



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

JHONYD JHONATA DE OLIVEIRA MARMO

**ESTRUTURA TAXONÔMICA E FUNCIONAL DE BRIÓFITAS NA CAATINGA: a
importância relativa de fatores ambientais na montagem de comunidades**

Recife
2025

.Catalogação de Publicação na Fonte. UFPE - Biblioteca Central

Marmo, Jhonyd Jhonata de Oliveira.

Estrutura taxonômica e funcional de briófitas na Caatinga: a importância relativa de fatores ambientais na montagem de comunidades / Jhonyd Jhonata de Oliveira Marmo. - Recife, 2025. 129f.: il.

Dissertação (Mestrado)- Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, 2025.

Orientação: Mércia Patrícia Pereira Silva.

1. Antóceros; 2. Ecologia; 3. Florística; 4. Floresta Tropical Sazonalmente Seca; 5. Hepáticas; 6. Musgos. I. Silva, Mércia Patrícia Pereira. II. Título.

UFPE-Biblioteca Central

JHONYD JHONATA DE OLIVEIRA MARMO

ESTRUTURA TAXONÔMICA E FUNCIONAL DE BRIÓFITAS NA CAATINGA: a importância relativa de fatores ambientais na montagem de comunidades

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

Área de concentração: Ecologia de Populações e Comunidades

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Mércia Patrícia Pereira Silva

Recife
2025

JHONYD JHONATA DE OLIVEIRA MARMO

ESTRUTURA TAXONÔMICA E FUNCIONAL DE BRIÓFITAS NA CAATINGA: a importância relativa de fatores ambientais na montagem de comunidades

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

Aprovada em 31 de janeiro de 2025:

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dra. Mércia Patricia Pereira Silva (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Hermeson Cassiano de Oliveira (Examinador Eterno)
Universidade Estadual do Piauí

Dr. Lucas Erickson Nascimento da Costa (Examinador Eterno)
Instituto Tecnológico do Vale

Dedico a todas as pessoas que marcaram minha vida, moldando com seus gestos, sentimentos e ensinamentos a pessoa que sou hoje, alguém de quem me orgulho e por quem sou grato.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à minha espiritualidade, que sempre me guia e me dá suporte nos momentos difíceis, além de ter me permitido conhecer as pessoas maravilhosas que estão ao meu lado.

A Michel Vitor e Túlio Rodrigues, que, como irmãos, me guiaram, me fizeram rir e sempre foram meu porto seguro, tanto nos momentos difíceis quanto nos mais leves, e que me encantam a cada dia mais.

A Jefferson Britto, Tony Lucas, Ury e Lucas Góis, pelas inúmeras lives, gameplays e momentos divertidos no Discord, nosso verdadeiro palco de humor, além de estarem presentes nos momentos de desabafos e apoio.

A Jailton Rodrigues, Yure Alencar, Gabryel Bernardo, Jônathas Morena, Lorena Viana, Marcio Tarciso e Deise Silva, que estão comigo desde a graduação e, mais que colegas de turma, se tornaram amigos que me ajudam e apoiam tanto no âmbito pessoal quanto no profissional.

A Walisson Mickael e Jéssica Luz, que, apesar de terem chegado recentemente à minha vida, já fazem toda a diferença.

À minha mãe, Silvandete Gomes, que sempre me apoiou, me ajudou a trilhar o meu caminho e acolheu quem eu sou.

Aos meus amigos do Laboratório de Biologia de Briófitas – Anna Cristina, Hugo Alves, Mateus dos Santos, Ricely Maria e Yeison Lombo – que tornaram essa trajetória leve e feliz, sempre acompanhada de belas tardes de café com comidinhas.

A Mércia Silva e Kátia Pôrto, com quem compartilho os mesmos sentimentos dedicados a todos do Laboratório de Biologia de Briófitas, mas que também me orientaram e me deram a oportunidade de desenvolver esta incrível pesquisa. Em especial, Mércia, sou profundamente grato por tê-la como minha orientadora e pelo apoio constante às minhas ideias.

A mim mesmo, por todo o esforço, constância e dedicação. Embora o caminho tenha sido difícil em alguns momentos, você superou tudo e chegou até aqui. Você é incrível, e eu te amo!

Se o céu se nublar
E a chuva dançar
Com o vento,
Eu saio para a estrada,
Saio para me molhar
E sentir que estou vivo...

...
Olhe para frente, acredite na vida.

(KENDJI GIRAC, *Yo Cantaré*, 2018)

RESUMO

A Caatinga, domínio fitogeográfico brasileiro das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS), abriga uma diversidade de briófitas com funções ecológicas cruciais, como a formação de crostas de solo e a retenção hídrica. No entanto, o conhecimento sobre a distribuição e as estratégias funcionais dessas plantas é fragmentado, limitando a compreensão de seu papel ecológico e a elaboração de estratégias de conservação eficazes frente às mudanças climáticas. Diante disso, o objetivo geral desta dissertação foi avaliar a influência de fatores ambientais e espaciais na diversidade taxonômica (riqueza e composição) e funcional de briófitas na Caatinga. Para isso, o trabalho foi estruturado em três capítulos com abordagens complementares. O primeiro capítulo, em escala macroecológica, compilou 4.671 registros de herbários e documentou 491 táxons de briófitas, um aumento de 256% em relação ao conhecimento prévio, revelando extensas áreas subamostradas e indicando que a elevação e as variáveis de disponibilidade hídrica e temperatura moldam a riqueza e a composição das comunidades. O segundo capítulo, por meio de levantamentos florísticos em cinco áreas representativas, registrou 136 táxons, dos quais 55 são novas ocorrências para a Caatinga, evidenciando que a brioflora do domínio é subestimada e possui forte afinidade com a Floresta Atlântica, reforçando o papel dos enclaves úmidos como refúgios biogeográficos. O terceiro capítulo avaliou como 11 traços funcionais de 439 táxons respondem aos gradientes, mostrando que a longitude foi um preditor significativo para todos os índices funcionais e que a comunidade apresenta alta Vulnerabilidade Funcional, com 44% das entidades funcionais compostas por uma única espécie, indicando elevado risco funcional frente a distúrbios. Este trabalho preenche lacunas críticas de conhecimento (*shortfalls* Linneano, Wallaceano e Hutchinsoniano) e demonstra que a Caatinga abriga uma diversidade de briófitas rica e complexa, cuja estrutura é moldada por uma interação entre filtros ambientais e espaciais, reforçando a necessidade de intensificar os esforços de coleta e a urgência na conservação para manter a resiliência do ecossistema.

Palavras-chave: antóceros; ecologia; florística; floresta tropical sazonalmente seca; hepáticas; musgos.

ABSTRACT

The Caatinga, a Brazilian phytogeographic domain of Seasonally Dry Tropical Forests (SDTFs), harbors a diversity of bryophytes with crucial ecological functions, such as the formation of soil crusts and water retention. However, knowledge about the distribution and functional strategies of these plants is fragmented, limiting the understanding of their ecological role and the development of effective conservation strategies in the face of climate change. Therefore, the general objective of this dissertation was to evaluate the influence of environmental and spatial factors on the taxonomic (richness and composition) and functional diversity of bryophytes in the Caatinga. To this end, the work was structured into three complementary chapters. The first chapter, on a macroecological scale, compiled 4,671 herbarium records and documented 491 bryophyte taxa, a 256% increase compared to previous knowledge. This revealed extensive undersampled areas and indicated that elevation, water availability variables, and temperature shape the richness and composition of the communities. The second chapter, through floristic surveys in five representative areas, recorded 136 taxa, 55 of which are new occurrences for the Caatinga. This highlights that the domain's bryoflora is underestimated and has a strong affinity with the Atlantic Forest, reinforcing the role of moist enclaves as biogeographical refuges. The third chapter evaluated how 11 functional traits from 439 taxa respond to gradients, showing that longitude was a significant predictor for all functional indices and that the community exhibits high Functional Vulnerability, with 44% of functional entities composed of a single species, indicating a high functional risk in the face of disturbances. This work fills critical knowledge gaps (Linnean, Wallacean, and Hutchinsonian shortfalls) and demonstrates that the Caatinga harbors a rich and complex diversity of bryophytes. Its structure is shaped by an interaction between environmental and spatial filters, reinforcing the need to intensify collection efforts and the urgency of conservation to maintain the ecosystem's resilience.

Keywords: ecology; floristics; hornworts; liverworts; mosses; seasonally dry tropical forest.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

ARTIGO 1 – BRIÓFITAS DE UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA BRASILEIRA: UMA VISÃO GERAL DA DIVERSIDADE E DOS FATORES AMBIENTAIS

- Figura 1 – Mapa de 4.671 registros de coleta de espécies de briófitas na Caatinga, distribuídos ao longo de gradientes de elevação. 39
- Figura 2 – A) Influência de fatores antrópicos e naturais no viés de amostragem de briófitas. O gráfico superior ilustra os pesos posteriores (w), que representam a influência relativa dos fatores de viés na amostragem de briófitas. O gráfico inferior ilustra a taxa de amostragem (λ_i), que reflete a frequência esperada de registros em função da distância em relação aos fatores de viés. A presença de curvas indicando uma diminuição da taxa de amostragem à medida que a distância aumenta demonstra o papel da acessibilidade. B) Visualização da cobertura de amostragem de briófitas na Caatinga. 45
- Figura 3 – Distribuição da riqueza de espécies de briófitas observada (A) e estimada (B) na Caatinga. 46

ARTIGO 3 – ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS E ESTRUTURA FUNCIONAL DE BRIÓFITAS AO LONGO DE GRADIENTES AMBIENTAIS E ESPACIAIS NA CAATINGA, BRASIL

- Figura 1 – Mapa das 52 localidades inventariadas (círculos brancos) na Caatinga, Brasil. As células de grade são de $0,25^\circ \times 0,25^\circ$. O Índice de Aridez segue a classificação de Zomer et al. (2022): semiárido (0,2–0,5), subúmido seco (0,5–0,65) e úmido ($>0,65$). 93
- Figura 2 – Espaço funcional das briófitas da Caatinga: a) espaço funcional global; b) espaço funcional dos antóceros (Anthocerotophyta); c) espaço funcional dos musgos (Bryophyta); d) espaço funcional das hepáticas (Marchantiophyta). As setas azuis representam os 100

traços funcionais e seu comprimento é proporcional à sua contribuição para o modelo.

Figura 3 – Espaço funcional das assembleias por classe climática: a) 101
Espaço funcional semiárido; b) Espaço funcional subúmido seco;
c) Espaço funcional úmido; d) Espaço funcional global das
classes climáticas. As setas vermelhas representam os traços
funcionais, com o comprimento da seta proporcional à sua
contribuição para o modelo; as linhas tracejadas indicam os
limites de densidade do espaço funcional, e os pontos pretos
representam as localidades.

Figura 4 – Fig. 4. (A) Biplot da RLQ ilustrando a distribuição dos locais de 102
amostragem em relação às variáveis ambientais e espaciais e
aos traços funcionais. (B) Contribuição relativa dos traços
funcionais para a estruturação dos eixos da RLQ. (C)
Contribuição relativa das variáveis ambientais e espaciais para
os eixos da RLQ. Os traços morfológicos e reprodutivos
considerados foram: AC (Câmaras de ar), AR (Reprodução
assexuada), CO (Presença de costa), DP (Pigmentação escura),
GC (Enrolamento do gametófito), HP (Ponta hialina), L (Presença
de lóbulo), LF_I (Forma de vida intermediária), LF_T (Forma de
vida tolerante), LF_V (Forma de vida vulnerável), PA (Presença
de papilas), SR_D (Sistema sexual dióico), SR_M (Sistema
sexual monóico), SR_P (Sistema sexual polióico) e WC (Células
de armazenamento de água). As variáveis ambientais e espaciais
incluídas foram: AI (Índice de Aridez), BIO16 (Precipitação do
Trimestre Mais Úmido), BIO4 (Sazonalidade da Temperatura),
BIO8 (Temperatura Média do Trimestre Mais Úmido), EL
(Elevação), LAT (Latitude) e LON (Longitude).

LISTA DE TABELAS

DISSERTAÇÃO

Tabela 1 –	Lista de levantamentos florísticos de briófitas realizados no domínio fitogeográfico da Caatinga	29
------------	--	----

ARTIGO 1 – BRIÓFITAS DE UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA BRASILEIRA: UMA VISÃO GERAL DA DIVERSIDADE E DOS FATORES AMBIENTAIS

Tabela 1 –	Variáveis ambientais significativas selecionadas no GLMM de melhor ajuste e seus efeitos sobre a variável resposta.	47
------------	---	----

ARTIGO 2 – CONSOLIDANDO O CONHECIMENTO SOBRE AS BRIÓFITAS DA CAATINGA: UM LEVANTAMENTO FLORÍSTICO PARA SUBSIDIAR A PESQUISA E A CONSERVAÇÃO

Tabela 1 –	Características ambientais e geográficas das cinco áreas de estudo localizadas nos estados de Pernambuco (PE) e Bahia (BA), Nordeste do Brasil.	66
------------	---	----

Tabela 2 –	Lista de espécies registradas no levantamento florístico. Ocorrências: *Nova ocorrência para Caatinga; ** = Nova ocorrência para o estado de Pernambuco (PE); *** = Nova ocorrência para o estado da Bahia (BA); **** = Nova ocorrência para o Nordeste; Distribuição: EN = Endêmica do Brasil; Domínios fitogeográficos: AM = Amazônia; CA = Caatinga; CE = Cerrado; FA = Floresta Atlântica; PP = Pampa; PT = Pantanal; Localidades: CCA = Campus Ciências Agrárias; RBS = Reserva Biológica de Serra Negra; SGA = Sítio Gameleiro; SFU = Serra da Fumaça; SSJ = Serra de Santana;	69
------------	--	----

ARTIGO 3 – ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS E ESTRUTURA FUNCIONAL DE BRIÓFITAS AO LONGO DE GRADIENTES AMBIENTAIS E ESPACIAIS NA CAATINGA, BRASIL

Tabela 1 –	Traços morfológicos e reprodutivos de briófitas na Caatinga compilados da literatura.	94
Tabela 2 –	Relações significativas ($p \leq 0,05$) resultantes da análise Fourth-Corner entre variáveis ambientais/espaciais e traços funcionais.	103

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	17
2.1	TEORIAS ECOLÓGICAS E OS MECANISMOS DE ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES	17
2.2	FERRAMENTAS PARA A ANÁLISE DA ESTRUTURA DE COMUNIDADES	19
2.3	AS BRIÓFITAS: UM MODELO PARA ESTUDOS DE ECOLOGIA DE COMUNIDADES	22
2.4	AS FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS: CARACTERIZAÇÃO E A ESTRUTURA VEGETACIONAL DA CAATINGA	25
2.5	BRIÓFITAS DA CAATINGA: UM PANORAMA DO ESTADO DE CONHECIMENTO	29
3	ARTIGO 1 – BRIÓFITAS DE UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA BRASILEIRA: UMA VISÃO GERAL DA DIVERSIDADE E DOS FATORES AMBIENTAIS	33
4	ARTIGO 2 – CONSOLIDANDO O CONHECIMENTO SOBRE AS BRIÓFITAS DA CAATINGA: UM LEVANTAMENTO FLORÍSTICO PARA SUBSIDIAR A PESQUISA E A CONSERVAÇÃO	63
5	ARTIGO 3 – ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS E ESTRUTURA FUNCIONAL DE BRIÓFITAS AO LONGO DE GRADIENTES AMBIENTAIS E ESPACIAIS NA CAATINGA, BRASIL	88
6	CONSIDERAÇÕES FINAIS	114
	REFERÊNCIAS	115

1 INTRODUÇÃO

A Caatinga, um domínio fitogeográfico que representa as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) no Brasil, é caracterizada por uma sazonalidade de precipitação bem definida e altas temperaturas (Tabarelli *et al.*, 2017), fatores que atuam como um filtro ecológico, selecionando apenas as espécies com adaptações para sobreviver nesse ambiente (Pinto; Diniz; Lopes, 2023). Devido a essas adaptações, o domínio apresenta uma biodiversidade vegetal singular e de grande interesse para conservação (Queiroz *et al.*, 2017). Além disso, desempenha um papel crucial na prestação de serviços ecossistêmicos essenciais (e.g., fornecimento de recursos naturais para as populações locais) (Kavouras; Meireles, 2024) e na mitigação das mudanças climáticas (Siyum, 2020).

No entanto, a estabilidade desse ecossistema já é ameaçada, já que alterações nos fatores ambientais impactam significativamente as populações, especialmente organismos sésseis, como plantas. Esses impactos são amplamente documentados para a flora vascular, particularmente angiospermas (Pinho *et al.*, 2019; Zorger *et al.*, 2019; Oliveira *et al.*, 2020). Embora não haja evidências desses efeitos sobre a brioflora nesse domínio fitogeográfico, as mudanças climáticas e estruturais podem afetar diretamente sua estrutura taxonômica e funcional, e a perda de diversidade dessas plantas impacta os ciclos biogeoquímicos (Turetsky *et al.*, 2012).

As briófitas atuam nas FTSS como plantas pioneiras, contribuindo para a formação de crostas de solo em regiões semiáridas e aumentando a capacidade de retenção hídrica do solo através de mecanismos de rápida absorção e liberação lenta de água (Szyja *et al.*, 2023), o que assegura a durabilidade dos recursos hídricos da Caatinga. A ocorrência dessas plantas em ambientes xéricos é derivada, principalmente, da poiquiloidria, que é a capacidade de certos organismos autotróficos, como briófitas (Perera-Castro; Flexas, 2022), samambaias e licófitas (Page, 2002), de não regular o seu conteúdo hídrico. Essa adaptação permite que o tecido se desidrate completamente e, em seguida, recupere sua função metabólica ao se reidratar, sem sofrer danos permanentes (Perera-Castro; Flexas, 2022).

Essa adaptação confere às briófitas uma sensibilidade aos fatores ambientais, e sua resposta adaptativa às variações microambientais as torna indicadoras essenciais da qualidade do ambiente (Wang *et al.*, 2019). Além disso, essa

sensibilidade implica na necessidade de condições abióticas específicas para seu estabelecimento e persistência, como a disponibilidade de água para a reprodução sexuada (Wang; Zhang; Wang, 2015).

Os fatores ambientais influenciam tanto a diversidade quanto a distribuição das briófitas. Entre eles, a precipitação e a evapotranspiração se destacam como os mais determinantes, pois a água é essencial para os processos fisiológicos dessas plantas (Stuiver *et al.*, 2014; Cerrejón *et al.*, 2020). A temperatura também exerce papel crucial: embora regule a taxa respiratória, seu aumento pode expor as briófitas a riscos e estresse fisiológico (He; He; Hyvönen, 2016). Diante dessa variabilidade de respostas, as briófitas configuram um modelo adequado para a avaliação ecológica de ambientes, já que respondem de forma rápida e eficiente às mudanças nas condições ambientais (Grime; Rincon; Wickerson, 1990).

Somando-se a esses fatores, as variáveis espaciais também determinam a distribuição das briófitas em múltiplas escalas. Em larga escala, gradientes de elevação e clima promovem um decaimento da similaridade entre comunidades (Henriques; Borges; Gabriel, 2017). Em escalas finas, a variação é explicada por fatores como a limitação de dispersão (Chen *et al.*, 2017) e a organização dos micro-habitats, que atuam como filtros ambientais moldando a composição e o perfil funcional (Sousa; Silva; Pôrto, 2020).

Contudo, os estudos da brioflora da Caatinga têm focado principalmente na composição florística (Pôrto; Silveira; Sá, 1994; Bôas-Bastos *et al.*, 2017; Moraes *et al.*, 2021; Santos *et al.*, 2024), enquanto poucos abordam os processos determinantes da distribuição e funcionalidade das espécies (Silva; Santos; Pôrto, 2014; Nunes *et al.*, 2015; Silva *et al.*, 2018). As intrigantes questões biogeográficas e ecológicas permanecem pouco exploradas, especialmente os processos que moldam a diversidade e os padrões de ocorrência das briófitas na Caatinga. Portanto, para responder a essas lacunas, esta dissertação busca avaliar a influência de fatores ambientais e espaciais na diversidade taxonômica (riqueza e composição) e funcional de briófitas nesse domínio fitogeográfico. Para isso, o trabalho está organizado em três capítulos:

Capítulo 1: investiga, em escala macroecológica, os padrões de diversidade e distribuição de briófitas na Caatinga a partir da compilação de um banco de dados de

herbários. O capítulo também avalia a influência de variáveis ambientais na riqueza e composição das comunidades, buscando identificar áreas com lacunas de amostragem e a relação dessas variáveis com os padrões espaciais observados.

Capítulo 2: conduz cinco levantamentos florísticos em áreas representativas da heterogeneidade ambiental da Caatinga, com o objetivo de ampliar o conhecimento sobre a diversidade e a distribuição do grupo no domínio fitogeográfico.

Capítulo 3: avalia como gradientes ambientais e espaciais influenciam as estratégias ecológicas e a estrutura funcional de briófitas, buscando entender como esses gradientes afetam diretamente os traços morfológicos e reprodutivos das

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 TEORIAS ECOLÓGICAS E OS MECANISMOS DE ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES

A ecologia de comunidades busca compreender os padrões e processos que permitem a coexistência de espécies em um mesmo local, considerando diferentes escalas espaciais e temporais (McGill *et al.*, 2006). Entre as principais abordagens que explicam esses processos, destaca-se a teoria de nicho proposta por Hutchinson (1957), que introduziu o conceito de hipervolume n -dimensional, no qual cada dimensão corresponde a um fator ecológico. Os limites desse hipervolume refletem os extremos de tolerância de uma espécie a cada fator. Assim, o nicho fundamental inclui todas as condições ambientais e recursos nos quais uma espécie poderia existir, representando seu potencial ecológico máximo, enquanto o nicho realizado corresponde ao espaço efetivamente ocupado, delimitado pela interação entre filtros abióticos e fatores bióticos.

Complementando essa perspectiva, a teoria do gradiente ambiental, proposta por Curtis (1959), sugere que as espécies se distribuem de forma contínua ao longo de gradientes ambientais, apresentando padrões específicos de dominância em diferentes zonas. Essa distribuição resulta da resposta das espécies a fatores abióticos, como clima e solo, e a fatores bióticos, como competição e interações ecológicas (Whittaker, 1960).

Em contrapartida, a teoria neutra, proposta por Hubbell (2001), apresenta uma visão alternativa. Segundo essa abordagem, as espécies de uma mesma comunidade são funcionalmente equivalentes, e as diferenças entre elas não constituem o principal fator explicativo da composição em macroescala, seja espacial ou temporalmente. Nesse contexto, as comunidades são moduladas principalmente por processos estocásticos, como especiação, dispersão e deriva ecológica. Em escala local, a composição das comunidades reflete dispersão limitada e dinâmicas neutras; em escala regional, as comunidades locais estão interconectadas pela dispersão, e a diversidade regional resulta do equilíbrio entre especiação, dispersão e extinção.

Embora a teoria de nicho e a teoria neutra sejam frequentemente tratadas como contrastantes, elas não são mutuamente excludentes e podem ser integradas para uma compreensão mais abrangente da estruturação comunitária (Matthews;

Whittaker, 2014). Em determinados contextos, a teoria de nicho explica melhor a distribuição em escalas locais, enquanto a teoria neutra é mais relevante em escalas regionais ou em processos de longo prazo, como deriva ecológica e especiação (Favretto, 2017). Nesse cenário surge a hipótese do ecoespaço, que integra teoria de nicho, processos estocásticos, biogeografia e outros fatores ecológicos, compreendidos como filtros que atuam conjuntamente na estruturação da biodiversidade. Apesar de promissora, a aplicação dessa hipótese ainda enfrenta desafios, como a dificuldade em quantificar a expansão biótica e a complexidade inerente aos processos ecológicos (Brunbjerg *et al.*, 2017).

Nesse contexto de filtros e processos, os fatores ambientais e espaciais desempenham papel central na estruturação comunitária em diferentes escalas. Em escala local, variáveis relacionadas à umidade, como precipitação e evapotranspiração, são consideradas determinantes da diversidade e distribuição, dado o papel essencial da água nos processos fisiológicos (Cifuentes-García *et al.*, 2020). Em escala regional, processos estocásticos, como limitação de dispersão e isolamento geográfico, são frequentemente apontados como determinantes, gerando padrões que evidenciam a prevalência de processos neutros na definição da composição e estrutura funcional (Monteiro; Vieira; Branquinho, 2023). Além disso, impactos antrópicos, como a fragmentação de habitats, afetam diretamente as dinâmicas comunitárias, comprometendo a diversidade e a composição de espécies (Alvarenga; Pôrto, 2007; Peñaloza-Bojacá *et al.*, 2018).

Enquanto esses fatores moldam as comunidades em escalas de tempo ecológicas, a compreensão da biodiversidade também exige uma perspectiva histórica. As teorias ecológicas contribuíram para o entendimento da distribuição geográfica das espécies ao longo do tempo. Durante o século XX, debates polarizados sugeriram que distribuições amplas poderiam resultar da dispersão ao longo do tempo geológico, conforme a perspectiva darwinista (Humphries; Parenti, 1999; Avise, 2000), ou da vicariância, fortalecida pela teoria das placas tectônicas, ao explicar distribuições disjuntas como consequência da separação dos continentes (Croizat-Chaley, 1982; Cecca, 2009). Atualmente, reconhece-se que esses mecanismos são complementares e multifatoriais, uma vez que a ampla distribuição das espécies resulta da interação entre eventos históricos como a fragmentação continental e

processos ecológicos contínuos, como dispersão, extinção local e recolonização (Shaw, 2000; Heinrichs *et al.*, 2009; Vanderpoorten *et al.*, 2010).

Somam-se a esses fatores os cenários futuros de mudanças climáticas, que projetam alterações significativas na composição e distribuição das comunidades. O aumento da temperatura deve levar muitas espécies a deslocarem-se para latitudes e altitudes mais elevadas, em busca de condições mais favoráveis à sobrevivência (Steinbauer *et al.*, 2018). Contudo, limitações na capacidade de dispersão podem comprometer a adaptação às rápidas mudanças climáticas (Zanatta *et al.*, 2020).

Para compreender e prever tais impactos, torna-se fundamental quantificar e analisar a diversidade com precisão. Nesse sentido, métricas de diversidade funcional e taxonômica são ferramentas essenciais, pois permitem avaliar como as comunidades respondem às mudanças, identificar espécies ou grupos mais vulneráveis e orientar estratégias de conservação.

2.2 FERRAMENTAS PARA A ANÁLISE DA ESTRUTURA DE COMUNIDADES

A medição dos padrões de diversidade biológica em comunidades é realizada por meio de índices ecológicos, que são ferramentas fundamentais para avaliar a riqueza, a composição e a estrutura das espécies (Morris *et al.*, 2014). Dentre esses índices, destaca-se o Índice Taxonômico Alfa (α), que mede a diversidade dentro de uma comunidade, representando a riqueza ou a abundância de espécies em uma área específica. Sua mensuração pode ser feita utilizando métodos como o Índice de Shannon-Wiener, o Índice de Simpson ou a própria riqueza de espécies (Magurran, 2004).

No entanto, os índices de Shannon-Wiener e Simpson apresentam limitações em diversas formas de amostragem, como a incapacidade de capturar todas as variações e refletir a complexidade das distribuições de abundância das espécies (Bollarapu *et al.*, 2024). Por isso, são necessárias abordagens mais avançadas, como as diversidades de Hill combinadas com métodos de padronização por cobertura. Essa combinação visa obter medições de diversidade mais precisas e realizar comparações mais significativas sobre as comunidades ecológicas (Roswell; Dushoff; Winfree, 2021).

Outro importante índice é o Índice Taxonômico Beta ($t\beta$), que mede a diferença na composição de espécies entre comunidades, representando a variação na diversidade entre locais e indicando processos como a substituição de espécies ou perda/aninhamento (Jost, 2007). Sua mensuração pode ser realizada de diversas formas, como por meio do Índice de Whittaker (Jost, 2007), do Índice de Similaridade de Sørensen ou do Índice de Jaccard (Chao *et al.*, 2005).

Contudo, a análise baseada apenas na identidade das espécies pode ser insuficiente, pois não captura o papel que cada uma desempenha no ecossistema. Para acessar essa dimensão, a abordagem se volta para a ecologia funcional (Gagic *et al.*, 2015). A base dessa disciplina investiga os traços fenotípicos que afetam diretamente a aptidão dos indivíduos, influenciando suas dinâmicas ecológicas. Esses traços podem ser escalonados em níveis de organização maiores, como comunidades e ecossistemas, permitindo compreender os processos em larga escala (Shipley *et al.*, 2016). Para Sobral (2021), todos os traços são funcionais, pois afetam o fitness, mesmo que indiretamente, e estão interconectados por pleiotropia ou correlações mecânicas. A seleção natural atua sobre conjuntos de traços, e a relação entre um traço e a aptidão depende do contexto ecológico, que varia no espaço e no tempo. A plasticidade fenotípica também permite a expressão de diferentes valores de traços conforme o ambiente, influenciando o fitness. Assim, a funcionalidade de um traço está ligada à variação ambiental e à interação genótipo-ambiente, tornando todos os traços potencialmente funcionais em algum contexto.

A utilização dos traços funcionais como ferramentas de pesquisa permite, portanto, compreender os processos ecológicos e os serviços ecossistêmicos, evidenciando a relação entre biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas (Bello *et al.*, 2010). Essa abordagem considera os traços resposta, que explicam como as espécies reagem a mudanças ambientais, e os traços de efeito, que revelam o impacto das comunidades nos processos ecossistêmicos. Além disso, possibilita estudos comparativos entre ecossistemas distintos, viabilizando previsões sobre mudanças climáticas e orientando ações de conservação de forma estratégica (Nock; Vogt; Beisner, 2016).

