

LISI DÁMARIS PEREIRA ALVARENGA

**DINÂMICA METAPOPOPULACIONAL E BIOLOGIA RE
PRODUTIVA DO MUSGO EPÍFILO *CROSSOMITRIUM*
PATRISIAE (BRID.) MÜLL. HAL. EM FLORESTA
ATLÂNTICA**

RECIFE
2011

LISI DÁMARIS PEREIRA ALVARENGA

**DINÂMICA METAPOPOPULACIONAL E BIOLOGIA RE
PRODUTIVA DO MUSGO EPÍFILO *CROSSOMITRIUM*
PATRISIAE (BRID.) MÜLL. HAL. EM FLORESTA
ATLÂNTICA**

Tese apresentada ao Programa de
Pós Graduação em Biologia Vegetal
da Universidade Federal de
Pernambuco como requisito para
obtenção do título de doutor em
Biologia Vegetal.

Orientadora: DRA. KÁTIA CAVALCANTI PÔRTO

Co-orientador: CHARLES EUGENE ZARTMAN

Área de Concentração: ECOLOGIA VEGETAL

Linha de pesquisa: ECOLOGIA DE CRIPTÓGAMOS

RECIFE

2011

Alvarenga, Lisi Dámaris Pereira

Dinâmica metapopulacional e biologia reprodutiva do musgo epífilo *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll Hal. Em floresta atlântica/ Lisi Damaris Pereira Alvarenga. – Recife: O Autor, 2011.

97 folhas : il., fig., tab.

Orientadora: Kátia Cavalcante Pôrto

Co-orientador: Charles Eugene Zartman

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Ciências Biológicas. Biologia Vegetal, 2011.

Inclui bibliografia e anexos

1. Musgo 2. Plantas- reprodução 3. Briófitas I. Título.

588

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2011-189

AGRADECIMENTOS

A MEUS PAIS

Pelo amor e apoio incondicional

A MINHA ORIENTADORA, Kátia Pôrto

Pelo excelente aprendizado que me proporcionou

A CHARLES ZARTMAN

Pela orientação na construção das principais idéias desta tese

IRENE BISANG

Pela preciosa ajuda no estudo da biologia reprodutiva de briófitas

À UFPE

Pela permissão para a realização desta pesquisa

À CAPES

Pela concessão da bolsa para realização desta pesquisa

AO CNPq

Pelo apoio financeiro à pesquisa

À FUNDAÇÃO O BOTICÁRIO

Pelo apoio financeiro à pesquisa

AO IBAMA

Alagoas Pela permissão para realização da pesquisa na área

AO CEPAN

Pelo apoio logístico e administrativo

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	Pág. i
SUMÁRIO	ii
1. APRESENTAÇÃO	2
2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	3
2.1 Dinâmica de sistemas espacialmente descontínuos.....	3
2.2 Dinâmica metapopulacional de briófitas.....	7
2.3 Metapopulações epífilas e conservação de briófitas em florestas tropicais.....	11
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	12
4. MANUSCRITO 1	17
Resumo	19
Introdução	20
Material e métodos	22
Espécie focal.....	22
Área de estudo.....	23
Trabalho de campo.....	23
Análise de dados.....	25
Resultados	27
Discussão	28
Regentes da dinâmica de colonização e extinção de <i>C. patrisiae</i>	28
Conservação e pesquisas futuras.....	32
Agradecimentos	34
Referências	34
Tabelas e figuras	39
5. MANUSCRITO 2	42
Resumo	44
Introdução	45
Material e métodos	47
Espécie estudada.....	47
Área de estudo.....	47
Coletas e tratamento do material botânico.....	48
Análise dos dados.....	49
Resultados	50
Discussão	51
Sucesso de reprodução sexuada.....	51
<i>Crossomitrium patrisiae</i> no contexto global.....	53
Reprodução sexuada e a perspectiva metapopulacional.....	55
Agradecimentos	56
Referências	57
Tabelas e figuras	61
6. MANUSCRITO 3	63
Resumo	65
Introdução	66
Métodos	69
Espécie estudada.....	69
Área de estudo.....	70
Coletas dos dados.....	70
Análise.....	72
Resultados	72
Discussão	74
Agradecimentos	78
Literatura citada	78
Material suplementar	84
Tabelas e figuras	85
7. CONCLUSÕES	90
8. RESUMO	90
9. ABSTRACT	92
10. ANEXOS	94

1. APRESENTAÇÃO

As Briófitas são um grupo parafilético definido pela ausência de características derivadas; são plantas que carecem de tecido vascular verdadeiro e possuem dominância da fase haplóide na forma de gametófito, sendo o esporófito pequeno, efêmero e nutricionalmente dependente do gametófito (Goffinet e Shaw 2009). Essa simplicidade estrutural, no entanto, não se traduz em riqueza florística e nem previne o seu sucesso em vastos ecossistemas terrestres. As briófitas reúnem ca. 20.000 espécies e representam o segundo maior grupo de plantas terrestres, atrás apenas das Magnoliophyta, com ca. de 350.000 (Glime 2006). Elas colonizam desde florestas tropicais até ambientes tão inóspitos quanto tundras e desertos. As briófitas têm sido qualificadas como grupo modelo para avaliar o impacto da fragmentação e perda de habitat na sustentabilidade das populações em longo prazo. Isto se dá, particularmente devido a sua ubiquidade global, com gêneros e famílias ocorrendo em escalas regionais tão amplas como os opostos do globo, e sua sensibilidade a alterações microclimáticas que é expressa prontamente, devido aos seus curtos ciclos de vida, em respostas fisiológicas e demográficas (Pharo e Zartman 2007).

A abordagem metapopulacional tem contribuído grandemente para a conservação de espécies em paisagens fragmentadas. Relativamente menos atenção tem sido dada a plantas que a animais, e dentre as plantas, organismos criptogâmicos, especificamente líquens e briófitas, começaram a ser estudadas há três décadas, mais intensivamente apenas nos últimos dez anos. Com base na dinâmica metapopulacional de uma briófita ameaçada de extinção em florestas boreais, pesquisadores propuseram em 2003 o primeiro modelo metapopulacional parametrizado tanto na dinâmica da espécie como na dinâmica do habitat (Snäll et al 2005). Ao mesmo tempo, o primeiro estudo com uma abordagem explicitamente espacial estava sendo conduzido na Amazônia com briófitas epífilas (Zartman 2003). Para a Floresta Atlântica, contudo, não existe virtualmente nada atentando para o tema (Alvarenga et al. 2009). Assim, o conhecimento da dinâmica metapopulacional e os pré-requisitos para a conservação eficiente de briófitas em florestas tropicais ainda são largamente inexplorados.

Diante do contexto, o presente estudo visou utilizar uma espécie de musgo tipicamente adaptado ao crescimento na superfície foliar de plantas vasculares como modelo para testar diversas premissas da ecologia de metapopulações. Os resultados estão organizados em três manuscritos. O primeiro descreve a importância da

integridade dos níveis de ocupação em escala regional para a sustentabilidade da dinâmica de colonizações e extinções de manchas de hábitat na espécie. O segundo manuscrito investiga em escala refinada a reprodução sexuada da espécie, que representa diretamente o potencial de dispersão a longa distância, e a coloca em um contexto global, salientando a contribuição única desses resultados para a compreensão dos padrões de reprodução conhecidos dentre as briófitas. O terceiro manuscrito aborda a estrutura demográfica e a importância relativa da reprodução sexuada e assexuada na dinâmica local de populações da espécie focal.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Dinâmica de sistemas espacialmente descontínuos

A crescente necessidade de conservação da biodiversidade em escala global tem levado ecologistas a buscarem abordagens mais holísticas em tempo e espaço para compreender a dinâmica das espécies e seus habitats (Haila 2002). Pioneiros nesse aspecto, MacArthur e Wilson (1963) e Levins (1969) inseriram em parâmetros a noção de que a persistência de grupos biológicos em determinado local depende de seu potencial de migração em escalas regionais, isto é, comunidades e populações não são necessariamente fechadas e tampouco vivem um equilíbrio estático ao longo do tempo. Os primeiros autores focaram no nível de “comunidades”, descrevendo as taxas de riqueza, diversidade e substituição de espécies em função de processos de colonização e extinção. Visto que eles utilizaram arquipélagos oceânicos como modelos, seu conjunto de premissas ficou conhecido como a teoria de *Biogeografia de Ilhas*. Levins (1969), por sua vez, reconheceu os mesmos processos, porém, na dinâmica regional de “espécies” individuais. Antes disto, a ecologia tradicional previa o crescimento sob diferentes condições de recursos, estrutura etária, etc., baseado na condição de populações fechadas. O fato, contudo, é que a grande maioria das populações está sujeita a movimentos migratórios dentro de um cenário mais amplo. Para definir essa entidade única, Levins (1969) cunhou o termo “metapopulação”, que basicamente se refere a uma população regional constituída de populações locais. Nesse tipo de sistema, populações são eventualmente extintas em unidades (=manchas) de habitat, ao passo que colonizam novas manchas. Assim, na *dinâmica de metapopulações* há uma taxa de substituição de populações vinculada a processos de extinção e colonização locais, e

cada mancha na paisagem pode estar alternativamente ocupada ou desocupada ao longo do tempo.

As teorias de biogeografia insular e de metapopulações constituem construções conceptuais de repercussões sem paralelo precedente na história da biologia da conservação, tendo sido elevadas ao nível de paradigmas e daí por diante paulatinamente testadas, ratificadas, refutadas e aprimoradas em diferentes direções (e.g. Hanski 1982; Gotelli 1991; Gascon e Lovejoy 1998; Brown e Lomolino 2000; Gonzalez 2000; Lomolino 2000; Anderson e Wait 2001; Hanski e Gaggiotti 2004; Triantis et al. 2008). Particularmente, os pressupostos de que as comunidades (ou metapopulações) estão em equilíbrio, de que as espécies (ou populações locais), ilhas (ou manchas de habitats) e a matriz onde estão inseridas são equivalentes e homogêneas, têm se tornados tênues à medida que aumenta a percepção da complexidade da natureza (Hanski 1998). Novas linhas teóricas visam englobar essa complexidade ao máximo sem perda de aplicabilidade em sistemas reais.

No que concerne a metapopulações, por exemplo, a possibilidade de contar com tamanho e qualidade de manchas de habitat e da matriz, bem como isolamento entre manchas foi introduzida com os Modelos de Função de Incidência (IFMs) (Hanski e Gaggiotti 2004). Um modelo é dito “espacialmente implícito” quando não existe um conjunto de coordenadas espaciais indicando qual mancha está ocupada ou não, mas sim uma variável macroscópica: a proporção de manchas ocupadas. Ao invés de analisar apenas a proporção de sítios ocupados ao longo do tempo como no modelo de Levins (1969), os “espacialmente explícitos” IFMs prevêm o estado de ocupação de cada mancha de habitat individualmente: o modelo soma tantas equações quantas manchas de habitat existem na paisagem, cada uma das quais regidas por um conjunto de características locais (área, isolamento, etc.). Esses modelos têm sido usados para estudar a dinâmica de plantas, insetos, pequenos mamíferos e pássaros (Hanski e Gaggiotti 2004).

Em alguns sistemas, contudo, a estrutura espacial (Fahrig 1992) ou a quantidade total de habitat na paisagem (Keymer et al. 2000) não são os principais determinantes da sustentabilidade da metapopulação, mas sim a taxa de substituição de manchas de habitat, no caso de grupos especialistas de substratos muito efêmeros em comparação aos seus tempos geracionais (Snäll et al. 2005). Insetos vivendo em substratos temporários (eg., matéria orgânica em decomposição), plantas e líquens epifíticos,

fungos saprófagos, etc., ilustram alguns dos fortes candidatos a esse tipo de dinâmica (Snäll et al. 2003).

Adicionalmente, a dinâmica qualitativa das manchas pode ser decisiva no caso de muitas plantas vasculares, com a possibilidade de formação de bancos de sementes, mediando um mecanismo de dispersão não espacial, mas temporal (Eriksson 1996). A qualidade das manchas pode influenciar as taxas de extinção local. Com isso em mente, Ellner e Fussmann (2003) enfatizaram que tais manchas podem muito bem não ser prontamente re-colonizadas após uma extinção local, como se assume freqüentemente nos modelos. As causas da extinção podem impor um tempo de resiliência para a recuperação das propriedades nas manchas que as tornavam próprias para comportar populações. Isso tem implicações fundamentais na utilização de modelos metapopulacionais em planejamentos conservacionistas: espécies com requerimentos diferenciados quanto ao estágio sucessional do habitat não podem ser englobadas em um mesmo plano geral (Ellner e Fussmann 2003; Etienne e Heesterbeek 2001).

Outra simplificação do modelo de Levins (1969) diz respeito à insensibilidade das taxas de extinção e colonização a aspectos de ordem demográfica, como densidade, local (número de indivíduos na população local) e regional (número de populações na paisagem). Hanski (1982) e Saether et al. (1999), para citar alguns exemplos, argumentaram, em contrapartida, a favor da importância desses aspectos sobre as taxas de migração.

Evidência empírica mostra que a densidade de populações locais pode afetar positivamente as taxas de emigração, como em espécies sociais, ou negativamente, como em espécies territoriais. Com isso em mente, Saether et al. (1999) demonstraram matematicamente que se há efeitos positivos, isto é, indivíduos tendem a evadir de populações pequenas (efeito de Allee), migrando para populações mais densas, a faixa de ocupação de manchas de habitat em escala regional na qual a metapopulação é viável será reduzida em relação a sistemas onde não há tal denso-dependência. Um exemplo empírico desse fenômeno é dado por Menéndez et al. (2002). Esse padrão de migrações mediadas pelo efeito Allee tendendo a decrescer o nível de ocupação em escala de paisagem representa o oposto do “efeito de resgate” (mas veja Kuussaari et al. 1998 e Amarasekare 1998), introduzido por Hanski (1982) no âmbito de metapopulações, porém já recorrente nos capítulos de comunidades, na teoria de biogeografia de ilhas.

Para entender o efeito de resgate é preciso uma apreciação detalhada dos princípios por detrás dos modelos. A principal novidade introduzida em MacArthur e

Wilson (1963) foi a sugestão de que colonizações e extinções recorrentes criam um equilíbrio dinâmico em que o número de espécies permanece relativamente constante, a medida que a identidade dessas espécies muda ao longo do tempo. A taxa em que tal substituição ocorre é inversamente correlacionada com o tamanho da ilha e com a distância para a fonte de migrantes (como um continente). Quanto maior a ilha, menor a chance extinção das espécies residentes, prevenindo a disponibilização de nichos; quanto mais isolada a ilha, menor a chance de aporte de novas espécies. As maiores taxas de substituição deveriam, portanto, ser esperadas em ilhas pequenas e próximas à fonte de migrantes.

Brown e Kodric-Brown (1977) notaram que, realisticamente, os mesmos parâmetros que influenciam a taxa de colonização por novas espécies (eg., distância da fonte de migrantes), também influenciam as taxas de imigração de espécies residentes nas ilhas, podendo estas serem “resgatadas” da extinção em estimativas superiores àquelas originalmente propostas pelo modelo de MacArthur e Wilson (1963). As maiores taxas de substituição deveriam ser esperadas em ilhas pequenas, porém, relativamente distantes da fonte, onde o resgate de espécies existentes não é intenso.

Hanski (1982) percebeu a possibilidade do mesmo processo operar em metapopulações. Ele observou que espécies abundantes em escala regional, i.e., número de populações, eram abundantes também em escala local, i.e., tamanho das populações locais, levando a uma correlação positiva entre essas duas magnitudes. Isso se dá porque o aumento na produção de migrantes (devido à elevada abundância regional de populações) afeta positivamente tanto o tamanho como a longevidade das populações locais (Hanski e Gaggiotti 2004). Assim, espécies em uma comunidade tendem para um padrão (abundantes local e regionalmente) ou o outro (raras local e regionalmente) dependendo do limiar de “efeito de resgate”. Isso significa que a grande maioria das espécies cairá em dois extremos no diagrama de abundância local *versus* abundância regional, isto é, um padrão de distribuição bimodal. Sua hipótese ficou conhecida como “core”-satélite, expressando os dois extremos de distribuição (“core” – espécies ocorrendo abundantemente em mais de 90% dos sítios; satélite – espécies ocorrendo esparsamente em menos de 10% dos sítios, Hanski 1982; Hanski e Gyllenberg 1993).

Retratos dos padrões de ocupação têm sido freqüentemente utilizados para aferir processos de dispersão dependentes de distância, como o efeito de resgate. No entanto, precaução é necessária nessas inferências, especialmente se o retrato é feito em apenas um momento no tempo, pois tais padrões podem ser potencialmente explicados por um

bom número de processos demográficos alternativos (Pharo e Zartman 2007). Por exemplo, Clinchy et al. (2002) demonstraram que padrões de ocupação de populações de um pequeno mamífero (*Ochotona princeps* Richardson) nos oeste dos Estados Unidos poderiam alternativamente ser explicados por eventos de extinção espacialmente correlatos.

Gotelli (1991) demonstrou, ainda, que o padrão de ocupação bimodal em comunidades não é gerado apenas pela denso-dependência nas taxas de extinção, mas também nas taxas de colonização. O modelo de Levins (1969) já incorporava a denso-dependência das taxas de colonização: colonizações aumentam à medida que a proporção de sítios ocupados aumenta na metapopulação devido ao aumento de fonte de migrantes, mas inverte a relação até o ponto nulo, quando o número de sítios disponíveis para colonizações é exaurido. Gotelli (1991) sugeriu que a primeira parte dessa função pode não ser verdadeira se houver alguma fonte de migrantes externa ao sistema, independente da proporção de sítios ocupados (eg., um banco de sementes perene), fenômeno batizado de “chuva de propágulos”. O autor demonstrou matematicamente que se existe chuva de propágulos, o padrão de bimodalidade não é atingido, a despeito do potencial de efeito de resgate.

Algumas tentativas de comprovar a chuva de propágulos tem sido feitas (eg., Dóstal 2005), mas tanto o efeito de resgate como a chuva de propágulos são fenômenos que aguardam ainda provas empíricas. Embora retratar o padrão de ocupação de comunidades e espécies seja uma ferramenta útil para comprovar a limitação dispersiva como mecanismo-causa das densidades reduzidas em habitats isolados (em uma paisagem com poucos sítios ocupados), estudos quantificando o efeito da abundância regional de populações precisamente nas taxas de extinção e colonização são imprescindíveis. A dificuldade de replicação espacial e temporal de metapopulações na grande maioria dos grupos biológicos é um fator complicador (Gotelli 1991; Gonzalez et al. 1998). Organismos pequenos com ciclos de vida curtos são de grande utilidade nesse caso (Pharo e Zartman 2007). A compreensão cabal do realismo de paisagem, a dinâmica de substratos e a denso-dependência de taxas demográficas são fundamentais para a conservação de metapopulações no instável quadro de disponibilidade de habitat em que as metapopulações vivem.

2.2 Dinâmica metapopulacional de briófitas

Briófitas reúnem plantas avasculares sem cutícula lignificada, conseqüentemente de pequeno porte, com ciclo de vida com alternância de gerações e predominância da fase haplóide, representada pelo gametófito (Glime 2006). O gametófito é clorofilado e responsável pela reprodução sexuada, resultando da qual o esporófito que permanece ligado à planta mãe durante toda a sua vida e é nutritivamente dependente em estágios maduros. As briófitas reúnem três grandes filos: Anthocerotophyta (antóceros), Marchantiophyta (hepáticas) e Bryophyta (musgos) (Glime 2006).

As briófitas têm sido usadas nas últimas três décadas como modelos em estudos da dinâmica metapopulacional em ambientes temperados (Söderström e Herben 1997; Snäll et al. 2003, 2004, 2005; Löbel e Rydin 2009, Löbel et al. 2006a, 2006b, 2009) e mais recentemente em ambientes tropicais (McLetchie e Puterbaugh 2000; Zartman 2003; Zartman e Shaw 2006; Zartman e Nascimento 2006; Garcia-Ramos et al. 2007; Alvarenga et al. 2009). Vários fatores apelam para a conveniência da inclusão dessas plantas nessa linha de pesquisa.

Primeiro, são tipicamente adaptadas à vida em habitats descontínuos e exibem muitas vezes elevada especificidade por substrato (Snäll et al. 2005; Söderström e Herben 1997). Isso reduz o problema freqüente de muitos estudos onde os limites das manchas de habitat não são claramente distinguíveis e a matriz não é necessariamente inóspita, contradizendo propriedades básicas das entidades metapopulacionais (Freckleton e Watkinson 2002).

Segundo, as briófitas freqüentemente se reproduzem por vias assexuadas e sexuadas, representando uma margem de tamanho de propágulos e alcance de dispersão interessantes para testar várias hipóteses vinculadas a migração em metapopulações (Söderström e Düring 2005; Snäll et al. 2004; Löbel e Rydin 2009, Löbel et al. 2006a, 2006b, 2009).

Terceiro, são plantas minutas e com ciclos de vida geralmente mais curtos em comparação a plantas superiores, oferecendo uma oportunidade única de quantificar parâmetros populacionais em períodos de tempo e espaço experimentalmente tratáveis (Pharo e Zartman 2007). Por exemplo, enquanto que espécies arbóreas em florestas tropicais levam décadas para completar um único ciclo reprodutivo, briófitas epífilas nesses mesmos ecossistemas levam ca. 6 meses (Zartman e Nascimento 2006). Enquanto uma única metapopulação arbórea se estende por quilômetros a fio, cada população local consistindo de fragmentos florestais, as metapopulações de briófitas podem ser contidas em fragmentos individuais, sendo as populações locais distribuídas

nos substratos ali presentes (eg., troncos em decomposição). Essa praticidade em tempo e espaço permite contabilizar a dinâmica de substituição de manchas de habitat, sem a qual muitas previsões a longo-prazo ficam superestimadas.

Os primeiros trabalhos a aferir a estrutura metapopulacional das briófitas, com suas causas e conseqüências, foram procedidos em florestas boreais (revisados em Söderström e Herben 1997). Esses estudos se concentraram em levantar o padrão de distribuição de algumas espécies e correlacionar isso às respectivas capacidades de dispersão e históricos de vida. Por exemplo, Söderström (1989) observou que embora dois musgos epíxilos, *Ptilidium pulcherrimum* (G.Web.) Vainio e *Tetraphis pellucida* Hedw., possuísem a mesma distribuição “core” na paisagem, a capacidade de produzir esporos pequenos e facilmente transportados pelo vento explicava o padrão em uma das espécies ao passo que a insensibilidade a perturbações locais explicava o mesmo padrão na outra. Nesse mesmo sentido, Snäll et al. (2003) observaram que a importância relativa da conectividade da paisagem e das condições locais varia entre duas espécies co-genéricas, *Orthotrichum speciosum* (Nees) e *O. obtusifolium* (Brid.), de acordo com suas habilidades de dispersão. Kuusinen e Penttinen (1999) e Snäll et al. (2004) compilaram a distribuição de *Neckera pennata* Hedw., ameaçada de extinção, em várias escalas espaciais e investigaram seus os principais fatores determinantes (cf. também Wiklund e Rydin 2004a, 2004b). Com base nesses estudos com *N. pennata*, Snäll et al. (2005) construíram o primeiro modelo na ciência parametrizado não apenas na dinâmica da espécie mas também das manchas de habitat.

Visando ampliar as abordagens não apenas em detalhamento, mas em representatividade taxonômica, Löbel et al. (2006a, 2006b, 2009) e Löbel e Rydin (2009) avaliaram as hipóteses relativas a padrões de ocorrência e habilidades de dispersão para meta-comunidades epífitas, uma lacuna na ciência de metapopulações (Hanski e Gaggiotti 2004), atentando para as repercussões nas interações competitivas e a importância dos sistemas de reprodução (dioicia e monoicia) e tamanhos de propágulos (esporos e gemas) na estruturação das comunidades.

Todos esses estudos têm se mostrado fundamentais para entender os padrões de raridade nas briófitas e endereçar estratégias de conservação eficientes em regiões temperadas (eg., Söderström e During 2005; Söderström 2006; Söderström et al. 2007).

Em contraste, enquanto os estudos em regiões temperadas somam três décadas, pouca atenção tem sido dada à temática em regiões tropicais. Visando sanar essa

disparidade, Zartman (2003) foi pioneiro em retratar os padrões de riqueza e diversidade de briófitas epífilas (habitantes de folhas de plantas superiores) em uma paisagem fragmentada na Amazônia. Remanescentes florestais menores abrigaram baixa riqueza e diversidade específica, e esses índices mostraram estar estritamente vinculados aos padrões de frequência em nível de paisagem, sugerindo limitação via dispersão (Zartman e Nascimento 2006). Particularmente, colonizações reduzidas, e não extinções, são as causas sublineares desses resultados para uma das espécies tomada como modelo nessa comunidade, *Radula flaccida* Gott. (Zartman e Shaw 2006). Embora fatores locais (taxas de crescimento em populações locais) em fragmentos menores respondam a essa tendência, não são suficientes para explicar o padrão em nível de paisagem (taxas de crescimento locais são sempre positivas independente do tamanho do fragmento florestal, porém menores em fragmentos pequenos), reafirmando a importância dos processos regionais na manutenção da comunidade epífila (Zartman e Shaw 2006). Alvarenga et al. (2009), em um breve estudo dos padrões de ocupação de epífilas, confirmaram padrões de riqueza e diversidade com alusão a limitações dispersivas similares em uma paisagem fragmentada de Floresta Atlântica.

Estes estudos em adição àqueles realizados em florestas boreais ilustram bem a necessidade de acompanhamento temporal para a identificação dos processos demográficos que presidem a dinâmica metapopulacional em um conjunto de circunstâncias, de especial interesse a fragmentação e perda de qualidade e quantidade de habitat (Fahrig 2003; Pharo e Zartman 2007). Tal perspectiva permitiria, por exemplo, discernir se uma espécie está seriamente ameaçada ou apenas mostrando sua dinâmica “normal” (During 2006). Söderström (2006) coloca que muitas espécies podem ocorrer naturalmente em esparsas populações pequenas na paisagem sem qualquer sinal de declínio. Acompanhamento temporal e o detalhamento das estratégias de dispersão e de crescimento local são imprescindíveis para discernir qual direção as metapopulações estão realmente tomando (Cleavitt 2005). Um exemplo oportuno é o caso do musgo *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid., que tem expandido sua faixa de ocorrência de áreas montanas para terras baixas na península escandinava tanto devido à disponibilização de nichos (Hassel e Söderström 2003) como à seleção de fenótipos mais “invasivos”, com maiores capacidades dispersivas (Hassel et al. 2005). Nessa mesma lógica, é provável que espécies sensíveis e inflexíveis à adaptação respondam na direção oposta à supressão de nichos e/ou pressões negativas às suas estratégias reprodutivas (Cleavitt 2005).

A dispersão de briófitas a longa distância é principalmente mediada por esporos (Glime 2006). Gemas usualmente contribuem para a expansão de populações locais (Longton 2006, mas veja Pohjamo e Laaka Lindberg 2003 como exemplo para propágulos assexuados pequenos e equivalentes a esporos quanto à distância de dispersão). Quanto mais efêmero o substrato, maior a necessidade de dispersão a longa distância (Longton 2006). Assim, todos os fatores que deprimem a reprodução sexuada são decisivos na dinâmica de metapopulações. Um exemplo interessante é o caso da hepática talosa dióica *Marchantia inflexa* Nees et Mont. onde os sexos apresentam históricos de vida diferenciados, porém complementares o suficiente para garantir razões sexuais equilibradas em nível metapopulacional (McLetchie e Puterbaugh 2000; Garcia-Ramos et al. 2007). Razões sexuais tendenciosas e segregação espacial estão entre os principais fatores preventivos do pareamento e fecundação cruzada em briófitas, (veja Bisang e Hedenäs 2004 para uma revisão do tema). As mesmas tendências nas razões sexuais, e mesmo a equivalência nos históricos de vida dos sexos, teoricamente são esperados em metapopulações mais dinâmicas, como é o caso das epífilas. Assim, o estudo do tema em florestas tropicais tem muito a contribuir para o estado da arte a nível mundial.

