



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA, INOVAÇÕES E COMUNICAÇÕES
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA MUSEU PARAENSE EMÍLIO
GOELDI
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – BOTÂNICA TROPICAL**

JAINARA PEREIRA SILVA

**BRIÓFITAS DO PARQUE NACIONAL DAS NASCENTES DO RIO PARNAÍBA,
CERRADO BRASILEIRO**

**BELÉM
2024**

JAINARA PEREIRA SILVA

**BRIÓFITAS DO PARQUE NACIONAL DAS NASCENTES DO RIO PARNAÍBA,
CERRADO BRASILEIRO**

Dissertação de mestrado apresentado ao Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Botânica Tropical da Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA)/Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), para defesa de mestrado.

Orientadora: Dra. Anna Luiza Ilkiu Borges Benkendorff
(Museu Paraense Emílio Goeldi)

Coorientadora: Dra. Rozijane Fernandes Ottoni
(Universidade Federal do Maranhão)

**BELÉM
2024**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Bibliotecas da Universidade Federal Rural da Amazônia
Gerada automaticamente mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- S586b Silva, Jainara Pereira
BRIÓFITAS DO PARQUE NACIONAL DAS NASCENTES DO RIO PARNAÍBA, CERRADO
BRASILEIRO / Jainara Pereira Silva, Anna Luiza Ikiu-Borges. - 2024.
81 f.
- Dissertação (Mestrado) - Programa de PÓS-GRADUAÇÃO em Ciências Biológicas (CB), Campus
Universitário de Belém, Universidade Federal Rural Da Amazônia, Belém, 2024.
Orientador: Profa. Dra. Anna Luiza Ikiu-Borges
Coorientador: Profa. Dra. Rozijane Santos Fernandes.
1. Briófitas, Florestas ripárias, Cerrado, Hepáticas, Musgos. I. Ikiu-Borges, Anna Luiza, *orient.* II.
Título
-

JAINARA PEREIRA SILVA

**BRIÓFITAS DO PARQUE NACIONAL DAS NASCENTES DO RIO PARNAÍBA, CERRADO
BRASILEIRO**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração Botânica Tropical, da Universidade Federal Rural da Amazônia e Museu Paraense Emílio Goeldi, para a obtenção do título de mestre.

Aprovado em: 26/02/2024

BANCA EXAMINADORA

Documento assinado digitalmente
gov.br ANNA LUIZA ILKIU BORGES BENKENDORFF
Data: 27/02/2024 17:55:28-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dra. Anna Luiza Ilkiu Borges Benkendorff - Orientadora

Museu Paraense Emílio Goeldi – MPEG

Documento assinado digitalmente
gov.br MERCIA PATRICIA PEREIRA SILVA
Data: 28/02/2024 08:15:46-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dra. Mércia Patrícia Pereira Silva – 1º Examinador

Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Documento assinado digitalmente
gov.br ELINE TAINA GARCIA
Data: 29/02/2024 16:52:29-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dra. Eline Tainá Garcia – 2º Examinador

Ideflor-Bio

Documento assinado digitalmente
gov.br FELIPE FAJARDO VILLELA ANTOLIN BARBERENA
Data: 01/03/2024 18:22:54-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dr. Felipe Fajardo Villela Antolin Barberena – 3º Examinador

Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA

*À minha avó, Maria Gomes de Almeida
(in memoriam), com todo amor e gratidão.*

AGRADECIMENTOS

Ao Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica Tropical (PPGBOT).

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

À minha orientadora, Dra. Anna Luiza Ilkiu Borges Benkendorff, pela orientação excepcional, paciência incansável e motivação constante ao longo do curso. Sua dedicação e expertise foram fundamentais para o meu desenvolvimento acadêmico e pessoal.

À Dra. Rozijane Fernandes Ottoni pela co-orientação e apoio durante a graduação e o mestrado.

Aos doutores Cid José Passos Bastos, Gregório Dauphin, Juçara Bordin e Milena Evangelista dos Santos pela confirmação das espécies dos gêneros nos quais são especialistas.

