fonseca, G.A.B., Alger, K. (Eds.). *Corredores de Biodiversidade na Mata Atlântica do Sul da Bahia*. IESB/CI/CABS/UFMG/UNICAMP.
- Laughlin, D.C. 2014. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *J. Ecol.* 102:186-193.

- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S., Vesk, P.A. 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land- use change. *Global Ecol. Biogeog.* 19: 423-431.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21, 178-185.
- Mori, S.A., Boom, B.M., Carvalho, A.M.E., Santos, T.S., 1983. Southern Bahian moist forests. *The Bot. Rev.* 49(2), 155-232.
- Nadkarni, N.M., Longino, J.T. 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotrop.* 22, 286–289.
- Oke, D.O., Odebiyi, K.A. 2007. Traditional cocoa-based agroforestry and forest species conservation in Ondo State, Nigeria. *Agric. Ecosyst. Environm.* 122: 305-311.
- Okubo, S., Tomatsu, A., Parikesit, Muhamad, B., Harashina, K., Takeuchi, K. 2012. Leaf functional traits and functional diversity of multistoried agroforests in West Java, Indonesia. *Agriculture, Ecosyst. Environm.* 149: 91-99.
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropic.* 32, 793-810.
- Pardini, R., Faria, D., Accacio, G. M., Laps, R. R., Mariano-Neto, E., Paciencia, M. L. B., Dixo, M., Baumgarten, J. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: a multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agroforestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation*, v.142, p.1178-1190, 2009.
- Pardow, A., Gehrig-Downie, C., Gradstein, R., Lakatos, L. 2012. Functional diversity of epiphytes in two tropical lowland rainforests, French Guiana: using bryophyte life-forms to detect areas of high biodiversity. *Biodivers. Conserv.* 21: 3637-3655
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.B., Gachet, S., Daniel, H. 2009. On the challenge of treating various types of variables: Application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118:391–402.

- Perfecto, I., I. Armbrecht, S. M. Philpott, L. Soto-Pinto, and T. M. Dietsch. 2007. Shaded coffee and the stability of rainforest margins in northern Latin America. p.227–264 in T. Tschardtke, C. Leuschner, M. Zeller, E. Guhadja, and A. Bidin, editors. *The stability of tropical rainforest margins, linking ecological, economic and social constraints of land use and conservation*. Springer, Environmental Science Series, New York, New York, USA.
- Pescador, D.S., De Bello, F., Valladares, F., Escudero, A. 2015. Plant trait variation along an altitudinal gradient in Mediterranean high mountain grasslands: Controlling the species turnover effect. *Plos One* 10:e0118876.
- Petchey, O.L., Evans, K.L., Fishburn, I.S., Gaston, K.J. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *J. An. Ecol.* 76: 977-985.
- Rao, C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theor. Pop. Biol.* 21: 24-43.
- Richards, P.W. 1984. The ecology of tropical forest bryophytes. In: Schuster RM (Ed.). *New Manual of Bryology*. Hattori Bot. Lab. 1233-1270.
- Ricotta, C., Moretti, M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecol.* 167: 181–188
- Sambuichi, R.H.R., Vidal, D.B., Piasentin, F.B., Jardim, J.G., Viana, T.G., Menezes, A.A., Mello, D.L.N., Ahnert, D., Baligar, V.C., 2012. *Cabruca* agroforests in southern Bahia, Brazil: tree component, management practices and tree species conservation. *Biodivers. Conserv.* 21, 1055-1077.
- Sanches, L., Andrade, N.L.R., Nogueira, J.S., Biudes, M.S., Vourlitis, G.L., 2008. Índice de área foliar em floresta de transição Amazônia-cerrado em diferentes métodos de estimativa. *Ciência e Natureza* 30, 57-69.
- Sekercioglu, C.H. 2012. Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. *J Ornithol*, 153 (Suppl 1):S153–S161
- Sharp, A.J., Crum, H., Eckel, P.M. 1994. *The moss flora of Mexico*. Mem. N. Y. Bot. Gard. 69, New York, 1113 pp.

Shepherd, G.J., 2010. FITOPAC 2.1. Departamento de Botânica/UNICAMP.

Silva, J.B., Sfair, J.C., Santos, N.D., Pôrto, K.C. 2017. Different trait arrangements can blur the significance of ecological drivers of community assembly of mosses from rocky outcrops. *Flora*, v.238, p. 43-50.

Smith, H. 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 481-518.

Sporn, S.G., Bos, M.M., Hoffstätter-Müncheberg, M., Kessler, M., Gradstein, S.R. 2009. Microclimate determines community composition but not richness of epiphytic understory bryophytes of rainforest and cacao agroforests in Indonesia. *Funct. Plant Biol.* 36(2): 171–179.

Tao, Y., Zhang, Y.M., 2012. Effects of leaf hair points of a desert moss on water retention and dew formation: Implications for desiccation tolerance. *J. Plant Res.* 125, 351-360.

Thomas, W.M.W., Carvalho, A.M.V., Amorim, A.M.A., Garrison, J.E., Arbelàez, A.L., 1998. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodivers. Conserv.* 7, 311-322.

Tilman D. 2001. Functional diversity. In: Levine S, editor. *Encycl. Biodiv.* Cambridge (MA): Academic Press. p. 109-120.

Tscharntke, T., Sekercioglu, C. H., Dietsch, T. V., Sodhi, N. S., Hoehn, P., Tylianakis, J.M. 2008. Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology*: 89(4), 944–951.

Valencia, V., García-Barrios, L., West, P., Sterling, L.J., Naeem, S. 2014. The role of coffee agroforestry in the conservation of tree diversity and community composition of native forests in a Biosphere Reserve. *Agric. Ecosyst. Environ.* 189: 154-163.

Vanderpoorten, A., Goffinet. B. 2009. *Introduction to bryophytes.* Cambridge University Press, pp.303.

Vieira, C., Séneca, A., Sérgio, C., Ferreira, M. T. 2012. Bryophyte taxonomic and functional groups as indicators of fine scale ecological gradients in mountain streams. *Ecol. Indicat.* 18: 98-107.

Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* 116:882-892.

Vitt, D.H., Crandall-Stotler, B.J., Wood, A. 2012. Bryophytes: survival in a dry world through tolerance and avoidance. In: Rajakaruna N, Boyd RS, Harris TB, editors. *Plant Ecology and Evolution in Harsh Environments*. New York (NY): N. Sci. 267–295.

Xie, C., Lou, H. 2009. Secondary Metabolites in Bryophytes: An Ecological Aspect. *Chemist. Biodiv.* 6: 303-312.

Zartman, C.E. 2003. Hábitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophyte communities in Central Amazonia. *Ecol.* 84(4), 948-954.

Wagner, T.C., Saro, A., Iskandar, D.T., Brook, B.W., Sodhi, N.S., Clough, Y., Tschardtke, T. 2009. Conservation value of cacao agroforestry for amphibians and reptiles in south-east Asia: combining correlative models with follow-up field experiments. *J. Appl. Ecol.* 46, p.823-832.

Weiher, E., Keddy, P.A. 2004. *Ecological assembly rules, perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press.