Para quantificar e aplicar esses conceitos, foram desenvolvidos os índices de diversidade funcional. O primeiro é o Índice de Diversidade Funcional Alfa ($f\alpha$), que mede a diversidade funcional dentro de uma comunidade. Esse índice considera a

variedade de atributos funcionais das espécies que coexistem em um espaço (Villéger *et al.*, 2008), fornecendo informações sobre como a comunidade utiliza os recursos disponíveis e contribui para os processos ecossistêmicos. Para o $f\alpha$, destacam-se a Riqueza Funcional (FRic), que mede o volume ocupado pelas espécies em um espaço de traços funcionais; a Divergência Funcional (FDiv), que avalia o quanto as abundâncias estão distribuídas entre os traços mais extremos de uma comunidade; e a Regularidade Funcional (FEve), que mede a uniformidade na distribuição das espécies dentro do espaço funcional (Mason *et al.*, 2005; Laliberté; Legendre, 2010; Silva *et al.*, 2022).

Já o Índice de Diversidade Funcional Beta ($f\beta$) avalia a variação dos atributos funcionais entre diferentes comunidades, medindo como os traços das espécies diferem entre elas (Villéger *et al.*, 2013). Esse índice captura processos como substituição funcional ou perda de funções. Entre as métricas utilizadas para medir a $f\beta$, destacam-se o Índice de Jaccard Funcional, que mede a substituição de funções entre comunidades (turnover funcional), e o aninhamento funcional, que avalia a perda de funções ao longo de um gradiente ambiental ou espacial (Loiseau *et al.*, 2017; Silva *et al.*, 2022).

Finalmente, para compreender as causas por trás dos padrões revelados por esses índices, a sua integração com dados ambientais e espaciais é fundamental. As comunidades vegetais são influenciadas por fatores como temperatura, características edáficas e disponibilidade de recursos, que direcionam traços funcionais relacionados à aquisição de recursos e regeneração, moldando sua composição, estrutura e funcionamento (Maes *et al.*, 2020).

Diante dessa complexidade, a ciência aberta e o acesso a grandes bancos de dados têm desempenhado um papel crucial, ao fornecer ferramentas que facilitam a integração de informações ambientais em estudos ecológicos. Por exemplo, plataformas como WorldClim 2.1 (Fick; Hijmans, 2017), CHELSA (Karger *et al.*, 2017) e SoilGrids (Hengl *et al.*, 2017) oferecem dados climáticos e edáficos em alta resolução, o que reduz barreiras operacionais e viabiliza análises mais detalhadas. Ao combinar o uso dessas ferramentas com os índices ecológicos, é possível promover abordagens mais abrangentes e fundamentadas para a investigação ecológica

2.3 AS BRIÓFITAS: UM MODELO PARA ESTUDOS DE ECOLOGIA DE COMUNIDADES

A validação empírica das abordagens que integram dados comunitários e ambientais requer um sistema biológico que seja um reflexo direto do ambiente. As briófitas, que representam o primeiro grupo de plantas a conquistar o ambiente terrestre há cerca de 450 milhões de anos, no período Cambriano (Morris *et al.*, 2018), cumprem esse papel de forma exemplar. Elas descendem de um ancestral comum com algas estreptófitas, mais especificamente da família Zygnematophyceae (Resing, 2020). Consideradas um grupo monofilético, as briófitas estão distribuídas em três divisões: Anthocerotophyta (antóceros), Marchantiophyta (hepáticas) e Bryophyta (musgos), embora ainda existam controvérsias sobre a relação filogenética entre essas linhagens (Qiu *et al.*, 2024). Alguns estudos sugerem que Anthocerotophyta foi o primeiro grupo a divergir, enquanto Marchantiophyta e Bryophyta formam um clado compartilhado denominado Setaphyta (Li *et al.*, 2020). Por outro lado, outras pesquisas indicam que Marchantiophyta seria o grupo basal, com Anthocerotophyta e Bryophyta formando um clado (Li *et al.*, 2024).

Elas são o segundo maior grupo de plantas, com cerca de 19.500 espécies conhecidas globalmente. Dentre essas, a divisão Anthocerotophyta compreende aproximadamente 220 espécies, Marchantiophyta cerca de 7.300 espécies, e Bryophyta abrange cerca de 11.950 espécies (Brinda; Atwood, 2025). No Brasil, são reportadas 1.620 espécies, com a Floresta Atlântica destacando-se como o domínio fitogeográfico que mais contribui para a riqueza do grupo, correspondendo a aproximadamente 84% das espécies. Por outro lado, os domínios com menor riqueza são a Caatinga, com cerca de 8,1%, e o Pampa, com 7,8% (Flora e Funga do Brasil, 2024).

Devido à sua ancestralidade próxima com organismos aquáticos (Resing, 2020), as briófitas apresentam diversas características marcantes. Entre elas, destaca-se a dependência da água para reprodução sexual (Nath; Bansal, 2015), o pequeno tamanho das plantas, predominantemente preenchidas por parênquima (Ligrone; Duckett; Renzaglia, 2000), e a ausência de tecidos condutores complexos, como o xilema e o floema, presentes nas traqueófitas e responsáveis por permitir um crescimento maior nesse grupo (Schuetz; Smith; Ellis, 2013). Apesar disso, algumas espécies de briófitas possuem células especializadas, como os hidróides e os

leptóides, que desempenham funções semelhantes à condução de água e nutrientes, respectivamente (Glime, 2021). Além disso, o ciclo de vida das briófitas difere dos demais grupos botânicos, sendo caracterizado pela predominância da fase gametofítica, enquanto a fase esporofítica é efêmera (Shaw; Szövényi; Shaw, 2011).

Sua relevância como modelos ecológicos deriva da ausência de tecidos condutores complexos, o que lhes confere a poiquiloidria. Por meio desse mecanismo, seu estado fisiológico essencialmente espelha a disponibilidade de água no ambiente: elas diminuem seus processos fisiológicos durante a seca e reativam seu metabolismo rapidamente após a reidratação (Proctor *et al.*, 2007; Silva; Maciel-Silva; Santos, 2020). Essa adaptação, aliada à dispersão predominantemente pelo vento, consolida as briófitas como modelos valiosos para estudos de ecologia de comunidades, pois sua ocorrência e sucesso refletem diretamente as condições abióticas, como disponibilidade de água e temperatura (Wang; Zhang; Wang, 2015; Perera-Castro; Flexas, 2022).

De fato, fatores relacionados à umidade, como precipitação e evapotranspiração, são reconhecidos como moduladores principais da diversidade e distribuição das briófitas (Stuiver *et al.*, 2014; Cerrejón *et al.*, 2020). A temperatura, por sua vez, influencia diretamente suas taxas respiratórias, sendo o aumento dessa variável um risco ao equilíbrio fisiológico (He; He; Hyvönen, 2016). Variáveis espaciais também se mostram determinantes, refletindo processos ecológicos em múltiplas escalas. Em larga escala, gradientes de elevação associados a fatores climáticos explicam a variação, com padrões de decaimento da similaridade relacionados à substituição de espécies em distâncias curtas e diferenças de riqueza em distâncias maiores (Henriques; Borges; Gabriel, 2017). Em escalas finas, fatores espaciais puros, como limitação de dispersão, explicam parte significativa da variação, sobretudo em briófitas terrestres e corticícolas (Chen *et al.*, 2017). A disposição dos micro-habitats em gradientes horizontais e verticais atua como filtro ambiental, moldando a composição e o perfil funcional das comunidades (Sousa; Silva; Pôrto, 2020). Esses efeitos variam entre táxons, sendo mais evidentes em hepáticas e musgos pleurocárpicos (Li *et al.*, 2023; Monteiro; Vieira; Branquinho, 2023).

Impactos antrópicos também afetam negativamente as briófitas epífitas e epífilas, promovendo homogeneização taxonômica e favorecendo espécies generalistas (Alvarenga; Pôrto, 2007; Peñaloza-Bojacá *et al.*, 2018). Tais impactos

são exacerbados pelas mudanças climáticas, que representam uma ameaça significativa às briófitas, impactando profundamente sua distribuição geográfica, com deslocamentos ou reduções nas áreas de ocorrência (Désamoré *et al.*, 2012; Zanatta *et al.*, 2020). Os cenários futuros indicam que o aumento da temperatura pode levar as briófitas a buscar refúgios em latitudes e altitudes mais elevadas, enquanto suas limitações de dispersão restringem a capacidade de acompanhar mudanças rápidas no ambiente (Steinbauer *et al.*, 2018; Zanatta *et al.*, 2020). Essas alterações modificam nichos ecológicos, reorganizam comunidades vegetais e levam à perda de interações ecológicas importantes, aumentando o risco de extinção, especialmente para espécies de distribuição restrita ou altamente especializadas (Carter, 2021).

As briófitas desempenham diversos papéis ecológicos fundamentais. Sua rápida resposta a condições como temperatura e umidade as torna excelentes bioindicadoras da qualidade ambiental, pois microvariações no ambiente influenciam diretamente suas funções metabólicas e reprodutivas (Jiang *et al.*, 2020; Benítez; Armijos; Calva, 2021). Como organismos pioneiros, elas promovem o acúmulo de matéria orgânica, enriquecem o solo e criam condições mais favoráveis para o desenvolvimento de outras plantas (Takashima-Oliveira; Medeiros; Tavares-Martins, 2020). Sua interação com microrganismos, como cianobactérias, potencializa a fotossíntese, enquanto fungos associados contribuem para a absorção de nutrientes em solos pobres (Dangar *et al.*, 2024). Isso também as qualifica para a restauração ecológica de áreas antropizadas (Arróniz-Crespo *et al.*, 2014; Ren *et al.*, 2021).

Em particular, os musgos do gênero *Sphagnum*, componentes principais das turfeiras, se destacam como um dos sumidouros de carbono mais eficientes do planeta (Vroom *et al.*, 2020). No entanto, essas turfeiras têm sido intensamente exploradas devido à sua importância econômica, especialmente na horticultura, onde o *Sphagnum* é utilizado como um componente essencial de substratos, e na produção de bebidas alcoólicas. Essa exploração tem levado à degradação das turfeiras, comprometendo sua função ecológica e contribuindo para a liberação de dióxido de carbono (CO₂) na atmosfera (Pacheco-Cancino *et al.*, 2024).

Ainda que essas plantas possam desempenhar papéis ecológicos mais especializados, dependendo do nicho que ocupam, em Florestas Tropicais Úmidas (FTU), as briófitas epífitas desempenham um papel crucial na retenção de água. Funcionando como "esponjas", elas capturam e armazenam a umidade por mais

tempo, prolongando sua disponibilidade no ambiente (Oishi, 2018). Elas interceptam a precipitação que atinge a floresta, reduzindo significativamente as perdas de água e mantendo a umidade no dossel, o que fornece tanto habitat quanto hidratação para uma ampla gama de organismos (Wulf; Pearson, 2017; Porada; Stan; Kleidon, 2018).

Já nas Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS), em conjunto com as cianobactérias, as briófitas são importantes componentes das crostas biológicas que desempenham um papel ecológico crucial na retenção dos recursos hídricos, prolongando a permanência da água nesses ambientes (Szyja *et al.*, 2023). Além disso, essas crostas auxiliam no controle da erosão do solo (Belnap; Büdel, 2016).

Por todas essas razões: sua sensibilidade direta ao clima, sua diversidade de papéis ecológicos e sua resposta a diferentes gradientes de umidade, as briófitas desempenham um papel crucial na manutenção ecológica global e se destacam como importantes modelos para estudos ecológicos, especialmente em ecossistemas marcados por fortes gradientes de umidade e temperatura.

2.4 AS FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS: CARACTERIZAÇÃO E A ESTRUTURA VEGETACIONAL DA CAATINGA

A sazonalidade hídrica é um dos principais fatores que estruturam os ecossistemas tropicais, dando origem às Florestas Tropicais Secas (FTS), que estão amplamente distribuídas em regiões tropicais e subtropicais do mundo, com as duas maiores áreas contínuas remanescentes localizadas na América do Sul, abrangendo o nordeste do Brasil (Caatinga) e o sudeste da Bolívia, Paraguai e norte da Argentina. Outras concentrações notáveis incluem a Península de Yucatán, no México, o norte da Venezuela e Colômbia, a região da Indochina (Tailândia, Vietnã, Laos e Camboja) e partes do norte da Austrália. Na África, essas florestas são amplamente distribuídas, mas fragmentadas, com centros principais no oeste da Etiópia, sul do Sudão e República Centro-Africana, bem como em Zâmbia, Zimbábue e Moçambique. Além disso, áreas menores de florestas secas estão presentes em Madagascar e na África Ocidental. Destacando-se a região da América do Sul, onde cerca de 54% dessas florestas estão concentradas (Miles *et al.*, 2006).

Para as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) neotropicais, há registros de fósseis do Mioceno médio (cerca de 13 a 10 milhões de anos atrás) encontrados nas bacias de Cuenca e Loja, no Equador, indicando que formações

sazonalmente secas já existiam na porção setentrional dos Andes nessa época (Hungerbühler *et al.*, 2002; Burnham; Carranco, 2004). Esses achados corroboram as inferências de que a diversificação das FTSS ocorreu principalmente ao longo do Terciário (entre cerca de 65 e 2,6 Ma) (Pennington; Prado; Pendry, 2004), onde eventos geológicos, como o soerguimento progressivo dos Andes a partir do Mioceno, resultaram em vales interandinos e mudanças nos padrões de precipitação, fragmentando habitats e favorecendo a formação de enclaves de FTSS em áreas mais secas e de solos férteis (Burnham; Carranco, 2004; Pennington; Prado; Pendry, 2004; Hughes, 2005).

Além disso, as rotas de dispersão boreotropicais contribuíram para o intercâmbio florístico entre continentes (Weeks; Daly; Simpson, 2005). Dispersões transoceânicas também foram relevantes, permitindo que diferentes linhagens atingissem diferentes regiões tropicais do globo (Pennington; Dick, 2004). Durante o Quaternário, os ciclos glaciais e interglaciais do Pleistoceno, caracterizados por variações de clima frio e seco para quente e úmido, possibilitaram que, em fases mais secas, as FTSS se expandissem e em períodos mais úmidos elas se retraíssem (Prado; Gibbs, 1993). Esse ciclo de expansão e retração resultou na formação de “ilhas” de vegetação sazonalmente seca circundadas por florestas úmidas, como a Caatinga que é domínio fitogeográfico representante dessas formações florestais no Brasil.

Outras teorias biogeográficas também foram propostas para explicar a estruturação e evolução da Caatinga. Uma delas sugere que ela pode ter se formado por dispersão e migração de espécies a partir de regiões atualmente ocupadas pela Floresta Amazônica, em vez de representarem refúgios estáveis desde o Último Máximo Glacial (Mayle, 2004). Outra hipótese, conhecida como a hipótese da grande especialização, propõe que, devido à heterogeneidade ambiental da Caatinga, populações foram selecionadas em diferentes nichos especializados de condições hídricas, favorecendo a formação de novas linhagens de plantas por especiação simpátrica (Fernandes *et al.*, 2022).

Geograficamente, a Caatinga abrange os estados nordestinos do Brasil e o extremo norte de Minas Gerais, com uma área de 912.529 km² (Silva; Barbosa, 2017). Esse domínio é caracterizado por um período de estiagem prolongado, com duração de pelo menos seis meses, e um período chuvoso marcado por uma precipitação

bimodal, com dois picos distintos ao longo do ano (Murphy; Lugo, 1986). A precipitação anual é baixa, variando entre 400 e 1200 mm, enquanto as temperaturas médias permanecem elevadas, entre 25°C e 30°C (Associação Caatinga, 2022).

Em resposta às suas condições climáticas, o domínio da Caatinga caracteriza-se por uma notável heterogeneidade fitogeográfica. Essa diversidade se expressa em uma vegetação adaptada ao intenso estresse hídrico e às altas temperaturas, incluindo formações lenhosas, xerófilas, decíduas e semidecíduas (Tabarelli *et al.*, 2018; Marques *et al.*, 2020). Essa heterogeneidade, no entanto, vai além da vegetação dominante e inclui áreas de exceção com microclimas distintos. Um exemplo são os enclaves subúmidos e úmidos, conhecidos como brejos de altitude, que se formam em áreas serranas e oferecem maior disponibilidade de água devido à influência do mesoclima local (Souza; Oliveira, 2006; Batista; Pôrto; Santos, 2018; Associação Caatinga, 2022). Em contraste, o domínio também abriga numerosos inselbergs (afloramentos rochosos), onde a exposição do embasamento rochoso resulta em solos extremamente rasos ou ausentes, limitando drasticamente a capacidade de retenção de água e intensificando os desafios para a vida vegetal (Moro *et al.*, 2015).

Além dos fatores ambientais que influenciam a ocorrência das espécies, os processos edáficos desempenham um papel crucial na modulação das comunidades vegetais (Putten *et al.*, 2016). Na Caatinga, destacam-se duas principais formações geológicas: o basamento cristalino e o basamento sedimentar (Ab'Saber, 1974). O basamento cristalino, que predomina na área semiárida, foi elevado e submetido a processos de erosão até o Terciário, originando superfícies relativamente planas, com elevações entre 300 e 500 metros. Os solos dessa formação são, em geral, rasos, argilosos e rochosos, ou seja, solos férteis (Sampaio, 1995; Queiroz *et al.*, 2017). Em contraste, o basamento sedimentar caracteriza-se por áreas de maior depressão em relação ao cristalino, apresentando superfícies mais baixas e planas, onde sedimentos se acumularam ao longo do tempo. Nessas bacias sedimentares, os solos são geralmente mais profundos e arenosos, o que favorece a retenção de água, mas que são pobres em nutrientes (Sampaio, 1995; Velloso, Sampaio; Pareyn, 2002; Queiroz *et al.*, 2017).

Este ecossistema complexo e heterogêneo sustenta uma significativa população de aproximadamente 9,5 milhões de pessoas que, embora dependam

diretamente de seus recursos naturais (Melo *et al.*, 2017), enfrentam desafios severos de aridez, escassez hídrica e altas temperaturas. Nesse contexto, a considerável diversidade vegetal do bioma desempenha um papel duplo e paradoxal. Por um lado, ela presta serviços ecossistêmicos essenciais e contribui para a mitigação das mudanças climáticas, sendo fundamental para a sobrevivência humana na região (Fernandes; Cardoso; Queiroz, 2020; Siyum, 2020). Por outro lado, apesar dessa relevância socioeconômica, são as próprias atividades antrópicas que impulsionam as mudanças climáticas locais e regionais, gerando impactos diretos na dinâmica do ecossistema e na diversidade de espécies (Silva *et al.*, 2019). Entre as principais atividades, destacam-se a pecuária e a extração de madeira, que alteram profundamente as condições ambientais ao modificar a intensidade da luz solar, a exposição aos ventos e promover a compactação do solo (Zaady *et al.*, 2013; Marinho *et al.*, 2016).

Para os futuros cenários das mudanças climáticas, espera-se um aumento das temperaturas e da aridez, o que resultará na redução de habitats adequados para a flora endêmica, com reduções ainda maiores para espécies com estratégias reprodutivas especializadas (Silva *et al.*, 2019). Em casos mais extremos, podem ocorrer até possíveis extinções de diversas espécies (Cavalcante; Duarte; Ometto, 2020; Rabelo-Costa *et al.*, 2022). Diante dessas mudanças nas próximas décadas, mais de 99% das assembleias de plantas na Caatinga tendem a perder espécies, sofrendo uma forte homogeneização biótica. Isso se deve principalmente à substituição de espécies lenhosas de distribuição restrita por plantas não lenhosas de ampla distribuição, o que pode comprometer tanto a diversidade quanto o fornecimento dos serviços ecossistêmicos ligados a essa vegetação lenhosa (Moura *et al.*, 2023).

Para enfrentar esses desafios, é fundamental aprofundar o conhecimento sobre a flora do domínio. Embora as angiospermas, que representam cerca de 12% das espécies registradas no Brasil (Flora e Funga do Brasil, 2024), tenham recebido ampla atenção, a ecologia de outros grupos botânicos, como samambaias, licófitas e gimnospermas, permanece pouco explorada. Essa lacuna é ainda mais evidente no caso das briófitas.

2.5 BRIÓFITAS DA CAATINGA: UM PANORAMA DO ESTADO DE CONHECIMENTO

A brioflora da Caatinga é uma das menos conhecidas do Brasil, e o conhecimento sobre ela permanece incipiente em comparação com outros domínios fitogeográficos, especialmente no que diz respeito aos processos que determinam sua diversidade biológica. No Brasil, são registradas 1.620 espécies de briófitas, das quais 132 ocorrem na Caatinga, tornando este domínio um dos menos ricos em espécies, superando apenas o Pampa, que abriga 126 espécies (Flora e Funga do Brasil, 2024).

A maior parte do conhecimento sobre briófitas na Caatinga provém de levantamentos florísticos, iniciados com o trabalho pioneiro de Pôrto, Silveira & Sá (1994) e seguidos por diversas outras pesquisas (Tabela 1). Esses inventários são fundamentais, pois fornecem a base de dados sobre a ocorrência e distribuição das espécies, subsidiando tanto estudos ecológicos quanto o planejamento de estratégias de conservação e restauração.

Tabela 1. Lista de levantamentos florísticos de briófitas realizados no domínio fitogeográfico da Caatinga

Autores	Ano	Localidade	UF	Número de espécies
Pôrto; Silveira; Sá	1994	Instituto Agronômico de Pernambuco	PE	16
Pôrto; Bezerra	1996	Fazenda Riacho do Peixe	PE	13
Bastos; Stradmann; Bôas-Bastos	1998	Parque Nacional da Chapada Diamantina	BA	27
Ballejos; Bastos	2009; 2010	Parque Estadual Sete Passagens	BA	60
Oliveira; Peralta; Oliveira; Bastos	2009; 2009a, 2009b, 2010a, 2010b	Chapada do Ibiapaba	CE	80

Silva; Germano	2013	Afloramento Rochoso	PB	21
Valente; Pôrto; Bastos	2013	Chapada Diamantina	BA	400
Silva; Santos; Pôrto	2014	Afloramentos Rochosos	PE/ PB	90
Silva; Silva; Pôrto	2014	Afloramentos Rochosos	PE	49
Correia <i>et al.</i>	2015	Chapada Diamantina	BA	68
Bôas-Bastos; Bastos; Costa	2017	Serra do Orobó	BA	115
Batista; Pôrto; Santos	2018	Chapada do Araripe	CE	76
Oliveira; Souza; Valente	2019	Chapada do Apodi	CE	59
Silva <i>et al.</i>	2019	Parque Nacional do Vale do Catimbaú	PE	28
Nascimento <i>et al.</i>	2019	Parque Nacional Serra da Capivara	PI	62
Santos; Oliveira; Alves	2021	Bosque Sagrado da Guarita	PI	12
Souza <i>et al.</i>	2021	Fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca	PB	36
Moraes; Conceição; Araújo	2021	Parque Estadual Cânion do Rio Poti	PI	14
Carvalho <i>et al.</i>	2023	Serra do Mucambo	BA	47
Silva <i>et al.</i>	2024	Parque Estadual do Poeta e Repentista Juvenal de Oliveira	PB	22

Sousa; Valente; Oliveira	2024	Parque Nacional Serra das Confusões	PI	35
Santos <i>et al.</i>	2024	Serra da Barra do Vento	BA	71

Fonte: O autor (2025).

Para além dos inventários, alguns estudos começam a investigar as respostas das briófitas à sazonalidade da Caatinga. Foram documentadas, por exemplo, estratégias reprodutivas em *Fabronia ciliaris* var. *polycarpa*, que sincroniza seu ciclo com as chuvas (Nunes *et al.*, 2015), e respostas fisiológicas em *Campylopus lamellatus*, cujas variações nos níveis de clorofila acompanham a disponibilidade hídrica (Silva *et al.*, 2020). No entanto, essas investigações são raras e concentram-se nos ambientes xéricos, havendo uma notável lacuna de conhecimento sobre as comunidades dos enclaves úmidos, como os brejos de altitude, que abrigam a maior diversidade de espécies da região (Araújo *et al.*, 2022).

Embora os estudos mencionados indiquem a influência de fatores ambientais sobre as briófitas, também há trabalhos que apontam a ausência desses. Por exemplo, a convergência de traços funcionais de musgos em afloramentos rochosos na Caatinga não é significativamente influenciada por variáveis ambientais, como sazonalidade de temperatura e precipitação média anual, em escala regional (Silva *et al.*, 2018).

Contudo, a relação entre as briófitas e os fatores ambientais na Caatinga não é linear e apresenta contradições. Um estudo sobre traços funcionais de musgos, por exemplo, não encontrou uma influência significativa de variáveis climáticas regionais (Silva *et al.*, 2018). Essa complexidade evidencia que ainda persistem lacunas cruciais no entendimento da brioflora do domínio. A principal delas é justamente como os filtros ambientais modulam as comunidades em macroescala. A esta, somam-se outras áreas de conhecimento igualmente incipientes, como a história biogeográfica do grupo na região, suas respostas às mudanças climáticas e os impactos das atividades antrópicas. Neste último ponto, por exemplo, embora as briófitas sejam componentes importantes das biocrostas em áreas semiáridas (Szyja *et al.*, 2023), sua

vulnerabilidade frente às pressões humanas na Caatinga ainda não foi diretamente avaliada.

Portanto, conclui-se que existe um vasto e crítico campo a ser explorado sobre a brioflora da Caatinga. Lacunas fundamentais persistem em áreas-chave, como: (1) a influência dos filtros ambientais e espaciais na estruturação das comunidades em macroescala; (2) a ecologia funcional e a história biogeográfica do grupo no domínio; e (3) suas respostas aos crescentes impactos das mudanças climáticas e das atividades antrópicas. Esses aspectos constituem conhecimentos fundamentais para solidificar o entendimento sobre a importância das briófitas nesse domínio, além de subsidiar pesquisas futuras voltadas para a conservação e a restauração ecológica.

3 ARTIGO 1 – BRIÓFITAS DE UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA BRASILEIRA: UMA VISÃO GERAL DA DIVERSIDADE E DOS FATORES AMBIENTAIS

Artigo submetido ao periódico Flora para publicação

Título do artigo: Briófitas de uma floresta tropical sazonalmente seca brasileira: uma visão geral da diversidade e dos fatores ambientais

Nomes dos autores: Jhonyd Jhonata de Oliveira Marmo^{a*}, Mércia Patrícia Pereira Silva^a

Afiliações: ^aLaboratório de Biologia de Briófitas, Departamento de Botânica, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Prof. Moraes Rego s/n - Cidade Universitária, Recife, PE, 50670 - 901. Brasil

Autor correspondente: *jhonyd.marmo@ufpe.br

RESUMO

Analizamos a diversidade (riqueza e composição) e os padrões de distribuição de briófitas na Caatinga, explorando como as variáveis ambientais afetam as comunidades neste singular domínio fitogeográfico brasileiro. Construimos um banco de dados abrangente de ocorrências de briófitas utilizando conjuntos de dados online, mantendo apenas registros identificados a nível de espécie por especialistas e com coordenadas geográficas precisas. Para cada localidade, foram compiladas 19 variáveis bioclimáticas, dados de elevação (WorldClim 2.1) e o índice de aridez (Global Aridity Index and Potential Evapotranspiration Database 3). Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) e Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA) foram aplicados para determinar os efeitos das variáveis ambientais na diversidade de espécies. Uma subamostragem de briófitas foi detectada na maior parte da Caatinga; no entanto, um número surpreendentemente alto de táxons (491) foi encontrado. A elevação e os índices de umidade (BIO15 e AI) e temperatura (BIO2 e BIO4) foram fatores-chave na modelagem da riqueza e composição de espécies das comunidades de briófitas nesta região. Nossos resultados demonstram que a Caatinga ainda é um domínio negligenciado em estudos florísticos e ecológicos de briófitas e que a relação entre a diversidade deste grupo e as variáveis ambientais em macroescala é complexa. Uma análise ambiental holística é necessária para entender a estruturação das comunidades de briófitas em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas.

Palavras-chave: Caatinga; Ecologia de Comunidades; Diversidade; Filtragem Ambiental; Riqueza; Padrões de Distribuição Espacial.

1. Introdução

A Caatinga, um domínio fitogeográfico que representa as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) no Brasil, é caracterizada por alta aridez, escassez hídrica e temperaturas elevadas (Tabarelli et al., 2017). Devido a essas características ambientais, a Caatinga tem sido considerada de baixa diversidade biológica e, como resultado, é relativamente subestudada e subprotegida em comparação com as florestas tropicais úmidas e savanas adjacentes (Teixeira et al., 2021). No entanto, o domínio possui números impressionantes de espécies, como 5108 angiospermas, das quais 23% são endêmicas (Flora e Funga do Brasil, 2025). Em termos de briófitas (Marchantiophyta - hepáticas, Anthocerotophyta - antóceros e Bryophyta - musgos), a Caatinga é identificada como o domínio do país com a segunda menor riqueza de espécies (132), à frente apenas do Pampa (126) (Amorim et al., 2021; Flora e Funga do Brasil, 2025).