2.3 Metapopulações epífilas e conservação de briófitas em florestas tropicais

À parte da iniciação liderada por C.T. Zartman na Amazônia, e em segunda instância por N. McLetchie nas ilhas Trinidad, nada existe sobre o conhecimento da dinâmica metapopulacional de briófitas nos demais ecossistemas tropicais. Pouca informação detalhada existe sobre as ameaças às briófitas em ambientes tropicais em geral, de acordo com comitês da IUCN (the World Conservation Union) (Hallinbäck e Hodgetts 2000). Concernente ao estudo da biologia reprodutiva de briófitas, ao passo que o número de estudos em áreas temperadas ultrapassa centenas, o conhecimento para espécies tropicais ainda é limitado (Egunyomi 1979; Odu 1982; Oliveira e Pôrto 1998, 2001, 2002, 2005; Pôrto e Oliveira 2002; Silva et al. 2009a, 2009b, 2010). Observações como “reprodução assexuada é mais comum em condições estressantes e por isso há maior ocorrência de espécies com reprodução assexuada em áreas árticas e alpinas que em regiões tropicais” (Schuster 1988 APUD Glime 2006) são provavelmente mais um reflexo da falta de conhecimento do que a realidade. Dentre as principais ameaças à conservação de briófitas apontadas por Hallinbäck e Hodgetts (2000) está a falta de

informação. Esses autores reforçam a urgente necessidade de inspeção de riqueza e padrões de distribuição de briófitas nos países que abrigam ecossistemas prioritários para conservação (a Floresta Atlântica é o 3º hotspot mundial para conservação da biodiversidade, Myers et al. 2000), com ênfase nos sistemas de reprodução e capacidade de dispersão das espécies. Como líder na plataforma das prioridades, as briófitas epífilas compõem uma comunidade exclusiva de florestas tropicais, intimamente associadas a elevados status de conservação (umidade e integridade fisionômica da floresta) e reúnem uma série de características atraentes para estudos reprodutivos e metapopulacionais (Pharo e Zartman 2007; Sonnleitner et al. 2009).

Portanto, o estudo de metapopulações de espécies dióicas em ambientes tropicais representa um campo promissor e urgente virtualmente inexplorado em todos os seus aspectos.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvarenga LDP, Pôrto KC, Silva MPP (2009) Relations between regional–local habitat loss and metapopulation properties of epiphyllous bryophytes in the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 41: 682-691.
- Amarasekare P (1998) Interactions between Local Dynamics and Dispersal: Insights from Single Species Models. *Theor Pop Biol* 53: 44-59.
- Anderson WB, Wait DA (2001) Subsidized island biogeography hypothesis: another new twist on an old theory. *Ecol Lett* 4: 289–291.
- Bisang I, Hedenäs L (2005) Sex ratio patterns in dioicous bryophytes re-visited. *J Bryology* 27: 205–217
- Brown JH, Kodric-Brown A (1977) Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- Brown JH, Lomolino MV (2000) Concluding remarks: Historical perspective and the future of island biogeography theory. *Global Ecology & Biogeography* 9: 87–92.
- Cleavitt NL (2005) Patterns, hypotheses and processes in the biology of rare Bryophytes. *Bryologist* 108: 554-566.
- Clinchy M, Hayden DT, Smith AT (2002) Pattern does not really equal process: what does patch occupancy really tell us about metapopulation dynamics? *Am Nat* 159: 351–362.
- Dostál P (2005) Is the population turnover of patchy-distributed annuals determined by dormancy dynamics or dispersal processes? *Ecography* 28: 745-756.
- During HJ (2006) Trends in bryophyte population dynamics. *Lindbergia* 31:6-15.

- Egunyomi A (1979) Autoecology of *Octoblepharum albidum* Hedw. In western Nigeria. II Phenology and water relations. *Nova Hedw* 31: 377-387.
- Ellner SP, Fussmann G (2003) effects of successional dynamics on Metapopulation persistence. *Ecology* 84: 882–889.
- Eriksson O (1996) Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248-258.
- Etienne RS, Heesterbeek JAP (2001) Rules of thumb for conservation of metapopulations based on a stochastic winking-patch model. *Am Nat* 158: 389–407.
- Fahrig L (1992) Relative importance of spatial and temporal scales in a patchy environment. *Theor. Popul. Biol.* 41: 300-314.
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2003. 34:487–515
- Freckleton RP, Watkinson AR (2002) Large-Scale Spatial Dynamics of Plants: Metapopulations, Regional Ensembles and Patchy Populations. *J Ecol* 90: 419-434.
- García-ramos G, Stieha C, McLetchie DN, Crowley PH (2007) Persistence of the sexes in metapopulations under intense asymmetric competition. *J Ecol* 95: 937-950.
- Gascon C, Lovejoy TE (1998) Ecological impacts of forest fragmentation in central Amazonia. *Zoology* 101: 273–280.
- Glime J (2006) [online] Bryophyte Ecology. Homepage: www.bryoecol.mtu.edu/
- Gonzalez A, Lawton JH, Gilbert FS, Blackburn TM, Evans FI (1998) Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science* **281**: 2045-2047.
- Gonzalez A (2000) Community relaxation in fragmented landscapes: the relation between species richness, area and age. *Ecol. Lett.* 3: 441-448.
- Gotelli NJ (1991) Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *Am Nat* 138: 768-776.
- Goffinet B, Shaw J (2009) *Bryophyte Biology*. 565 p. Cambridge University Press, USA.
- Hallinbäck T, Hodgetts NG (2000) Mosses, Liverworts and Hornworts. Status survey and conservation action plan for Bryophytes. IUCN/SSC. Bryophyte Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Haila Y (2002) A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Eco App* 12: 321–334.
- Hanski I (1982) Dynamics of regional distribution: the core and satellite hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
- Hanski I, Gyllenberg M (1997) Uniting two general patterns in the distribution of species. *Science* 275: 397-399.

- Hanski I, Gaggiotti OE (eds) (2004) Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations. Elsevier, San Diego.
- Hassel K, Söderström LM (2003) Life history variation of *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. L contrasting habitats. J Hattori Bot Lab 93: 215–222.
- Hassel K, Pedersen B, Söderström LM (2005) Age and size at maturity in mountain and lowland populations of the expanding moss *Pogonatum dentatum*. Plant Ecol 179:207–216.
- Keymer JE, Marquet PA, Velasco-Hernández JX, Levin AS (2000) Extinction thresholds and metapopulation persistence in dynamic landscapes. Am Nat 156: 478–494.
- Kuussaari M, Saccheri I, Camara M, Hanski I (1998) Allee effect and population dynamics in the Glanville fritillary butterfly. Oikos 82:384–392.
- Kuusinen M, Penttinen A (1999) Spatial pattern of the threatened epiphytic bryophyte *Neckera pennata* at two scales in a fragmented boreal forest. Ecography 22: 729–735.
- MacArthur RH, Wilson EO (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution 17: 373–387.
- Menéndez R, Gutiérrez D, Thomas C T (2002) Migration and Allee effects in the six-spot burnet moth *Zygaena filipendulae*. Ecol Entomol 27: 317–325.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403: 853–858.
- Levins R (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull Entomol Soc Am 15: 237–240.
- Löbel S, Snäll T, Rydin H (2006a) Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. J Ecol 94: 856–68.
- Löbel S, Snäll T, Rydin H (2006b). Species richness patterns and metapopulation processes - evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. Ecography 29: 169–82.
- Löbel S, Rydin H (2009) Dispersal and life history strategies in epiphyte metacommunities: alternative solutions to survival in patchy, dynamic landscapes. Oecologia 161:569–579.
- Löbel S, Snäll T, Rydin H (2009) Mating system, reproduction mode and diaspore size affect metacommunity diversity. J Ecol 97: 176–185.
- Longton RE (2006) Reproductive ecology of bryophytes: what does it tell us about the significance of sexual reproduction? Lindbergia 31:16–23.
- Lomolino MV (2000) A call for a new paradigm of island biogeography. Global Ecol Biogeogr 9: 1–6.
- McLetchie DN, Puterbaugh MN (2000) Population sex ratios, sex-specific clonal traits and tradeoffs among these traits in the liverwort, *Marchantia inflexa*. Oikos 90: 227–237.
- Odu EA (1982) Phenology of West African tropical mosses. J Hattori Bot Lab 52:283–285.

- Oliveira SM, Pôrto KC (1998) Reprodução Sexuada em Musgos Acrocárpicos do Estado de Pernambuco, Brasil. *Acta Bot Bras* 12:385-392.
- Oliveira SM, Pôrto KC (2001) Reproductive phenology of *Sematophyllum subpinnatum* (Brid.) Britt. in the Atlantic Rain Forest, Recife, Pernambuco State, Brazil. *J Bryology* 23: 17-22.
- Oliveira SM, Pôrto KC (2002) Population profile of *Bryum apiculatum* Schwaegr. in an Atlantic Forest Remnant, Pernambuco, Brazil. *J Bryology* 24:251.
- Oliveira SM, Pôrto KC (2005) Sporophyte production and population structure of two species of Pottiaceae in an Atlantic Forest remnant in Pernambuco, Brazil. *Cryptogamie* 26: 239-247.
- Pharo EJ, Zarman CE (2007) Bryophytes in a changing landscape: The hierarchical effects of habitat fragmentation on ecological and evolutionary processes. *Biol Conserv* 135: 315-325.
- Pohjamo M, Laaka-Lindberg S (2003) Reproductive modes in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Perspec Plant Ecol Evol Syst* 6: 159-168.
- Pôrto KC, Oliveira SM (2002) Reproductive phenology of *Octoblepharum albidum* (Bryopsida, Leucobryaceae) in a tropical lowland forest of north-eastern Brazil. *J Bryology* 24: 291-294.
- Silva ASM, Pôrto KC, Simabukuro AE (2009a) Effect of light and water availability on spore germination and protonemal growth of the Neotropical moss *Thamniopsis incurva* (Pilotrichaceae). *Cryptogamie Bryologie* 30: 243-257.
- Silva ASM, Pôrto KC, Simabukuro AE (2009b) Effect of water availability on spore germination of the moss *Octoblepharum albidum* from Brazilian Atlantic Forest. *J Bryology* 31: 169-173.
- Silva ASM, Pôrto KC, Simabukuro AE (2010) Effects of Light and Nutrients on Different Germination Phases of the Cosmopolitan Moss *Bryum argenteum* Hedw. (Bryaceae). *Braz Arch Biol Tech* 53: 763-769.
- Seather BE, Engen S, Lande R (1999) Finite metapopulation models with density-dependent migration and stochastic local dynamics. *Proc R Soc Lond B* 266: 113-118.
- Snäll T, Ribeiro PJ, Rydin H (2003) Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations of epiphytic bryophytes: local conditions versus dispersal. *Oikos* 103:566-578.
- Snäll T, Hagström A, Rudolphi J, Rydin H (2004) Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales – importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography* 27: 757-66.
- Snäll T, Ehrlén J, Rydin H (2005) Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in landscape. *Ecology* 86: 106-115.

- Söderström L (1989) Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in northern Sweden. *Bryologist* 92: 349–355.
- Söderström L (2006) Conservation biology of Bryophytes. *Lindbergia* 31: 24–32.
- Söderström L, Herben T (1997) Dynamics of bryophyte metapopulations. *Adv Bryology* 6: 205–40.
- Söderström L, During HJ (2005) Bryophyte rarity viewed from the perspectives of life history strategy and metapopulation dynamics. *J Bryology* 27: 261–8.
- Söderström L, Séneca A, Santos M (2007) Rarity patterns in members of the Lophoziaceae/Scapaniaceae complex occurring North of the Tropics – Implications for conservation. *Biol Conserv* 135: 352–359.
- Sonnleitner M, Dullinger S, Wanek W, Zechmeister H (2009) Microclimatic patterns correlate with the distribution of epiphyllous bryophytes in a tropical lowland rain forest in Costa Rica. *J Trop Ecol* 25:321–330.
- Triantis KA, Nogués-Bravo D, Hortal J, Borges PAV, Adersen H, Fernández-Palacios JM, Araújo MB, Whittaker R (2008) Measurements of area and the (island) species area relationship: new directions for an old pattern. *Oikos* 117: 1555–1559.
- Wiklund K, Rydin H (2004a) Colony Expansion of *Neckera pennata*: Modelled Growth Rate and Effect of Microhabitat, Competition, and Precipitation. *Bryologist* 107: 293–301.
- Wiklund K, Rydin H (2004b) Ecophysiological constraints on spore establishment in bryophytes. *Func Ecol* 18: 907–913.
- Zartman CE (2003) Forest fragmentation effects on epiphyllous bryophyte communities in central Amazonia. *Ecology* 84: 948–954.
- Zartman CE, Nascimento HE (2006) Are patch-tracking metacommunities dispersal limited? inferences from abundance-occupancy patterns of epiphylls in Amazonian forest fragments. *Biol Conserv* 127: 46–54.
- Zartman CE, Shaw AJ (2006) Metapopulation extinction thresholds in rain forest remnants. *Am Nat* 167:177–189.

4. MANUSCRITO 1

DENSO DEPENDÊNCIA NA DINÂMICA DE COLONIZAÇÃO E EXTINÇÃO EM UMA METAPOPOPULAÇÃO EPÍFILA DE FLORESTA ATLÂNTICA

ARTIGO A SER ENVIADO AO PERIÓDICO **OECOLOGIA**

Denso dependência na dinâmica de colonização e extinção em uma metapopulação epífila de Floresta Atlântica

Lisi Dámaris Pereira Alvarenga^{1, 4}

Charles Eugene Zartman²

Kátia Cavalcanti Pôrto³

¹Endereço: Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, CCB, Av. Prof. Moraes Rêgo, s/n, Cidade Universitária, CEP 50670-901 – Recife, PE, Brasil.

² Endereço: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Departamento de Botânica, Coordenação de Pesquisas em Botânica (CPBO), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Avenida André, 2936, Bairro Petroópolis, 69083-000 Manaus, Amazonas, Brasil.

³ Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, Laboratório Biologia de Briófitas, CCB, Av. Prof. Moraes Rêgo, s/n, Cidade Universitária, CEP 50670-901 – Recife, PE, Brasil.

⁴ email: lisidamaris@yahoo.com.br. Phone/ fax: (51)(81)21268941

Denso dependência na dinâmica de colonização e extinção em uma metapopulação epífila de Floresta Atlântica

Resumo

A compreensão das causas sub-lineares dos padrões de ocupação das espécies em sistemas fragmentados é fundamental para a conservação de metapopulações. O presente estudo visou utilizar briófitas epífilas de Floresta Atlântica para testar a importância do efeito de resgate, traduzido como a denso-dependência regional das taxas de extinção, e a chuva de propágulos, i.e., denso-independência regional das taxas de colonização em uma dada escala espacial, na sustentabilidade da metapopulação. Os níveis de densidade regional de populações do musgo *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll. Hal. foram manipulados e as taxas de extinção e colonização em forófitos focais foram seguidas durante dois anos em um fragmento florestal bem preservado de Floresta Atlântica ao Nordeste do Brasil. O nível de ocupação de *C. patrisiae* na área estudada mostrou ser principalmente modulado pela dispersão via esporos e colonização de novos sítios, sem o resgate de populações já existentes. A denso-dependência das taxas de colonização sugere que não há um banco de diásporos (=esporos) persistente na escala espacial (400m²) e no lapso temporal (dois anos) abrangidos no estudo. É uma expectativa realística, portanto, que escalas espaciais de interrupção de migração maiores causem impactos consideráveis, mesmo irreversíveis, na distribuição em nível de paisagem da espécie estudada, bem como também de outros grupos com dinâmica metapopulacional e sob condições ecológicas similares.

Palavras-chave: Efeito de resgate, chuva de propágulos, fragmentação, dispersão, processos locais

Abstract

The understanding of the underlying causes of occupancy patterns is fundamental for the conservation of metapopulations. The present study aimed to use epiphyll bryophytes as a model to test the importance of rescue effect, that is the regional density-dependence of extinction rates, and the propagules rain, as a regional density-independence of colonization rates, in the metapopulation. The levels of regional abundance of populations of the moss *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll. Hal. were

manipulated and the colonization – extinction dynamics were followed along a two-year period inside a well preserved Atlantic rainforest remnant in the Northeast of Brazil. The occupancy of this species showed to be mainly controlled by dispersion via spores and colonization of new sites, without any evidence of rescue of living populations. This regional density-dependence of colonization rates suggest that there is no a persistent diaspores bank (=spores) in the spatial scale (400m²) and in the lag-time (2 years) studied. It is therefore a realistic expectative interruption of migration in spatial scales greater than this cause a significant impact, even irreversible, on the distribution of the species studied and also in other metapopulation groups with similar traits and under similar ecologic conditions.

Key-words. Rescue effect, propagule rain, fragmentation, dispersion, local processes

Introdução

De acordo com a teoria de metapopulações, a excedente presença de imigrantes produzidos por numerosas populações em escala regional pode prevenir eventos de extinção local e ajudar a manter populações localmente grandes, levando a uma correlação positiva em abundancia regional e local de populações (Hanski 1982). Esse fenômeno é conhecido como efeito de resgate (Brown e Kodric-Brown 1977, Hanski 1989) e tem sido detectado para um número de espécies de briófitas de florestas temperadas e tropicais (Löbel et al. 2006a, Zartman 2003, Zartman e Nascimento 2006). A abundância regional de populações é também influente nas taxas de colonização. Estas são positivamente correlacionadas visto que o número de populações reflete fontes de imigrantes, mas negativamente correlacionadas a partir do momento que a escassez de sítios livres começa a prevenir novas colonizações, até o ponto em que não há mais sítios disponíveis para serem colonizados (Levins 1969).

O nível de ocupação reflete tanto a quantidade como a conectividade dos sítios ocupados, ambos se traduzindo em limitação dispersiva (Hanski 1998). Em última instância, a dinâmica metapopulacional e a riqueza de espécies das comunidades refletem os padrões de ocupação e a limitação dispersiva (Zartman e Shaw 2006, Pharo e Zartman 2007, Virtanen e Oksanen 2007). Por exemplo, briófitas têm mostrado padrões de distribuição agregados (Snäll et al. 2003, 2004b, Löbel et al. 2006b), tendendo a colonizar predominantemente árvores na vizinhança de sítios colonizados

(Snäll et al. 2005), e exibindo padrões de distribuição bimodal (et al. 2006a e 2006b, Zartman 2003, Zartman e Nascimento 2006). Contudo, visto que tais padrões de distribuição, especialmente se investigados em um único momento no tempo, podem ser potencialmente explicados por um bom número de processos demográficos alternativos, tais como extinções espacialmente correlacionadas (eg. Clinchy et al. 2002), a influencia da abundancia regional de populações diretamente sobre taxas de colonização e extinção ainda aguardam evidência empírica (Pharo e Zartman 2007).

A escala espacial na qual as reduções no nível de ocupação em briófitas perceptivelmente afeta taxas de colonização ou precluye o efeito de resgate é importante para propósitos de conservação (Pharo e Zartman 2007). Em florestas temperadas, análises genéticas revelaram que distâncias de até 350 m tendem a exibir maior similaridade genética que pares separados por distâncias maiores que esta, sugerindo que os efeitos do isolamento atuam nessa escala espacial (Snäll et al. 2004a). Estudos na Amazônia central têm indicado que a base demográfica para a perda de riqueza em fragmentos florestais de 1 e 10 hectares em comunidades epífilas são as taxas de colonização (Zartman 2003, Zartman e Shaw 2006). Contudo, os limites abaixo dos quais a dinâmica metapopulacional é sustentável é um tema promissor ainda pouco investigado, especialmente em ecossistemas tropicais.

No presente estudo, nós visamos investigar tais limites em termos de escala espacial e abundância regional de populações, aplicando uma abordagem manipulativa. Nós controlamos a abundância regional de colônias do musgo tipicamente epífilo *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll. Hal. e acompanhamos as sub-seqüentes taxas demográficas em forófitos focais. Nós lançamos duas hipóteses: 1) alterações em áreas mínimas tais como 400m² serão suficientes para a interrupção nessas taxas, visto que epífilas tem mostrado uma marcada interdependência localizada na dinâmica metapopulacional (Zartman e Shaw 2006), o que implica assumir que não há um influxo constante de migrantes vindo de fora dessa área (Gotelli 1991) e 2) a falta do efeito de resgate será aparente nos sítios submetidos à depleção de colônias quando contrastados com sítios inalterados. Nós testamos essas relações por descrever, debaixo de diferentes situações de abundância regional de colônias, as taxas de colonização e extinção, as taxas de substituição (razão entre colonizações e extinções estocásticas) e os níveis de ocupação (proporção de folhas ocupadas) dentro dos forófitos focais. Fatores ambientais, bem como qualidades dos substratos e da biologia reprodutiva das colônias, foram incluídos nas análises como parâmetros co-variantes.

Material e métodos

Espécie focal

Crossomitrium patrisiae (Hookeriaceae) é um musgo pleurocárpico, que produz esporófitos em ramos laterais, com forma de crescimento tipicamente prostrada, pertencente à família Hookeriaceae (Buck 1998; Goffinet e Shaw 2009). O gênero *Crossomitrium* Müll. Hal. compreende o único grupo de musgos caracteristicamente epífilos, isto é, exclusivo da comunidade epífila, ocorrendo apenas acidentalmente em outros substratos (Buck 1998; Gradstein 1997). É endêmico e amplamente distribuído nos neotropicos, desde o sudeste do México, alcançando florestas tropicais úmidas no sudeste do Brasil (Allen 1990, Vaz e Costa 2006). A espécie apresenta gametófitos firmemente aderidos no substrato (folhas de plantas no sub-bosque e sub-dossel) através de densos tufo de rizóides na superfície ventral.

Crossomitrium patrisiae é uma espécie dióica, se reproduz sexuadamente através de união gamética com formação de esporófitos e assexuadamente através de propágulos filamentosos produzidos principalmente agrupados em ramos especializados tipicamente encurvados e com filídios curtos e densamente imbricados. Os esporos de *C. patrisiae* são pequenos (20 µm) e as gemas grandes (ca.0,4 mm em comprimento). Esta espécie foi escolhida para o estudo por apresentar quatro características interessantes para um experimento manipulativo *in situ* de processos demográficos em uma pequena escala espacial e temporal: 1) os gametófitos, esporófito e ramos especializados na produção de gemas são facilmente vistos a olho nu (cf. Allen 1990); 2) a espécie tem ciclo de vida curto (Gradstein 1997); 3) a metapopulação exhibe rápidos ciclos de colonização e extinção de colônias (cf. Sonnleitner et al. 2009) e 4) a espécie mostrou grande abundância no fragmento estudado (Alvarenga et al. 2009).

A maioria das folhas recém-colonizadas por *C. patrisiae* abriga menos de três indivíduos, mas estes são suficientes para alcançar consideráveis graus de cobertura e índices de reprodução sexuada bem sucedida (Alvarenga et al., dados não publicados). No entanto, nós denominamos essas folhas colonizadas como ‘colônias’ ao invés de ‘populações’ em vista da incerteza sobre a diversidade de entidades genéticas nas mesmas, podendo estas ser constituídas, por exemplo, apenas de clones de um única entidade.

Área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Ecológica Murici, situada nos municípios de Murici e Messias, Alagoas, Brasil, entre os paralelos 9°11'05"- 9°16'48"S e 35°45'20"- 35°55'12"O. A Reserva foi criada em maio de 2001, possui 6.116 ha e constitui uma importante unidade de proteção da Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil. A área apresenta terreno montanhoso, com altitudes variando entre 100 e 650 m, entre vales rasos e largos, típicos da superfície do Planalto da Borborema, na transição para a planície costeira (IBGE 1985). O clima é tropical, quente e úmido, com temperatura e pluviosidade média anual de 24°C e 2.200 mm, respectivamente, e uma distinta sazonalidade no regime de precipitação, sendo maio, junho e julho, os meses mais chuvosos e dezembro, janeiro e fevereiro, os mais secos (Instituto Nacional de Meteorologia, dados referentes aos anos de 1961 a 1990).

A Estação Ecológica inclui um conjunto de remanescentes de tamanhos variados, usualmente restritos aos topos de morro, com cobertura original de Floresta Atlântica Ombrófila Aberta Submontana (Velloso et al. 1991), dentro de uma matriz de cana-de-açúcar ou pastagem. A área é considerada prioritária para a conservação para vários grupos biológicos, devido às altas taxas de riqueza e endemismo, particularmente para aves (Brasil - MMA 2002). O maior e mais conservado fragmento florestal na área (ca. 2.700 ha) foi o único a abrigar inúmeras colônias de *C. patrisiae*. Como é típico das paisagens fragmentadas na Floresta Atlântica, o remanescente é confinado a topos de morro, e durante a estação chuvosa, quando a temperatura oscila em uma média de 16°C, é freqüentemente permeado por névoa. Todo o experimento foi procedido no centro deste fragmento.

Trabalho de campo

Para testar o efeito da densidade regional de populações sobre as taxas de mográficas foram procedidos experimentos de manipulação demográfica em parcelas permanentes de 400m² (20 x 20m). Previamente às manipulações, foi investigada a abundância natural média de populações na área. Para isso, foram estabelecidas parcelas de 25m² (5 x 5m) para contagem do número total de folhas colonizadas por *C. patrisiae*. Obtendo valores médios de densidade de colônias de 4.08 ± 0.50 colônias/m², o que representou ca. 8% das folhas disponíveis nessa unidade amostral. Com base nesse

valor, quatro níveis de depressão demográfica foram procedidos: 0%, 40%, 70% e 100% de populações extintas. Cuidado foi tomado para manipular também a densidade de colônias ocorrendo até altura de 4 metros acima do solo, até onde foram observadas esporadicamente colônias de *C. patrisiae* de acordo com estudos prévios na área (Alvarenga et al. 2010). Cada tratamento foi aplicado em três parcelas permanente de 400 m² distribuídas aleatoriamente no fragmento florestal. Dentro de cada parcela, oito plots de 1 x 1m foram deixados intactos, onde todas as folhas portando colônias de *C. patrisiae* foram enumeradas e acompanhadas quanto às taxas de colonização e extinção. Com raras exceções, cada plot abrigou apenas um forófito, cada um usualmente com oito a dez populações em média. Fotos hemisféricas, a 1,5 m do solo e em horário padronizado, foram tomadas em todos os plots para verificação do grau de abertura do dossel. Para isto foi utilizada câmera digital Nikon Coolpix 5400 e lente de 8mm (olho de peixe) (Frazer et al. 2000). Posteriormente, as fotos foram analisadas utilizando-se o programa GAP LIGHT ANALIZER vs. 2.0.

Dentro dos plots centrais, o número de folhas colonizadas foi contabilizado em nove censos trimestrais a partir de janeiro de 2008 até janeiro de 2010. A escolha de quatro censos anuais objetivou captar a sazonalidade climática à qual as populações estão submetidas, e posicionaram-se especificamente no auge da estação seca (janeiro), início da estação chuvosa (abril), auge da estação chuvosa (julho) e início da estação seca (outubro). Esses quatro momentos climáticos foram enumerados em ordem crescente de precipitação, isto é, janeiro – outubro – abril – julho, e esses valores foram usados como parâmetro categórico de estação climática nas análises estatísticas.

Em cada censo, um registro fotográfico com escala de medida de referência de todas as colônias foi feito para computar a presença de competidores em contato direto com *C. patrisiae* na colônia, dano no substrato, isto é, na folha, e presença de estruturas reprodutivas sexuadas (esporófitos) e assexuadas (ramos propagulíferos). Adicionalmente, e a área foliar foi computada para ca. 40% das réplicas, e a área coberta pela espécie em ca. 20% das réplicas, utilizando-se o software scion images for Windows (2000-2001 Scion corporation).

Todas as colônias dentro dos plots foram demarcadas e enumeradas individualmente, e assim, foi possível acompanhar o surgimento de novas colônias (folhas vazias que se tornaram ocupadas no período entre censos), a extinção de colônias existentes por evento determinístico (morte da colônia por queda da folha) ou estocástico (morte da colônia sem queda da folha) e eventos de re-colonização (folhas

que perderam a colônia de *C. patrisiae* por estocasticidade qualquer e em censos posteriores novamente colonizadas). O número de folhas desocupadas nos plots centrais foi contabilizado em dois momentos, dezembro de 2008 e dezembro de 2009.

No presente estudo, taxa de colonização se refere à proporção de folhas desocupadas (valor fixo deduzido da média das medidas obtidas em dezembro de 2008 e dezembro de 2009) que vieram a ser colonizadas em cada censo (novas colônias), e a taxa de extinção se refere à proporção de colônias existentes no censo n que não foram registradas no censo $n+1$. Taxas de colonização usualmente implicam a contabilização dos sítios disponíveis a cada censo. Contudo, a demanda em termos de tempo e logística geral de mapear a dinâmica de folhas desocupadas, estimadas ser ca. 10.000 na escala abrangida no presente estudo, resultaria na necessidade de aumentar o intervalo entre os censos, e portanto, perda quanto às informações à variação sazonal esperada no regime climático da área de estudo. Assim, optou-se por estimar indiretamente o número de folhas disponíveis através das médias de duas contagens realizadas, assumindo que essa variável não oscila muito ao longo do tempo (observações pessoais).

Ao final do estudo, todos os forófitos acompanhados foram trazidos à Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) e com apoio de especialistas a identidade dos mesmos pelo menos em nível de família foi obtida. Nenhuma das espécies possuía folhas pilosas (usualmente evitadas por epífilas) e a identidade do forófito usualmente tem efeitos irrelevantes na distribuição de briófitas epífilas (cf. Sonnleitner et al. 2009) e não foi então incluída nas análises.