Ao Sr. Janeil Lustosa de Oliveira (gerente do PNNRP) e aos brigadistas Junior Laurindode Sousa, Adelson Alves Martins e Ilmar Laurindo de Sousa do parque e ao Sr. Stelio Chaves pela assistência durante as excursões no PNNRP.

À biblioteca do Instituto de Pesquisas Ambientais (IPA) da Secretária do Meio Ambiente, Infraestrutura e logística, unidade Jardim Botânico-SP, na pessoa de Lucia Marins pelo auxílio na obtenção de diversas obras essenciais para este estudo.

Aos companheiros de laboratório, M.Sc. Tassia Toyoi G. Takashima Oliveira, M.Sc Fúvio Rubens Oliveira da Silva, M.Sc Ananda Karine de Sousa Pereira e M.Sc Eliene Lima pela amizade, apoio e risadas durante o curso. Em especial, ao Fúvio Rubens pela grande ajudanas identificações e pelos conselhos e Tassia Toyoi G. Takashima pela amizade e contribuições nas análises.

À minha família, em especial aos meus pais Maria Eliene de Almeida Pereira e José Antonio da Costa Silva pelo amor e incentivo.

À Recimara Conceição dos Santos (amiga e companheira) e ao Dr. Riccardo Mugnai, por serem grandes incentivadores da minha jornada acadêmica e por sempre me apoiarem.

Ao Miguel Sena, pelo companheirismo, por ser minha família em Belém-PA e pelo auxílio com os mapas.

Aos meus amigos do Laboratório de Sistemática vegetal, Sirlane Santos, Francimária Vasconcelos, Pedro Castro, Vanessa Fernandes e Conceição Bastos.

E a todos que contribuíram direta ou indiretamente para o meu trabalho.

Meu sincero e respeitoso, muito obrigada!

RESUMO

O Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba (PNNRP) é a maior unidade de conservação do Cerrado Brasileiro (729.800 hectares), englobando a segunda maior bacia hidrográfica da região Nordeste (Rio Parnaíba) e possui uma diversificada cobertura vegetal, incluindo campos, savanas, veredas ou brejos ou buritizais, matas de galeria e matas ciliares. Pouco se conhece sobre a flora vascular do parque, enquanto a flora avascular (briófitas) permanece desconhecida. Esta dissertação teve como objetivo geral conhecer a flora de briófitas em diferentes tipos de ambientes do PNNRP, e os aspectos paisagísticos determinantes na estruturação das comunidades de briófitas em florestas ripárias. O primeiro objetivo foi investigar a riqueza e composição das briófitas do PNNRP em diferentes ambientes, assim como os substratos de preferência, aspectos reprodutivos e a distribuição geográfica das espécies (Capítulo I). Foram encontradas quatro novas ocorrências para o Cerrado e *Frullania eboracensis*, um novo registro para o Brasil. A mata de galeria apresentou maior riqueza de espécies (72 spp.), seguida de vereda (17 spp.) e cerrado sensu stricto (11 spp.). O substrato mais colonizado foi rochas (56 spp.). As espécies monóicas predominaram sobre as dióicas. O segundo objetivo foi investigar como aspectos paisagísticos moldam as comunidades de briófitas em florestas ripárias no Cerrado Brasileiro, para responder a seguinte questão: Como as características da paisagem de florestas ripárias influenciam a riqueza, abundância e a composição de espécies de briófitas? (Capítulo II). Foi constatado que a heterogeneidade entre os ambientes é um fator importante na determinação da diversidade de briófitas em ecossistemas de florestas ripárias, e que a altitude influenciou significativamente a riqueza, abundância e composição das briófitas nessas florestas, mesmo em gradientes altitudinais de aproximadamente 100 metros. Variáveis relacionadas à umidade em escala de paisagem tiveram pouca importância nos modelos de riqueza e abundância de espécies, enquanto a distância da cachoeira influenciou negativamente apenas a composição de briófitas nas florestas ripárias do PNNRP. Os resultados desta dissertação indicaram que os ambientes do PNNRP apresentam uma elevada diversidade de briófitas, especialmente as matas de galeria, e que a estrutura das comunidades de briófitas em florestas ripárias no Cerrado é moldada pela heterogeneidade ambiental e topografia das florestas, sendo as variações sutis na altitude um importante preditor de distribuição das briófitas.

