



UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

EVYLLEN RITA FERNANDES DE SOUZA

**BRIÓFITAS EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA SECA NO NORDESTE DO BRASIL:
FLORÍSTICA, DISTRIBUIÇÃO E FILTRAGEM DE HABITAT**

CAMPINA GRANDE-PB

2019

EVYLLEN RITA FERNANDES DE SOUZA

**BRIÓFITAS EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA SECA NO NORDESTE DO BRASIL:
FLORÍSTICA, DISTRIBUIÇÃO E FILTRAGEM DE HABITAT**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia Vegetal

Orientador: Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes.

CAMPINA GRANDE-PB

2019

É expressamente proibido a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano do trabalho.

S729b Souza, Eyllen Rita Fernandes de.
Briófitas em um fragmento de floresta seca no nordeste do Brasil [manuscrito] : florística, distribuição e filtragem de habitat / Eyllen Rita Fernandes de Souza. - 2019.
88 p. : il. colorido.
Digitado.
Dissertação (Mestrado em Pós Graduação em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa, 2019.
"Orientação : Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes , Departamento de Biologia - CCBS."
1. Florestas tropicais. 2. Floresta seca. 3. Florística. 4. Brioflora. I. Título
21. ed. CDD 577.3

EVYLLEN RITA FERNANDES DE SOUZA

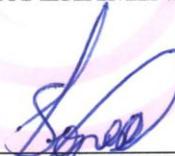
**BRIÓFITAS EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA SECA NO NORDESTE DO
BRASIL: FLORÍSTICA, DISTRIBUIÇÃO E FILTRAGEM DE HABITAT**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

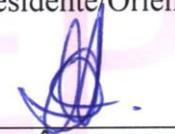
Área de concentração: Biodiversidade.

Aprovada em: 22 / 02 / 2019 .

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)
Presidente/Orientador



Prof. Dr. Ênio Woclyli Dantas
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)
Membro Externo



Prof. Dra. Kátia Cavalcanti Pôrto
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

À minha mãe, que com muito carinho e apoio, não mediu esforços para que eu chegasse até esta etapa da minha vida,
DEDICO.

AGRADECIMENTOS

Não caberia em poucas folhas o quanto sou grata por todos aqueles que foram importantes em minha caminhada acadêmica até o presente momento. Eu não cheguei até aqui sozinha, eu precisei do companheirismo de muitas pessoas que levarei em meu coração para o resto da vida. A caminhada foi árdua, porém foi prazerosa, porque tive ao meu lado quem acreditasse, apoiasse e me guiasse. Se você está nesse agradecimento, não faz ideia de como foi crucial para a conclusão deste ciclo.

Acima de tudo, agradeço à Deus. Eu sinto o quanto Ele foi presente em minha vida, em todos os momentos, e não foi diferente na minha decisão de entrar em um mestrado, e de seguir com os planos, que foram os Dele também. E me sinto realizada pelo caminho que Ele escolheu para mim, não poderia amar mais uma profissão.

À minha mãe, Ana Rita Martins de Souza, que nunca mediu esforços para que eu pudesse estudar. Sempre acreditou em mim, sempre me deixou com um espírito alegre, ficou feliz com minhas conquistas, e chorou com as derrotas. Tudo o que me tornei foi pela força de vontade dela.

Às minhas irmãs Elisabete, Eliane, Elisângela e Ellen, as mulheres da minha vida. Eu tive a graça de ter três mães além da minha biológica, e a caçula, que cresceu comigo como amiga. Sou tão feliz por saber que posso contar em qualquer situação com o amor delas. E sou grata por ter ganho meus maiores presentes vindos delas: Paula Emely, Alisson, Anna Erly, Marcus, Erick e Maria Alice.

Ao meu noivo, Antonio Carlos Gertrudes Amorim, que sempre me incentivou a continuar na pesquisa, sempre acreditou em mim, mesmo quando eu mesma já não acreditava, e assim me fez prosseguir. Obrigada por compreender todas as vezes que estive ausente pela pesquisa.

Ao meu orientador Dr. Sérgio de Faria Lopes, que não exitou em dizer “sim” ao meu trabalho. Por ter paciência, e ser um verdadeiro professor, que me ensinou a olhar além do que era específico da minha pesquisa, mas me auxiliou a ter um olhar científico, filosófico e amoroso para ela. Eu encontrei nele o amor do pesquisador pela ciência, e isso levarei para o resto da vida comigo.

Ao Dr. Joan Bruno Silva, que me viu dar os primeiros passos na universidade, e não poderia ser diferente na continuidade no mestrado. Agradeço por ser além de um grande

companheiro de trabalho, um verdadeiro amigo e incentivador (aqui eu posso ser literariamente romântica, Dr. Bruno?).

Ao Me. Anderson Silva Pinto. Nunca deixou de estar presente nesse trabalho, mesmo quando o seu fardo era maior. Eu não conseguiria terminar esta dissertação se não fosse por toda dedicação que você tem. Com certeza esse trabalho é seu também.

Ao Laboratório de Ecologia e Conservação de Florestas Neotropicais Secas, a casa que me acolheu. Agradeço pelo grande aprendizado que obtive dentro dessa família.

Aos amigos Gilbervan, Humberto, Sonaly, Stefanny, Maria Gracielle, Rubenice, Brenna, Pablo, Fernanda (irmã taurina), Sabrina, Luan, Tamires, Micaele, Juliane, Erlon e Alaíde. Vocês são o melhor que eu vou levar da UEPB comigo.

Quero deixar aqui um agradecimento especial à Dr. Fernanda Kelly, Maiara Ramos, D'ávilla Ruama, Lidiane Lima e Elaine Araújo por serem tão generosas e verdadeiras amigas comigo nessa pesquisa. Muito obrigada.

À minha turma de mestrado. Iniciamos e conduzimos esses trabalhos com muita luta, e a nossa união permaneceu. Obrigada Mayara, Nathália, D'ávilla, Railla, Francielly, Mário, Ignácio e Diego.

Ao Laboratório de Botânica, minha segunda casa na UEPB, que desde a graduação me acolheu. Obrigada aos técnicos, aos professores e aos amigos que fiz, por fazerem meus dias na UEPB mais divertidos.

Ao GGEA (Grupo de Extensão e Pesquisa em Gestão e Educação Ambiental), por me receber de maneira tão amigável.

À Universidade Estadual da Paraíba e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação pelo compromisso com a formação profissional de seus alunos, e à CAPES pela bolsa concedida, que incentiva diversos alunos a continuar suas carreiras acadêmicas.

Obrigada!

“A terra ensina-nos mais acerca de nós próprios do que todos os livros. Porque ela nos resiste”

Antoine de Saint-Exupéry

RESUMO

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas são moldadas pela estacionalidade climática sendo consideradas, no nordeste do Brasil, áreas de transição entre a Caatinga arbustiva arbórea e a Floresta Atlântica úmida litorânea. No intuito de aumentar o conhecimento sobre os preditores que influenciam na estruturação da brioflora em um fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca, o presente estudo foi dividido em dois capítulos: o primeiro com objetivo de inventariar as espécies de briófitas neste fragmento de FTSS; e o segundo procurou contribuir com o conhecimento da influência do componente arbóreo, sobre a distribuição, composição e estrutura da comunidade de briófitas no mesmo fragmento. Para o primeiro capítulo foram registrados 37 espécies, 19 musgos e 18 hepáticas, distribuídos em 14 famílias, com 11 novos registros para o estado da Paraíba e um para a região nordeste do país; a comunidade apresentou uma diversidade de traços adaptativos e formas de vida que lhes permitem sobreviver a estação seca, com espécies frequentemente encontradas em vegetação de Caatinga. Para o segundo capítulo foram registradas 18 espécies de musgos epífitos distribuídos em dez famílias. A comunidade arbórea está distribuída de modo a formar dois grupos distintos de acordo com a textura do solo e os musgos epífitos seguem o mesmo padrão de distribuição, influenciados principalmente pela deciduidade foliar do componente arbóreo e rugosidade do tronco, com o grupo 1 apresentando espécies com características adaptativas mais tolerantes à dessecação e o grupo 2, musgos com reprodução assexuada marcante. Por possuir uma marcante dependência do ambiente imediato, e suscetíveis a perda de biodiversidade devido ao aquecimento global, o conhecimento florístico e ecológico são relevantes para a compreensão de comunidades que habitam um ambiente de transição e que sofre com a estacionalidade, podendo vir a ser um modelo de como as mudanças ambientais podem influenciar a estrutura e distribuição da brioflora.

Palavras-Chave: Filtros de habitat. Floresta seca. Florística. Semiárido.

ABSTRACT

Seasonally Dry Tropical Forests are shaped by climatic seasonality being considered, in the northeast Brazil, transition areas between the arboreal shrub Caatinga and the coastal Atlantic rainforest. In order to increase knowledge about the predictors that influence the structure of the bryophyte floristic in a fragment of the seasonally dry tropical forest, the present study was divided in two chapters: the first one to inventory the bryophyte species in this fragment of FTSS; and the second sought to contribute to the knowledge of the influence of the arboreal component on the distribution, composition and structure of the bryophyte community in the same fragment. For the first chapter 37 species were recorded, 19 mosses and 18 hepatic, distributed in 14 families, with 11 new records for the state of Paraíba and one for the northeast region of the country; the community presented a diversity of adaptive traits and life forms that allow them to survive the dry season, with species frequently found in Caatinga vegetation. For the second chapter 18 species of epiphytic mosses were recorded in ten families. The tree community is distributed in order to form two distinct groups according to soil texture and epiphytic mosses follow the same pattern of distribution, influenced mainly by the leaf deciduousness of the tree component and roughness of the trunk, with group 1 showing species with adaptive characteristics more desiccation tolerant and group 2, mosses with marked asexual reproduction. Because they have a marked dependence on the immediate environment and are susceptible to loss of biodiversity due to global warming, floristic and ecological knowledge are relevant for understanding communities that live in a transitional environment and that suffer from seasonality and can become a model of how environmental changes can influence the structure and distribution of the bryoflora.

Keywords: Habitat filters. Dry forest. Floristics. Semi-arid.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Capítulo I

Figura 1 □ Localização do fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca.24

Figura 2 □ Representatividade das formas de vida em termos da riqueza de espécies das espécies de briófitas na floresta tropical sazonalmente seca na região Nordeste do Brasil.37

Capítulo II

Figura 1 □ Localização do fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca. A. Foto do fragmento de FTSS; B. Musgo *Entodontopsis leucostega*.em uma casca de árvore. 60

Figura 2 □ Parcelas correspondentes à um fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca, na região nordeste do Brasil, ordenadas para cada uma das duas dimensões da ordenação usando coeficiente de similaridade de Bray-Curtis baseada na abundância e composição de musgos. G1= grupo 1; G2= grupo 2. Imagem do musgos disponível em www.freenatureimages.eu. 68

Figura 3 □ Frequência relativa das formas de vidas de briófitas epífitas sobre os forófitos mais abundantes em um fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca. 69

Figura 4 □ Regressão linear simples entre variáveis “ligeiramente rugoso”, abundância de árvores decíduas e sempre-verdes contra riqueza (a) e abundância (b, c) de briófitas. 71

Figura 5 □ Diagrama de ordenação da Análise de Correspondência Canônica (CCA) entre composição e abundância das espécies de musgos por parcela e variáveis dos forófitos e ambientais. Losangos vermelhos = parcelas; G1= grupo 1; G2= grupo 2; *Ca pa*= *Calymperes palisotii*; *En le*= *Entodontopsis leucostega*; *Fi ne*= *Fissidens neglectus*; *He ge*= *Henicodium geniculatum*; *Se ad*= *Sematophyllum adnatum*; *Se rh*= *Stereophyllum radiculosum*; *Sy pa*= *Syrrhopodon parasiticus*. 71

LISTA DE TABELAS

Capítulo I

Tabela 1 □ Lista das espécies de briófitas coletadas no fragmento de floresta tropical sazonalmente seca. Distribuição mundial: Ampla; AfroAme- Afro-Americano; AustAme- Australo-Americano; BR- Brasil; Neo- Neotropical; Pan- Panamericano; * = novo registro para o estado da Paraíba; ** = novo registro para o Nordeste; ***= novo registro em florestas sazonalmente secas.....28

Capítulo II

Tabela 1 □ Lista das espécies de musgos coletados no fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca 64

Tabela 2 □ Influência das espécies que mais contribuíram para a similaridade e dissimilaridade entre os grupos (Resultado da SIMPER).....67

Tabela 3 □ Coeficiente de correlação de Pearson entre variáveis dos forófitos e riqueza e abundância de briófitas. * para $p < 0,05$ 69

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

CAP	Circunferência à altura do peito
CCA	Análise de correspondência canônica
CWM	<i>Community Weighted Mean</i>
FTSS	Floresta Tropical Sazonalmente Seca
IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
IUCN	União Internacional para Conservação da Natureza
nMDS	Escalonamento Multidimensional Não-Métrico
PERMANOVA	Análise Permutacional Multivariada de Variância
sd	Massa seca em estufa
SIMPER	Porcentagem de Similaridade
sw	Massa encharcada em água destilada

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	14
REFERÊNCIAS	16
Capítulo I.....	19
Introdução	21
Material e métodos	24
<i>Área de estudo</i>	<i>24</i>
<i>Coleta e tratamento das amostras</i>	<i>25</i>
<i>Aspectos ecológicos</i>	<i>26</i>
Resultados.....	27
<i>Florística e distribuição das espécies</i>	<i>27</i>
<i>Formas de vida e guilda de tolerância</i>	<i>37</i>
<i>Atributos potencialmente adaptativos</i>	<i>38</i>
Discussão.....	38
<i>Florística e distribuição das espécies</i>	<i>38</i>
<i>Formas de vida e guilda de tolerância</i>	<i>39</i>
<i>Atributos potencialmente adaptativos</i>	<i>41</i>
Conclusão.....	43
Literatura citada	44
CAPÍTULO II	52

INTRODUÇÃO	54
MATERIAL E MÉTODOS	57
Área de estudo	57
Caracterização das parcelas e da comunidade arbórea	57
<i>Design</i> amostral.....	58
Estrutura da comunidade de musgos	60
Variáveis físico-químicas, estruturais e funcionais dos forófitos	60
Análise de dados	62
RESULTADOS	64
Estrutura da comunidade de musgos	64
Distribuição das espécies epífitas	65
Influência das variáveis arbóreas sobre a comunidade de musgos	68
DISCUSSÃO	71
Estrutura da comunidade de musgos	71
Distribuição das espécies epífitas	72
Influência das variáveis arbóreas sobre a comunidade de musgos	74
CONCLUSÃO	78
Literatura citada	79
Material suplementar I.....	86
Material suplementar II.....	88

1 INTRODUÇÃO GERAL

A ecologia de comunidades procura compreender os padrões presentes na natureza como a abundância, diversidade e distribuição de organismos que por sua vez são influenciados por processos ecológicos (AGRAWL et al., 2007), como por exemplo, processos determinísticos (RICKLEFS; MILLER, 1999). Um exemplo são as respostas das espécies ao ambiente, cujos fatores ambientais podem agir como filtros na montagem das comunidades, selecionando aquelas espécies com traços ou fenótipos que garantam a sua permanência e manutenção em um ambiente (KRAFT et al., 2015). Sendo assim, as comunidades são um reflexo dos fatores ambientais (KEDDY, 1992).

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) são um exemplo de ambiente moldado pela estacionalidade climática, especialmente as florestas semidecíduais, cujo componente arbóreo possui uma deciduidade parcial da folhagem (TONHASCA-JUNIOR, 2005; IBGE, 2012). Essas florestas apresentam características ambientais específicas, com uma flora particular e uma elevada diversidade (LIEBSCH et al., 2008; LOPES et al., 2012; CARRASCO et al., 2015), além disso, são consideradas áreas de transição e, portanto, caracterizadas por uma variação climática e do meio físico (Dexter et al., 2018). Especificamente para o nordeste brasileiro, essas formações são uma transição entre a Caatinga arbustiva arbórea e a Floresta Atlântica úmida litorânea (Rodal; Nascimento, 2002; Dexter et al., 2018).

As FTSS caracterizam-se por variações ambientais temporais (e.g. temperatura, umidade, intensidade de luz), o que podem gerar estresse hídrico nas comunidades presentes, principalmente sobre as comunidades de briófitas (antóceros, hepáticas e musgos). Por serem plantas pequenas, avasculares, sem controle sobre a perda de água, regulam seu conteúdo hídrico de acordo com a saturação de umidade do ambiente (DELGADILLO, 1990). Dessa forma, o principal filtro, em ambientes secos, deve ser a disponibilidade hídrica e a temperaturas amenas (SILVA et al., 2017).

Alguns trabalhos vêm mostrando que os filtros de hábitat (bióticos e abióticos) são importantes para o estabelecimento das espécies de briófitas, como a disponibilidade hídrica, a declividade, as características do substrato, temperatura e influência da comunidade vascular (e.g. STRAZDINA, 2010; PATIÑO, 2011; GONZÁLEZ-MANCEBO, 2011; BANIYA et al., 2012; GABRIEL; BATES, 2005; KIRÁLY et al., 2013; BATISTA; SANTOS, 2016; AMORIM et al., 2017).