Análise de dados

Os efeitos da densidade regional de colônias, estação climática e dos fatores locais sobre as taxas de colonização e extinção foram analisados através de Modelos Lineares com Efeitos Mistos (Crawley 2007). A densidade regional de colônias, aqui expressa pelo tratamento, e as variáveis locais foram tratadas como fatores fixos ao passo que parcela, como fator aleatório. Os fatores locais aqui dizem respeito às seguintes variáveis 1) proporção de folhas com incidência de competidores em contato direto com *C. patrisiae*; 2) proporção de folhas com incidência de indivíduos portando propágulos assexuados (gemas); 3) número de folhas com incidência de indivíduos portando propágulos sexuados (esporófitos); 4) proporção de folhas apresentando dano foliar; 5) área foliar média; 6) radiação solar difusa. A variável referente à presença de

esporófitos foi inserida em valores inteiros porque a produção de um único esporófito significa aporte de milhares de esporos, e reduzir essa informação à proporções pareceu biologicamente inadequado.

Taxas de colonização foram modeladas como função da estação climática, densidade regional de colônias, incidência de reprodução sexuada, assexuada e a radiação solar difusa. Todas as demais variáveis locais (incidência de competidores, dano foliar e área foliar) não foram incluídas porque descrevem apenas folhas recém colonizadas, e não desocupadas, as quais intuitivamente influenciam a chace de colonização. De toda forma, para fins descritivos, diferenças na frequência de ocorrência desses parâmetros debaixo de diferentes tratamentos de abundância regional de colônias foram testadas através de Análises de Variância (ANOVAs). Por outro lado, todas as condições locais poderiam influenciar as chances de extinção estocástica e, portanto foram inseridas no modelo inicial. Inicialmente todos os fatores preditivos foram inseridos em um modelo geral, o qual foi seguidamente simplificado por remover as interações e as variáveis não significativas, uma a uma. O modelo final escolhido foi aquele que apresentou o menor AIC (Akaike's Information Criterion) (Crawley 2007) o qual penaliza modelos com mais parâmetros, mesmo que tais modelos inevitavelmente reduzam a soma dos quadrados (Gotelli e Ellison 2004). As taxas de substituição (razão entre colonizações e extinções estocásticas) e o nível de ocupação (razão entre folhas ocupadas e desocupadas) nos forófitos focais foram testados para a influência da densidade regional de colônias, estação climática e todos os parâmetros locais que influenciaram significativamente as taxas de colonização e extinção. Nós usamos modelos lineares gerais seguindo o mesmo protocolo de simplificação por eliminação de interações não significativas (Crawley 2007).

Uma estimativa da expectativa de vida foi atribuída para todas as colônias que nasceram e morreram dentro do período estudando. Assim, todas as colônias presentes no primeiro censo foram excluídas em vista da impossibilidade de determinar com exatidão as suas idades. A expectativa de vida média nos diferentes tratamentos foi comparada através de modelos lineares gerais. Novamente, os testes tomaram como preditores abundância regional de colônias, estação climática e fatores locais que influenciaram significativamente taxas de extinção e colonização.

Dados de logenvidade e taxas de substituição foram transformados na base de logaritmo natural e todas as demais variáveis, inclusive as taxa de colonização e extinção, foram transformadas em arcoseno previamente aos testes. Todas as análises

estatísticas foram realizadas utilizando o software R versão 2.10.1 1 (R Development Core Team 2003) com adição das bibliotecas lme4n, nlme e MASS (Venables e Smith 1999).

Resultados

Duas mil cento e trinta e oito colônias de *C. patrisiae* foram registradas em pelo menos um censo ao longo dos dois anos de estudo. O número de colônias por censo variou de 614 a 980 (média 783 ± 119 SD), sugerindo uma taxa de substituição considerável mediada por colonizações e extinções entre censos. A presença de esporófitos, gemas e a densidade regional de colônias foram influenciaram significativamente as taxas de colonização de *C. patrisiae*, enquanto radiação solar difusa foi irrelevante (Tabela 1, Figura 1). Não houve sazonalidade significativa referente às estações climáticas, sendo observadas até tendências opostas nos mesmos períodos dos diferentes anos (eg., julho – outubro) (Figura 1). Plots inalterados quanto à densidade regional de colônias mostraram sempre taxas de colonização superiores independente da estação climática (Figura 1).

Setecentos e quarenta e nove eventos de extinção determinística e 547 de extinção estocástica, dos quais apenas um foi seguido de re-colonização, foram registrados durante o estudo. Nenhuma das variáveis incluídas neste estudo influenciou as taxas de extinção (mas veja adiante para presença de gemas). Manipulações na abundância regional de colônias não causaram aumentos nas taxas de extinção (Figura 2), conforme era esperado, tampouco levaram a expectativas de vida diferenciadas (baseado em 303 colônias que surgiram e se extinguíram por causas estocásticas no período estudado). A expectativa média de vida na área em geral foi ca. 2,75 ($\pm 1,81$ SD) censos, ou seja, um máximo de aproximadamente 9 meses. Esporófitos foram raros em situações atendendo os pré-requisitos para análise da longevidade e, portanto, pouco pode ser dito sobre sua influência nesse dado. No entanto, a produção de gemas mostrou um forte efeito positivo sobre longevidade (modelo linear geral, coeficiente $3.195e-01$, $p < 0.0001$). Em concordância, essa diminuição na chance de extinção, traduzida aqui como maior longevidade, que parece ser causada pela produção de gemas aparentemente repercutiu em menores taxas de substituição nos esporófitos focais (um efeito negativo da produção de gemas foi observado sobre a taxa de substituição (modelo linear geral, coefficient: -0.309 ; $p < 0.05$). Esporófitos, por sua vez,

influenciaram positivamente (modelo linear geral coeficiente: 0.086; $p < 0.05$). A abundância regional de colônias e a estação climática, por sua vez, não afetaram taxas de substituição. Todos os plotes focais em todos os censos exibiram taxas de substituição > 1 (Figura 3), o que indica que colonizações em geral superaram extinções, em última instância explicando o aumento observado nos níveis de ocupação (Figura 4). O nível de ocupação foi marcadamente distinto entre os diferentes tratamentos de abundância regional de colônias (modelo linear geral, coeficiente: -0.002; $p < 0.0001$) e seguiu tendências crescentes em todos, exceto no tratamento de 100% de depleção regional de colônias (Figura 4).

A área foliar média das folhas colonizadas por *C. patrisiae* não diferiu entre tratamentos (ANOVA, $F_{3, 92} = 116.2$, $p = 0.96$). A área proporcional ocupada pela espécie sobre a folha e o número de indivíduos na população médios foram 10 (± 0.05 SD)% e 2,27 (± 3.16 SD), respectivamente. A maioria das folhas colonizadas por *C. patrisiae* (63%) apresentou algum tipo de dano foliar, sendo que em média tal dano afetou ca. 1% da área disponível, com raros casos de contato direto com indivíduos da espécie focal e de danificação adquirida; colonizações ocorreram em folhas já danificadas na quase totalidade dos casos. A proporção de folhas colonizadas por *C. patrisiae* exibindo dano foliar foi superior no tratamento 100% (média 84% ± 16 SD) em relação aos demais tratamentos (sempre abaixo de 70%) ($F_{3, 92} = 0.25$, $p < 0.05$), mas o tempo de vida de populações em folhas com dano *versus* sem dano não foi significativamente diferente ($t = 0.4443$, $df = 300$, $p = 0.65$), podendo dano foliar ser considerado irrelevante para a chance de extinção estocástica, como de fato o foi. A queda da folha, traduzida na taxa de extinção determinística, também não foi afetada por essa variável, conforme mencionado anteriormente. A proporção de folhas colonizadas onde *C. patrisiae* esteve em contato direto com competidores foi superior no tratamento 0% (média 21% ± 21 SD), seguido do tratamento 40% (14% ± 16 SD), 70% (12% ± 14 SD) e 100% (5% ± 11 SD) (ANOVA, $F_{3, 92} = 0.11$, $p < 0.05$), porém a presença de competidores não afetou a expectativa de vida da população ($t = 1.0654$, $df = 32.429$, $P = 0.29$).

Discussão

Regentes da dinâmica de colonização e extinção de *C. patrisiae*

O nível de ocupação de *C. patrisiae* na área estudada mostrou ser principalmente modulado pela colonização de novos sítios, sem o resgate de populações já existentes. Tais colonizações provêm de imigrantes produzidos localmente, ie., esporófitos, mas também regionalmente, indicado pelas respostas aos níveis de abundância regional. A denso-dependência das taxas de colonização sugere que não há um banco de diásporos (=esporos) persistente na escala espacial (400m²) e no lapso temporal (dois anos) abrangidos no estudo, confirmando nossa primeira hipótese. Por sua vez, a denso-independência das taxas de extinção, isto é, a insensibilidade desse parâmetro à densidade regional de populações, dispensa a possibilidade de efeito de resgate no sistema, contrário a nossas expectativas expressas na segunda hipótese. Ademais, o limite em termos de densidade regional de colônias abaixo do qual a metapopulação se sustenta não ficou evidente, pois em todos os tratamentos, colonizações superaram extinções (taxas de substituição) e a repercussão nos níveis de ocupação nos forófitos focais evidenciou um máximo de estagnação (no caso do tratamento 100%), e não de diminuição.

Uma fonte externa de migrantes independentes dos níveis de ocupação regional na epífila estudada poderia se sustentar com base na existência de um banco de diásporos aéreo. Disponibilidade de propágulos em tempo e espaço é reconhecidamente uma função tanto de dispersão *ex situ* por vias aéreas como de persistência *in situ* via propágulos enterrados em um banco terrestre (Ross-Davis e Frego 1994). O banco aéreo pode refletir o aporte local, regional (comunidades vizinhas) e até mesmo global de esporos e gemas minutas (Van Zanten e Pocs 1981). Embora o padrão de disposição de esporos de briófitas seja altamente leptocúrtico, dentro de um raio máximo de 2 metros (Pohjamo et al. 2006; Rydin 2009), a proporção de esporos depositados sempre difere do total produzido na fonte, indicando que frações são carregadas por distâncias maiores (Hutsemekers et al. 2008). As distâncias através das quais esporos podem ser transportados dentro de florestas tropicais é completamente desconhecida, mas os resultados do presente estudo sugerem bancos aéreos são limitados em áreas de 400m² para epífilas dióicas com esporos de tamanho similar a *C. patrisiae*.

Apesar da relativa ausência de fontes externas de migrantes e da direta dependência das colonizações em relação à quantidade manipulada de fonte de migrantes, esses migrantes parecem não resgatar populações locais nem afetar sua longevidade. Aparentemente, migrantes de *C. patrisiae* são mais bem vindos em sítios vazios, em coerência com a virtual ausência de re-colonizações observadas no estudo. A

presença de indivíduos precludirem a germinação de esporos via substâncias alelopáticas (eg. Kato-Noguchi et al. 2000) ou estes exaurirem os recursos locais, embora o substrato pouco oferece à briófitas nesse sentido (Monge-Nágera e Blanco 1995, Wanek e Pörtl 2005 mas veja Boyd et al. 1999; Hietz et al. 2002), são possibilidades remotas. O mais provável é que o tempo de vida remanescente de sítios após extinções estocásticas de populações não seja longo o suficiente para incorrer boas chances de re-colonização.

Nenhum dos fatores incluídos no presente estudo mostrou qualquer influência significativa nas taxas de extinção de *C. patrisiae* (exceto o efeito indireto da produção de gemas aferido nas análises de longevidade). Referente à competição, um estudo minucioso, com a estimativa do grau de interação entre competidores, ainda é necessário para saber o efeito dessa interação na mortalidade de indivíduos de *C. patrisiae*. Competição é assunto controverso nas briófitas, sendo reportados tanto efeitos positivos (Pedersen et al. 2001) como negativos (Okland e Okland 1996, Wiklund e Rydin 2004, Crowley et al. 2005). Comunidades epífitas são usualmente não interativas (Snall et al. 2004b, Löbel et al. 2006a) e provavelmente o mesmo se dá em epífilas, devido às elevadas taxas de substituição de substrato (Zartman e Shaw 2006). No entanto, altos índices de cobertura (25 - 45% da área foliar) e diversidade de espécies (casos de 25 -30 espécies em uma única folha já foram registrados) (Lucking 1997, Coley et al. 1993, Sonnleitner et al. 2009) são associados a condições microclimáticas favoráveis (Coley et al. 1993; Sonnleitner et al. 2009). Padrões conclusivos quanto a competição em sistemas epífilos ainda não são claros e merecem estudos em escala refinada (mas veja Coley 1993 para competição entre hepáticas e líquens em uma floresta úmida no Panamá).

Ao passo que dano no substrato foi irrisório em termos de área afetada e irrelevante na longevidade ou nas chances de extinção, a irrelevância da área do substrato foi inédita para uma metapopulação de briófitas. Em florestas temperadas, o diâmetro das árvores é um indicativo de tempo sob o qual o substrato esteve disponível para colonização bem como da chance de dispersão de gemas por pequenos animais (Snall et al. 2003) ou mesmo da qualidade do substrato (Glime 2006). No caso de folhas em florestas tropicais, contudo, área é uma característica taxonômica e não genealógica, e assim, pouco remete à qualidade ou idade, isto é, tempo de exposição. O sub-bosque abriga folhas na escala de milhares de unidades, as quais apresentam uma faixa de variação em tamanho relativamente estreita, e intuitivamente, a mesma chance de serem

colonizadas. Somando-se a isto, epífilas mesmo nas mais favoráveis condições não ocupam todas as folhas disponíveis na floresta; os efeitos positivos da interação (Mueller e Wolf-Mueller 1991) poderiam não compensar os negativos (Coley et al. 1993) e a interação ser ecologicamente insustentável. No caso de *C. patrisiae*, o qual ocorre com elevada abundância nos fragmento florestal estudado (ca. 5 colônias por m²), a espécie coloniza apenas 8% das folhas disponíveis na área. Por fim, epífilas não respondem ao total de espaço disponível (graus de cobertura superiores a 40% são raros). Assim, é extremamente improvável que área “alvo” disponível para colonizações seja exaurida e represente algum problema para sistemas epífilos, em coerência com os resultados do presente estudo.

A proporção normal de sítios ocupados por *C. patrisiae*, embora baixa, é a priori suficiente para sustentar metapopulações viáveis da espécie na área. Com larga disponibilidade de sítios disponíveis, o resgate de populações parece ser estratégia de pouco uso para *C. patrisiae*, sendo a habilidade de alcançar com sucesso novos sítios mais importantes para a persistência em longo prazo. No presente estudo, os efeitos deletérios da redução de populações vizinhas nas taxas de colonização foram suficientes para freiar o aumento nos níveis de ocupação nos plots focais dos tratamentos mais extremos (100% de eliminação de populações regionais), aumento este observado em todos os demais tratamentos (Figura 5).

O modelo de manchas dinâmicas (Snall et al. 2003) os quais designam bem as condições epífitas (Snall et al. 2003; Löbel et al. 2006a, 2006b) e, intuitivamente, também as condições epífilas (Zartman e Nascimento 2006), assumem que as taxas de extinção são governadas pela substituição de manchas, ao passo que extinções estocásticas com respectiva integridade da mancha são menosprezíveis. O modelo pode adequadamente descrever a dinâmica de espécies com baixas habilidades dispersivas, entre elas as suscepcionais tardias (Löbel et al. 2006a). Este não parece ser o caso das epífilas, apesar do extremo dinamismo dos seus substratos: tanto em *R. flaccida* na Amazônia (Zartman et al., *dados não publicados*) como em *C. patrisiae* na Floresta Atlântica no presente estudo, causas estocásticas perfazem 40% do total de extinções. Ademais, igualmente às espécies suscepcionais tardias, essas colonistas transitórias dependem enormemente de habilidade de dispersão para assegurar a persistência da metapopulação em longo prazo.

Padrões de ocupação (abundância local *versus* abundância regional) são tipicamente usados para inferir processos de colonização dependentes de distância (Gu

et al. 2001; Snall et al. 2003; Zartman e Nascimento 2006; Löbel 2006a). Precaução é necessária, contudo, visto que tais padrões, especialmente se estudados em apenas um ponto no tempo, podem ser potencialmente explicados por processos demográficos alternativos (e.g. Clinchy et al. 2002). Ademais, a existência de padrões adicionais àqueles descritos por Hanski (1982) como “urbano” e “rural” no contexto das briófitas (Söderström e Herben 1997) sugerem que os níveis de ocupação podem ser, ao invés de estáticos, status constantemente mutáveis nas espécies. Por exemplo, espécies rurais são distribuídas em uma larga faixa regional, mas sempre com populações pequenas. Esse padrão provavelmente não existe em estabilidade (Söderström 1988). Se dispersão é eficiente o suficiente para colonizar longas distâncias, deveria supostamente ser eficiente em escala local. É muito mais provável que espécies rurais estejam ou decrescendo ou expandindo em tamanho populacional aonde o habitat vem mudando mais rápido que a dinâmica populacional tem tido tempo de regular suas ocorrências, como diante da fragmentação das florestas (Söderström 1988). Como um exemplo, Hassel e Söderström (2003) apresentam evidência de que a recente expansão de áreas montanas para terras baixas na península escandinava do musgo *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. é vinculada à necessidade da espécie de manchas de habitat pequenas e agrupadas que vem se tornando mais comuns em terras baixas com a construção de vias rodoviárias. Ademais, Hassel et al. (2005) descobriram que fenótipos de populações em terras baixas (referente a estratégias reprodutivas) são mais invasivos. Intuitivamente, assim como esta espécie tem desenvolvido um comportamento invasivo, briófitas com históricos de vida menos flexíveis, como as residentes perenes, podem ser mais suscetíveis a alterações da configuração de habitat na paisagem, provavelmente respondendo com contrações em seu padrão de ocorrência.

Conservação e pesquisas futuras

A necessidade de confirmar o enorme montante de evidência indireta da importância da dispersão através de estudos quantitativos especificamente das taxas de colonização e extinção é fundamental para esclarecer quais parâmetros demográficos são mais sensíveis aos efeitos da recorrente fragmentação do habitat, oferecendo cartas-chave para estratégias de conservação mais eficientes para briófitas (Pharo e Zartman 2007). Em vista disso, nós objetivamos na presente pesquisa detectar os limites em escala espacial e em termos de abundância regional de colônias, bem como os processos

demográficos nos quais esses parâmetros atuam, para uma espécie singular de epífilas em floresta Atlântica. Nossos resultados sugerem que depressões nos níveis de ocupação em uma escala tão pequena quanto 400m² afetam consideravelmente taxas de colonização levando à estagnação nos níveis de ocupação em forófitos focais. Nós acreditamos que as repercussões nos níveis de ocupação poderiam ser mais evidentes se o experimento incluísse a manutenção, com depleções periódicas de colônias recém-chegadas, dos níveis de abundância de colônias nas parcelas permanentes, o que não foi o caso. Também cogitamos a possibilidade da dinâmica intra-forófito mascarar os efeitos a longo prazo da variável regional. Em toda instância, as respostas nas taxas de colonização sugerem que é uma expectativa realística que escalas espaciais de interrupção de migração maiores de 400m² causem impactos consideráveis na distribuição da espécie em nível de paisagem.

Diferenças substanciais no investimento reprodutivo são esperadas entre metapopulações briofíticas de acordo com o nível de instabilidade do substrato, e assim, a biologia reprodutiva dessas plantas em ambientes tropicais, com epífilas liderando as candidatas mais oportunas, representa um campo promissor para futuras pesquisas. Enquanto o tempo despreendido entre o estabelecimento e a primeira produção de esporos em briófitas de metacomunidades em florestas boreais é grande (eg., 19 – 29 anos em *Neckera pennata* Hedw., Wiklund & Rydin 2004), levando a lapsos de tempo enormes entre a alteração do habitat e a resposta da briófita, briófitas epífilas completam ciclos de vida em menos de 12 meses e certamente respondem de forma imediata a perturbações. Isto acresce o suporte para a inclusão das epífilas como bioindicadores-chave em florestas tropicais.

Os padrões encontrados em *C. patrisie* quanto ao efeito de resgate não devem ser interpretados incondicionalmente. Um estudo similar ao presente recentemente conduzido com *Radula flaccida* na Amazônia (Zartman et al., *dados não publicados*) trouxe indicativos do efeito de resgate nessa espécie. Eventos de re-colonização ocorreram em uma frequência de 10%, em contraste com *C. patrisiae*, onde foram ausentes. No entanto, em ambas as espécies, taxas de colonização responderam prontamente aos experimentos. Nós sugerimos, portanto, que a conservação de briófitas epífilas deve focar em fatores que afetam a habilidade de dispersão, com condições microclimáticas líderes nesse aspecto (Coley 1993; Sonnleitner et al. 2009). Microclima, i.e., umidade relativa e disponibilidade de luz, são reconhecidas como os principais condutores da distribuição de epífilas (Coley et al. 1993; Monge-Nájera

1989; Richards 1984; Wu et al. 1987), mas nós acreditamos que a faixa de variação da única variável microclimática aferida no presente estudo – incidência luminosa - foi curta para especulações no tema.

A sincronia da proporção de sítios ocupados entre tratamentos ao longo do tempo sugerem que o universo estudado está subordinado ao mesmo regime ambiental. Não é possível avaliar o papel de microclima como principal regente do desempenho de dispersão. No entanto, essa possibilidade é real, indicado pela completa ausência de *C. patrisiae* em fragmentos pequenos e perturbados na área estudada (Alvarenga et al. 2009). Dispersão rege provavelmente não apenas a distribuição nos fragmentos, mas também dentro deles; espécies com reprodução sexual freqüente colonizam mais sítios nos fragmentos (Alvarenga et al. 2009) mostraram que. Portanto, nós sugerimos que estudos futuros devem abordar mais espécies, em uma paisagem mais ampla com diversas situações microclimáticas para uma compreensão mais cabal dos processos que governam a dinâmica de metapopulações desse grupo chave para a conservação da brioflora de florestas tropicais.

Agradecimentos

Agradecemos ao apoio financeiro da Fundação O Boticário de Proteção à Natureza (FBPN) e da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e o apoio logístico do Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN).

Referências

- Allen B (1990) A revision of the Genus *Crossomitrium*(Musci: Hookeriaceae). *Trop Bryology* 2: 3-34.
- Alvarenga LDP, Pôrto KC, Oliveira JRPM (2010) Habitat loss effects on spatial distribution of non-vascular epiphytes in a Brazilian Atlantic forest. *Biodivers Conserv* 19: 619-635.
- Alvarenga LDP, Pôrto KC, Silva MPP (2009) Relations between regional- local habitat loss and metapopulation properties of epiphyllous bryophytes in the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 41: 682-691.

- Boyd RS, Jaffre T, Odom JW (1999) Variation in nickel content in the nickel-hyperaccumulating shrub *Psychotria douarrei* (Rubiaceae) from New Caledonia. *Biotropica*. 31: 403-410.
- Brasil-MMA (2002) Biodiversidade Brasileira: Avaliação e Identificação de Áreas e Ações Prioritárias para Conservação, Utilização Sustentável e Repartição de Benefícios da Biodiversidade Brasileira. Brasília, Ministério do Meio Ambiente.
- Buck WR (1998) Pleurocarpous mosses of the West Indies. *Mem of the N Y Bot Gard* 1: 1- 401.
- Brown JH, Kodric-Brown A (1977) Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- Clinchy M, Hayden DT, Smith AT (2002) Pattern does not really equal process: what does patch occupancy really tell us about metapopulation dynamics? *Am Nat* 159: 351- 362.
- Coley PD, Kursar TA, Machado JL (1993) Colonization of tropical rain forest leaves by epiphylls: effects of site and host plant leaf lifetime. *Ecology* 74:619-623.
- Crawley MJ (2007) *The R Book*. Imperial College London at Silwood Park, UK
- Crowley PH, Stieha C, McLetchie DN (2005) Overgrowth competition, fragmentation and sex-ratio dynamics: a spatially explicit, sub-individual-based model. *J Theor Biol* 233: 25- 42.
- Frazer GW, Trofymow JA, Lertzman KP (2000) Canopy openness and leaf area in chronosequences of coastal temperate rainforests. *Can J For Res* 30:239-256.
- Glime J (2006) [online] Bryophyte Ecology. Homepage: www.bryoecol.mtu.edu/
- Goffinet B, Shaw J (2009) *Bryophyte Biology*. 565 p. Cambridge University Press, USA.
- Gotelli NJ (1991) Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *Am Nat* 138: 768-776.
- Gotelli NJ, Ellison AM (2004) *A Primer of Ecological Statistics*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Gradstein SR (1997) The taxonomic diversity of epiphyllous bryophytes. *Abstr Bot* 21:15-19.
- Gu WD, Kuusinen M, Konttinen T, Hanski I (2001) Spatial pattern in the occurrence of the lichen *Lobaria pulmonaria* in managed and virgin forests. *Ecography* 24: 139-150.

- Hanski I (1982) Dynamics of regional distributions: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- Hanski I (1999) *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Hanski I, Ovaskainen O (2000) The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* 404:755-758.
- Hassel K, Pedersen B, Söderström LM (2005) Age and size at maturity in mountain and lowland populations of the expanding moss *Pogonatum dentatum*. *Plant Ecol* 179:207-216.
- Hassel k, Söderström LM (2003) Life history variation of *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. L contrasting habitats. *J Hattori Bot Lab* 93: 215- 222.
- Hietz P, Wanek W, Wania R, Nadkarni N (2002) ¹⁵N natural abundance in a montane cloud forest canopy as an indicator of nitrogen cycling and epiphyte nutrition. *Oecologia*. 131: 350-355.
- Hutsemekers V, Dopagne C, Vanderpoorten A (2008) How far and how fast do bryophytes travel at the landscape scale? *Divers Distrib* 14: 483-492.
- IBGE (1985) *Atlas Nacional do Brasil: Região Nordeste*. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- Kato-Noguchi H, Seki T, Shigemori H (2010) Allelopathy and allelopathic substance in the moss *Rhynchostegium pallidifolium*. *J Plant Physiol* 167:468-71.
- Levins R (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull Entomol Soc Am* 15: 237-240.
- Löbel S, Snäll T, Rydin H (2006a) Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. *J Ecol* 94: 856-68.
- Löbel S, Snäll T, Rydin H (2006b). Species richness patterns and metapopulation processes - evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. *Ecography* 29: 169-82.
- Löbel S, Snäll T, Rydin H (2009) Mating system, reproduction mode and diaspore size affect metacommunity diversity. *J Ecol* 97: 176-185.
- Lücking A (1997) Diversity And Distribution Of Epiphyllous Bryophytes In A Tropical Rainforest In Costa Rica. *Abstr Bot* 21: 79-87.
- Monge-Nágera J (1989) The relationship of epiphyllous liverworts with leaf characteristics and light in Monte Verde, Costa Rica. *Cryptogamie Bryologie* 10:345-352.

- Monge-Nágera J, Blanco MA (1995) The influence of leaf characteristics on epiphyllic cover: a test of hypothesis with artificial leaves. *Trop Bryology* 11:5- 9.
- Økland RH, Økland T (1996) Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. II. Effects of density. *J Ecol* 84: 63-69.
- Pedersen B, Hanslin HM, Bakken S (2001) Testing for positive density-dependent performance in four bryophyte species. *Ecology* 82:70–88
- Pharo EJ, Zarman CE (2007) Bryophytes in a changing landscape: The hierarchical effects of habitat fragmentation on ecological and evolutionary processes. *Biol Conserv* 135: 315-325.
- Pohjamo M, Laaka-Lindberg S, Ovaskainen O, Korpelainen H (2006) Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Evol Ecol* 20: 415- 430.
- R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Richards PW (1984) The ecology of tropical forest bryophytes. Pp.1233- 1270 in Schuster R. M. (ed.). *New manual of bryology*. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan.
- Ross-Davis AL, Frego KA (2004) Propagule Sources of Forest Floor Bryophytes: Spatiotemporal Compositional Patterns. *Bryologist* 107: 88-97.
- Rydin H (2009) Population and community ecology of bryophytes. In: Shaw AJ, GoYnet B (eds) *Bryophyte biology*, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, pp 393-444
- Snäll T, Ehrlén J, Rydin H (2005) Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in landscape. *Ecology* 86: 106-115.
- Snäll T, Fogelqvist J, Ribeiro PJ Jr, Lascoux M (2004a) Spatial genetic structure in two congeneric epiphytes with different dispersal strategies analysed by three different methods. *Mol Ecol* 13:2109- 2119
- Snäll T, Hagström A, Rudolphi J, Rydin H (2004b) Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales - importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography* 27: 757-66.
- Snäll T, Ribeiro PJ, Rydin H (2003) Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations of epiphytic bryophytes: local conditions versus dispersal. *Oikos* 103:566-578.