Palavras-chave: Paisagem, unidade de conservação, musgos, hepática, florestas ripárias.

ABSTRACT

The Nascentes do Rio Parnaíba National Park (NRPNP) is the largest conservation unit in the Brazilian Cerrado (729,800 hectares), encompassing the second largest hydrographic basin in the Northeastern region (Parnaíba River) and has a diverse vegetation cover, including fields, savannas, savannas or swamps or buritizais, gallery forests and riparian forests. The vascular flora of the park is poorly known, while the avascular flora (bryophytes) remains unknown. The general objective of this dissertation was to understand the bryophyte flora in different types of environments in the NRPNP, and the landscape aspects that determine the structuring of bryophyte communities in riparian forests. The first objective was to investigate the richness and composition of the bryophytes from the NRPNP in different environments, as well as the preferred substrates, reproductive aspects and the geographic distribution of the species (Chapter I). Four new occurrences were found for the Cerrado and *Frullania eboracensis*, a new record for Brazil. The gallery forest had the highest species richness (72 spp.), followed by vereda (17 spp.) and cerrado sensu stricto (11 spp.). The most colonized substrate was rocks (56 spp.). Monoecious species predominated over dioecious species. The second objective was to investigate how landscape aspects shape bryophyte communities in riparian forests in the Brazilian Cerrado, to answer the following question: How do landscape characteristics of riparian forests influence the richness, abundance and composition of bryophyte species? (Chapter II). It was found that heterogeneity between environments is an important factor in determining the diversity of bryophytes in riparian forest ecosystems, and that altitude significantly influenced the richness, abundance and composition of bryophytes in these forests, even at altitudinal gradients of approximately 100 meters. Variables related to humidity on a landscape scale had little importance in models of species richness and abundance, while distance from the waterfall influenced negatively the composition of bryophytes in the riparian forests of the NRPNP. The results of this dissertation indicated that the NRPNP environments present a high diversity of bryophytes, especially gallery forests, and that the structure of bryophyte communities in riparian forests in the Cerrado is shaped by environmental heterogeneity and forest topography, with subtle variations at altitude an important predictor of bryophyte distribution.

Key words: Landscape, conservation unit, mosses, liverworts, riparian forests.

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

CAPÍTULO I

- Figura 1.** Mapa de localização do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba, Cerrado brasileiro.....20
- Figura 2.** (A) Vista da paisagem do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba. (B, C) Mata de galeria (Cachoeira da Sussuapara). (D) Vereda. (E) Cerrado savânico.....21
- Tabela 1.** Lista das espécies de briófitas do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba. Abreviações: N° Oc. = número de ocorrências; GF = mata de galeria; VE = vereda; SV = cerrado savânico; CO = corticícola; RU = rupícola; TE = terrícola; EX = epixílica; TM = cupinzeiro; EP = epífila; AQ = aquática; Sex Cond. = condição sexual; M = monoica; D = dioica; Sex st. = estrutura sexual; S = com esporófito; FG = gametângios femininos; MG = gametângios masculinos; VR = reprodução vegetativa; Distr. = distribuição; NEO = Neotropical; PAN = Pantropical; COS = Cosmopolita; BR/BO = Brasil e Bolívia; BR/US = Brasil e América do Norte; End = Endêmica; (*) = novo registro para o Cerrado brasileiro; (**) = novo registro para o Brasil.....24
- Figura 3.** (A) Riqueza de espécies nas fitofisionomias do PNNRP. (B) Espécies exclusivas e compartilhadas entre os ambientes do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba: mata de galeria (MG), vereda (VE) e cerrado savânico (SV).....31
- Figura 4.** Riqueza de briófitas de acordo com o substrato de colonização. (A) Riqueza total de espécies. (B) Riqueza de hepáticas. (C) Riqueza de musgos. RU = rupícola; CO = corticícola; TE = terrícola; EX = epixílica; EP = epífila; TM = cupinzeiro; AQ = aquática.....31
- Figura 5.** Número de espécies de acordo com suas estratégias reprodutivas (monoicas e dioicas) e tipo de reprodução (assexuada, sexuada e assexuada/sexuada).....32
- Figura 6.** Riqueza de espécies de briófitas e espécies compartilhadas entre os domínios fitogeográficos brasileiros. (B) Riqueza de hepáticas. AM = Amazônia; CA = Caatinga; CE = Cerrado; AF = Mata Atlântica; PA = Pampa; PL = Pantanal.....33