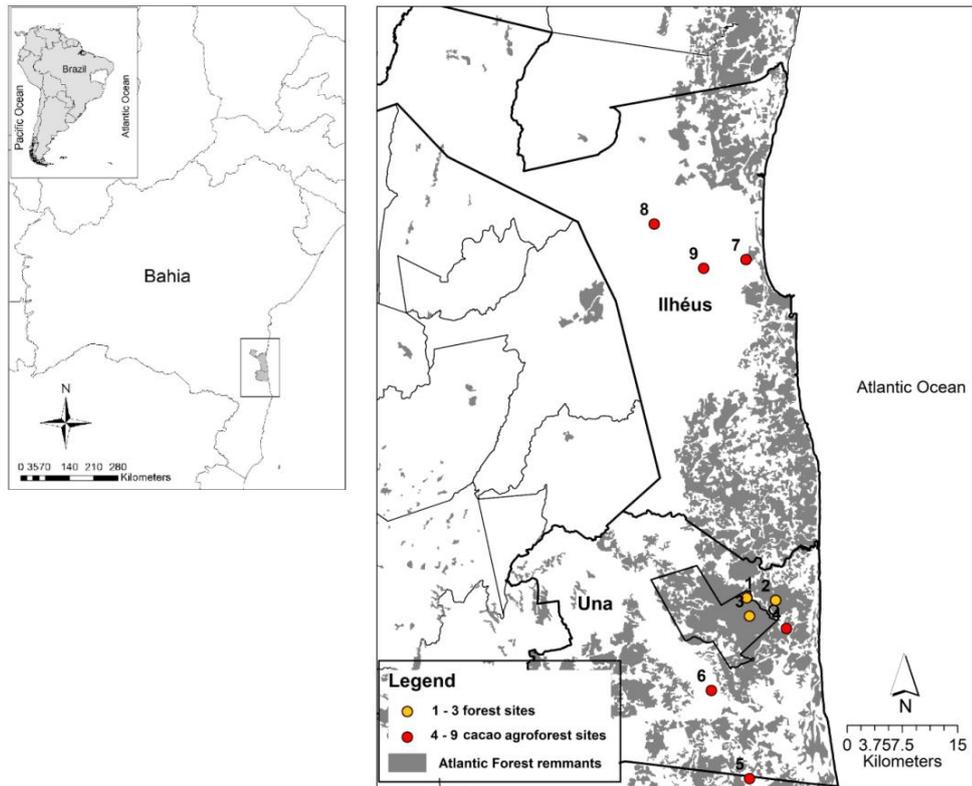


Figura 1. Mapa da área de estudo com a localização das agroflorestas (círculos vermelhos, numerados de 4 a 9) e as áreas controle de floresta nativa (círculos amarelos, numerados de 1 a 3) na Floresta Atlântica do sul da Bahia, Brasil. A área branca no mapa representa outros usos do solo como áreas de pastagem e agricultura não arborea, além de áreas urbanas. O polígono em detalhe representa a Reserva Biológica de Una – Rebio Una.

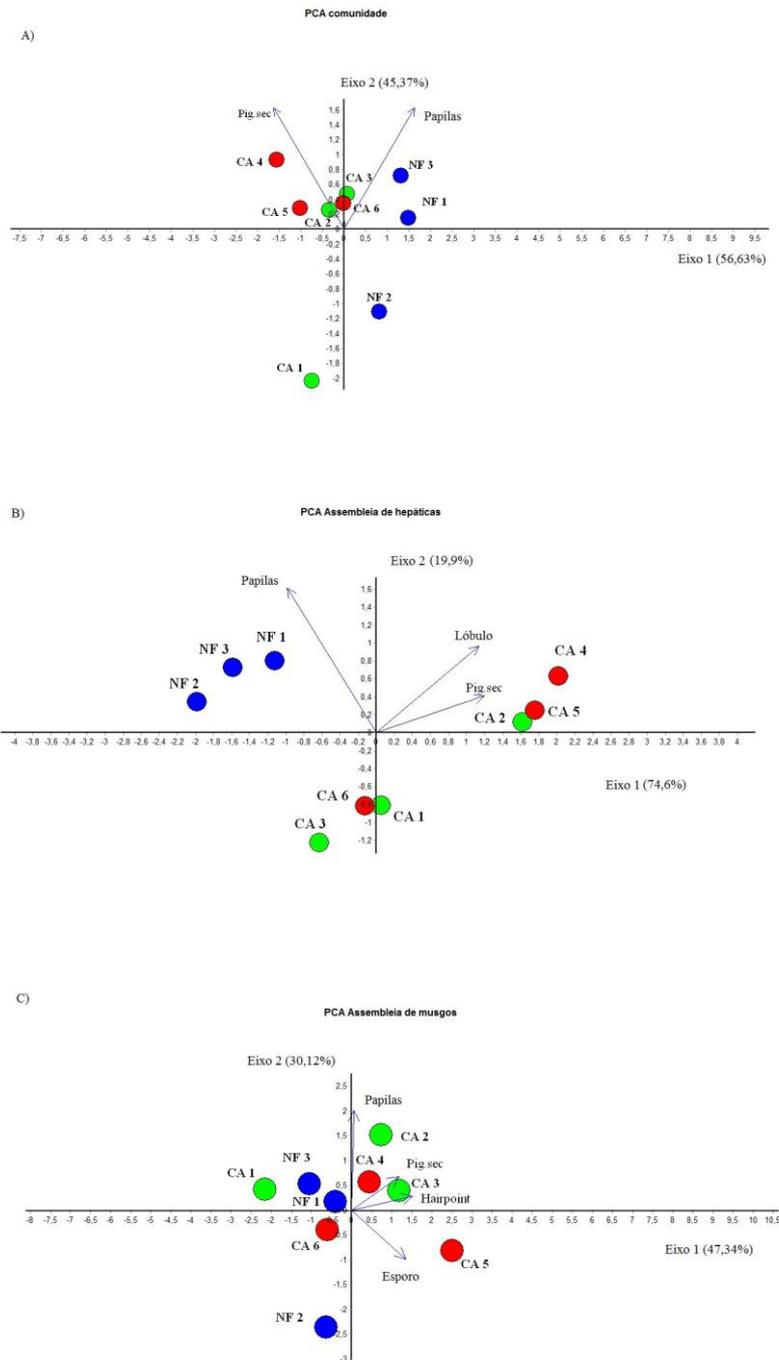


Figura 2. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos das Análises de Componentes Principais (PCA) os valores de CWM dos atributos nas comunidades e assembleias, a partir da matriz de variáveis ambientais. Círculos azuis= Floresta nativa; Círculos verdes= Agroflorestas em Una; Círculos vermelhos= Parcelas de Cabruças em Ilhéus. Pig. Secundários: presença de pigmentos secundários; Papilas: células dos filídios ornamentadas por papilas; Hairpoint: filídio com ápice em forma capilar; Lóbulo: lóbulos $\geq \frac{1}{2}$ do que o comprimento do lobo ou presença de lóbulos sacados ou quadrados; Esporo: Tamanho médio do esporo.

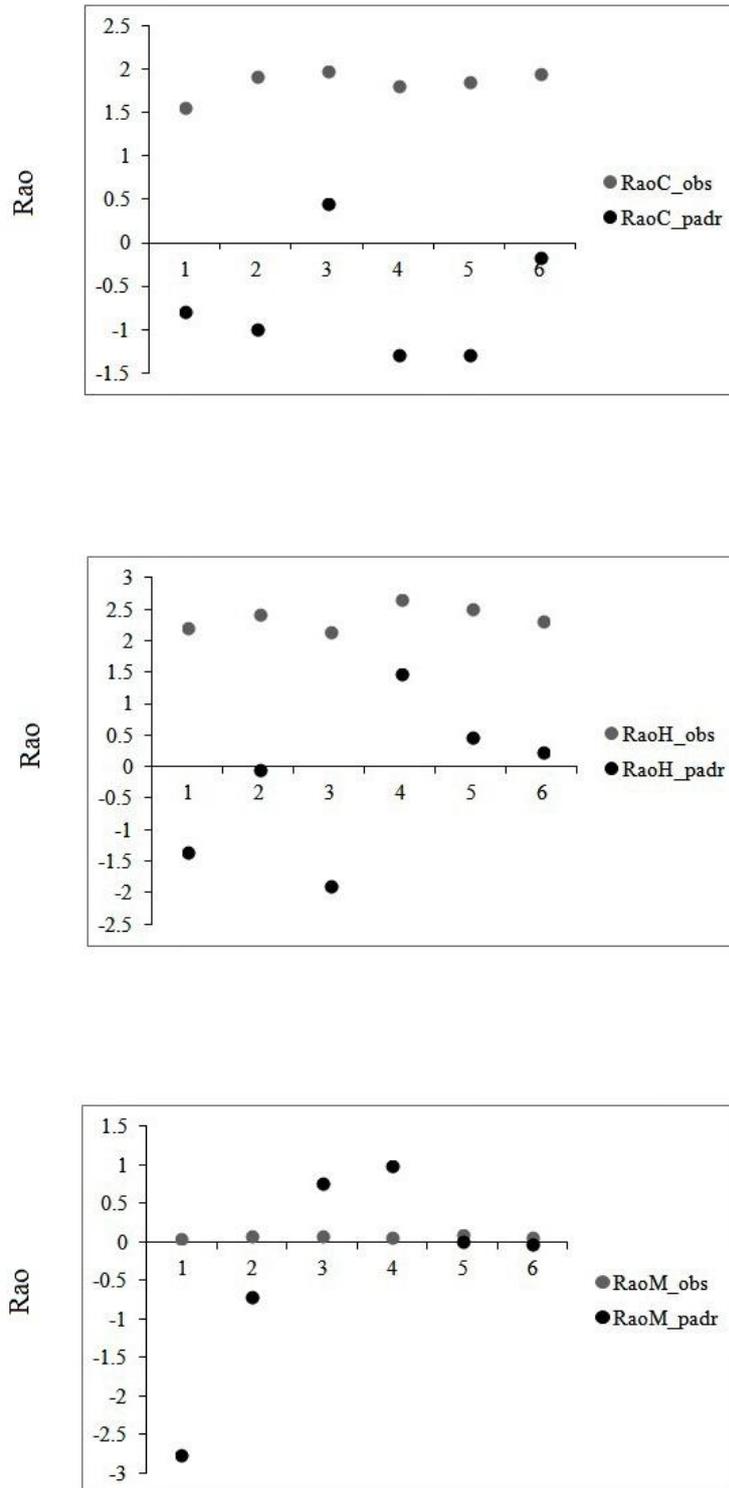


Figura 3. Representação visual entre o valor observado do índice Rao observado para as comunidades (RaoC_Obs) e para as assembleias de hepáticas (RaoH_Obs) e musgos (RaoM_Obs) e efeito de seus tamanhos padronizados (RaoC_padr, RaoH_padr e RaoM_padr) nas agroflorestas na Floresta Atlântica da região sul da Bahia, Brasil.