Por ser um ambiente de transição e que sofre com a estacionalidade, estudos em FTSS podem ser usados como modelos para conhecer a influência das mudanças ambientais sobre a brioflora, visto que estas são sensíveis tais mudanças (VANDERPOORTEN; GOFFINET 2009) e suscetíveis a perda de biodiversidade devido ao aquecimento global (HE; HE; HYVÖNEN, 2016). Diante desse cenário em que as FTSS se encontram, é notável a importância de se conhecer os fatores que determinam a composição e estrutura de uma comunidade de briófitas, especialmente por este grupo ser considerado bioindicador, podendo ser utilizado para planejamentos de manejo e conservação de ecossistemas.

Para tanto, este trabalho visa aumentar o conhecimento florístico das briófitas para as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas, avaliando a influência dos forófitos sobre o estabelecimento dessas espécies em um fragmento de FTSS. Nesse sentido, o presente trabalho de dissertação é composto, por dois capítulos. O primeiro capítulo teve como objetivo contribuir para o conhecimento geral das FTSS, adicionando o componente brioflorístico, além da distribuição geográfica, aspectos ecológicos e adaptativos, contribuindo para a listagem da flora da Paraíba, já que ainda é um estado brasileiro pobremente estudado em termos de briófitas, apesar de ser considerado um *hotspot* para briófitas do Brasil (GERMANO et al., 2016); enquanto que o segundo capítulo, visa contribuir com o conhecimento da influência dos filtros de habitat, especialmente os que estão relacionados ao componente arbóreo, sobre a distribuição, composição e estrutura da comunidade de musgos epífitos em FTSSs.

REFERÊNCIAS

AGRAWAL, A. A. et al. Filling key gaps in population and community ecology. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 5, n. 3, p. 145-152, 2007.

AMORIM, et al. Distribution of bryophytes in south-eastern Brazil: an approach on floristic similarity and environmental filtering. **Cryptogamie, Bryologie**, v. 38, n. 1, p. 3-17, 2017.

BANIYA, C. B. et al. Richness and composition of vascular plants and cryptogams along a high elevational gradient on Buddha Mountain, Central Tibet. **Folia geobotanica**, v. 47, n. 2, p. 135-151, 2012.

BATISTA, W. V. S. M.; SANTOS, N. D. Can regional and local filters explain epiphytic bryophyte distributions in the Atlantic Forest of southeastern Brazil? **Acta Botanica Brasilica**, v. 30, n. 3, p. 462-472, 2016.

CARRASCO, L. et al. Water storage dynamics in the main stem of subtropical tree species differing in wood density, growth rate and life history traits. **Tree physiology**, v. 35, n. 4, p. 354-365, 2015.

DELGADILLO, M.C.; CÁRDENAS, S.A. **Manual de Briofitas**. 2 ed. Cuadernos Del Instituto de Biología 8. México: Universidad Nacional Autónoma de México. 1990.

DEXTER, K. G. et al. Inserting tropical dry forests into the discussion on biome transitions in the tropics. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 6, p. 104, 2018.

GABRIEL, R.; BATES, J. W. Bryophyte community composition and habitat specificity in the natural forests of Terceira, Azores. **Plant Ecology**, v. 177, n. 1, p. 125-144, 2005.

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

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

IBGE – INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Rio de Janeiro**: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2012. 271 p.

KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 2, p. 157-164, 1992.

KIRÁLY, I. et al. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. **Biodiversity and conservation**, v. 22, n. 1, p. 209-223, 2013.

KRAFT, N. J. B. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 592-599, 2015.

LIEBSCH, D.; MARQUES, M. C. M; GOLDENBERG, R. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. **Biological Conservation**, v. 141, n. 6, p. 1717-1725, 2008.

LOPES, S. F.; SCHIAVINI, I.; OLIVEIRA, A. P.; VALE, V. S. An comparison of floristic composition in seasonal semideciduous forest in southeast Brazil: Implications for conservation. **International Journal of Forestry Research**, v. 2012, p. 1-14, 2012.

MEDINA, Nagore G. et al. Shifts in the importance of the species pool and environmental controls of epiphytic bryophyte richness across multiple scales. **Oecologia**, v. 186, n. 3, p. 805-816, 2018.

PATIÑO, J.; GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M. Exploring the effect of host tree identity on epiphyte bryophyte communities in different Canarian subtropical cloud forests. **Plant ecology**, v. 212, n. 3, p. 433-449, 2011.

RICKLEFS, R.E.; MILLER, G.L. **Ecology**. Fourth Edition. New York: W. H. Freeman, 1999.

RODAL, M. J. N.; NASCIMENTO, L. M. Levantamento florístico da floresta serrana da reserva biológica de Serra Negra, microrregião de Itaparica, Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 16, n. 4, p. 481-500, 2002.

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

STRAZDIŅA, L. Bryophyte community composition on an island of Lake Cieceres, Latvia: dependence on forest stand and substrate properties. **Environmental and experimental biology**, v. 8, p. 49-58, 2010.

TONHASCA-JUNIOR, A. Ecologia e história natural da Mata Atlântica. **Interciência, Rio de Janeiro**. 197 p., 2005.

VANDERPOORTEN, A.; GOFFINET, B. Evolutionary significance of bryophytes. In: **Introduction to Bryophytes**. Cambridge University Press, 2009. p. 1-25.

CAPÍTULO I

FLORÍSTICA E ECOLOGIA DE BRIÓFITAS DE UM FRAGMENTO DE FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA NO BRASIL

MANUSCRITO SUBMETIDO AO *PLANT BIOSYSTEMS*

Florística e ecologia de briófitas de um fragmento de floresta tropical sazonalmente seca no Brasil

Evyllen Rita Fernandes de Souza^{a,b}, Anderson Silva Pinto^{a,b}, Joan Bruno Silva^a e Sérgio de Faria Lopes^{a,b}

University of Paraíba, Campina Grande, Paraíba, Brazil.

Correspondent author: University of Paraíba, Laboratory of Ecology and Conservation of Dry Neotropical Forests, 351 - University, Campina Grande - PB 58429-500, Paraíba, PB, Brazil
2. evyllen_rfs@hotmail.com

^aUniversity of Paraíba, Laboratory of Ecology and Conservation of Dry Neotropical Forests, Campina Grande, Paraíba, PB, Brazil, ^bPostgraduate Program in Ecology and Conservation

Resumo. Florestas tropicais sazonalmente secas são formações florestais marcadas pela estacionalidade climática, e especificamente para o nordeste do Brasil, são consideradas como áreas de transição entre a Caatinga (formação vegetal xerófila) e a Floresta Atlântica (floresta ombrófila). A condição de sazonalidade pode afetar comunidades de briófitas por serem intimamente influenciadas pela umidade. Em um fragmento de floresta tropical sazonalmente seca no semiárido do Brasil, nós registramos 37 espécies de briófitas (19 musgos e 18 hepáticas) distribuídos em 14 famílias, com 11 novos registros para o estado da Paraíba – *hotspot* de briófitas para o Brasil – e um para a região nordeste do país. As espécies amostradas são distribuídas mundialmente e de forma ampla para o Brasil. A maioria das espécies foi classificada como intermediária (trama e tapete) ou tolerante (tufo, coxim e dendróide) à dessecação, e em relação as guildas de tolerância a luz, as espécies generalistas e especialistas de sol predominaram. Os musgos apresentaram maior diversidade taxonômica e funcional que as hepáticas. Nossos resultados sugerem que a área é um excelente modelo para estudos ecológicos e de conservação, considerando que os novos registros contribuem para a ampliação da distribuição das espécies e auxiliam nas avaliações do status de conservação das briófitas.

Palavras-chave: Caatinga, criptógamas, sazonal, semiárido, traços adaptativos.

Introdução

As florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) são formações vegetais com uma complexidade fisionômica, a qual pode variar dependendo das condições microclimáticas, de altitude, dos diferentes tipos de solo e da disponibilidade hídrica (Pennington et al. 2009). As FTSS, em geral, estão inseridas em ambientes com baixos níveis de pluviosidade, altas temperaturas e altas taxas de evapotranspiração (Cavalcanti et al. 2006). A pluviosidade nas FTSS varia de uma restrição hídrica com precipitação anual entre 500 mm anuais, até a uma pluviosidade máxima de 1800 mm anuais (Gentry 1995; Murph e Lugo 1986). Essa variação, na pluviosidade, afeta a cobertura do dossel linearmente, ou seja, maiores índices pluviométricos implicam adensamento de dossel, ao passo que áreas com índices iguais ou menores do que 500 mm anuais, a cobertura de dossel apresenta-se de forma descontínua (Pennington et al. 2009).

As florestas estacionais semidecíduais (FES) estão dentro da supracitada variação de pluviosidade e fisionomia das FTSS. As FES são caracterizadas por uma adaptação ao estresse hídrico na fenologia foliar, apresentando caducifolia parcial em épocas de seca (Tonhasca-Junior 2005; IBGE 2012). Além disso, há pouco endemismo vegetal e podem ser consideradas como áreas de transição entre as florestas tropicais úmidas e formações xerófilas (Dexter et al. 2018; Pennington et al. 2018). Todavia, outros fatores, como propriedades do solo e altitude, também influenciam na configuração dessas florestas de transição (Pennington et al. 2018).

As condições microclimáticas das FES (principalmente relacionadas a caducifolia devido a sazonalidade) podem afetar a montagem das comunidades de briófitas, por ser um grupo de plantas que não possui sistema vascular, nem controle sobre a perda de água (Oliver et al. 2005; Glime 2017; Pérez et al. 2011), sendo assim, as briófitas apresentam dependência

hídrica da pluviosidade e umidade do meio (Geggert et al. 2013). Apenas alguns *taxa* especializados conseguem reduzir essa dependência da umidade (Frahm 2001), apresentando um conjunto de traços que evitam ou toleram a dessecação (e.g, Watson 1914; Longton 1988; Proctor 2000; Crandall-Stotler e Bartholomew-Began 2007; Proctor 2008) e formas de vida que minimizam a perda de água e melhoram a produção primária (Mägdefrau 1982; Proctor 2008).

Estudos florísticos e ecológicos em áreas de FTSS no Brasil (e.g. Caatinga) vêm mostrando uma riqueza de briófitas considerada baixa (e.g. Pôrto et al. 1994; Pôrto e Bezerra 1996; Valente e Pôrto 2006) em relação à riqueza de espécies encontradas em florestas tropicais úmidas. Além disso, por serem sensíveis a mudanças ambientais (Vanderpoorten e Goffinet 2009), previsões para variação climática dos próximos 100 anos sugerem que a comunidade de briófitas deve sofrer pressão seletiva com efeito imediato da extinção (ao menos local) de espécies de sombra e deslocamento de espécies componentes das demais guildas (He et al. 2016). Portanto, para as briófitas, um ambiente estacional e de transição pode ser um modelo de como as mudanças ambientais influenciam na estrutura e distribuição da brioflora.

Inventários florísticos que descrevem a comunidade (e.g. aspectos ecológicos, reprodutivos e adaptativos) de uma região são importantes, pois auxiliam nas avaliações de diversidade de plantas, além de permitir a avaliação do *status* de conservação e prever mudanças temporais e espaciais nas comunidades (Brundu e Camarda 2013). Dessa forma, nosso objetivo foi contribuir para o conhecimento geral das FTSS, adicionando o componente brioflorístico. Sendo assim, inventariamos as briófitas, de um fragmento de floresta tropical sazonalmente seca, em termos da distribuição geográfica, aspectos ecológicos e adaptativos, além de contribuir para a listagem da flora da Paraíba, já que ainda é um estado brasileiro

pobremente estudado em termos de briófitas, apesar de ser considerado um *hotspot* para briófitas do Brasil (Germano et al. 2016).

Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em um fragmento de floresta tropical sazonalmente seca, localizado no município de Lagoa Seca, estado da Paraíba, região nordeste do Brasil ($7^{\circ}9'29''\text{S}$; $35^{\circ}52'02''\text{W}$) (Figura 1). O clima da região é do tipo As caracterizado por ser quente e úmido de acordo com a classificação de Köppen-Geiger (Alvares et al. 2014). A pluviosidade média anual é de 970 mm, com estação seca de quatro a cinco meses (setembro a março) (Andrade 1995) e temperatura média anual com variação entre 22 a 26°C (Correia et al. 2009). O fragmento possui 36 hectares, apresentando espécies arbóreas de diferentes formações vegetacionais (i.e. caatinga, florestas úmidas e florestas secas), o que caracteriza como uma área de transição (Lourenço e Barbosa 2003).

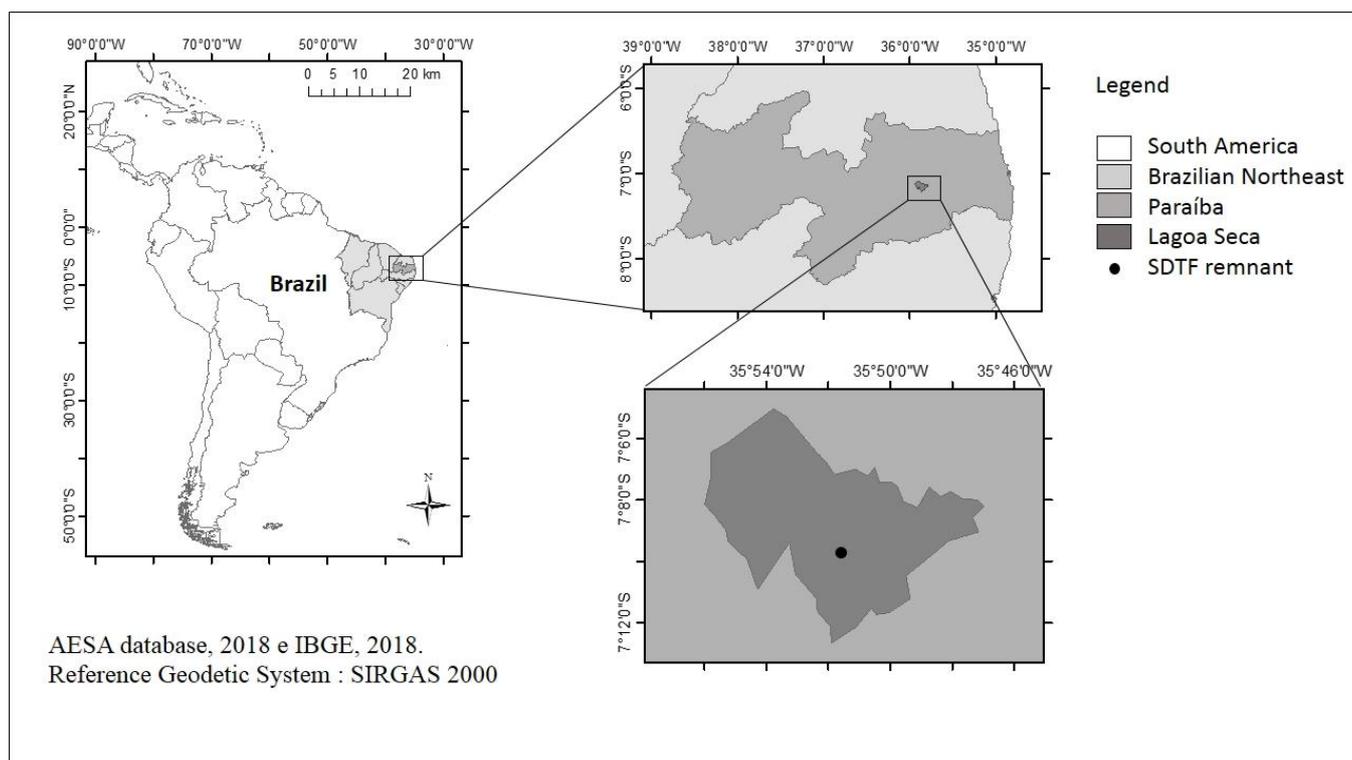


Figura 1. Localização do fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca

Coleta e tratamento das amostras

Foi utilizada a técnica de caminhada aleatória e realizado o método de hábitat florístico para coleta das espécies de briófitas, sendo realizadas cinco expedições a fim de alcançar toda a área do fragmento. O método consiste em coletar espécies ao longo dos transectos em todos os substratos disponíveis e acessíveis, a saber: solo, rocha, fendas, troncos vivos e mortos (Frahm 2003). As técnicas de herborização e coleta seguiram Frahm (2003). A identificação das espécies seguiu literatura típica em briologia: Sharp et al. (1994), Gradstein et al. (2001), Gradstein e Costa (2003), Costa et al. (2010) e Bordin e Yano (2013), além do auxílio de especialistas.

Para atualização da nomenclatura e obtenção de dados de distribuição mundial e local das espécies além da distribuição por domínios fitogeográficos e fitofisionomias (florestas secas e úmidas) foram consultados dados do Missouri Botanical Garden, W³TROPICOS (<http://www.tropicos.org/NameSearch.aspx>), Flora do Brasil 2020 (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>), *SpeciesLink* (<http://www.splink.org.br/index?lang=pt>), assim como trabalhos recentes de revisão (Costa e Peralta 2015; Germano et al. 2016; Batista et al. 2018). Em relação à distribuição no Brasil, proposto por Valente e Pôrto (2006), as espécies foram classificadas em “amplamente distribuída” (registrada em mais de 10 estados), “moderada” (entre cinco e nove estados) “rara” (quatro estados ou menos) e disjunta (distribuição em estados afastados entre si).