As briófitas desempenham papéis ecológicos cruciais, atuando como organismos pioneiros que promovem o acúmulo de matéria orgânica e enriquecem o solo, criando condições favoráveis para o estabelecimento de outras espécies de plantas (Takashima-Oliveira et al., 2020). Em FTSS, como a Caatinga, as briófitas, juntamente com as cianobactérias, são componentes essenciais das crostas biológicas do solo, desempenhando um papel vital na retenção de água e prolongando sua disponibilidade nesses ambientes (Szyja et al., 2023). Essas crostas também contribuem para o controle da erosão do solo (Belnap e Büdel, 2016). Outro aspecto fundamental é sua associação com fungos micorrízicos, que potencializa a absorção de nutrientes em solos pobres e aumenta o uso eficiente de recursos essenciais como fósforo e nitrogênio, promovendo a ciclagem de nutrientes, crítica para a fertilidade do solo e a sustentabilidade do ecossistema (Dangar et al., 2024). Essas interações não apenas garantem a sobrevivência das briófitas em habitats áridos, mas também as tornam aliadas estratégicas na

restauração de áreas antropizadas, auxiliando na recuperação de ecossistemas degradados (Arróniz-Crespo et al., 2014; Ren et al., 2021).

Especificamente para a Caatinga, a maioria dos estudos voltados ao reconhecimento da composição da brioflora foi conduzida em escala local (Nascimento et al., 2019; Oliveira et al., 2019; Santos et al., 2024), em detrimento da escala regional (Bastos et al., 1998; Valente et al., 2013). O mesmo padrão é observado em estudos que investigam os processos que influenciam a relação entre as comunidades de briófitas e as variáveis ambientais na Caatinga (Nunes et al., 2015; Silva et al., 2019; Souza et al., 2021; mas veja Silva et al., 2014; Silva et al., 2018).

Em afloramentos rochosos — formações geológicas de granito ou gnaiss (Porembski et al., 1998) encontradas em regiões semiáridas e classificadas como ambientes xéricos devido à sua baixa umidade, chuvas escassas e alta radiação solar (Neto et al., 2022) — Silva et al. (2014) demonstraram que processos estocásticos em escala regional têm uma influência predominante na composição e diversidade das comunidades de briófitas. Em contraste, Silva et al. (2018) sugeriram que diferentes filtros ambientais afetam diferentes comunidades, dificultando a identificação dos direcionadores ecológicos da montagem das comunidades de briófitas em afloramentos rochosos. Assim, os processos por trás da influência das variáveis ambientais na diversidade de briófitas em escala regional na Caatinga ainda são controversos, e abordagens que considerem padrões de distribuição e modelos macroecológicos em todo o domínio também permanecem um campo aberto para pesquisa.

Informações inconsistentes sobre a distribuição de espécies, tanto em escala local quanto regional, resultam em lacunas no conhecimento da biodiversidade, particularmente em relação (1) à discrepância entre o número conhecido e o número real de espécies (*Linnean shortfall*), (2) aos vieses geográficos associados a esforços de amostragem concentrados em áreas específicas, levando a distorções na compreensão da verdadeira distribuição das espécies (*Wallacean shortfall*), e (3) às lacunas no entendimento da gama de condições ambientais que

uma espécie pode tolerar e suas respostas ecológicas (*Hutchinsonian shortfall*) (Hortal et al., 2015). Assim, detectar e compreender as lacunas no conhecimento da diversidade e na relação entre variáveis ambientais, riqueza e composição de espécies pode fornecer importantes diretrizes para a conservação (Zhou et al., 2020).

A conservação de briófitas na Caatinga é particularmente importante devido aos serviços ecossistêmicos que essas plantas fornecem e ao seu papel em todos os ciclos biogeoquímicos (Turetsky et al., 2012). Conforme mencionado anteriormente, as briófitas desempenham papéis essenciais como plantas pioneiras. Elas contribuem para a formação de crostas do solo em regiões semiáridas e desempenham funções insubstituíveis na melhoria do habitat. Por exemplo, contribuem para a rápida absorção e lenta liberação de umidade e, conseqüentemente, para a retenção de água (Oishi, 2018), garantindo a durabilidade dos recursos hídricos na Caatinga. Elas também exibem uma rápida resposta adaptativa às variações ambientais, tornando-se importantes indicadores de qualidade ambiental (Wang et al., 2019).

Portanto, as briófitas oferecem a possibilidade de explorar questões biogeográficas e ecológicas excepcionalmente interessantes, particularmente em relação à sua distribuição e à influência das variáveis ambientais em sua diversidade na Caatinga. Dessa forma, este estudo teve como objetivo fornecer uma visão detalhada da distribuição e diversidade (composição e riqueza) de briófitas na Caatinga, detectar áreas com maior riqueza de espécies, identificar vieses de amostragem e compreender como as variáveis ambientais influenciam a diversidade deste grupo

2. Material e métodos

2.1. Área de estudo

No Brasil, as FTSS são representadas pelo domínio fitogeográfico da Caatinga (2.75° S a 16.71° S, 35.06° W a 45.07° W), que abrange os estados do nordeste do país e o extremo norte do estado de Minas Gerais, cobrindo uma área de 912.529 km² (Silva e Barbosa, 2017) (Fig. 1). A Caatinga possui uma estação seca de pelo menos seis meses e uma estação chuvosa caracterizada por precipitação bimodal, com dois picos distintos de chuva ao longo do ano (Murphy e Lugo, 1986).

A Caatinga engloba uma gama diversificada de fitofisionomias, como áreas arbustivas, savanas abertas, afloramentos rochosos (Silva e Souza, 2018) e outros, incluindo enclaves de floresta úmida ('Brejos de altitude') que podem ser considerados fragmentos de Floresta Atlântica (Araújo et al., 2022). No entanto, sua vegetação é composta principalmente por formas xerofíticas, lenhosas, decíduas e semidecíduas, todas adaptadas a condições de constante estresse hídrico. Essas características contribuem para a natureza fitogeográfica heterogênea do domínio (Tabarelli et al., 2018; Marques et al., 2020). Neste estudo, adotamos a definição *lato sensu* da Caatinga, incluindo todas as fitofisionomias dentro de seus limites geopolíticos.

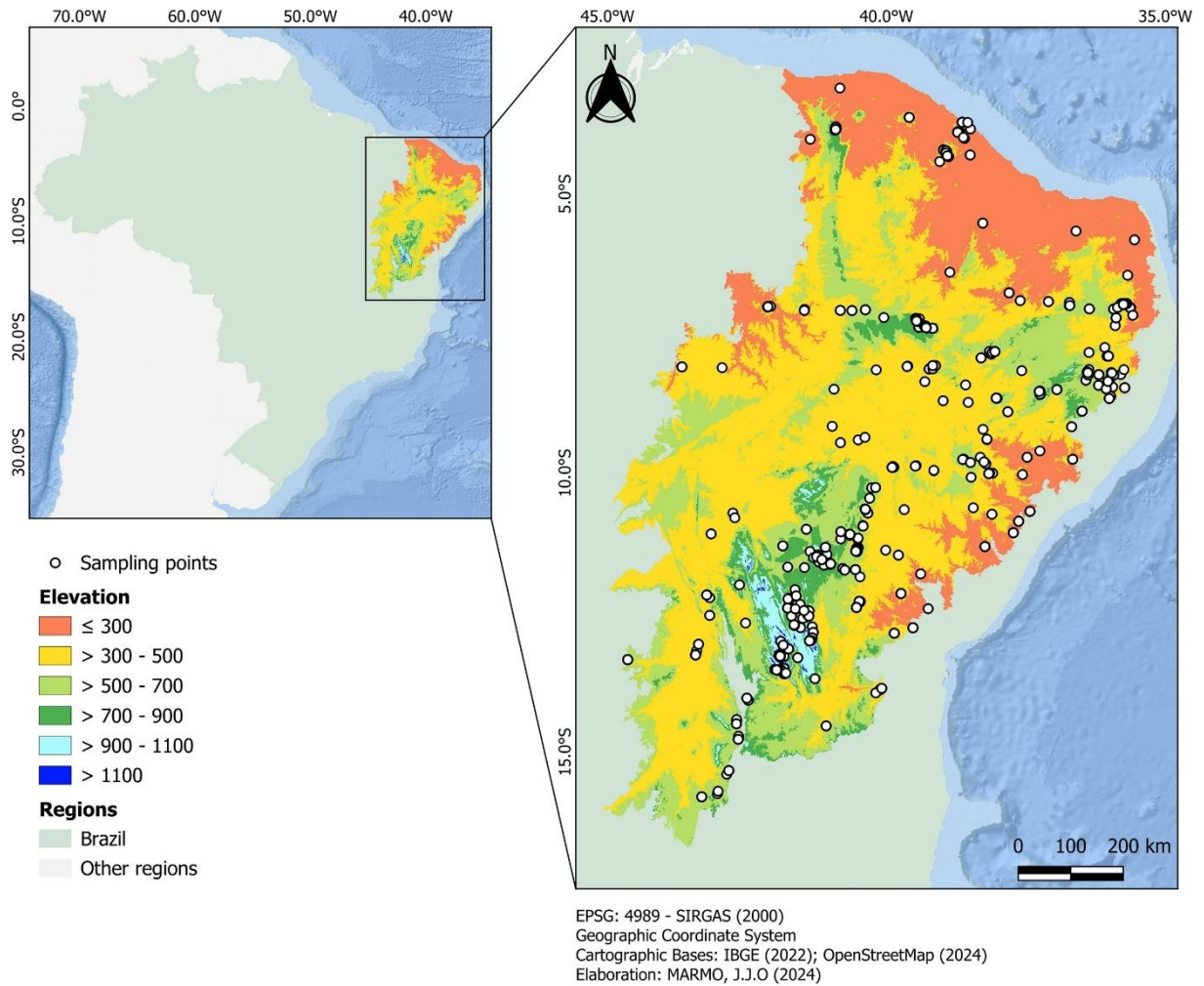


Fig. 1. Mapa de 4.671 registros de coleta de espécies de briófitas na Caatinga, distribuídos ao longo de gradientes de elevação.

2.2. Compilação e refinamento dos dados

Para construir o banco de dados de ocorrência de briófitas, foram compilados registros de espécies coletadas na Caatinga e preservadas em herbários, utilizando como fonte primária as plataformas online do *Global Biodiversity Information Facility – GBIF.org* (2024) [<https://www.gbif.org>], devido à sua abrangência internacional, complementadas pelo *speciesLink* [<http://www.splink.org.br>], que reúne registros de mais de 150 herbários brasileiros. Foram definidos critérios específicos para a extração dos dados de espécies em cada plataforma.

Para o conjunto de dados do GBIF, o shapefile da Caatinga foi baixado na plataforma Terrabrasilis [<https://terrabrasilis.dpi.inpe.br/downloads>]. Os valores do *bounding box* do shapefile foram verificados utilizando a função 'st_read' do pacote 'sf'. Os valores do *bounding box* (xmin -45.07814, xmax -35.06698, ymin -16.71264, ymax -2.748264) foram aplicados em uma busca direcionada, sendo “West” correspondente a xmin, “East” a xmax, “South” a ymin e “North” a ymax. Além disso, foram selecionadas apenas as amostras que possuíam coordenadas (seção *Location*) e que eram espécimes preservados em coleções científicas (seção *Basis of record*). A busca foi limitada aos termos: “Bryophyta”, “Marchantiophyta” e “Anthocerotophyta”. A pesquisa foi conduzida individualmente para cada divisão. Em seguida, a função 'st_within' do pacote 'sf' foi utilizada para filtrar as coordenadas dentro do shapefile da Caatinga.

Para o *speciesLink*, os filtros definidos foram: “Caatinga” na seção “bioma” e “Espécime preservado” na seção *basis of record*. Os termos referentes às briófitas na seção “phylum” foram: “Bryophytes”, “Bryophyta”, “Marchantiophyta”, “Anthocerotophyta”, “Musgo”, “Hepáticas”, “Bryidae”, “Hepatophyta” e “Marchantiidae”. Foram considerados apenas os espécimes provenientes de herbários não incluídos no conjunto de dados do GBIF, a fim de evitar duplicação de dados. Com todos os dados consolidados em uma única planilha, foi aplicada uma etapa adicional de filtragem para refinar o conjunto: apenas espécies identificadas ou coletadas por especialistas foram incluídas na análise. Essa abordagem de incluir apenas registros verificados por especialistas minimiza o risco de erros de identificação, o que é crucial para análises ecológicas e de padrões de distribuição, já que a correta delimitação das espécies é fundamental para garantir a validade dos resultados.

Posteriormente, as coordenadas geográficas de cada amostra incluída no conjunto final foram verificadas individualmente. Inicialmente, as coordenadas foram conferidas no Google Maps para garantir que correspondessem às descrições de localidade fornecidas nos registros.

Quando foram encontradas discrepâncias, consultaram-se o Herbário Virtual Reflora [<https://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual>] e a plataforma *speciesLink*. Essas plataformas foram utilizadas para localizar outros exsicatas com descrições de localidade semelhantes às das amostras iniciais e que incluíam coordenadas geográficas precisas. Essas coordenadas foram então verificadas novamente no Google Maps e, quando confirmadas como corretas, foram incorporadas ao nosso banco de dados. Quando não foi possível determinar coordenadas precisas, foram atribuídas aos registros as coordenadas dos municípios onde as amostras foram coletadas.

Um refinamento adicional das coordenadas geográficas foi realizado novamente utilizando a função 'st_within', com base no shapefile da Caatinga, conforme feito anteriormente. A atualização nomenclatural das espécies foi baseada no banco de dados *BryoNames* [<https://www.bryonames.org/>], utilizando a função 'nameMatch' do pacote 'U.Taxonstand'. Quando a espécie verificada apresentava múltiplos sinônimos, o banco de dados *Flora e Funga do Brasil* [<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>] foi consultado para identificar quais desses sinônimos estavam presentes no Brasil. Espécies com nomes incertos ou registros duvidosos foram excluídas das análises.

2.3. Banco de dados de variáveis ambientais

Para a análise das variáveis ambientais, 19 variáveis bioclimáticas e dados de elevação (EL) foram extraídos do banco de dados WorldClim 2.1 para cada coordenada, em uma resolução espacial de 30 segundos [<https://www.worldclim.org/data/worldclim2>], enquanto o índice de aridez (AI) foi obtido do *Global Aridity Index and Potential Evapotranspiration Database* (Zomer et al., 2022). A extração foi realizada utilizando o software QGIS versão 3.28.35 [<https://qgis.org>], com o auxílio do complemento *Point Sampling Tool*.

O shapefile da Caatinga foi dividido em grades de 10 km² (0,0287° x 0,0287°) no QGIS. Esse tamanho de grade foi estabelecido para obter um perfil mais específico das variáveis ambientais. Nas grades que continham múltiplas coordenadas geográficas, foi calculada uma média para cada variável ambiental, bem como para as coordenadas geográficas, sendo essa média adotada como representativa dessas grades.

2.4. Análise dos dados

Inicialmente, aplicamos a função 'calculate_bias' do pacote 'sampbias' para avaliar a influência de elementos antrópicos (estradas, cidades, aeroportos) e naturais (corpos d'água) sobre os vieses de amostragem, utilizando uma matriz contendo os nomes das espécies e suas coordenadas geográficas associadas. Esse pacote analisa as coordenadas geográficas das espécies para determinar se as coletas foram realizadas mais próximas desses elementos. Ele atribui um peso ao viés de coleta, permitindo identificar se tais elementos influenciam as amostras e, quando há influência, quais são mais significativos. Além disso, gera um mapa que identifica as áreas onde as espécies estão subamostradas (Zizka et al., 2021).

Com o objetivo de identificar as áreas de maior riqueza dentro do domínio, calculamos a riqueza observada e estimada por célula de grade utilizando a função 'estaccumR' do pacote 'vegan'. Em seguida, aplicamos o teste de Wilcoxon para verificar se os valores de riqueza observada e estimada diferiam significativamente entre si. Esse teste foi escolhido após a verificação da normalidade dos dados pelo teste de Shapiro-Wilk ($W = 0.4290$, $p\text{-valor} < 0.0001$; $W = 0.4967$, $p\text{-valor} < 0.0001$).

Realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando a função 'PCA' do pacote 'FactoMineR' para reduzir a dimensionalidade das variáveis ambientais e identificar aquelas que mais contribuíram para a variação dos dados. Em seguida, utilizamos a função

'get_pca_var' para extrair os *loadings* das variáveis nos componentes principais. Com a função 'cor' do pacote base do R, calculamos a correlação de Spearman entre as variáveis ambientais originais e seus *loadings*, obtendo uma matriz de correlação. Aplicando um limite de 0,7, selecionamos as variáveis menos correlacionadas e mais relevantes para a área de estudo, a fim de minimizar a multicolinearidade em testes estatísticos subsequentes. As variáveis ambientais selecionadas foram: Amplitude Térmica Média Diária (BIO2), Sazonalidade da Temperatura (BIO4), Sazonalidade da Precipitação (BIO15), Precipitação do Trimestre Mais Quente (BIO18), Elevação (EL) e Índice de Aridez (AI) (Material Suplementar).

A riqueza e a composição de espécies foram modeladas em função das variáveis selecionadas. Para modelar a riqueza, utilizamos um Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) e, para a composição de espécies, aplicamos a Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA). O GLMM foi ajustado com distribuição binomial negativa devido à sua capacidade de lidar com sobredispersão em dados de contagem (Stoklosa et al., 2022).

Primeiramente, as variáveis foram padronizadas utilizando a função 'scale' do pacote base do R para considerar suas diferentes dimensões. Além disso, as células de grade foram convertidas em fator pela função 'as.factor', assegurando que fossem tratadas como variáveis categóricas no modelo. O modelo foi então gerado com a função 'glmmTMB' do pacote 'glmmTMB', considerando as células de grade como efeito aleatório para contemplar a variação não explicada pelas variáveis ambientais. Todas as combinações possíveis das variáveis foram geradas para explorar seus efeitos individuais e combinados sobre a riqueza de espécies. Diante do grande número de modelos (63 no total – ver Material Suplementar), utilizamos os pacotes 'doParallel' e 'foreach' para otimizar o processo de ajuste. Após o ajuste, os modelos foram selecionados com a função 'model.sel' do pacote 'MuMIn' e comparados pelo Critério de Informação de Akaike (AIC), sendo escolhido como melhor ajuste aquele com menor AIC.

Para garantir que os pressupostos do GLMM fossem atendidos, realizamos diversos testes preliminares. O teste de Breusch-Pagan para heterocedasticidade foi realizado com a função 'bptest' do pacote 'lmtest'. A normalidade dos resíduos foi avaliada com o teste de Shapiro-Wilk por meio da função 'shapiro.test'. Para verificar a colinearidade entre as variáveis preditoras selecionadas, utilizamos a função 'check_collinearity' do pacote 'performance', que calcula o Fator de Inflação da Variância (VIF) e identifica possíveis problemas de multicolinearidade. Por fim, os valores de R^2 marginal e condicional foram calculados com a função 'r.squaredGLMM' do pacote 'MuMIn'. Esses testes foram cruciais para validar os pressupostos e garantir a confiabilidade do GLMM.

Para a PERMANOVA, utilizamos a função 'adonis2' do pacote 'vegan' no R. A função 'vegdist' do mesmo pacote foi usada para calcular a matriz de distâncias de Bray-Curtis a partir da matriz de abundância de espécies.

Todas as análises estatísticas e o processamento dos dados foram realizados no software estatístico R, versão 4.4.1 [<https://www.r-project.org/>] (ver Material Suplementar).

3. Resultados

3.1. Diversidade

O banco de dados compilado apresentou 4.671 registros, cobrindo 279 células de grade de um total de 88.507 (Material Suplementar). No total, foram documentados 491 táxons de briófitas, correspondendo a 481 espécies, 8 variedades e 2 subespécies, distribuídas em 180 gêneros e 73 famílias. Esses táxons estavam distribuídos entre Bryophyta (271 táxons: 264 spp., 6 var. e 1 subsp.), Marchantiophyta (217 táxons: 214 spp., 2 var. e 1 subsp.) e Anthocerotophyta (3 táxons: 3 spp.).

Em Anthocerotophyta, Notothyladaceae (2 espécies) e Anthocerotaceae (1 espécie) foram as únicas famílias registradas. Em Bryophyta, as famílias mais ricas em espécies foram Leucobryaceae (29 espécies), Fissidentaceae (27 espécies) e Sphagnaceae (24 espécies). Marchantiophyta foi dominada por Lejeuneaceae (102 espécies), seguida por Lepidoziaceae (16 espécies) e Frullaniaceae (15 espécies) (ver Material Suplementar).

O estimador de riqueza sugeriu que até 606 espécies podem ocorrer na Caatinga. Foi encontrada uma diferença significativa entre a riqueza observada e a estimada ($V = 0$, p-valor < 0.0001).

3.2. Padrões de distribuição geográfica

A maior parte do domínio da Caatinga apresentou subamostragem, sendo que estradas (0,1263) e cidades (0,0176) foram responsáveis por vieses significativos na coleta de briófitas no domínio (Fig. 2).

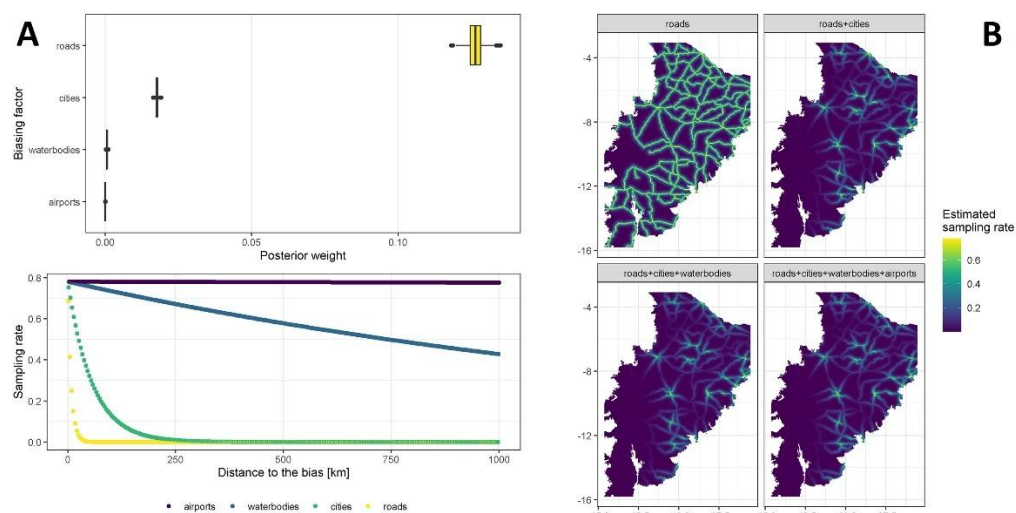


Fig. 2. A) Influência de fatores antrópicos e naturais no viés de amostragem de briófitas. O gráfico superior ilustra os pesos posteriores (w), que representam a influência relativa dos fatores de viés na amostragem de briófitas. O gráfico inferior ilustra a taxa de amostragem (λ_i),

que reflete a frequência esperada de registros em função da distância em relação aos fatores de viés. A presença de curvas indicando uma diminuição da taxa de amostragem à medida que a distância aumenta demonstra o papel da acessibilidade. B) Visualização da cobertura de amostragem de briófitas na Caatinga.

A riqueza observada por célula de grade variou amplamente, de 1 a 163 táxons. Os maiores valores se concentraram no estado da Bahia, particularmente em: Parque Nacional Sete Passagens (célula 123: 163 táxons; célula 122: 68 táxons – ver Material Suplementar), Serra do Orobó (célula 121: 67 táxons) e Morro do Chapéu (célula 94: 48 táxons) (Fig. 3A).

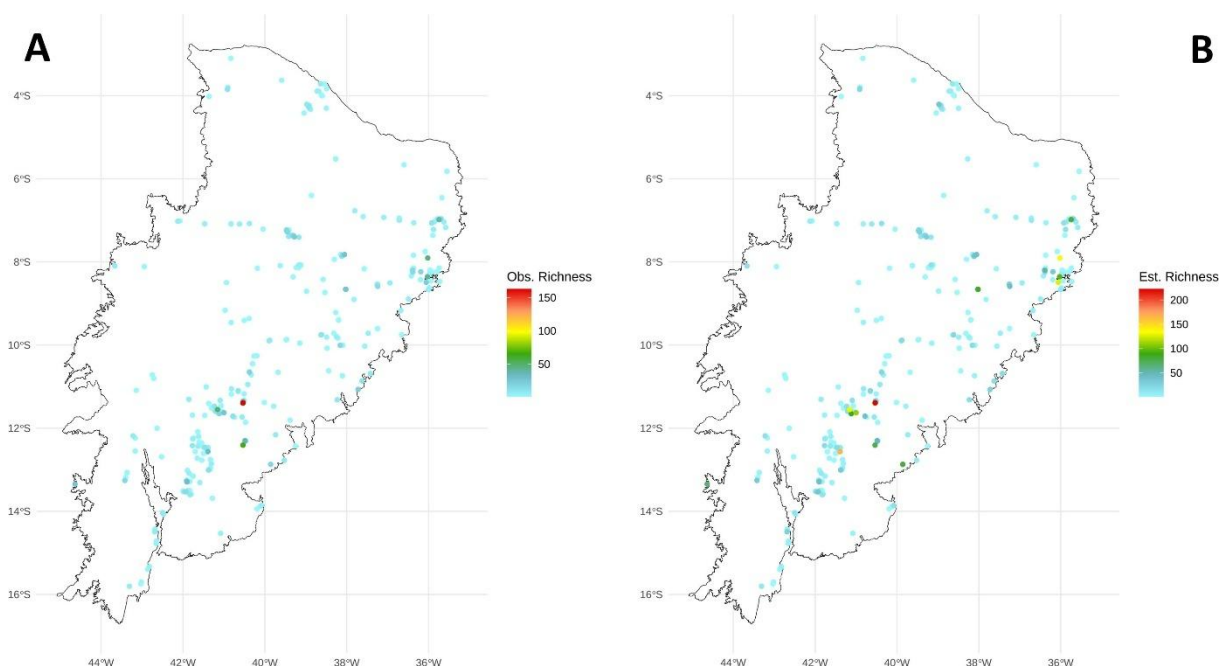


Fig. 3. Distribuição da riqueza de espécies de briófitas observada (A) e estimada (B) na Caatinga.

Dos 491 táxons identificados, 139 foram registrados apenas uma vez (singletons) e 82 foram registrados duas vezes (doubletons). Isso indica que aproximadamente 45% dos táxons de briófitas são raros (ocorrem em 1–2 células de grade) ou estão escassamente inventariados dentro dos limites da Caatinga.

A espécie mais frequente entre os antóceros foi *Phaeoceros laevis*, registrada em cinco células; já *Anthoceros punctatus* e *Notothylas breutelii* foram restritas a uma única célula cada. Entre as hepáticas, *Riccia vitalii* (50 células), *Frullania ericoides* (26 células) e *Cronisia weddellii* (22 células) foram as mais amplamente distribuídas. Entre os musgos, destacaram-se *Octoblepharum albidum* (39 células), *Entodontopsis leucostega* (36 células) e *Archidium ohioense* (24 células).

As estimativas de riqueza indicaram substancial diversidade ainda não descoberta, especialmente no Parque Estadual Sete Passagens – BA (célula 123: 222 táxons – ver Material Suplementar), Lençóis – BA (célula 75: 166 táxons), Taquaritinga do Norte – PE (célula 256: 136 táxons) e Morro do Chapéu – BA (célula 94: 131 táxons) (Fig. 3B).

3.3. Influência das variáveis ambientais nas comunidades de briófitas

No GLMM, o modelo com o menor AIC (1544,8) foi selecionado como o melhor ajuste (Tabela 1).

Tabela 1. Variáveis ambientais significativas selecionadas no GLMM de melhor ajuste e seus efeitos sobre a variável resposta.

Variável	Estimativa	p-valor	Influência
BIO2	-0.1834	0.0315	Negativa
BIO4	0.2149	0.0190	Positiva
ELE	0.2464	0.0033	Positiva
AI	0.3353	0.0013	Positiva

Notes: BIO2: Amplitude Térmica Média Diária, BIO4: Sazonalidade da Temperatura, ELEV: Elevação, AI: Índice de Aridez.

O teste de Shapiro-Wilk para normalidade dos resíduos ($W = 0,9558$, $p\text{-valor} < 0,0001$) indicou que os resíduos não apresentaram distribuição normal. O teste de Breusch-Pagan para heterocedasticidade ($BP = 4,8899$, $p\text{-valor} = 0,2988$) não indicou heterocedasticidade significativa. O índice de Moran ($I = 0,1333$, $p\text{-valor} = 0,0002$) foi significativo, apontando a presença de autocorrelação espacial regional. Em contraste, a estatística C de Geary ($C = 0,9467$, $p\text{-valor} = 0,0953$) não foi significativa, sugerindo ausência de autocorrelação espacial local.

O teste do fator de inflação da variância (VIF) indicou baixa multicolinearidade entre as variáveis preditoras, com todos os valores de VIF abaixo de 3: BIO2 (VIF = 1,44), BIO4 (VIF = 1,69), ELEV (VIF = 1,49) e AI (VIF = 2,27).

O efeito aleatório das células de grade (locality_id) foi incorporado ao modelo para considerar a variação não explicada pelas variáveis ambientais. Os valores de R^2 marginal e condicional foram de 0,1803 e 0,8835, respectivamente, indicando poder explicativo moderado dos efeitos fixos isoladamente e um bom ajuste geral do modelo quando combinados com os efeitos aleatórios. Notavelmente, os efeitos aleatórios explicaram a maior parte da variância (0,7032), evidenciando seu papel crítico no modelamento dos padrões observados de riqueza de espécies.

Os resultados da PERMANOVA indicaram efeitos significativos para ELEV ($p = 0,0001$), AI ($p = 0,0003$) e BIO15 ($p = 0,0054$). Já BIO2 ($p = 0,0538$), BIO4 ($p = 0,0614$) e BIO18 ($p = 0,0650$) não foram estatisticamente significativos ao nível de $\alpha = 0,05$.