CAPÍTULO II

- Figura 1.** Localização geográfica da área de estudo e distribuição espacial das parcelas amostrais na Floresta da Cachoeira da Sussuapara.....53
- Figura 2.** Tipos de vegetação representativos do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba, Cerrado brasileiro. (A) Cerrado sensu stricto; (B) campo sujo; (C) vereda; (D) curso d'água em floresta ripária; (E) interior da floresta ripária; (F) cachoeira circundada por floresta ripária.....54
- Tabela 1.** Modelos espaciais com melhor ajuste ($\Delta AICc < 2$) para a riqueza e a abundância de espécies de briófitas, ordenados pelos valores de $\Delta AICc$. (Alt = Altitude; Slp = Declividade; TWI =

Índice de Umidade Topográfica).....	57
Figura 3. Efeito da variação espacial sobre a riqueza e a abundância de briófitas em florestas ripárias do PNNRP. (A) Importância relativa de cada preditor nos modelos com melhor ajuste para riqueza e abundância de espécies. (B, C) Altitude. (D) Declividade. SUS, Floresta da Cachoeira da Sussuapara; URU, Floresta da Cachoeira do Urubu; WF.dist, distância da cachoeira; ED.dist, distância da borda adjacente de cerrado; Alt, altitude; Slp, declividade; SPI, índice de potência do fluxo; TWI, índice de umidade topográfica.....	58
Figura 4. Efeito das variáveis espaciais sobre a composição de briófitas em florestas ripárias do PNNRP. Os pontos cinza representam o espaço de ordenação das 56 espécies coletadas. SUS, Floresta da Cachoeira da Sussuapara; URU, Floresta da Cachoeira do Urubu; WF.dist, distância da cachoeira; Alt, altitude; Slp, declividade.....	59
Figura 5. Resultados da análise de limiar de táxons indicadores (TITAN) em florestas ripárias do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba. (A) Limiares em nível de comunidade (linhas verticais tracejadas) e em nível de espécie (linhas horizontais contínuas) ao longo do gradiente altitudinal. (B) Limiares ao longo do gradiente de distância da cachoeira. Respostas positivas (Z+) indicam táxons tolerantes que aumentam em frequência e abundância além do limiar, enquanto respostas negativas (Z-) representam táxons sensíveis que apresentam declínio.....	60
 Informações suplementares (CAPÍTULO II)	
Figura S1. Painel de correlação entre as variáveis preditoras no modelo espacial para as parcelas de floresta ripária. As linhas pretas indicam as tendências; não foram encontradas correlações significativas. Variáveis: Altitude (Alt), Declividade (Slp), Distância da cachoeira (WF.dist), Distância da borda adjacente do cerrado (ED.dist), Índice de Potência do Escoamento (SPI) e Índice de Umidade Topográfica (TWI).....	75
Figura S2. Gráficos diagnósticos para modelos lineares generalizados. (A–C) Modelo para riqueza de espécies (mod.riq1): (A) histograma dos resíduos, (B) gráfico Q–Q normal e (C) resíduos padronizados versus valores ajustados. (D–F) Modelo para abundância (mod.abund1): (D) histograma dos resíduos, (E) gráfico Q–Q normal e (F) resíduos padronizados versus valores ajustados.....	76
Tabela S1. Lista de espécies de briófitas registradas na Floresta da Cachoeira da Sussuapara (SUS) e na Floresta da Cachoeira do Urubu (URU), no Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba.....	77