O sistema de classificação foi de acordo com Crandall-Stotler et al. (2009) para hepáticas e Goffinet et al. (2009) para musgos. Para evitar problemas com sinônimos foi utilizado, Missouri Botanical Garden, W³TROPICOS (<http://www.tropicos.org/NameSearch.aspx>) e a Flora do Brasil 2020 (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>).

Aspectos ecológicos

As espécies foram classificadas de acordo com a forma de vida segundo Bates (1998) em tufo, coxim, trama, flabelado, tapete, dendróide e taloso. Cada uma dessas formas foi categorizada em três níveis: tolerante (tufo, coxim e dendróide), intermediário (trama, tapete e taloso) e vulnerável (flabelado) em relação à dessecação (Magdefraü 1982). Para as guildas de tolerância à intensidade de luz foram utilizados os trabalhos de Alvarenga e Pôrto (2007), Silva e Pôrto (2009) e Batista et al. (2018) para a categorização das espécies em generalistas (espécies que não apresentam restrições às condições microclimáticas) e especialistas (apresentando restrições a determinadas intensidades de luz e umidade, ou seja, especialistas de sol ou de sombra) (Costa 1999). Foram registradas a presença e ausência de atributos potencialmente adaptativos à captação e armazenamento de água e resistência à desidratação, sendo consultada literaturas que trazem a importância desses (e.g. Watson 1914; Longton 1999; Glime 2007; Proctor 2000; Silva et al. 2017).

Resultados

Florística e distribuição das espécies

Foram registradas 37 espécies de briófitas (19 musgos e 18 hepáticas) distribuídas em 14 famílias e 21 gêneros (tabela 1). Do total de espécies amostradas, 11 são novos registros para o estado da Paraíba, dos quais um constitui registro novo para a região nordeste do Brasil (tabela 1).

A maioria das espécies apresentou uma distribuição ampla no Brasil, seguida de disjunta, rara e moderada. Mundialmente, afro-americana, neotropical e endêmica do Brasil foram as mais representadas. As espécies amostradas também foram bem distribuídas em relação aos domínios fitogeográficos e fitofisionomias vegetais (florestas secas e úmidas) (Tabela 1). As exceções são as espécies *Rhodobryum roseum*, *Cryphaea filiformis*, *Lejeunea cristulata*, *L. adpressa* e *L. setiloba*, típicas de ambientes úmidos e sombreados. Apenas *R. roseum*, *Cryphaea filiformis* e *Cheilolejeunea conchifolia* foram mais restritas em relação a distribuição no Brasil.

Tabela 1. Lista e características das espécies de briófitas coletadas no fragmento de floresta tropical sazonalmente seca. Distribuição mundial: Ampla; AfroAme- Afro-Americano; AustAme- Australo-Americano; BR- Endêmica do Brasil; Neo- Neotropical; Pan- Panamericano; * = novo registro para o estado da Paraíba; ** = novo registro para o Nordeste; ***= novo registro em florestas sazonalmente secas.

Grupo/Família/Espécie	Distribuição				Forma de vida	Guilda
	Mundial	Brasil	Domínio fitogeográfico	Fitofisionomia		
BRYOPHYTE						
Bryaceae						
<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	Ampla	Rara	Mata Atlântica	***Restrita (floresta úmida)	Tufo	Generalista
Calymperaceae						
<i>Calymperes palisotii</i> Schwägr.	Ampla	Ampla	Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica	Ampla	Tufo	Generalista

<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	Neo	Ampla	Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa, Pantanal	Ampla	Coxim/Tufo	Sol
<i>Syrrhopodon parasiticus</i> (Brid.) Besch.	Ampla	Ampla	Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica, Pantanal	Ampla	Tufo	Sol
Cryphaeaceae						
** <i>Cryphaea filiformis</i> (Hedw.) Brid.	Neo	Rara	Mata Atlântica	***Restrita (floresta úmida)	Dendróide	Generalista
Fabroniaceae						
<i>Fabronia ciliaris</i> (Brid.) Brid.	BR	Ampla	Amazônia, Caatinga, Cerrado	Ampla	Trama	Generalista
Fissidentaceae						
<i>Fissidens zollingeri</i> Mont.	Ampla	Ampla	Amazônia, Caatinga, Cerrado,	Ampla	Flabelado	Generalista

			Mata Atlântica, Pantanal.			
<i>*Fissidens neglectus</i> H.A. Crum	Neo	Disjunta	Cerrado, Mata Atlântica.	Ampla	Flabelado	Generalista
<i>Fissidens serratus</i> Müll. Hal.	Aust-Ame	Ampla	Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga.	Ampla	Flabelado	Generalista
Helicophyllaceae						
<i>Helicophyllum torquatum</i> (Hook.) Brid.	Neo	Ampla	Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa, Pantanal.	Ampla	Trama	Sol
Leucobryaceae						
<i>*Ochrobryum gardneri</i> (Müll. Hall.) Lindb.	Afro-Ame	Ampla	Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica,	Ampla	Tufo	Sol

Pantanal.

Orthotrichaceae

Groutiella tomentosa Aust-Ame Disjunta Amazônia, Ampla Tapete Sol
(Hornsch.) Wijk & Margad Cerrado, Mata
Atlântica.

Groutilla tumidula (Mitt.) Neo Disjunta Amazônia, Ampla Tapete Generalista
Vitt Cerrado, Mata
Atlântica.

Pterobryaceae

Henicodium geniculatum Afro-Ame Ampla Amazônia, Ampla Dendróide Generalista
(Müll. Hall.) Kindb. Caatinga, Cerrado,
Mata Atlântica,
Pantanal.

Stereophyllaceae

Entodontopsis leucostega Afro-Ame Ampla Amazônia, Ampla Trama Generalista
(Brid.) W. R. Buck & Caatinga, Cerrado,

Ireland			Mata Atlântica, Pantanal.			
<i>Entodontopsis nitens</i> (Mitt.)	Afro-Ame	Ampla	Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica, Pantanal.	Ampla	Trama	Generalista
* <i>Stereophyllum radiculosum</i> (Hook.) Mitt.	Neo	Ampla	Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica, Pantanal.	Ampla	Trama	Generalista
Sematophyllaceae						
<i>Sematophyllum adnatum</i> (Michx.) Brid.	Neo	Ampla	Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pantanal.	Ampla	Tapete	Generalista
<i>Sematophyllum</i>	Afro-Ame	Ampla	Amazônia,	Ampla	Trama	Generalista

<i>subpinnatum</i> (Brid.) E.			Caatinga, Cerrado,			
Britton			Mata Atlântica,			
			Pampa, Pantanal.			

MARCHANTIOPHYTA

Frullaniaceae

<i>Frullania caulisequa</i> (Nees)	BR	Ampla	Amazônia,	Ampla	Trama	Sol
Nees			Caatinga, Cerrado,			
			Mata Atlântica,			
			Pampa			
<i>Frullania dusenii</i>	BR	Disjunta	Amazônia,	Ampla	Trama	Sol
Steph.			Cerrado, Mata			
			Atlântica			
<i>Frullania ericoides</i> (Nees)	Ame	Ampla	Amazônia,	Ampla	Trama	Sol
Mont.			Caatinga, Cerrado,			
			Mata Atlântica,			

Pampa, Pantanal						
<i>Frullania riojaneirensis</i> (Raddi) Angstr.	Afro-Ame	Ampla	Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pantanal.	Ampla	Trama	Sol
Lejeuneaceae						
<i>Caudalejeunea lehmanniana</i> (Gottsche) A.Evans	Neo	Ampla	Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa.	***Ampla	Trama	Generalista
* <i>Cheilolejeunea conchifolia</i> (A. Evans) W. Ye & R.L. Zhu.	Ame	Rara	Cerrado, Mata Atlântica.	***Ampla	Tapete	Generalista
<i>Dibrachiella auberiana</i> (Mont.) X.Q. Shi, R.L. Zhu & Gradst.	Ame	Ampla	Amazônia Cerrado, Mata Atlântica.	***Ampla	Trama	Sol
* <i>Lejeunea adpressa</i> Nees	Afro-ame	Ampla	Amazônia, Mata	***Restrita (floresta	Tapete	Generalista

			Atlântica.	úmida)		
<i>*Lejeunea caespitosa</i>	Afro-Ame	Ampla	Amazônia,	Ampla	Trama	Generalista
Lindenb.			Caatinga, Mata			
			Atlântica,			
			Pantanal.			
<i>*Lejeunea capensis</i>	Pan	Disjunta	Caatinga, Mata	Ampla	Tapete	Generalista
Gottsche.			Atlântica			
<i>*Lejeunea cristulata</i>	BR	Moderada	Mata Atlântica	***Restrita (floresta	Tapete	Generalista
(Steph.) E.Reiner & Goda				úmida)		
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees	Ampla	Ampla	Amazônia,	Ampla	Tapete	Generalista
			Caatinga, Cerrado,			
			Mata Atlântica,			
			Pampa, Pantanal.			
<i>Lejeunea laetevirens</i> Nees	Ampla	Ampla	Amazônia,	Ampla	Tapete	Sol
& Mont.			Caatinga, Cerrado,			
			Mata Atlântica,			

			Pantanal.			
<i>Lejeunea phyllobola</i> Nees & Mont.	BR	Ampla	Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pantanal.	Ampla	Tapete	Generalista
<i>Lejeunea tapajosensis</i> Spruce	BR	Ampla	Amazônia, Mata Atlântica.	Ampla	Tapete	Generalista
* <i>Lejeunea setiloba</i> Spruce	BR	Ampla	Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica, Pantanal.	***Ampla	Tapete	Sombra
<i>Marchesinia brachiata</i> (Sw.) Schiffn.	Afro-Ame	Ampla	Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica.	Ampla	Tapete	Sol
Metzgeriaceae						
<i>Metzgeria ciliata</i> Raddi	BR	Moderada	Mata Atlântica	Ampla	Talosa	Generalista

Formas de vida e guilda de tolerância

As formas de vida registradas foram tufo, trama, flabelado, tapete, dendróide e talosa. Trama e tapete foram as formas de vida mais representativas, seguido de tufo, flabelado, coxim, dendróide e uma talosa (Figura 2). No presente estudo, a representatividade na brioflora evidencia uma maior proporção das formas de vida tolerante (tufo) e intermediária (trama e tapete) à dessecação. Os musgos crescem, predominantemente, como tufo (cinco espécies) e trama (seis), ao passo que as hepáticas como tapete (dez) e trama (sete).

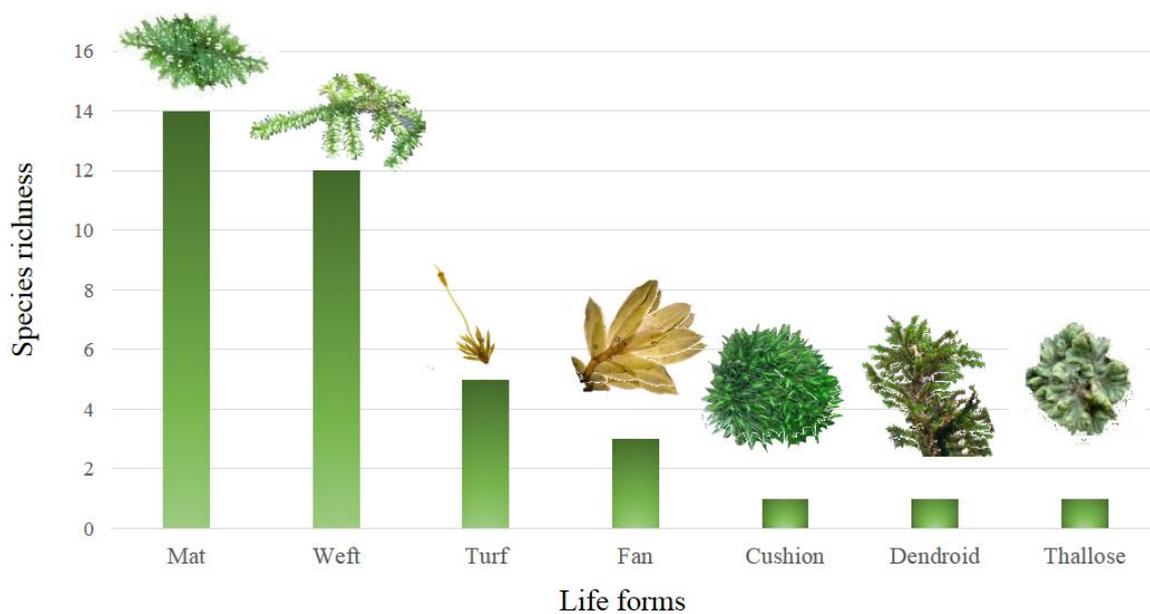


Figura 2. Representatividade das formas de vida em termos da riqueza das espécies de briófitas na floresta tropical sazonalmente seca na região Nordeste do Brasil.

Para as guildas de tolerância foram registradas 14 espécies de musgos e 10 espécies de hepáticas generalistas, cinco musgos e sete hepáticas especialistas de sol e apenas uma hepática especialista de sombra (*L. setiloba*), sendo 14 musgos.

Atributos potencialmente adaptativos

Nas espécies registradas no presente estudo foram identificadas como traços potenciais para a captação e armazenamento de água: papila, pseudoparafilia, presença de filídios côncavos e costa nos musgos, e lóbulo e anfigastro nas hepáticas. Enquanto os traços para resistir à desidratação foram: filídios imbricados, enrolados quando secos, ou com margem bordeada nos musgos, e pigmentação escura nas hepáticas. Também foram registradas reproduções assexuadas, como gemas e propágulos em algumas espécies, e fragmentação vegetativa.

Discussão

Florística e distribuição das espécies

Esses resultados aumentam o número de espécies para o estado, considerado *hotspot* para briófitas no Brasil, de 175 (Germano et al. 2016) para 186 espécies, além do conhecimento florístico para FTSS, que é pouco em relação às briófitas (Costa e Peralta 2015). O estudo também reforça a falta de coleta especialmente em áreas secas (Germano et al. 2016; Silva 2016), fato demonstrado pelo registro da espécie *C. filiformis* pela segunda vez no Brasil, antes a espécie tinha sido registrada apenas na região sul do país, mesmo sendo uma espécie ocorrente no Neotrópico (Peralta 2015).

Em ambientes secos é esperada a predominância de musgos sobre hepáticas (Gradstein et al. 2001) mesmo em florestas sazonalmente secas (Batista et al. 2018). No presente estudo, apesar da quantidade de espécies equiparadas entre as duas divisões de briófitas, os musgos são mais diversos em termos de gênero e família na área (11 famílias e 15 gêneros) do que as hepáticas (três famílias e sete gêneros) e, individualmente, mais frequentes, além dos musgos apresentarem uma complexidade morfológica maior que as hepáticas (Shaw et al. 2004; Goffinet et al. 2009).

Essa distribuição ampla pode ser atribuída ao fato da maioria das espécies apresentarem alguns traços potencialmente adaptativos para ambientes que apresentam condições de temperatura mais elevada, maior exposição à luz e menor disponibilidade hídrica (Gradstein 1992; Glime 2007; Proctor 2008) o que será discutido mais adiante.

Rhodobryum roseum é uma espécie apenas registrada em quatro estados brasileiros, e em Mata Atlântica (Peralta 2015), e apesar de ser uma espécie usualmente registrada acima de 2000 m de altitude (Sharp et al. 1994), foi amostrada na área de estudo, em uma altitude de aproximadamente 700 m (Ellis et al. 2018). Adicionando o registro das espécies com distribuição rara no Brasil *Cryphaea filiformis* e *Cheilolejeunea conchifolia*, demonstra a importância da área para estudos ecológicos e de conservação, visto que a ampliação da distribuição das espécies auxilia nas avaliações de diversidade de plantas (Brundu e Camarda 2013), permitindo a avaliação do *status* de conservação (Germano et al. 2016).

Formas de vida e guilda de tolerância

As formas de vida são reflexos das condições ambientais, especialmente aos fatores de luz e umidade, moldando as espécies para minimizar a perda de água e melhorar a produção primária, sendo de grande importância em estudos ecológicos (Mägdefrau 1982; Proctor 2008).

As briófitas em sua maioria são plantas C3 (Raven et al. 2018) apresentando limitações especialmente em ambientes com temperaturas elevadas, devido ao declínio da atividade da rubisco em altas temperaturas. Associado ao fato das briófitas serem encontradas em uma larga variedade de condições ambientais (Kürschner 2004), as diferentes formas de vida possibilitam distintas estratégias ecológicas das briófitas, com intuito de sobreviver em ambientes com condições desfavoráveis a sua permanência.