4. Discussão

4.1 *Vieses de amostragem na Caatinga: disparidades geográficas e seu impacto na subestimação das espécies de briófitas*

Observamos um viés de amostragem significativo associado a estradas e cidades, sugerindo que muitas localidades estão subamostradas e algumas espécies, sub-representadas (Kadmon et al., 2004). Há áreas bem representadas, mas essa disparidade entre poucas áreas bem amostradas e muitas áreas subamostradas dificulta a avaliação da biodiversidade regional. Por exemplo, o Parque Estadual de Sete Passagens (células 122, 123, 124 e 125 – ver Material Suplementar) destacou-se com 58 singletons e 27 doubletons. Esses números refletem os resultados de diversos estudos sobre a brioflora conduzidos nesse parque (Valente et al., 2013; Ballejos e Bastos, 2009a,b; Ballejos e Bastos, 2010).

A intensa atividade de pesquisa diferenciou o Parque Estadual de Sete Passagens em relação a áreas subamostradas da Caatinga. A existência de uma área bem amostrada em contraste com áreas subamostradas não apenas dificulta a interpretação dos dados de biodiversidade em escala regional, mas também pode tornar as decisões de manejo e conservação baseadas nesses dados imprecisas e ineficazes (Hortal e Lobo, 2005).

Considerando os padrões de riqueza em macroescala, um total expressivo de 491 táxons foi registrado. Antes do presente estudo, apenas 138 táxons eram conhecidos para a Caatinga, incluindo 132 espécies, 1 subespécie e 5 variedades (Flora e Funga do Brasil, 2025). Esse aumento notável de aproximadamente 256% destaca a importância das plataformas online para a atualização contínua dos dados de biodiversidade. Entretanto, essas ferramentas precisam padronizar a forma como as informações são disponibilizadas. Por exemplo, no speciesLink, um sistema automático deveria atribuir espécies e gêneros aos seus respectivos filos, já que há um grande número de termos se referindo a briófitas na seção de filo (uma lista de termos encontra-se no Material Suplementar), o que dificulta a obtenção de resultados mais precisos e abrangentes.

O software BRAHMS, utilizado para o gerenciamento de coleções biológicas em herbários brasileiros, apresenta limitações significativas para briófitas, principalmente porque

permite o registro de apenas uma espécie por amostra coletada. Esse método resulta na perda de informações sobre as diversas espécies que podem estar presentes em uma única amostra, podendo levar à falsa impressão de que certas espécies estão ausentes de determinada área, quando na realidade apenas não estão representadas nos registros online (Amorim *et al.*, 2021).

Portanto, a riqueza real de briófitas na Caatinga provavelmente é ainda maior do que a observada neste estudo. O estimador de riqueza Chao1 sugeriu um aumento potencial de cerca de 23% em relação à riqueza observada, prevendo um total de 606 espécies para a Caatinga. As células com maior número de espécies ainda apresentam potencial para novas descobertas.

4.2. Da macro à microescala: como filtros ambientais e processos estocásticos moldam as comunidades de briófitas na Caatinga

A elevação e o índice de aridez apresentaram relação positiva com a riqueza de espécies. Isso significa que áreas mais úmidas (Tng *et al.*, 2009) e áreas em maiores altitudes (Araújo *et al.*, 2022) exibem maior diversidade de espécies. Localidades com essas características na Caatinga são tipicamente representadas pelos Brejos de altitude (Souza e Oliveira, 2006). Além disso, a sazonalidade da temperatura (BIO4) também apresentou uma relação positiva significativa com a riqueza de espécies, sugerindo que as briófitas em florestas secas tropicais sazonais, como a Caatinga, podem estar fisiologicamente adaptadas às flutuações de temperatura características da região (Wang *et al.*, 2019; Medina *et al.*, 2023).

Curiosamente, a amplitude térmica média diária (BIO2) teve um impacto negativo sobre a riqueza de briófitas. A sazonalidade da temperatura (BIO4) na Caatinga é relativamente moderada quando comparada à variação diária. A temperatura média anual na região é de $27,9 \pm 0,48$ °C; entretanto, pode haver flutuações de até 10 °C em um único dia: durante o dia, a temperatura máxima média alcança $33,5 \pm 0,69$ °C, e à noite a mínima média é de $22,4 \pm 0,38$

°C (Campos e Andrade, 2021). Embora nenhum estudo tenha avaliado diretamente o impacto da variação diária de temperatura sobre briófitas nesse domínio fitogeográfico, sabe-se que essas plantas não respondem bem a grandes flutuações térmicas (Furness e Grime, 1982). Por sua vez, observou-se que a convergência de traços funcionais de musgos em afloramentos rochosos da Caatinga não é significativamente influenciada por variáveis ambientais como a sazonalidade da temperatura (BIO4) em escala regional (Silva et al., 2018); em vez disso, as espécies desenvolvem diferentes conjuntos de traços funcionais locais para responder aos filtros ambientais. Isso evidencia a complexidade das influências das variáveis ambientais sobre a diversidade de espécies. Essa complexidade pode ser exemplificada pela espécie de musgo *Fabronia ciliaris* var. *polycarpa*, que apresenta uma estratégia reprodutiva sazonal: alta produção de gametângios durante a estação chuvosa e dispersão de esporos durante a estação seca (Nunes et al., 2015). Esse exemplo demonstra como diferentes espécies podem ter respostas variadas a uma mesma variável ambiental, indicando a necessidade de mais estudos para compreender o papel de cada variável nessas comunidades.

Embora as variáveis ambientais tenham influenciado a riqueza de espécies, os efeitos aleatórios associados às células de grade tiveram o impacto mais significativo em nosso modelo, explicando a maior parte da variância e ressaltando o papel de fatores não mensurados na determinação dos padrões observados. Isso sugere que fatores adicionais, não avaliados neste estudo, também influenciam a riqueza de briófitas. Considerando que briófitas respondem diretamente a variações microambientais e que a Caatinga é caracterizada por condições estressantes e limitantes para alguns organismos, o uso de variáveis ambientais foi estratégico para identificar os principais determinantes da riqueza e composição desse grupo (para mais detalhes, ver o box no material suplementar).

A diversidade de tipos de micro-habitat, como diferentes tipos de substratos (Müller et al., 2019), e as interações bióticas (Souza et al., 2021) são exemplos de fatores adicionais que

não foram incluídos em nossa análise. Em escala local, filtros ambientais e interações bióticas impactam significativamente a formação das comunidades de briófitas, enquanto em escalas espaciais mais amplas, processos estocásticos tendem a prevalecer sobre os filtros ambientais (Monteiro et al., 2023). Além disso, filtros espaciais também podem influenciar os padrões de ocorrência das espécies (Moura-Júnior et al., 2021).

A composição de espécies foi significativamente influenciada pela sazonalidade da precipitação (BIO15), pela elevação (EL) e pelo índice de aridez (AI). No entanto, a sazonalidade da temperatura (BIO4), a amplitude térmica média diária (BIO2) e a precipitação do trimestre mais quente (BIO18) não apresentaram influência significativa. No caso da EL, maiores índices estão correlacionados a mudanças na precipitação, na umidade do ar e na temperatura, criando filtros ambientais que selecionam espécies com base em suas tolerâncias ecológicas a diferentes condições (Araújo et al., 2022; Coelho et al., 2021). Quanto ao índice de aridez (AI), embora sua influência na composição de briófitas da Caatinga ainda não tenha sido documentada em trabalhos anteriores, essa variável já se mostrou determinante na distribuição de espécies lenhosas na região (Silva e Souza, 2018).

A sazonalidade da precipitação (BIO15) é uma das principais características climáticas da Caatinga (Murphy e Lugo, 1986). Trata-se de um fator que influencia significativamente a reprodução (Nunes et al., 2015) e a fisiologia (Silva et al., 2020) de algumas espécies. Seu impacto sobre a fisiologia de briófitas foi registrado em *Campylopus lamellatus*, cuja concentração de clorofila *a* diminui durante a estação seca, mas aumenta significativamente na estação chuvosa, garantindo a manutenção de suas funções ecológicas nos ambientes rupestres da Caatinga (Silva et al., 2020). No entanto, poucos estudos exploraram as respostas adaptativas das briófitas a essa variável. Os impactos da sazonalidade da precipitação sobre a composição de espécies indicam um vasto campo para futuras pesquisas.

4.3. Conclusões e perspectivas: avanços no conhecimento e desafios remanescentes

O desenvolvimento de um banco de dados robusto, baseado na verificação manual das coordenadas e na análise do viés amostral, representou uma forma eficaz de enfrentar o *Wallacean shortfall*. Essa abordagem ampliou a compreensão sobre a distribuição real das espécies. Além disso, a rigorosa validação taxonômica dos táxons ajudou a superar o *Linnean shortfall*, reduzindo a discrepância entre o número de espécies conhecidas e a riqueza efetiva da brioflora da Caatinga. Por fim, análises ecológicas com o uso de variáveis ambientais forneceram importantes insights sobre os fatores que influenciam a riqueza e a composição das briófitas, contribuindo para reduzir as lacunas associadas ao *Hutchinsonian shortfall*.

Embora a influência das variáveis ambientais sobre a diversidade de briófitas na Caatinga tenha sido demonstrada neste estudo, ainda permanecem muitas lacunas acerca de como, especificamente, elas modulam a estrutura das comunidades de briófitas. Dessa forma, recomenda-se que investigações futuras aprofundem a análise do impacto dessas variáveis sobre a diversidade de traços funcionais, reprodutivos e fisiológicos das espécies dentro deste domínio fitogeográfico. Considerando a heterogeneidade climática da Caatinga, é essencial que novos estudos examinem as dinâmicas particulares de cada área. A inclusão de variáveis geográficas, como latitude e longitude, pode fornecer uma compreensão mais detalhada sobre como esses fatores afetam a distribuição e a diversidade das espécies.

Ademais, para alcançar resultados mais precisos e abrangentes, é fundamental intensificar as coletas especializadas. Coletas coordenadas e sistemáticas são vitais para preencher as lacunas de conhecimento acerca da presença e distribuição das briófitas, garantindo registros de alta qualidade que sustentem investigações futuras. Estabelecer uma base sólida de conhecimento sobre a diversidade e as dinâmicas ecológicas dessas plantas permitirá direcionar melhor as ações de conservação das briófitas em florestas tropicais sazonalmente secas (FTSSs), como a Caatinga. Em especial, recomenda-se a seleção de

ecótipos com maior tolerância à dessecação para iniciativas de conservação e restauração em ambientes áridos (Greenwood et al., 2019).

Por fim, este estudo possui relevância social ao oferecer suporte para a conservação e o manejo sustentável das briófitas na Caatinga, um ecossistema singular e ameaçado. A metodologia aplicada pode ser replicada em outras regiões, contribuindo para o conhecimento de grupos ainda pouco estudados, mas ecologicamente importantes, que atuam como indicadores ambientais. Os resultados ampliam a compreensão sobre a diversidade e a ecologia dessas espécies e oferecem um modelo de pesquisa para ecossistemas semiáridos, fortalecendo iniciativas de conservação e restauração.

Declaração de contribuição de autoria CRediT

Jhonyd Jhonata de Oliveira Marmo: Escrita – revisão e edição, Escrita – rascunho original, Visualização, Validação, Software, Metodologia, Análise formal, Curadoria de dados, Conceitualização.

Mércia Patrícia Pereira Silva: Escrita – revisão e edição, Escrita – rascunho original, Supervisão, Recursos, Administração do projeto, Metodologia, Investigação, Obtenção de financiamento, Curadoria de dados, Conceitualização.

Declaração de conflito de interesses

Os autores declaram que não há conflitos de interesse.

Agradecimentos

Agradecemos à Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento do projeto por meio da bolsa concedida no âmbito do processo nº 88887.806589/2023-00.

Financiamento

Este trabalho foi apoiado pela Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) [grant number 88887.806589/2023-00].

Informações de apoio

Todos os resultados e dados utilizados para a pesquisa estão disponíveis em: <https://github.com/jhonydmarmo/Bryophytes-of-a-Brazilian-seasonally-dry-tropical-forest->

Referências

- Amorim, E.T., Neto, L.M., Luiz-Ponzo, A.P., 2021. An overview of richness and distribution of mosses in Brazil. *Plant Ecol. Evol.* 154, 183–191. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2021.1635>.
- Araújo, F.M.S., Costa, L.E.N., Souza, J.P.S., Batista, W.V.S.M., Silva, M.P.P., 2022. Altitudinal gradient drives regional and local diversity and composition patterns of epiphyllous bryophytes in ecological refuges. *Plant Biol.* 24, 292–301. <https://doi.org/10.1111/plb.13365>.
- Arróniz-Crespo, M., Guiterrez, L., Pérez-Moreno, J., Parra, E., Ríos, A., Sancho, L.G., Pintado, A., 2014. Bryophyte-Cyanobacteria Associations during Primary Succession in Recently

Deglaciated Areas of Tierra del Fuego (Chile). PLoS ONE 9(5), e96081.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096081>.

Ballejos, J., Bastos, C.J.P., 2009a. Musgos pleurocárpicos do Parque Estadual das Sete Passagens, Miguel Calmon, Bahia, Brasil. Hoehnea 36, 479–495.
<https://doi.org/10.1590/S2236-89062009000300009>.

Ballejos, J., Bastos, C.J.P., 2009b. Orthotrichaceae e Rhizogoniaceae (Bryophyta - Bryopsida) do Parque Estadual das Sete Passagens, Bahia, Brasil. Rodriguésia 60, 723–733.
<https://doi.org/10.1590/2175-7860200960402>.

Ballejos, J., Bastos, C.J.P., 2010. Musgos acrocárpicos (Bryophyta) do Parque Estadual das Sete Passagens, Miguel Calmon, Bahia, Brasil. Rev. Bras. Bot. 33, 355–370.
<https://doi.org/10.1590/S0100-84042010000200016>.

Bastos, C.J.P., Albertos, B., Bôas, S.B.V., 1998. Bryophytes from some Caatinga areas in the state of Bahia (Brazil). Bryophyte Divers. Evol. 14, 69–75.
<https://doi.org/10.11646/bde.14.1.10>.

Belnap, J., Büdel, B., 2016. Biological Soil Crusts as Soil Stabilizers. In: Weber, B., Büdel, B., Belnap, J. (Eds.), Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands. Ecological Studies, vol 226. Springer, Cham, pp. 305–320 https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_16
 :

Campos, D.A., Andrade, E.M., 2021. Seasonal trend of climate variables in an area of the Caatinga phytogeographic domain. Rev. Agro@mbiente On-line 15, 1–18.
<https://doi.org/10.18227/1982-8470ragro.v15i0.6833>.

- Coelho, M.C.M., Gabriel, R., Hespanhol, H., Borges, P.A.V., Ah-Peng, C., 2021. Bryophyte Diversity along an Elevational Gradient on Pico Island (Azores, Portugal). *Diversity* 13, 162. <https://doi.org/10.3390/d13040162>.
- Dangar, B.V., Chavada, P., Bhatt, P.J., Raviya, R., 2024. Reviewing bryophyte-microorganism association: insights into environmental optimization. *Front. Microbiol.* 15, 1407391. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1407391>.
- Flora e Funga do Brasil, 2025. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> (accessed 8 April 2025).
- Furness, S.B., Grime, J.P., 1982. Growth Rate and Temperature Responses in Bryophytes: II. A Comparative Study of Species of Contrasted Ecology. *J. Ecol.* 70, 525–536. <https://doi.org/10.2307/2259920>.
- Greenwood, J.L., Stark, L.R., Chiquoine, L.P., 2019. Effects of rate of drying, life history phase, and ecotype on the ability of the moss *Bryum argenteum* to survive desiccation events and the influence on conservation and selection of material for restoration. *Front. Ecol. Evol.* 7, 388. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00388>.
- Hortal, J., Bello, F., Diniz-Filho, J.A.F., Lewinsohn, T.M., Lobo, J.M., Ladle, R.J., 2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46, 523–549. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400>.
- Hortal, J., Lobo, J.M., 2005. An ED-based protocol for optimal sampling of biodiversity. *Biodivers. Conserv.* 14(12), 2913–2947. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0224-z>.
- Kadmon, R., Farber, O., Danin, A., 2004. Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecol. Appl.* 14(2), 401–413. <https://doi.org/10.1890/02-5364>.

- Marques, T.V., Mendes, K., Mutti, P., Medeiros, S., Silva, L., Perez-Marin, A.M., Campos, S., Lúcio, P.S., Lima, K., Reis, J., Ramos, T.M., Silva, D.F., Oliveira, C.P., Costa, G.B., Antonino, A.C.D., Menezes, R.S.C., Santos e Silva, C.M., Bezerra, B., 2020. Environmental and biophysical controls of evapotranspiration from Seasonally Dry Tropical Forests (Caatinga) in the Brazilian Semiarid. *Agric. For. Meteorol.* 287, 107957. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2020.107957>.
- Medina, E.S., Montoya, C., Castaño, A., Granobles, J., 2023. Diversity patterns of vascular and non-vascular epiphytes along tropical dry forest. *Rev. Biol. Trop.* 71(1), 1–14. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v71i1.53522>.
- Monteiro, J., Vieira, C., Branquinho, C., 2023. Bryophyte assembly rules across scales. *J. Ecol.* 111(7), 1531–1544. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14117>.
- Moura-Júnior, E.G., Severi, W., Kamino, L.H.Y., Lemos-Filho, J.P., 2021. To what degree do spatial and limnological predictors explain the occurrence of a submerged macrophyte species in lotic and semi-lotic/lentic environments of a dammed river? *Limnology* 22(1), 101–110. <https://doi.org/10.1007/s10201-020-00638-8>.
- Müller, J., Boch, S., Prati, D., Socher, S.A., Pommer, U., Hessenmöller, D., Schall, P., Schulze, E.D., Fischer, M., 2019. Effects of forest management on bryophyte species richness in Central European forests. *For. Ecol. Manag.* 432, 850–859. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2018.10.019>.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E., 1986. Ecology of tropical dry *forest*. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 17, 67–88. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>.
- Nascimento, G.M.G., Conceição, G.M., Peralta, D.F., Oliveira, H.C., 2019. Bryophytes of Serra da Capivara National Park, Piauí, Brazil. *Check List* 15(5), 833–845. <https://doi.org/10.15560/15.5.833>.

Neto, P.G.M., Silva, N.P.P., Furtado, A.C.S., Feio, A.C., 2022. Structural and histochemical aspects in leaves of six species of *Anemia* (Anemiaceae) occurring in rocky outcrops. *An Acad Bras Cienc* 94(3), e20210392. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202220210392>.

Nunes, E.M.B., Campelo, M.J.A., Silva, A.S.M., 2015. Reprodução sexuada de *Fabronia ciliaris* (Brid) Brid. var. *polycarpa* (Hook.) W.R. Buck (Fabroniaceae, Bryophyta) na Caatinga: um estudo de caso no Boqueirão da Onça, Bahia, Brasil. *Pesq. Botânica* 67, 287–301.

Oishi, Y., 2018. Evaluation of the water-storage capacity of bryophytes along an altitudinal gradient from temperate forests to the alpine zone. *Forests* 9(7), 433. <https://doi.org/10.3390/f9070433>.

Oliveira, H.C., Souza, A.M., Valente, E.B., 2019. Bryophyte flora of the Apodi Plateau, Ceará, Brazil. *Rodriguésia* 70, e00692018. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201970072>.

Porembski, S., Martinelli, G., Ohlemüller, R., Barthlott, W., 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Divers. Distrib.* 4, 107–119. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.00013.x>.

Ren, J., Liu, F., Luo, Y., Zhu, J., Luo, X., Liu, R., 2021. The pioneering role of bryophytes in ecological restoration of manganese waste residue areas, Southwestern China. *J. Chem.* 2021, 9969253. <https://doi.org/10.1155/2021/9969253>.

Santos, M.E., Peralta, D.F., Amélio, L.A., Fagundes, A.C.A. de, 2024. Briófitas da Caatinga: conhecendo a biodiversidade de briófitas da Serra Barra do Vento, Serrinha, Estado da Bahia, Brasil. *Hoehnea* 51, e652023. <https://doi.org/10.1590/2236-8906e652023>.

Silva, A.C., Souza, A.F., 2018. Aridity drives plant biogeographical subregions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. *PLoS One* 13(4), e0196130. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196130>.

- Silva, J.B., Germano, S.R., Maciel-Silva, A.S., Santos, N.D., 2019. A small elevational gradient shows negative bottom-to-top bryophyte richness in a seasonally dry forest in Brazil. *Cryptogamie, Bryol.* 40(17), 219–231. <https://doi.org/10.5252/cryptogamie-bryologie2019v40a17>.
- Silva, J.B., Maciel-Silva, A.S., Santos, N.D., 2020. The response of the moss *Campylopus lamellatus* (Leucobryaceae Schimp.) post El Niño: a case study in the Caatinga. *Rodriguésia* 71, e00142019. <https://doi.org/10.1590/2175-7860202071129>.
- Silva, J.B., Santos, N.D., Pôrto, K.C., 2014. Beta-diversity: effect of geographical distance and environmental gradients on the rocky outcrop bryophytes. *Cryptogamie, Bryol.* 35(2), 133–163. <https://doi.org/10.7872/cryb.v35.iss2.2014.133>.
- Silva, J.B., Sfair, J.C., Santos, N.D., Pôrto, K.C., 2018. Different trait arrangements can blur the significance of ecological drivers of community assembly of mosses from rocky outcrops. *Flora* 238, 43–50. <https://doi.org/10.1016/J.FLORA.2017.02.003>.
- Silva, J.M.C., Barbosa, L.C.F., 2017. Impact of human activities on the Caatinga, in: Silva, J.M.C., Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. Springer International Publishing, pp. 359–368. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_13.
- Souza, E.R.F., Silva, J.B., Pinto, A.S., Lopes, S.F., 2021. Soil texture and functional traits of trees structure communities of epiphytic mosses in a tropical dry forest. *Flora* 283, 151924. <https://doi.org/10.1016/J.FLORA.2021.151924>.
- Souza, M.J.N., Oliveira, V.P.V., 2006. Os enclaves úmidos e sub-úmidos do semi-árido do Nordeste brasileiro. *Mercator* 5(9), 85–102.

Stoklosa, J., Blakey, R.V., Hui, F.K.C., 2022. An overview of modern applications of negative binomial modelling in ecology and biodiversity. *Diversity* 14(5), 320. <https://doi.org/10.3390/d14050320>.

Szyja, M., Felde, V.J.M.N.L., Lückel, S., Tabarelli, M., Leal, I.R., Büdel, B., Wirth, R., 2023. Biological soil crusts decrease infiltration but increase erosion resistance in a human-disturbed tropical dry forest. *Front. Microbiol.* 14, 1136322. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1136322>.

Tabarelli, M., Leal, I.R., Scarano, F.R., Silva, J.M.C., 2017. The future of the Caatinga, in: Silva, J.M.C., Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. Springer International Publishing, pp. 461–474. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_19.

Tabarelli, M., Leal, I.R., Scarano, F.R., Silva, J.M.C., 2018. Caatinga: legado, trajetória e desafios rumo à sustentabilidade. *Ciênc. Cult.* 70(4), 25–29. <https://doi.org/10.21800/2317-66602018000400009>.

Takashima-Oliveira, T.T.G., Medeiros, P.S.D., Tavares-Martins, A.C.C., 2020. Bryophyte communities across the ecological succession process in the Caxiuanã National Forest, Pará, Brazil. *An. Acad. Bras. Cienc.* 92(1), e20180626. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020180626>.

Teixeira, L.P., Lughadha, E.N., Silva, M.V.C., Moro, M.F., 2021. How much of the Caatinga is legally protected? An analysis of temporal and geographical coverage of protected areas in the Brazilian semiarid region. *Acta Bot. Bras.* 35(3), 473–485. <https://doi.org/10.1590/0102-33062020ABB0492>.

- Tng, D.Y.P., Dalton, P.J., Jordan, G.J., 2009. Does moisture affect the partitioning of bryophytes between terrestrial and epiphytic substrates within cool temperate rain forests? *Bryologist* 112(3), 506–519. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-112.3.506>.
- Turetsky, M.R., Bond-Lamberty, B., Euskirchen, E., Talbot, J., Frolking, S., McGuire, A.D., Tuittila, E.-S., 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. *New Phytol.* 196(1), 49–67. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254.x>.
- Valente, E.B., Pôrto, K.C., Bastos, C.J.P., 2013. Species richness and distribution of bryophytes within different phytophysionomies in the Chapada Diamantina region of Brazil. *Acta Bot. Bras.* 27(2), 294–310. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000200006>.
- Wang, L., Zhao, L., Song, X., Wang, Q., Kou, J., Jiang, Y., Shao, X., 2019. Morphological traits of *Bryum argenteum* and its response to environmental variation in arid and semi-arid areas of Tibet. *Ecol. Eng.* 136, 101–107. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLENG.2019.06.013>.
- Zhou, S., Wu, N., Zhang, M., Peng, W., He, F., Guo, K., Yan, S., Zou, Y., Qu, X., 2020. Local environmental, geo-climatic and spatial factors interact to drive community distributions and diversity patterns of stream benthic algae, macroinvertebrates and fishes in a large basin, Northeast China. *Ecol. Indic.* 117, 106673. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2020.106673>.
- Zizka, A., Antonelli, A., Silvestro, D., 2021. sampbias, a method for quantifying geographic sampling biases in species distribution data. *Ecography* 44, 25–32. <https://doi.org/10.1111/ecog.05102>.
- Zomer, R.J., Xu, J., Trabucco, A., 2022. Version 3 of the Global Aridity Index and Potential Evapotranspiration Database. *Sci. Data* 9(1), 409. <https://doi.org/10.1038/s41597-022-01493-1>.

4 ARTIGO 2 – CONSOLIDANDO O CONHECIMENTO SOBRE AS BRIÓFITAS DA CAATINGA: UM LEVANTAMENTO FLORÍSTICO PARA SUBSIDIAR A PESQUISA E A CONSERVAÇÃO

Artigo a ser submetido ao periódico Journal of Bryology para publicação

Título: Consolidando o conhecimento sobre as briófitas da Caatinga: um levantamento florístico para subsidiar a pesquisa e a conservação

Nome dos autores: Jhonyd Jhonata de Oliveira Marmo^{1*}, Ricely Maria de Moura¹, Jailton Venilson Ferreira da Silva¹, Daniel Salgado Pifano², Maria Carolina Tonizza Pereira², Mércia Patrícia Pereira Silva¹

Afilições: ¹Laboratório de Biologia de Briófitas, Departamento de Botânica – Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, Avenida Professor Moraes Rego, s/n, Cidade Universitária, Recife – PE, CEP 50670-901, Brasil

²Colegiado de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Vale do São Francisco, Rodovia BR-407, km 12, Lote 543, s/n, Projeto de Irrigação Nilo Coelho, Petrolina – PE, CEP 56300-000, Brasil

*Autor correspondente: jhonyd.marmo@ufpe.br

Resumo:

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas, como a Caatinga, estão entre os ecossistemas mais ameaçados do mundo, e o conhecimento sobre sua brioflora permanece fragmentado, dificultando a elaboração de estratégias de conservação eficazes. Este trabalho teve como objetivo realizar um levantamento florístico em cinco áreas representativas da diversidade fitofisionômica da Caatinga, visando preencher lacunas de conhecimento sobre a composição, riqueza e distribuição de suas briófitas. As coletas foram realizadas entre setembro de 2021 e fevereiro de 2024. Foram registrados 136 táxons, sendo 84 de musgos (Bryophyta), com destaque para as famílias Leucobryaceae, Fissidentaceae e Pottiaceae, e 52 de hepáticas (Marchantiophyta), com forte dominância de Lejeuneaceae (59,6%). O estudo revelou um elevado número de registros inéditos, incluindo 55 novas ocorrências para a Caatinga, 7 para a Região Nordeste, 18 para Pernambuco e 11 para a Bahia, evidenciando que a diversidade do bioma é subestimada. A brioflora é composta majoritariamente por espécies de ampla distribuição, mas abriga um componente significativo de táxons de distribuição restrita e endêmicos do Brasil. A análise fitogeográfica demonstrou uma forte afinidade com a Floresta Atlântica (99,2% de táxons compartilhados), reforçando o papel dos enclaves úmidos como refúgios biogeográficos. Os resultados preenchem importantes lacunas de conhecimento (shortfalls Linneano e Wallaceano) e fornecem dados essenciais para subsidiar futuras ações de conservação para a flora deste bioma vulnerável.

Palavras-chave: Flora; Floresta Tropical Sazonalmente Seca; Hepáticas; Musgos; Novas Ocorrências, Semiárido.

1. Introdução

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) figuram entre os ecossistemas mais vulneráveis do mundo, não apenas por apresentarem a terceira maior taxa de desmatamento global, mas também por projeções climáticas que indicam um futuro de aridez intensificada (Moura et al., 2023). A Caatinga, como representante brasileira das FTSS, exemplifica essa vulnerabilidade. Este cenário de ameaça torna urgente a superação de lacunas fundamentais no conhecimento da biodiversidade, descritas como *shortfalls* por Hortal et al. (2015). Dentre eles, destacam-se o *Linneano shortfall*, que representa a falha em descrever a totalidade das espécies existentes, e o *Wallaceano shortfall*, o desconhecimento sobre a distribuição geográfica das espécies já descritas, ambos fatores que impedem a elaboração de estratégias de conservação eficazes.

Neste ambiente, caracterizado por longos períodos de estiagem e elevadas temperaturas (Silva and Barbosa, 2017), as briófitas desempenham papéis ecológicos cruciais. Elas são componentes fundamentais das crostas biológicas do solo, contribuindo para o controle da erosão e a manutenção da disponibilidade de água superficial, especialmente em paisagens alteradas pela ação humana (Szyja et al., 2023). Apesar de sua importância, a diversidade de briófitas na Caatinga permanece subestimada e subexplorada.