Tabela S2. Resultados da análise PERMANOVA mostrando a relação entre a composição de espécies de briófitas e as variáveis espaciais. (Alt: altitude; WF.dist: distância até a cachoeira; Slp: declividade; ED.dist: distância até a borda; TWI: Índice de Umidade Topográfica; SPI: Índice de Potência do Escoamento; SS: Soma de Quadrados).....79

Tabela S3. Resultados da análise TITAN com base no Índice de Valor Indicador (IndVal), frequência de ocorrência (Freq.), escore z (z-score), ponto de mudança estimado (change point), intervalo de confiança (X5.–X95.), probabilidade observada (Prob.) e pureza do indicador (purity). Os valores f_{sumz+} e f_{sumz-} representam a soma dos escores z das espécies indicadoras com significância estatística, com respostas positivas e negativas, respectivamente. (Alt: altitude; WF.dist: distância até a cachoeira; Slp: declividade).....80

SUMÁRIO

CONTEXTUALIZAÇÃO	12
REFERÊNCIAS	15
CAPÍTULO I.....	19
Briófitas em uma das maiores e pouco estudadas unidades de conservação do Cerrado brasileiro: o Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba	19
Resumo.....	19
Introdução.....	20
Material e Métodos.....	21
Resultados	25
Discussão.....	37
Agradecimentos.....	40
Contribuições dos autores	41
Conflito de interesses	41
Referências	41
CAPÍTULO II	50
Efeito de fatores topográficos e espaciais sobre as comunidades de briófitas em florestas ripárias do Cerrado brasileiro.....	50
Resumo.....	50
Introdução.....	51
Materiais e Métodos	53
Resultados	57
Discussão.....	61
Conclusões	64
Financiamento	65
Agradecimentos.....	65
Contribuições dos Autores	65
Conflito de interesse.....	65
Referências	65
Informações suplementares (CAPÍTULO II).....	75

CONTEXTUALIZAÇÃO

As savanas ocorrem predominantemente nos trópicos sazonais (HUTLEY & SETTERFIELD, 2019). São ecossistemas que apresentam alta biodiversidade (MYERS et al., 2000; LAHSEN et al., 2016), compreendendo uma mistura dinâmica de árvores e gramíneas que abrange florestas abertas e pastagens (SANKARAN et al., 2005; OLIVEIRA et al., 2005; PROCÓPIO & BARRETO, 2021). As savanas ocorrem em todos os continentes do mundo, com a maior extensão encontrada nas regiões tropicais úmidas e secas da África, América do Sul e Austrália, e áreas menores na Ásia (SILVA & BATES, 2002; LEHMANN et al., 2014; HUTLEY & SETTERFIELD, 2019).

Localizado no Planalto Central brasileiro, a região do Cerrado é a maior e mais rica savana do mundo, representando aproximadamente 23% da área total do território brasileiro (MYERS et al., 2000; KLINK & MACHADO, 2005). Notavelmente, é o único domínio fitogeográfico brasileiro que faz fronteira com outros quatro domínios, Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga e Pantanal (VIERA et al., 2019). O Cerrado é considerado um centro de biodiversidade global, com cerca de 12.000 plantas, das quais 4.100 são endêmicas (RIBEIRO & WALTER, 2008; FORZZA et al., 2012). Apesar dessa diversidade, apenas 8% do Cerrado está inseridas em Unidades Conservação (UC's), e somente 3,1% estão nas categorias de proteção integral (LATRUBESSE et al., 2019; CUNHA & BRAVO, 2022). A maior extensão de unidades de conservação do Cerrado está na região do Jalapão e entorno, na divisa dos estados do Tocantins, Bahia, Maranhão e Piauí (WWF-BRASIL, 2015).