- Söderström L (1988) The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden. *Biol Conserv* 45: 169-178.
- Söderström L, Herben T (1997) Dynamics of bryophyte metapopulations. *Adv Bryology* 6: 205-40.
- Sonnleitner M, Dullinger S, Wanek W, Zechmeister H (2009) Microclimatic patterns correlate with the distribution of epiphyllous bryophytes in a tropical lowland rain forest in Costa Rica. *J Trop Ecol* 25:321- 330.
- Van-Zanten BO, Pócs T (1981) Distribution and dispersal of bryophytes. *Adv Bryology* 1: 479-562.
- Vaz TF, Costa DP (2006) Os gêneros *Brymela*, *Callicostella*, *Crossomitrium*, *Cyclodictyon*, *Hookeriopsis*, *Hypnella* e *Trachyxiphium* (Pilotrichaceae, Bryophyta) no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Acta bot. bras.* 20: 955-973.
- Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA. (1991) Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Venables WN, Smith DM (1999) *An Introduction to R*.
- Virtanen R, Oksanen (2007) The effects of habitat connectivity on cryptogam richness in boulder metacommunity. *Biol Cons* 135: 415–422.
- Wanek W, Pörtl K (2005) Phyllosphere nitrogen relations: reciprocal transfer of nitrogen between epiphyllous liverworts and host plants in the understorey of a lowland tropical wet forest in Costa Rica. *New Phytologist* 166: 577-588.
- Wiklund K, Rydin H (2004) Colony Expansion of *Neckera pennata*: Modelled Growth Rate and Effect of Microhabitat, Competition, and Precipitation. *Bryologist* 107: 293-301.
- Wu PC, Li DK, Gao CH.(1987) Light and epiphyllous liverworts in the subtropical evergreen forests of South-Eastern China. *Symp Biol Hungarica* 35:27- 32.
- Zartman CE (2003) Forest fragmentation effects on epiphyllous bryophyte communities in central Amazonia. *Ecology* 84: 948-954.
- Zartman CE, Nascimento HE (2006) Are patch-tracking metacommunities dispersal limited? inferences from abundance-occupancy patterns of epiphylls in Amazonian forest fragments. *Biol Conserv* 127: 46-54.
- Zartman CE, Shaw AJ (2006) Metapopulation extinction thresholds in rain forest remnants. *Am Nat* 167:177- 189.

Tabela 1. Resultados do melhor modelo linear misto das taxas de colonização e extinção de *C. patrisiae* na Estação Ecológica Murici.

Variável preditiva	Coefficiente	S.D.	d.f.	t-value	<i>p</i>
(Intercept)	0.1884	0.0232	754	8.0998	0.0000
Regional abundance of colonies	-0.0013	0.0003	10	-3.8652	<0.05*
Proportion of colonies producing gemmae	-0.0787	0.0301	754	-2.6093	<0.05*
Total number of colonies producing sporophytes	0.0205	0.0082	754	2.5010	<0.05*
AIC = -312.76					

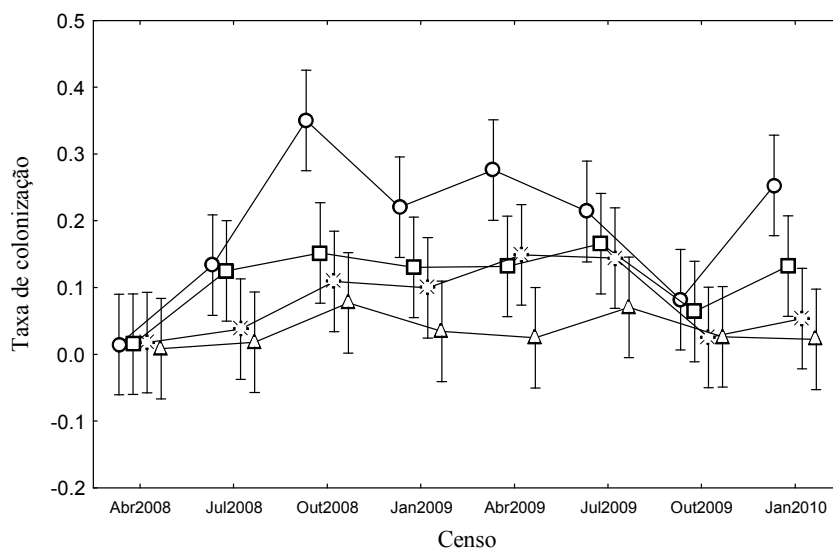


Figura 1. Taxas de colonização (número de folhas colonizadas no momento $t + 1$ / número de folhas desocupadas no momento t) de *C. patrisiae* nos plots permanentes debaixo dos tratamentos de depressão demográfica manipulada ao longo dos censos na Estação Ecológica Murici. Valores médios $\pm$ 95% de intervalo de confiança são mostrados. Círculos, quadrados, estrelas e triângulos representam, respectivamente, 0%, 40%, 70% e 100% de depleção regional de populações.

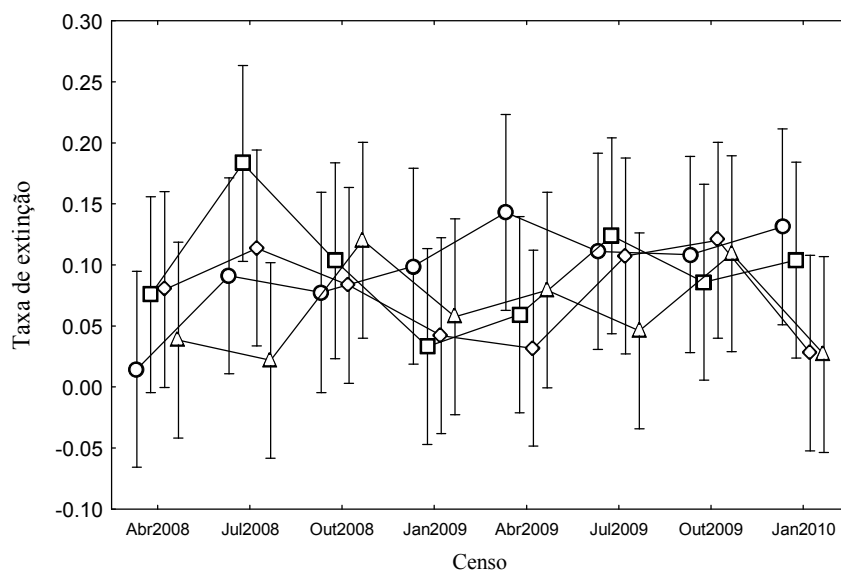


Figura 2. Taxas de extinção (número de folhas extintas no momento $t + 1$ / número de folhas colonizadas no momento t) de *C. patrisiae*. Valores médios $\pm$ 95% de intervalo de confiança são mostrados. Círculos, quadrados, estrelas e triângulos representam, respectivamente, 0%, 40%, 70% e 100% de depleção regional de populações.

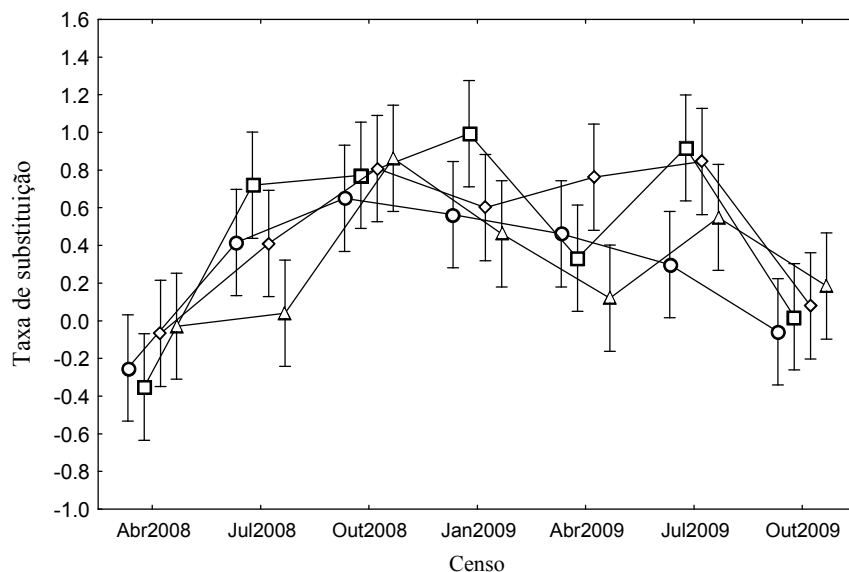


Figura 3. Taxas de substituição, isto é, razão entre o número absoluto de colonizações e extinções de populações de *C. patrisiae*, nos plots permanentes debaixo dos tratamentos de depressão demográfica manipulada. Valores médios $\pm$ 95% de intervalo de confiança são mostrados. Círculos, quadrados, estrelas e triângulos representam, respectivamente, 0%, 40%, 70% e 100% de depleção regional de populações.

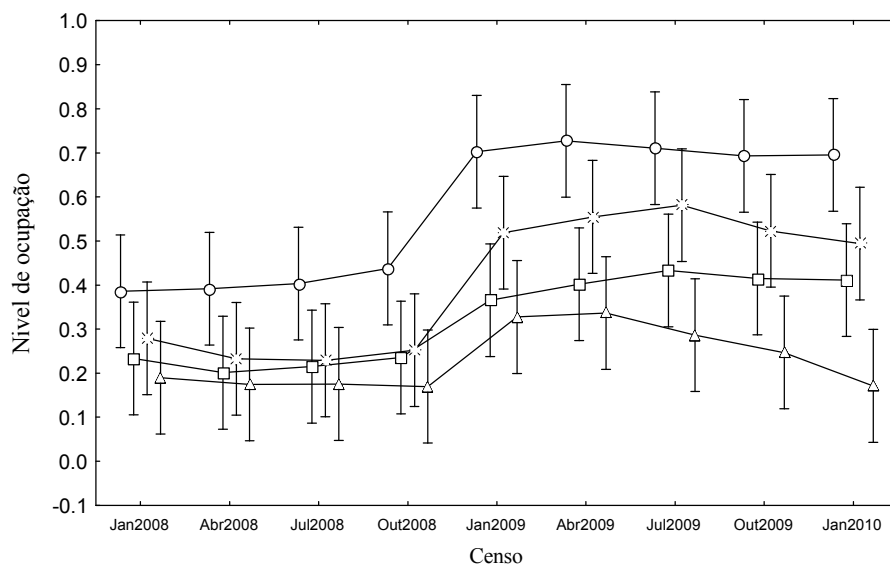


Figura 4. Proporção de folhas ocupadas por *C. patrisiae* nos plots permanentes debaixo dos tratamentos de depressão demográfica manipulada na área. Valores médios $\pm$ 95% de intervalo de confiança são mostrados. Círculos, quadrados, estrelas e triângulos representam, respectivamente, 0%, 40%, 70% e 100% de depleção regional de populações.

5. MANUSCRITO 2

**RAZÃO SEXUAL, SEGREGAÇÃO ESPACIAL E TAXAS DE FERTILIZAÇÃO EM
UMA METAPOPOPULAÇÃO DO MUSGO EPÍFILO NEOTROPICAL
CROSSOMITRIUM PATRISIAE (BRID.) MULL. HAL.**

ARTIGO A SER ENVIADO AO PERIÓDICO **OIKOS**

Razão sexual, segregação espacial e taxas de fertilização em uma metapopulação do musgo epífilo neotropical *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Mull. Hal.

Lisi Dámaris Pereira Alvarenga^{1 4}

Irene Bisang²

Kátia Cavalcanti Pôrto³

¹ Endereço: Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, CCB, Av. Prof. Moraes Rêgo, s/n, Cidade Universitária, CEP 50670-901 – Recife, PE, Brasil.

² Endereço: Swedish Museum of Natural History, Dept of Cryptogamic Botany, Box 50007, SE-104 05 Stockholm, Sweden.

³ Endereço: Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, Laboratório Biologia de Briófitas, CCB, Av. Prof. Moraes Rêgo, s/n, Cidade Universitária, CEP 50670-901 – Recife, PE, Brasil.

⁴ email: lisidamaris@yahoo.com.br. Phone/ fax: (51) (81)21268941

Razão sexual, segregação espacial e taxas de fertilização em uma metapopulação do musgo epífilo neotropical *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll. Hal.

Resumo

Briófitas são tipicamente adaptadas à vida em habitats naturalmente fragmentados e, portanto dependem fundamentalmente de eficientes estratégias dispersivas. No presente estudo, nós investigamos a biologia reprodutiva do musgo neotropical *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll. Hal. em Floresta Atlântica para investigar quais estratégias asseguram a sobrevivência do mesmo no dinâmico sistema epífilo em que se vive. Exemplares de *C. patrisiae* foram coletados ao longo de dois anos em ca. 150 forófitos com colônias íntegras e indivíduos de *C. patrisiae* saudáveis. Todos os indivíduos dentro das colônias foram estudados quanto ao tamanho do gametófito, expressão sexual (presença e número de gametoécios) e, no caso de indivíduos femininos, número de arquegônios fertilizados (i.e, esporófitos) e distância para o indivíduo do sexo masculino mais próximo. O padrão de dominância do sexo feminino recorrente nas briófitas não foi observado em *C. patrisiae*. Ao contrário, tanto em nível de metapopulação como em nível de indivíduos a predominância foi tendenciosa para o sexo masculino, na razão de 0.40♀: 1♂ (das colônias unissexuais) e 0.43♀: 1♂ (dos indivíduos expressando o sexo), respectivamente. As elevadas taxas de expressão sexual (76%) e de fertilização (90% das colônias bissexuais, 40% do total de indivíduos femininos estudados, e 75% das que ocorreram em colônias bissexuais) registradas neste estudo para *C. patrisiae* não encontram precedentes em quase nenhuma briófito dióica estudada até então. Tais resultados apontam para a interdependência da dinâmica metapopulacional e biologia reprodutiva e contribuem para o entendimento dos fatores sublineares das razões sexuais tendenciosas recorrentes dentre as briófitas.

Palavras-chave: Dioícia, dispersão, epífilas, dinâmica metapopulacional

Abstract

Bryophytes develop on spatially fragmented habitats and rely on efficient dispersal for the long-term survival. In this study we aimed to investigate the reproductive biology of the neotropical moss *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll. Hal. in Atlantic rainforest to investigate which strategies ensure its survival under such an unstable and patchy epiphyllous system where it grows. For this, samples of *C. patrisiae* were collected along two years in nearly 150 phorophytes harbouring healthy colonies. All shoots in

the colonies were studied regarding size, sexual expression (presence and number of gametoeidia produced), and in the case of females, also the number of gametoeidia fertilized and the distance for the nearest male. The so-common bias toward the female gender was not observed in *C. patrisiae*. On the opposite, the male sex dominated in individual ($0.40\text{♀} : 1\text{♂}$ of individuals expressing sex) and metapopulation ($0.43\text{♀} : 1\text{♂}$ of unisexual populations) levels. The high rates of sexual expression (76% of examined shoots) and fertilization (90% of bisexual populations, 40% of total females and 75% of females occurring in bisexual colonies) has never been reported before for any bryophyte. Our results point for a strong dependence of reproductive biology and maintenance of metapopulation dynamics and help to understand the underlying causes of biased sex ratios on bryophytes.

Key-words: Dioicy, epiphylls, metapopulation dynamics

Introdução

Organismos adaptados à vida em ambientes instáveis delegam sua sobrevivência à elevada produção de migrantes, quer para estágios de dormência quer para colonização de novos sítios (Söderström e Herben 1997). Briófitas comumente exibem especialização por substratos efêmeros em ambientes florestais (Glime 2006). Visto que propágulos sexuais são menores e alcançam maiores distâncias (Longton 2006), fatores que previnem o sucesso da reprodução sexuada são de importância fundamental na dinâmica metapopulacional das briófitas em ambientes florestais.

O sucesso reprodutivo sexual de briófitas dióicas é menor que das monóicas (Söderström e During 2005, Glime 2006) e, portanto, as primeiras usualmente dependem de vias assexuadas para expansão e manutenção de populações locais (Longton 2006). Tais expansões por vias assexuadas levam à segregação espacial dos sexos, resultando em última instância na ausência de um dos sexos em escala local (Shaw 1993), regional (McLetchie e Puterbaugh 2000) ou mesmo global, sendo um dos sexos desconhecido para algumas espécies de briófitas (Bisang e Hedenäs 2005). Populações completamente femininas são mais comuns, e quando ocorrendo ambos os sexos na população, o padrão de dominância feminina em número de indivíduos se repete (Glime 2006). Taxas de germinação diferenciadas têm sido reportadas para algumas espécies (Shaw e Gaughan 1993, McLetchie 1992), mas aspectos ambientais parecem ser mais importantes na questão.

Algumas espécies exibem especialização de habitat sexo-específica, onde muitas vezes a presença de indivíduos masculinos e o nível de investimento em estruturas sexuadas nestes é vinculada a micro-sítios mais amenos (cf. Stark et al. 2005 e referências similares para sete espécies listadas por eles), mas evidência contundente para esta regra ainda é escassa (Bisang e Hedenäs 2005). A possibilidade de predisposição genética controlar a expressão sexual foi sugerida por Cronberg et al. (2006), que não encontraram predominância de qualquer sexo nas proporções de identidades genéticas uma populaç'ao de *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., um musgo perene de florestas boreais que tem sido consistentemente registrado na mesma população com taxas de razão sexual de identidades fenotípicas tendenciosas ($2.6\text{♀}:1\text{♂}$) (Rydgren e Økland 2002). Ainda estudos sugerem que incompatibilidade genética pode prevenir a produção de esporófitos mesmo em situação de pareamento sexual (McLetchie 1992, 1996, Bisang e Hedenäs 2008).

Quaisquer que sejam as causas sublineares que deprimem diretamente o sucesso de reprodução sexual, briófitas têm notavelmente sido bem sucedidas em habitats naturais tipicamente fragmentados. Investigar a variação reprodutiva entre espécies de briófitas efêmeras ou anuais pode prover informações valiosas para compreensão dos mecanismos que facilitam, previnem e/ou compensam a reprodução sexuada. No presente estudo, nós visamos investigar a biologia reprodutiva de *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Mull. Hal., um musgo tipicamente adaptado à vida na superfície de folhas em sub-bosque de florestas tropicais para testar as causas mais imediatas que usualmente previnem o sucesso de reprodução sexuada (Figura 1).

Estudos sobre a ecologia populacional de epífilas ainda são escassos, mas têm indicado forte dependência da dinâmica metapopulacional a aspectos denso-demográficos, mediada principalmente por dispersão a longa e média distância (Zartman 2003, Alvarenga et al. 2009). Com isto em mente, nós partimos do pressuposto principal que nenhum dos eventos limitantes imediatos do sucesso de fertilização (Figura 1) ocorrem em *C. patrisiae*. As causas sublineares, isto é, o histórico de vida diferenciado entre os sexos é objeto de estudos futuros. Assim, no presente estudo foram investigados 1) a razão sexual (total de indivíduos masculinos e femininos, proporção de colônias masculinas, femininas e mistas, e proporção de indivíduos masculinos e femininos em colônias individuais), 2) a expressão sexual (proporção de colônias e de indivíduos expressando o sexo), 3) a taxa de fertilização (proporção de colônias e de indivíduos femininos portando esporófitos) e 4) a escala

espacial efetiva para fecundação, testando para a distância mínima dos indivíduos do sexo oposto e a influência da abundância de gametoécios de ambos os sexos.

Material e métodos

Espécie estudada

Crossomitrium patrisiae é um musgo pleurocárpico dióico pertencente à família Hookeriaceae, com ocorrência restrita ao Neotropico e amplamente distribuído nas florestas tropicais do Brasil (Allen 1990, Vaz e Costa 2006). É uma espécie que exhibe preferência por substrato, ocorrendo freqüentemente sobre a superfície de folhas e acidentalmente em galhos finos de plantas superiores no sub-bosque e eventualmente no sub-dossel em pequenas clareiras e principalmente em áreas sombreadas no interior da floresta. Os gametófitos crescem firmemente aderidos ao substrato através de densos tufos de rizóides na porção basal de filídios inferiores. Os gametófitos possuem dimorfismo foliar, com duas fileiras de filídios menores centrais crescendo unidirecionalmente na parte superior do caulídio, e duas fileiras de filídios mais compridos crescendo lateralmente abaixo destes (Buck 1998). Gametângios masculinos e femininos ocorrem em indivíduos separados, e os gametoécios (conjunto de brácteas e os gametângios protegidos por estas, denominados periquécios e perigônios nos indivíduos femininos e masculinos, respectivamente) se desenvolvem entre os filídios superiores e laterais e são facilmente distinguidos sem necessidade de técnicas destrutivas: periquécios são usualmente mais compridos, de acordo com a forma típica dos arquegônios, e perigônios, são curtos e arredondados, abrigando os anterídios tipicamente ovais fixados por meio de hastes unicelulares. A espécie também produz gemas em ramos especializados. *Crossomitrium patrisiae* ocorre abundantemente na área do presente estudo e tem sido objeto de pesquisa da dinâmica metapopulacional durante quatro anos, sendo a investigação de suas propriedades reprodutivas fundamental para o entendimento do tema.

Área de estudo

Exemplares de *C. patrisiae* foram coletados no maior e mais conservado fragmento (2.700 ha) da Estação Ecológica Murici, situada nos municípios de Murici e Messias, Alagoas, Brasil (9°11'05"-9°16'48"S e 35°45'20"-35°55'12"O). Trata-se de uma área de Floresta Atlântica que inclui um conjunto de remanescentes de tamanhos variados,

grande parte restrita aos topos de morro, com cobertura original de Floresta Atlântica Ombrófila Aberta Submontana (Veloso et al. 1991). A Reserva foi criada em maio de 2001, possui 6.116 ha e constitui uma importante unidade de proteção da Floresta Atlântica no Nordeste do país. A altitude varia de 100 e 650 m, o clima é tropical, quente e úmido, com temperatura e pluviosidade média anual de 24°C e 2.200 mm, respectivamente, sendo maio, junho e julho, os meses mais chuvosos e dezembro, janeiro e fevereiro, os mais secos (Instituto Nacional de Meteorologia, dados referentes aos anos de 1961 a 1990).

Coletas e tratamento do material botânico

Crossomitrium patrisiae coloniza tipicamente várias folhas em um único arbusto, doravante referido como forófito, eventualmente se estendendo pelos pecíolos (Buck 1998). Cada folha colonizada do forófito é considerada uma colônia no presente estudo, isto é, uma unidade espacialmente delimitada que abriga indivíduos geneticamente distintos ou clones. Colônias de *C. patrisiae* foram acompanhadas durante dois anos, sendo 150 arbustos escolhidos aleatoriamente, distando no mínimo 10 m entre si, demarcados no interior do fragmento florestal e revisitados periodicamente para um registro fotográfico de todas as colônias presente nesses. Este acompanhamento temporal visou evitar imprecisão na distância mínima de fecundação investigada a partir desse material. Espécies epífilas são tipicamente limitadas pela curta longevidade do substrato (Zartman 2003). Folhas de plantas superiores em florestas tropicais vivem em média dois anos (Reich et al. 2004), e extinções de briófitas devidas à queda do substrato, e em menor instância devidas à morte estocástica de indivíduos dentro de colônias persistentes, implica imprecisão na ocorrência dos sexos nas colônias e nos forófitos, e portanto, na estimativa da distância mínima para fertilização bem sucedida, com formação de esporófitos.

Colônias de *C. patrisiae* raramente mostraram ser densas, sendo possível visualizar as delimitações entre indivíduos. A comparação entre fotos seriadas permitiu a detecção de perda de indivíduos ou mesmo de partes do corpo destes (a primeira autora notou que as porções mais antigas dos gametófitos se tornam marrom-esbranquiçadas e senescentes após ca. 12 meses). Somente forófitos com a maior parte das colônias e indivíduos intactos e saudáveis foram elegíveis para o presente estudo.

Ademais, visto que indivíduos de *C. patrisiae* raramente permanecem saudáveis por dois anos, forófitos foram trazidos para laboratório gradualmente ao longo do período de estudo, em três coletas, julho de 2008, julho de 2009 e janeiro de 2010.

Fotos hemisféricas, a 1,5 m do solo e em horário padronizado (5:00 às 6:00 AM), foram tomadas nos sítios de todos os forófitos para verificação do grau de abertura do dossel. Para isto foi utilizada câmera digital Nikon Coolpix 5400 e lente de 8mm (olho de peixe) (Frazer et al. 2000). Posteriormente, as fotos foram analisadas utilizando-se o programa GAP LIGTH ANALIZER vs. 2.0.

Em laboratório, inicialmente, foi anotada em cada forófito a distância relativa entre colônias com pelo menos um indivíduo feminino e colônias com pelo menos um indivíduo masculino. Todos os indivíduos de cada colônia foram então umedecidos com água destilada, cuidadosamente destacados do substrato, após um mapeamento da distância relativa entre indivíduos masculinos e femininos em colônias bissexuais (utilizando fotografias e análises no programa *scion images for Windows* - 2000-2001 Scion corporation), lavados em água destilada, e analisados em estereomicroscópio. Todos os indivíduos foram investigados para tamanho total do gametófito em centímetros, expressão sexual (presença e número de gametoécios) e número de arquegônios fertilizados (i.e, esporófitos) no caso de indivíduos femininos.

Análise dos dados

A influência das variáveis preditivas no sucesso reprodutivo, aqui definido como probabilidade de fecundação efetiva (formação completa de esporófito) e número total de esporófitos produzidos, foi avaliada através de Modelos Lineares Generalizados (GLMs) assumindo distribuição (quasi-) binomial dos erros para os dados binários, e distribuição (quasi-) Poisson para os dados de contagem (Crawley 2007). As variáveis preditivas testadas foram o número de gametoécios produzidos em nível individual, a presença de indivíduos masculinos na colônia, a distância para o indivíduo masculino mais próximo, o número total de indivíduos masculinos na colônia, o número total de perigônios produzidos na colônia e as razões número de indivíduos femininos/número de indivíduos masculinos e número de periquécios/número de perigônios nas colônias.

Para testar a influência da radiação solar difusa sobre as razões sexuais, tamanho dos gametófitos e número de gametoécios, regressões lineares foram aplicadas, e para testar a diferença de tamanho entre sexos, uma análise de variância (ANOVA) foi feita. Todos os dados, exceto os binários (presença-ausência de esporófitos e de indivíduos

masculinos) e os valores de radiação solar difusa, foram transformados visando linearização e homogeneidade de variâncias (Gotelli e Ellison 2004). Os valores de número de esporófitos nos indivíduos femininos foram transformados por raiz quadrada, todos os demais valores foram transformados na base de logaritmo natural. Todas as análises estatísticas foram procedidas no software R versão 2.10.1 1 (R Development Core Team 2003).

Resultados

Setecentos e noventa e sete indivíduos foram estudados em 279 colônias distribuídas em 97 forófitos. Dentre as colônias, 219 (78.5%) continham indivíduos expressando o sexo, das quais 181 revelaram ser unissexuais (52 femininas: 129 masculinas) e 38 colônias, bissexuais. Nem sempre colônias bissexuais foram encontradas frutificando e nem todos os indivíduos femininos das colônias bissexuais portavam esporófitos: 22 de 82 indivíduos femininos que ocorreram em colônias bissexuais não portavam esporófito e quatro das 38 colônias bissexuais foram encontradas sem esporófitos, uma das quais abrigava apenas dois indivíduos femininos com um periquécio cada uma. As demais não encontraram justificativas na disponibilidade de indivíduos dos sexos ou de gametoécios nos mesmos. Em cada colônia bissexual individualmente, a razão sexual tendeu ao equilíbrio (razão sexual média 1.09 ± 1.11 SD, mediana 1.00, $n=38$), e incidência de radiação solar não mostrou qualquer influência nesse padrão ($r^2 = -0.01094$, $F = 0.5997$, $p = 0.4437$, G.L. = 36).

Em nível individual, o estudo dos 797 indivíduos revelou uma razão sexual de 0.43 ♀: 1 ♂, com uma taxa de inexpressividade de 24,2%. Indivíduos inexpressivos mostraram ser significativamente menores que os masculinos e femininos (ANOVA, $F = 32.606$, $p < 0.0001$), que por sua vez não diferiram entre si em tamanho (indivíduos femininos 4.56 ± 4.83 SD; indivíduos masculinos 5.72 ± 8.04 SD, inexpressivos 2.42 ± 2.88 SD, medidas em centímetros) e tampouco quanto ao investimento em número de gametoécios produzidos total (indivíduos femininos 10.45 ± 19.41 SD, indivíduos masculinos 13.15 ± 19.00 SD) ou por unidade de tamanho (centímetro) (indivíduos femininos 3.21 ± 4.09 SD, indivíduos masculinos 3.89 ± 4.61 SD). Incidência luminosa não afetou o número de inflorescências produzidas e nem o tamanho dos indivíduos em ambos os sexos.

Dentre os 184 indivíduos femininos estudados, 72 (40%) mostraram estar fertilizados, e nenhum caso de aborto foi observado. A presença de indivíduos

masculinos na colônia mostrou ser o principal fator determinando a probabilidade de fecundação e o número de esporófitos produzidos por indivíduo (Tabela 1). Isso ficou evidente no fato da distância para o indivíduo masculino mais próximo ter sido importante quando analisadas todas as colônias, mas não dentro de colônias bissexuais (Tabela 1). Os eventos de sucesso de fecundação em colônias unissexuais femininas estiveram atrelados à presença de colônias masculinas (e bissexuais) nas adjacências imediatas, isto é, de folhas (unidade de substrato onde se desenvolve a colônia) pertencentes ao mesmo forófito (arbusto). Tais casos se referem a apenas 11 dos 72 indivíduos femininos portando esporófitos no estudo. A distância máxima para fecundação dentro de colônias bissexuais registrada foi 6 cm, e entre colônias, 5 cm (distância entre o indivíduo de uma colônia ao indivíduo do sexo oposto da outra, ambos geralmente ocorrendo próximos ao pecíolo em folhas opostas).