O conhecimento sobre a brioflora do domínio, impulsionado a partir dos anos 1990 (Pôrto et al., 1994), ainda é fragmentado. Embora a plataforma Flora e Funga do Brasil (2025) registre oficialmente 132 espécies para a Caatinga, a persistência de vastas áreas não coletadas e a escassez de levantamentos locais sugerem que este número subestima a real riqueza do bioma (Marmo and Silva, 2024). Essa lacuna de amostragem limita a compreensão dos padrões de distribuição e compromete qualquer iniciativa de conservação em larga escala voltada a essas plantas.

Nesse sentido, os levantamentos florísticos constituem a ferramenta essencial para superar essas lacunas. Ao fornecer dados sobre ocorrência e localização de espécies, formam a base para quase todas as áreas da ecologia e da conservação. Um inventário florístico retrata com precisão a composição de uma comunidade em um dado local e tempo, sendo indispensável para embasar decisões, desde a criação de unidades de conservação até projetos de restauração ecológica (Myers et al., 2000). Através disso, este trabalho teve como objetivo realizar um levantamento florístico em cinco áreas representativas da Caatinga.

2. Material e métodos

2.1. Área de estudo

A Caatinga caracteriza-se pela elevada heterogeneidade fitogeográfica, com vegetação adaptada ao estresse hídrico, composta por formações xerófilas, lenhosas, decíduas e semidecíduas (Tabarelli et al., 2018; Marques et al., 2020). O domínio também abriga “áreas de exceção”, como os enclaves subúmidos ou brejos de altitude, situados em regiões serranas, onde o mesoclima favorece maior disponibilidade de água e condições ambientais distintas (Sousa and Oliveira, 2006; Araújo et al., 2022). Os levantamentos florísticos contemplaram cinco áreas selecionadas para representar essa diversidade ambiental e vegetacional, abrangendo distintas composições florísticas (Tabela 1).

Tabela 1. Características ambientais e geográficas das cinco áreas de estudo localizadas nos estados de Pernambuco (PE) e Bahia (BA), Nordeste do Brasil.

Área de Estudo	Localização	Coordenadas Geográficas	Fitofisionomias	Tipo Climático (Köppen)	Precipitação Anual (mm)	Fontes
Reserva Biológica de	Inajá – PE	-8.6586, -38.0186	Caatinga (<i>stricto sensu</i>); Floresta Estacional	BSh	650	Rodal and Nascimento (2002); Alvares

Serra Negra (RBS)			Semidecidual; Floresta Ombrófila Montana.			<i>et al.</i> (2013); Karger <i>et al.</i> (2021);
Serra da Fumaça (SFU)	Pindobaçu – BA	-10.6532, -40.3728	Campo Limpo, Campo Rupestre, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ciliar.	As	954	Alvares <i>et al.</i> (2013); Karger <i>et al.</i> (2021); Santos <i>et al.</i> (2022);
Sítio Gameleiro (SGA)	Sairé – PE	-8.2700, -35.6906	Floresta Estacional Decidual e Semidecidual	As	1022	CPRM (2005); Alvares <i>et al.</i> (2013); Karger <i>et al.</i> (2021);
Campus Ciências Agrárias (CCA)	Petrolina – PE	-9.3311, -40.5490	Caatinga (<i>stricto sensu</i>)	475	481,3	Alvares <i>et al.</i> (2013); Souza <i>et al.</i> (2013); Karger <i>et al.</i> (2021);
Serra de Santana (SSJ)	Jaguarari – BA	-10.2754, -40.2138	Afloramento Rochoso, Campo Rupestre, Caatinga (<i>stricto sensu</i>), Floresta Tropical Pluvial.	As	757	Alvares <i>et al.</i> (2013); Karger <i>et al.</i> (2021); Alencar <i>et al.</i> (2025);

2.2. Levantamento florístico

As coletas foram realizadas durante o período chuvoso, entre setembro de 2021 e fevereiro de 2024, por meio de caminhadas exploratórias. Os métodos de coleta, herborização e preservação das amostras botânicas seguiram adaptações dos procedimentos descritos por Gradstein, Churchill e Salazar-Allen (2001). Todos os substratos colonizados foram considerados e as amostras foram devidamente georreferenciadas.

A identificação das espécies foi realizada com base em literatura especializada, utilizando as chaves do Flora e Funga do Brasil (2024). A classificação adotou os sistemas de Crandall-Stotler, Stotler e Long (2009) para Marchantiophyta e de Goffinet, Shaw e Buck (2008) para Bryophyta. Por fim, a atualização nomenclatural seguiu a base de dados do The Bryophyte Nomenclator (2025). Para acessar a lista completa das espécies, incluindo os nomes dos autores e o estado brasileiro de ocorrência, consulte o material suplementar.

As distribuições geográficas no Brasil foram classificadas como "restritas" para espécies presentes em um a quatro estados, "moderadamente distribuídas" para aquelas ocorrendo em cinco a nove estados e "amplamente distribuídas" para registros em 10 ou mais estados (Valente and Pôrto, 2006). A análise da distribuição geográfica das espécies baseou-se no banco de dados do Flora e Funga do Brasil (2025) e literatura especializada.

Os materiais coletados foram incorporados ao Herbário de Referência do Sertão Nordestino da Universidade Federal do Vale do São Francisco (HRSN/UNIVASF) e ao Herbário Geraldo Mariz da Universidade Federal de Pernambuco (UFP/UFPE).

3. Resultados e discussão

O levantamento florístico resultou no registro de 136 táxons (Tabela 2). A divisão Bryophyta (musgos) foi a mais rica, compreendendo 84 táxons distribuídos em 22 famílias e 45 gêneros. Este total é composto por 80 espécies, 1 subespécie (*Macrocoma tenuis* subsp. *sullivantii*) e 3 variedades (*Syrrhopodon prolifer* var. *acanthoneuros*, *Fabronia ciliaris* var. *polycarpa*, *Campylopus arctocarpus* var. *arctocarpus*). As famílias com maior número de táxons registrados foram Leucobryaceae (11), Fissidentaceae (9) e Pottiaceae (9). A família Bryaceae também se destacou com 7 táxons.

A divisão Marchantiophyta (hepáticas) totalizou 52 táxons, pertencentes a 10 famílias e 26 gêneros. O levantamento identificou 49 espécies, 2 subespécies (*Myriocoleopsis minutissima* subsp. *minutissima* e *M. minutissima* subsp. *myriocarpa*) e 1 variedade (*Kurzia capillaris* var. *verrucosa*). A família Lejeuneaceae foi, de longe, a mais representativa, com 31 táxons, o que corresponde a quase 60% de todas as hepáticas encontradas. Em seguida, destacaram-se Frullaniaceae, com 8 táxons, e Cephaloziaceae e Ricciaceae, ambas com 3 táxons cada.

<i>Bryum argenteum</i>	X	X		Ampla	AM, CA, CA, CE, FA, PP	MARMO, J.J.O. 137
<i>Gemmabryum coronatum</i>			X	Ampla	AM, CA, CE, FA, PP, PT	MARMO, J.J.O. 86
<i>Gemmabryum dichotomum</i>		X		Moderada	CA, FA	MARMO, J.J.O. 212
<i>Rhodobryum beyrichianum</i>			X	Ampla	AM, *CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 47
*** <i>Rhodobryum roseum</i>				X	Restrita	*CA, FA
<i>Rosulabryum atenense</i>	X	X		X	Ampla	AM, CA, CE, FA
Calomniaceae						
<i>Pyrrhobryum spiniforme</i>			X	Ampla	AM, *CA, CE, FA, PP	MARMO, J.J.O. 65
Calymperaceae						
<i>Calymperes palisotii</i>	X			Ampla	AM, CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 117
*** <i>Syrrhopodon brasiliensis</i>			X	****Restrita (EN)	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 78
<i>Syrrhopodon elongatus</i> var.			X	Moderada	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 58
<i>glaziovii</i>						
<i>Syrrhopodon gaudichaudii</i>			X	Ampla	AM, CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 64
<i>Syrrhopodon ligulatus</i>			X	Ampla	AM, *CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 76

<i>Syrrhopodon prolifer</i>			X		Ampla	AM, CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 77
<i>Syrrhopodon prolifer</i> var. <i>acanthoneuros</i>			X		Ampla	AM, *CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 56
Cryphaeaceae							
<i>Schoenobryum</i> <i>concafolium</i>		X			Ampla	AM, *CA, CE, FA, PP, PT	MARMO, J.J.O. 210
Dicranaceae							
<i>Holomitrium</i> <i>olfersianum</i>			X		Moderada	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 27
Erpodiaceae							
<i>Venturiella coronata</i>	X				Ampla	CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 120
Fabroniaceae							
<i>Fabronia ciliaris</i>	X	X		X	Ampla	AM, CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 181
<i>Fabronia ciliaris</i> var. <i>polycarpa</i>	X	X			Ampla	AM, CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 104
<i>Fabronia</i> <i>macroblepharis</i>				X	Moderada	CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 282
Fissidentaceae							
<i>Fissidens biformis</i>	X	X		X	Ampla	AM, CA, CE, FA, PP, PT	MARMO, J.J.O. 132
*** <i>Fissidens</i> <i>brevipes</i>				X	****Ampla	AM, *CA, CE, FA, PP, PT	MARMO, J.J.O. 305

<i>Fissidens goyazensis</i>	X	X		X	Ampla	AM, CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 111
<i>Fissidens hornschuchii</i>			X		Ampla	AM, CA, CE, FA, PP, PT	MARMO, J.J.O. 183
<i>**Fissidens leptophyllus</i>		X	X		Moderada	AM, *CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 134
<i>Fissidens lindbergii</i>		X			Moderada	CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 119
<i>Fissidens scariosus</i>				X	Ampla	AM, *CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 68
<i>Fissidens zollingeri</i>				X	Ampla	AM, CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 271
Hypnaceae							
<i>Chryso-hypnum elegantulum</i>				X	Ampla	AM, *CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 75
Leucobryaceae							
<i>Atractylocarpus brasiliensis</i>				X	Restrita (EN)	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 22
<i>Campylopus arctocarpus</i> var.				X	Ampla	CA, CE, FA, PP	MARMO, J.J.O. 42
<i>arctocarpus</i>							
<i>Campylopus filifolius</i> var. <i>humilis</i>				X	Restrita (EN?)	AM, *CA, FA	MARMO, J.J.O. 67
<i>Campylopus flexuosus</i>				X	Ampla	AM, *CA, CE, FA, PP	MARMO, J.J.O. 84
<i>***Campylopus fragilis</i>				X	*****Restrita	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 29

<i>Campylopus</i> <i>heterostachys</i>			X		Ampla	AM, CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 82
<i>Campylopus</i> <i>julicaulis</i>			X		Moderada (EN)	*CA, FA, PP	MARMO, J.J.O. 42
<i>Campylopus</i> <i>savannarum</i>		X	X		Ampla	AM, CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 215
<i>Campylopus</i> <i>trachyblepharon</i>			X		Ampla	AM, *CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 77
<i>Leucobryum crispum</i>			X		Ampla	AM, *CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 23
<i>Leucobryum</i> <i>martianum</i>			X		Ampla	AM, CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 26
Meteoriaceae							
<i>Meteorium</i> <i>nigrescens</i>		X			Ampla	AM, *CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 210
Octoblepharaceae							
<i>Octoblepharum</i> <i>albidum</i>		X	X	X	Ampla	AM, CA, CE, FA, PP, PT	MARMO, J.J.O. 167
Orthotrichaceae							
<i>Groutiella apiculata</i>		X			Ampla	AM, *CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 207
<i>Groutiella tomentosa</i>		X			Ampla	AM, *CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 209
*** <i>Macrocoma</i> <i>tenuis</i> subsp. <i>sullivantii</i>				X	Ampla	CE, *CA, FA	MARMO, J.J.O. 285

<i>Sphagnum</i> <i>aciphyllum</i>			X	Ampla	AM, *CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 44
<i>Sphagnum</i> <i>brachybolax</i>			X	Moderada (EN)	AM, *CA, FA	MARMO, J.J.O. 21
<i>Sphagnum tenerum</i>			X	Moderada	*CA, FA, PP	MARMO, J.J.O. 36

Stereophyllaceae

<i>Entodontopsis</i> <i>leucostega</i>	X	X		Ampla	AM, CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 108
<i>Pilosium</i> <i>chlorophyllum</i>			X	Ampla	AM, *CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 297
<i>Stereophyllum</i> <i>radiculosum</i>			X	Ampla	AM, *CA. CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 260

MARCHANTIOPHYTA

Calypogeiaceae

*** <i>Calypogeia</i> <i>densifolia</i>			X	Restrita (EN)	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 67
*** <i>Calypogeia</i> <i>miquelii</i>			X	Moderada	AM, *CA, FA	MARMO, J.J.O. 78

Cephaloziaceae

<i>Fuscocephaloziopsis</i> <i>crassifolia</i>			X	Moderada	CA, FA	MARMO, J.J.O. 28
<i>Odontoschisma</i> <i>longiflorum</i>			X	Moderada	*CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 67
<i>Odontoschisma</i> <i>variabile</i>			X	Moderada	AM, *CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 28

Cephaloziellaceae

**Cylindrocolea							
<i>planifolia</i>	X				Moderada	AM, *CA, FA	MARMO, J.J.O. 150
Corsiniaceae							
<i>Cronisia fimbriata</i>	X				Moderada	CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 150
Frullaniaceae							
<i>Frullania atrata</i>			X		Ampla	AM, *CA, FA	MARMO, J.J.O. 58
<i>Frullania dusenii</i>		X			Ampla	AM, *CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 207
<i>Frullania ericoides</i>	X			X	Ampla	AM, CA, CE, FA, PP, PT	MARMO, J.J.O. 152
<i>Frullania gibbosa</i>		X		X	Ampla	AM, CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 161
<i>Frullania kunzei</i>		X			Ampla	AM, *CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 185
<i>Frullania riojaneirensis</i>		X			Ampla	AM, *CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 208
***Frullania			X		Moderada	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 52
<i>setigera</i>							
**Frullania		X	X		Restrita	AM, *CA, FA	MARMO, J.J.O. 168
<i>subtilissima</i>							
Lejeuneaceae							
<i>Acrolejeunea</i>		X			Ampla	AM, *CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 171
<i>torulosa</i>							
<i>Anoplolejeunea</i>			X		Ampla	AM, *CA, FA	MARMO, J.J.O. 69
<i>conferta</i>							

**Brachiolejeunea		X		Restrita	*CA, FA	MARMO,
<i>leiboldiana</i>						J.J.O. 209
<i>Brachiolejeunea</i>		X		Moderada	AM, *CA, FA	MARMO,
<i>phyllorhiza</i>						J.J.O. 159
**Cheilolejeunea		X		Moderada	*CA, CE, FA	MARMO,
<i>conchifolia</i>						J.J.O. 165
<i>Cheilolejeunea</i>			X	Moderada	*CA, MA	MARMO,
<i>filiformis</i>						J.J.O. 58
<i>Cheilolejeunea</i>	X	X		Ampla	AM, CA, CE,	MARMO,
<i>rigidula</i>					FA, PT	J.J.O. 210
<i>Cheilolejeunea</i>			X	Ampla	AM, *CA, CE,	MARMO,
<i>trifaria</i>					FA, PT	J.J.O. 71
<i>Cololejeunea</i>	X			Ampla	AM, *CA, CE,	MARMO,
<i>cardiocarpa</i>					FA	J.J.O. 159
<i>Cololejeunea obliqua</i>			X	Ampla	AM, *CA, FA	MARMO,
						J.J.O. 73
<i>Dibrachiella</i>	X		X	Moderada	AM, *CA, FA	MARMO,
<i>parviflora</i>						J.J.O. 200
<i>Dicranolejeunea</i>			X	Restrita	*CA, FA	MARMO,
<i>axillaris</i>						J.J.O. 48
<i>Diplasiolejeunea</i>			X	Restrita	CA, FA	MARMO,
<i>latipuensis</i>						J.J.O. 73
**Diplasiolejeunea		X		Moderada	*CA, FA	MARMO,
<i>unidentata</i>						J.J.O. 159
<i>Drepanolejeunea</i>	X	X		Ampla	AM, *CA, FA	MARMO,
<i>fragilis</i>						J.J.O. 222

<i>Drepanolejeunea mosenii</i>			X		Ampla	AM, *CA, FA	MARMO, J.J.O. 73
<i>Harpalejeunea stricta</i>			X		Moderada	AM, *CA, FA	MARMO, J.J.O. 35
<i>Harpalejeunea subacuta</i>			X		Restrita	CA, FA	MARMO, J.J.O. 33
<i>Lejeunea adpressa</i>			X		Ampla	AM, *CA, FA	MARMO, J.J.O. 41
<i>Lejeunea cancellata</i>				X	Ampla	*CA, CE, FA, PP, PT	MARMO, J.J.O. 288
<i>**Lejeunea capensis</i>	X				****Restrita	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 159
<i>Lejeunea flava</i>	X				Ampla	AM, CA, CE, FA, PP, PT	MARMO, J.J.O. 209
<i>Lejeunea glaucescens</i>	X				Ampla	AM, CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 193
<i>Lejeunea laeta</i>			X	X	Moderada	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 45
<i>Lejeunea laetevirens</i>			X	X	Ampla	AM, CA, CE, FA, PP, PT	MARMO, J.J.O. 286
<i>Lejeunea oligoclada</i>	X				Ampla (EN)	AM, *CA, FA	MARMO, J.J.O. 207
<i>**Lejeunea parviloba</i>	X				Moderada	AM, *CA, FA	MARMO, J.J.O. 164
<i>**Lejeunea phyllobola</i>	X	X	X		Ampla	AM, CA, CE, FA, PP, PT	MARMO, J.J.O. 209

<i>Lejeunea pulchra</i>			X		Restrita (EN)	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 71
<i>Lopholejeunea subfusca</i>				X	Ampla	AM, CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 281
<i>**Marchesinia bongardiana</i>		X			Restrita	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 198
<i>**Myriocoleopsis minutissima</i> subsp. <i>minutissima</i>		X			Moderada	AM, CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 209
<i>Myriocoleopsis minutissima</i> subsp. <i>myriocarpa</i>		X			Moderada	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 159
<i>Schiffneriolejeunea polycarpa</i>			X	X	Ampla	AM, CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 260
Lepidoziaceae							
<i>***Kurzia capillaris</i> var. <i>verrucosa</i>			X		****Ampla	*CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 28
<i>Telaranea diacantha</i>			X		Ampla	AM, *CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 62
Metzgeriaceae							
<i>***Metzgeria conjugata</i>			X		****Moderada	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 40
<i>Metzgeria scyphigera</i>			X		Moderada	*CA, FA	MARMO, J.J.O. 32
Plagiochilaceae							
<i>Plagiochila corrugata</i>			X		Ampla	AM, *CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 41

<i>Plagiochila martiana</i>			X		Ampla	AM, *CA, CE, FA, PT	MARMO, J.J.O. 210
Ricciaceae							
<i>Riccia squamata</i>	X				Moderada	CA, FA, PP	MARMO, J.J.O. 87
<i>Riccia vitalii</i>	X	X	X		Ampla	AM, CA, CE, FA, PP, PT	MARMO, J.J.O. 134
<i>**Riccia wainionis</i>	X	X			Ampla	CA, CE, FA	MARMO, J.J.O. 139

O elevado número de registros inéditos evidencia que a diversidade de briófitas na Caatinga é subestimada e reforça a importância de inventários florísticos, destacando 55 novas ocorrências para o domínio, sete para a Região Nordeste, 11 para a Bahia e 18 para Pernambuco.

A análise da brioflora revela o predomínio de espécies de ampla distribuição, como *Octoblepharum albidum*, *Fissidens zollingeri*, *Hyophila involuta*, *Isopterygium tenerum* e *Frullania ericoides*. Essa característica indica uma notável amplitude de nicho, conferindo-lhes a plasticidade ecológica necessária para colonizar ambientes diversos. Essa plasticidade manifesta-se na alta variação morfológica intraespecífica, um mecanismo que aumenta a capacidade de colonização e a resiliência populacional (Silva et al., 2024). Tais atributos são fundamentais para que essas briófitas se estabeleçam e persistam nos brejos de altitude, caracterizados como refúgios ecológicos em meio ao semiárido (Araújo et al., 2022; Silva et al., 2024).

Em contraste com esses elementos generalistas, uma parcela menor, porém significativa, da flora é composta por espécies de distribuição moderada ou restrita. Entre estas, destacam-se táxons endêmicos do Brasil, como *Brittonodoxa lithophila*, *Trichostomum termitarum*, *Syrrhopodon brasiliensis* e *Atractylocarpus brasiliensis*. A presença desses táxons de distribuição restrita, ao lado dos generalistas, delinea a identidade brioflorística da Caatinga:

um domínio que, embora dominado por espécies plásticas, abriga também uma flora única e especializada em seus refúgios úmidos.

A análise fitogeográfica da brioflora levantada revela uma conexão profunda e desigual com os domínios vizinhos, governada por distintos mecanismos. A alta afinidade com a Floresta Atlântica, onde 135 dos 136 táxons (99,2%) são compartilhados, um padrão que reflete uma herança biogeográfica histórica ligada aos ciclos de retração e expansão florestal do Pleistoceno (Prado and Gibbs, 1993). Esse processo concentrou populações da Mata Atlântica nos brejos de altitude, que hoje funcionam como refúgios úmidos. A única exceção registrada, *Aschisma carniolicum*, evidencia a singularidade florística desses enclaves. Por outro lado, a substancial conexão com o Cerrado, com 83 táxons em comum (61%), parece ser mais bem explicada pela proximidade geográfica (Santos et al., 2024) ou plasticidade fenotípica das briófitas (Sousa and Oliveira, 2019).

A maior riqueza de musgos em relação às hepáticas, observada neste e em outros levantamentos na Caatinga (Nascimento et al., 2019; Oliveira et al., 2019; Santos et al., 2024), pode ser atribuída a características morfológicas que favorecem a adaptação a ambientes sazonalmente secos. Traços como a presença de costa, o enrolamento do gametófito para proteção contra a radiação solar e a presença de papilas para otimizar o transporte de água (Dilks and Proctor, 1979; Proctor et al., 2007) conferem aos musgos uma vantagem adaptativa nesses ambientes.

4. Considerações finais

Este trabalho registrou novas ocorrências de briófitas para a Caatinga, a Região Nordeste e os estados de Pernambuco e Bahia. Os resultados destacam o papel dos ambientes úmidos como refúgios para uma flora especializada, de forte afinidade biogeográfica com a Floresta Atlântica, fornecendo dados essenciais para futuras estratégias de conservação.

A persistência de áreas subamostradas, contudo, evidencia a necessidade de intensificar os levantamentos florísticos para uma compreensão mais abrangente da brioflora. Tais esforços são cruciais para construir um panorama acurado da biodiversidade e embasar planos eficazes de conservação e restauração, especialmente diante das pressões ambientais e climáticas que ameaçam a integridade deste bioma único.

Declaração de contribuição de autoria CRediT

Jhonyd Jhonata de Oliveira Marmo (JJOM): Conceptualização, Metodologia, Software, Validação, Análise formal, Investigação, Curadoria de dados, Redação – rascunho original, Redação – revisão e edição, Visualização.

Ricely Maria de Moura (RMM): Investigação, Validação.

Jailton Venilson Ferreira da Silva (JVFS): Investigação, Validação.

Daniel Salgado Pifano (DSP): Recursos.

Maria Carolina Tonizza Pereira (MCTP): Supervisão.

Mércia Patrícia Pereira Silva (MPPS): Conceptualização, Metodologia, Validação, Investigação, Recursos, Curadoria de dados, Redação – revisão e edição, Supervisão, Administração do projeto, Aquisição de financiamento.

Material suplementar

Para acessar o material suplementar acesse o link [<https://github.com/jhonydmarmo/Master-degree-Article2>]

Declaração de conflito de interesses

Os autores declaram que não há conflitos de interesse.

Agradecimentos

Os autores agradecem à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado concedida ao primeiro autor. Agradecemos também ao Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental (NEMA) pelo auxílio nas coletas realizadas em Jaguarari - BA. Por fim, estendemos nossa gratidão a Agricia Vasques, Sinzinando Lima e sua família pela calorosa hospedagem durante a etapa de campo em Sairé -PE.

Financiamento

Este trabalho foi apoiado pela Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) [grant number 88887.806589/2023-00].

Referências

- Alencar YO et al. 2025. Floristic and taxonomic diversity of angiosperms in several vegetation types of the Caatinga Phytogeographic Domain. *Rodriguésia*. 76:e00622024. <https://doi.org/10.1590/2175-7860202576013>
- Alvares CA et al. 2014. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Z*. 22(6):711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Araújo FMS et al. 2022. Altitudinal gradient drives regional and local diversity and composition patterns of epiphyllous bryophytes in ecological refuges. *Plant Biol*. 24(2):292-301. <https://doi.org/10.1111/plb.13365>

- Brinda JC, Atwood JJ, editors. 2025 Sep 16. The Bryophyte Nomenclator. <https://www.bryonames.org/>
- CPRM. 2005. Diagnóstico do município de Sairé, estado de Pernambuco. CPRM/PRODEEM. (Projeto Cadastro de Fontes de Abastecimento por Água Subterrânea).
- Dilks TJK, Proctor MCF. 1979. Photosynthesis, respiration and water content in bryophytes. *New Phytol.* 82:97-114. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1979.tb07564.x>
- Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ. 2009. Morphology and classification of the Bryophyta. In: Goffinet B, Shaw AJ, editors. *Bryophyte biology*. 2nd ed. Cambridge University Press. p 55-138.
- Gradstein SR, Churchill SP, Salazar-Allen N. 2001. Guide to the bryophytes of tropical America. New York Botanical Garden Press. (Memoirs of the New York Botanical Garden; vol 86).
- Hortal J et al. 2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 46:523-549. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400>
- Jardim Botânico do Rio de Janeiro. [date unknown]. Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro; [accessed 2025 Jan 13]. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>
- Karger DN et al. 2021. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas [data set]. Version 2.1. EnviDat. <https://doi.org/10.16904/envidat.228>
- Marmo JJO, Silva MPP. 2024. Bryophytes of a Brazilian seasonally dry tropical forest: an overview of diversity and environmental drivers [preprint]. SSRN. 4907146. <https://doi.org/10.2139/ssrn.4907146>
- Marques TV et al. 2020. Environmental and biophysical controls of evapotranspiration from seasonally dry tropical forests (Caatinga) in the Brazilian semiarid. *Agric For Meteorol.* 287:107957. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.107957>
- Moura MR, do Nascimento FAO, Paolucci LN, Silva DP, Santos BA. 2023. Pervasive impacts of climate change on the woodiness and ecological generalism of dry forest plant assemblages. *J Ecol.* 111(8):1762-1777. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14144>

- Myers N et al. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403:853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nascimento GMG, Conceição GM, Peralta DF, Oliveira HC. 2019. Bryophytes of Serra da Capivara National Park, Piauí, Brazil. *Check List*. 15(5):833-845. <https://doi.org/10.15560/15.5.833>
- Oliveira HC, Souza AM, Valente EB. 2019. Bryophyte flora of the Apodi Plateau, Ceará, Brazil. *Rodriguésia*. 70:e00692018. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201970072>
- Pôrto KC, Silveira MFG, Sá PSA. 1994. Briófitas da caatinga 1: Estação Experimental do IPA, Caruaru - PE. *Acta Bot Bras*. 8(1):77-85. Portuguese.
- Prado DE, Gibbs PE. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Ann Mo Bot Gard*. 80(4):902-927. <https://doi.org/10.2307/2399937>
- Proctor MCF et al. 2007. Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *Bryologist*. 110(4):595-621. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2007\)110\[595:DIBAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110[595:DIBAR]2.0.CO;2)
- Rodal MJN, do Nascimento LM. 2002. Levantamento florístico da floresta serrana da Reserva Biológica de Serra Negra, microrregião de Itaparica, Pernambuco, Brasil. *Acta Bot Bras*. 16(4):481-499. Portuguese.
- Santos ME, Peralta DF, Amélio LA, Fagundes ACA. 2024. Briófitas da Caatinga: conhecendo a biodiversidade de briófitas da Serra Barra do Vento, Serrinha, Estado da Bahia, Brasil. *Hoehnea*. 51:e652023. Portuguese. <https://doi.org/10.1590/2236-8906-e652023>
- Santos VJ et al. 2022. Composição florística da Serra da Fumaça, norte da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Paubrasilia*. 5:e101. Portuguese. <https://doi.org/10.33447/paubrasilia.2022.e0101>
- Silva JMC, Barbosa LCF. 2017. Impact of human activities on the Caatinga. In: Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M, editors. *Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America*. Springer. p 359-368.

Silva MPP et al. 2024. Do local environmental conditions affect intraspecific trait variance? Insights from liverwort populations in ecological refuges. *Folia Geobot.* 58:191-204. <https://doi.org/10.1007/s12224-024-09439-8>

Sousa MEB, Oliveira HC. 2019. Briófitas de uma área ecotonal de Caatinga/Cerrado no estado do Piauí, Brasil. *Encicl Biosfera.* 16(29):1796-1808. Portuguese.

Souza K et al. 2013. Fauna de lagartos de habitats de Caatinga do Campus Ciências Agrárias da Universidade Federal Do Vale Do São Francisco, Petrolina-Pe, Brasil. *Biotemas.* 26(2):253-265. Portuguese.