As formas de vida trama e tapete em relação à tolerância à luz e ao estresse hídrico são consideradas intermediárias (Mägdefrau 1982). Essa forma apresenta-se associada a formas de vida perene, retendo uma grande quantidade de água da chuva por ação capilar (Mägdefrau, 1982). Tufo é uma forma de vida considerada tolerante aos estresses hídricos e à exposição à luz, sendo bem representada em áreas secas (e.g. Pôrto et al. 1994, 1996; Silva et al. 2014, 2018). Os musgos acrocárpicos no geral se dispõem nessa configuração justamente por crescerem verticalmente (La Farge-England 1996). Além disso, essa forma de vida (tufo) pode ser encontrada formando populações com um alto número de gametófitos, o que pode favorecer a retenção da água por um longo período e o auto sombreamento, diminuindo a exposição à luz (Proctor 2007).

A forma de vida flabelada é típica de ambientes sombreados, que permitam que a água disponível seja mantida, com o mínimo de exposição solar, devido a sua característica morfológica mais exposta (Mägdefrau, 1982; Bates, 1998). Porém, nesta área de estudo, esta forma de vida é representada pela família Fissidentaceae, que é

amplamente distribuída e diversa nos trópicos (Costa e Peralta 2015), e bem representada em florestas secas, se adaptando bem às condições adversas (Silva e Germano 2013; Germano et al. 2016).

Por ser uma floresta sazonalmente seca, uma parte do ano a cobertura vegetal expõe mais o subosque à luz (estação seca), fazendo com que as espécies de briófitas estejam sujeitas a um período de desidratação pelo conseqüente aumento de luz, temperatura e baixa umidade. Não é uma surpresa, portanto, a predominância de espécies generalistas (não apresentando restrições às condições microclimáticas) e especialistas de sol (Gradstein 1992). Estes resultados corroboram estudos em florestas tropicais (Silva e Pôrto 2009). Especialistas de sombra são mais susceptíveis ao estresse hídrico e ao aumento da temperatura, sendo essas espécies típicas de áreas com vegetação adensada (Gradstein 1992; Acebey et al. 2003).

Atributos potencialmente adaptativos

Briófitas presentes em ambientes com condições adversas, no geral, apresentam traços potencialmente adaptativos para captação de água e tolerância à desidratação (Glime 2007). Alguns desses traços são importantes para captação e armazenamento de água, por exemplo, nos musgos, as papilas e pseudoparafia (este último presente neste estudo para as espécies *Entodontopsis leucostega* e *C. filiformis*) aumentam a superfície de absorção (Vanderpoorten e Goffinet 2009) agindo também como um sistema que otimiza a circulação de água por capilaridade rápida (e.g., *Henicodium geniculatum*, *C. filiformis* – Longton 1988); além do formato côncavo dos filídios que podem permitir o armazenamento de água (e.g. *E. leucostega* e *Stereophyllum radiculosum*–Proctor 2008). Outra estrutura importante é a costa, que facilita o transporte de água (Glime

2017; Goffinet et al. 2009), sendo presente em 15 das 19 espécies de musgos amostradas. Nas hepáticas, os lóbulos e anfigastros atuam na estocagem de água, mantendo a planta fotossinteticamente ativa quando a água não está disponível no ambiente (e.g. *Frullania dusenii*, *Lejeunea cristulata* e *L. flava*—Daniels 1998; Ah-Peng et al. 2007).

Outros traços são importantes para resistir à desidratação: filídios enrolados quando secos, ou imbricado que promove uma proteção ao gametófito à radiação solar (Watson 1914; Kürschner 2004) (e.g. *Fissidens zollingeri*, *Groutilla tomentosa*, *H. geniculato*, *C. filiformis*); margem bordeada que auxilia na torção dos filídios (Kürschner 2004) (e.g. *R. roseum*, *G. tomentosa*, *G. tumidula*, *F. zollingeri*). Além disso, a superfície abaxial ao ser exposta quando o filídio se contorce, expõe a costa brilhante, o que permite uma reflexão da radiação, permitindo a redução da evaporação (Kürschner 2004). A presença de pigmentação escura nas hepáticas protege o gametófito dos raios UV (Deltoro et al. 1998; Gradstein 2011), facilitando o crescimento dessas espécies em áreas mais expostas (e.g. *Dibrachiella auberiana* – Oliveira 2018).

Briófitas usam reprodução assexuada como um meio rápido e viável para ocupar habitats em ambientes desfavoráveis (como estresse hídrico), devido à necessidade de água e um maior gasto energético para a reprodução sexuada (Mogensen 1981; Bastos 2008). Destaca-se a presença de gemas e propágulos em algumas espécies como *C. palisotii*, *O. albidum*, *O. gardineri* e *S. parasiticus*, e fragmentação vegetativa nas hepáticas *L. phyllobola* e *L. tapajosensis*.

Conclusão

Apesar de ser uma área de transição climática entre o litoral chuvoso e a região semiárida do Brasil, o fragmento de FTSS estudado, apresenta uma comunidade de briófitas com espécies típicas de áreas secas. A comunidade possui espécies com uma distribuição ampla, mundialmente e no Brasil, como também em relação a diversas fitofisionomias. No entanto, destaca-se a presença de espécies endêmicas, o que reforça o estado da Paraíba ser considerado como um *hotspot* para briófitas no Brasil.

Além disso, o registro de 11 novas espécies para o estado da Paraíba, contribuiu não somente para o conhecimento da brioflora em FTSS, mas aumentou o número de espécies registradas para o estado, de 175 para 186 espécies. Dentre essas, destaca-se o segundo registro da espécie *Cryphaea filiformis* para o Brasil, indicando o potencial da área para estudos ecológicos e de conservação. Os musgos foram mais diversos taxonomicamente e funcionalmente (formas de vida e guildas de tolerância) do que as hepáticas, o que corrobora com outros estudos florísticos em áreas secas.

Agradecimentos

Ao Dr. Denilson Fernandes Peralta pela atenção na confirmação de espécies. À UEPB e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e conservação pelo compromisso com nossa formação profissional. Ao Laboratório de Botânica (LaBot) e ao Laboratório de Ecologia e Conservação de Florestas Neotropicais Secas (EcoTropics) (UFPB), pela disponibilização de material e estrutura para identificação das amostras. Ao CNPq, pelo suporte financeiro e a bolsa de produtividade de SFL.

Referências

Acebey A, Gradstein SR, Krömer T. 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of tropical ecology*. 19: 9–18.

Ah-Peng C, Cardoso AW, Flores O, West A, Wilding N, Strasberg D, Hedderson TA. 2017. The role of epiphytic bryophytes in interception, storage, and the regulated release of atmospheric moisture in a tropical montane cloud forest. *Journal of hydrology*. 548: 665–673.

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

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, de Moraes G, Leonardo J, Sparovek G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*. 22: 711–728.

Andrade LA. 1995. Classificação ecológica do Estado da Paraíba. [Master's thesis]. Federal University of Viçosa, Brasil.

Bastos CJP. 2008. Padrões de reprodução vegetativa em espécies de Lejeuneaceae (Marchantiophyta) e seu significado taxonômico e ecológico. *Revista Brasileira de Botânica*. 31: 309–315.

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

Batista WVSM, Pôrto KC, Santos NDD. 2018. Distribution, ecology, and reproduction of bryophytes in a humid enclave in the semiarid region of northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*. 32: 303–313.

Bordin J, Yano O. 2013. Fissidentaceae (Bryophyta) do Brasil [Fissidentaceae (Bryophyta) of Brazil]. Instituto de Botânica, Brazil. Portuguese.

Brundu G, Camarda I. 2013. The Flora of Chad: a checklist and brief analysis. *PhytoKeys*. 23: 1–17.

Cavalcanti EP, Silva VDP, Sousa FDA. 2006. Programa computacional para a estimativa da temperatura do ar para a Região Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*. 101: 140–147.

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

Costa DP, Almeida JSS, Dias NDS, Gradstein SR, Churchill SP. 2010. Manual de briologia. Rio de Janeiro (RJ), Interciência.

Costa DP, Peralta DF. 2015. Bryophytes diversity in Brazil. *Rodiguésia*. 66: 1063–1071.

Crandall-Stotler BJ, Bartholomew-Began SE. 2007: Morphology of mosses (Phylum Bryophyta). New York (NY), Oxford University Press.

Crandall-Stotler B. 2008. Morphology and classification of the Marchantiophyta. In: Goffinet B, Shaw AJ, editors. *Bryophyte Biology*. 2nd ed. New York (NY), Cambridge University Press; p. 1-54.

Daniels AED. 1998. Ecological adaptations of some bryophytes of the Western Ghats. *Journal of Ecobiology*. 10: 261–270.

- Deltoro VI, Calatayud A, Gimeno C, Abadía A, Barreno E. 1998. Changes in chlorophyll a fluorescence, photosynthetic CO₂ assimilation and xanthophyll cycle interconversions during dehydration in desiccation-tolerant and intolerant liverworts. *Planta*. 207: 224–228.
- Dexter KG, Pennington RT, Oliveira-Filho AT, Bueno ML, Silva de Miranda PL, Neves DM. 2018. Inserting tropical dry forests into the discussion on biome transitions in the tropics. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 6: 1–7.
- Ellis LT, Afonina OM, Aleffi M, Andriamiarisoa RL, Bačkor M, Goga M, Bednarek-Ochysa H, Callaghan d, Campisi P, Dia M G, et al. 2018. New national and regional bryophyte records, 55. *Journal of Bryology*. 40: 173–187.
- Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. [accessed 2018 Dec 20]. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>.
- Frahm JP. 2001. *Biologie der moose*. Heidelberg, Berlin, Spektrum Akademischer Verlag.
- Frahm JP. 2003. Manual of tropical bryology. *Tropical bryology* 23: 9-195.
- Geggert JL, Frahm JP, Barthlott W, Mutke J. 2013. Global moss diversity: spatial and taxonomic patterns of species richness. *Journal of Bryology* 35: 1–11.
- Gentry AH, Bullock SH, Mooney HA, Medina E. 1995. Diversity and Floristic Composition of Neotropical Dry Forests. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, editors. *Seasonally dry tropical forests*. New York (NY), University Press; p. 146–194.

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

Glime JM. 2017. *Bryophyte Ecology*. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. [accessed 2019 Jan 20]

<http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>.

Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ. 2009. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. In: Goffinet B, Shaw AJ, editors. *Bryophyte Biology*. New York (NY), Cambridge University Press; p. 56–138

Gradstein SR. 1992. Threatened bryophytes of the neotropical rain forest: a status report. *Tropical Bryology*. 6: 83–93.

Gradstein SR, Churchill SP, Salazar-Allen, N, Reiner-Drehwald ME. 2001. *Guide to the bryophytes of tropical America*. New York (NY): *Memories of the New York Botanical Garden*.

Gradstein SR, Costa DP. 2003. *The hepaticae and anthocerotae of Brazil*. New York (NY): *Memoirs in the New York Botanical Garden*.

He X, He KS, Hyvönen J. 2016. Will bryophytes survive in a warming world?. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*. 19: 49–60.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira [Technical Manual of Vegetação Brasileira]*. Rio de Janeiro (RJ), Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Portuguese.

Kürschner H. 2004. Life strategies and adaptations in bryophytes from the Near and Middle East. *Turkish journal of botany*. 28: 73–84.

La Farge-England C. 1996. Growth form, branching pattern, and perichaetial position in mosses: cladocarp and pleurocarpy redefined. *Bryologist*. 99:170–186.

Longton RE. 1988. Adaptations and strategies of polar bryophytes. *Botanical journal of the Linnean Society*. 98: 253–268.

Lourenço CEL, Barbosa MRV. 2003. Flora da fazenda Ipuarana, Lagoa Seca, Paraíba (guia de campo) [Flora of the Ipuarana fazenda, Lagoa Seca, Paraíba (field guide)]. *Revista Nordestina de Biologia*. 17: 23–58. Portuguese.

Mägdefrau K. 1982. Life-forms of bryophytes. In: Smith AJE (ed.) *Bryophyte ecology*. Dordrecht (NL): Springer Press; p. 45–58.

Mezāka A, Bruņmelis G, Piteraņs A. 2008. The distribution of epiphytic bryophyte and lichen species in relation to phorophyte characters in Latvian natural old-growth broad leaved forests. *Folia Cryptogamica Estonica*. 44: 89–99.

Mogensen GS. 1981. The biological significance of morphological characters in bryophytes: the spore. *Bryologist*. 84:187–207.

Murphy PG, Lugo A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics*. 17: 67–88.

Oliveira SM. 2018. The double role of pigmentation and convolute leaves in community assemblage of Amazonian epiphytic Lejeuneaceae. *PeerJ*. 6: 1–15.

Oliver MJ, Velten JEFF, Mishler BD. 2005. Desiccation tolerance in bryophytes: a reflection of the primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats?.

Integrative and Comparative Biology. 45: 788–799.

Pennington RT, Lavin M, Oliveira-Filho A. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 40: 437–457.

Pennington RT, Lehmann CER, Rowland, LM. 2018. Tropical savanas and dry forests. *Currente Bioly Magazine*. 28: 541–545.

Peralta DF. 2015. Cryphaeaceae. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. [accessed 2019 Jan 04]
<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB96111>.

Perez BE, Atauri IDD, Bujalance RF. 2011. Briófitos: una aproximación a las plantas terrestres más sencillas. *Bryophytes: an approximation to the simplest land plants* [Bryophytes: an approach to the simplest terrestrial plants. Bryophytes: an approximation to the simplest land plants]. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural*. 9: 19–64. Spanish.

Tonhasca-Junior A. 2005. *Ecologia e história natural da Mata Atlântica* [Ecology and natural history of the Atlantic Forest]. Rio de Janeiro (RJ), Interciência. Portuguese.

Pôrto KC, Silveira MFG, Sá PSA. 1994. Briófitas da Caatinga 1. Estação Experimental do IPA, Caruaru, PE [Bryophytes of the Caatinga 1. IPA Experimental Station, Caruaru, PE]. *Acta Botanica Brasilica*. 8: 77–85. Portuguese.

Pôrto KC, Bezerra, M. D. F. D. A. 1996. Bryophytes of caatinga 2: Agrestina, Pernambuco, Brasil [Bryophytes of the Caatinga 2: Agrestina, Pernambuco, Brasil]. *Acta Botanica Brasilica*. 10: 93–102. Portuguese.

Proctor M. C. F. 2000. Mosses and alternative adaptation to life on land. *The New Phytologist*. 148: 1–6.

Proctor MCF. 2008. Physiological ecology. In: Goffinet B, Shaw AJ, editors. *Bryophyte Biology*. New York (NY), Cambridge University Press; p. 237–268

Raven JA, Griffiths H, Smith EC, Vaughn KC. 2018. 17. New perspectives in the biophysics and physiology of bryophytes. *Bryology for the twenty-first century*. In: Bates JW editor. UK: Routledge, *Bryology for the Twenty-first century*; p. 261–275.

Sharp AJ, Crum H, Eckel PM. 1994. *The moss flora of Mexico*. New York (NY): *Memoirs of the New York Botanical Garden*.

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

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

Silva JB. 2016. Panorama Sobre a vegetação em afloramentos rochosos do Brasil [Panorama About vegetation in rocky outcrops in Brazil]. *Oecologia*. 20: 451–463. Portuguese.

Silva JB, Sfair JC, Santos ND, Pôrto KC. 2018. Different trait arrangements can blur the significance of ecological drivers of community assembly of mosses from rocky outcrops. *Flora*. 238: 43–50.

Valente EB, Pôrto KC. 2006. Hepáticas (Marchantiophyta) de um fragmento de Mata Atlântica na Serra da Jibóia, Município de Santa Teresinha, BA, Brasil [Hepatic (Marchantiophyta) of a fragment of Atlantic Forest in the Serra da Jibóia, Municipality of Santa Teresinha, BA, Brazil]. *Acta Botanica Brasilica*. 20: 433–441. Portuguese.

Vanderpoorten A, Goffinet B. 2009. Introduction to bryophytes. New York (NY):
Cambridge University Press.

W³ TROPICOS. 2010. Tropicos Home, Missouri Botanical Garden. [accessed 2019 Jan
10]. <http://www.tropicos.org/NameSearch.aspx>.

Watson W. 1914. Xerophytic adaptations of bryophytes in relation to habitat. *New
phytologist*. 13: 149–169.

CAPÍTULO II

**NO MEIO DO CAMINHO: ESTRUTURA DE COMUNIDADE DE MUSGOS
EPÍFITOS EM FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA É
MOLDADA POR GRADIENTE EDÁFICO**

MANUSCRITO A SER SUBMETIDO AO *AMERICAN JOURNAL OF BOTANY*

No meio do caminho: estrutura de comunidade de musgos epífitos em floresta tropical sazonalmente seca é moldada por gradiente edáfico

Evyllen Rita Fernandes de Souza^{1,2,3}, Anderson Silva Pinto^{1,2}, Joan Bruno Silva¹ e Sérgio de Faria Lopes^{1,2}

¹Universidade Estadual da Paraíba, Laboratório de Ecologia e Conservação de Florestas Neotropicais Secas, 351 - Universitário, Campina Grande - PB 58429-500, Paraíba, PB, Brasil ²Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação

Resumo

PREMISE OF THE STUDY: As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas apresentam variação climática e edáfica. Essa variação promove a formação de um gradiente da fitofisionomia vascular que deve atuar na seleção de espécies e consequente variação nas comunidades dos musgos epífitos ao longo do gradiente.