Tabela 1. Variáveis ambientais mensuradas para as áreas de agrofloresta e floresta estudadas. Densidade do sub-bosque: número total de árvores com DAP ≥ 5 cm; Abertura do dossel: porcentagem de abertura do dossel (valor médio); Prec. Anual e Temp. anual: valores anuais de precipitação e temperatura média, respectivamente, obtidos a partir do banco de dados do *Worldclim* com resolução espacial de 1 km.

Agroflorestas	Abertura do dossel	Prec. anual	Temp. anual
	(%)	(mm)	(°C)
CA 1	17.05 ^b	1678 ^a	24.5 ^a
CA 2	12.89 ^b	1581 ^a	24.2 ^a
CA 3	16.24 ^b	1510 ^a	24.2 ^a
CA 4	15.07 ^{a,b}	1857 ^a	24.3 ^a
CA 5	9.61 ^{a,b}	1631 ^a	24.4 ^a
CA 6	11.6 ^{a,b}	1749 ^a	24.6 ^a
Áreas controle			
NF 1	9.41 ^a	1591 ^a	24.3 ^a
NF 2	8.83 ^a	1623 ^a	24.1 ^a
NF 3	11.24 ^a	1583 ^a	24.1 ^a

Tabela 2. Atributos funcionais utilizados e as funções associadas.

Atributo	Usado para	Tipo	Valores	Função associada
Pigmentos secundários (Pig. Sec.)	Hepáticas, musgos	Binário	0 – ausente; 1 – presente	Atuam na proteção contra a radiação ultravioletas (UV) (Xie e Lou, 2009).
Presença de papilas na superfície da célula (Papilas)	Hepáticas, musgos	Binário	0 – ausente; 1 – presente	As papilas otimizam o movimento e o armazenamento de água (Kürschner, 2003, 2004)
Lóbulo $\geq 1/2$ do comprimento do lobo ou presença de lóbulo sacado ou quadrado (Lóbulo)	Hepáticas	Binário	0 – ausente; 1 – presente	Favorecem o armazenamento de água (Glime, 2017)
Ápice do fílidio capilar (Hairpoint)	Musgos	Binário	0 – ausente; 1 – presente	Aumenta a absorção de vapor d'água condensado e tempo de retenção da água (Tao e Zang, 2012).
Tamanho do esporo (Esporo)	Musgos	Contínuo	de 8 μm até 45 μm	Tamanhos menores do esporo estão relacionados a uma maior capacidade de dispersão a maiores distâncias (During, 1992)

Tabela 3. Resultados dos Testes t entre as agroflorestas de cacau e as áreas controle de floresta nativa na região sul da Bahia, Brasil. Pig. Secundários: presença de pigmentos secundários; Papilas: células dos filídios ornamentadas por papilas; Hairpoint: filídio com ápice em forma capilar; Lóbulo: lóbulos $\geq \frac{1}{2}$ do que o comprimento do lobo ou presença de lóbulos sacados ou quadrados; Tamanho médio do esporo; Rao: diversidade funcional. Os valores representam as médias mais o desvio padrão e diferenças significativas (p valor < 0.05) estão indicadas em negrito.

	Comunidade			Hepáticas			Musgos		
	Agrofloresta	Controle	p-valor	Agrofloresta	Controle	p-valor	Agrofloresta	Controle	p-valor
Pig. Sec.	0.38 ± 0.07	0.53 ± 0.07	0.02	0.43 ± 0.09	0.30 ± 0.04	0.06	0.55 ± 0.12	0.41 ± 0.07	0.13
Papilas	0.19 ± 0.04	0.17 ± 0.01	0.63	0.03 ± 0.09	0.14 ± 0.04	0.00	0.41 ± 0.05	0.36 ± 0.07	0.22
Lóbulo	-	-	-	0.27 ± 0.05	0.22 ± 0.02	0.23	-	-	-
Hairpoint	-	-	-	-	-	-	0.12 ± 0.05	0.10 ± 0.07	0.80
Esporo	-	-	-	-	-	-	17.7 ± 1.80	16.5 ± 2.29	0.41
Rao	1.87 ± 0.18	1.88 ± 0.07	0.93	2.36 ± 0.19	3.15 ± 0.12	0.00	0.07 ± 0.05	0.08 ± 0.07	0.57

Tabela 4. Resultados das regressões múltiplas entre as variáveis preditoras (abertura do dossel, temperatura média anual, precipitação média anual e distância da floresta) e a diversidade (Rao) e composição funcional para cada atributo (CWM) para as comunidades e assembleias de hepáticas e musgos, separadamente, nas agroflorestas de cacau na região sul da Bahia, Brasil. Fig. Sec.: presença de pigmentos secundários; Papilas: células dos filídios ornamentadas por papilas; Hairpoint: filídio com ápice em forma capilar; Lóbulo: lóbulos $\geq \frac{1}{2}$ que o comprimento do lobo ou presença de lóbulos sacados ou quadrados; Esporo: tamanho médio do esporo. Diferenças significativas (p -valor < 0.05) estão indicadas em negrito.

	Comunidade		Hepáticas		Musgos	
	R ²	p-valor	R ²	p-valor	R ²	p-valor
Fig. Sec.	0.02		-0.69		0.434	
Abertura do dossel		0.37		0.46		0.33
Temperatura média anual		0.41		0.73		0.34
Precipitação média anual		0.68		0.96		0.39
Papilas	0.96		0.70		-0.71	
Abertura do dossel		0.04		0.13		0.83
Temperatura média anual		0.01		0.95		0.66
Precipitação média anual		0.009		0.12		0.74
Lóbulo			-1.11			
Abertura do dossel				0.61		
Temperatura média anual				0.96		
Precipitação média anual				0.92		
Hairpoint					0.85	
Abertura do dossel						0.73
Temperatura média anual						0.06
Precipitação média anual						0.03
Esporo					0.63	
Abertura do dossel						0.20
Temperatura média anual						0.43
Precipitação média anual						0.25
Distância da floresta						0.26
Rao	0.72		-1.21		-0.34	
Abertura do dossel		0.18		0.94		0.67
Temperatura média anual		0.24		0.95		0.87
Precipitação média anual		0.08		0.72		0.64

Tabela 5. Valores de diversidade funcional observados (Rao_obs) e padronizados (Rao_padr) para as comunidades e assembleias de briófitas amostradas nas agroflorestas. Valores padronizados maiores que zero indicam divergência funcional e os valores menores que zero indicam convergência funcional.

	Comunidade		Hepáticas		Musgos	
	Rao_obs	Rao_padr	Rao_obs	Rao_padr	Rao_obs	Rao_padr
CA 1	1.564128	-0.78221	2.201928	-1.34157	0.058217	-2.77058
CA 2	1.931096	-0.98938	2.417718	-0.02466	0.090239	-0.70265
CA 3	1.983333	0.454534	2.132736	-1.88021	0.086837	0.765612
CA 4	1.823463	-1.28729	2.645879	1.478972	0.07402	0.983987
CA 5	1.869696	-1.29147	2.499442	0.481795	0.096568	0.009869
CA 6	1.964477	-0.1547	2.307505	0.234637	0.066687	-0.02866

Apêndice A. Presença/ausência de atributos funcionais das espécies de briófitas utilizados para cálculo das métricas de diversidade funcional. Também fornecemos informações sobre ocorrência e abundância das espécies nas agroflorestas (CA 1-6) e floresta nativa (FN 1-3) estudadas na região sul da Bahia, Brasil. (Fig. Sec.: presença de pigmentos secundários; Papilas: presença de papilas na superfície das células; Hairpoint: filídio com ápice em forma capilar; Lóbulo: lóbulos $\geq \frac{1}{2}$ do comprimento do lobo ou presença de lóbulos sacados ou quadrados; tamanho médio do esporo).

Presente (+); Ausente (-); Não observado (0); Não aplicável (*).