Souza MJN, Oliveira VPV. 2006. Os enclaves úmidos e sub-úmidos do semi-árido do Nordeste brasileiro. *Mercator.* 5(9):85-102. Portuguese.

Szyja M et al. 2023. Biological soil crusts decrease infiltration but increase erosion resistance in a human-disturbed tropical dry forest. *Front Microbiol.* 14:1136322. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1136322>

Tabarelli M, Leal I, Scarano F, Da Silva JM. 2018. Caatinga: legado, trajetória e desafios rumo à sustentabilidade. *Cienc Cult.* 70(4):25-29. Portuguese. <https://doi.org/10.21800/2317-66602018000400009>

Valente EB, Porto KC. 2006. Hepáticas (Marchantiophyta) de um fragmento de Mata Atlântica na Serra da Jibóia, Município de Santa Teresinha, BA, Brasil. *Acta Bot Bras.* 20(2):433-441. Portuguese. <https://doi.org/10.1590/s0102-33062006000200018>

4 ARTIGO 3 – ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS E ESTRUTURA FUNCIONAL DE BRIÓFITAS AO LONGO DE GRADIENTES AMBIENTAIS E ESPACIAIS NA CAATINGA, BRASIL

Artigo a ser submetido ao periódico Annals of Botany para publicação.

Título: Estratégias ecológicas e estrutura funcional de briófitas ao longo de gradientes ambientais e espaciais na Caatinga, Brasil

Nomes dos autores: Jhonyd Jhonata de Oliveira Marmo^{1a}, Mércia Patrícia Pereira Silva^{2a*}

Afiliações: ¹Laboratório de Biologia de Briófitas, Departamento de Botânica, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Prof. Moraes Rego, 1235 - Cidade Universitária, Recife, PE, CEP 50670-90, Brasil

Título resumido: Traços funcionais e estratégias ecológicas de briófitas na Caatinga

Autor para correspondência: *jhonyd.marmo@ufpe.br

Resumo:

Introdução e Objetivos: Compreender como gradientes ambientais moldam a diversidade funcional é crucial para a conservação de biomas vulneráveis, como as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS). Utilizamos briófitas na Caatinga, uma FTSS, para testar como gradientes ambientais e espaciais em larga escala influenciam sua estrutura funcional. Nossa hipótese foi de que condições xéricas restringiriam o espaço funcional, enquanto áreas mais úmidas suportariam maior diversidade de estratégias e maior riqueza.

Métodos: Compilamos um banco de dados com 439 táxons de briófitas, com base em registros de 1994 a 2024. Para a análise, utilizamos 11 traços funcionais e sete variáveis representando gradientes climáticos, topográficos e espaciais. A estrutura funcional foi quantificada utilizando Redundância Funcional (FRed), Sobre-Redundância Funcional (FORed) e Vulnerabilidade Funcional (FVuln). Um espaço funcional foi construído por meio de Análise de Coordenadas Principais e testado contra modelos nulos para avaliar a filtragem ambiental. As relações entre todos os componentes foram avaliadas utilizando Modelos Lineares Generalizados, análise RLQ e *Fourth-Corner*.

Principais Resultados: Identificamos 133 entidades funcionais. A riqueza taxonômica correlacionou-se positivamente com FRed e FORed, mas negativamente com FVuln. O espaço funcional observado foi menor do que o esperado sob modelos nulos, indicando restrições ecológicas (filtros ambientais). A análise RLQ revelou fortes associações entre as matrizes ambiental, de traços e de espécies, com a latitude, a precipitação do trimestre mais úmido e a sazonalidade da temperatura como principais fatores determinantes. Traços como a presença de costa, papilas e monoícia foram associados à latitude; o enrolamento do gametófito à temperatura média do trimestre mais úmido; e formas de vida vulneráveis ao índice de aridez. A longitude foi um preditor significativo para todos os índices funcionais.

Conclusões: A filtragem ambiental e espacial são fatores-chave da diversidade funcional das briófitas da Caatinga, resultando em duas estratégias de sobrevivência distintas. Espécies em áreas xéricas demonstram plasticidade adaptativa para o uso eficiente da água, enquanto aquelas em enclaves úmidos dependem do armazenamento de água. A elevada Vulnerabilidade Funcional (FVuln) (~44% de

entidades com uma única espécie) indica a suscetibilidade da comunidade às mudanças ambientais. A conservação desses enclaves úmidos como refúgios é, portanto, essencial para manter a resiliência do ecossistema e a diversidade funcional diante das mudanças climáticas.

Palavras-chave: Ambientes úmidos; Ambientes xéricos; Análise RLQ; Antóceros; Briófitas; Diversidade funcional; Florestas Tropicais Sazonalmente Secas; Gradientes ambientais; Gradientes espaciais; Hepáticas; Musgos; Traços funcionais.

1. Introdução

Compreender como as estratégias morfológicas e reprodutivas das espécies influenciam suas interações com o ambiente é fundamental para determinar a estrutura e o funcionamento de comunidades ecológicas (Lancaster et al., 2017). Essa abordagem é especialmente relevante em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS), pois permite inferir padrões de resposta a gradientes ambientais, identificar os mecanismos que sustentam a biodiversidade (Vilà-Cabrera et al., 2015) e comparar esses processos entre ecossistemas, contribuindo assim para previsões de mudanças climáticas e para o desenvolvimento de ações estratégicas de conservação (Nock et al., 2016).

Predominantemente encontradas na região Neotropical, as FTSS se estendem do noroeste do México ao norte da Argentina, ocorrendo em fragmentos isolados com diferentes níveis de conservação (Linares-Palomin et al., 2011). No Brasil, a Caatinga é a principal representante das FTSS, caracterizada por uma sazonalidade pronunciada e por períodos de seca prolongados, que impõem desafios significativos às comunidades vegetais ao afetar processos ecológicos e a dinâmica do balanço hídrico (Mutti et al., 2019). Embora historicamente subestimada em termos de biodiversidade, a Caatinga abriga uma flora rica e singular, englobando tipos vegetacionais que variam em seus aspectos de acordo com um gradiente que vai de condições xéricas a mais úmidas (Moro et al., 2024)

No entanto, a Caatinga tem sido cada vez mais afetada por severas pressões antrópicas, incluindo desmatamento, uso intensivo da terra e a disseminação de espécies invasoras, bem como pelos impactos do aquecimento global, que coletivamente aumentam a vulnerabilidade de seus ecossistemas (Teixeira et al., 2021). Nesse contexto, as briófitas (antóceros, hepáticas e musgos) desempenham um papel ecologicamente significativo, porém paradoxal. Embora sensíveis a flutuações de temperatura, umidade e luz, essas plantas exibem notável resiliência em ambientes secos. Sua natureza poiquiloídrica permite que elas suportem a dessecação completa durante as secas e retomem rapidamente a atividade metabólica com o início das chuvas (Oliver et al., 2005; Proctor et al., 2007). Em florestas secas, as briófitas também formam parte das crostas biológicas do solo, que desempenham funções hidrológicas essenciais, como a retenção de umidade e a infiltração de água no solo (Szyja et al., 2023). Uma alta

diversidade de briófitas é notável na Caatinga, particularmente em áreas rochosas e microclimas específicos (Marmo e Silva, 2024).

No âmbito da ecologia funcional aplicada às briófitas na Caatinga, estudos recentes sugerem que a diversidade funcional pode não estar diretamente associada a variáveis ambientais regionais, como temperatura média ou precipitação, mas sim a fatores locais específicos, como as características do micro-habitat (Silva et al., 2018). Por exemplo, traços como a forma de vida e a tolerância à luz são influenciados pela morfologia e fisiologia dos forófitos, incluindo a rugosidade da casca, a deciduidade e a capacidade de retenção de água (Souza et al., 2021). Esses fatores podem atuar como filtros ambientais que moldam a composição funcional das assembleias de briófitas em ambientes sazonalmente secos. Contudo, existem evidências de que, enquanto os fatores ambientais influenciam fortemente as assembleias de briófitas em escalas locais (Silva et al., 2014; Marmo e Silva, 2025), processos estocásticos, como a limitação de dispersão, tornam-se mais relevantes em escalas regionais (Silva et al., 2014; Monteiro et al., 2023).

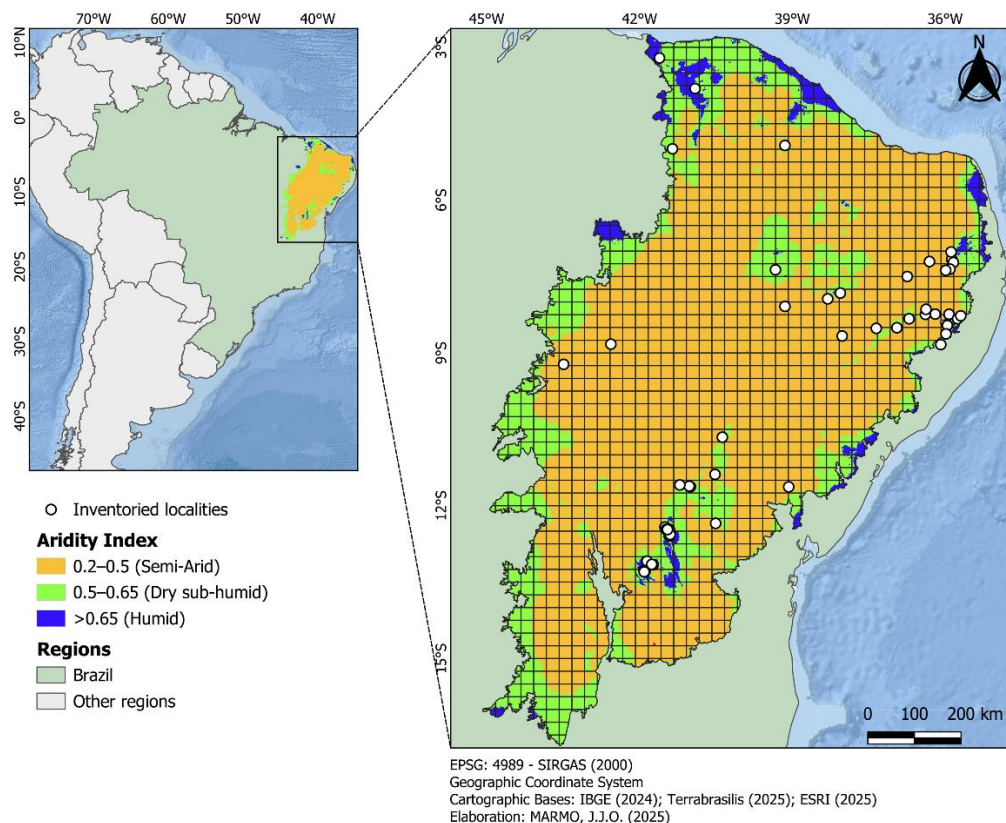
Apesar dos avanços recentes, persistem lacunas de conhecimento significativas sobre como os fatores ambientais e espaciais influenciam diretamente os traços morfológicos e as estratégias ecológicas das briófitas na Caatinga. Sanar essas lacunas é crucial, dada a heterogeneidade ambiental da Caatinga e as crescentes ameaças à sua biodiversidade. Portanto, este estudo tem como objetivo avaliar as relações entre a estrutura funcional e taxonômica de assembleias de briófitas e os parâmetros ambientais e espaciais em toda a Caatinga, em escala regional. Hipotetizamos que ambientes xéricos impõem filtros ambientais mais fortes, resultando em um espaço funcional mais restrito, caracterizado por traços associados à conservação de água e proteção contra a radiação solar (e.g., forma de vida), bem como menor riqueza de espécies, em comparação com ambientes mais úmidos. Espera-se que estes últimos apresentem filtros mais permissivos, suportando uma gama mais ampla de estratégias ecológicas, um espaço funcional expandido e maior riqueza de espécies.

2. Material e métodos

2.1. Área de estudo

A Caatinga abrange o Nordeste e o extremo norte do estado de Minas Gerais, no Brasil, cobrindo uma área de 912.529 km² (Silva e Barbosa, 2017) (Figura 1). A região é caracterizada pela distribuição irregular de chuvas, com longos períodos de seca interrompidos por precipitações que duram apenas alguns meses, definindo um clima semiárido. A maior parte da precipitação concentra-se em apenas 3 a 5 meses do ano, exibindo alta variabilidade temporal (Silva et al., 2019). A vegetação é predominantemente xerofítica, composta principalmente por espécies lenhosas, decíduas e semidecíduas, adaptadas ao estresse hídrico prolongado (Marques et al., 2020). Além disso, existem enclaves subúmidos e úmidos conhecidos como 'brejos de altitude', que são áreas de floresta úmida encontradas entre 500 e 1100 metros de elevação, circundadas pela vegetação típica da Caatinga (Andrade-Lima, 2014).

Fig. 1. Mapa das 52 localidades inventariadas (círculos brancos) na Caatinga, Brasil. As células de grade são de 0,25° × 0,25°. O Índice de Aridez segue a classificação de Zomer et al. (2022): semiárido (0,2–0,5), subúmido seco (0,5–0,65) e úmido (>0,65).



2.2 Banco de dados e curadoria dos dados

Para este estudo, foram compilados três conjuntos de dados:

1. Conjunto de dados taxonômicos: Seleccionamos estudos revisados por pares conduzidos na Caatinga que forneceram listas de espécies, resultando em 52 localidades inventariadas (ver Dados Suplementares 2) (Fig. 1). Todas as três divisões de briófitas foram consideradas: antóceros (Anthocerotophyta), musgos (Bryophyta) e hepáticas (Marchantiophyta). Os nomes das espécies foram atualizados utilizando o pacote 'U.Taxonstand' no ambiente R (versão 4.4.3), com base no *The Bryophyte Nomenclator* (<https://www.bryonames.org/>). Foram excluídas espécies com registros duvidosos, nomenclatura incerta ou para as quais os principais traços morfológicos e reprodutivos utilizados neste estudo (Tabela 1) não puderam ser preenchidos (ver Dados Suplementares 2). Para os estudos que não reportaram coordenadas geográficas, consultamos o Herbário Virtual Re flora (<https://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/>) e o SpeciesLink (<https://specieslink.net/search/>) para localizar espécimes com coordenadas e descrições de localidade consistentes com as mencionadas nos estudos originais. Quando tal informação estava disponível, as coordenadas foram atribuídas aos respectivos locais. Nos casos em que múltiplas coordenadas foram fornecidas para a mesma localidade, utilizou-se a média dos valores reportados.

2. Conjunto de dados de traços funcionais: Os traços morfológicos e reprodutivos selecionados representam características relacionadas à proteção contra radiação solar, capacidade de armazenamento de água e estratégias reprodutivas (Tabela 1; ver Dados Suplementares 3). Os dados dos traços foram compilados a partir de bancos de dados taxonômicos como Flora e Funga do Brasil (<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/>) e World Flora Online (<https://www.worldfloraonline.org/>), bem como de literatura especializada contendo descrições taxonômicas das espécies.

Tabela 1. Traços morfológicos e reprodutivos de briófitas na Caatinga compilados da literatura.

Filo/Traços morfológicos e reprodutivos	Funções associadas	Referências
Antóceros, musgos e hepáticas		

Reprodução assexuada (AR) — variável binária	Sobrevivência em ambientes xéricos na ausência de água	Frey e Kürschner (2011)
Sistema de reprodução sexuada: monóico (SR_M), dióico (SR_D) e polióico (SR_P) — variável categórica	Variação nos requisitos de água para a reprodução sexuada	Glime (2021)
Forma de vida: intermediária (LF_I), tolerante (LF_T) e vulnerável (LF_V) — variável categórica	Resposta aos níveis de dessecação e proteção contra a radiação solar (LF_I = tapete, trama, leque; LF_T = tufo, almofada, taloide complexo; LF_V = pendente, dendroide, taloide simples)	Adaptado de Mägdefrau (1982)
Antóceros e hepáticas talosas		
Câmaras de ar (AC) — variável binária	Facilitação das trocas gasosas na fotossíntese, transpiração e respiração	Apostolakos et al. (1982)
Musgos		
Células de armazenamento de água (WC) (e.g., células hialinas, células alares, leucocistos, cancelinas) — variável binária	Armazenamento de água ao longo do tempo	Brezeanu et al. (2009)
Pontas hialinas (HP) — variável binária	Proteção das células fotossintéticas e redução da perda de água	Pan et al. (2016)
Musgos e hepáticas		
Enrolamento do gametófito (GC) — variável binária	O enrolamento dos filídios/gametófito (convoluto, crispado ou torcido) protege os tecidos internos	Adaptado de Proctor et al. (2007)
Papilas (PA) — variável binária	Regulação osmótica e transporte rápido de água dentro das células	Dilks e Proctor (1979)
Pigmentação escura (DP) — variável binária	Proteção da clorofila contra a exposição direta à luz	Xie e Lou (2009)
Costa (CO) — variável binária	Facilitação da absorção e transporte de água	Glime (2021)

Hepáticas folhosas

Lóbulo (L) — variável binária	Armazenamento externo de água	Renner (2015)
-------------------------------	-------------------------------	---------------

3. Conjunto de dados ambientais e espaciais: O conjunto de dados ambientais incluiu 19 variáveis bioclimáticas e elevação obtidas do WorldClim 2.1 (Fick e Hijmans, 2017), assim como o índice de aridez recuperado do *Global Aridity Index 3* (Zomer et al., 2022), todos com resolução espacial de 30 arco-segundos. As variáveis espaciais utilizadas foram a latitude e a longitude das localidades amostradas. As variáveis ambientais foram extraídas utilizando o software QGIS versão 3.42.2 por meio do plugin *Point Sampling Tool* (ver Dados Suplementares 4).

Após a compilação do banco de dados, o *shapefile* da Caatinga (<https://terrabrasilis.dpi.inpe.br/downloads/>) foi subdividido em células de grade de $0,25^\circ \times 0,25^\circ$ para padronizar espacialmente as localidades. As 52 localidades amostradas foram distribuídas em 36 células de grade distintas. Nos casos em que múltiplas localidades se encontravam na mesma célula de grade, calculamos a média das variáveis ambientais e das coordenadas geográficas para gerar um único valor representativo por célula para cada variável. O tamanho da célula de grade foi definido para equilibrar a agregação de localidades e a preservação do gradiente e da heterogeneidade ambiental; células maiores poderiam levar a uma agregação excessiva e a uma perda substancial da variabilidade espacial e ambiental.

Para selecionar as variáveis mais informativas e reduzir a dimensionalidade, realizamos uma análise de correlação de Spearman (utilizando a função `cor` do pacote base do R), considerando as variáveis como correlacionadas quando o coeficiente foi $\geq 0,7$. O conjunto inicial de variáveis foi selecionado com base nas características da área de estudo e posteriormente refinado seguindo Marmo & Silva (2025).

Subsequentemente, foi conduzida uma Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando a função `'FactoMineR::PCA'`. A variância explicada de cada componente principal foi avaliada, e os três primeiros componentes foram retidos como representativos da variabilidade total (`'factoextra::get_eig'`).

Variáveis com *loadings* (cargas) absolutos $> 0,7$ em pelo menos um dos três eixos principais foram consideradas significativas ('factoextra::get_pca_var'). As variáveis finais selecionadas foram: Elevação (EL), Índice de Aridez (AI), Latitude (LAT), Longitude (LON), Precipitação do Trimestre Mais Úmido (BIO16), Temperatura Média do Trimestre Mais Úmido (BIO8) e Sazonalidade da Temperatura (BIO4).

2.3. *Análise de dados*

2.3.1 *Diversidade taxonômica e funcional alfa*

A diversidade taxonômica alfa (α) foi definida como o número total de espécies registradas em cada localidade, enquanto a diversidade funcional alfa (α) foi avaliada com base em índices derivados de entidades funcionais: Riqueza de Entidades Funcionais (FEr), Redundância Funcional (FRed), Sobre-Redundância Funcional (FORed) e Vulnerabilidade Funcional (FVuln). Esses índices foram calculados utilizando a função 'mFD::alpha.fd.fe', após agrupar as espécies em entidades funcionais ('mFD::sp.to.fe').

As entidades funcionais agrupam espécies que compartilham combinações idênticas de valores de traços morfológicos e reprodutivos e são caracterizadas da seguinte forma: 1) FEr: número total de entidades funcionais por assembleia; 2) FRed: número médio de espécies por entidade funcional; 3) FORed: grau em que as espécies estão concentradas em poucas entidades (valores próximos a 0 indicam distribuição uniforme; próximos a 1 indicam alta concentração); 4) FVuln: proporção de entidades contendo apenas uma espécie (valores altos indicam maior risco funcional; valores baixos indicam maior resiliência funcional) [Magneville et al., 2022].

A relação entre α e FRed, FORed e FVuln foi avaliada por meio da correlação de postos de Spearman ('cor.test'), após a verificação da normalidade dos dados com o teste de Shapiro-Wilk ('shapiro.test'). Ambas as funções fazem parte do pacote base do R.

2.3.2 *Análise do espaço funcional*

Foram construídos dois tipos de espaços funcionais:

1. Espaço funcional global das espécies: Uma matriz de distância de Gower — adequada para combinar variáveis contínuas e categóricas — foi gerada utilizando 'vegan::vegdist' e usada como entrada para uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) via 'vegan::cmdscale'. Os escores dos dois primeiros eixos principais definiram o espaço funcional global das espécies ('funspace::funspace'), que foi subsequentemente particionado por filo de briófitas. A relação entre os valores originais dos traços e os eixos da PCoA foi avaliada utilizando 'vegan::envfit' com 999 permutações.

A robustez e a significância do espaço funcional global foram testadas com 'funspace::funspaceNull', utilizando dois modelos nulos: (i) uma distribuição normal multivariada, que simula restrições ecológicas e produz um espaço elipsoidal centrado nos traços mais comuns, e (ii) uma distribuição uniforme, que assume que todas as combinações de traços são igualmente prováveis, gerando um espaço aproximadamente retangular (Carmona et al., 2024).

2. Espaço funcional global das classes climáticas: Com base no índice de aridez, as localidades foram classificadas em três categorias climáticas: semiárida (0,2–0,5), subúmida seca (0,5–0,65) e úmida (>0,65) [Zomer et al., 2022]. Um espaço funcional global foi então construído para avaliar como os traços funcionais em nível de assembleia se distribuem nesses contextos climáticos. Inicialmente, a Média Ponderada pela Comunidade (CWM) de cada traço foi calculada ('FD::functcomp'). Uma matriz de distância euclidiana ('dist', base R) foi computada a partir dessas CWMs e submetida a uma PCoA, seguindo o mesmo racional utilizado para o espaço em nível de espécie. O espaço funcional resultante foi particionado nas três categorias — semiárida, subúmida seca e úmida. Assembleias com menos de cinco espécies foram excluídas desta análise para evitar *outliers* que possam surgir de cálculos de CWM baseados em um baixo número de espécies.

2.3.3 Análises RLQ, Fourth-Corner e Modelos Lineares Generalizados (GLMs)

Para avaliar a relação entre FRed, FORed e FVuln e as variáveis ambientais e espaciais, aplicamos Modelos Lineares Generalizados (GLMs) utilizando 'glmmTMB::glmmTMB'. Para FRed, utilizamos a distribuição Gamma, apropriada para valores contínuos e estritamente positivos. FORed e

FVuln, que incluem valores de 0 e 1, foram transformadas para permitir a modelagem com a distribuição Beta, adequada para proporções no intervalo aberto (0,1) (Smithson e Verkuilen, 2006).

A seleção de modelos foi realizada utilizando 'MuMIn::dredge', considerando modelos com $\Delta AIC < 2$. A importância das variáveis foi avaliada com 'MuMIn::sw', sendo consideradas relevantes aquelas com importância $\geq 0,6$. Em modelos que apresentaram problemas de convergência ou resíduos mal ajustados — indicando poder explanatório insuficiente — variáveis adicionais foram incluídas sequencialmente em ordem decrescente de importância relativa, até que o ajuste e os diagnósticos do modelo fossem satisfatórios. As premissas do modelo foram verificadas utilizando resíduos simulados ('DHARMA::simulateResiduals'). A partir desses resíduos, conduzimos os testes testUniformity (uniformidade da distribuição dos resíduos), testDispersion (sobredispersão ou subdispersão) e testOutliers (presença de *outliers*).

Para explorar as respostas dos traços aos gradientes ambientais e espaciais, realizamos uma análise RLQ para vincular três matrizes: variáveis ambientais e espaciais (R), composição das assembleias (L) e traços das espécies (Q) ('ade4::rlq'). A significância das relações resultantes entre os traços e as variáveis ambientais/espaciais foi então avaliada pelo método *Fourth-Corner* ('ade4::fourthcorner') [Dray e Legendre, 2008]. Todas as análises foram realizadas no ambiente R (versão 4.4.3) (ver Dados Suplementares 10).

3. Resultados

3.1. Diversidade taxonômica e funcional alfa

Um total de 450 táxons de briófitas aceitos foi compilado; no entanto, onze espécies (10 musgos e 1 hepática) foram excluídas das análises devido à ausência de dados de traços (ver Dados Suplementares 1 e 2). O conjunto de dados final compreendeu 439 táxons (428 espécies, 4 subespécies e 9 variedades) em 62 famílias. Anthocerotophyta foi representada por apenas três espécies (Anthocerotaceae – 1 spp.; Notothyladaceae – 2 spp.). Bryophyta foi a divisão mais diversa, com 236 táxons (228 spp., 2 subsp., 6 var.) em 36 famílias, com destaque para Fissidentaceae (37 spp.), Leucobryaceae (29 spp.) e Pottiaceae (20 spp.). Marchantiophyta contabilizou 202 táxons (197 spp., 2

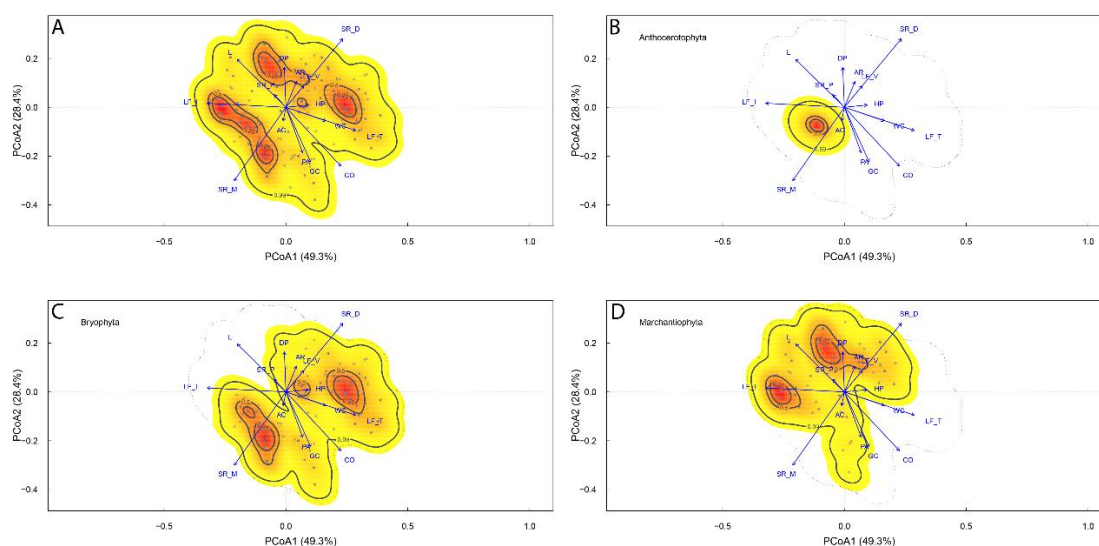
subsp., 3 var.) em 24 famílias, sendo Lejeuneaceae (80 spp.), Frullaniaceae (17 spp.), Plagiochilaceae e Lepidoziaceae (17 spp. cada) as mais representativas.

A localidade com a maior α foi a Serra do Orobó (110 spp.), seguida pelo Parque Nacional da Chapada do Ibiapaba (79 spp.) e pela Chapada do Araripe (74 spp.). Um total de 133 entidades funcionais foi identificado (ver Dados Suplementares 8). A FEr variou de 1 a 56; a FRed de 1 a 1,96; a FORed de 0 a 0,31; e a FVuln de 0,56 a 1 (ver Dados Suplementares 9). A riqueza taxonômica (α) foi positivamente correlacionada com FRed ($\rho = 0,877$; $p < 0,001$) e FORed ($\rho = 0,896$; $p < 0,001$), e negativamente correlacionada com FVuln ($\rho = -0,763$; $p < 0,001$).

3.2. Espaço funcional

O espaço funcional global das espécies exibiu uma Riqueza Funcional (FRic) de 0,47 e uma Divergência Funcional (FDiv) de 0,68. Anthocerotophyta apresentou a menor FRic (0,05) e FDiv (0,34); Bryophyta teve FRic = 0,39 e FDiv = 0,69; e Marchantiophyta, FRic = 0,33 e FDiv = 0,71 (Fig. 2). Todos os traços foram positivamente correlacionados com as variáveis ambientais e espaciais (ver Dados Suplementares 6).