METHODS: Os musgos foram coletados em 25 parcelas permanentes de 20 x 20 m (1 ha) distribuídas em seis transecções, desde as partes mais altas para as mais baixas do fragmento. Para os filtros locais foram mensurados e analisados através de métodos uni- e multivariados, as variáveis estruturais, funcionais e fico-químicas dos forófitos.

KEY RESULTS: A comunidade arbórea está distribuída de modo a formar dois grupos distintos de acordo com a textura do solo. As 18 espécies de musgos epífitos seguem o mesmo padrão de distribuição, influenciados principalmente pela deciduidade foliar do componente arbóreo e rugosidade do tronco, com o grupo 1 apresentando espécies com características adaptativas mais tolerantes à dessecação e o grupo 2, musgos com reprodução assexuada marcante.

CONCLUSIONS: Há uma clara relação entre esses organismos e as condições diretas dos grupos dos forófitos (especialmente disponibilidade hídrica e incidência de luz) até condições indiretas (características edáficas), podendo ser utilizadas como bioindicadoras.

Palavras-chave: bioindicador; filtro de hábitat; montagem de comunidade; nicho.

³ Autor para correspondência (e-mail: evyllen_rfs@hotmail.com)

INTRODUÇÃO

Compreender padrões de abundância, diversidade e distribuição de organismos vem sendo um grande desafio dos estudos ecológicos (Agrawl et al., 2007). A abordagem principal na ecologia de comunidades é a avaliação de como determinados processos podem influenciar de forma separada, a dinâmica populacional ou a estrutura da comunidade (Agrawl et al., 2007; Forrester e Bauhus, 2016).

As populações estão limitadas a fatores que influenciam a seleção nos padrões da comunidade, como os processos determinísticos (Ricklefs e Miller, 1999). Os fatores ambientais e as relações bióticas podem agir como filtros na montagem das comunidades, selecionando espécies com traços ou fenótipos que garantam a sua permanência e manutenção em um determinado ambiente (Kraft et al., 2015), o que torna as comunidades um reflexo desses fatores (Keddy, 1992). Logo espera-se que variáveis ambientais tenham um efeito sobre a distribuição das espécies, enquanto que os traços funcionais sejam indiretamente relacionados com o espaço de acordo com sua relação com o ambiente (Dale e Fortin, 2014). Esse conceito de filtragem de habitat (biótico e abiótico) está bem relacionado aos estudos de montagem de comunidades de plantas, tanto vasculares (e.g Paivone et al., 2011), quanto avasculares (e.g Amorim, 2017; Medina et al., 2018).

Para plantas avasculares, como as briófitas, a ausência de sistema vascular inibe sua capacidade em regular o conteúdo hídrico interno, fazendo com que esses organismos dependam do ambiente imediato externo, como os fatores microclimáticos (Gradstein et al., 2001; Vanderpoorten e Goffinet, 2009). Sendo assim, as briófitas são influenciadas pelos filtros de habitat aos quais estão sujeitas, permitindo que esses organismos sejam usados como modelo (Medina et al., 2018), especialmente os musgos, por apresentarem uma estrutura mais complexa que as hepáticas e antóceros (Sharp et al., 1994; Goffinet et al.,

2009). De acordo com a literatura, os filtros de hábitat mais importantes para a estruturação da comunidade de musgos são a disponibilidade hídrica, a declividade, as propriedades do substrato (i.e. rugosidade e pH), a temperatura e a comunidade vascular (e.g. Barkman, 1958; Bates, 1992; Strazdina, 2010; Batista e Santos 2016; Amorim, 2017).

A composição arbórea influencia a composição de briófitas (e.g Király et al., 2013; Mežaka et al., 2008; González-Mancebo, 2003; Jagodzinski et al., 2018). As espécies epífitas podem ocupar diferentes tipos de micro-habitat e serem exclusivas de uma determinada zona de altura do forófito (Oliveira et al., 2009; Oliveira e Steege, 2015) ou até mesmo evidenciar preferência por um forófito (Gabriel e Bates, 2005; Batista e Santos, 2016). A maioria dos trabalhos que relacionam a especificidade briófitas e forófito foram realizados em florestas tropicais e temperadas (e.g. Cornelissen e Steege, 1989; Schmitt e Slack, 1990; Wolf, 1994; González-Mancebo et al., 2003), revelando principalmente a ação das propriedades do tronco (ex. disponibilidade hídrica, pH) e até mesmo o efeito da luz sobre a comunidade brioflorística. Porém, poucos são os estudos em florestas secas (Werner e Gradstein, 2009), associando sua distribuição a umidade e qualidade do habitat (menores perturbações).

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) estão sujeitas à estacionalidade de períodos chuvoso e seco, moldando as espécies a essas condições climáticas, apresentando deciduidade parcial do componente arbóreo (Tonhasca-Junior, 2005; IBGE, 2012), o que proporciona variações ambientais (e.g. temperatura, umidade, intensidade de luz). Além disso, as FTSS são consideradas ambientes de transição e, portanto, caracterizadas por uma variação climática e do meio físico (Dexter et al., 2018). As características físicas e químicas do solo, especialmente a profundidade, são importantes para a estruturação da comunidade arbórea e no grau de caducifolia (Nascimento et al., 2004). Especificamente para o nordeste brasileiro, essas formações vegetais são uma transição entre a Caatinga arbustiva arbórea (vegetação mais aberta e presença de plantas de menor porte), e a Floresta Atlântica úmida litorânea

(vegetação com copas mais altas, sempre-verde e mais fechada) (Rodal e Nascimento, 2002; Dexter et al., 2018).

Como se espera que as variáveis ambientais tenham um efeito sobre a distribuição espacial das espécies e conseqüentemente dos traços funcionais (Dale e Fortin, 2014) e por possuir uma dependência do ambiente imediato externo, a hipótese trabalho é de que a distribuição dos musgos epífitos em um fragmento de FTSS é determinística, e os processos relacionados aos forófitos e sua estrutura influenciam sua distribuição. O estudo foi conduzido com os musgos por serem mais complexos estruturalmente que hepáticas e antóceros (Sharp et al., 1994; Goffinet et al., 2009) e mais diversos em florestas secas (Costa e Peralta, 2015) podendo melhor responder aos efeitos dos filtros de habitat. As principais perguntas que norteiam esse estudo são: 1) A distribuição dos musgos em um fragmento de FTSS é influenciado pela comunidade arbórea? 2) Quais variáveis presentes nos forófitos agem na distribuição desses organismos? O objetivo do trabalho é contribuir com o conhecimento da influência dos filtros de habitat, especialmente os que estão relacionados ao componente arbóreo, sobre a distribuição, composição e estrutura da comunidade de musgos epífitos em um fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca no semiárido do Brasil

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado em um fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca, no município de Lagoa Seca, PB, Brasil (7°9'29"S; 35°52'02"W) (Fig. 1). O fragmento possui 36 hectares e é caracterizado como área de transição por apresentar o componente florístico vascular comum tanto a florestas úmidas quanto a secas (Lourenço e Barbosa, 2003). O clima é do tipo As caracterizado por ser quente e úmido (Alvares et al. 2013), a precipitação média anual é de 970 mm, com estação chuvosa entre os meses de abril a agosto (Andrade, 1995) e uma variação da temperatura média anual de 22 a 26°C (Correia et al., 2009).

Caracterização das parcelas e da comunidade arbórea

Os dados referentes ao levantamento da comunidade arbórea e da caracterização dos solos da área foram retirados de um estudo anterior no fragmento, nas mesmas parcelas do presente estudo (Pinto 2018-dados não publicados). Para a caracterização da textura do substrato foram coletadas no interior de cada parcela três amostras simples do solo superficial (0-20 cm), que foram misturadas e homogeneizadas formando uma amostra composta com cerca de 500 g. As análises texturais seguiram o protocolo proposto por Tedesco (1995) sendo obtidas as proporções de areia, silte e argila, sendo a textura do solo determinada pelas proporções relativas dessas partículas. Os solos foram classificados em relação a granulometria em dois grupos de textura, franco arenosa (predomínio de partículas de areia) e franco argiloso arenosa (predomínio de partículas de argila), sendo sua maioria solos hiperdistróficos (saturação por base < 35%).

O componente arbóreo apresentou uma distribuição de acordo com essas condições edáficas em dois grandes grupos, de acordo com sua composição, abundância e traços funcionais. O primeiro grupo de árvores relacionados aos solos argilosos apresenta uma maior densidade relativa, menores diâmetros médios e valores de densidade de madeira, e o segundo grupo relacionado aos solos arenosos, árvores com elevadas alturas (parcelas com médias de altura entre oito e 12 m) e diâmetros médios (entre nove e 13 cm) e maiores valores de densidades de madeira.

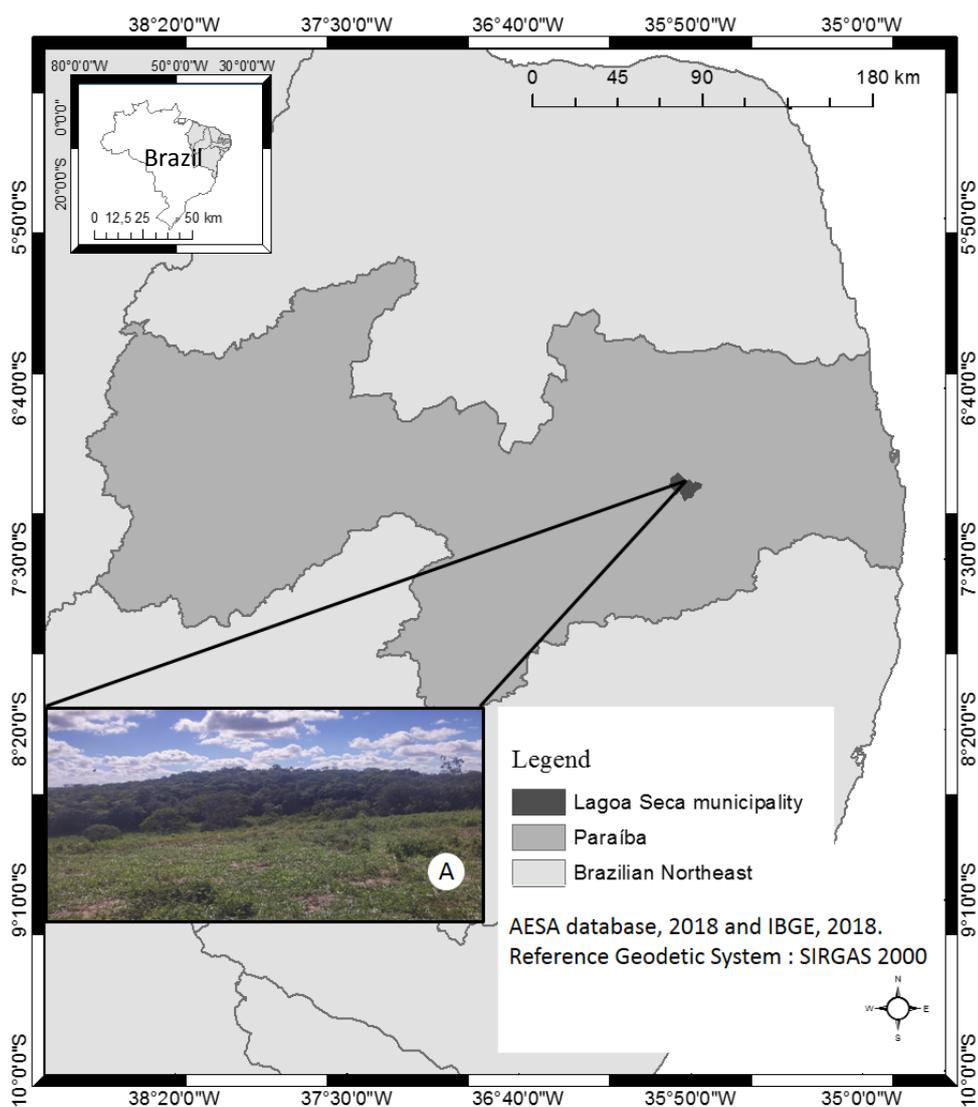
Design amostral

Os musgos epífitos foram coletados na estação chuvosa em 25 parcelas permanentes de 20 x 20 m (1 ha) distribuídas em seis transecções, desde as partes mais altas para as mais baixas do fragmento, com distância mínima de 50 m para cada transecto, visto que a área possui um gradiente de declividade. As amostras de musgos foram coletadas em todos os forófitos com circunferência à altura do peito (CAP) acima de 15 cm, de cada parcela desde a base até uma altura de 2 m, com um padrão de quatro amostras de musgos por forófito (ver Kiraly et al., 2013), com tamanho padrão das amostras de 25 cm². A coleta e herborização do material seguiu Frahm e colaboradores (2003) e a identificação das espécies os trabalhos de Sharp e colaboradores (1994), Gradstein e colaboradores (2001), e Bordin e Yano (2013). Para atualização da nomenclatura foram consultados dados do *Missouri Botanical Garden*, W³TROPICOS (<http://www.tropicos.org/NameSearch.aspx>) e trabalhos recentes de revisão. O sistema de classificação dos musgos seguiu Goffinet et al. (2009). Para evitar problemas com sinônimos foi utilizado, *Missouri Botanical Garden*, W³TROPICOS ([http: t//](http://t//)

/www.tropicos.org/NameSearch.aspx) e a Flora do Brasil 2020

(<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>).

Figura 1. Localização do fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca. A. Foto do fragmento de FTSS.



Estrutura da comunidade de musgos

A frequência absoluta de cada espécie foi usada como *proxy* para abundância (número total de indivíduos de cada espécie coletada na área) visto que o tamanho pequeno e a natureza fragmentada das espécies de briófitas impedem a quantificação de indivíduos (Bates 1982; ver Gabriel e Bates, 2005; Silva et al., 2018). As espécies foram classificadas de acordo com a forma de vida (grupos morfofuncionais) sendo essas tufo, tapete, trama, flabelado, dendróide e coxim, segundo Bates (1998). Os musgos foram separados em grupos ecológicos relacionados à tolerância de luz seguindo os trabalhos de Alvarenga e Porto (2007), Silva e Pôrto (2009) e Batista e colaboradores (2018) em generalistas, especialistas de sol e de sombra (Costa, 1999).

Variáveis físico-químicas, estruturais e funcionais dos forófitos

As variáveis usadas no estudo foram determinadas de acordo com sua importância na literatura para a estruturação de comunidade de briófitas epífitas (e.g Barkman, 1958; Bates, 1992; Strazdina, 2010; Amorim, 2017) e para ambientes secos (Wener e Gradstein, 2009). Os forófitos selecionados foram aqueles com maior valor de importância calculado no estudo de Pinto (2018- dados não publicados) (material suplementar 1), que expressa numericamente a importância de uma determinada espécie dentro de uma comunidade florestal, determinada através da soma de seus valores de densidade, frequência e dominância expressos em porcentagens, o que totalizou 26 espécies de árvores.

Para cada parcela foram analisados os valores de riqueza específica, abundância e diâmetro médio dos forófitos. Além disso, as árvores foram classificadas de acordo com a

deciduidade foliar em sempre-verdes (retém as folhas durante todo o ano), decíduas (perde todas as folhas na estação seca, permanecendo sem elas durante dois a quatro meses) e semidecíduas (perde pelo menos 50% das folhas na estação seca), seguindo trabalhos de revisão (e.g. Lorenzi, 1998; Macedo, 2014; Santos, 2007).

Para avaliar as características físico-químicas do tronco foram selecionados cinco indivíduos de cada espécie de árvore e coletadas amostras das cascas, (26 espécies, totalizando 130 amostras), que foram usadas tanto para coleta de dados da capacidade hídrica quanto do pH, em seguida calculada a média dessas variáveis para cada espécie. Assim, a rugosidade dos troncos foi classificada por meio de observações em: 0= liso, 1= ligeiramente rugoso, 2= muito rugoso e 4= tronco descascando usando os critérios descritos em Bates (1992).

Foram retiradas 0,5 g de cada uma das 130 amostras dos troncos para mensurar pH, e 24 cm² para a capacidade hídrica. O pH foi mensurado misturando a amostra da casca triturada em 1 ml de água destilada e condicionadas em recipientes hermeticamente fechados, impedindo a entrada de CO₂ atmosférico. Passadas 24 horas as amostras foram filtradas e medido o pH com o auxílio de um pHmetro (Kricke, 2002). A capacidade hídrica das amostras da casca foi obtida por meio da equação: $(sw-sd) /sd$, onde “sw” é a massa encharcada em água destilada e “sd” a massa seca em estufa. As amostras das cascas foram secas em estufa a 65° C até atingir peso constante para obtenção da “sd”, em seguida imersas em água destiladas por 96 horas, posicionadas verticalmente para retirar o excesso de água durante 10 minutos e por fim pesadas para obter o “sw” (Jagodzinski et al., 2018).