Filo/ Família/ Espécie	Fig. Sec	Papilas	Lóbulo	Hairpoint	Esporo (µm)	CA						FN		
						1	2	3	4	5	6	1	2	3
Hepáticas														
Frullaniaceae														
<i>Frullania apiculata</i> (Reinw. et al.) Nees	+	-	1	*	0	2							1	
<i>Frullania brasiliensis</i> Raddi	+	-	1	*	0					1	2			
<i>Frullania ericoides</i> (Nees) Mont.	+	-	1	*	0		1		1	7				
<i>Frullania gibbosa</i> Nees	+	-	1	*	0		2		6	5				
<i>Frullania kunzei</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb	+	-	1	*	0		1			1				
<i>Frullania riojaneirensis</i> (Raddi) Spruce	+	-	1	*	0	2	17	6	9	10	2			
Geocalycaceae														
<i>Saccogynidium caldense</i> (Ångström) Grolle	+	+	0	*	0								1	
Lejeuneaceae														
<i>Archilejeunea auberiana</i> (Mont.) A.Evans	+	-	1	*	0	7	18		9	1	7			
<i>Archilejeunea fuscescens</i> (Hampe ex Lehm.) Fulford	+	-	1	*	0							1	4	4
<i>Ceratolejeunea confusa</i> R.M.Schust.	+	-	0	*	0						1			
<i>Ceratolejeunea cornuta</i> (Lindenb.) Schiffn.	+	-	0	*	0	4	3	1	2	1	1	1		
<i>Ceratolejeunea cubensis</i> (Mont.) Schiffn.	+	-	0	*	0	4	5	3	3	1	6	4	5	5
<i>Ceratolejeunea laetefusca</i> (Austin) R.M.Schust.	+	-	0	*	0		1							
<i>Ceratolejeunea minuta</i> Dauphin	+	-	0	*	0							9	12	7
<i>Ceratolejeunea rubiginosa</i> Gottsche ex Steph.	+	-	0	*	0		2	1						
<i>Cheilolejeunea adnata</i> (Kunze) Grolle	-	-	0	*	0	9	1	1			1	2	3	
<i>Cheilolejeunea clausa</i> (Nees & Mont.) R.M.Schust.	-	-	0	*	0	3	5	8	2	12	10			

Filo/ Família/ Espécie	Fig. Sec	Papilas	Lóbulo	Hairpoint	Esporo (µm)	CA						FN		
						1	2	3	4	5	6	1	2	3
<i>Cheilolejeunea exinnovata</i> E.W.Jones	-	-	0	*	0							1	4	2
<i>Cheilolejeunea holostipa</i> (Spruce) Grolle & R.-L.Zhu	+	-	1	*	0				1					
<i>Cheilolejeunea rigidula</i> (Nees ex Mont.) R.M. Schust.	+	-	0	*	0	8	3	3	2	3	2	6	10	7
<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw. et al.) Mizut	-	-	0	*	0	6	5	13	5	6	7			
<i>Cyclolejeunea convexistipa</i> (Lehm. & Lindenb.) A.Evans	-	-	0	*	0							1		
<i>Cyclolejeunea luteola</i> (Spruce) Grolle	-	-	0	*	0							2	1	
<i>Diplasiolejeunea pellucida</i> (Meissner) Schiffner	-	-	0	*	0								1	
<i>Drepanolejeunea bidens</i> (Steph.) A.Evans	-	-	1	*	0	1								
<i>Drepanolejeunea crucianella</i> (Taylor) Evans	-	-	0	*	0							1		
<i>Harpalejeunea stricta</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph	-	-	0	*	0	1	4	3	5		3			
<i>Lejeunea adpressa</i> Nees	-	-	1	*	0		2							
<i>Lejeunea aphanes</i> Spruce	-	-	1	*	0	1		2		1				
<i>Lejeunea boryana</i> Mont.	-	-	0	*	0							1	3	2
<i>Lejeunea caulicalyx</i> (Steph.) E.Reiner & Goda	-	-	0	*	0	4	5			1	4	1	2	
<i>Lejeunea controversa</i> Gottsche	-	-	0	*	0	6	2	2	2	3	5		6	
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees	-	-	0	*	0	5	1	1						
<i>Lejeunea grossiretis</i> (Steph.) E.Reiner & Goda	-	-	0	*	0								1	
<i>Lejeunea laetevirens</i> Nees & Mont.	-	+	0	*	0	18	12	10	24	2	6			
<i>Lejeunea moninia</i> (Steph.) Steph.	-	-	0	*	0									1
<i>Lejeunea phyllobola</i> Nees & Mont.	-	-	0	*	0							1		
<i>Lejeunea tapajosensis</i> Spruce	-	-	0	*	0	5	17	5	17	13	13	2		1
<i>Lepidolejeunea involuta</i> (Gottsche) Grolle	-	-	0	*	0							3	2	2
<i>Leptolejeunea elliptica</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn.	+	-	0	*	0	1	2							
<i>Leptolejeunea moniliata</i> Steph.	+	-	0	*	0									1
<i>Lopholejeunea eulopha</i> (Taylor) Schiffn.	+	-	0	*	0	2			1			2		5
<i>Lopholejeunea nigricans</i> (Lindenb.) Schiffn.	+	-	1	*	0		1					1		
<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees.) Schiffn.	+	-	0	*	0	6	25	23	22	19	27	4	4	3

Filo/ Família/ Espécie	Fig. Sec	Papilas	Lóbulo	Hairpoint	Esporo (µm)	CA						FN		
						1	2	3	4	5	6	1	2	3
Metzgeriaceae														
<i>Metzgeria bahiensis</i> Schiffn.	-	-	0	*	0								2	
<i>Metzgeria ciliata</i> Raddi	-	-	0	*	0	1	3							
<i>Metzgeria subaneura</i> Schiffn.	-	-	0	*	0		4	4						
Plagiochilaceae														
<i>Plagiochila aerea</i> Taylor	-	-	0	*	0							1	1	3
<i>Plagiochila disticha</i> (Lehm. & Lindenb.) Lindenb.	-	-	0	*	0	5	2	1		1		3	9	6
<i>Plagiochila montagnei</i> Nees	-	-	0	*	0	12	7	1		11	9		3	2
<i>Plagiochila raddiana</i> Lindenb.	-	-	0	*	0	2	2	4	2	8	1		2	
<i>Plagiochila simplex</i> (Sw.) Lindenb.	-	-	0	*	0	2		2		5	1		1	
<i>Plagiochila subplana</i> Lindenb.	-	-	0	*	0	1	1	3		1		3	1	
Radulaceae														
<i>Radula elliotii</i> Castle	-	-	0	*	0							1		
<i>Radula javanica</i> Gottsche	-	-	1	*	0	1	1					2	4	6
<i>Radula kegelii</i> Gottsche ex Steph.	-	-	0	*	0					2		1	3	2
<i>Radula lígula</i> Steph.	+	-	0	*	0							3		
<i>Radula mexicana</i> Lindenb. & Gottsche	-	-	1	*	0		1							1
<i>Radula quadrata</i> Gottsche	+	-	1	*	0		14	6		11				
<i>Radula tectiloba</i> Steph.	+	-	0	*	0			2		7				
Musgos														
Brachytheciaceae														
<i>Helicodontium capillare</i> (Hedw.) A. Jaeger	-	-	*	0	17.75	1	5	29	5	8	16			
<i>Meteoridium remotifolium</i> (Müll.Hal.) Manuel	+	-	*	1	22.5					2				
<i>Squamidium brasiliense</i> Broth.	+	-	*	1	0									1
<i>Zelometeorium patulum</i> (Hedw.) Manuel	+	-	*	1	20.5			3		10				
Calymperaceae														
<i>Calymperes afzelii</i> Sw.	-	+	*	0	21	1		1		1	1		1	