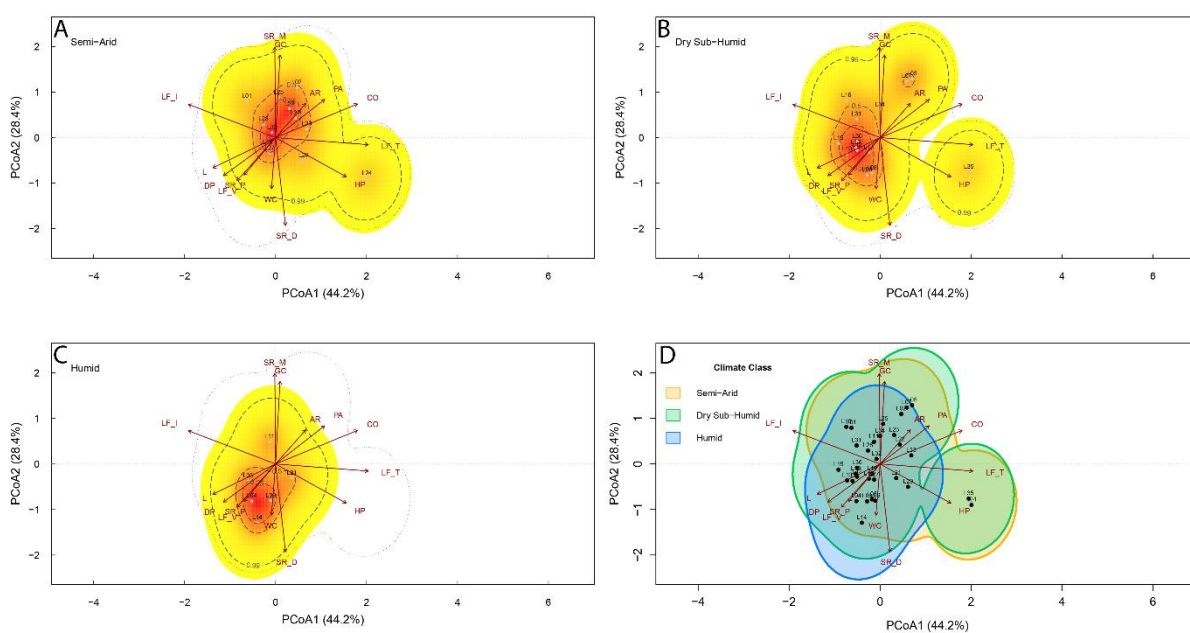
Fig. 2. Espaço funcional das briófitas da Caatinga: a) espaço funcional global; b) espaço funcional dos antóceros (Anthocerotophyta); c) espaço funcional dos musgos (Bryophyta); d) espaço funcional das hepáticas (Marchantiophyta). As setas azuis representam os traços funcionais e seu comprimento é proporcional à sua contribuição para o modelo.

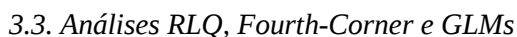


O modelo nulo normal estimou uma área média de espaço funcional de 0,772, enquanto a área observada foi de 0,471 ($p = 0,001$; $SES = -8$). O modelo nulo uniforme estimou uma área esperada de 0,653, também superior ao valor observado ($p = 0,001$; $SES = -27,22$).

A análise das classes climáticas globais revelou diferenças marcantes na diversidade funcional. A FRic global foi de 15,98 e a FDiv de 0,53. A classe semiárida apresentou FRic = 13,55 e FDiv = 0,47; a classe subúmida seca exibiu FRic = 15,53 e FDiv = 0,61; e a classe úmida teve FRic = 9,32 e FDiv = 0,41 (Fig. 3). Todos os traços foram significativos no espaço funcional (ver Dados Suplementares 6). O modelo nulo normal estimou uma área média esperada de 16,86, próxima à área observada (15,98; $p = 0,636$; $SES = -0,49$), indicando ausência de evidência de estrutura não aleatória. O modelo uniforme estimou 17,65, com uma área observada de 15,979 ($p = 0,059$; $SES = -1,9$), também sem evidências fortes para rejeitar a aleatoriedade.

Fig. 3. Espaço funcional das assembleias por classe climática: a) Espaço funcional semiárido; b) Espaço funcional subúmido seco; c) Espaço funcional úmido; d) Espaço funcional global das classes climáticas. As setas vermelhas representam os traços funcionais, com o comprimento da seta proporcional à sua contribuição para o modelo; as linhas tracejadas indicam os limites de densidade do espaço funcional, e os pontos pretos representam as localidades.





A análise *Fourth-Corner* também identificou associações significativas entre os traços e as variáveis ambientais/espaciais (Tabela 2) (ver resultados completos nos Dados Suplementares 6).

Tab. 2. Relações significativas ($p \leq 0,05$) resultantes da análise *Fourth-Corner* entre variáveis ambientais/espaciais e traços funcionais.

Par a par (Variáveis / Traços)	Obs	Std.Obs	Pvalue.adj
LAT / CO	0,154181	3,158,025	0,01 *
LAT / PA	0,090031	2,635,121	0,03 *
LAT / SR_D	-0,16068	-30,161	0,01 *
LAT / SR_M	0,162296	299,524	0,02 *
LAT / DP	0,126913	2,627,974	0,05
BIO8 / GC	0,153916	3,216,107	0,01*
AI / LF_V	0,165815	3,269,921	0,01*

Nota: Os traços morfológicos e reprodutivos considerados foram: CO (Presença de costa), DP (Pigmentação escura), GC (Enrolamento do gametófito), LF_V (Forma de vida vulnerável), PA (Presença de papilas), SR_D (Sistema sexual dióico), SR_M (Sistema sexual monóico). Variáveis ambientais e espaciais: AI (Índice de Aridez), BIO8 (Temperatura Média do Trimestre Mais Úmido), LAT (Latitude).

Nos GLMs, o modelo inicial para FRed (AIC = 18,5) não detectou preditores significativos. A seleção por AICc indicou LON como a única variável relevante (AICc = 11,4; estimativa = -0,037; $p < 0,01$), com bons diagnósticos (KS: D = 0,141, $p > 0,05$; dispersão = 1,053, $p > 0,05$; *outliers* = 1). Para FOrEd, o modelo inicial (AIC = -62,7) também não foi significativo, mas o modelo mais parcimonioso incluiu LON (AICc = -67,7; estimativa = -0,193; $p < 0,001$), com diagnósticos apropriados (KS: D = 0,139, $p > 0,05$; dispersão = 0,774, $p > 0,05$; *outliers* = 1).

O modelo inicial para FVuln (AIC = -41,9) não encontrou variáveis significativas. A seleção por AICc identificou LON como o principal preditor (AICc = -48,2; estimativa = 0,185; $p < 0,01$), com diagnósticos satisfatórios (KS: D = 0,116, $p > 0,05$; dispersão = 0,873, $p > 0,05$; *outliers* = 1). No entanto,

os gráficos de resíduos indicaram um "*Combined adjusted quantile test significant*", sugerindo que havia alguma estrutura não capturada pelo modelo. Um segundo modelo para FVuln, incluindo LON e BIO4 (AIC = -47,0), resolveu esse problema: LON permaneceu significativo (estimativa = 0,176; $p < 0,05$) enquanto BIO4 não ($p > 0,05$), e os diagnósticos do modelo confirmaram um bom ajuste (KS: $D = 0,134$, $p > 0,05$; dispersão = 0,875, $p > 0,05$; *outliers* = 1) (ver resultados completos nos Dados Suplementares 7).

4. Discussão

A compilação de 450 táxons a partir de levantamentos florísticos publicados confirma a alta diversidade taxonômica de briófitas na Caatinga. Este número é próximo dos 491 táxons reportados por Marmo & Silva (2025) para a Caatinga, embora o estudo deles tenha incluído espécimes depositados em herbários, incluindo alguns não vinculados a publicações científicas, ampliando a representação taxonômica. As células de grade mais ricas foram aquelas que abrangem serras e chapadas, caracterizadas por elevadas altitudes e umidade, condições que favorecem a presença de briófitas (Bôas-Bastos et al., 2017; Batista et al., 2018).

De acordo com Pharo e Zartman (2007), a riqueza e a composição de assembleias de briófitas em paisagens fragmentadas são influenciadas por fatores ambientais (locais) e espaciais (regionais). Silva et al. (2018) discute a influência desses fatores sobre os traços morfológicos e reprodutivos, o que reflete as diferentes estratégias ecológicas de cada espécie.

As condições em ambientes elevados e úmidos são ideais para o desenvolvimento de briófitas, permitindo um espaço funcional mais amplo e a coexistência de espécies com diversas combinações de traços (Spasojevic et al., 2014). Contudo, FRed ou FORed nem sempre indicam menor FVuln. Na Caatinga, das 133 entidades funcionais identificadas neste estudo, 59 ($\approx 44\%$) foram ocupadas por apenas uma espécie. Por exemplo, na Serra do Orobó (Bôas-Bastos et al., 2017) — a localidade mais rica, com 110 espécies —, foram registradas 56 FEs, das quais 36 (64%) eram entidades de espécie única, indicando alta FVuln mesmo em áreas ricas em espécies. De fato, na Caatinga, uma grande proporção de briófitas (cerca de 45%) é registrada apenas uma vez (*singletons*) ou duas vezes

(*doubletons*), reforçando sua vulnerabilidade, pois muitas podem representar entidades funcionais únicas (Marmo e Silva, 2025). Esse padrão reflete lacunas de amostragem no bioma, exemplificando o *Hutchinsonian shortfall*: a falta de conhecimento sobre os nichos ecológicos e os traços funcionais das espécies (Hortal et al., 2015).

Os musgos apresentaram a maior FRic, provavelmente devido à sua diversidade morfológica, refletida em variadas estruturas celulares foliares, tamanho e cor do gametófito, formas de crescimento, plasticidade fisiológica (Schofield, 1985) e sistemas sexuais (Maciel-Silva e Pôrto, 2024). Essa diversidade morfológica permite que espécies tolerantes à dessecação, como *Syntrichia ruralis* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr, persistam em campos semiáridos heterogêneos (Hamerlynck et al., 2002). As hepáticas exibiram a maior FDiv, incluindo representantes tanto talosos quanto folhosos, com estratégias contrastantes. Os antóceros apresentaram a menor FRic e FDiv, provavelmente devido ao seu menor número de espécies e à menor diversidade de traços. Adicionalmente, eles estão restritos a ambientes mais úmidos (Oliveira e Bastos, 2009).

Em ambientes xéricos, filtros ambientais mais fortes favorecem adaptações como costas (Glime, 2021), papilas (Dilks e Proctor, 1979) e o enrolamento do gametófito (Proctor et al., 2007), juntamente com uma menor dependência da água para a reprodução sexuada, frequentemente associada a sistemas monóicos (Glime, 2021). *Fabronia ciliaris* var. *polycarpa* (Hook.) W.R. Buck, por exemplo, desenvolve esporófitos na estação seca e gametângios na estação chuvosa (Nunes et al., 2015), enquanto *Campylopus lamellatus* Mont. apresenta adaptações fisiológicas, como a variação da clorofila *a* entre as estações seca e chuvosa (Silva et al., 2020). Neste estudo, os traços adaptados a ambientes xéricos foram positivamente correlacionados com o aumento da latitude e com temperaturas mais altas durante o trimestre mais úmido (BIO8), sugerindo uma filtragem ambiental mais forte ao norte do Rio São Francisco. Esta região é mais seca e menos estável climaticamente em comparação com a Caatinga meridional, mais úmida, próxima à Chapada Diamantina (Marmo e Silva, 2025).

As briófitas podem apresentar respostas contrastantes à variação latitudinal. No Chile, a riqueza de briófitas aumenta em direção ao sul, especialmente na região subantártica magalhânica. Esse padrão está ligado à sua tolerância à dessecação e ao clima frio, bem como ao papel dos ventos dominantes na

dispersão de esporos e estruturas assexuadas a longas distâncias (Rozzi et al., 2008). Por outro lado, na Europa, a diversidade de musgos mostra um padrão oposto — a riqueza aumenta em direção ao norte, onde climas mais frios são mais adequados para plantas poiquiloídricas. Segundo os autores, as condições quentes e secas do sul da Europa são menos favoráveis aos musgos, explicando a menor riqueza de espécies nessas regiões (Mateo et al., 2016).

Ao longo do gradiente longitudinal (oeste-leste), observamos menor FRed e FORed e maior FVuln. Isso indica que, apesar das chuvas regulares moduladas pela Zona de Convergência Intertropical (ZCIT) (Pagotto et al., 2015), localidades mais próximas do oceano em longitudes mais altas não fornecem consistentemente ambientes mais favoráveis para as briófitas. Em contraste, áreas elevadas e úmidas como a Chapada Diamantina, situada a aproximadamente 320 km da costa, apresentaram riqueza funcional significativa. Esta região específica ostenta a maior riqueza de briófitas da Caatinga (Marmo e Silva, 2025), com suas cadeias montanhosas e aridez moderada desempenhando um papel fundamental na promoção tanto do endemismo local quanto da diversidade funcional (Silva e Souza, 2018).

Assim, na Caatinga, a variação climática entre áreas xéricas e úmidas resulta em estratégias ecológicas distintas para as briófitas. Essas diferenças, de fato, foram observadas em diversos ambientes. Espécies de áreas úmidas investem em traços de retenção de água [e.g., *Philonotis cernua* (Wilson) D.G. Griffin & W.R. Buck, *Hygroamblystegium varium* (Hedw.) Mönk.], mesmo próximas a fontes de água. Em contraste, espécies como *Campylopus filifolius* (Hornsch.) Spruce, de ambientes variáveis, exibem alta sensibilidade à perda de água e se adaptam rapidamente às flutuações de umidade (Ribeiro et al., 2022). Briófitas de ambientes xéricos tendem a apresentar alta plasticidade adaptativa para otimizar o uso da água sob estresse, enquanto espécies de ambientes úmidos investem em mecanismos de armazenamento e retenção hídrica.

No entanto, é importante considerar que regiões subamostradas na Caatinga (Marmo e Silva, 2025) ainda podem revelar alta diversidade taxonômica e funcional, o que poderia remodelar os padrões espaciais aqui identificados.

5. Conclusão

Nossos resultados destacam a influência da latitude e da longitude na diversidade funcional de briófitas na Caatinga. Em ambientes xéricos, as espécies priorizam traços que maximizam a sobrevivência sob disponibilidade hídrica restrita, enquanto em áreas úmidas, elas expandem seu espaço funcional com estratégias para o uso eficiente de recursos abundantes. A identificação desses traços morfológicos e reprodutivos específicos é uma ferramenta valiosa para o monitoramento das mudanças climáticas e a conservação de habitats críticos na Caatinga, fornecendo *insights* sobre a resiliência das briófitas em ecossistemas semiáridos.

Informações Suplementares

Os dados suplementares estão disponíveis online no Figshare (<https://figshare.com/s/e47bb76bbcbd81606688>) e consistem no seguinte. **DS1:** Lista completa de espécies utilizadas no estudo. **DS2:** Lista de espécies para cada uma das 36 localidades de amostragem. **DS3:** Matriz de traços funcionais para cada espécie. **DS4:** Matriz de comunidade, mostrando a ocorrência das espécies por localidade. **DS5:** Matriz contendo as variáveis ambientais e espaciais para cada localidade. **DS6:** Saída completa das análises de correlação de Spearman, Espaço Funcional (Funspace), RLQ e *Fourth-Corner*. **DS7:** Saída completa dos Modelos Lineares Generalizados (GLMs). **DS8:** Resultados da análise de entidades funcionais, incluindo os traços que definem cada entidade, as espécies pertencentes a elas e suas respectivas contagens. **DS9:** Índices de diversidade alfa calculados para as entidades funcionais dentro de cada comunidade. **DS10:** *Script* completo do R utilizado para todas as análises estatísticas realizadas neste estudo.

Financiamento

Este trabalho foi apoiado pela Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) [número do processo 88887.806589/2023-00].

Conflitos de Interesse

Os autores declaram não haver conflitos de interesse.

Contribuições dos Autores

JJOM: Conceitualização, Metodologia, Software, Validação, Análise formal, Investigação, Curadoria de dados, Redação – rascunho original, Redação – revisão & edição, Visualização.

MPPS: Conceitualização, Metodologia, Validação, Investigação, Recursos, Curadoria de dados, Redação – rascunho original, Redação – revisão & edição, Supervisão, Administração do projeto, Aquisição de financiamento. Todos os autores leram e aprovaram a versão final do manuscrito.

Disponibilidade de Dados e Materiais

Os dados suplementares estão disponíveis online no Figshare (<https://figshare.com/s/e47bb76bbcbd81606688>).

Agradecimentos

Agradecemos à Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento do projeto por meio da bolsa concedida no âmbito do processo nº 88887.806589/2023-00. Agradecemos também a Yeison Jaroc Lombo Sanchez pelas discussões proveitosas durante a preparação do manuscrito.

Referências

1. Andrade-Lima D. 2014. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. *Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agronômica* 4: 243–274.

2. Apostolakos P, Galatis B, Mitrakos K. 1982. Studies on the development of the air pores and air chambers of *Marchantia paleacea*. *Annals of Botany* 49: 377–396. DOI: [10.1093/oxfordjournals.aob.a086262](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086262).
3. Batista WVSM, Pôrto KC, Santos NDD. 2018. Distribution, ecology, and reproduction of bryophytes in a humid enclave in the semiarid region of northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 32: 303–313. DOI: [10.1590/0102-33062017abb0339](https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0339).
4. Bôas-Bastos SBV, Bastos CJP, Costa KR. 2017. Brioflora da Área de Relevante Interesse Ecológico Serra do Orobó, municípios de Ruy Barbosa e Itaberaba, Bahia, Brasil. *Pesquisas, Botânica* 70: 79–98.
5. Brezeanu A, Cogălniceanu G, Mihai R. 2009. Studying cell biology of bryophytes. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 23: 467–468. DOI: [10.1080/13102818.2009.10818464](https://doi.org/10.1080/13102818.2009.10818464).
6. Carmona CP, Pavanetto N, Puglielli G. 2024. funspace: An R package to build, analyse and plot functional trait spaces. *Diversity and Distributions* 30: e13820. DOI: [10.1111/ddi.13820](https://doi.org/10.1111/ddi.13820).
7. Dilks TJK, Proctor MCF. 1979. Photosynthesis, respiration and water content in bryophytes. *New Phytologist* 82: 97–114. DOI: [10.1111/j.1469-8137.1979.tb07564.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1979.tb07564.x).
8. Dray S, Legendre P. 2008. Testing the species traits–environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89: 3400–3412. DOI: [10.1890/08-0349.1](https://doi.org/10.1890/08-0349.1).
9. Fick SE, Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302–4315. DOI: [10.1002/joc.5086](https://doi.org/10.1002/joc.5086).
10. Frey W, Kürschner H. 2011. Asexual reproduction, habitat colonization and habitat maintenance in bryophytes. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206: 173–184. DOI: [10.1016/j.flora.2010.04.020](https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.04.020).
11. Glime JM. 2021. *Bryophyte ecology*. <http://www.bryoecol.mtu.edu/>. (accessed 20 Sep. 2025).
12. Hamerlynck EP, Csintalan Z, Nagy Z, Tuba Z, Goodin D, Henebry GM. 2002. Ecophysiological consequences of contrasting microenvironments on the desiccation tolerant moss *Tortula ruralis*. *Oecologia* 131: 498–505. DOI: [10.1007/s00442-002-0925-5](https://doi.org/10.1007/s00442-002-0925-5).

13. Hortal J, Bello F, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM, Ladle RJ. 2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46: 523–549. DOI: [10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400).
14. Lancaster LT, Morrison G, Fitt RN. 2017. Life history trade-offs, the intensity of competition, and coexistence in novel and evolving communities under climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372: 20160046. DOI: [10.1098/rstb.2016.0046](https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0046).
15. Linares-Palomino R, Oliveira-Filho AT, Pennington RT. 2011. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. In: Dirzo R, Young HS, Mooney HA, Ceballos G, eds. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Washington, DC: Island Press/Center for Resource Economics, 3–21. DOI: [10.5822/978-1-61091-021-7_1](https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7_1).
16. Maciel-Silva AS, Pôrto KC. 2024. Exploring the intricacies of bryophyte reproduction: life cycles, sexual dynamics, and reproductive strategies. *Lundiana: International Journal of Biodiversity* 17: 1–18. DOI: [10.35699/2675-5327.2024.48846](https://doi.org/10.35699/2675-5327.2024.48846).
17. Mägdefrau K. 1982. Life-forms of bryophytes. In: Smith AJE, ed. *Bryophyte Ecology*. Dordrecht: Springer Netherlands, 45–58. DOI: [10.1007/978-94-009-5891-3_2](https://doi.org/10.1007/978-94-009-5891-3_2).
18. Magneville C, et al. 2022. mFD: An R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography* 2022: ecog.05904. DOI: [10.1111/ecog.05904](https://doi.org/10.1111/ecog.05904).
19. Marmo JJO, Silva MPP. 2025. Bryophytes of a Brazilian seasonally dry tropical forest: an overview of diversity and environmental drivers. *Flora* 330: 152770. DOI: [10.1016/j.flora.2025.152770](https://doi.org/10.1016/j.flora.2025.152770).
20. Marques TV, et al. 2020. Environmental and biophysical controls of evapotranspiration from Seasonally Dry Tropical Forests (Caatinga) in the Brazilian Semiarid. *Agricultural and Forest Meteorology* 287: 107957. DOI: [10.1016/j.agrformet.2020.107957](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.107957).
21. Mateo RG, et al. 2016. The mossy north: an inverse latitudinal diversity gradient in European bryophytes. *Scientific Reports* 6: 25546. DOI: [10.1038/srep25546](https://doi.org/10.1038/srep25546).
22. Monteiro J, Vieira C, Branquinho C. 2023. Bryophyte assembly rules across scales. *Journal of Ecology* 111: 1531–1544. DOI: [10.1111/1365-2745.14117](https://doi.org/10.1111/1365-2745.14117).

23. Moro MF, et al. 2024. Biogeographical districts of the Caatinga dominion: a proposal based on geomorphology and endemism. *The Botanical Review* 90: 376–429. DOI: [10.1007/s12229-024-09304-5](https://doi.org/10.1007/s12229-024-09304-5).
24. Mutti PR, et al. 2019. Basin scale rainfall-evapotranspiration dynamics in a tropical semiarid environment during dry and wet years. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 75: 29–43. DOI: [10.1016/j.jag.2018.10.007](https://doi.org/10.1016/j.jag.2018.10.007).
25. Nock CA, Vogt RJ, Beisner BE. 2016. Functional traits. In: Wiley, ed. *Encyclopedia of Life Sciences*, 1st ed. Hoboken: Wiley, 1–8. DOI: [10.1002/9780470015902.a0026282](https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026282).
26. Nunes EMB, Campelo MJA, Maciel-Silva AS. 2015. Reprodução sexuada de *Fabronia ciliaris* (Brid.) Brid. var. *polycarpa* (Hook.) W.R. Buck (Fabroniaceae, Bryophyta) na Caatinga: um estudo de caso no Boqueirão da Onça, Bahia, Brasil. *Pesquisas, Botânica* 67: 287–301.
27. Oliveira HCD, Bastos CJP. 2009. Antóceros (Anthocerotophyta) e hepáticas talosas (Marchantiophyta) da Chapada da Ibiapaba, Ceará, Brasil. *Rodriguésia* 60: 477–484. DOI: [10.1590/2175-7860200960302](https://doi.org/10.1590/2175-7860200960302).
28. Oliver MJ, Velten J, Mishler BD. 2005. Desiccation tolerance in bryophytes: a reflection of the primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats? *Integrative and Comparative Biology* 45: 788–799. DOI: [10.1093/icb/45.5.788](https://doi.org/10.1093/icb/45.5.788).
29. Pagotto MA, Roig FA, Ribeiro AR, Lisi CS. 2015. Influence of regional rainfall and Atlantic sea surface temperature on tree-ring growth of *Poincianella pyramidalis*, semiarid forest from Brazil. *Dendrochronologia* 35: 14–23. DOI: [10.1016/j.dendro.2015.05.007](https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.05.007).
30. Pan Z, Pitt WG, Zhang Y, Wu N, Tao Y, Truscott TT. 2016. The upside-down water collection system of *Syntrichia caninervis*. *Nature Plants* 2: 16076. DOI: [10.1038/nplants.2016.76](https://doi.org/10.1038/nplants.2016.76).
31. Pharo EJ, Zartman CE. 2007. Bryophytes in a changing landscape: the hierarchical effects of habitat fragmentation on ecological and evolutionary processes. *Biological Conservation* 135: 315–325. DOI: [10.1016/j.biocon.2006.10.016](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.10.016).
32. Proctor MCF, et al. 2007. Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *The Bryologist* 110: 595–621. DOI: [10.1639/0007-2745\(2007\)110\[595:DIBAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110[595:DIBAR]2.0.CO;2).

33. Renner MAM. 2015. Lobule shape evolution in *Radula* (Jungermanniopsida): one rate fits all?: lobule shape evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society* 178: 222–242. DOI: [10.1111/boj.12279](https://doi.org/10.1111/boj.12279).
34. Ribeiro CW, Krupek RA, Bordin J. 2022. Variação do potencial osmótico do meio e seus efeitos sobre o balanço hídrico em diferentes espécies de briófitas. *Hoehnea* 49: e482021. DOI: [10.1590/2236-8906-48/2021](https://doi.org/10.1590/2236-8906-48/2021).
35. Rozzi R, et al. 2008. Changing lenses to assess biodiversity: patterns of species richness in sub-Antarctic plants and implications for global conservation. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 131–137. DOI: [10.1890/070020](https://doi.org/10.1890/070020).
36. Schofield WB. 1985. The Mosses—Class Musci. In: *Introduction to bryology*. New York: Macmillan Publishing Company, 10–20.
37. Silva AC, Souza AF. 2018. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. *PLOS ONE* 13: e0196130. DOI: [10.1371/journal.pone.0196130](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196130).
38. Silva JB, Maciel-Silva AS, Santos ND. 2020. The response of the moss *Campylopus lamellatus* (Leucobryaceae Schimp.) post El Niño: a case study in the Caatinga. *Rodriguésia* 71: e00142019. DOI: [10.1590/2175-7860202071129](https://doi.org/10.1590/2175-7860202071129).
39. Silva JB, Santos ND, Pôrto KC. 2014. Beta-diversity: effect of geographical distance and environmental gradients on the rocky outcrop bryophytes. *Cryptogamie, Bryologie* 35: 133–163. DOI: [10.7872/cryb.v35.iss2.2014.133](https://doi.org/10.7872/cryb.v35.iss2.2014.133).
40. Silva JB, Sfair JC, Santos ND, Pôrto KC. 2018. Different trait arrangements can blur the significance of ecological drivers of community assembly of mosses from rocky outcrops. *Flora* 238: 43–50. DOI: [10.1016/j.flora.2017.02.003](https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.02.003).
41. Silva JLSE, Cruz-Neto O, Peres CA, Tabarelli M, Lopes AV. 2019. Climate change will reduce suitable Caatinga dry forest habitat for endemic plants with disproportionate impacts on specialized reproductive strategies. *PLOS ONE* 14: e0217028. DOI: [10.1371/journal.pone.0217028](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217028).

42. Silva JMC, Barbosa LCF. 2017. Impact of human activities on the Caatinga. In: Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M, eds. *Caatinga*. Cham: Springer International Publishing, 359–368. DOI: [10.1007/978-3-319-68339-3_13](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_13).
43. Smithson M, Verkuilen J. 2006. A better lemon squeezer? Maximum-likelihood regression with beta-distributed dependent variables. *Psychological Methods* 11: 54–71. DOI: [10.1037/1082-989X.11.1.54](https://doi.org/10.1037/1082-989X.11.1.54).
44. Souza ERF, Silva JB, Pinto AS, Lopes SDF. 2021. Soil texture and functional traits of trees structure communities of epiphytic mosses in a tropical dry forest. *Flora* 283: 151924. DOI: [10.1016/j.flora.2021.151924](https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151924).
45. Spasojevic MJ, Grace JB, Harrison S, Damschen EI. 2014. Functional diversity supports the physiological tolerance hypothesis for plant species richness along climatic gradients. *Journal of Ecology* 102: 447–455. DOI: [10.1111/1365-2745.12204](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12204).
46. Szyja M, et al. 2023. Biological soil crusts decrease infiltration but increase erosion resistance in a human-disturbed tropical dry forest. *Frontiers in Microbiology* 14: 1136322. DOI: [10.3389/fmicb.2023.1322](https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1322).
47. Teixeira MG, Venticinque EM, Lion MB, Pinto MP. 2021. The Brazilian Caatinga protected areas: an extremely unbalanced conservation system. *Environmental Conservation* 48: 287–294. DOI: [10.1017/S0376892921000308](https://doi.org/10.1017/S0376892921000308).
48. Vilà-Cabrera A, Martínez-Vilalta J, Retana J. 2015. Functional trait variation along environmental gradients in temperate and Mediterranean trees. *Global Ecology and Biogeography* 24: 1377–1389. DOI: [10.1111/geb.12379](https://doi.org/10.1111/geb.12379).
49. Xie C, Lou H. 2009. Secondary metabolites in bryophytes: an ecological aspect. *Chemistry & Biodiversity* 6: 303–312. DOI: [10.1002/cbdv.200700450](https://doi.org/10.1002/cbdv.200700450).
50. Zomer RJ, Xu J, Trabucco A. 2022. Version 3 of the global aridity index and potential evapotranspiration database. *Scientific Data* 9: 409. DOI: [10.1038/s41597-022-01493-1](https://doi.org/10.1038/s41597-022-01493-1).

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo destaca a relevância ecológica das briófitas na Caatinga, evidenciando sua diversidade e os fatores que estruturam suas comunidades. Os resultados indicam que variáveis ambientais, especialmente relacionadas à disponibilidade hídrica, como precipitação e índice de aridez, são determinantes fundamentais para a distribuição, riqueza e composição dessas espécies. Além disso, filtros espaciais, como longitude e altitude, exercem influência significativa ao modular gradientes de temperatura e padrões de chuva, impactando diretamente a diversidade funcional das comunidades. Em ambientes mais secos, prevalecem estratégias adaptativas que maximizam a tolerância à dessecação e a eficiência no uso de recursos, enquanto áreas mais úmidas apresentam maior amplitude de estratégias funcionais.