Análise de dados

Para verificar a distribuição e abundância das espécies epífitas de musgos presentes no fragmento realizou-se a análise de ordenação Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (nMDS) utilizando uma matriz de abundância de espécies para cada parcela. Para diminuir o peso das amostras muito abundantes ou raras, os dados foram transformados em $\text{Log}(x + 1)$, e em seguida produzida uma matriz triangular usando similaridade de *Bray-Curtis*. O valor de *stress* (*Standard Residuals Sum of Squares*) mede o quanto as posições dos objetos desviam-se das distâncias originais ou similaridades após o escalonamento. Quanto mais se aproximar de 0 mais adequada será a análise (Clarke, 1993).

A fim de testar a significância dos grupos formados pela nMDS, foi utilizada a Análise Permutacional Multivariada de Variância (PERMANOVA) (com 9999 permutações) aplicada no *designer* de um fator com dois níveis fixos previamente definidos pela distribuição dos gorófitos: grupo 1 e grupo 2. As espécies que contribuíram com a variação significativa entre os grupos foram identificadas usando a sub-rotina SIMPER (Porcentagem de Similaridade). Essas análises foram realizadas utilizando o *software* PRIMER 6.0 (Clark, 1993; Anderson et al., 2008).

Calculamos o CWM (*Community Weighted Mean*) para as variáveis físico-químicas dos troncos e funcionais dos forófitos por parcela (Garnier et al., 2004; Ricotta e Moretti, 2011), para as análises uni e multivariadas descritas a seguir. O CWM é definido como o valor funcional esperado de uma característica em uma amostra aleatória da comunidade (Pla et al., 2012). A correlação de Pearson foi calculada entre as variáveis do componente arbóreo e entre essas variáveis e a riqueza e a abundância de briófitas. Para as variáveis que apresentaram correlação com a riqueza e abundância de briófitas foi produzida uma Regressão Linear Simples para descrever a relação entre as variáveis respostas (riqueza e

abundância) e as preditoras (variáveis estruturais, funcionais e físico-químicas dos forófitos). Para descrever os efeitos das variáveis sobre a distribuição da comunidade de briófitas, uma CCA (análise de correspondência canônica) foi calculada, através da produção de duas matrizes, ordenando dados da abundância de espécies em que a SIMPER apontou como espécies que contribuíram para a formação dos grupos, e do CWM para as variáveis funcionais e das cascas dos forófitos, acrescentando a variável textura do solo (argila e areia) para as parcelas (McCune et al., 2002). Não houve transformação nem padronização de dados, pois a correlação canônica acomoda esses dados sem maiores prejuízos aos resultados esperados (Hair et al., 2009). As variáveis que apresentaram auto correlação foram retiradas dessa análise. O teste de Monte Carlo com 9999 permutações foi utilizado para avaliar o significado dos dois primeiros eixos de ordenação (Salvaderi, 1990). Para realização dessas análises foi utilizado o *software* FITOPAC (Shepherd, 1995).

RESULTADOS

Estrutura da comunidade de musgos

Um total de 669 amostras de musgos foram coletadas, representando 18 espécies (distribuídas em dez famílias - tabela 1) das quais 14 são generalistas e quatro especialistas de sol. Seis formas de vidas foram registradas: trama (seis espécies), tufo (cinco), flabelado (três), tapete (dois), coxim (uma) e dendróide (uma).

TABELA 1. Lista das espécies de musgos coletados no fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca.

Family	Species		
Calymperaceae	<i>Calymperes palisotii</i> Schwägr.	<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	<i>Syrrhopodon parasiticus</i> (Brid.) Paris
Cryphaeaceae	<i>Cryphaea filiformis</i> (Hedw.) Brid.		
Fissidentaceae	<i>Fissidens zollingeri</i> Mont.	<i>Fissidens neglectus</i> H.A. Crum	<i>Fissidens serratus</i> Müll. Hal.
Fabroniaceae	<i>Fabronia ciliaris</i> (Brid.) Brid.		
Helicophyllaceae	<i>Helicophyllum torquatum</i> (Hook.) Brid.		
Leucobryaceae	<i>Ochrobryum gardneri</i> (Müll. Hall.) Lindb.		
Orthotrichaceae	<i>Groutiella tomentosa</i> (Hornsch.) Wijk & Margad	<i>Groutilla tumidula</i> (Mitt.) Vitt	

Pterobryaceae	<i>Henicodium geniculatum</i> (Müll. Hall.) Kindb.		
Sematophyllaceae	<i>Sematophyllum adnatum</i> (Michx.) Brid.	<i>Sematophyllum subpinnatum</i> (Brid.) E. Britton	
Stereophyllaceae	<i>Entodontopsis leucostega</i> (Brid.) W. R. Buck & Ireland	<i>Entodontopsis nitens</i> (Mitt.)	<i>Stereophyllum radiculosum</i> (Hook.) Mitt.

Distribuição das espécies epífitas

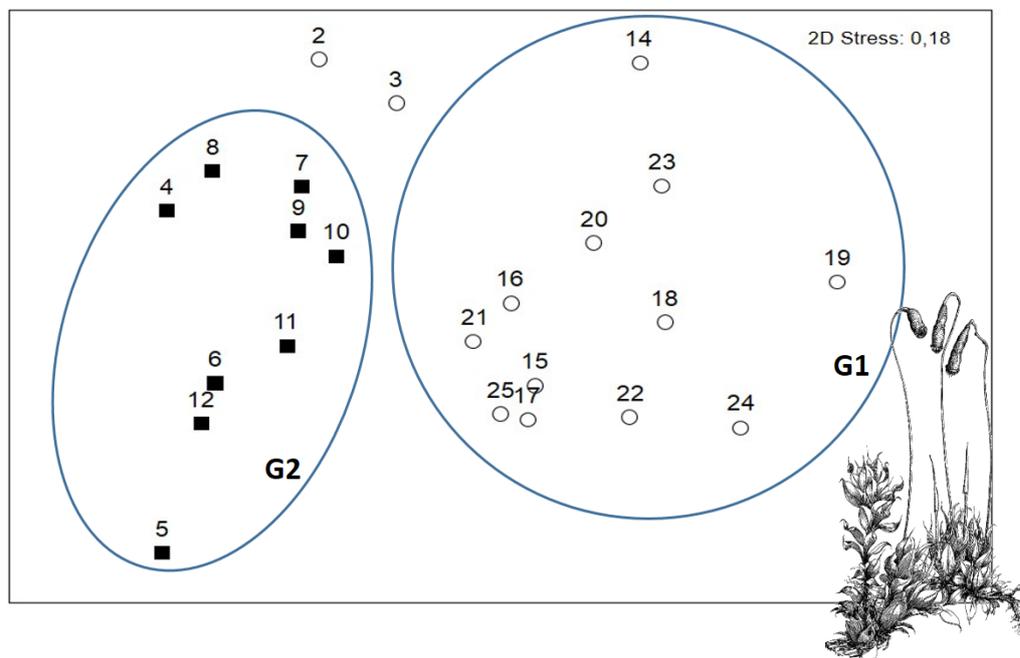
Há a formação de dois grupos de parcelas de acordo com a composição e abundância dos musgos (Fig. 2), com a abundância dos musgos diferindo significativamente entre os dois grupos formados (Pseudo- $F_{2,81} = 8,4333$; $p = 0,0001$). Entretanto, não há espécies exclusivas para qualquer grupo. Nós encontramos 61,15% de similaridade entre os musgos do grupo 1, e 55% de similaridade entre aqueles do grupo 2 (tabela 2). Apenas as parcelas 2 e 3 se encontram separadas do grupo (Fig. 2).

As espécies de musgos *Entodontopsis leucostega* e *Semathophyllum adnatum* foram as mais frequentes, sendo registradas em 113 e 109 das 669 amostras, colonizando uma ampla gama de espécies de árvores, registradas em 30 e 26 espécies de forófitos, respectivamente.

TABELA 2. Influência das espécies que mais contribuíram para a similaridade e dissimilaridade entre os grupos (Resultado da SIMPER).

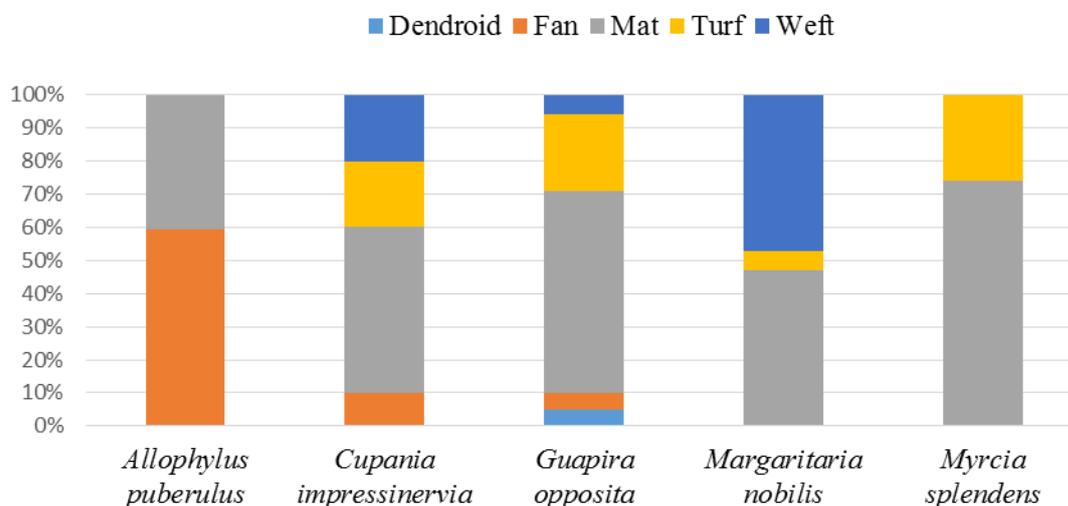
Grupos	Grupo 1	Grupo 2
Grupo 1	61, 15%	
	<i>Sematophyllum adnatum</i>	
	<i>Sematophyllum subpinnatum</i>	
	<i>Entodontopsis leucostega</i>	
	<i>Calymperes palisotti</i>	
	<i>Syhrropodon parasiticus</i>	
	<i>Henicodium geniculatum</i>	
Grupo 2	55,05%	55%
	<i>Sematophyllum subpinnatum</i>	<i>Entodontopsis leucostega</i>
	<i>Sematophyllum adnatum</i>	<i>Fissidens neglectus</i>
	<i>Calymperes palisotti</i>	<i>Semathophyllum adnatum</i>
	<i>Entodontopsis leucostega</i>	<i>Calymperes palisotti</i>
	<i>Fissidens neglectus</i>	
	<i>Syhrropodon parasiticus</i>	
	<i>Fissidens serratus</i>	
	<i>Groutiela tomentosa</i>	
	<i>Henicodium geniculatum</i>	
	<i>Fissidens zollingeri</i>	
	<i>Stereophyllum rhadiculosum</i>	

FIGURA 2. Parcelas correspondentes a um fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca, na região nordeste do Brasil, ordenadas para cada uma das duas dimensões da ordenação usando coeficiente de similaridade de *Bray-Curtis* baseada na abundância e composição de musgos. Círculo aberto= grupo 1, quadrado fechado= grupo 2; G1= grupo 1; G2= grupo 2. Imagem do musgos disponível em www.freenatureimages.eu.



Os forófitos em que foram registrados maior riqueza de epífitas foram *Guapira opposita* (28 amostras), *Margaritaria nobilis* (15), *Myrcia splendens* (12) e *Cupania impressinervia* (10), presentes na formação do grupo em solos argilosos, e *Allophylus puberulus* (11), em solos arenosos. Com exceção de *M. nobilis*, todas são espécies sempre-verdes. Em relação a esses forófitos, as formas de vida também variaram, sendo mais representativas as formas trama e tapete (Fig. 3).

FIGURA 3. Frequência relativa das formas de vidas de briófitas epífitas sobre os forófitos mais abundantes em um fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca.



Influência das variáveis arbóreas sobre a comunidade de musgos

Os resultados do CWM para pH, capacidade hídrica, rugosidade e fenologia foliar para as parcelas se encontram no material suplementar 2. Apenas as variáveis “ligeiramente rugoso” e “sempre verde” apresentaram correlação positiva e significativa, porém fraca com a riqueza ($R^2 = 0,17$, $t = 2,22$, $p = 0,03$) e abundância das briófitas ($R^2 = 0,27$, $t = 2,91$, $p = 0,007$), respectivamente. A variável “decíduo” apresentou uma correlação negativa e significativa com a abundância das briófitas ($R^2 = 0,17$, $t = -2,24$, $p = 0,03$) (tabela 3; Fig. 4).

A CCA demonstrou uma acumulação dos autovalores de 0,30 (eixo 1: 0,25; eixo 2: 0,05) (Fig. 5). A análise revelou a formação de dois grupos, com grupo 1 (G1) influenciado pelas variáveis deciduidade e solos arenosos, com *E. leucostega* e *Fissidens neglectus* e *Stereophyllum radiculosum* as espécies mais representativas para esse agrupamento, ao passo que o grupo 2 (G2) apresenta uma formação de grupo gerada principalmente pela presença do

solo argiloso, espécies sempre-verdes, troncos ligeiramente rugosos, maior capacidade hídrica, e, com menor influência, pH, sendo *Henicodium geniculaton*, *Syrrhopodon parasiticus* e *Semathophyllum adnatum* espécies que favoreceram a formação do grupo. O teste de Monte Carlos foi significativo para o primeiro eixo ($p= 0,002$), mas não para o segundo ($p > 0,05$). “Ligeiramente rugoso” (0,51) e “sempre verde” (0,86) foram as variáveis mais correlacionadas ao eixo 1, ao passo que ao eixo 2 foi a capacidade hídrica (0,52).

TABELA 3. Coeficiente de correlação de Pearson entre variáveis dos forófitos e riqueza e abundância de briófitas. * para $p < 0,05$.

Tree variables	Richness		Abundance	
	Pearson correlation	<i>p</i>	Pearson correlation	<i>p</i>
Chemical				
pH	0,2	0,33	-0,03	0,87
Water capacity	0,01	0,99	0,02	0,89
Phisical				
Smooth	-0,04	0,84	0,16	0,44
Rought	0,42	*0,03	0,29	0,15
Very rought	-0,002	0,99	-0,25	0,21
Functional				
Evergreen	0,3	0,14	0,52	*0,007
Deciduous	-0,33	0,1	-0,41	*0,03
Semideciduous	0,05	0,8	-0,13	0,52
Structural				
Diamater	-0,33	0,1	-0,15	0,45
Richness of tree	0,15	0,46	0,05	0,78
Abundance of tree	0,18	0,37	0,15	0,77

FIGURA 4. Regressão linear simples entre variáveis “ligeiramente rugoso”, abundância de árvores decíduas e sempre-verdes contra riqueza (A) e abundância (B, C) de briófitas.

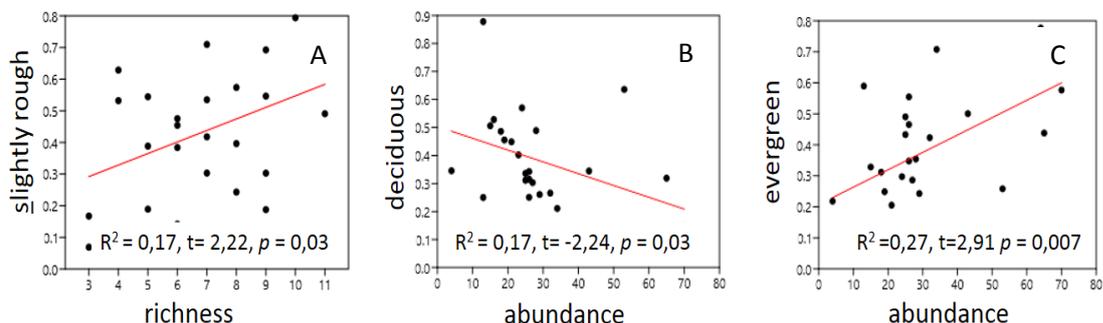
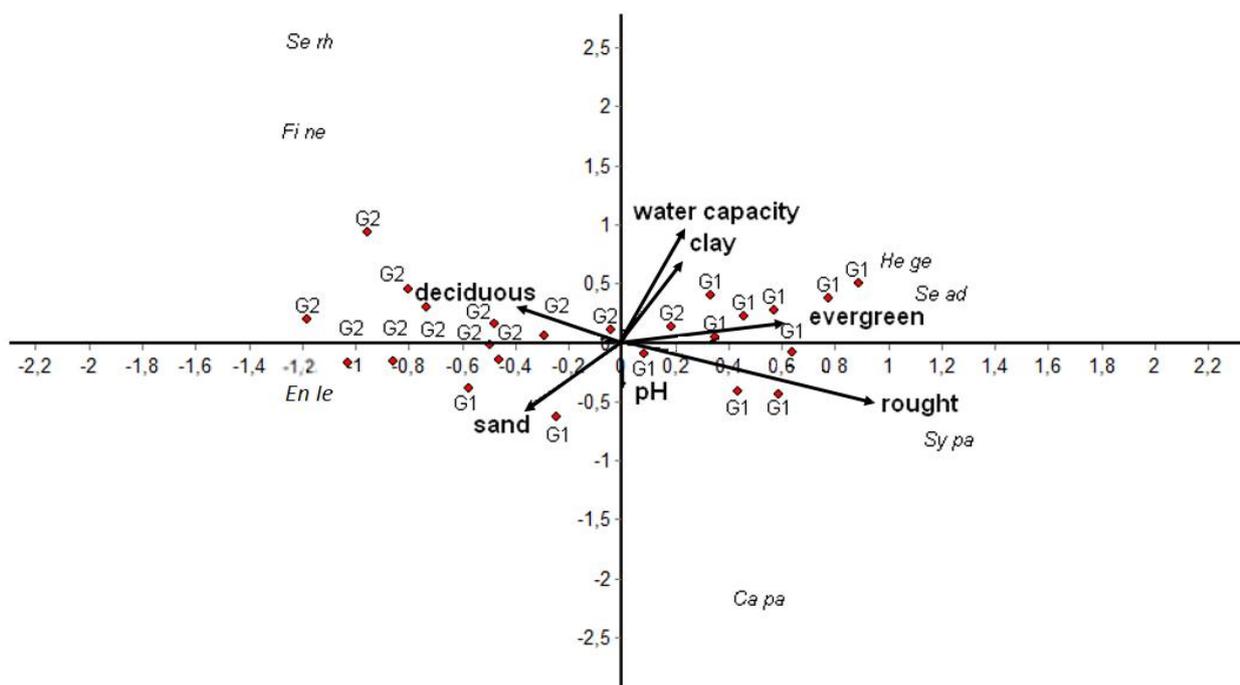


FIGURA 5. Diagrama de ordenação da Análise de Correspondência Canônica (CCA) entre composição e abundância das espécies de musgos por parcela e variáveis dos forófitos e ambientais. Losangos vermelhos = parcelas; G1= grupo 1; G2= grupo 2; *Ca pa*= *Calymperes palisotii*; *En le*= *Entodontopsis leucostega*; *Fi ne*= *Fissidens neglectus*; *He ge*= *Henicodium geniculatum*; *Se ad*= *Sematophyllum adnatum*; *Se rh*= *Stereophyllum radiculosum*; *Sy pa*= *Syrrhopodon parasiticus*.