O Cerrado é altamente heterogeneidade, resultado da interação entre as variações do solo, clima e regime de incêndios, que juntas definem suas distintas formações vegetais (SILVA et al., 2006; BUENO et al., 2018). Essas formações são classificadas em três grupos principais, baseados em suas estruturas distintas: campos, cerrados e florestas (RIBEIRO & WALTER 2008). Entre as formações florestais, as matas de galeria (corredores florestais ao longo de bacias hidrográficas e fluviais) se destacam por abrigarem um terço da diversidade vegetal do Cerrado, apresentando a maior biodiversidade por área do domínio fitogeográfico Cerrado (MENDONÇA et al., 1998). A diversidade florística da mata de galeria pode está relacionada com as condições hídricas e fatores edáficos, associados topografia (MOSER et al., 2002; SILVA et al., 2016). No entanto, essa fitofisionomia enfrenta grandes ameaças por pressões antrópicas ou causas naturais (e.g. fogo, crescimento demográfico, plantações e cultivo, entre outros).

No Cerrado, são registradas cerca de 509 espécies de briófitas (FLORA E FUNGA DO BRASIL 2023). Uma porção significativa dessas espécies, aproximadamente 69%, foram

identificadas em unidades de conservação (Castro et al. 2002; Genevro et al. 2006; Oliveira et al. 2006; Câmara & Costa 2006; Câmara 2008a; 2008b; Sousa et al. 2008, 2010; Santos & Conceição 2010; Soares & Guimarães 2010; Soares et al. 2011; Yano & Peralta, 2011; Pinheiro et al. 2012, Faria et al. 2012; Carvalho et al. 2014; Yano & Luiz-Ponzo & Yano 2014; Sousa & Câmara, 2015; Costa et al. 2015; Lima & Rocha 2015; Carmo & Peralta 2016; Rio et al. 2016; Peñaloza-Bojacá et al. 2017; Costa et al. 2018; Oliveira et al. 2018; Carmo et al. 2018; Bonfim et al. 2019; Oliveira et al. 2020; Costa et al. 2021; Nascimento et al. 2020; Silva et al. 2021; Fernandes et al. 2021a, Santos & Ilkiu-Borges 2022. Especificamente nas matas de galeria, encontram-se 309 espécies de briófitas, o que corresponde a 60% da flora de briófitas do Cerrado (Costa & Peralta 2015). No entanto, observa-se uma lacuna no conhecimento taxonômico, florístico e ecológico das briófitas do Cerrado, especialmente no que tange aos efeitos de fatores bióticos e abióticos na variação de sua diversidade nas diversas fitofisionomias dessa região.

No Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba (PNNRP), localizado na região da Chapada das Mangabeiras/Serra da Tabatinga, é a maior Unidade de Conservação federal no Cerrado, com 729.800 hectares. O PNNRP é uma área de proteção integral, criada com o objetivo de preservar as nascentes do Rio Parnaíba e uma porção do Cerrado, ocupando uma região que abrange quatro estados da federação: Maranhão, Piauí, Bahia e Tocantins (ICMBIO, 2021). Além disso, o PNNRP possui a segunda maior bacia hidrográfica da região Nordeste do Brasil, que percorre os estados do Maranhão, Piauí e Bahia (ICMBIO, 2021).

O PNNRP apresenta diferentes tipos fitofisionômicos: *campo limpo* (estrato herbáceo com arbustos esparsos), *campo sujo* (estrato herbáceo com arbustos e subarbustos), *veredas* (estrato herbáceo com presença de buritizeiros, *Mauritia flexuosa* L.f., com solo encharcado ou inundado), mata ciliar (floresta às margens dos rios largos, cujas copas não se tocam), mata de galeria (florestas que cercam rios menores, cujas copas se encontram) e cerrado sensu stricto (MACHADO et al., 2004, ICMBIO, 2021). Além disso, as inúmeras nascentes do PNNRP formam três importantes rios brasileiros: Rio Parnaíba, Rio São Francisco e Rio Tocantins. Apesar da variedade de ambientes presentes nesse parque, ainda não existe estudos sobre a flora. Apenas seis espécies de angiospermas foram registradas no PNNRP (ICMBIO, 2021), enquanto os outros grupos de plantas permanecem totalmente desconhecidos, incluindo as briófitas.