Filo/ Família/ Espécie	Fig. Sec	Papilas	Lóbulo	Hairpoint	Esporo (µm)	CA						FN		
						1	2	3	4	5	6	1	2	3
<i>Calymperes lonchophyllum</i> Schwägr.	-	-	*	0	20.5							6	4	6
<i>Calymperes palisotii</i> Schwägr.	-	+	*	0	31.5	2	1	1	18		4			
<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	-	-	*	0	19.5						2	2		
<i>Octoblepharum cocuiense</i> Mitt.	-	-	*	0	37.5							3	5	1
<i>Octoblepharum pulvinatum</i> (Dozy & Molk.) Mitt	-	-	*	0	16.5								4	2
<i>Syrrhopodon incompletus</i> Schwägr.	-	-	*	0	16.5		1					3	5	3
<i>Syrrhopodon incompletus</i> var <i>luridus</i> (Paris & Broth.) Florsch.	-	-	*	0	16.5								3	
<i>Syrrhopodon leprieurii</i> Mont.	-	+	*	0	14							4		
<i>Syrrhopodon ligulatus</i> Mont.	-	+	*	0	18									1
<i>Syrrhopodon parasiticus</i> (Brid.) Besch.	-	+	*	0	30		4	1		2		1	2	1
<i>Syrrhopodon prolifer</i> Schwägr.	-	+	*	0	16.5							12	15	10
Cryphaeaceae														
<i>Schoenobryum concavifolium</i> (Griff.) Gangulee	+	-	*	0	20.5					1				
Dicranaceae														
<i>Leucoloma serrulatum</i> Brid.	+	+	*	1	18							11	5	7
Fissidentaceae														
<i>Fissidens asplenioides</i> Hedw.	+	+	*	0	12							1	1	2
<i>Fissidens radicans</i> Mont.	-	-	*	0	18.5							1	1	
Hypnaceae														
<i>Chryso-hypnum diminutivum</i> (Hampe) W.R.Buck	+	-	*	0	12.5			1			6			
<i>Isopterygium tenerum</i> (Sw.) Mitt.	-	-	*	0	11.5	11	1		1			1		
Lembophyllaceae														
<i>Pilotrichela flexilis</i> (Hedw.) Aongstr.	-	-	*	0	25.5					1				
Leucobryaceae														
<i>Leucobryum martianum</i> (Hornsch.) Hampe ex Müll. Hal.	-	-	*	0	15							6	2	3
<i>Ochrobryum gardneri</i> (Müll.Hal.) Lindb.	-	-	*	0	0							9	2	1
Meteoriaceae														

Filo/ Família/ Espécie	Fig. Sec	Papilas	Lóbulo	Hairpoint	Esporo (µm)	CA						FN		
						1	2	3	4	5	6	1	2	3
<i>Aerobryopsis capensis</i> (Müll.Hal.) M.Fleisch.	-	+	*	1	0							2		
<i>Floribundaria flaccida</i> (Mitt.) Broth.	-	+	*	1	20		2	1		6				
<i>Meteorium deppei</i> (Hornsch.) Mitt.	+	+	*	1	22		1	2	1	6				
<i>Meteorium nigrescens</i> (Hedw.) Dozy & Molk.	+	+	*	1	22		1			13	2			
<i>Pseudotrachypus martinicensis</i> (Broth.) W.R. Buck	+	+	*	1	0							1		
Neckeraceae														
<i>Homaliiodendron piniforme</i> (Brid.) Enroth	+	-	*	0	0									3
<i>Neckeropsis disticha</i> (Hedw.) Kindb.	+	-	*	0	13.5	9	4	16	1	3	13			
<i>Neckeropsis undulata</i> (Hedw.) Reichardt	-	-	*	0	19.5			1		1	1			
<i>Porotrichum substriatum</i> (Hampe) Mitt.	+	-	*	0	0									1
Orthotrichaceae														
<i>Groutiella apiculata</i> (Hook.) H.A.Crum & Steere	+	-	*	0	21		2	6	4	1	9			
<i>Groutiella tomentosa</i> (Hornsch.) Wijk & Margad.	+	-	*	0	27			2						
<i>Groutiella tumidula</i> (Mitt.) Vitt	+	-	*	0	20			1			1			
<i>Schlotheimia rugifolia</i> (Hook.) Schwägr.	+	+	*	0	32		1							
Phyllogoniaceae														
<i>Phyllogonium viride</i> Brid.	+	-	*	0	45							1		
Pilotrichaceae														
<i>Callicostella pallida</i> (Hornsch.) Ångström	+	+	*	0	10									1
<i>Crossomitrium patrisiae</i> (Brid.) Müll. Hal.	-	-	*	0	15	2	4	12		7	8		1	
<i>Lepidopilum amplirete</i> Müll. Hal.	-	-	*	0	15						2			
<i>Pilotrichum bipinnatum</i> (Schwägr.) Brid.	-	-	*	0	16							1	1	1
<i>Pilotrichum evanescens</i> (Müll.Hal.) Müll.Hal.	-	-	*	0	14.5	5				2	10			
Pterobryaceae														
<i>Henicodium geniculatum</i> (Mitt.) W.R.Buck	+	+	*	0	0	11	17	6	7	18	22			
<i>Jaegerina scariosa</i> (Lorentz) Arzeni	+	-	*	0	31.5					2			1	
<i>Orthostichidium quadrangulare</i> (Schwägr.) B.H. Allen & Magill	+	-	*	0	25					9				

Filo/ Família/ Espécie	Fig. Sec	Papilas	Lóbulo	Hairpoint	Esporo (µm)	CA						FN		
						1	2	3	4	5	6	1	2	3
<i>Pirella cymbifolia</i> (Sull.) Cardot	-	-	*	0	23					1				
Sematophyllaceae														
<i>Acroporium longirostre</i> (Brid.) W.R.Buck	+	-	*	0	13.5			1						
<i>Sematophyllum subpinnatum</i> (Brid.) E.Britton	+	-	*	0	19.5	8	1	16		2		1		
<i>Sematophyllum subsimplex</i> (Hedw.) Mitt.	+	-	*	0	19	3		1		1		16	16	7
<i>Taxithelium planum</i> (Brid.) Mitt.	+	+	*	0	14	1				5		7	1	5
<i>Trichosteleum papillosum</i> (Hornsch.) A.Jaeger	+	+	*	0	11.5			1	1			2		3
Stereophyllaceae														
<i>Pilosium chlorophyllum</i> (Hornsch.) Müll. Hal.	-	+	*	0	8		1							
Thuidiaceae														
<i>Pelekium minutulum</i> (Hedw.) A.Touw	-	+	*	0	10.5						3			
<i>Pelekium scabrosulum</i> (Mitt.) A.Touw	-	+	*	0	16						1			
Número de espécies						40	55	44	29	47	41	64	62	51

Apêndice B. Valores de CWM para cada atributo analisado nas comunidades e assembleias de briófitas amostradas nas agroflorestas de cacau e floresta nativa na região sul da Bahia, Brasil. Pig. Sec.: presença de pigmentos secundários; Papilas: células ornamentadas com papilas; Lóbulo: lóbulos $\geq \frac{1}{2}$ do comprimento do lobo ou presença de lóbulos sacados ou quadrados; Hairpoint: filídio com ápice em forma capilar; Esporo: tamanho médio do esporo.

	Comunidade		Hepáticas			Musgos			
	Pig. Sec.	Papilas	Pig. Sec.	Papilas	Lóbulo	Pig. Sec.	Papilas	Hairpoint	Esporo
Agroflorestas									
CA 1	0.411	0.211	0.413	0.116	0.110	0.407	0.481	0.000	12.042
CA 2	0.567	0.218	0.561	0.067	0.344	0.583	0.597	0.056	14.045
CA 3	0.485	0.160	0.426	0.093	0.148	0.551	0.235	0.061	16.212
CA 4	0.520	0.288	0.500	0.197	0.246	0.564	0.491	0.018	20.532
CA 5	0.616	0.211	0.514	0.014	0.275	0.766	0.500	0.394	16.963
CA 6	0.553	0.193	0.479	0.050	0.108	0.633	0.349	0.018	13.427
Áreas controle									
NF 1	0.483	0.259	0.464	0.165	0.144	0.500	0.372	0.179	15.718
NF 2	0.406	0.120	0.378	0.092	0.193	0.464	0.179	0.089	19.625
NF 3	0.435	0.267	0.357	0.205	0.250	0.612	0.408	0.163	15.296

6. CONCLUSÕES GERAIS

As agroflorestas de cacau inseridas na Floresta Atlântica no sul da Bahia, Brasil, abrigam comunidades de briófitas epífitas tão ricas quanto os remanescentes de floresta nativa, mas suas composições se caracterizam pela perda de grupos taxonômicos mais sensíveis (hepáticas) e pela substituição das espécies típicas de sub-bosque sombreado por outras adaptadas às condições ambientais mais estressantes (ex. maior luminosidade) ou mesmo espécies sem requisitos específicos de hábitat (generalistas). Além disso, as agroflorestas parecem manter uma flora característica de briófitas epífitas para esse ambiente, as quais apresentam alta similaridade florística independente da distância geográfica entre elas. Os padrões reprodutivos observados sugerem que a substituição de espécies também está relacionada às suas estratégias reprodutivas, com aquelas que apresentam maior frequência e abundância na produção de propágulos assexuados sendo beneficiadas nas agroflorestas.

As comunidades de briófitas nas agroflorestas são organizadas por processos estruturadores relacionados ao nicho das espécies, tendo a luminosidade como o principal fator ambiental de seleção das espécies. Apesar disso, a utilização das estratégias funcionais varia de acordo com o grupo taxonômico estudado (musgo ou hepática), assim como com o nível de organização das espécies (ex. comunidade ou assembleia). Embora os resultados deixem claro a atuação dos fatores ambientais sobre as comunidades de briófitas nas agroflorestas, as quais apresentam tendências à convergência de seus atributos funcionais, o mesmo não é observado para as assembleias de musgos e hepáticas, separadamente.