DISCUSSÃO

Estrutura da comunidade de musgos

E. leucostega e *S. adnatum*, espécies mais frequentes no fragmento, são bem representadas em ambientes tropicais, e também em florestas secas e úmidas (Peralta, 2015). Além disso, possuem tanto traços adaptativos (ex. presença de costa, pseudoparafilia, formato côncavo do filídio - Vandepoorten e Goffinet, 2009; Proctor, 2008), como estão inseridas em grupos morfofuncionais e guildas de tolerância ao déficit hídrico (Bates, 1998; Sharp et al., 1994).

Os filtros relacionados à temperatura e umidade podem influenciar as formas de vidas das briófitas selecionando aquelas que promovam a maximização da produção primária e minimizando a perda de água (Mägdefrau, 1982; Proctor, 2008). Para o presente estudo, a predominância das formas tufo e trama reflete justamente uma maior tolerância das espécies de musgos para essas condições (Mägdefrau, 1982; Proctor, 2008). Ainda assim, foi registrada a forma de vida flabelada, que é usualmente mais representada em ambientes sombreados, que permitem que a água disponível seja mantida, com o mínimo de exposição solar, devido a sua característica morfológica mais exposta (Mägdefrau, 1982; Bates, 1998). Porém, essa forma de vida foi registrada na família Fissidentaceae, que possui uma distribuição ampla e diversa nos trópicos, e em florestas secas (Silva e Germano, 2013; Costa e Peralta, 2015; Germano et al., 2016) associada a traços adaptativos ao estresse hídrico, como a presença de papilas, costa, borda, e filídios imbricados quando seco (e.g.: Proctor, 2000; Kürschner, 2004; Vanderpoorten e Goffinet, 2009; Proctor, 2008) e um espectro de tolerância generalista ou especialista de sol (Gradstein, 1992).

Por apresentar estacionalidade pluviométrica e deciduidade foliar de parte do componente arbóreo na estação seca (Tonhasca-Junior, 2005; IBGE, 2012), essas florestas secas promovem uma maior exposição à luz às espécies do sub-bosque, o que refletiu nas guildas de tolerância generalistas e especialistas de sol, que são mais tolerantes a essas condições em relação a especialistas de sombra (Mägdefrau, 1982; Bates, 1998). Resultado similar foi registrado por Batista et al. (2018) para uma área de floresta estacional na Chapada do Araripe, também no nordeste Brasil.

Distribuição das espécies epífitas

No presente estudo a estruturação da comunidade de musgos é um reflexo da comunidade arbórea. González-Mancebo (2003) encontrou resultado semelhante ao analisar a relação entre forófitos e epífitas, atribuindo uma associação de grupos de árvores, a estruturação da composição de briófitas. Os musgos apresentaram uma distinta divisão em relação a sua abundância e composição em dois grupos, com exceção das parcelas 2 e 3. Essas últimas apresentam uma variação na rugosidade do tronco diferenciada das outras parcelas (material suplementar 2), o que forneceu um micro-habitat diferente para a formação dos grupos.

Um estudo anterior realizado na mesma área utilizando as mesmas parcelas também encontrou a formação de dois grupos formados pelo componente arbóreo em relação à abundância, à composição e aos traços funcionais (Pinto, 2018-dados não publicados). De acordo com esse estudo, essa formação se deu em relação às características edáficas que promoveram uma estruturação da comunidade em um grupo relacionado a solos arenosos e o outro a solos argilosos. Os solos argilosos (com maior retenção de água) (Paiva et al., 2000)

apresentaram um maior adensamento de árvores e menor densidade de madeira; e os solos arenosos (menor retenção de água) (Paiva et al., 2000) indivíduos com maior diâmetro, atingindo elevadas alturas e maior densidade de madeira.

A exemplo de *G. opposita*, uma das espécies que apresentou maior área basal e número de indivíduos no fragmento estudado, foi restrita a localidades que possuem maior umidade do solo, e maior concentração de nutrientes essenciais. Essa espécie foi o forófito que apresentou uma maior frequência das epífitas *S. subpinattum*, *S. adnatum* e *Syrrhopodon parasiticus*, espécies que contribuíram para a formação do grupo 1.

O que chama a atenção neste estudo é o fato de *Fissidens neglectus* ser uma espécie registrada em solos e em rocha, porém contribuiu significativamente para formação do grupo 2, como epífita. Apesar da área apresentar mais solo disponível para colonização devido ao número reduzido de serapilheira (Pinto 2018-dados não publicados), os solos presentes nessas parcelas são menos úmidos do que as parcelas em solo argilosos, o que desfavorece a ocorrência de briófitas, um grupo dependente de umidade devido, especialmente, a sua natureza avascular (Vanderpporten e Goffinet, 2009), o que pode ter promovido a colonização dessa espécie a um substrato alternativo. Em ambientes secos, por exemplo, Silva e colaboradores (2018) verificaram que as briófitas são capazes de colonizar diversos tipos de substratos a depender da sua disponibilidade no ambiente.

No presente estudo não foi registrada a especificidade entre epífita e forófito. A especificidade epífita-forófito ainda encontra-se sob debate com resultados positiva- (e.g. Schmitt e Slack, 1990; Jagodzinski et al., 2018) e negativamente comprovados (González-Macebo e Hernández-Garcia, 1996; Glime e Hong, 2002; González-Macebo, 2003). Os

trabalhos que não mostram relação positiva para a relação atribuem a colonização das epífitas a depender das condições que a área promover, especialmente umidade.

As relações hídricas, bem como as espécies de forófitos (Van Leerdam et al., 1990), parecem influenciar na distribuição das formas de vida das briófitas (Mägdefrau 1982; Gonzales-Mancebo, 2003). Como as formas de vida são moldadas pelas condições ambientais (Mägdefrau, 1982; Bates, 1998), os forófitos podem estar favorecendo a colonização de formas de vida tais como tufo, trama e tapete, que foram as mais representativas. Para as espécies de forófitos com maior riqueza de musgos descritas anteriormente, as formas de vida trama e tapete foram mais representativas, que são consideradas formas de vida intermediárias a tolerância a dessecação (Mägdefrau, 1982; Bates, 1998). Esses forófitos mantêm suas folhas na estação seca, diminuindo a incidência direta de luz sobre as epífitas que se encontram abaixo.

Influência das variáveis arbóreas sobre a comunidade de musgos

Variáveis da comunidade arbórea foram importantes para a formação dos grupos da comunidade de briófitas. Os troncos ligeiramente rugosos, uma condição de rugosidade intermediária, influenciaram a riqueza de briófitas. Em geral, a textura do tronco é considerada um *proxy* para retenção de água (Bates, 1992; Cooper-Ellis, 1998). Porém neste estudo a condição intermediária favoreceu a riqueza da comunidade. Uma explicação se encontra dentro da hipótese do distúrbio intermediário (HDI), que diz que, alguns grupos funcionais serão beneficiados em algum momento e prevalecerão dominantes sobre outros, levando a diminuição da diversidade (Connell, 1978; Huston, 1979). Por outro lado, em condições intermediárias ocorre a partição do nicho impulsionando a coexistência de um

maior número de espécies e aumentando a diversidade no ambiente (Bernard-Verdier et al., 2012).

A deciduidade foliar diminuiu a abundância de briófitas. Em contrapartida espécies sempre-verdes promoveram seu aumento. Na estação seca as espécies decíduas perdem as folhas gerando um dossel mais aberto, aumentando a entrada de radiação solar no sub-bosque, conseqüentemente um aumento de temperatura e evaporação (Zehr, 1979). Mesmo as espécies estando dentro da categoria generalista e especialista de sol dentro das guildas de tolerância, a tolerância individual varia, e as condições de estresse hídrico diminui a abundância de briófitas (Vanderpoorten e Goffinet, 2009). As espécies sempre-verdes promovem um dossel mais fechado mesmo na estação seca.

As variáveis que influenciaram a formação do grupo 1, apresentam uma relação com uma menor disponibilidade hídrica. Solos arenosos são caracterizados por uma menor retenção de água (Paiva et al., 2000) e apesar de não ser diretamente um filtro para as epífitas, as condições edáficas moldam a comunidade arbórea, seja a textura do solo exercendo um impacto físico sobre as plantas, como suporte mecânico, limitando o crescimento de raízes (Bouma e Bryla, 2000) e influenciando na quantidade de água e oxigênio disponíveis no solo (Bouma e Bryla, 2000; Paiva et al., 2000). Mesmo as espécies decíduas e sempre-verdes possuindo estratégias diferentes, ambas ocorrem em florestas secas com sucesso. As árvores decíduas possuem maior eficiência no uso da água e o custo para construção e manutenção das suas folhas são menores, ao contrário das sempre-verdes (Sobrado, 1991). Logo, solos arenosos são responsáveis por uma menor retenção de umidade, o que gera menos recursos disponíveis para espécies com um custo de manutenção mais elevado. Essas características influenciaram a formação do grupo 1. As espécies *E. leucostega*, *F. negetus* e *S. radiculosum*, importantes para a formação desse grupo, são bem representadas nos trópicos,

especialmente em florestas secas (e.g Pôrto et al., 1994; Bastos et al., 1998; Costa e Peralta, 2015), apresentando traços potencialmente adaptativos à dessecação, como filídios côcavos e pseudoparafilia, importantes para captação e armazenamento de água (e.g. Proctor, 2008; Vandepoorten e Goffinet, 2009). Essas parcelas, portanto, são sujeitas a uma maior exposição à radiação solar em um determinado período do ano, sendo assim, esses traços presentes nos musgos geram condições para que estes possam sobreviver e tolerar a dessecação (Vandepoorten et al., 2004).

Em relação ao grupo 2, os solos argilosos são caracterizados por reter mais água e promover mais umidade para as espécies arbóreas (Paiva et al., 2000), o que pode favorecer espécies sempre-verdes por possuírem um maior custo para construção e manutenção das folhas (Sobrado, 1991). Os troncos “ligeiramente rugosos”, como dito anteriormente, podem estar gerando um ambiente com condições intermediárias de recursos, promovendo o aumento da diversidade (Connel, 1978). A capacidade hídrica aumenta a disponibilidade de água para os musgos, sendo este fator crucial para o funcionamento das briófitas (Vanderpoorten e Goffinet, 2009).

Para a formação desse grupo, com exceção de *S. adnatum*, as demais espécies possuem uma reprodução vegetativa marcante por meio de gemas (Akiyama, 1990; Sharp et al., 1994). Reproduções assexuais são favorecidas em ambientes secos, devido à dependência direta de água em estado líquido pela reprodução sexuada. Apesar dessas parcelas aparentemente possuírem uma maior umidade pela presença de um dossel mais fechado, esse mesmo dossel pode promover a interceptação da água da chuva, diminuindo a disponibilidade da água líquida no sub-bosque, desfavorecendo a reprodução sexuada.

O pH do substrato é um fator ambiental que influencia a riqueza e distribuição de briófitas (Bates, 1995). Nossos resultados mostram uma influência relativamente baixa do pH na formação dos grupos. No entanto, mesmo espécies relacionadas e biologicamente semelhantes podem diferir em relação às suas preferências pelas condições do substrato (e.g. Shaw, 1981) e o pH pode variar até mesmo entre indivíduos pertencentes a uma mesma espécie. Apesar de alguns trabalhos mostrarem um gradiente de pH influenciando briófitas (e.g. Gabriel e Bates, 2005; Baniya et al., 2012; Jagösziski et al., 2018), Tyler e Olsson (2016) mostraram que as briófitas possuem preferências por faixas de pH. Juntando ao fato das briófitas obterem praticamente todos os nutrientes da água da chuva e deposição do ar, e incapazes de transportar minerais de seu substrato, sugere-se que a química do substrato é de menor importância para elas (ver Glime, 2017), sendo assim outras propriedades do substrato podem ter uma influência mais forte sobre a comunidade de briófitas, como é o caso deste estudo.

CONCLUSÃO

A distribuição da comunidade epífita de musgos em uma FTSS na região semiárida do Brasil acompanha a distribuição do componente arbóreo, que provê um microambiente formado por: a) troncos ligeiramente rugosos e com maior capacidade hídrica, e dossel mais fechado; b) Dossel mais aberto na estação seca. Essas características influenciam a incidência de luz e disponibilidade hídrica nas parcelas. O componente arbóreo por sua vez acompanha um gradiente edáfico textural. Os grupos de briófitas podem, portanto, expressar as condições diretas dos grupos dos forófitos (rugosidade, pH, umidade do tronco) até condições indiretas (características edáficas), podendo ser utilizadas como bioindicadoras.

AGRADECIMENTOS

À UEPB e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e conservação pelo compromisso com nossa formação profissional. Ao Laboratório de Botânica (LaBot) e ao Laboratório de Ecologia e Conservação de Florestas Neotropicais Secas (EcoTropics) (UFPB), pela disponibilização de material e estrutura para identificação das amostras. Ao CNPq, pelo suporte financeiro e a bolsa de produtividade de SFL.

Literatura citada

- Agrawal, A. A., Ackerly, D. D., Alder, F., Arnold, A. E., Cáceres, C., Doak, D. F., Post, E., et al. 2007. Filling key gaps in population and community ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: 145–152.
- Akiyama, H. 1990. Morphology and taxonomic significance of dormant branch primordia, dormant buds, and vegetative reproductive organs in the suborders Leucodontineae and Neckerineae (Musci, Isobryales). *Bryologist* 93, 395–408.
- Alvarenga, L. D. P., and Pôrto, K. C. 2007. Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forest. *Biological conservation* 134, 415–427.
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., de Moraes, G., Leonardo, J., and Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22, 711–728.
- Amorim, E. T., Carvalho, F. A., Dos Santos, N. D., and Luizi-Ponzo, A. P. 2017. Distribution of bryophytes in south-eastern Brazil: an approach on floristic similarity and environmental filtering. *Cryptogamie, Bryologie* 38, 13–17.
- Anderson, M., Gorley, R. N., and Clarke, R. K. 2008. *Permanova for Primer: Guide to software and statistical methods*. PRIMER–E Ltd. Plymouth, United Kingdom
- Andrade L A. 1995. *Classificação ecológica do Estado da Paraíba*. Master's dissertation, Federal University of Viçosa, Minas Gerais, Brazil.
- Baniya, C. B., Solhøy, T., Gauslaa, Y., and Palmer, M. W. 2012. Richness and composition of vascular plants and cryptogams along a high elevational gradient on Buddha Mountain, Central Tibet. *Folia geobotanica* 47, 135–151.
- Barkman, J. J. 1958. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Van Gorcum, Assen
- Bastos, C. J. P., Albertos, B., and Vilas Bôas, S. B. 1998. Bryophytes from some Caatinga areas in the state of Bahia (Brazil). *Tropical Bryology* 14, 69–75.
- Bates, J. W. 1982. Quantitative approaches in bryophyte ecology. In A. J. E. Smith [ed.], *Bryophyte ecology*, 1–44. Springer Press, Dordrecht.
- Bates, J. W. 1992. Influence of chemical and physical factors on *Quercus* and *Fraxinus* epiphytes at Loch Sunart, western Scotland: a multivariate analysis. *Journal of ecology* 80, 163–179.
- Bates, J. W. 1995. Numerical analysis of bryophyte-environment relationships in a lowland English flora. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 40, 471–490.
- Bates, J. W. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos* 82, 223–37.