O número de indivíduos masculinos e o número total de perigônios produzidos por eles não afetaram as chances de produção de esporófitos (Tabela 1). No entanto, essas variáveis passaram a ser importantes quando em termos proporcionais: situações com relativamente poucos indivíduos masculinos, resultando em razões sexuais tendenciosas para o sexo feminino (Figura 2, ocorrências acima da linha tracejada), mostraram estar mais relacionadas com falta de fecundação em indivíduos femininos hábeis (portando ao menos um periquécio). Isso sugere que a probabilidade de fecundação efetiva é mais limitada pela disponibilidade de indivíduos masculinos que femininos. De fato, o número de inflorescências produzidas por cada indivíduo feminino não influenciou a probabilidade do mesmo ser fertilizado nem o número total de esporófitos produzidos por este (Tabela 1). Colônias esporofíticas, independente do tamanho, abrigaram indivíduos em razões sexuais tendendo ao equilíbrio (Figura 2).

Discussão

Sucesso de reprodução sexuada

A proposta do presente estudo foi avaliar o sucesso de reprodução sexuada em *C. patrisiae* assumindo que nenhum dos eventos limitantes imediatos ocorre na espécie, a saber, falta de expressão sexual ou, quando expressando o sexo, razões sexuais desbalanceadas levando a segregação espacial e falta de pareamento entre os sexos ou até mesmo insucesso reprodutivo mesmo em pareamento devido à incompatibilidade genética (Figura 1). Todas as expectativas foram confirmadas.

O padrão de dominância do sexo feminino recorrente nas briófitas não foi confirmado em *C. patrisiae*. Ao contrário, tanto em nível de metapopulação como em nível de indivíduos a predominância foi tendenciosa para o sexo masculino, na razão de 0.40♀: 1♂ (das colônias unissexuais) e 0.43♀: 1♂ (dos indivíduos expressando o sexo), respectivamente. Assim, esta espécie vem se somar às únicas doze dominadas pelo sexo masculino que Bisang e Hedenäs (2005) reportam para o mundo, em uma compilação de 103 táxons para os quais informação é disponível.

Visto que os indivíduos inexpressivos foram significativamente menores que os masculinos e femininos no presente estudo, é razoável pensar que esses casos se tratam de imaturidade e não esterilidade. A hipótese de que existe maior predisposição genética à inexpressividade no sexo sub-representado (eg., Cronberg et al. 2003), ou que indivíduos femininos têm iniciação sexual mais tardia em termos de tamanho devido ao esforço reprodutivo geralmente maior neste gênero que porta o esporófito parcialmente parasítico (Glime 2006), não parece se aplicar no presente caso porque indivíduos inexpressivos foram significativamente menores que ambos, masculinos e femininos. Ainda assim, mesmo assumindo que todos os indivíduos inexpressivos no presente estudo fossem geneticamente femininos, a razão sexual seria aproximadamente 1♀: 1♂. Em todas as instâncias, o padrão de dominância feminina é refutado em *C. patrisiae*.

A taxa de expressão sexual encontrada em *C. patrisiae* (76% dos indivíduos), e os prováveis casos de imaturidade, que devem elevar ainda mais essa estimativa, está dentre as maiores já registradas até o presente para uma briófita dióica. Para citar alguns exemplos, taxa de expressão conhecida é de 13% em *Bryum apiculatum* Schwaegr. (Oliveira e Pôrto 2002), 17% em *Marchantia inflexa* (McLetchie e Puterbaugh 2000), 22% em *Plagiominium affine* (Bland.) T.Kop., (Cronberg et al. 2003), 33% em *Pseudocalliergon trifarium* (Bisang et al. 2004), 38% em *Barbula agraria* Hedw. (Oliveira e Pôrto 2005), 39% *Syntrichia caninervis* (Stark et al. 1998), 39% em *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch. (Bisang et al. 2004), ca. 50% em *Anastrophyllum helerianum* (Nees ex Lindenb.) R.M.Schust. (Pohjamo e Laaka Lindberg 2003), 58% em *Hyophila involuta* (Hook.) Jaeg. (Oliveira e Pôrto 2005), e 70% em *H. splendens* (Rydgren e Økland 2002). A única espécie, ao nosso conhecimento, apresentando taxa de expressão superior à de *C. patrisiae* foi *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., com 82% de 10.000 indivíduos expressivos em uma razão de 1.5♀: 1♂ e freqüentemente observado portando esporófitos (Riemann 1972).

A elevada frequência de expressão sexual soma-se à eficiência de fecundação observada em *C. patrisiae*. Em 90% das colônias bissexuais houve produção de pelo menos um esporófito, sendo que 40% do total de indivíduos femininos estudados, e 75% dos que ocorreram em colônias bissexuais, estavam fecundados. Tamanhas taxas de fertilização nunca foram reportadas para qualquer espécie de briófito dióica. Há pouca base para acreditar que os casos de pareamento sem produção de esporófito indiquem incompatibilidade genética (McLetchie 1996, Bisang e Hedenäs 2008) em colônias de *C. patrisiae*; tais casos devem ser mais bem explicados pela posição relativa dos indivíduos nas colônias, com interposição de competidores (liquens ou briófitas) ou fatores não avaliados (Longton e Greene 1969, Granzow de la Cerda 1989, Bisang et al. 2004, Rydrigen et al. 2006).

A distância entre sexos desempenhou um papel importante em *C. patrisiae* quando no contexto global, mas mostrou-se insignificante dentro das colônias bissexuais. Isto significa que o único fator realmente determinando a chance de fecundação em *C. patrisiae* é a presença de indivíduos masculinos na colônia ou nas adjacências imediatas. Curiosamente, o número de periquécios não prevê o número final de esporófitos produzido por fêmea. Bisang et al. (2004) encontraram o mesmo padrão em *A. abietina*, mas não para *R. triquetrus*, onde o número de periquécios prevê o número de esporófitos final. Os autores acreditam que provavelmente o elevado número de indivíduos e periquécios resultou em saturação no caso de *A. abietina*. Outra similaridade entre *A. abietina* e *C. patrisiae* foi a distância mínima para o macho mais próximo, 5 cm. Bisang et al. (2004) argumentam que esta distância mais curta em relação à *R. triquetrus*, 35 cm, pode se dar devido à estrutura relativamente mais laxa em *A. abietina* limitar o transporte de água por capilaridade, uma das principais forças motoras no carregamento de anterozóides (Proctor 1982).

***Crossomitrium patrisiae* no contexto global**

A maior parte da informação referente aos padrões de razão sexual em briófitas provem de ambientes temperados (revisados em Bowker et al. 2000 e Bisang e Hedenäs 2005), mas os poucos estudos realizados em ambientes tropicais também confirmam o padrão de dominância feminina (eg., Oliveira e Pôrto 2001, 2002, 2005, Bisang e Hedenäs 2005), ou no máximo apontam para proporções equilibradas (eg., McLetchie e Puterbaugh 2000). Dentre as 12 espécies dominadas pelo sexo masculino que Bisang e Hedenäs (2005) encontraram ao compilar 103 espécies distribuídas em uma larga faixa

de habitats, apenas duas referências provinham em ambientes tropicais. Assim, não há razão para crer que os padrões de dominância entre ambientes temperados e tropicais diferem de forma geral.

No entanto, é sabido que epífilas, inclusive *C. patrisiae*, se desenvolvem sustentavelmente apenas em florestas tropicais preservadas e com elevados índices de umidade ambiental (Gradstein 1997, Buck 1998). Florestas tropicais que abrigam uma boa diversidade de epífilas certamente representam ambientes extremamente favoráveis para desenvolvimento de exuberantes comunidades briofíticas (Gradstein et al. 2001). Assim, *C. patrisiae* fornece uma ótima oportunidade para investigar o que acontece na biologia reprodutiva de uma espécie dióica em um ambiente extremamente favorável.

McLetchie (1992) e Stark et al. (2000) sugeriram que o custo de reprodução sexuada é maior para indivíduos masculinos em vista de que estes sempre realizam todo o investimento na produção de gametas, ao passo que femininos realizam todo o investimento reprodutivo apenas se fecundadas, evento infrequente em espécie dióicas. Em vista dessa desvantagem, o sexo masculino é competitivamente desfavorecido e tolera menos estresse ambiental, tornando-se mais raro quanto mais extremo o ambiente. Tal hipótese do “custo realizado de reprodução sexual” foi testada explicitamente apenas para duas espécies e ratificada em apenas uma (Stark et al. 2000, Bisang et al. 2006). Estudos em ambientes extremamente favoráveis seriam oportunos para pôr a prova essa hipótese até então controversa. Se as condições favorecem elevadas taxas de fecundação, tal situação incorreria em um maior custo reprodutivo para o sexo feminino, menor desempenho competitivo dos mesmos, e finalmente a razões sexuais viciadas em direção ao sexo masculino.

Crossomitrium patrisiae apresenta as maiores taxas de fecundação já registradas, 40%, que é praticamente a taxa de pareamento (somente três das 38 colônias onde houve pareamento não houve produção de esporófitos sem causa aparente) e de fato o sexo feminino foi superado em abundância pelo masculino em quase o dobro. Se as elevadas taxas de fecundação explicam a razão sexual, contudo, depende de investigações refinadas sobre custo reprodutivo, desempenho competitivo, e tolerância a circunstâncias adversas na espécie. *Crossomitrium patrisiae* é caracteristicamente “colonista” baseado no senso de During (1979), classe descrita exibindo um esforço reprodutivo “médio”. A possibilidade de isso repercutir na capacidade competitiva do sexo, contudo, parece remota, pois *C. patrisiae* ocorre na grande maioria dos casos em colônias não interativas (Alvarenga et al., *dados não publicados*.) e a princípio nenhum

estresse ambiental foi abrangido no estudo; o presente estudo representa uma porção da faixa de variação ambiental apenas favorável.

Uma hipótese plausível para razões sexuais foi levantada por Cronberg et al. (2006), que através de marcadores moleculares, provaram que a dominância do sexo feminino ($2.6\text{♀} : 1\text{♂}$) a nível de ramet para *H. splendens* não é explicada por tendências à inexpressividade já que ambos os sexos estavam igualmente representados entre os inexpressivos. Ainda mais, ao nível de identidades genéticas foi dominada pelo sexo masculino ($1\text{♀} : 3\text{♂}$) sugerindo que na realidade o vício para o sexo feminino a nível de identidades fenotípicas deve ser um artefato de amostragem, pela maior abundância de indivíduos femininos e conseqüente maior chance representação na amostra. As análises eletroforéticas mostraram a existência de apenas um genótipo feminino e três masculinos. Os autores sugerem que a melhor explicação para isso é que o único indivíduo feminino deve ter chegado antes que os masculinos, implicando mais tempo sob propagação clonal, como previamente sugerido por Rydgren e Økland (2002). Assim, fatores aleatórios e temporais parecem explicar a razão sexual nessa colônia singular.

Tempo de chegada em colônias locais é irrelevante para *C. patrisiae* porque as colônias epífilas são extremamente efêmeras, e na realidade em colônias bissexuais, as razões tenderam ao equilíbrio. Em nível de metapopulação, o tempo de chegada de indivíduos masculinos pouco poderia explicar a maior representatividade porque a propagação clonal não se dá nessa escala. A única hipótese, porém prematura, que podemos levantar no presente caso é a possibilidade de taxas de germinação mais flexíveis em indivíduos masculinos, permitindo o estabelecimento em uma gama mais ampla de sítios. Embora pouca variação ambiental possa ser capturada na área estudada, a variação temporal (eg., sucesso diferenciado no estabelecimento de indivíduos masculinos e femininos durante o início da estação chuvosa e o início da estação seca) nas taxas de germinação, no investimento em estruturas reprodutivas sexuadas e assexuadas, em adição ao custo reprodutivo e habilidade competitiva, ainda são necessários para compreender a dinâmica da espécie.

Reprodução sexuada e a perspectiva metapopulacional

O padrão de dominância entre sexos muitas vezes não é fixo nas espécies, podendo variar de acordo com a metodologia aplicada para acessá-lo. Quanto maior o nível de detalhamento e maior a faixa de habitats e de tempo incluídas no estudo, mais exata a

conclusão. Várias espécies têm sido reportadas diferindo entre áreas geográficas, de acordo com o substrato, altitude, níveis de poluição, níveis de maturidade, níveis de densidade da população e entre populações sem causa evidente (cf. Bisang e Hedenäs 2005).

No presente estudo, uma metapopulação de um único fragmento de Floresta Atlântica foi investigada e pouca variabilidade ambiental pôde ser abrangida. Briófitas epífilas não dependem do substrato para nutrição nem hidratação (Richards 1984) e todas as populações estiveram debaixo do mesmo regime de precipitação, que é o principal fator ambiental regente na diversidade de epífilas (Sonnleitner et al. 2009). A ausência de efeito da incidência de radiação solar difusa nas razões sexuais bem como nas características dos indivíduos (tamanho e produção de gametoécios) em *C. patrisiae*, embora possa ser entendida como respostas indiferenciadas de ambos os sexos a estresse ambiental, deve ser mais bem interpretada como falta de representatividade cabal do espectro, visto que todas as populações foram coletadas em ambientes centrais e bem preservados da floresta.

Independente das causas da razão sexual e das elevadas taxas de fecundação em *C. patrisiae*, as conseqüências são claras. Somente um sistema envolvendo a possibilidade de um número abundante de indivíduos de ambos os sexos na paisagem (média de folhas colonizadas no fragmento florestal estudado é de 100/25m²), colonizando ligeiramente (ie., colônias pouco interativas) uma grande quantidade de folhas (tornando difusa a probabilidade de extinção regional) (Alvarenga et al., *dados não publicados*), elevando assim a chance de pareamento seguido de alto sucesso de fecundação, poderiam sustentar uma metapopulação em um sistema tão dinâmico. Bengtsson e Cronberg (2009) demonstraram que em um contexto genético, vícios em direção ao sexo feminino reduzem mais o tamanho de população efetivo do que vício em direção ao sexo masculino, podendo essa ser uma causa para a freqüente predominância de indivíduos femininos observados nas espécies de briófitas. Os autores sugerem que vícios em direção ao sexo masculino não seriam acompanhados de prejuízo no tamanho efetivo de populações se compensados com altas taxas de fecundação. O caso de *C. patrisiae* pode estar representando esse trade-off. O alto sucesso reprodutivo é vital para a sustentabilidade desta metapopulação.

Agradecimentos

Agradecemos ao apoio financeiro da Fundação O Boticário de Proteção à Natureza (FBPN) e da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e o apoio logístico do Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN).

Referências

- Allen, B. 1990. A revision of the Genus *Crossomitrium* (Musci: Hookeriaceae). - *Trop. Bryology* 2: 3-34.
- Alvarenga, L.D.P., Pôrto, K.C., Silva, M.P.P. 2009. Relations between regional- local habitat loss and metapopulation properties of epiphyllous bryophytes in the Brazilian Atlantic Forest. - *Biotropica* 41: 682-691.
- Bengtsson, B. e Cronberg, N. 2009. The effective size of bryophyte populations. - *Journal of Theoretical Biology* 258 (2009) 121-126.
- Bisang, I. e Hedenäs, L. 2005. Sex ratio patterns in dioicous bryophytes re-visited. - *J. Bryology* 27: 205-217.
- Bisang, I., Ehrlén, J., Hedenäs, L. 2004. Mate limited reproductive success in two dioicous mosses. - *Oikos* 104: 291-298.
- Bisang, I., Ehrlén, J., Hedenäs, L. 2006. Reproductive effort and costs of reproduction do not explain female-biased sex ratios in the moss *Pseudocalliergon trifarium* (Amblystegiaceae). - *Am. J. Bot.* 93: 1313-1319.
- Bisang, I., Hedenäs, L. 2008. Mate limitation does not explain the lack of capsules in a *Pseudocalliergon trifarium* population. - *J. Bryology* (2008) 30: 97-99
- Bowker, M.A., Stark, L.R., McLetchie, D.N. et al. 2000. Sex expression, skewed sex ratio, and microhabitat distribution in the dioecious desert moss *Syntrichia caninervis* (Pottiaceae). - *Am. J. Bot.* 87: 517-526.
- Buck, W.R. 1998. Pleurocarpous mosses of the West Indies. - *Mem. of the N. Y. Bot. Gard.* 1: 1- 401.
- Crawley, M.J. 2007. *The R Book*. Imperial College London at Silwood Park, UK.
- Cronberg, N., Andersson, K., Wyatt, R. et al. 2003. Clonal distribution, fertility and sex ratios of the moss *Plagiomnium affine* (Bland.) T.Kop. in forests of contrasting age. - *J. Bryology* 25: 155-162.
- Cronberg, N., Rydgren, K. e Økland, R. H. 2006. Clonal structure and genet-level sex ratios suggest different roles of vegetative and sexual reproduction in the clonal moss *Hylocomium splendens*. - *Ecography* 29: 95-103.

- During, H.J. 1979. Life strategies of bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5:2-18.
- Frazer, G.W., Trofymow, J.A., Lertzman, K.P. 2000. Canopy openness and leaf area in chronosequences of coastal temperate rainforests. - *Can. J. For. Res.* 30:239-256.
- Glime, J. 2006. [online] Bryophyte Ecology. Homepage: www.bryoecol.mtu.edu/
- Gotelli, N.J. e Ellison, A.M. 2004. *A Primer of Ecological Statistics*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Gradstein, S.R. 1997. The taxonomic diversity of epiphyllous bryophytes. - *Abstr. Bot.* 21:15-19.
- Gradstein, S.R., Churchill, S.P. e N. Salazar Allen. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. . - *Mem. of the N. Y. Bot. Gard.* 86: 1-577.
- Granzow de la Cerda, I. 1989. Flujo gamético en poblaciones de un musgo pleurocárpico dioico, *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Tayl., mediante un experimento de trasplante. - *Bot. Complutensis* 15: 91-100.
- Longton, R. E. e Greene, S. W. 1969. Relationship between sex distribution and sporophyte production in *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. - *Ann. Bot.* 33: 107-126.
- Longton, R. E. e Schuster, R. M. 1983. Reproductive biology. In: Schuster, R. M. (ed.). *New Manual of Bryology*, Vol. 1, Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, Japan, pp. 386-462.
- Longton, R.E. 2006. Reproductive ecology of bryophytes: what does it tell us about the significance of sexual reproduction? - *Lindbergia* 31: 16-23.
- McLetchie, D.N. 1992. Sex ratio from germination through maturity and its reproductive consequences in the liverwort *Sphaerocarpos texanus*. - *Oecologia* 92: 273-278.
- McLetchie, D.N. 1996. Sperm limitation and genetic effects on fecundity in the dioecious liverwort *Sphaerocarpos texanus*. - *Sex Plant Reprod.* 9:87-92.
- McLetchie, D.N. e Puterbaugh, M.N. 2000. Population sex ratios, sex specific clonal traits and tradeoffs among these in the liverwort *Marchantia inflexa*. - *Oikos* 90: 227-237.
- Oliveira, S.M. e Pôrto, K.C. 2005. Sporophyte production and population structure of two species of Pottiaceae in an Atlantic Forest remnant in Pernambuco, Brazil. - *Cryptogamie* 26: 239-247.

- Oliveira, S.M. e Pôrto, K.C. 1998. Reprodução Sexuada em Musgos Acrocárpicos do Estado de Pernambuco, Brasil. *Act. Bot. Brasilica* 12:385-392.
- Oliveira, S.M. e Pôrto, K.C. 2001. Reproductive phenology of *Sematophyllum subpinnatum* (Brid.) Britt. in the Atlantic Rain Forest, Recife, Pernambuco State, Brasil. - *J. Bryology* 23: 17-22.
- Oliveira, S.M. e Pôrto, K.C. 2002. Population profile of *Bryum apiculatum* Schwaegr. in an Atlantic Forest Remnant, Pernambuco, Brazil. - *J. Bryology* 24:251.
- Pohjamo, M. e Laaka-Lindberg, S. 2003. Reproductive modes in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. - *Perspec. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6: 159-168.
- Pôrto, K.C. e Oliveira, S.M. 2002. Reproductive phenology of *Octoblepharum albidum* (Bryopsida, Leucobryaceae) in a tropical lowland forest of north-eastern Brazil. - *J. Bryology* 24: 291-294.
- Proctor, M. C. F. 1982. Physiological ecology: water relations, light and temperature responses, carbon balance. _/ In: Smith, A. J. E. (ed.), *Bryophyte ecology*. Chapman and Hall, pp. 33-381.
- R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B. et al. 2004. Leaf demography and phenology in amazonian rain forest: a census of 40 000 leaves of 23 tree species. - *Ecol. Monogr.* 74:3-23.
- Richards, P.W. 1984. The ecology of tropical forest bryophytes. Pp.1233- 1270 in Schuster R. M. (ed.). *New manual of bryology*. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan.
- Riemann, B. 1972. On the sex-distribution and the occurrence of sporophytes in *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. in Scandinavia. - *Lindbergia* 1: 219-224.
- Rydgren, K. e Økland, R.H. 2002. Sex distribution and sporophyte frequency in a population of the clonal moss *Hylocomium splendens*. - *J. Bryology* 24: 207-214.
- Rydgren, K., Cronberg, R. e Økland, R.H. 2006. Factors influencing reproductive success in the clonal moss *Hylocomium splendens*. - *Oecologia* 147: 445-454.
- Shaw, A.J. e Gaughan, J.F. 1993. Control of sex ratios in haploid populations of the moss, *Ceratodon purpureus*. - *Am. J. Bot.* 80: 584-591.
- Shaw, J. 1993. Population biology of the rare copper moss, *Scopelophila cataractae*. - *Am. J. Bot.* 80: 1034-1041.

- Söderström, L. e Herben, T. 1997. Dynamics of bryophyte metapopulations. - Adv. Bryol. 6: 205-240.
- Söderström, L., During, H.J. 2005. Bryophyte rarity viewed from the perspectives of life history strategy and metapopulation dynamics. - J. Bryology 27: 261-8.
- Söderström, L., Hallingbäck, T., Gustafsson, L. et al. 1992. Bryophyte conservation for the future. - Biol. Conser v. 59: 265-270.
- Sonnleitner, M., Dullinger, S., Wanek, W. et al. 2009. Microclimatic patterns correlate with the distribution of epiphyllous bryophytes in a tropical lowland rain forest in Costa Rica. - J. Trop. Ecol. 25:321- 330.
- Stark, L.R., McLetchie, D.N. e Mishler, B.D. 2000. The cost of realized sexual reproduction: assessing patterns of reproductive allocation and sporophyte abortion in a desert moss. -Am. J. Bot. 87: 1599-1608.
- Stark, L.R., McLetchie, D.N. e Mishler, B.D. 2005. Sex Expression, Plant Size, and Spatial Segregation of the Sexes Across a Stress Gradient in the Desert Moss *Syntrichia caninervis*. -Bryologist 108: 183-193.
- Stark, L.R., Mishler, B.D. e McLetchie, D.N. 1998. Sex expression and growth rates in natural populations of the desert soil crustal moss *Syntrichia caninervis*. - J. Arid Environ. 40:401-416.
- Vaz, T.F. e Costa, D.P. 2006. Os gêneros *Brymela*, *Callicostella*, *Crossomitrium*, *Cyclodietyon*, *Hookeriopsis*, *Hypnella* e *Trachyxiphium* (Pilotrichaceae, Bryophyta) no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. - Acta bot. bras. 20: 955-973.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R. E Lima, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro
- Zartman, C.E. 2003. Forest fragmentation effects on epiphyllous bryophyte communities in central Amazonia. - Ecology 84: 948-954.

Tabela 1. Influência de variáveis preditivas singulares sobre a chance de reprodução sexual (produção de pelo menos um esporófito) e número total de esporófitos produzidos por cada fêmea de acordo com GLMs. Todos os fatores preditivos, exceto “numero de periquécios individual”, se referem ao somatório na população. Para testar a influência da presença de indivíduos masculinos, todas as colônias foram incluídas, para todas as demais variáveis, apenas populações bissexuais foram incluídas. Resultados para a influência da distância são dados nos dois sentidos (total de populações e apenas populações bissexuais), visto que ocorreram cruzamentos dentro e entre colônias adjacentes.

Parâmetro	Fator preditivo	Coefficiente	Erro padrão	Valor de Z	<i>p</i>
Presença de esporófitos	Presença de indivíduos masculinos	3.1793	0.4073	7.806	5.92e-15 ***
	Número de indivíduos masculinos	0.6469	0.3390	1.908	ns.
	Número de perigônios	0.3160	0.1833	1.724	ns.
	Número de indivíduos femininos	-0.7509	0.3597	-2.087	0.036863 *
	Número de periquécios	-0.5974	0.2364	-2.527	0.011493 *
	Número de periquécios individual	-0.0974	0.2509	-0.388	ns.
	Distância do macho mais próximo (todas as populações)	-0.6261	0.0969	-6.461	1.04e-10 ***
	Distância do macho mais próximo (apenas populações bissexuais)	-0.03732	0.1591	-0.234	ns.
Número de esporófitos	Presença de indivíduos masculinos	0.6011	0.1452	4.140	3.47e-05 ***
	Número de indivíduos masculinos	-0.0239	0.1098	-0.218	ns.
	Número de perigônios	0.0221	0.0645	0.342	ns.
	Número de indivíduos femininos	-0.1262	0.1182	-1.068	ns.
	Número de periquécios	-0.0168	0.0743	-0.226	ns.
	Número de periquécios individual	0.1431	0.0911	1.571	ns.
	Distância do macho mais próximo (todas as populações)	-0.0907	0.0256	-3.535	0.000408 ***
	Distância do macho mais próximo (apenas populações bissexuais)	0.0053	0.0578	0.093	ns.



Figura 1. Fatores preventivos do sucesso de reprodução sexual. 1. Shaw e Gaughan (1993); 2. McLetchie e Puterbaugh (2000); 3. Stark et al. (2000); 4. Stark et al. (2005a); 5. Crowley et al. (2005); 6. Stark et al. (2005b); 7. Stark et al. (1998); 8. Stark et al. (2005b); 9. Bisang e Hedenas (2008); 10. Bisang et al. (2004); 11. Cronberg et al. (2003).

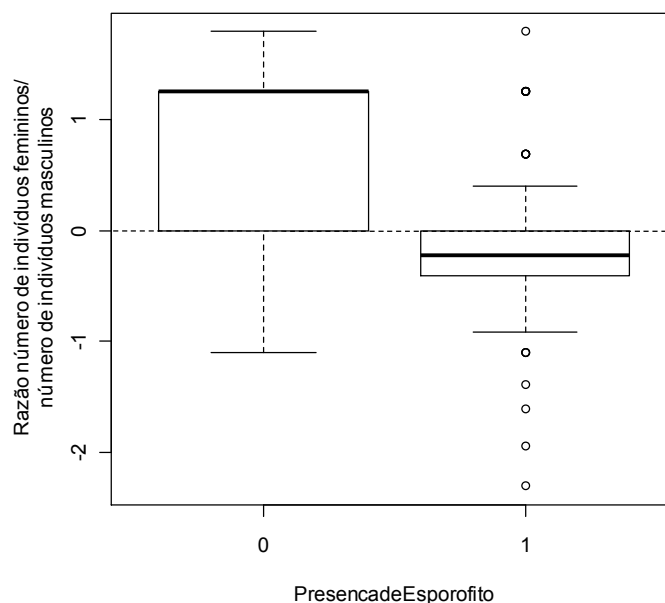


Figura 2. Razão sexual nas colônias esporofíticas (1) e estéreis (0) de *C. patrisiae*. Boxes expressam 1 desvio padrão em torno da média (linha central) e as barras representam 1 intervalo de confiança de 95%. Valores no eixo y iguais a zero refletem a razão de 1:1, valores positivos, acima da linha tracejada, refletem tendência para o sexo feminino.

6. MANUSCRITO 3

**MODOS REPRODUTIVOS E DINÂMICA POPULACIONAL DO MUSGO EPÍFILO
NEOTROPICAL *CROSSOMITRIUM PATRISIAE* (BRID.) MÜLL. HAL.**

ARTIGO A SER ENVIADO AO PERIÓDICO **JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY**

**Estratégias reprodutivas e dinâmica local de colônias do musgo epífilo neotropical
Crossomitrium patrisiae (Brid.) Müll. Hal.**

Lisi Dámaris Pereira Alvarenga^{1 5}

Irene Bisang²

Charles Eugene Zartman³

Kátia Cavalcanti Pôrto⁴

¹ Endereço: Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, CCB, Av. Prof. Moraes Rêgo, s/n, Cidade Universitária, CEP 50670-901 – Recife, PE, Brasil.

² Endereço: Swedish Museum of Natural History, Dept of Cryptogamic Botany, Box 50007, SE-104 05 Stockholm, Sweden.

³ Endereço: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Departamento de Botânica, Coordenação de Pesquisas em Botânica (CPBO), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Avenida André, 2936, Bairro Petrópolis, 69083-000 Manaus, Amazonas, Brasil.