Embora as agroflorestas mantenham considerável riqueza de briófitas, nós questionamos o seu papel para manutenção da diversidade de briófitas, uma vez que nesses ambientes há uma predominância de espécies com abundância de reprodução sexuada. Também nesses ambientes as espécies que apresentam características para vencer o filtro ambiental promovida pela maior luminosidade são favorecidas. Além, disso, as comunidades nesses ambientes apresentam atributos funcionais menos dispersos do que o esperado pelo acaso (convergência funcional). Todas essas características estruturais das comunidades e assembleias de briófitas nas agroflorestas as tornam menos resilientes e mais susceptíveis aos efeitos dos distúrbios ambientais.

REFERÊNCIAS

- ACEBEY, C.; GRADSTEIN, S. R.; KRÖMER, T. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows in Bolivia. **Journal of Tropical Ecology**, v.18, p.1-16, 2003.
- ADLER, P. B.; HILLERISLAMBERS, J.; LEVINE, J. M. A niche for neutrality. **Ecology Letters**, v.10, p.95-104, 2007.
- AH-PENG, C.; FLORES, O.; WILDING, N.; BARDAT, J.; LOVANOMANJANAHARY, M.; HEDDERSON, T. A. J.; STRASBERG, D. Functional diversity of subalpine bryophyte communities in an oceanic island (La Réunion). **Arctic, Antarctic and Alpine Research**, v.46, n.4, p.841-851, 2014.
- ALVARENGA, L. D. P.; PÔRTO, K. C. Patch Size and Isolation Effects on Epiphytic and Epiphyllous Bryophytes in Fragmented Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v.134, p.415-27, 2007.
- ALVARENGA, L. D. P.; PÔRTO, K. C.; OLIVEIRA, J. R. P. M. Habitat loss effects on spatial distribution of epiphytic bryophytes in a Brazilian Atlantic forest. **Biodiversity Conservation**, v.9, p.619-635, 2010.
- AMORIM, E. T.; CARVALHO, F. A.; SANTOS, N. D.; LUIZI-PONZO, A. P. Distribution of Bryophytes in South-Eastern Brazil: An Approach on Floristic Similarity and Environmental Filtering. **Cryptogamie Bryologie**, v.38, n.1, p.3-17, 2017.
- ANDERSSON, M. S.; GRADSTEIN, S. R. Impact of management intensity on non-vascular epiphyte diversity in cacao plantations in Western Ecuador. **Biodiversity and Conservation**, v.14, p.1101-1120, 2005.
- ANDRÉN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. **Oikos**, v.71, p.355-366, 1994.
- ARIYANTI, N. S.; BOS, M. M.; KARTAWINATA, K.; TJITROSOEDIRDJO, S. S.; GUHARDJA, E.; GRADSTEIN, S. R. Bryophytes on tree trunks in natural forests, selectively logged forests and cacao agroforests in Central Sulawesi, Indonesia. **Biological Conservation**, v.141, p.2516-2527, 2008.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MELO, F. P.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; BONGERS, F.; CHAZDON, R.; 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 of the Cambridge Philosophical Society**, v.92, p.326-340, 2017.
- BACARO, G.; ROCCHINI, D.; BONINI, I.; MARIGNANI, M.; MACCHERINI, S.; CHIARUCCI, A. The role of the regional and local scale predictors for plant species richness in Mediterranean forests. **Plant Biosystems- An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, v.142, p.630-642, 2008.
- BATES, J. W. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? **Oikos**, v.82, p.223-237, 1998.

- BATISTA, W. V. S. M.; SANTOS, N. D. Can regional and local filters explain epiphytic bryophyte distributions in the Atlantic Forest of southeastern Brazil? **Acta Botanica Brasilica**, v.30, p.462-472, 2016.
- BELL, G. The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. **Ecology**, v.86, p.1757-1770, 2005.
- BENASSI, M.; STARK, L. R.; BRINDA, J. C.; MCLETCHIE, D. N.; BONINE, M.; MISHLER, B. D. Plant size, sex expression and sexual reproduction along an elevation gradient in a desert moss. **Bryologist**, v.114, p.277-288, 2011.
- BISANG, I.; EHRLÉN, J.; HEDENÄS, L. Mate limited reproductive success in two dioicous mosses. **Oikos**, v.104, p.291-298, 2004.
- BOWKER, M. A.; STARK, L.; MCLETCHIE, D. N.; MISHLER B. D. Sex expression, skewed sex ratios, and microhabitat distribution in the dioecious desert moss *Syntrichia caninervis* (Pottiaceae). *American Journal of Botany*, v.87, p.517–526, 2000.
- CADOTTE, M. W. Experimental evidence that evolutionarily diverse assemblages result in higher productivity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.110, p.8996-9000, 2013.
- CASSANO, C. R.; SCHROTH, G.; FARIA, D.; DELABIE, J. H. C.; BEDE, L.; OLIVEIRA, L. C.; MARIANO-NETO, E. Desafios e recomendações para a conservação da biodiversidade na região cacauera do sul da Bahia Ilhéus, BA. CEPLAC/CEPEC. **Boletim Técnico**, nº 205, p.54, 2014.
- CAVENDER-BARES, J.; KOZAC, K. H.; FINE, P. V. A.; KEMBEL, S. W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v.12, p.693-715, 2009.
- CHASE, J. M.; MYERS, J. A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Science**, 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 Neotropis-dispersal rather than plate tectonics is most explanatory. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.171, n.1, p.277-286, 2013.
- CLEAVITT, N. L. Patterns, Hypotheses and processes in the biology of rare Bryophytes. **Bryologist**, v.108(4), p.554-566, 2005.
- CLEMENTS, F. E. **Plant succession: an analysis of the development of vegetation**. Washington. Carnegie Institution of Washington: 1916.
- CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, v.60, p.1132-1140, 1979.

CORNELISSEN, J. H. C.; TER STEEGE, H. Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. **Journal of Tropical Ecology**, v.5, p.131-150, 1989.

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

CORNWELL, W. K.; SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D. D. Trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology**, v.87, p.1465-1471, 2006.

CRONBERG, N. Clonal structure and fertility in a sympatric population of the peat mosses *Sphagnum rubellum* and *S. capillifolium*. **Canadian Journal of Botany**, v.74, n9, p.1375-85, 1996.

CRONBERG, N. Genetic diversity of the epiphytic bryophyte *Leucodon sciuroides* in formerly glaciated versus non-glaciated parts of Europe. **Heredity**, v.84, p.710-20, 2000.

CRONBERG, N. Colonization dynamics of the clonal moss *Hylocomium splendens* on islands in a Baltic land uplift area: reproduction, genet distribution and genetic variation. **Journal of Ecology**, v.90, p.925-35, 2002.

CRONBERG, N.; ANDERSSON, K.; WYATT, R.; ODRZYKOSKI, I. J. Clonal distribution, fertility and sex ratios of the moss *Plagiomnium affine* (Bland.) T. Kop. in forest of contrasting age. **Journal of Bryology**, v.25, p.155-62, 2003.

DEHEUVELS, O.; ROUSSEAU, G. X.; QUIROGA, G. S.; FRANCO, M. D.; CERDA, R.; MENDOZA, S. J. V.; SOMARRIBA, E. Biodiversity is affected by changes in management intensity of cocoa-based agroforests. **Agroforestry Systems** v.88, p.1-19, 2014.

DELABIE, J. H. C.; JAHYNY, B.; NASCIMENTO, I. C.; MARIANO, C. S. F.; LACAU, S.; CAMPIOLO, S.; PHILPOTT, S. M.; LEPONCE, M. Contribution of cacao plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic forest fauna of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v.16, p.2359-2384, 2007.

DIAMOND, J. M. **Assembly of species communities**. In Cody, M. L. & J. M. Diamond (eds) *Ecology and Evolution of Communities*. Massachusetts: Harvard University Press, 1975.

DIETZ, J.; HÖLSCHER, D.; LEUSCHNER, C.; HENDRAYANTO. Rainfall partitioning in relation to forest structure in differently managed montane forest stand in Central Sulawesi, Indonesia. **Forest Ecological Management**, v.237, p.170-178, 2006.

DURING, H. J. Life strategies of bryophytes: a preliminary review. **Lindbergia**, v.5(1), p.2-18, 1979.

DURING, H. J. 1990. Clonal growth patterns among bryophytes. In: VAN GROENENDAHL, J.; DE KROON, H. (eds), *Clonal growth in plants: regulation and function*. **SPB Academic Publishing**, pp. 153-176.