- Batista, W. V. S. M., and Santos, N. D. D. 2016. Can regional and local filters explain epiphytic bryophyte distributions in the Atlantic Forest of southeastern Brazil?. *Acta Botanica Brasilica* 30, 462–472.
- Batista, W. V. S. M., Pôrto, K. C., and Santos, N. D. D. 2018. Distribution, ecology, and reproduction of bryophytes in a humid enclave in the semiarid region of northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 32, 303–313.
- Bernard-Verdier, M., Navas, M. L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., and Garnier, E. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100, 1422–1433.
- Bordin, J., and Yano, O. 2013. Fissidentaceae (Bryophyta) do Brasil. Instituto de Botânica, São Paulo, Brazil.
- Bouma, T. J., and Bryla, D. R. 2000. On the assessment of root and soil respiration for soils of different textures: interactions with soil moisture contents and soil CO₂ concentrations. *Plant and Soil* 227, 215–221.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian journal of ecology* 18, 117–143.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302–1310.
- Cooper-Ellis, S. 1998. Bryophytes in old-growth forests of western Massachusetts. *Journal of the Torrey Botanical Society* 125, 117–132.
- Cornelissen, J. T., and Steege, T. H. 1989. Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 5, 131–150.
- Costa, D. P., and Peralta, D. F. 2015. Bryophytes diversity in Brazil. *Rodiguésia* 66, 1063–1071.
- Correia, K. G., Araujo, K. D., Azevedo, L. G., Barbosa, E. A., Souto, J. S., and Santos, T. 2009. Macrofauna edáfica em três diferentes ambientes na região do agreste Paraibano, Brasil. *Engenharia Ambiental: Pesquisa e Tecnologia* 6, 206–213.
- Dale, M. R., and Fortin, M. J. 2014. *Spatial analysis: a guide for ecologists*. 2 nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Website <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> [accessed 06 January 2019].
- Forrester, D. I., and Bauhus, J. 2016. A review of processes behind diversity—productivity relationships in forests. *Current Forestry Reports* 2, 45–61.
- Frahm, J. P. 2003. *Manual of tropical bryology*. *Tropical bryology* 923, 9–195.

- Gabriel, R., and Bates, J. W. 2005. Bryophyte community composition and habitat specificity in the natural forests of Terceira, Azores. *Plant Ecology* 177, 125–144.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G. et al. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630–2637.
- Germano, S. R., Silva, J. B., and Peralta, D. F. 2016. Paraíba State, Brazil: a hotspot of bryophytes. *Phytotaxa* 258, 251–278.
- Glime, J. M., and Hong, W. S. 2002. Bole epiphytes on three conifer species from Queen Charlotte Islands, Canada. *Bryologist*, 105, 451–464.
- Glime, J. M. 2017. *Bryophyte Ecology*. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Website <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/> accessed [18 January 2019].
- Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ. 2009. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. In B. Goffinet and A. J. Shaw [eds.] *Bryophyte Biology*, 2nd ed., 56–138. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- González-Mancebo, J. M., and Hernández-García, C. D. 1996. Bryophyte life strategies along an altitudinal gradient in El Canal y los Tiles (La Palma, Canary Islands). *Journal of Bryology* 19, 243–255.
- González-Mancebo, J. M., Losada-Lima, A., and McAlister, S. 2003. Host specificity of epiphytic bryophyte communities of a laurel forest on Tenerife (Canary Islands, Spain). *The Bryologist* 106, 383–394.
- Gradstein, S. R. 1992. Threatened bryophytes of the neotropical rain forest: a status report. *Tropical Bryology* 6, 83–93.
- Gradstein, S. R., Churchill, S. P., Salazar-Allen, N., and Reiner-Drehwald, M. E. 2001. *Guide to the bryophytes of tropical America*. New York Botanical Garden Press, New York, USA.
- Hair, J. F., Black, W. C., Babin, B. J., Anderson, R. E., and Tatham, R. L. 2009. *Análise multivariada de dados*. Bookman Editora.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113, 81–101.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, Brazil.
- Jagodziński, A. M., Wierzcholska, S., Dyderski, M. K., Horodecki, P., Rusińska, A., Gdula, A. K., and Kasproicz, M. 2018. Tree species effects on bryophyte guilds on a reclaimed post-mining site. *Ecological Engineering* 110, 117–127.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157–164.

- Király, I., Nascimbene, J., Tinya, F., and Ódor, P. 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and conservation* 22, 209–223.
- Kraft, N. J., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., and Levine, J. M. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29, 592–599.
- Kricke, R. 2002. Measuring bark pH. In P. L. Nimis, C. Scheidegger and P. A. Wolsely [eds.], *Monitoring with lichens—monitoring lichens*, 333–336. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Kürschner, H. 2004. Life strategies and adaptations in bryophytes from the Near and Middle East. *Turkish journal of botany* 28, 73–84.
- Lourenço, C. E. L., and de Vasconcellos Barbosa, M. R. 2003. Flora da fazenda Ipuarana, Lagoa Seca, Paraíba (guia de campo). *Revista Nordestina de Biologia* 17, 23–58.
- Lorenzi, H. 2002. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*, v.2. 4.ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora, São Paulo, Brasil.
- Macedo, B. R. M. D. 2014. *Espécies arbóreas nativas ornamentais do Rio Grande do Norte* Master's dissertation, Federal University of Rio Grande do Norte, Rio Grande do Norte, Brazil.
- Mägdefrau, K. 1982. Life-forms of bryophytes. In A. J. E. Smith [ed.], *Bryophyte ecology*, 45–58. Springer Press, Dordrecht.
- McCune, B., Grace, J. B., and Urban, D. L. 2002. *Analysis of ecological communities*, vol. 28. Gleneden Beach, OR: MjM software design.
- Medina, N. G., Bowker, M. A., Hortal, J., Mazimpaka, V., and Lara, F. 2018. Shifts in the importance of the species pool and environmental controls of epiphytic bryophyte richness across multiple scales. *Oecologia* 186, 805–816.
- Mezāka, A., Bruāmelis, G., and Piteraāns, A. 2008. The distribution of epiphytic bryophyte and lichen species in relation to phorophyte characters in Latvian natural old-growth broad leaved forests. *Folia Cryptogamica Estonica* 44, 89–99.
- Nascimento, A. R. T., Felfili, J. M., and Meirelles, E. M. 2004. Florística e estrutura da comunidade arbórea de um remanescente de Floresta Estacional Decidual de encosta, Monte Alegre, GO, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18, 659–669.
- Oliveira, S. M., Steege, H., Cornelissen, J. H., and Gradstein, R. S. 2009. Niche assembly of epiphytic bryophyte communities in the Guianas: a regional approach. *Journal of Biogeography* 36, 2076–2084.
- Oliveira, S. M., and Steege, H. 2015. Bryophyte communities in the Amazon forest are regulated by height on the host tree and site elevation. *Journal of Ecology* 103, 441–450.

- Paiva, A. D. Q., Souza, L. D. S., Ribeiro, A. C., and Costa, L. D. 2000. Propriedades físico-hídricas de solos de uma toposseqüência de tabuleiro do estado da Bahia. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 35, 2295–2302.
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., De Bélair, G., and Bonsall, M. B. 2011. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology* 99, 165. *Pesq. Agropec. Bras* 175.
- Peralta, D.F. 2015. Stereophyllaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Website <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB97114> [accessed: 18 January 2019].
- Pla, L., Casanoves, F., and Di Rienzo, J. 2012. Functional diversity indices. In L. Pla, F. Casanoves and J. D. Rienzo (eds.) *Quantifying Functional Biodiversity*, 27–51. Springer, Dordrecht.
- Pôrto, K. C., Silveira, M. F. G., and Sá, P. S. A. 1994. Briófitas da Caatinga 1. Estação Experimental do IPA, Caruaru, PE. *Acta Botanica Brasilica* 8, 77–85.
- Proctor, M. C. F. 2000. Mosses and alternative adaptation to life on land. *The New Phytologist* 148, 1–6.
- Proctor M C F. 2008. Physiological ecology. In: B. Goffinet and A. J. Shaw (eds.) *Bryophyte Biology*, 237–261. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ricklefs, R. E., and Miller, G. L. 1990. *Ecology*. WH Freeman, New York, USA.
- Ricotta, C., and Moretti, M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167, 181–188.
- Rodal, M. J. N., and Nascimento, L. D. 2002. Levantamento florístico da floresta serrana da reserva biológica de Serra Negra, microrregião de Itaparica, Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 16, 481–500.
- Santos, F. R C. 2007. Fenologia de espécies arbóreas do dossel e sub-dossel em um fragmento de Mata Atlântica semi-decídua em Caratinga, Minas Gerais, Brasil. Master's dissertation, Federal University of Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil.
- Salvaderi, L. 1990. Monte Carlo simulation techniques in reliability assessment of composite generation and transmission systems. IEEE tutorial course 90EH0311-1-PWR.
- Schmitt, C. K., and Slack, N. G. 1990. Host specificity of epiphytic lichens and bryophytes: a comparison of the Adirondack Mountains (New York) and the Southern Blue Ridge Mountains (North Carolina). *Bryologist* 93, 257–274.
- Sharp, A. J., Crum H., and Eckel, P.M. 1994. The moss flora of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, New York, USA.
- Shaw, A. J. 1981. Ecological diversification among nine species of *Pohlia* (Musci) in western North America. *Canadian Journal of Botany* 59, 2359–2378.

- Shepherd, G. J. 1995. *Fitopac 1: manual do usuário*. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil.
- Silva, M. P. P., and Pôrto, K. C. 2009. Effect of fragmentation on the community structure of epixylic bryophytes in Atlantic Forest remnants in the Northeast of Brazil. *Biodiversity and conservation* 18, 317–337.
- Silva, J. B., and Germano, S. R. 2013. Bryophytes on rocky outcrops in the caatinga biome: a conservationist perspective. *Acta Botanica Brasilica* 27, 827–835.
- Silva, J. B., Sfair, J. C., Santos, N. D. D., and Pôrto, K. C. 2018. Bryophyte richness of soil islands on rocky outcrops is not driven by island size or habitat heterogeneity. *Acta Botanica Brasilica*, 32, 161–168.
- Sobrado, M. A. 1991. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology* 5, 608–616.
- SpeciesLink. 2018: Rede SpeciesLink. Centro de Referência em Informação Ambiental (CRIA), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP). Website <http://www.splink.org.br/index?lang=pt> [accessed: 11 December 2018].
- Strazdiņa, L. 2010. Bryophyte community composition on an island of Lake Cieceres, Latvia: dependence on forest stand and substrate properties. *Environmental and experimental biology* 8, 49–58.
- Tedesco, M. J., Gianello, C., Bissani, C. A., Bohnen, H., and Volkweiss, S. J. 1995. *Análises de solo, plantas e outros materiais*, vol. 174. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil.
- Tonhasca-Junior, A. 2005. *Ecologia e história natural da Mata Atlântica*. Interciência, Rio de Janeiro, Brazil.
- Tyler, T., and Olsson, P. A. 2016. Substrate pH ranges of south Swedish bryophytes—identifying critical pH values and richness patterns. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 223, 74–82.
- Van Leerdam, A., Zagt, R. J., and Veneklaas, E. J. 1990. The distribution of epiphyte growth-forms in the canopy of a Colombian cloud-forest. *Vegetatio*, 87, 59–71.
- Vanderpoorten, A., Engels, P., and Sotiaux, A. 2004. Trends in diversity and abundance of obligate epiphytic bryophytes in a highly managed landscape. *Ecography* 27, 567–576.
- Vanderpoorten, A., and Goffinet, B. 2009. *Introduction to bryophytes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Werner, F. A., and Gradstein, S. R. 2009. Diversity of dry forest epiphytes along a gradient of human disturbance in the tropical Andes. *Journal of Vegetation Science* 20, 59–68.
- Wolf, J. H. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio* 112, 15–28.

W³ TROPICOS. 2010. Tropicos Home, Missouri Botanical Garden. Website

<http://www.tropicos.org/NameSearch.aspx>. [accessed: 12 December 2018].

Zehr, D. R. 1979. Phenology of selected bryophytes in southern Illinois. *Bryologist* 82, 29–36.

Material Suplementar 1. Lista das espécies de arbóreas com maior valor de importância no fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca segundo Pinto (2018 – dados não publicados).

Family	Species						
Bignoniaceae	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl)					
Capparaceae	<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J.Presl						
Clusiaceae	<i>Clusia hilariana</i> Schltdl.						
Fabaceae	<i>Albizia inundata</i> (Mart.) Barneby & J.W.Grimes	<i>Albizia polycephala</i> (Benth.) Killip	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	<i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton & Rose	Dahlstedtia ssp. 1	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose
Malpighiaceae	<i>Byrsonima vacciniifolia</i> A.Juss.						
Meliaceae	<i>Trichilia hirta</i> L.						
Myrtaceae	<i>Campomanesia aromatica</i>	<i>Campomanesia dichotoma</i> (O.	<i>Myrcia splendens</i>	<i>Myrtaceae</i> sp. 4	<i>Psidium oligospermum</i> Mart. ex DC.		

	(Aubl.) Griseb. Berg) Mattos (Sw.) DC. Myrtaceae Juss.
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz
Phyllanthaceae	<i>Margaritaria nobilis</i> L. f.
Rutaceae	<i>Zanthoxylum petiolare</i> A. St.-Hil. & Tul
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.
Sapindaceae	<i>Allophylus puberulus</i> (Cambess.) Radlk. <i>Cupania impressinervia</i> Acev.-Rodr.
Sapotaceae	<i>Manilkara salzmannii</i> (A. DC.) H. J. Lam
Vochysiaceae	<i>Callisthene fasciculata</i> Mart.
	Morfo 5

Material suplementar 2. CWM (Community Weighted Mean) das variáveis dos forófitos para cada parcela. Dec.= deciduous; Ever.= evergreen; Semid.= semideciduous.

Samples	chemical variables		functional variables			Physico variables			
	pH	WC	Dec.	Ever.	Semid.	Bark smooth	Bark slightly rough	Bark very rough	Sloughing
1	5,446467	1,658214	0,250124	0,589697	0,160179	0,151278	0,535071	0,096205	0,217447
2	5,35	1,479261	0,448929	0,205415	0,345656	0,070216	0,303153	0,33278	0,293851
3	5,502923	1,57453	0,455593	0,248862	0,295545	0,203185	0,243315	0,315957	0,237543
4	4,915435	0,967124	0,402424	0,060989	0,536587	0,015977	0,709815	0,148669	0,125538
5	5,283778	1,578603	0,506371	0,328514	0,165115	0,054857	0,532188	0,069069	0,343886
6	5,174128	1,480944	0,211023	0,707918	0,081059	0,077169	0,692548	0	0,230283
7	5,126526	1,565622	0,636039	0,258494	0,105467	0,09024	0,707403	0	0,202357
8	4,96085	1,208946	0,070752	0,776823	0,152426	0,155464	0,794059	0	0,050477
9	5,203027	1,423379	0,148899	0,5767	0,274401	0,267036	0,546576	0,034456	0,151931
10	5,181867	1,434543	0,319171	0,438078	0,315729	0,157076	0,490786	0,077329	0,347787
11	5,130472	1,226025	0,260862	0,243063	0,496075	0,201052	0,573842	0,070696	0,15441
12	5,210176	1,669512	0,570165	0,297464	0,132371	0,077943	0,384066	0,091982	0,446009
13	4,980996	1,184785	0,345618	0,218206	0,436176	0,213529	0,628781	0	0,157689
14	5,484978	1,45903	0,486166	0,311812	0,202023	0	0,544648	0	0,455352
15	5,177387	1,450898	0,344759	0,500695	0,154546	0,141164	0,396374	0,088725	0,373737
16	5,204989	1,506451	0,336215	0,490469	0,173316	0,207774	0,141881	0,10964	0,540704
17	5,1175	1,581284	0,315201	0,554668	0,130131	0,190192	0,167381	0,10964	0,260252
18	4,992541	1,488441	0,489149	0,354275	0,156576	0,364065	0,303373	0,10964	0,332562
19	4,807796	1,226333	0,2508	0,465485	0,283715	0,076298	0,187776	0,10964	0,594011
20	4,936815	1,418813	0,265687	0,423207	0,311106	0,084754	0,454271	0,10964	0,460976
21	5,111462	1,445828	0,311775	0,433152	0,255073	0,112799	0,475477	0,10964	0,411724
22	5,284812	1,196826	0,303224	0,286561	0,410215	0,436477	0,388499	0,10964	0,147777
23	5,236594	1,394624	0,528503	0,129348	0,342149	0,117777	0,41795	0,10964	0,457896
24	5,157556	1,378131	0,878393	0,083781	0,037827	0	0,069053	0,10964	0,894818
25	5,118952	1,302405	0,342727	0,347859	0,309414	0,30207	0,189126	0,10964	0,426938