As briófitas constituem um grupo de três filos distintos que reúnem as hepáticas (Marchantiophyta), os antóceros (Anthocerotophyta) e os musgos (Bryophyta) (GOFFINET & SHAW, 2008). Essas plantas são particularmente diversas e abundantes sendo encontradas em vários tipos de substratos (tronco vivo, troncos em decomposição, folhas vivas, solo e rochas)

e possuem características fisiológicas e morfológicas que as definem como bons bioindicadores relacionados ao funcionamento do ecossistema, atuando no processo de sucessão vegetal, na manutenção dos ciclos biogeoquímicos e da água no ambiente, realização da fotossíntese, combate a erosão do solo, acúmulo de resíduos poluentes e mudanças climáticas (GRADSTEIN et al., 2001; GLIME, 2017). Esses atributos sublinham a importância das briófitas para a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas.

As briófitas são fortemente influenciadas por processos determinísticos (OLIVEIRA & TER STEEGE, 2015; BATISTA et al., 2021), principalmente, os efeitos em escala local, como fatores como condições microclimáticas, disponibilidade de substrato, características físico-químicas dos substratos e estrutura florestal (e.g. HYLANDER et al., 2005; AMORIM et al., 2017; VALENTE et al., 2017). Entretanto, num contexto paisagístico, a riqueza de espécies e a composição das comunidades de briófitas são sensíveis às mudanças espaciais e temporais na configuração, isolamento e (des)continuidade do habitat (SNÄLL et al., 2005; LÖBEL et al., 2006).

Com base no exposto, foram elaborados os seguintes questionamentos.

1) Qual é a riqueza e a composição de espécies de briófitas do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba?

2) Como as características da paisagem de florestas ripárias influenciam a riqueza, abundância e a composição de espécies de briófitas?

Nesse contexto, foram elaboradas as seguintes hipóteses: a) A flora de briófitas no Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba apresenta riqueza e composição compatível com a de outras áreas de conservação no Cerrado; b) Em matas de galeria do PNNRP, a configuração da paisagem influencia significativamente a organização das comunidades de briófitas, com variáveis relacionadas à topografia sendo as principais determinantes para a riqueza, abundância e composição das espécies.

Esta dissertação teve como objetivo geral conhecer a flora de briófitas em diferentes tipos de ambientes do PNNRP, e os efeitos da paisagem determinantes na estruturação das comunidades de briófitas em matas de galeria.