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

- FARIA, D.; LAPS, R. R.; BAUMGARTEN, J.; CETRA, M. Bat and bird assemblages from forests and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic rainforest of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v.15, p.587-612, 2006.
- FARIA, D.; PACIENCIA, M. L. B.; DIXO, M.; LAPS, R. R.; BAUMGARTEN, J. Ferns, frogs, lizards, birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic forest, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v.16, p.2335-2357, 2007.
- FONTOURA, T.; CAZETTA, E.; CATENACCI, L.; DE VLEESCHOUWER, K.; RABOY, B. Diurnal frugivores on the Bromeliaceae *Aechmea depressa* L.B. Sm. from northeastern Brazil: the prominent role taken by a small forest primate. *Biot. Neotrop.* 10, 351-354, 2010.
- FRAHM, J. P.; GRADSTEIN, S. R. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. **Journal of Biogeography**, v.18, p.669-678, 1991.
- FREY, W.; KÜRSCHNER, H. Asexual reproduction, habitat colonization and habitat maintenance in bryophytes. **Flora**, v.206(3), p.173-184, 2011.
- FUNDALI, E. The ecological structure of the bryoflora of Wrocław's parks and cemeteries in relation to their localization and origin. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, v.70(3), p.229-235, 2001.
- GARDNER, T. A.; CHAZDON, J. B. R.; EWERS, R. M.; HARVEY, C. A.; PERES, C. A.; SODHI, A. S. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, v.12, p. 561-582, 2009.
- 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.; LEPŠ, J.; LINDBORG, R.; MOORA, M.; PÄRTEL, M.; PELLISSIER, L.; POTTIER, J.; VITTOZ, P.; ZOBEL, K.; ZOBEL, M. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. **Biological Review**, v.87, p.111-127, 2012.
- GRADSTEIN, S. R. Threatened bryophytes of the Neotropical Rain Forest: a status report. **Tropical Bryology** v.6, p.83-93, 1992.
- GRADSTEIN, S. R. On the rediscovery of *Spruceanthus theobromae* (Lejeuneaceae, Hepaticae), an endangered species on cacao trees in western Ecuador. **Bryobrothera**, v.5, p.81-86, 1999.
- GRADSTEIN, S.R.; SPORN, S.G. Land-use change and epiphytic bryophyte diversity in the Tropics. **Nova Hedwigia, Beiheft**, v.138, p.311-323, 2010.
- GRADSTEIN, S. R.; CHURCHILL, S. P.; SALAZAR, A. N. Guide to the bryophytes of Tropical America. Memorial of New York Botany Gardner, v.86, p.1-577, 2001.
- GRINNELL, L. The niche-relationships of the Californian thrasher. **The Auk**, v.34, n.4, p.27-433, 1971.
- GOFFINET, B.; BUCK, W. R.; SHAW, A. J. Morphology and classification of the Bryophyta, in: Goffinet, B., Shaw, A.J. (Eds.) **Bryophyte Biology**, v.2, pp 55-138, 2009.

HALLINGBÄCK, T.; HODGETTS, N. **Mosses, liverworts & hornworts: a status survey and conservation action plan for bryophytes**. IUCN, Gland, 2000.

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.947-959, 2001.

HENRIQUES, D. S. G.; BORGES, P. A. V.; AH-PENG, C.; GABRIEL, R. Mosses and liverworts show contrasting elevational distribution patterns in an oceanic island (Terceira, Azores): the influence of climate and space. **Journal of Bryology**, v.38, p.183-194, 2016.

HENRIQUES, D. S. G.; RIGAL, F.; BORGES, P. A. V.; AH-PENG, C.; GABRIEL, R. Functional diversity and composition of bryophyte water-related traits in Azorean native vegetation. **Plant Ecology & Diversity**, p.2-11, 2017.

HÉRAULT, B. 2007. Reconciling niche and neutrality through the emergent group approach. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v.9, p.71-78, 2007.

HOLZ, I.; GRADSTEIN, S. R. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica – species richness, community composition and ecology. **Plant Ecology**, v.178, p.89-109, 2005.

HUBBELL, S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. **Princeton University Press**, p.371 2001.

HUGONNOT, V.; CELLE, J. Asexual reproduction by leaf fragmentation in *Mnium stellare* Hedw. **Journal of Bryology**, v.34(1), p.67-70, 2012.

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, 1959.

HYLANDER, K.; DYNESIUS, M.; JONSSON, B.G.; NILSSON, C. Substrate form determines the fate of bryophytes in riparian buffer strips. **Ecological Applications**, v.15, p.674-688, 2005.

HYLANDER, K.; HEDDERSON, T. Does the width of isolated ravine forests influence moss and liverwort diversity and composition? A study of subtropical forests in South Africa. **Biodiversity Conservation**, v.16, p.1441-1458, 2006.

KAUTZ, T.; GRADSTEIN, S.R. On the ecology and conservation of *Spruceanthus theobromae* (Lejeuneaceae, Hepaticae) from western Ecuador. **The Bryologist**, v.104, p.607-612, 2001.

KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v.3, p.157-164, 1992.

KORPELAINEN, H.; POHJAMO, M.; LAAKA-LINDBERG, S. How efficiently does bryophyte dispersal lead to gene flow? **Journal of the Hattori Botanical Laboratory**, v.97, p. 195-205, 2005.

KRAFT, N. J.; CORNWELL, W. K.; WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D. Trait evolution, community assembly and the phylogenetic structure of ecological communities. **The American Naturalist**, 170: 271-283, 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.
- KÜRSCHNER, H. Life strategies and adaptations in bryophytes from the near and Middle east. Turk. **Journal of Botany**, v.28, p.73-84, 2004.
- LAAKA-LINDBERG, S.; KORPELAINEN, H.; POHJAMO, M. Dispersal of asexual propagules in bryophytes. **Journal of the Hattori Botanical Laboratory**, v.93, p.319-30, 2003.
- LAENEN, B.; MACHAC, A.; GRADSTEIN, S. R.; SHAW, B.; PATIÑO, J.; DÉSAMORÉ, A.; GOFFINET, B.; COX, C. J.; SHAW, J.; VANDERPOORTEN, A. Geographical range in liverworts: does sex really matter? **Journal of Biogeography**, v.43, p.627-635, 2015.
- LAURENCE, W. F.; SAYER, J.; CASSMAN, K. G. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. **Trends in Ecology and Evolution**, v.29, p. 107-116, 2014.
- LÔBO, D.; LEÃO, T.; MELO, F. P. L.; SANTOS, A. M. M.; TABARELLI, M. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, v.17, p.287-296, 2011.
- LONGTON, R. E. Sexual reproduction in bryophytes in relation to physical factors of the environment. In: Chopra RN, Bhatla SC, eds. *Bryophyte development*. Boca Raton, FL: CRC Press, 139–166,1990.
- LONGTON, R. E.; MILES, C. J. Studies on the reproductive biology of mosses. **The Journal of the Hattori Botanical Laboratory**, v.52, p.219-240, 1982.
- LONGTON, R. E.; SCHUSTER, R. M. Reproductive biology. In: Schuster, R. M. (ed.), *New manual of Bryology*. **The Journal of the Hattori Botanical Laboratory**, p.386-462, 1983.
- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 1967.
- MAYFIELD, M. M.; BONSER, S. P.; MORGAN, J. W.; AUBIN, I.; MCNAMARA, S.; VESK, P. A. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land- use change. **Global Ecology and Biogeography**, v.19, p.423-431, 2010.
- MEDINA, N. G.; ALBERTOS, B.; LARA, F.; MAZIMPAKA, V.; GARILLETI, R.; DRAPER, D.; HORTAL, J. Species richness of epiphytic bryophytes: drivers across scales on the edge of the Mediterranean. **Ecography**, v.37, n.1, p.80-93, 2014.
- OKE, D. O.; ODEBIYI, K. A. Traditional cacao-based agroforestry and forest species conservation in Ondo State, Nigeria. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v.122, p.305-311, 2007.
- OLIVEIRA, S. M.; PÔRTO, K.C. Reprodução sexuada em musgos acrocárpicos do estado de Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v.12, n.3, p.385-392, 1998.

OLIVEIRA, S. M.; TER STEEGE, H.; CORNELISSEN, J. H. C.; GRADSTEIN, S. R. Niche assembly of epiphytic bryophyte communities in the Guianas: a regional approach. **Journal of Biogeography**, v.36, p.2076-2084, 2009.

OLIVEIRA, S. M.; TER STEEGE, H. Bryophytes communities in the Amazon Forest are regulated by height on the host tree and site elevation. **Journal of Ecology**, p.103, n.2, 441-450, 2015.