⁴ Endereço: Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, Laboratório Biologia de Briófitas, CCB, Av. Prof. Moraes Rêgo, s/n, Cidade Universitária, CEP 50670-901 – Recife, PE, Brasil. Phone/ fax: (51) (81)21268941

⁵ email: lisidamaris@yahoo.com.br. Phone/ fax: (51) (81)21268941

Estratégias reprodutivas e dinâmica local de colônias do musgo epífilo neotropical *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll. Hal.

Resumo: A estrutura demográfica e os processos básicos da dinâmica populacional bem como seus fatores moduladores, especialmente das estratégias reprodutivas, de briófitas de florestas tropicais não têm sido explorados em conjunto até o presente. No presente estudo nós acompanhamos a dinâmica local do musgo epífilo *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll. Hal. durante dois anos para descrever a estrutura colonial, a sazonalidade e as condições coloniais necessárias para a produção de propágulos sexuais e assexuais e a influência destes sobre a longevidade e taxas de crescimento de colônias da espécie. Dentre 1412 colônias a reprodução sexual e assexuada incidiu em taxas de 1.6% e 8.3%, respectivamente. As colônias de *C. patrisiae* ocorrem difusamente (2101 colônias foram registradas em 96m²), sendo majoritariamente pequenas (71% constituídas de dois ou menos indivíduos) e de curta vida (67% não perduram mais de seis meses). Colônias reprodutivas, assexual ou sexualmente, foram sempre maiores e de mais idade que as colônias não reprodutivas, sendo tamanho mais limitante para a iniciação reprodutiva que idade ou estação climática. Produção de gemas, mas não de esporos, aumentou significativamente a longevidade das populações. Em adição a isto, 50% das colônias que produziram esporófitos haviam produzido previamente gemas. Estes resultados corroboram a importância da estratégia reprodutiva assexuada na persistência e em última instância no sucesso reprodutivo sexual nessa espécie.

Palavras – chave: Dinâmica de populações, gemas, esporos, demografia, Floresta Atlântica.

Abstract: The demography and the basic population dynamics as well as its ruling factors, specially the reproductive strategies, of bryophytes in tropical rainforests have never been explored until present day. In this study we followed the local dynamics of the epiphyll moss *Crossomitrium patrisiae*(Brid.) Müll. Hal. along two years to describe the population structure, seasonality, and local conditions for sexual and asexual reproduction, as well as the effect on this strategies on life-time and growth rates of the species. Among 1412 populations, sexual and asexual reproduction occurred with incidence of 1.6% and 8.3%, respectively. The populations were abundant (2101 populations were registered in 96m²), small (71% with less than two individuals) and

short-lived (67% living less than six months). Reproductive populations were greater and older than sterile ones, being size the most important factor determining reproductive initiation. Gemmae improved the longevity of populations, but production of sporophytes did not. Gemmae were previously produced in 50% of the sexual reproductive populations. These results confirm the importance of the vegetative propagation for persistence and ultimately for sexual success in this species. The level of dependence of dispersal found in *C. patrisiae* has little similar among other bryophyte species.

Key-words: Population biology, gemmae, spores, demography, Atlantic rainforest.

INTRODUÇÃO

Epífilas, micro-epífitas colonizadoras da superfície de folhas, são largamente encontradas nas florestas tropicais em todo o mundo. São reportadas na América Central e do Sul (Coley *et al.* 1993, Gilbert *et al.* 2007, Richards 1954), no nordeste da Austrália (Anthony *et al.* 2002), na África (Olarinmoye 1974) e na Ásia (Frahm 1990). Vários grupos taxonômicos compõem a comunidade epífila: musgos, hepáticas, algas, líquens, cianobactérias, fungos e pequenos animais, mas os líquens e as hepáticas predominam sobre os demais grupos (Gradstein 1997) e por consequência têm sido mais amplamente estudados.

Estudos sobre a ecologia do grupo mostram que enquanto fatores físicos como identidade da planta hospedeira, a textura, a idade e o tamanho da folha exercem nenhuma ou pouca influência nas características da flora (Pócs 1982, Winkler 1967 APUD Richards 1984, Monge-Nájera & Blanco 1995, Burd 2007), o microclima – temperatura, umidade relativa e disponibilidade de luz – é o principal modulador da distribuição das epífilas. Os efeitos da luz e temperatura são ambíguos (Monge-Nájera 1989, Winkler 1967 APUD Richards 1984), mas há consenso no que diz respeito à umidade: a ocorrência das epífilas é fortemente favorecida por altos níveis de umidade atmosférica (Coley *et al.* 1993, Olarinmoye 1974, Winkler 1967 APUD Richards 1984), embora análises quantitativas dessa variável ambiental ainda são raras (eg. Sonnleitner *et al.* 2009).

Os processos demográficos sobre o qual os fatores ambientais atuam nas epífilas têm sido subjetivamente explorados até o presente, com frequência sendo sugeridas indistintamente as taxas de colonização e acumulação local (Winkler 1967 APUD Richards 1984, Coley *et al.* 1993, Marino & Salazar Allen 1993, Sonnleitner *et al.* 2009). Poucos estudos, contudo, aferem diretamente (Winkler 1967 APUD Richards 1984, Zartman & Shaw 2006) ou indiretamente (Coley *et al.* 1993) as taxas de colonização de novos sítios, ou fazem clara distinção entre a colonização e crescimento local (eg. Zartman & Shaw 2006). A abundância local que é usualmente aferida nas populações epífilas através do grau de cobertura em cada folha (Coley *et al.* 1993, Marino & Salazar Allen 1993, Sonnleitner *et al.* 2009) é o resultado da taxa de crescimento local de populações, e não da taxa de colonização. Em todo caso, há pouca base para crer que tais processos sejam os únicos do histórico de vida passíveis de modulação. A distribuição regional e o tamanho local de populações é um produto de todos os aspectos demográficos em conjunto, a saber, taxas de colonização (imigração), crescimento local, reprodução, dispersão (emigração) e mortalidade (Silvertown & Lovett Doust 1993, Hanski 1998). A princípio, todos esses são vulneráveis a fatores climáticos e denso-demográficos.

Todas as briófitas têm potencial de propagação clonal através de fragmentos do corpo dos gametófitos ou estruturas especializadas, tais como gemas (Stark *et al.* 2004, Glime 2006). Tais estratégias assexuadas contribuem grandemente para o crescimento local e até mesmo, no caso de espécies que produzem gemas tão pequenas quanto os esporos, para a colonização de sítios relativamente distantes (Laaka-Lindberg 1999, Pohjamo *et al.* 2006). A propagação assexuada é especialmente importante nas espécies dióicas, que dependem estritamente de pareamento e curtas distâncias entre os sexos para a reprodução sexuada (Glime 2006).

Embora a vasta maioria das briófitas epífilas consista de espécies monóicas com freqüente e abundante produção de esporófitos, a propagação clonal é também intensiva nessa comunidade (Gradstein 1997), e é provavelmente, ao lado do crescimento vegetativo do corpo dos gametófitos, a maior determinante do crescimento local e em última instância do grau de cobertura das populações. A contribuição relativa das gemas e esporos no crescimento local ou na colonização de novos sítios nunca foi quantitativamente acessada, embora a chamada tenha sido feita por Winkler (1967 APUD Richards 1984).

As implicações de fazer as corretas distinções entre causa e efeito no que diz respeito aos efeitos de fatores externos bióticos e/ou bióticos sobre a dinâmica de epífilas é bem ilustrada por Zartman e Shaw (2006). Eles demonstraram que as taxas de colonização e não as taxas de crescimento local, as quais foram sempre crescentes a despeito do status de conservação do habitat, são a causa do empobrecimento da flora epífila em fragmentos de floresta Amazônica. Isto lança um contra-senso para a conservação do grupo, pois se apenas o grau de cobertura é aferido, como é o caso em vários estudos (eg., Coley *et al.* 1993, Marino & Salazar Allen 1993, Lücking 1997, Sonnleitner *et al.* 2009), os efeitos deletérios de alterações denso-demográficas e/ou microclimáticas podem estar sendo, na realidade, subestimados. Dados quantitativos sobre os parâmetros populacionais, essenciais para o entendimento do histórico de vida das espécies, são indispensáveis para estratégias de conservação efetivas (Söderström *et al.* 1992, Hallingbäck & Hodgetts 2000).

Nenhum estudo detalhado explorando todos os processos básicos da dinâmica populacional concomitantemente, ie., taxas de colonização (imigração), crescimento local, dispersão (emigração) e mortalidade, bem como fatores determinantes em cada um desses processos, tais como a influência das estratégias reprodutivas sexuadas e assexuadas no crescimento e na longevidade de populações de briófitas epífilas existe até o presente. De fato, há uma lacuna imensa no conhecimento sobre a biologia reprodutiva e a dinâmica (meta)-populacional de todas as comunidades de briófitas, não apenas epífilas, de briófitas em ecossistemas tropicais (Hallingbäck & Hodgetts 2000), os quais abrigam alguns dos principais hotspots para a conservação da biodiversidade global (Myers 2000). Ao passo que centenas de trabalhos são publicados para floras temperadas, os trabalhos não passam de dezenas para a dinâmica (meta)-populacional (Zartman 2003, Zartman & Nascimento 2006, Zartman & Shaw 2006, Alvarenga *et al.* 2009, McLetchie & Puterbaugh 2000; Garcia-Ramos *et al.* 2007) e a biologia reprodutiva (Egunyomi 1979; Odu 1982; Oliveira e Pôrto 1998, 2001, 2002, 2005; Pôrto e Oliveira 2002; Silva *et al.* 2009a, 2009b, 2010) de briófitas de áreas tropicais.

O objetivo o presente estudo foi amenizar tal lacuna através de uma caracterização detalhada das relações entre a estrutura colonial e a biologia reprodutiva de *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll. Hal., um musgo tipicamente epífila de larga ocorrência nas florestas tropicais relativamente bem conservadas do Neotropico (Allen 1990). Nós acompanhamos a dinâmica local de colônias durante dois anos, lapso temporal suficientemente longo para um retrato completo do ciclo de vida (Gradstein

1997). Nós visamos descrever especificamente 1) o tamanho e idade médios das colônias; 2) a possível sazonalidade coerente com as estações climáticas e as condições em termos de tamanho e idade necessárias para a produção de propágulos sexuados e assexuados e; 3) a influência da presença de propágulos sexuados e assexuados, bem como do momento de estabelecimento - época do ano - e tamanho inicial, sobre a longevidade e taxas de crescimento de populações da espécie. Este estudo é continuidade de uma pesquisa mais ampla, onde foi investigada também a dinâmica regional, ie., as taxas de colonização e extinção, de *C. patrisiae*. A importância dos fatores climáticos e reprodutivos supracitados sobre a dinâmica regional é abordada em um artigo paralelo (Alvarenga *et al.*, dados não publicados) e comparações relevantes são incluídas na discussão do presente. No presente estudo visamos testar a hipótese principal de que a reprodução assexual exibe menores pré-requisitos em termos de estrutura colonial (tamanho e idade) (eg., Pohjamo e Laaka-Lindberg 2003) bem como contribui mais significativamente para a dinâmica local das colônias da espécie, tanto em termos de longevidade e taxas de crescimento.

MÉTODOS

Espécie estudada

Crossomitrium patrisiae (Hookeriaceae) é um musgo pleurocárpico largamente distribuído no Neotropico (Buck 1998). Cresce tipicamente aderido à superfície de folhas em sub-bosque e eventualmente no sub-dossel de florestas úmidas. Seus gametófitos são grandes quando comparados às demais espécies que compõe a comunidade epífila, a grande maioria hepáticas folhosas pertencentes à família Lejeuneaceae (Gradstein 1997). Os gametófitos são em tamanho médio ca. 4 cm em comprimento, mas chegam a alcançar 10 cm no ramo principal, e se ramificam densamente, podendo alcançar extensões maiores (Buck 1998) (Figura 1a e 1b). Os gametófitos ocupam pequenas porções disponíveis do substrato, em média 10 ($\pm 0,05$ SD) % da folha sobre a qual crescem (Alvarenga *et al.*, dados não publicados). A espécie é dióica, e é observada se reproduzindo sexuadamente com fecundação de gametas seguida da formação de esporófitos (Figura 1c) e assexuadamente por meio de gemas na base de filídios em ramos especializados, facilmente distinguíveis pela forma tipicamente encurvada, com filídios menores e lustrosos (Figura 1a). As gemas de *C.*

patrisiae são grandes, ca. 0,4 mm em comprimento, e consistem de um complexo de um grupo de rizóides iniciais na base de uma haste com dois a cinco corpos gemíferos (Figura 1d). Os esporófitos de *C. patrisiae* são conspícuos, com seta medindo 4 – 12 mm (Figura 1c). Os esporos de são pequenos (20 µm).

A maioria das folhas recém-colonizadas por *C. patrisiae* abriga menos de três indivíduos. Embora estes possam alcançar consideráveis graus de cobertura, nós optamos por tratar as folhas colonizadas por *C. patrisiae* como ‘colônias’ ao invés de ‘populações’ em vista da incerteza sobre a diversidade de entidades genéticas nas mesmas, podendo estas ser constituídas, por exemplo, apenas de clones de uma única entidade.

Área de estudo

As colônias de *C. patrisiae* foram coletadas no interior do maior fragmento (2.700 ha) da Estação Ecológica Murici, situada nos municípios de Murici e Messias, Alagoas, Brasil (9°11’05”–9°16’48”S e 35°45’20”–35°55’12”O). Trata-se de uma área de Floresta Atlântica (Veloso *et al.* 1991) com altitude variando de 100 e 650 m, debaixo de clima tipicamente tropical, quente e úmido, com temperatura e pluviosidade média anual de 24°C e 2.200 mm, respectivamente, e uma clara distinção entre estação seca (agosto a fevereiro) e chuvosa (março a julho). A temperatura e precipitação mensal durante o período de estudo são apresentados no anexo 1 (material suplementar).

Coleta dos dados

Noventa e seis forófitos (= arbustos hospedeiros) distando no mínimo 5 m entre si foram selecionados em campo para acompanhamento da dinâmica populacional local de *C. patrisiae*. Cada forófito ocupa uma área de no máximo 1 m². Colônias de *C. patrisiae* se desenvolvem principalmente sobre as folhas dos forófitos, eventualmente sendo observado o crescimento também ao longo dos pecíolos (Buck 1998). Colônias estendendo-se pelos pecíolos na área estudada foram raras. A grande maioria das colônias ocorreu em forófitos de folhas lisas.

Dentro dos forófitos focais, todas as colônias de *C. patrisiae* foram marcadas em janeiro de 2008 com fichas plásticas. A cada três meses desde janeiro de 2008 a janeiro de 2010 foram feitas visitas para a demarcação de novas colônias porventura surgidas e

para anotação das colônias extintas. Sendo assim, duas coletas na estação seca e duas na estação chuvosa foram feitas em cada ano, resultado em quatro réplicas para cada estação. Em cada visita, um registro fotográfico de todas as colônias foi feito. Através desse registro, foi possível computar para cada população em cada censo a presença de ramos gemíferos, a presença de esporófitos e o tamanho colonial.

Estudos com briófitas usualmente utilizam grau de cobertura no substrato como medida de tamanho populacional local, visto que os indivíduos de briófitas crescem com frequência densamente entrelaçados (Glime 2006). No entanto, visto que os indivíduos de *C. patrisiae* são facilmente detectáveis e distinguíveis, mesmo em campo, estes foram contabilizados e esta medida foi usada para aferir tamanho colonial, visto ser esta a definição mais acurada de tamanho em ecologia de populações (Silvertown & Lovett Doust 1993). Assim, 2.101 colônias tiveram seu tamanho aferido desta forma. Em paralelo, para fins comparativos, 178 colônias que tiveram um registro fotográfico de boa resolução tiveram também sua área de cobertura aferida, utilizando o software *Scion images*.

A iniciação sexual e a assexual, no presente estudo, se refere à produção de estruturas macroscópicas, esporófitos e ramos gemíferos, possíveis de detecção no registro fotográfico, subentendendo-se que com isto há produção de gemas e esporos em si. Para estimar a idade média de iniciação sexual e assexual das colônias, todas as colônias registradas no primeiro censo foram excluídas da base de dados em vista da impossibilidade de determinar suas idades precisas. Visto que os censos foram trimestrais, as colônias registradas em apenas um censo possuem menos de três meses de idade, colônias registradas em dois censos possuem no mínimo três e no máximo seis meses de idade, e assim por diante. Para calcular a longevidade, além das colônias de idade desconhecida, as colônias extintas por motivos de queda de substrato também foram excluídas do banco de dados. Por outro lado, espera-se que estratégias reprodutivas, especialmente as assexuadas, previnam as chances de extinção estocástica, isto é, a morte da população com permanência íntegra do substrato.

As colônias das estações climáticas correspondentes dos dois anos foram somadas e consideradas pertencer a uma única coorte funcional. Assim, quatro coortes funcionais são abrangidas neste estudo: 1) coorte do meio da estação seca (censos 1, 5 e 9, referente a Janeiro); 2) coorte do fim da estação seca (censos 2 e 6, referente a abril); 3) coorte do meio da estação chuvosa (censos 3 e 7, referente a julho) e; 4) coorte do fim da estação chuvosa (censos 4 e 8, referente a outubro).

As colônias de *C. patrisiae* estudadas foram consideradas estando debaixo da influência de esporos quando, durante seu tempo de vida, pelo menos uma colônia qualquer no forófito ao qual pertenciam produziu esporófito, pois isso significa que esporos foram liberados em uma fonte distante no máximo 0.5 m da população em questão. A produção de gemas e esporos na mesma colônia foi extremamente rara no universo estudado. Visto que a ocorrência de gemas em uma colônia pode coincidir com a influência de esporos na mesma, as colônias foram classificadas nas seguintes categorias de *status* reprodutivo: 1) Colônias com gemas e sob influência de esporos; 2) Colônias apenas com gemas; 3) Colônias apenas sob influência de esporos; e 4) Colônias não reprodutivas, ou seja, sem gemas e sem influência de esporos.

Análises

As categorias de *status* reprodutivos foram testadas em paralelo ao tamanho inicial da população para o efeito sobre a longevidade e taxas de crescimento através de Análises de Covariância (ANCOVA) (Zar 1999). Tendo em vista que longevidade pode ser tanto a causa como a consequência da iniciação de determinada estratégia reprodutiva (Glime 2006), nós distinguimos entre longevidade pré e pós-produção de gemas para testar a relação entre esses dois parâmetros. Os dados foram eventualmente transformados (logaritmo natural) para atingir os pré-requisitos paramétricos. Análises de Variância (ANOVAs) foram usadas para comparar se as colônias nos diferentes status reprodutivos diferem quanto a tamanho e idade de iniciação reprodutiva, e para comparar a longevidade de colônias das diferentes coortes funcionais. As análises estatísticas foram procedidas no *software* STATISTICA 5.1 (StatSoft 1995)

RESULTADOS

Duas mil cento e uma colônias foram demarcadas ao longo do estudo em pelo menos um censo, sendo que destas, 689 estavam presentes no primeiro censo e são de idades desconhecidas e, portanto, foram removidas do banco de dados. Das 1412 colônias restantes, apenas 117 (8.3%) produziram gemas e 23 (1.6%) produziram esporófitos, e destas sexualmente reprodutivas, 50% haviam produzido gemas previamente. Tais proporções baixas resultam em parte da estrutura etária da metapopulação: a grande maioria das colônias de *C. patrisiae* reflete casos de colonizações com baixo sucesso de

estabelecimento, isto é, colônias que não perduram por mais de três (35% das 1412 colônias com idade conhecida) ou seis meses (67%) (Figura 2) e colônias constituídas de dois ou menos indivíduos (71%) (Figura 3) relativamente pequenos (Figura 4). Tanto a iniciação assexual como sexual ocorrem em colônias maiores e mais longevas que estas (Tabela 1). Colônias nos status reprodutivos 1 e 2, necessariamente com presença de gemas, foram significativamente maiores que as outras categorias (ANOVA das categorias de status reprodutivo: $F_{3, 336} = 23.91$, $p < 0.0001$). Nenhuma população que produziu esporófitos em 2008 o fez em 2009.

Colônias reprodutivas, assexual ou sexualmente, são sempre maiores e de mais idade que as colônias não reprodutivas em cada coorte (Tabela 1). Tamanho é provavelmente mais limitante que idade, visto que em todos os censos houve colônias não reprodutivas com idade suficiente para fazê-lo, ao passo que tamanho mínimo para iniciação reprodutiva mostrou ser constante independente do censo (Tabela 1) e aparentemente independente de fatores externos quaisquer que levaram às menores taxas de sobrevivência (Tabela 1) e tamanho inicial de colônias (Figura 5) em 2008 em comparação com 2009.

Nem tamanho mínimo para iniciação reprodutiva (Tabela 1), nem o tamanho inicial de colônias estabelecidas na respectiva coorte (Figura 5) e nem a taxa de sobrevivência para ao menos um censo subsequente, refletindo colônias que alcançaram a idade mínima de 3 meses, idade mínima registrada para iniciação reprodutiva (Tabela 1), mostraram qualquer sazonalidade coerente com as estações climáticas – seca e chuvosa – mas, conforme mencionado, mostraram variação inter-anual.

Com respeito às diferenças de idade e tamanho entre iniciação sexual e assexual, pouco pôde ser discernido em vista do baixo número de colônias produzindo esporófitos no universo amostrado. Essas poucas colônias sexualmente reprodutivas foram maiores que as assexualmente reprodutivas nas estações chuvosas.

Nenhum efeito do tamanho inicial foi observado sobre a longevidade ($F_{1, 335} = 0.18$, $p = 0.41$), um efeito significativo do status reprodutivo ($F_{3, 335} = 19.73$, $p < 0.0001$), mas também uma interação significativa entre tamanho inicial e status reprodutivo, indicando provavelmente que colônias com maior tamanho inicial eram mais propensas a entrar em iniciação reprodutiva. Especialmente a produção de gemas influenciou a longevidade das populações: colônias produtoras de gemas tiveram maior longevidade que colônias não reprodutivas ou apenas sob influência de esporos (Figura 6). Isto é verdade tanto para a longevidade total, isto é, o tempo de vida total das

colônias (ANOVA $F_{3, 336} = 26.14$, $p < 0.0001$) como para a longevidade pós-reprodutiva, ie., o tempo de vida após a produção das gemas (ANOVA $F_{3, 336} = 8.61$, $p < 0.0001$) (nas comparações à posteriori, diferenças significativas foram encontradas apenas entre os status com gemas e os status sem gemas). A influência de esporos foi irrelevante.

Naturalmente, as primeiras coortes no estudo, ie., janeiro, julho e outubro de 2008, contribuíram com as diferenças mais evidentes entre os grupos (Figura 7), visto que as coortes finais, especialmente as duas últimas, pouco tempo tiveram para caracterizar a longevidade potencial e mesmo para iniciar reprodutivamente. De fato, nenhuma das colônias das últimas duas coortes iniciou a reprodução assexuada (representada pelos triângulos e os quadrados na Figura 7). As colônias que entraram em iniciação assexuada nesses dois momentos, ie., julho e outubro de 2009, foram colônias mais velhas (cf. Tabela 1), ou seja, de coortes precedentes. Ainda assim, mesmo que as coortes do segundo ano de estudo não tenham tido tempo suficiente para caracterizar a longevidade potencial natural das populações, quando estas foram somadas às coortes do primeiro ano, isto é, considerando apenas coortes funcionais, maiores expectativas de vida foram alcançadas por colônias estabelecidas no final da estação chuvosa (ANOVA $F_{3, 336} = 5.38$, $p < 0.001$) (Figura 8).

As taxas de crescimento médias foram aferidas com base no número de indivíduos para todas as 340 colônias classificadas em status reprodutivos. Taxas baseadas na área de cobertura foram aferidas para 40 destas populações. Colônias produtoras de gemas mostraram taxas de crescimento menores, mas as diferenças não foram estatisticamente significativas em nenhuma instância (ANOVA das taxas de crescimento média em termos de número de indivíduos $F_{3, 142} = 1.45$, $p < 0.23$).

DISCUSSÃO

A reprodução assexuada em briófitas tem se mostrado importante para a expansão e manutenção de populações locais (Glime 2006), habilidade competitiva (Kimmerer 1994), sobrevivência a intempéries (Ducket & Reglanzia 19993, Laaka-Lindberg & Heino 2001), rápida e eficiente expansão para sítios relativamente distantes no caso de gemas tão pequenas quanto esporos (Pohjamo *et al.* 2006) e até mesmo garantia de sucesso reprodutivo sexual (McLetchie & Puterbaugh 2000, Cronberg *et al.* 2006, Kimmerer 1991).

Em colônias de *C. patrisiae*, a reprodução assexual influencia positivamente a longevidade das colônias conforme a hipótese principal lançada neste estudo, porém, sem qualquer efeito nas taxas de crescimento, contrário as expectativas (cf. Löbel *et al.* 2009 para resultados semelhantes do efeito da produção de gemas sobre as taxas de crescimento). Gemas aparentemente auxiliam na manutenção das colônias locais não pelo acréscimo em tamanho, mas talvez pela compensação de perda de indivíduos, o que não é captado nas taxas de crescimento. Em última instância, a produção de gemas parece ter desempenhado algum papel nas chaces de reprodução sexual; 50% das colônias que produziram esporófitos no estudo haviam produzido gemas previamente.

Quanto aos demais efeitos da produção de gemas supracitados, não foram vistas evidências neste estudo de caso. Rápida e eficiente expansão para sítios relativamente distantes está fora das possibilidades das gemas (ca. 4mm em comprimento) de *C. patrisiae*. A rara ocorrência de competidores diretos (Alvarenga *et al.* dados não publicados) surege que há pouca relevância de habilidade competitiva nesta espécie, embora estudos detalhados são necessários para falar no assunto. E quanto à sobrevivência a intempéries, a falta de sazonalidade observada no presente estudo dá pouco suporte a esse efeito.

Havendo uma marcada transição entre estação seca e chuvosa na área estudada, esperava-se que colônias de coortes da estação chuvosa tivessem altas taxas de estabelecimento, levando a maiores taxas de sobrevivência inicial (confirmado por Winkler 1967 APUD Richards 1984) e altas taxas de crescimento, levando a tamanhos iniciais superiores àqueles de coortes de estação seca (Goffinet e Shaw 2009). A disponibilidade hídrica poderia também reduzir o tamanho mínimo necessário para iniciação reprodutiva. Porém, o presente estudo falhou em confirmar todas essas expectativas.

Sazonalidade na reprodução assexual em briófitas tem recebido marcadamente pouca atenção (Odu & Owotomo 1982, Reese 1984, Laaka-Lindberg 1999, Bischler 1984), sendo confirmada para alguns táxons (Owotomo 1982, Reese 1984), mas não para outros (Ducket & Rezanglia 1993, Laaka-Lindberg 1999). Em espécies de *Marchantia*, o esforço envolvido na produção de cúpulas de gemas e as estruturas sexuadas é tão extenuo que a reprodução sexuada e a assexuada são temporalmente excludentes, com a produção de gemas restrita estação seca (Garcia-Ramos *et al.* 2007, Glime 2006). Algumas destas espécies que exibem sazonalidade provêm de ambientes tropicais (Odu & Owotomo 1982, Reese 1984, Garcia-Ramos *et al.* 2007). Contudo,

sustenta-se que hepáticas em geral não mostram qualquer ausência sazonal de gemas em áreas tropicais (Schuster 1988).

Florshutz-de Ward (1986) e Allen (1990) acreditavam ser a iniciação da reprodução assexuada em *C. patrisiae* induzida pelo ambiente, podendo a formação de ramos gemíferos especializados ser suprimida no meio do processo dependendo da sinalização climática. O presente estudo não suporta essa observação. No entanto, isto pode ser muito provavelmente produto da simplicidade metodológica aplicada, onde foi acessada apenas a presença de ramos gemíferos e não o tamanho e o número de gemas produzidas nestes. Considerações conclusivas dependem, portanto, de estudo futuros no tema.

A despeito da falta de sazonalidade referente a estações climáticas, uma variação inter-anual foi observada no presente estudo. A precipitação no segundo ano de estudo foi superior e mais bem distribuída ao longo dos meses que no primeiro ano (Anexo 1 material suplementar online). Isto dificilmente explicaria os menores tamanhos iniciais de colônias no segundo ano de estudo (Figura 5), mas precipitação copiosa e freqüente poderia estar causando mais distúrbios em micro-escala, levando às menores taxas de sobrevivência (Tabela 1) e a maior longevidade das colônias fixadas ao final, e não no início, da estação chuvosa (Figura 8). Ao menos curtos momentos de estagnação parecem ser necessários para fixação de epífilas (cf. discussão em Burd 2007). Ademais, a iniciação de reprodução assexuada foi observada em menores proporções em 2009 (Tabela 1), talvez em virtude de uma supressão diante de maior investimento relativo em estruturas sexuadas (gametângios) (eg., Kimmerer 1994, Pohjamo & Laaka-Lindberg 2003). No entanto, os poucos estudos sobre produção de gemas em espécies tropicais indicam que precipitação favorece a produção de gemas (Reese 1984). Estudos refinados em base individual em *C. patrisiae* são necessários para testar todas essas hipóteses. Conclusões referentes à variação inter-anual ainda são precoces.