A identificação de lacunas de amostragem e novos registros para a Caatinga e o Nordeste ressalta a urgência de intensificar esforços de coleta e monitoramento, especialmente em regiões subamostradas. Frente às mudanças climáticas e às crescentes pressões antrópicas, os achados reforçam o papel essencial das briófitas na manutenção do funcionamento ecológico e da resiliência desse bioma. A inclusão desses organismos em programas de conservação deve ser priorizada, considerando sua vulnerabilidade às alterações ambientais e sua contribuição para a preservação dos serviços ecossistêmicos.

REFERÊNCIAS

- AB'SABER, A. N. O domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras. **Geomorfologia**, n. 43, p. 1-39, 1974
- ALVARENGA, L. D. R.; PÔRTO, K. C. Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v. 134, n. 3, p. 415–427, jan. 2007.
- ARAÚJO, F. M. S. *et al.* Altitudinal gradient drives regional and local diversity and composition patterns of epiphyllous bryophytes in ecological refuges. **Plant Biology**, v. 24, n. 2, p. 292–301, 21 mar. 2022.
- ARRÓNIZ-CRESPO, M. *et al.* Bryophyte-Cyanobacteria Associations during Primary Succession in Recently Deglaciaded Areas of Tierra del Fuego (Chile). **PLoS ONE**, v. 9, n. 5, p. e96081, 12 maio 2014.
- ASSOCIAÇÃO CAATINGA. **Conheça e conserve a Caatinga**: no clima da Caatinga. Projeto No Clima da Caatinga, patrocinado pela Petrobras. Fortaleza: Associação Caatinga, 2022. 108 p. ISBN 978-65-995589-1-7.
- AVISE, J. C. **Phylogeography**. [s.l.] Harvard University Press, 2000.
- BALLEJOS, J.; BASTOS, C. J. P. Musgos acrocárpicos (Bryophyta) do Parque Estadual das Sete Passagens, Miguel Calmon, Bahia, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 33, n. 2, p. 355-370, abr.-jun. 2010.
- BALLEJOS, J.; BASTOS, C. J. P. Musgos Pleurocárpicos do Parque Estadual das Sete Passagens, Miguel Calmon, Bahia, Brasil. **Hoehnea**, v. 36, n. 3, p. 479-495, 2009.
- BASTOS, C. J. P.; STRADMAN, M. T. S.; BÔAS-BASTOS, S. B. V. Additional contribution to the bryophyte flora of Chapada Diamantina National Park, state of Bahia, Brazil. **Tropical Bryology**, v. 15, p. 15-20, 1998.
- BATISTA, W. V. S. M.; PÔRTO, K. C.; SANTOS, N. D. Distribution, ecology, and reproduction of bryophytes in a humid enclave in the semiarid region of northeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, n. 2, p. 303-313, 2018.

BELLO, F. *et al.* Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, v. 19, p. 2873–2893, 2010.

BELNAP, J.; BÜDEL, B. Biological Soil Crusts as Soil Stabilizers. **Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands**, p. 305–320, 2016.

BENÍTEZ, Á.; ARMIJOS, L.; CALVA, J. Monitoring air quality with transplanted bryophytes in a neotropical Andean city. **Life (Basel)**, v. 11, n. 8, p. 821, 2021.

BÔAS-BASTOS, S. B. V.; BASTOS, C. J. P.; COSTA, K. R. Brioflora da área de relevante interesse ecológico Serra do Orobó, municípios de Ruy Barbosa e Itaberaba, Bahia, Brasil. **Pesquisas, Botânica.**, n. 70, p. 79-98, 2017.

BRINDA, J. C.; ATWOOD, J. J. (eds.). **The Bryophyte Nomenclator**. 16 set. 2025. Disponível em: <https://www.bryonames.org/>. Acesso em: 29 set. 2025.

BRUNBJERG, A. K. *et al.* Ecospace: A unified framework for understanding variation in terrestrial biodiversity. **Basic and Applied Ecology**, v. 18, p. 86-94, 2017.

BURNHAM, R. J.; CARRANCO, N. L. Miocene winged fruits of *Loxopterygium* (Anacardiaceae) from the Ecuadorian Andes. **American Journal of Botany**, v. 91, n. 11, p. 1767–1773, nov. 2004.

CARTER, B. E. The roles of dispersal limitation, climatic niches and glacial history in endemism of the North American bryophyte flora. **American Journal of Botany**, v. 108, n. 8, p. 1555–1567, 27 ago. 2021.

CAVALCANTE, A. M. B.; DUARTE, A. S.; OMETTO, J. P. H. B. Modeling the potential distribution of *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. under future climate scenarios in the Caatinga biome. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 92, n. 2, 2020.

CECCA, F. La dimension biogéographique de l'évolution de la Vie. **Comptes Rendus Palevol**, v. 8, n. 2–3, p. 119–132, mar. 2009.

CERREJÓN, C. *et al.* Predictive mapping of bryophyte richness patterns in boreal forests using species distribution models and remote sensing data. **Ecological Indicators**, v. 119, p. 106826, dez. 2020.

- CHAO, A. *et al.* A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. **Ecology Letters**, v. 8, n. 2, p. 148–159, 17 fev. 2005.
- CHEN, Y. *et al.* Stand Structure and Substrate Diversity as Two Major Drivers for Bryophyte Distribution in a Temperate Montane Ecosystem. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 874, 2017.
- CIFUENTES-GARCIA, L. M. *et al.* Bryophyte community diversity and structure associated with *Asplenium auritum* fern (Aspleniaceae) in a Brazilian Atlantic Forest fragment. **Revista de Biología Tropical**, v. 68, n. 1, 3 fev. 2020.
- CORREIA, R. P. *et al.* Composição e aspectos de comunidades de briófitas da região da Chapada Diamantina, Brasil. **Pesquisas, Botânica**, v. 67, p. 243-254, 2015.
- CROIZAT-CHALEY, L. Vicariance/Vicariism, Panbiogeography, “Vicariance Biogeography,” Etc.: A Clarification. **Systematic Zoology**, v. 31, n. 3, p. 291, set. 1982.
- CURTIS, J. T. **The vegetation of Wisconsin: an ordination of plant communities.** Madison: University of Wisconsin Press, 1959. 657 p.
- DANGAR, B. V.; CHAVADA, P.; BHATT, P. J.; RAVIYA, R. Reviewing bryophyte-microorganism association: insights into environmental optimization. *Frontiers in Microbiology*, v. 15, p. 1407391, 2024.
DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1407391>.
- DÉSAMORÉ, A. *et al.* How do temperate bryophytes face the challenge of a changing environment? Lessons from the past and predictions for the future. **Global Change Biology**, v. 18, n. 9, p. 2915–2924, 9 set. 2012.
- FAVRETTO, M. A. Teoria neutra de biodiversidade: controvérsias e uma transvaloração da conservação de espécies. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 12, n. 3, p. 224-231, 2017.
- FERNANDES, M. F.; CARDOSO, D.; PENNINGTON, R. T.; QUEIROZ, L. P. The Origins and Historical Assembly of the Brazilian Caatinga Seasonally Dry Tropical Forests. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 10, p. 723286, 2022.

FERNANDES, M. F.; CARDOSO, D.; QUEIROZ, L. P. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. **Journal of Arid Environments**, v. 174, p. 1-8, 1 mar. 2020.

FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302–4315, 15 out. 2017.

Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> .

GAGIC, V. et al. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, 20142620, 2015.

GLIME, J. M. **Water Relations: Conducting Structures**. In: GLIME, J. M. **Bryophyte Ecology**. v. 1. Physiological Ecology. Ebook patrocinado por Michigan Technological University e International Association of Bryologists, 2017.

GRIME, J. P.; RINCON, E. R.; WICKERSON, B. E. Bryophytes and plant strategy theory. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 104, n. 1-3, p. 175-186, set. 1990.

HE, X.; HE, K. S.; HYVÖNEN, J. Will bryophytes survive in a warming world? **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 19, p. 49-60, abr. 2016.

HEINRICHS, J. *et al.* Phylogenetic biogeography and taxonomy of disjunctly distributed bryophytes. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 47, n. 5, p. 497–508, 24 set. 2009.

HENGL, T. *et al.* SoilGrids250m: Global gridded soil information based on machine learning. **PLOS ONE**, v. 12, n. 2, p. e0169748, 16 fev. 2017.

HENRIQUES, D. S. G.; BORGES, P. A. V.; GABRIEL, R. Regional processes drive bryophyte diversity and community composition in a small oceanic island. **Acta Botanica Hungarica**, v. 59, n. 1-2, p. 193-202, 2017.

HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. 1. ed. Princeton: Princeton University Press, 2001.

HUGHES, C. E. Four new legumes in forty-eight hours. **Oxford Plant Systematics**, v. 12, p. 6, mar. 2005.

HUMPHRIES, C. J.; PARENTI, L. R. **Cladistic biogeography: interpreting patterns of plant and animal distributions**. 2. ed. New York: Oxford University Press, 1999.

HUNGERBÜHLER, D. *et al.* Neogene stratigraphy and Andean geodynamics of southern Ecuador. **Earth-Science Reviews**, v. 57, n. 1–2, p. 75–124, jan. 2002.

HUTCHINSON, G. E. Concluding Remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 22, n. 0, p. 415–427, 1 jan. 1957.

JIANG, Y. *et al.* Urban atmospheric environment quality assessment by naturally growing bryophytes in Central China. **International Journal of Environmental Research and Public Health**, v. 17, n. 12, p. 4537, 2020.

JOST, L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. **Ecology**, v. 88, n. 10, p. 2427–2439, out. 2007.

KARGER, D. N. *et al.* Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. **Scientific Data**, v. 4, n. 1, p. 170122, 5 set. 2017.

KAVOURAS, E. A. Q. N.; MEIRELES, A. J. A. A Multifuncionalidade dos Serviços Ecosistêmicos no bioma Caatinga: conservação e sustentabilidade. **COLÓQUIO - Revista do Desenvolvimento Regional**, Taquara, v. 21, n. 4, p. 54-77, out./dez. 2024.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, n. 1, p. 299–305, jan. 2010.

LI, D. *et al.* Taxon-dependent effects of dispersal limitation versus environmental filters on bryophyte assemblages—Multiple perspective studies in land-bridge islands. **Ecology and Evolution**, v. 13, n. 2, 24 fev. 2023.

LI, F.-W. *et al.* Anthoceros genomes illuminate the origin of land plants and the unique biology of hornworts. **Nature Plants**, v. 6, n. 3, p. 259–272, 13 mar. 2020.

LI, Y. *et al.* The Bryophyte Phylogeny Group: A revised familial classification system based on plastid phylogenomic data. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 62, n. 4, p. 577–588, 12 jul. 2024.

LIGRONE, R.; DUCKETT, J. G.; RENZAGLIA, K. S. Conducting tissues and phyletic relationships of bryophytes. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 355, n. 1398, p. 795–813, 29 jun. 2000.

LOISEAU, N. *et al.* Performance of partitioning functional beta-diversity indices: Influence of functional representation and partitioning methods. **Global Ecology and Biogeography**, v. 26, n. 6, p. 753–762, 28 jun. 2017.

MAES, S. L. *et al.* Understorey trait–environment relationships in European temperate forests: Insights from a multi-scale study. **Plant Biology**, v. 22, n. 3, p. 410–424, 2020.

MAGURRAN, A. E. **Measuring biological diversity**. Oxford: Blackwell Science Ltd, 2004. 256 p. ISBN 978-0-632-05633-0.

MARINHO, F. P. *et al.* Effects of past and present land use on vegetation cover and regeneration in a tropical dryland forest. **Journal of Arid Environments**, v. 132, p. 26–33, set. 2016.

MARQUES, T. V. *et al.* Environmental and biophysical controls of evapotranspiration from Seasonally Dry Tropical Forests (Caatinga) in the Brazilian Semiarid. **Agricultural and Forest Meteorology**, [s. l.], v. 287, p. 1–15, 2020.

MASON, N. W. H. *et al.* Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, n. 1, p. 112–118, 14 out. 2005.

MATTHEWS, T. J.; WHITTAKER, R. J. Neutral theory and the species abundance distribution: recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 10, p. 2263–2277, 2014.

MAYLE, F. E. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. **Journal of Quaternary Science**, v. 19, n. 7, p. 713–720, 2004.

MCGILL, B. *et al.* Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 4, p. 178–185, abr. 2006.

MELO, F. P. L. The Socio-Ecology of the Caatinga: Understanding How Natural Resource Use Shapes an Ecosystem. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (Org.). **Caatinga**. Cham: Springer, 2017. p. 369-382.

MILES, L. *et al.* A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, v. 33, n. 3, p. 491-505, 2006.

MONTEIRO, J.; VIEIRA, C.; BRANQUINHO, C. Bryophyte assembly rules across scales. **Journal of Ecology**, v. 111, n. 7, p. 1531–1544, 15 jul. 2023.

MORAES, L. A.; CONCEIÇÃO, G. M.; ARAÚJO, M. D. F. V. Brioflorula (bryophyta\musgos e marchantiophyta\hepáticas) do Parque Estadual Cânion do rio Poti, Buriti dos Montes – PI. **Geografia Ensino & Pesquisa**, v. 25, p. e28, 15 out. 2021.

MORO, M. F. *et al.* The Role of Edaphic Environment and Climate in Structuring Phylogenetic Pattern in Seasonally Dry Tropical Plant Communities. **PLOS ONE**, v. 10, n. 3, p. e0119166, 23 mar. 2015.

MORRIS, E. K. *et al.* Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 18, p. 3514-3524, 2014.

MORRIS, J. L. *et al.* The timescale of early land plant evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 10, 6 mar. 2018.

MOURA, M. R. *et al.* Pervasive impacts of climate change on the woodiness and ecological generalism of dry forest plant assemblages. **Journal of Ecology**, v. 111, p. 1762-1776, 2023.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. **Ecology of Tropical Dry Forest**. Annual Review of Ecology and Systematics, v. 17, n. 1, p. 67–88, nov. 1986.

NASCIMENTO, G. M. G.; CONCEIÇÃO, G. M.; PERALTA, D. F.; OLIVEIRA, H. C. Bryophytes of Serra da Capivara National Park, Piauí, Brazil. **Check List**, v. 15, n. 5, p. 833-845, 2019.

NATH, V.; BANSAL, P. Reproductive Strategies in Bryophytes. In: **Plant Biology and Biotechnology**. New Delhi: Springer India, 2015. p. 335–347.

NOCK, C. A.; VOGT, R. J.; BEISNER, B. E. Functional traits. **Encyclopedia of Life Sciences (eLS)**, v. 1, p. 1-8, 2016.

NUNES, E. M. B.; CAMPELO, M. J. A.; SILVA, A. S. M. Reprodução sexuada de *Fabronia ciliaris* (Brid.) Brid. var. *polycarpa* (Hook.) W.R Buck (Fabroniaceae, Bryophyta) na Caatinga: um estudo de caso no Boqueirão da Onça, Bahia, Brasil. **Pesquisas, Botânica**, n. 67, p. 287-301, 2015.

OISHI, Y. Evaluation of the Water-Storage Capacity of Bryophytes along an Altitudinal Gradient from Temperate Forests to the Alpine Zone. **Forests**, v. 9, n. 7, p. 433, 18 jul. 2018.

OLIVEIRA, A. C. P. *et al.* The response of plant functional traits to aridity in a tropical dry forest. **Science of The Total Environment**, v. 747, p. 141177, dez. 2020.

OLIVEIRA, H. C.; BASTOS, C. J. P. Antóceros (Anthocerotophyta) e hepáticas talosas (Marchantiophyta) da Chapada da Ibiapaba, Ceará, Brasil. **Rodriguésia**, v. 60, n. 3, p. 477–484, set. 2009a.

OLIVEIRA, H. C.; BASTOS, C. J. P. Fissidentaceae (Bryophyta) da Chapada da Ibiapaba, Ceará, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 33, n. 3, p. 393–405, set. 2010b.

OLIVEIRA, H. C.; BASTOS, C. J. P. Jungermanniales (Marchantiophyta) da Chapada da Ibiapaba, Ceará, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, n. 4, p. 1202–1209, dez. 2009b.

OLIVEIRA, H. C.; BASTOS, C. J. P. Musgos Pleurocárpicos da Chapada da Ibiapaba, Ceará, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 1, p. 193–204, mar. 2010a.

OLIVEIRA, H. C.; PERALTA, D. F. Adições à brioflora de musgos acrocárpicos (Bryophyta) do estado do Ceará, Brasil. **Pesquisas, Botânica**, v. 67, p. 37-50, 2015.

OLIVEIRA, H. C.; SOUZA, A. M.; VALENTE, E. DE B. Bryophyte flora of the Apodi Plateau, Ceará, Brazil. **Rodriguésia**, v. 70, 2019.

PACHECO-CANCINO, P. A. *et al.* *Sphagnum* mosses, the impact of disturbances and anthropogenic management actions on their ecological role in CO₂ fluxes generated in peatland ecosystems. **Global Change Biology**, v. 30, n. 1, 26 jan. 2024.

PAGE, C. N. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 119, p. 1-33, 2002.

PEÑALOZA-BOJACÁ, G. F. *et al.* Bryophytes on Brazilian ironstone outcrops: Diversity, environmental filtering, and conservation implications. **Flora**, v. 238, p. 162–174, jan. 2018.

PENNINGTON, R. T.; DICK, C. W. The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1450, p. 1611–1622, 29 out. 2004.

PENNINGTON, R. T.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, v. 31, n. 6, p. 929–938, 2004.

PERERA-CASTRO, A. V.; FLEXAS, J. Desiccation tolerance in bryophytes relates to elasticity but is independent of cell wall thickness and photosynthesis. **Physiologia Plantarum**, v. 174, n. 2, 16 mar. 2022.

PINHO, B. X. *et al.* Plant functional assembly is mediated by rainfall and soil conditions in a seasonally dry tropical forest. **Basic and Applied Ecology**, v. 40, p. 1-11, nov. 2019.

PINTO, A. S.; DINIZ, E. S.; LOPES, S. F. Phylogenetic diversity and structure in moist and dry upland forests in the semi-arid region of Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 83, p. e274577, 2023.

PORADA, P.; STAN, J. T. V.; KLEIDON, A. Significant contribution of non-vascular vegetation to global rainfall interception. **Nature Geoscience**, v. 11, n. 8, p. 563–567, 23 ago. 2018.

PÔRTO, K. C.; BEZERRA, M. F. A. Briófitas de caatinga: 2. Agrestina, Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 10, n. 1, p. 93–102, jul. 1996.

PÔRTO, K. C.; SILVEIRA, M. F. G.; SÁ, P. S. A. Briófitas da caatinga 1: Estação Experimental do IPA, Caruaru - PE. **Acta Botanica Brasilica**, v. 8, n. 1, p. 77–85, jul. 1994.

PRADO, D. E.; GIBBS, P. E. Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forests of South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 80, n. 4, p. 902, 1993.

PROCTOR, M. *et al.* Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. **The Bryologist**, v. 110, n. 4, p. 595-621, 2007.

PUTTEN, W *et al.* Where, when and how plant-soil feedback matters in a changing world. **Functional Ecology**, v. 30, p. 1109-1121, 2016.

QIU, Y.-L.; MISHLER, B. D. Relationships Among the Bryophytes and Vascular Plants: A Case Study in Deep-Time Reconstruction. **Diversity**, v. 16, n. 7, p. 426, 21 jul. 2024.

QUEIROZ, L. P. *et al.* Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (org.). **Caatinga**. Cham: Springer, 2017. p. 23-63.

QUEIROZ, L. P. The Brazilian caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. *In*: PENNINGTON, R. T.; LEWIS, G. P.; RATTER, J. A. (Eds.). **Neotropical savannas and dry forests**: Plant diversity, biogeography, and conservation. Boca Raton: Taylor & Francis CRC Press, 2006. p. 121–157.

RABELO-COSTA, T. *et al.* The fate of Holoregmia, a monospecific genus endemic to the Brazilian Caatinga, under different future climate scenarios. **Plant Ecology and Evolution**, v. 155, n. 2, p. 261–274, 22 jul. 2022.

REN, J. *et al.* The Pioneering Role of Bryophytes in Ecological Restoration of Manganese Waste Residue Areas, Southwestern China. **Journal of Chemistry**, v. 2021, p. 1–19, 19 abr. 2021.

RENSING, S. A. How Plants Conquered Land. **Cell**, v. 181, n. 5, p. 964–966, maio 2020.

ROSWELL, M.; DUSHOFF, J.; WINFREE, R. A conceptual guide to measuring species diversity. **Oikos**, v. 130, n. 3, p. 321–338, 9 fev. 2021.

SAMPAIO, E. V. S. B. Overview of the Brazilian caatinga. In: BULLOCK, S. H.; MOONEY, H. A.; MEDINA, E. (Eds.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. p. 35–63.

SANTOS, J. C. V.; OLIVEIRA, H. C.; ALVES, M. H. Estudo das briófitas do Bosque Sagrado da Guarita, Bom Princípio do Piauí, Piauí, Brasil. **Research, Society and Development**, v. 10, n. 5, p. e32710513433, 8 maio 2021.

SANTOS, M. E. *et al.* Briófitas da Caatinga: conhecendo a biodiversidade de Briófitas da Serra Barra do Vento, Serrinha, Estado da Bahia, Brasil. **Hoehnea**, v. 51, 1 jan. 2024.

SCHUETZ, M.; SMITH, R.; ELLIS, B. Xylem tissue specification, patterning, and differentiation mechanisms. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 1, p. 11–31, jan. 2013.

SHAW, A. J. Molecular phylogeography and cryptic speciation in the mosses, *Mielichhoferia elongata* and *M. mielichhoferiana* (Bryaceae). **Molecular Ecology**, v. 9, n. 5, p. 595–608, 25 maio 2000.

SHAW, A. J.; SZÖVÉNYI, P.; SHAW, B. Bryophyte diversity and evolution: Windows into the early evolution of land plants. **American Journal of Botany**, v. 98, n. 3, p. 352–369, mar. 2011.

SHIPLEY, B. *et al.* Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. **Oecologia**, v. 180, n. 4, p. 923–931, 21 abr. 2016.

SILVA, F. R. *et al.* Capítulo 14: Diversidade funcional. In: SILVA, F. R. *et al.* *Análises ecológicas no R*. 1. ed. Recife: Nupeea, 2022. Disponível em: <https://analises-ecologicas.netlify.app/cap14>. Acesso em: 29 set. 2025.

SILVA, J. B. *et al.* A Small Elevational Gradient Shows Negative Bottom-to-Top Bryophyte Richness in a Seasonally Dry Forest in Brazil. **Cryptogamie, Bryologie**, v. 40, n. 17, p. 219, 5 nov. 2019.

SILVA, J. B. *et al.* Bryofloristic diversity and conservation value of a protected area in the Brazilian semi-arid region. **Phytotaxa**, v. 647, n. 2, p. 159–176, 9 maio 2024.

SILVA, J. B. *et al.* Different trait arrangements can blur the significance of ecological drivers of community assembly of mosses from rocky outcrops. **Flora**, v. 238, p. 43–50, jan. 2018.

SILVA, J. B.; GERMANO, S. R. Bryophytes on rocky outcrops in the caatinga biome: a conservationist perspective. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, n. 4, p. 827–835, dez. 2013.

SILVA, J. B.; MACIEL-SILVA, A. S.; SANTOS, N. D. The response of the moss *Campylopus lamellatus* (Leucobryaceae Schimp.) post El Niño: a case study in the Caatinga. **Rodriguésia**, v. 71, 2020.

SILVA, J. B.; SANTOS, N. D.; PÔRTO, K. C. Beta-diversity: Effect of Geographical Distance and Environmental Gradients on the Rocky Outcrop Bryophytes. **Cryptogamie, Bryologie**, v. 35, n. 2, p. 133–163, abr. 2014.

SILVA, J. M. C., BARBOSA, L. C. F. Impact of human activities on the Caatinga. In: SILVA, J. M. C., LEAL, I. R., TABARELLI, M. (eds). **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**. Cham: Springer, 2017. p. 359-368

SILVA, T. O.; SILVA, M. P. P.; PÔRTO, K. C. Briófitas de afloramentos rochosos do estado de Pernambuco, Brasil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, v. 36, p. 85-100, 2014.

SILVA, J. L. S. *et al.* Climate change will reduce suitable Caatinga dry forest habitat for endemic plants with disproportionate impacts on specialized reproductive strategies. **PLOS ONE**, v. 14, n. 5, p. 1-24, 29 maio 2019.

SIYUM, Z. G. Tropical dry forest dynamics in the context of climate change: syntheses of drivers, gaps, and management perspectives. **Ecological Processes**, v. 9, n. 25, 2020.

SOBRAL, M. All Traits Are Functional: An Evolutionary Viewpoint. **Trends in Plant Science**, v. 26, n. 7, p. 674-676, jul. 2021

SOUSA, M. E. B.; VALENTE, E. B.; OLIVEIRA, H. C. Brioflora do Parque Nacional Serra das Confusões, Piauí, Brasil. **Scientia Plena**, v. 20, n. 2, 20 mar. 2024.

- SOUZA, E. R. F. *et al.* An updated checklist of bryophytes for the state of Paraíba, a Brazilian hotspot: new records and biological spectrum in a Seasonally Dry Tropical Forest fragment. **Phytotaxa**, v. 516, n. 3, 26 ago. 2021.
- SOUZA, J. P. S.; SILVA, M. P. P.; PÔRTO, K. C. Spatial distribution of functional traits of bryophytes along environmental gradients in an Atlantic Forest remnant in north-eastern Brazil. **Plant Ecology & Diversity**, 2020.
- SOUZA, M J. N.; OLIVEIRA, V. P. V. Os enclaves úmidos e subúmidos do semiárido do nordeste brasileiro. **Mercator - Revista de Geografia da UFC**, v. 5, n. 9, p. 85-99, 2006.
- STEINBAUER, M. J. *et al.* Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. **Nature**, v. 556, n. 7700, p. 231–234, abr. 2018.
- STUIVER, B. *et al.* The Impact of Moss Species and Biomass on the Growth of *Pinus sylvestris* Tree Seedlings at Different Precipitation Frequencies. **Forests**, v. 5, n. 8, p. 1931-1951, 6 ago. 2014.
- SZYJA, M. *et al.* Biological soil crusts decrease infiltration but increase erosion resistance in a human-disturbed tropical dry forest. **Frontiers in Microbiology**, v. 14, 20 abr. 2023.
- TABARELLI, M. *et al.* Caatinga: legado, trajetória e desafios rumo à sustentabilidade. **Ciência e Cultura**, v. 70, n. 4, p. 25-29, out. 2018.
- TABARELLI, M. *et al.* The future of the Caatinga. *In*: SILVA, J. M. C., LEAL, I. R., TABARELLI, M. (eds). **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**. Cham: Springer, 2017. p. 461–474.
- TAKASHIMA-OLIVEIRA, T. T. G.; MEDEIROS, P. S.; TAVARES-MARTINS, A. C. C. Bryophyte communities across the ecological succession process in the Caxiuanã National Forest, Pará, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 92, n. 1, 2020.
- TURETSKY, M. R. *et al.* The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. **New Phytologist**, v. 196, n. 1, p. 49-67, 24 ago. 2012.

VALENTE, E. B.; PÔRTO, K. C.; BASTOS, C. J. P. Species richness and distribution of bryophytes within different phytophysiognomies in the Chapada Diamantina region of Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, n. 2, p. 294–310, jun. 2013.

VANDERPOORTEN, A. *et al.* The ghosts of Gondwana and Laurasia in modern liverwort distributions. **Biological Reviews**, v. 85, n. 3, p. 471–487, 8 ago. 2010.

VELLOSO, A. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; PAREYN, F. G. C. **Ecorregiões propostas para o bioma Caatinga**. Recife: Associação Plantas do Nordeste; The Nature Conservancy do Brasil, 2002. 76 p.

VILLÉGER, S.; GRENOUILLET, G.; BROSSE, S. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 6, p. 671–681, jun. 2013.

VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2290–2301, ago. 2008.

VROOM, R. J. E. *et al.* Nutrient dynamics of *Sphagnum* farming on rewetted bog grassland in NW Germany. **Science of The Total Environment**, v. 726, p. 138470, jul. 2020.

WANG, L. *et al.* Morphological traits of *Bryum argenteum* and its response to environmental variation in arid and semi-arid areas of Tibet. **Ecological Engineering**, v. 136, p. 101-107, out. 2019.

WANG, S.; ZHANG, Z.; WANG, Z. Bryophyte communities as biomonitors of environmental factors in the Goujiang karst bauxite, southwestern China. **Science of The Total Environment**, v. 538, p. 270–278, dez. 2015.

WEEKS, A.; DALY, D. C.; SIMPSON, B. B. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 35, n. 1, p. 85–101, abr. 2005.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, n. 3, p. 279–338, jul. 1960.

WULF, P.; PEARSON, R. G. Mossy stones gather more bugs: moss as habitat, nurseries and refugia for tropical stream invertebrates. **Hydrobiologia**, v. 790, n. 1, p. 167–182, 2 abr. 2017.

ZAADY, E. *et al.* Long-term impact of agricultural practices on biological soil crusts and their hydrological processes in a semiarid landscape. **Journal of Arid Environments**, v. 90, p. 5-11, mar. 2013.

ZANATTA, F. *et al.* Bryophytes are predicted to lag behind future climate change despite their high dispersal capacities. **Nature Communications**, v. 11, n. 1, p. 5601, 5 nov. 2020.

ZORGER, B. B. *et al.* Functional organization of woody plant assemblages along precipitation and human disturbance gradients in a seasonally dry tropical forest. **Biotropica**, v. 51, n. 6, p. 838-850, nov. 2019.