OLIVEIRA, J. R. P. M.; PÔRTO, K. C.; SILVA, M. P. P. Richness preservation in a fragmented landscape: a study of epiphytic bryophytes in an Atlantic forest remnant in Northeast **Brazilian Journal of Bryology**, v.33, n.4, 279-290, 2011.

PARDINI, R.; FARIA, D.; ACCACIO, G. M.; LAPS, R. R.; MARIANO-NETO, E.; PACIENCIA, M. L. B.; DIXO, M.; BAUMGARTEN, J. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: a multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agroforestry mosaic in southern Bahia. **Biological Conservation**, v.142, p.1178-1190, 2009.

PERFECTO, I.; RICE, R. A.; GREENBERG, R.; VAN DER VOOT, M. E. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. **BioScience**, p.46, p.598-608, 1996.

PHARO, E. J.; LINDENMAYER, D. B.; TAWS, A. N. The effects of large-scale fragmentation on bryophytes in temperate forests. **Journal of Applied Ecology**, v.41, n.5, 910-921, 2004.

PHARO, E. J.; ZARTMAN, C. E. Bryophytes in a changing landscape: The hierarchical effects of habitat fragmentation on ecological and evolutionary processes. **Biological Conservation**, v.135, p.315-325, 2007.

PIASENTI, F. B.; SAITO, C. H. Os diferentes métodos de cultivo de cacau no sudeste da Bahia, Brasil: aspectos históricos e percepções. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v.9, n.1, p.61-78, 2014.

POHJAMO, M.; LAAKA-LINDBERG, S.; OVASKAINEN, O.; KORPELAINEN, H. Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. **Evolutionary Ecology**, v.20, p.415-430, 2006.

PÓCS, T. 1982. **Tropical forest bryophytes**. In: Smith, A.J.E. (ed) *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London, pp. 59-104.

PROCTOR, M.C.F.; TUBA, Z. Poikilohydry and homohydry: anthitesis or spectrum of possibilities? **New Phytologist**, v.156, p.327-349, 2000.

RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, v.142(6), p.1141-1153, 2009.

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

RICHARDS, P. W. Notes on the bryophyte communities of lowland tropical rain forest, with special reference to Moraballi Creek, British Guiana. *Vegetation* 5(6), p.319-328, 1954.

SAMBUICHI, R. H. R. Fitossociologia e diversidade de espécies arbóreas em cabruca (mata Atlântica raleada sobre plantação de cacau) na região sul da Bahia, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v.16, n.1, p.89-101, 2002.

SAMBUICHI, R. H. R. Estrutura e dinâmica do componente arbóreo em área de cabruca na região cacauceira do sul da Bahia, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v.20, n.4, p.943-954, 2006.

SAMBUICHI, R. H. R.; VIDAL, D. B.; PIASENTIN, F. B.; JARDIM, J. G.; VIANA, T. G.; MENEZES, A. A.; MELLO, D. L. N.; AHNERT, D.; BALIGAR, V. C. Cabruca agroforests in southern Bahia, Brazil: tree component, management practices and tree species conservation. **Biodiversity and Conservation**, v.21, p.1055-1077.

SANTOS, A. S.; TABARELLI, M.; MELO, F. P. L.; CAMARGO, J. L. C.; ANDRADE, A.; LAURANCE, S. G.; LAURANCE, W. F. Phylogenetic Impoverishment of Amazonian Tree Communities in an Experimentally Fragmented Forest Landscape. **PLoS One**, v.9, n.11, 2014.

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.

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, Bryology**, v.32, n.2, p.191-211, 2017.

SCHROTH, G.; HARVEY, C. A. Biodiversity conservation in cacao production landscapes: an overview. **Biodiversity and Conservation**, v.16, p.2237-2244, 2007.

SCHOFIELD, W. B. **Introduction to Bryology**. New York: Macmillan Publishing Company, p.431, 1985.

SEKERCIOGLU, C.H. Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. *Journal of Ornithology*, v.153, p.153-161, 2012.

SHACKELFORD, G. E.; STEWARD, P. R.; GERMAN, R. N.; SAIT, S. M.; BENTON, T. G. Conservation planning in agricultural landscapes: Hotspots of conflict between agriculture and nature. **Diversity and Distributions**, v.21, n.3, p. 357-367, 2014.

SILVA, J. B.; SFAIR, J. C.; SANTOS, N. D.; PÔRTO, K. C. Different trait arrangements can blur the significance of ecological drivers of community assembly of mosses from rocky outcrops. **Flora**, v.238, p. 43-50, 2017.

SILVA, J. B.; SANTOS, N. D.; PÔRTO, K. C. Beta-diversity: Effect of geographical distance and environmental gradients on the rocky outcrop bryophytes. **Cryptogamie, Bryology**, v.35, p.133-163, 2014.

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 Conservation**, v.18, p.317-337, 2009.

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.

SÖDERSTRÖM, L. Regional distribution patterns of Bryophyte species on Spruce logs in northern Sweden. **The Bryologist**, v.92, p.349-355, 1998.

SÖDERSTRÖM, L; HERBEN, T. Dynamics of bryophyte metapopulations. **Advances in Bryology Population Studies**, v.6, p.205-240, 1997.

SPORN, S. G.; BOS, M. M.; HOFFSTÄTTER-MÜNCHBERG, M.; KESSLER, M.; GRADSTEIN, S. R. Microclimate determines community composition but not richness of epiphytic understory bryophytes of rainforest and cacao agroforests in Indonesia. **Functional Plant Biology**, v.36, n.2, p.171-179, 2009.

TABARELLI, M.; DE AGUIAR, A. V.; RIBEIRO, M.; METZGER, J. P.; PERES, C. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, v.143, p.2328-2340, 2010.

TER STEEGE, H. How neutral is ecology? **Biotropica**, v.42, p.631-633, 2010.

TILMAN, D.; CLARK M. Global diets link environmental sustainability and human health. **Nature**, v.515, n.7528, p.518-522, 2014.

ULRICH, W.; ZALEWSKI, M.; UVAROV, A. V. Spatial distribution and species occurrence in soil invertebrate and plant communities on northern taiga islands. **Annales Zoologici Fennici**, v.49, p.161-173, 2012.

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.

VANDERPOORTEN, A.; GOFFINET, B. **Introduction to bryophytes**. Cambridge University Press, 303 pp, 2009.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly Review of Biology**, v.85, p.183–206, 2010.

VIOLLE, C.; JIANG, L. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, 2: 87–93, 2009.

PRESTON, F. W. Noncanonical distributions of commonness and rarity. **Ecology**, v.61, p.88-97, 1980.

ZARTMAN, C. E. Habitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophyte communities in Central Amazonia. **Ecology**, v.84, n.4, p. 948-954, 2003.

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.; SHAW, A. J. Metapopulation extinction thresholds in rain forest remnants. **The American Naturalist**, v.167, n.2, p.177-189, 2006.

WAGNER, T. C.; SARO, A.; ISKANDAR, D. T.; BROOK, B. W.; SODHI, N. S.; CLOUGH, Y.; TSCHARNTKE, T. Conservation value of cacao agroforestry for amphibians and reptiles in south-east Asia: combining correlative models with follow-up field experiments. **Journal of Applied Ecology**, v.46, p.823–832, 2009.

WANG, Y.; ZHU, Y.; WANG, Y. Differences in spatial genetic structure and diversity in two mosses with different dispersal strategies in a fragmented landscape. **Journal of Bryology**, v.34: 1, 2012.

WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, v.156, 145-155, 2000.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPHEE, M. A.; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 33: 475-505, 2002.

WEIHER, E.; CLARKE, G. D. P.; KEDDY, P. A. Community Assembly Rules, Morphological Dispersion, and the Coexistence of Plant Species. **Oikos**, v.81, p.309-322, 1998.

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos**, v.71, p.159-164, 1995.

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. **Ecological assembly rules, perspectives, advances, retreats**. Cambridge University Press, 2004.

WEIHER, E.; FREUND, D.; BUNTON, T.; STEFANSKI, A.; LEE, T.; BENTIVENGA, S. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. **Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences**, v.366, p.2403-2413, 2011.

WINTER, M.; SCHWEIGER, O.; KLOTZ, S.; NENTWING, W.; ANDRIOPOULOS, P.; ARIANOUTSOU, M.; BASNOU, C.; DELIPETROU, P.; DIDŽIULIS, V.; HEJDA, M; HULME, P. E.; LAMBTON, P. W.; PERGL, J.; PYSEK, P.; ROY, D. B.; KÜHN, I. Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. **Ecology**, v.106, n.51, p.21721–21725, 2009.

WYATT, R. Population ecology of bryophytes. **Journal of the Hattori Botanical Laboratory**, v.52, p.179-198, 1982.