O segundo pressuposto de nossa hipótese principal era que reprodução assexuada exibe menores pré-requisitos em termos de estrutura colonial. Primeiramente, nossos dados de tamanho e idade colonial revelaram que existem de fato valores mínimos requeridos para iniciação reprodutiva, porém apenas quanto a tamanho. Tomando como exemplo apenas os censos nos quais se concentrou a produção de esporófitos, o tamanho das colônias reprodutivas foi consideravelmente superior ao das colônias não reprodutivas, e até mesmo daquelas em iniciação assexual (. Aparentemente, colônias necessitam atingir um determinado tamanho, independente da

idade, para iniciar a reprodução. Para a produção de gemas, esse tamanho também independe da época do ano.

Reprodução é energeticamente custosa é em briófitas (eg. Stark *et al.* 2000, Convey & Smith 1993, González-Mancebo & During 1997, Bisang *et al.* 2006 dentre outros). Porém, o nível mínimo de recursos, em termos de tamanho ou idade, tem sido quantificado poucas vezes (Jonsson & Soderstrom 1988, Convey & Smith 1993, Rydriegen & Okland 2002, Pohjamo & Laaka-Lindenberg 2003, Hassel *et al.* 2005, Löbel & Rydin 2009). Usualmente reprodução assexuada envolve menos custo que a sexuada e por isso os limites são mais amenos ou inexistentes. Em *C. patrisiae*, pouco pôde ser discernido com respeito às diferenças de idade e tamanho entre iniciação sexual e assexual em vista do baixo número de colônias produzindo esporófitos no universo amostrado, mas aparentemente o tamanho mínimo colonial requerido para iniciação assexual é menor que para a iniciação sexual, confirmando assim nossa hipótese inicial.

Crossomitrium patrisiae se distribui profusa e difusamente no sub-bosque da floresta estudada. Mais de duas mil colônias foram observadas em uma área total de 96m², sendo que estas em sua grande maioria são muito pequenas e têm vida curta. Isto pode ser o reflexo de uma grande produção regional de esporos pequenos, facilmente carregados pelo vento e, porém, com grande risco de mortalidade juvenil pós-colonização (Buck 1998, Silva 2007). Visto que folhas de sub-bosque de florestas tropicais em si são fadadas a uma curta expectativa de vida (Reich *et al.* 2004), expandir a espécie para novos sítios é uma necessidade imposta e a proliferação da espécie no maior número possível de folhas, mesmo que em tamanhos coloniais locais tão pequenos quanto o mínimo necessário para pareamento e reprodução sexual parece ser a estratégia utilizada por *C. patrisiae*.

O presente estudo representa a primeira tentativa de caracterizar quantitativamente parâmetros básicos do histórico de vida de uma espécie típica de floresta tropical úmida. As diferenças nas estratégias de vida das espécies refletem adaptações para a sobrevivência diante de estresses sazonais impostos pelo ambiente (Glime 2006). Espécies adaptadas à vida em ambientes muito transientes, instáveis e imprevisíveis, por exemplo, tipicamente possuem elevadas taxas de crescimento, investem precocemente em uma numerosa prole, ou seja, são bons dispersores, apresentando em contra-partida elevados requerimentos quanto a recursos e baixa capacidade competitiva. Em ambientes estáveis, espécies com características opostas a

estas são favorecidas. As primeiras são conhecidas como r – estrategistas, e estas últimas, como K – estrategistas, de acordo com o conceito proposto por MacArthur & Wilson (1967) (APUD Glime 2006). Dentro do sistema de classificação de estratégias de vida de briófitas (During 1979), *C. patrisiae* tem sido referido como “colonista” (Wu *et al.* 1987), uma das categorias tipicamente r-estratégica.

O presente estudo fornece a primeira evidencia quantitativa da estrutura populacional e as estratégias reprodutivas que o qualificam como tal. Ademais, contrario ao perfil de uma espécie tipicamente colonista, que exhibe baixa frequência de produção de esporófitos por definição (During 1979), *C. patrisiae* investe extensivamente também em produção de esporófitos. Embora apenas 23 das 1412 populações de idade conhecida estudadas produziram esporófitos, assumindo que apenas um esporófito foi produzido por colônia, esse índice representa um aporte de ca. 200.000 esporos nos 96m² estudados, ou ca. 2000 esporos por cada 1m² (veja Glime 2006 para o número de esporos de 20µm usualmente produzido para espécies de briófitas). Ademais, em base individual, *C. patrisiae* apresenta as maiores taxas de expressão sexual (76%) e de fertilização (90% das populações bissexuais, 40% do total de fêmeas e 75% das fêmeas que ocorreram em populações bissexuais) já registradas para uma briófita dióica no mundo (Alvarenga *et al.*, dados não publicados). Assim, a incidência de reprodução sexuada pode ser considerada muito elevada. Ambas as estratégias reprodutivas, sexual e assexual, são fundamentais para a persistência em longo prazo de *C. patrisiae*, sendo complementares e importantes quando inserida no contexto demográfico da metapopulação.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao apoio financeiro da Fundação O Boticário de Proteção à Natureza (FBPN) e da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e o apoio logístico do Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN).

LITERATURA CITADA

Allen, B. 1990. A revision of the Genus *Crossomitrium* (Musci: Hookeriaceae). *Tropical Bryology* 2: 3-34.

- Alvarenga, L.D.P., Pôrto, K.C. & Silva, M.P.P. 2009. Relations between regional-local habitat loss and metapopulation properties of epiphyllous bryophytes in the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 41: 682-691.
- Anthony, P. A., Holtum, J. A. M., & Jackes, B. R. 2002. Shade acclimation of rainforest leaves to colonization by lichens. *Ecology* 16: 808-816.
- Bisang, I., Ehrlén, J. & Hedenäs, L. 2006. Reproductive effort and costs of reproduction do not explain female-biased sex ratios in the moss *Pseudocalliergon trifarium* (Amblystegiaceae). *American Journal of Botany* 93: 1313-1319.
- Buck, W.R. 1998. Pleurocarpous mosses of the West Indies. *Memmoirs of The New York Botanical Garden* 1: 1- 401.
- Burd, M. 2007. Adaptive function of drip tips: a test of the epiphyll hypothesis in *Psychotria marginata* and *Faramea occidentalis* (Rubiaceae). *Journal of Tropical Ecology* 23:449-455.
- Coley, P. D., Kursar, T. A., & Machado, J. L. 1993. Colonization of tropical rain forest leaves by epiphylls: Effects of site and host plant leaf lifetime. *Ecology* 74: 619-623.
- Convey, P. & Lewis Smith, R.I. 1993. Investment in sexual reproduction by Antarctic mosses. *Oikos* 68: 293-302.
- Cronberg, N., Rydgren, K. & Økland, R. H. 2006. Clonal structure and genet-level sex ratios suggest different roles of vegetative and sexual reproduction in the clonal moss *Hylocomium splendens*. *Ecography* 29: 95-103.
- Duckett, J. G. & Renzaglia, K. S. 1993. The reproductive biology of the liverwort *Blasia pusilla* L. *Journal of Bryology* 17: 541- 552.
- During, H. J. 1979. Life strategies of bryophytes: A preliminary review. *Lindbergia* 5: 2-18.
- Egunyomi, A. 1979. Autoecology of *Octoblepharum albidum* Hedw. In western Nigeria. II Phenology and water relations. *Nova Hedwigia* 31: 377-387.
- Frahm, J. P. 1990. The ecology of epiphytic bryophytes on Mt. Kinabalu, Sabah (Malaysia). *Nova Hedwigia* 51: 121-132.
- García-ramos, G., Stieha, C., McLetchie, D.N., Crowley, P.H. 2007. Persistence of the sexes in metapopulations under intense asymmetric competition. *Journal of Ecology* 95: 937-950.
- Gilbert, G. S., Reynolds, D. R., & Bethancourt, A. 2007. The patchiness of epifoliar fungi in tropical forests: Host range, host abundance, and environment. *Ecology* 88: 578-581.

- Glime, J. 2006. [online] *Bryophyte Ecology*. Homepage: www.bryoecol.mtu.edu/
- Goffinet, B. & Shaw, J. 2009. *Bryophyte Biology*. 565 p. Cambridge University Press, USA.
- González-Mancebo, J. M. & During, H. J. 1997. Reproductive effort of some mosses with different life strategies growing epiphytically in *Salix* forests in the Biesbosch, The Netherlands. *Lindbergia* 22: 36-42.
- Gradstein, S. R. 1997. The taxonomic diversity of epiphyllous bryophytes. *Abstracta Botanica* 21:15-19.
- Hallingbäck T. & Hodgetts N. _compilers_ 2000. *Mosses, Liverworts, and Hornworts. Status survey and conservation action plan for bryophytes*. IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Hassel, K., Pedersen, B. & Söderström, L.M. 2005. Age and size at maturity in mountain and lowland populations of the expanding moss *Pogonatum dentatum*. *Plant Ecology* 179:207-216.
- Jonsson, B.G. & Söderström, L. 1988. Growth and reproduction in the leafy hepatic *Ptilidium pulcherrimum* (G. Web.) Vainio during a 4-year period. *Journal of Bryology* 15: 315-325.
- Kimmerer, R. W. 1991. Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida*. I. Population density and reproductive mode. *Bryologist* 94: 255-260.
- Kimmerer, R. W. 1994. Ecological consequences of sexual versus asexual reproduction in *Dicranum flagellare* and *Tetraphis pellucida*. *Bryologist* 97: 20-5.
- Laaka-Lindberg, S. & Heino, M. 2001. Clonal dynamics and evolution of dormancy in the leafy hepatic *Lophozia silvicola*. *Oikos* 94: 525-532.
- Laaka-Lindberg, S. 1999: Asexual reproduction in a population of *Lophozia silvicola* Buch in central Norway. *Plant Ecology* 141: 137-144.
- Löbel, S. & Rydin, H. 2009. Dispersal and life history strategies in epiphyte metacommunities: alternative solutions to survival in patchy, dynamic landscapes. *Oecologia* 161:569-579.
- Lüking, A. 1997. Diversity and distribution of epiphyllous bryophytes in a tropical rainforest in Costa Rica. *Abstracta Botanica* 21:79-87.
- Marino, P. C. & Salazar Allen, N. 1993. Tropical epiphyllous hepatic communities growing on two species of shrub in Barro Colorado Island, Panama: the influence of light and microsite. *Lindbergia* 17:91-95.

- McLetchie, D.N. & Puterbaugh, M.N. 2000. Population sex ratios, sex-specific clonal traits and tradeoffs among these traits in the liverwort, *Marchantia inflexa*. *Oikos* 90: 227-237.
- Monge-Nájera, J. & Blanco, M. A. 1995. The influence of leaf characteristics on epiphyllous cover: a test of hypothesis with artificial leaves. *Tropical Bryology* 11:5-9.
- Monge-Nájera, J. 1989. The relationship of epiphyllous liverworts with leaf characteristics and light in Monte Verde, Costa Rica. *Cryptogamie Bryologie* 10:345-352.
- Myers, N., Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Odu, E. A. & Owotomo, O. 1982. Periodic production of gemmiferous leaves in two west tropical African *Calymperes* species: *C. afzelii* Sw. and *C. erosum* C. Muell. *Bryologist* 85: 239-242.
- Odu, E.A. 1982. Phenology of West African tropical mosses. *Journal of Hattori Botanical Laboratory* 52:283-285.
- Olarinmoye, S. O. 1974. Ecology of epiphyllous liverworts: Growth in three natural habitats in Western Nigeria. *Journal of Bryology* 8: 275-289.
- Oliveira, S.M. & Pôrto, K.C. 2001. Reproductive phenology of *Sematophyllum subpinnatum* (Brid.) Britt. in the Atlantic Rain Forest, Recife, Pernambuco State, Brasil. *Journal of Bryology* 23: 17-22.
- Oliveira, S.M. & Pôrto, K.C. 2002. Population profile of *Bryum apiculatum* Schwaegr. in an Atlantic Forest Remnant, Pernambuco, Brazil. *Journal of Bryology* 24:251.
- Oliveira, S.M. & Pôrto, K.C. 2005. Sporophyte production and population structure of two species of Pottiaceae in an Atlantic Forest remnant in Pernambuco, Brazil. *Cryptogamie* 26: 239-247.
- Oliveira, S.M., Pôrto, K.C. (1998) Reprodução Sexuada em Musgos Acrocárpicos do Estado de Pernambuco, Brasil. *Acta Bot Bras* 12:385-392.
- Pharo, E.J. & Zarman, C.E. 2007. Bryophytes in a changing landscape: The hierarchical effects of habitat fragmentation on ecological and evolutionary processes. *Biological Conservation* 135: 315-325.
- Pócs, T. 1982. Tropical forest bryophytes. Pp. 59-105 in Smith A. J. E. (ed.). *Bryophyte ecology*. Chapman & Hall, London.

- Pohjamo, M. & Laaka-Lindberg, S. 2003. Reproductive modes in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 159-168.
- Pohjamo, M., Laaka-Lindberg, S., Ovaskainen, O. & Korpelainen, H. 2006. Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Evolutionary Ecology* 20: 415-430
- Pôrto, K.C., & Oliveira, S.M. 2002. Reproductive phenology of *Octoblepharum albidum* (Bryopsida, Leucobryaceae) in a tropical lowland forest of north-eastern Brazil. *Journal of Bryology* 24: 291-294.
- Reese, W. D. 1984. Reproductivity, fertility and range of *Syrrhopodon texanus* Sull. (Musci: Calymperaceae), a North American endemic moss. *Bryologist* 87: 217-222.
- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B., Prugh, L. & Ellsworth, D.S. 2004. Leaf demography and phenology in amazonian rain forest: a census of 40 000 leaves of 23 tree species. *Ecological Monographs* 74:3-23.
- Richards, P.W. 1954. Notes on the bryophyte communities of lowland tropical rainforest with species reference to Moraballi Creek, British Guiana. *Vegetatio* 5: 319-328.
- Richards, P.W. 1984. The ecology of tropical forest bryophytes. Pp.1233- 1270 in Schuster R. M. (ed.). *New manual of bryology*. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan.
- Rydgren, K. & Økland, R.H. 2002. Sex distribution and sporophyte frequency in a population of the clonal moss *Hylocomium splendens*. - *Journal of Bryology* 24: 207-214.
- SatSoft, INC. 1995. STATISTICA for Windows 5.1, Tulsa, OK.
- Schuster, R. M. 1988. Ecology, reproductive biology and dispersal of Hepaticae in the tropics. *Journal of Hattori Botanical Laboratory* 64:237-269.
- Silva, A.S.M, Pôrto, K.C. & Simabukuro, A.E. 2009a. Effect of light and water availability on spore germination and protonemal growth of the Neotropical moss *Thamniopsis incurva* (Pilotrichaceae). *Cryptogamie* 30: 243-257.
- Silva, A.S.M, Pôrto, K.C. & Simabukuro, A.E. 2009b. Effect of water availability on spore germination of the moss *Octoblepharum albidum* from Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Bryology* 31: 169-173.

- Silva, A.S.M, Pôrto, K.C. & Simabukuro, A.E. 2010. Effects of Light and Nutrients on Different Germination Phases of the Cosmopolitan Moss *Bryum argenteum* Hedw. (Bryaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 53: 763-769.
- Silvertown, J.W. & Lovett Doust, J. 1993. *Introduction to plant population biology*. 1st ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Söderström L., Hallingbäck T., Gustafsson L., Cronberg N. & Hedenäs L. 1992. Bryophyte conservation for the future. *Biological Conservation* 59: 265-270.
- Sonnleitner, M., Dullinger, S., Wanek, W., Zechmeister, H. 2009. Microclimatic patterns correlate with the distribution of epiphyllous bryophytes in a tropical lowland rain forest in Costa Rica. *Journal of tropical ecology* 25:321-330.
- Stark, L., Nichols II, L., McLetchie, N.D., Smith, S.D. & Zundel, C. 2004. Age and sex-specific rates of leaf regeneration in the Mojave Desert moss *Syntrichia caninervis*. *American Journal of Botany* 91: 1-9.
- Stark, L.R., McLetchie, D.N. e Mishler, B.D. 2000. The cost of realized sexual reproduction: assessing patterns of reproductive allocation and sporophyte abortion in a desert moss. *American Journal of Botany* 87: 1599-1608.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Wu, P.-C., Li, D.-K. & Gao, C.-H. 1987. Light and epiphyllous liverworts in the subtropical evergreen forests of South-Eastern China. *Symposia Biologica Hungarica* 35:27-32.
- Zartman, C.E. & Shaw, A.J. 2006. Metapopulation extinction thresholds in rain forest remnants. *American Naturalist* 167:177-189.
- Zartman, C.E. 2003. Forest fragmentation effects on epiphyllous bryophyte communities in central Amazonia. *Ecology* 84: 948-954.
- Zartman, C.E., Nascimento, H.E. 2006. Are patch-tracking metacommunities dispersal limited? inferences from abundance-occupancy patterns of epiphylls in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 127: 46-54.

MATERIAL SUPLEMENTAR

ANEXO 1. Precipitação e temperatura na EsEc Murici durante o período de estudo.

Mês	2008			2009		
	Temperatura Máxima – Média (°C)	Temperatura Mínima – Média (°C)	Precipitação – Soma (mm)	Temperatura Máxima – Média (°C)	Temperatura Mínima – Média (°C)	Precipitação – Soma (mm)
Janeiro	32.1	22.6	11.2	32.8	22	11
Fevereiro	32.6	22.5	70.5	32.3	22.1	40
Março	31.5	22.1	109.3	32.6	22.3	70
Abril	31.1	21.6	14.2	31.1	21.4	77.5
Maiο	28	18.6	46.9	30	19.3	306.7
Junho	28	17.3	4	27.8	17.5	36.2
Junlho	27.5	16.8	36.3	28.6	17.7	27.5
Agosto	30.7	18.7	0.4	30	18.7	60.7
Setembro	-	19.3	-	31.6	20.3	10.6
Outubro	-	21.2	-	31.9	21	1.9
Novembro	31.1	21.8	0	33.7	22.2	1.1
Dezembro	32.4	22	1.7	32.4	22.2	66.8
Máxima	32.6	22.6	109.3	33.7	22.3	306.7
Mínima	27.5	16.8	0	27.8	17.5	1.1
Média	30.5	20.4	29.4	31.2	20.6	59.2
Variância	3.32	4.01	1211.21	2.95	3.03	6251.72
Desvio Padrão	1.82	2	34.8	1.72	1.74	79.07

Tabela 1. Aspectos reprodutivos das colônias de *C. patrisiae* estudados na EsEc Murici. No presente estudo, iniciação assexual se refere à iniciação dos ramos portadores de gemas e a iniciação sexual se refere à presença de esporófito plenamente desenvolvido. A taxa de sobrevivência se refere à proporção de colônias da respectiva coorte que sobreviveram para o censo subsequente, ou seja, colônias que alcançaram a idade mínima de 3 meses. O tamanho (em número de indivíduos e área de cobertura em cm²) e a idade (em meses) médios de iniciação reprodutiva são propriedades da colônia, e não de indivíduos, e dizem respeito a todas as colônias em cada censo, não apenas na coorte do respectivo censo, isto é, às colônias nascidas nesse momento. Os valores correspondem à média ($\pm$ 1 SD).

Censo	Respectiva coorte (%) sobrevivência)	Número de colônias					Tamanho (n° de indivíduos) de colônias				Tamanho (grau de cobertura) de colônias				Idade (meses) de colônias			
		Total	C/ gemas	Em iniciaç. assexual	C/ espor.	Em iniciaç. sexual	Em iniciaç. assexual	Em iniciaç. sexual	Não reprod.	Em iniciaç. assexual	Em iniciaç. sexual	Não reprod.	Em iniciaç. assexual	Em iniciaç. sexual	Não reprod.	Em iniciaç. assexual	Em iniciaç. sexual	
Abr 08	27 (44%)	27	2	2	0	0	5.00	-	2.85 ± 2.39	4.15	-	1.21 ± 1.20	3.00	-	3.00	-	3.00	
Jul 08	145 (84%)	157	2	2	6	6	5.00	5 ± 2.76	2.99 ± 3.14	2.2	4.41 ± 1.31	1.43 ± 1.68	3.00	4 ± 1.22	3.20 ± 0.75			
Out 08	250 (82%)	382	37	37	8	2	4.03 ± 4.54	7.00	2.39 ± 2.01	3.31 ± 1.60	5.04	0.74 ± 1.03	4.62 ± 1.95	3.00	4.03 ± 1.53			
Jan 09	201 (85%)	511	47	11	1	1	2.00 ± 1.79	2.00	2.45 ± 2.51	2.66 ± 2.54	1.01	1.04 ± 1.87	5.73 ± 3.41	3.00	5.48 ± 2.31			
Abr 09	198 (65%)	648	65	25	1	1	3.24 ± 2.35	2.00	2.42 ± 2.37	2.24 ± 1.75	3.10	0.90 ± 1.63	8.40 ± 3.24	6.00	6.78 ± 3.19			
Jul 09	323 (61%)	794	68	16	14	13	3.63 ± 4.33	7.25 ± 6.37	2.48 ± 3.00	3.34 ± 2.44	4.03 ± 1.38	1.43 ± 1.89	9.38 ± 4.08	10.5 ± 4.52	6.79 ± 4.08			
Out 09	116 (66%)	696	75	20	12	0	3.15 ± 2.50	-	2.59 ± 3.13	2.29 ± 1.60	-	1.74 ± 2.11	12.45 ± 4.27	-	9.32 ± 4.84			
Jan 10	152 (-)	675	69	4	9	0	1.40 ± 0.55	-	2.36 ± 3.10	2.15 ± 2.40	-	1.83 ± 0.87	12.75 ± 2.87	-	9.88 ± 5.70			

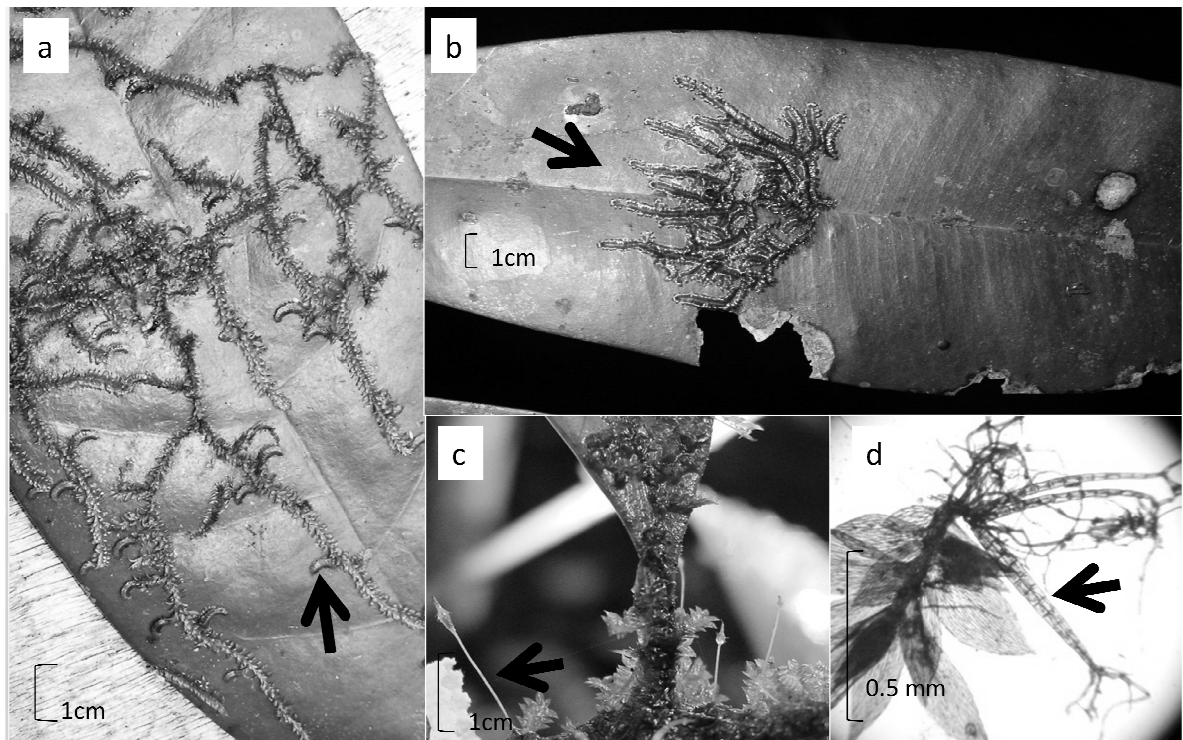


Figura 1. Espécimes de *C. patrisiae* coletados na Estação Ecológica (EsEc) Murici. a. Ramos especializados na produção de gemas em destaque na seta; b. indivíduo de *C. patrisiae* em tamanho usualmente encontrado na EsEc Murici; c. esporófitos de *C. patrisiae* em destaque apontado pela seta; d. gema em destaque apontada pela seta, com um gametófito em fase inicial de desenvolvimento em sua base.

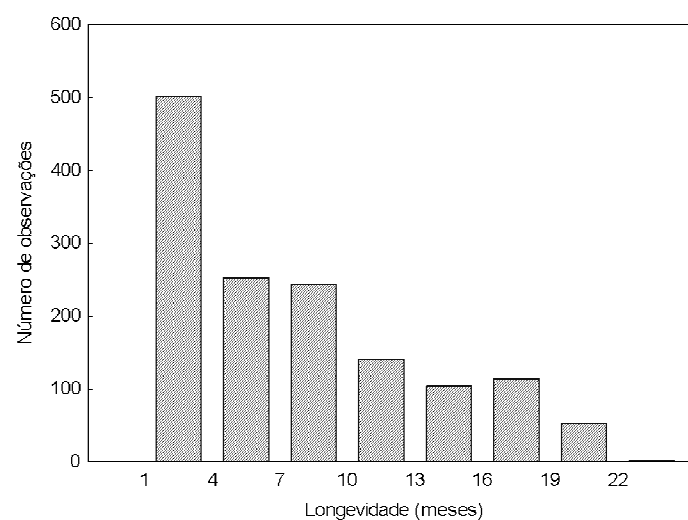


Figura 2. Frequência das classes de longevidade das 1412 colônias de idade conhecida de *C. patrisiae* na EsEc Murici.

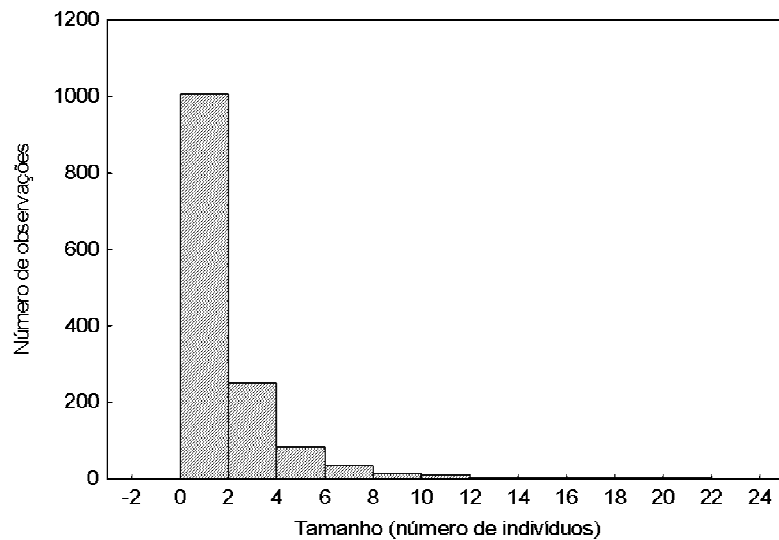


Figura 3. Frequência das classes de tamanho em termos de número de indivíduos das 1412 colônias de idade conhecida de *C. patrisiae* na EsEc Murici. Para cada colônia, foi atribuído um valor médio de tamanho, visto que este eventualmente variou ao longo do tempo.

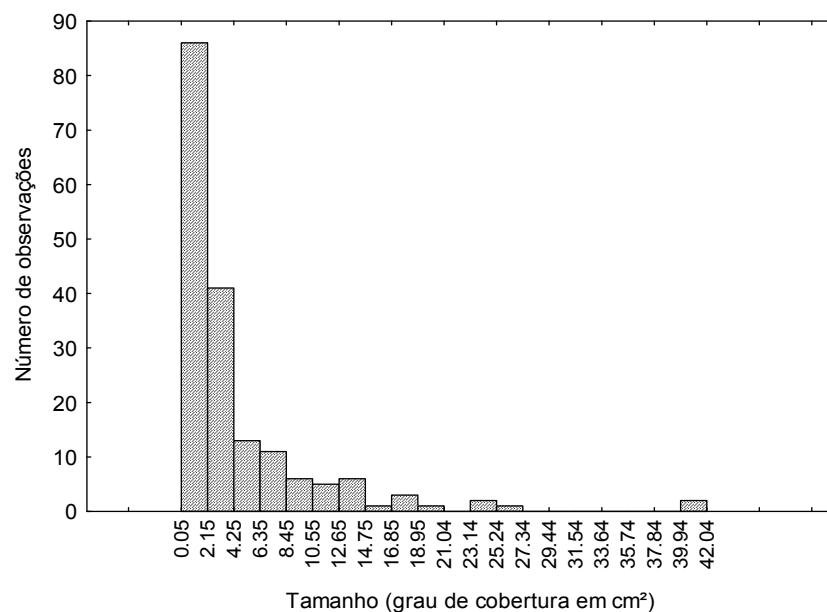


Figura 4. Frequência das classes de tamanho das 178 colônias de *C. patrisiae* de idade conhecida para as quais foi computado o grau de cobertura (cm²) na EsEc Murici. Para cada colônia, foi atribuído um valor médio de tamanho, visto que este eventualmente variou ao longo do tempo.

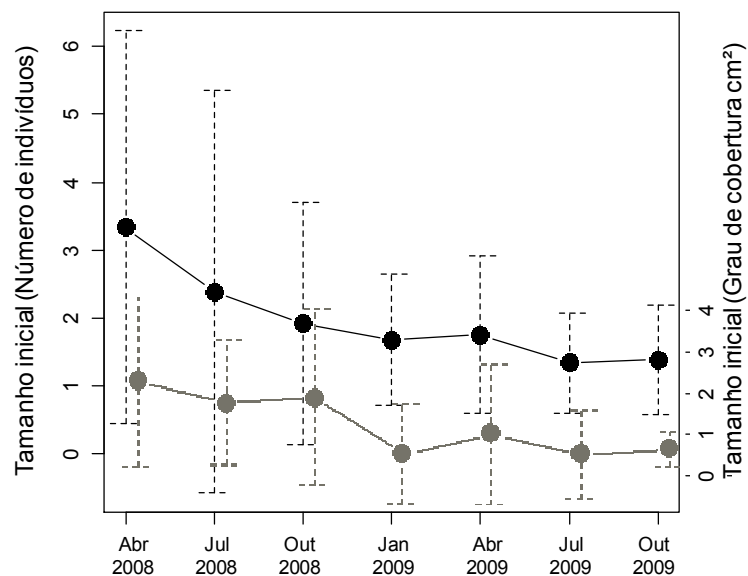


Figura 5. Tamanho inicial de colônias de *C. patrisiae* estabelecidas em cada censo. Círculos pretos representam tamanho em termos de número de indivíduos, círculos cinza representam tamanho em área de cobertura.

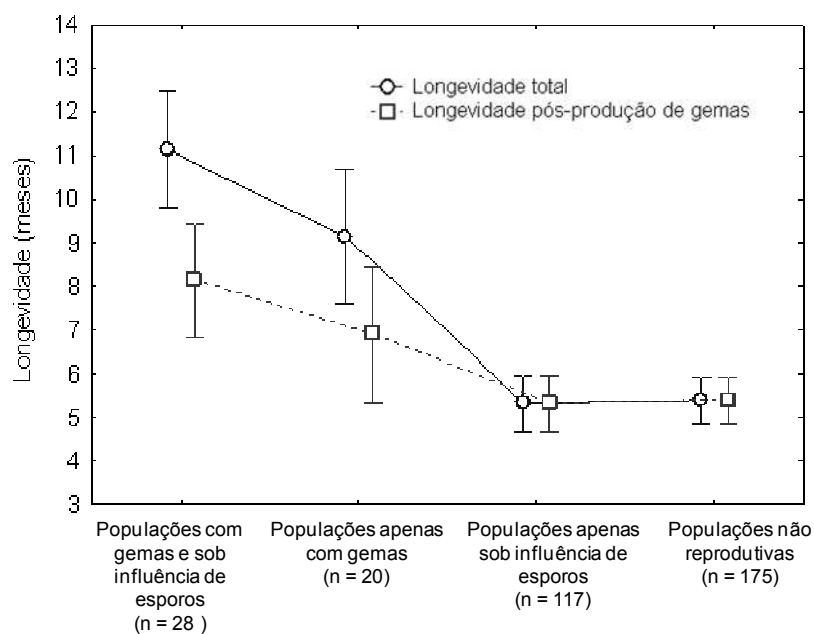


Figura 6. Longevidade das colônias de *C. patrisiae* de acordo com o status reprodutivo. Pontos representam as médias e barras representam um intervalo de confiança.

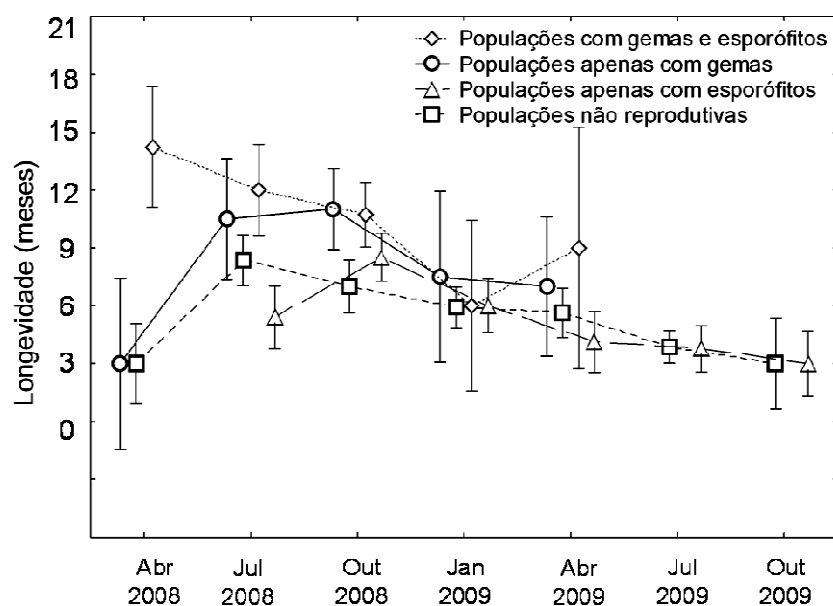


Figura 7. Longevidade das colônias de *C. patrisiae* de acordo com o status reprodutivo e as coortes. Pontos representam as médias e barras representam um intervalo de confiança.

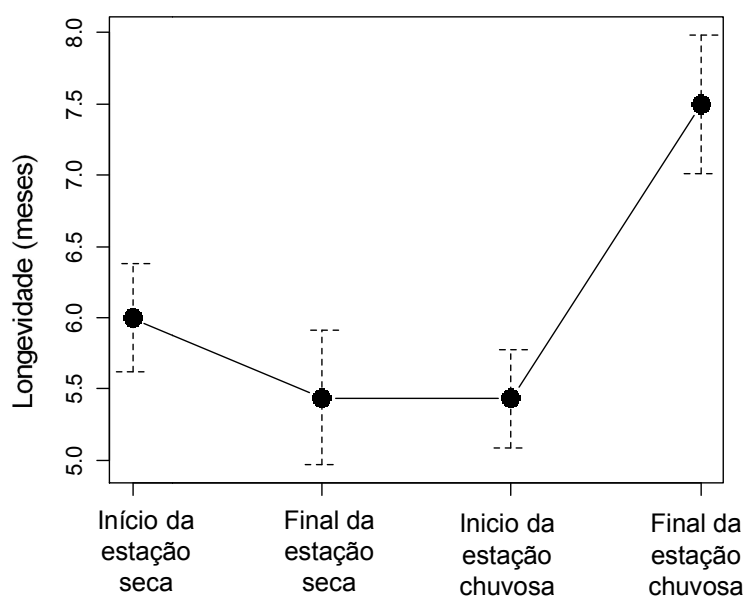


Figura 8. Longevidade das colônias de *C. patrisiae* de acordo com o momento de estabelecimento (coortes funcionais). Pontos representam as médias e barras representam um erro padrão da média.

7. CONCLUSÕES

- Em virtude da efemeridade do substrato, uma estrita dependência de dispersão a longa distância leva *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll. a depender diretamente da densidade regional de populações para a sustentabilidade da dinâmica metapopulacional. Tal densidade, contudo, atua diretamente nas taxas de ocupação de novos sítios, mas não resgata populações já existentes.
- O sucesso de reprodução sexuada na espécie, com índices de expressão sexual e taxas de fecundação nunca reportadas em qualquer outra briófito no mundo, permitem uma ocupação profusa e difusa no sub-bosque de florestas tropicais, podendo isto mitigar as chances de extinção estocástica da metapopulação e aumentar as chances de pareamento sexual.
- O investimento da espécie em estruturas de propagação assexuada objetiva principalmente aumentar a longevidade das populações locais, repercutindo em última instância nas chances de pareamento sexual e produção de esporófitos.
- Fatores que afetem a biologia reprodutiva da espécie e consequentemente seu potencial de dispersão local e principalmente regional são de suma importância para a conservação deste musgo neotropical típico de florestas conservadas bem como de vários outros organismos com estrutura metapopulacional em habitats efêmeros.

8. RESUMO

O estudo de metapopulações de briófitas dióicas em ambientes tropicais, particularmente da comunidade epífila, representa um campo promissor virtualmente inexplorado em todos os seus aspectos até o presente. No presente projeto, uma espécie de musgo pleurocárpico dióico típico da comunidade epífila e de larga ocorrência nos neotrópicos, *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll., foi utilizado para avaliar a importância de aspectos reprodutivos na sustentabilidade da dinâmica regional e local de populações da espécie. Os experimentos e as coletas de dados foram procedidos na Estação Ecológica Murici, Alagoas, Brasil, entre os paralelos 9°11'05"- 9°16'48"S e 35°45'20"-35°55'12"O. A Reserva situa-se em uma área com altitudes variando entre 100 e 650 m, com clima tropical, quente e úmido, com temperatura e pluviosidade média anual de 24°C e 2.200 mm, respectivamente, e uma distinta sazonalidade no regime de precipitação, sendo maio, junho e julho, os meses mais chuvosos e dezembro,

janeiro e fevereiro, os mais secos. Primariamente, *C. patrisiae* foi tomado como organismo modelo em um teste da dependência denso-demográfica das taxas de colonização e extinção que mediam os fenômenos largamente evocados na biologia de conservação conhecidos como “efeito de resgate” e “chuva de propágulos”. Para isto, os níveis de densidade regional de populações de *C. patrisiae* foram manipulados e dinâmica regional em forófitos focais foi seguida durante dois anos. Esse experimento demonstrou que o nível de ocupação de *C. patrisiae* na área estudada é principalmente modulado pela dispersão via esporos e colonização de novos sítios, sem o resgate de populações já existentes. Depressões na abundância regional de populações em meso-escala regional (400m²) afetam consideravelmente taxas de colonização, mas não de extinção, levando em última instância a padrões de ocupação significativamente reduzidos. Tendo em mente essa estrita dependência de dispersão e colonização de novos sítios, estritamente mediada por esporos em *C. patrisiae*, um segundo estudo visou testar os principais paradigmas que previnem o sucesso de reprodução sexuada em briófitas, a saber, falta de expressão sexual, razões sexuais desbalanceadas, segregação espacial dos sexos ou incompatibilidade genética. Para isso, exemplares de *C. patrisiae* foram coletados em em ca. 150 forófitos em três momentos ao longo dos dois anos. Apenas forófitos com populações íntegras e indivíduos de *C. patrisiae* saudáveis foram trazidos para laboratório e mapeados quanto à disposição espacial de populações no forófito. O padrão de dominância do sexo feminino recorrente nas briófitas não foi confirmado em *C. patrisiae*. Ao contrário, tanto em nível de metapopulação como em nível de indivíduos a predominância foi tendenciosa para o sexo masculino, na razão de 0.40♀: 1♂ (das populações unissexuais) e 0.43♀: 1♂ (dos indivíduos expressando o sexo), respectivamente. As elevadas taxas de expressão sexual (76%) e de fertilização (90% das populações bissexuais, 40% do total de indivíduos femininos estudados, e 75% das que ocorreram em colônias bissexuais) registradas no presente para *C. patrisiae* não encontram precedentes em quase nenhuma briófita dióica estudada até então. Assim, foi confirmada a hipótese de que nenhum dos fatores que comumente previnem o sucesso de reprodução sexuada em briófitas se fez presente em *C. patrisiae*. Por fim, a importância da reprodução assexuada, paralelamente à produção de esporófitos, na dinâmica local de populações foi estudada. Nesse estudo, foi observado que dentre 1412 populações, a reprodução sexuada e assexuada incide em taxas de 1.6% e 8.3%, respectivamente. As populações de *C. patrisiae* ocorrem difusamente (2101 populações foram registradas em 96m²), sendo majoritariamente

pequenas (71% constituídas de dois ou menos indivíduos) e de curta vida (67% não perduram mais de seis meses). Populações reprodutivas, assexual ou sexualmente, são sempre maiores e de mais idade que as populações não reprodutivas em cada coorte, sendo tamanho mais limitante que idade ou estação climática. Produção de gemas, mas não de esporos, aumentou significativamente a longevidade das populações, corroborando a importância dessa estratégia reprodutiva assexuada na persistência e em última instância no sucesso reprodutiva sexual (50% das populações que produziram esporófitos haviam produzido previamente gemas) nessa espécie. O nível dependência de dispersão reportado para *C. patrisiae* não encontra pares dentre outras briófitas no mundo, sendo o investimento extenuo tanto em reprodução assexuada como também, e principalmente sexuada, estratégia provavelmente dispendiosa energeticamente, possível apenas no ambiente rico e favorável em que ela se desenvolve. Portanto, o presente projeto de pesquisa representa uma contribuição ímpar a nível mundial para o estado da arte da biologia reprodutiva de briófitas e principalmente, aos modelos de sustentabilidade metapopulacional em ecossistemas fragmentados.

9. ABSTRACT

The metapopulation dynamics of tropical dioecious bryophytes, especially epiphylls, is virtually unexplored in every sense until now. In the present study, a pleurocarpic dioecious moss inhabitant of phyllosphere of understory shrubs in neotropical rainforests, *Crossomitrium patrisiae* (Brid.) Müll., was used as a model to test the importance of reproductive aspects on viability of regional and local population dynamics. The experiments and collections were performed in the Murici Ecological Station, Alagoas, Brazil (9°11'05"- 9°16'48"S e 35°45'20"-35°55'12"O). The station is located in a tropical, warm and humid area, 100 e 650 m above sea level, with distinct dry and rainy seasons, and mean temperatures and rainfall 24°C e 2.200 mm, respectively. Initially, *C. patrisiae* was used as a model for testing the influence of regional density of populations on colonization and extinction rates, described in the extensively used theories of "propagules rain" and "rescue effect". For this, we manipulated the regional density of populations and followed the sub-sequent regional dynamics of the species along two years. This experiment showed that occupancy of *C. patrisiae* in this area is driven mainly by dispersion via spores and colonization of new sites, without rescue of extant populations. Lowering of populations on 400 m² spatial

scales are enough affects the colonization rates, but not the extinction rates, ultimately lessening the occupancy levels. Bearing the relevance of dispersion in mind, a second study in this project aimed to test the main paradigms preventing successful sexual reproduction in bryophytes, which are, namely, lack of expression of sex, biased sex ratios, spatial segregation, and genetic incompatibility. Shoots were collected in ca. 150 phorophytes with healthy populations along the two-year period of study. The so-common bias toward female sex in bryophytes was not confirmed in *C. patrisiae*, on the opposite males prevailed on individual ($0.43\text{♀} : 1\text{♂}$ of fertile shoots) and metapopulation ($0.40\text{♀} : 1\text{♂}$ of unisexual populations). The high sexual expression (76%) and fertilization rates (90% of the bisexual populations, 40% of total females and 75% of females occurring on bisexual populations) have never been reported before for dioecious bryophytes. This confirm our hypothesis that none of the factors precluding successful sexual reproduction are present on *C. patrisiae*. In a third study, the importance of the asexual reproduction besides production of sporophytes on local dynamics of populations of *C. patrisiae* was put on test. In this study, among 1412 populations, 1.6% and 8.3% produced sexual and asexual structures, respectively. Populations of *C. patrisiae* occur abundantly and well spread (2101 populations were recorded in 96m²), being most of these small (71% consisted in less than two individuals) and short-lived (67% did not last more than six months). Reproductive populations, either sexual or asexual, were older and bigger in every cohort. Size was the most important aspect ruling reproductive initiation, regardless age or climatic season. Gemmae, but not spores, improved longevity of populations, pointing for the relevance of this vegetative strategy on population life and ultimately on the sexual reproductive success (50% of populations producing sporophytes had previously produced gemmae). The dispersal – dependence observed in this species has no comparison among other bryophytes in world, being the massive investment in sexual and asexual propagation possible only in the rich environment that *C. patrisiae* lives. Therefore, the present study represents an important contribution for the understanding of reproductive biology of bryophytes as well as to the metapopulations in fragmented ecosystems.

10. ANEXOS

Normas para submissão nos jornais

Oecologia Author Instructions – General

Manuscript contents (in order)

- **Title page** The title should be concise and informative and less than 200 characters. Short titles (< 15 words) are best and are more often cited. The concept, problem or hypothesis to be tested should be clear from the title. The use of full taxonomic names in the title is discouraged; no taxonomic authorities should appear in titles. On the title page, include name(s) of author(s), the affiliation(s) of the author(s), and the e-mail address, telephone and fax numbers of the corresponding author.
- **Abstract** The abstract should start with theory-based objectives or hypotheses, end with explicit conclusions, and should not exceed 250 words in length. Refrain from giving detailed methods; in most cases the technique becomes obvious by the way results are reported. Avoid writing “is discussed” or “needs further research”, and instead end with a conclusive statement of how the work has furthered our ecological understanding. The abstract should not contain any undefined abbreviations or literature references.
- **Key words** Five key words should be supplied, indicating the scope of the paper and not repeating terms already used in the title. Each keyword should not contain more than two compound words, preferably only one.
- **Introduction**
- **Materials and methods** Some submissions, such as reviews, may depart from the typical format of Methods-Results-Discussion.
- **Results** Avoid “Results are shown in Figure 3”. Instead, say for example, “Biodiversity declined with the addition of nitrogen (Fig. 3).” Be specific: e.g., “positively correlated” instead of “correlated”. Refer to magnitudes of effects (e.g. give effect sizes and confidence intervals) rather than just *P*-values.
- **Discussion**
- **Acknowledgements** Please keep this section as short as possible. Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section before the reference list. The names of funding organizations should be written in full. Compliance with ethical standards may be stated in the cover letter rather than the acknowledgements section.
- **References** Literature citations in the text should be ordered chronologically and indicate the author's surname with the year of publication in parentheses, e.g. Carlin (1992); Brooks and Carlin (1992). If there are more than two authors, only the first author should be named, followed by “et al.” For example, “Carlin (1992), Brooks and Carlin (2004, 2005), Jones et al. (2007) demonstrated...” OR “... well studied (Carlin 1992; Brooks and Carlin 2004, 2005; Jones et al. 2007)”. References at the end of the paper should be listed in alphabetical order by the first author's name. If there is more than one work by the same author or team of authors in the same year, a, b, etc. is added to the year both in the text and in the list of references. References should only include works that are cited in the text and that have been published or accepted for publication. Personal communications and unpublished works should only be mentioned in the text. Alphabetize the list of references by the last names of the first author of each work. If available, the Digital Object Identifier (DOI) of the cited literature should be added at the end of each reference. Always use the standard abbreviation of a journal's name according to the ISSN List of Title Word Abbreviations (www.issn.org/2-22661-LTWAonline).
 php). Reference examples:
Journal papers: name(s) and initial(s) of all authors; year; full title; journal title abbreviated in accordance with international practice; volume number; first and last page numbers Savidge WB, Blair NE (2004) Patterns of intramolecular carbon isotopic heterogeneity within amino acids of autotrophs and heterotrophs. *Oecologia* 139:178-189. doi: 10.1007/s00442-004-1500-z
Chapter in a book: name(s) and initial(s) of all authors; year; title of article; editor(s); title of book; edition; volume number; publisher; place of publication; page numbers Hobson KA (2003) Making migratory connections with stable isotopes. In: Berthold P, Gwinner E, Sonnenschein E (eds) *Avian migration*. Springer, Berlin, pp 379-391
Book: name and initial(s) of all authors; year; title; edition; publisher; place of publication Körner C (2003) *Alpine plant life*, 2nd edn. Springer, Berlin
Theses: name and initial(s) of author; year; type (e.g., “Master thesis” or “PhD dissertation”), institution, place of publication Wilson JA (2004) *Habitat quality*,

competition and recruitment processes in two marine gobies. PhD dissertation, University of Florida, Gainesville

• **Tables** Each table should be submitted on a separate page, with the title (heading) above the table. Tables should be understandable without reference to the manuscript text. Restrict your use of tables to essential material. All tables must be cited in the manuscript text and numbered consecutively with Arabic numerals. Provide dimensions or units for all numbers. Identify any previously published material by giving the original source in the form of a reference at the end of the table heading. Tables will be printed with horizontal separation lines only (one below the table's header, one below the column headers, and one at the end of the table); no vertical lines will be printed. Use tab stops to align columns and center numbers around decimals when appropriate. Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data). The number of decimals presented should

be sensible and match the precision of the data. Acceptable file formats for tables include Microsoft Word (.doc), Rich Text Format (.rtf) and Excel (.xls). • **Figure legends** All figure legends (captions) should be assembled onto a separate page(s)

preceding the figures. Each caption should be brief but sufficient to explain the figure without reference to the text. All figures must be cited in the manuscript text and numbered consecutively with Arabic numerals. • **Figures** Each figure should appear on a separate page, with its figure number but without the figure legend. Figure preparation is critical. Please follow the journal-specific instructions and examples.

• **Electronic Supplemental Material (ESM)** ESM are on-line appendices and may consist of information that is more convenient in electronic form (e.g. sequences, spectral data); large quantities of original data that relate to the manuscript (e.g. maps, additional tables and illustrations); and any information that cannot be printed (animations, video clips, sound recordings). Submit your material in PDF format; .doc or .ppt files are not suitable for long-term viability. ESM must be numbered and referred to as "Online Resource". The manuscript text must make specific mention of the ESM material as a citation, similar to that of figures and tables, e.g., ". . . as shown in the animation (Online Resource 3)". ESM is not subject to copyediting and will be published as received from the author in the online version only so authors should format the ESM material exactly as they want it to appear. Do not include line numbers. ESM will be available in color at no additional charge. Reference to ESM will be included in the printed version.

Oikos

A Journal of Ecology

General editorial practice

Manuscripts

Manuscripts should be submitted as one single pdf-file with tables and figures included. Upon acceptance the manuscript should be provided in Microsoft Word, Rich Text Format or Post Script format with high resolution figures included. Oikos does not yet accept manuscripts in Microsoft Word 2007 format.

Language. Manuscripts should be in English. Linguistic usage should be correct. Avoid the use of the passive voice. Avoid extensive reviews in the Introduction and Discussion. Cite only essential sources of a theory or opinion.

Title. The title should be brief and contain words useful for indexing and information retrieval.

Text. The first page should contain only the title and the author's name, address, fax and email-address. Page two contains the abstract, in which the main results of the work should be summarized. The abstract should not contain more than **300** words. Begin the introduction on page three. Avoid right margin justification and hyphenation. Double-check the contents of your manuscript before submitting. Only printer's mistakes in proofs will be changed free of charge. Oikos do not print symbols or formulas in italics.

Illustrations. Tables and legends of illustrations should be written double-spaced on separate sheets. Do not incorporate the legend in the figure itself. Tables and illustrations should be comprehensible without reference to the text. Do not use italic lettering.

Figures should be planned to appear with a maximum final width of 8 cm (single-column), 12.5 cm (1.5 column) or 16.6 cm (double-column). The font used in figures should be either Helvetica or Arial. Letters, numbers and symbols must appear clearly but not oversized. A suitable final size for lettering is 1-2 mm at reproduction size. One uniform size throughout is generally recommended. Avoid complicated symbols or patterns. Use open and closed circles, squares and triangles; open, striped and closed bars in histograms. Each figure should be boxed in and scale marks (turning inwards) provided. Lines should be clear, but not thick and heavy. Plan your illustrations for the smallest size possible (one column). Be sure that the lettering is clear and readable, even if the figure is de-sized.

Colour plates may be included at the author's expense.

Units. Use SI units as far as possible.

Nomenclature. Binomial Latin names should be used in accordance with International Rules of Nomenclature.

References. In the list of references (double-spaced), the following usage should be conformed to:

Journal

Haila, Y. and Järvinen, O. 1983. Land bird communities on a Finnish island: species impoverishment and abundance patterns. - *Oikos* 41: 255-273.

If more than two authors:

Lindsay, A. et al. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. - *Oikos* 88: 225-238.

Book

Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. - Harvard Univ. Press.

Chapter

Goodall, D. W. 1972. Building and testing ecosystem models. - In: Jeffers, J. N. R. (ed.), *Mathematical models in ecology*. Blackwell, pp. 173-194.

In the text references are given: Mayr (1963) or, at the end of a sentence, (Mayr 1963).

Titles of journals should be abbreviated following Biological Abstracts. If in doubt, give the title in full. Do not refer to unpublished material.

The list of references should be arranged alphabetically on authors' names and chronologically per author. If the author's name is also mentioned with co-authors the following order should be used: publications of the single author, arranged chronologically - publications of the same author with one co-author, arranged chronologically - publications of the author with more than one co-author, arranged chronologically. Publications by the same author(s) in the same year should be listed as 2004a, 2004b, etc. Reference lists not conforming to this format will be returned for revision.

Excessive use of references causes unnecessary long articles. To avoid excessive use of references, use only the most relevant. As a rule, avoid using more than 50 references in a regular research paper.

Acknowledgements. Keep them short.

Appendices. Long appendices may be posted on the journals homepage.

Authors are recommended to follow the guidelines set out in: O'Connor, M. 1991. *Writing successfully in science*. - Harper Collins Academic, London, **and to examine the latest issues of *Oikos***. Manuscripts not conforming to the requirements will be returned for revision.

Journal of tropical Ecology

General editorial practice

Preparation of the manuscript

Authors are strongly advised to consult a recent issue of the *JTE* to acquaint themselves with the general layout of articles. Double spacing must be used throughout, allowing wide margins (about 3 cm) on all sides. Main text pages should be numbered. A paper should be prepared using the following format:

Page 1. *Title page*. This should contain (a) the full title, preferably of less than 20 words and usually containing the geographical location of the study; (b) a running title of not more than 48 letters and spaces; (c) a list of up to 10 key words in alphabetical order suitable for international retrieval systems; (d) the full name of each author; (e) the name of the institution in which the work was carried out; and (f) the present postal address of the author to whom proofs should be sent.

Page 2. *Abstract*. This should be a single paragraph, in passive mode, no more than 200 words long, a concise summary of the paper intelligible on its own in conjunction with the title, without abbreviations or references.

Page 3 *et seq.* The main body of the text may contain the following sections in the sequence indicated: (a) Introduction, (b) Methods, (c) Results, (d) Discussion, (e) Acknowledgements, (f) Literature Cited, (g) Appendices, (h) Tables, (i) Legends to Figures. An extra section between (a) and (b) for Study Site *or* Study Species might be necessary.

Main headings should be in capital type and centred; sub-headings should be ranged left and italicised.

A *Short Communication* has a title and keywords but no abstract or section headings until

Acknowledgements and item Literature Cited.

Acknowledgements should be brief. *Notes* should be avoided if at all possible; any notes will be printed at the end of the paper and not as footnotes.

Scientific names. The complete Latin name (genus, species and authority) must be given in full for every organism when first mentioned in the text unless a standard reference is available which can be cited.

Authorities might alternatively appear in Tables where they are first used.

Underlining. The only underlining permitted is that of Latin names of genera and species; and subheadings.

Abbreviations. In general, abbreviations should be avoided. Numbers one to nine should be spelled out and number 10 onwards given in figures. Dates should follow the sequence day-month-year, e.g. 1 January 1997*. The 24-hour clock should be used, e.g. 1615 h.

Online supplementary material

Supplementary material is not copy edited or typeset but loaded onto CJO exactly as supplied.

Supplementary material must be submitted at the same time as the article and must be clearly marked to distinguish it from the main article text. Authors should ensure that they mention within their article that supplementary material is available on CJO.

Literature cited

References to literature in the text should conform to the 'name-and-date' system: e.g. Fleming (1982); (Goh & Sasekumar 1980); Montgomery et al. (1981). If a number of references are cited at one place in the text, they should be arranged alphabetically and not chronologically. In the reference list citations should take the forms given below. References with two or more authors should be arranged first alphabetically then chronologically. The names of cited journals should be given in full. Certain foreign language citations may be translated into English, and this should always be done where the English alphabet is not used (e.g. Chinese, Russian, Thai).

FLEMING, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. Pp. 287-325 in Kunz, T. H. (ed.). Ecology of bats. Plenum Press, New York. 425 pp.

GOH, A. H. & SASEKUMAR, A. 1980. The community structure of the fringing coral reef, Cape Rachado. *Malayan Nature Journal* 34:25-27.

MONTGOMERY, G. G., BEST, R. C. & YAMAKOSHI, M. 1981. A radio-tracking study of the American manatee *Trichechus inunguis* (Mammalia: Sirenia). *Biotropica* 13:81-85.

WHITMORE, T. C. 1984. Tropical rain forests of the Far East (2nd edition). Oxford University Press, Oxford. 352 pp.