REFERÊNCIAS

- AMORIM, E. T.; CARVALHO, F. A.; SANTOS, N. D.; LUIZI-PONZO, A. P. Distribution of bryophytes in south-eastern Brazil: an approach on floristic similarity and environmental filtering. *Cryptogamie Bryologie*, v. 38, n. 1, p. 3-17, 2017.
- BATISTA, W. V. S. M.; PORTO, K. C.; SANTOS, N. D. Niche-based processes structure tropical bryophyte assemblages in phytogeographic domains of Brazil. *Flora*, v. 282, p. 151875, 2021.
- CARMO, D. M. D.; PERALTA, D. F. Survey of Bryophytes in Serra Canastra National Park, Minas Gerais, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 30, n. 02, p. 254-265, 2016.
- CARMO, D. M. D.; PERALTA, D. F. Morpho-ecological characterization and composition of rocky fields bryophytes in Brazilian Cerrado. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, v. 52, n. 2, p. 265-276, 2017.
- COSTA, D. P.; PERALTA, D. F. Bryophytes Diversity In Brazil. *Rodriguésia*, v. 66, n. 4, p. 1063-1071, 2015.
- COSTA, F. B.; SILVA, G. S.; SANTOS-SILVA, D. L.; GOMES, G. S.; PERALTA, D. F.; OLIVEIRA, H. C. Hepáticas (Marchantiophyta) do Parque Nacional Chapada das Mesas: novos registros para o Bioma Cerrado. *Revista Principia-Divulgação Científica e Tecnológica do IFPB*, v. 1, n. 56, p. 191-202, 2021.
- CUNHA, J. E. F.; BRAVO, J. V. M. 2022. Effects of environmental protection policies on fragile areas of a watershed occupied by agriculture in the Brazilian Cerrado. *Journal of Environmental Management*, v. 319, n. p. 115695, 2022.
- DISLICH, R.; PINHEIRO, E. M. L.; GUIMARÃES M. Corticolous liverworts and mosses in a gallery forest in Central Brazil: Effects of environmental variables and space on species richness and composition. *Nova Hedwigia*, v. 107, n. 4, p. 385-406, 2018.
- FARIA, A. L. A.; DANTAS, T. S.; CÂMARA, P. E. A. S. Musgos do Vale da Lua.; Chapada dos Veadeiros, Goiás, Brasil. *Heringeriana*, v. 6, n. 2, p. 9-20, 2012.
- FERNANDES, R. S.; SILVA, J. A. D. S.; OTTONI, F. P.; COSTA, D. P. Diversity of thalloid liverworts in Brazilian Savanna of Parque Nacional da Chapada das Mesas, Maranhão, Brazil. *Check List*, v. 17, n. 1, p. 45-58, 2018.
- FORZZA, R. C.; LEITMAN, P. M.; COSTA, A. F.; CARVALHO, A. A.; PEIXOTO, A. L.; WALTER, B. M. T.; BICUDO, C.; ZAPPI, D.; COSTA, D. P.; LLERAS, E.; MARTINELLI, G.; LIMA, H. C.; PRADO, J.; STEHMANN, J. R.; BAUMGRATZ, J. F. A.; PIRANI, J. R.; SYLVESTRE, L.; MAIA, L. C.; LOHMANN, L. G.; QUEIROZ L. P.; SILVEIRA, M.; COELHO, M. N.; MAMEDE, M. C.; BASTOS, M. N. C.; MORIM, M. P.; BARBOSA, M.; MENEZES, M.; HOPKINS, M.; SECCO, R.; CAVALCANTI, T. B.; SOUZA, V. C. Introdução. In: *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, v. 2, p. 5-1699, 2012.

GLIME, J. M. Introduction.; in Glime J. M. (ed).; *Bryophyte Ecology*. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists, p. 1-10, 2017.

GRADSTEIN, S. R. *The liverworts and hornworts of Colombia and Ecuador*. Springer, v. 121, p. 1-699. 2021.

HUTLEY, L. B.; SETTERFIELD, S. A. Savanna. In *Encyclopedia of ecology*, v. 2, n. 2, p. 623-633, 2019.

HYLANDER, K. Aspect modifies the magnitude of edge effects on bryophyte growth in boreal forests: North- vs. south-facing edge effects. *Journal of Applied Ecology*, v. 42, n. 3, p. 518–525, 2005.

ICMBIO. Plano de Manejo - Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba e da Área de Proteção Ambiental Serra da Tabatinga, p. 53, 2021.

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation biology*, v. 19, n. 3, 707-713, 2005.

LAHSEN, M.; BUSTAMANTE, M. M, DALLA-NORA, E. L. Undervaluing and overexploiting the Brazilian Cerrado at our peril. *Environment: science and policy for sustainable development* v. 58, n. 6 4-15, 2016.

LATRUBESSE, E. M.; ARIMA, E.; FERREIRA, M. E.; NOGUEIRA, S. H.; WITTMANN, F.; DIAS, M. S.; DAGOSTA F. C. P.; BAYER M. Fostering water resource governance and conservation in the Brazilian Cerrado biome. *Conservation Science and Practice*, v. 1, n. 9, p. e77, 2019.

LEHMANN, C. E.; ANDERSON, T. M.; SANKARAN, M.; HIGGINS, S. I.; ARCHIBALD, S.; HOFFMANN, W. A.; HANAN, N. P.; WILLIAMS, R. J.; FENSHAM, R. J.; FELFILI, J.; HUTLEY, L. B.; RATNAM, J.; JOSÉ, J. S.; MONTES, R.; FRANKLIN, D.; RUSSELL-SMITH, J.; RYAN, C. M.; DURIGAN, G.; HIERNAUX, P.; HAIDAR, R.; BOWMANE, D. M. J. S.; BOND, W. J. Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science*, v. 343, n. 6170, p. 548-552, 2014.

LÖBEL, S.; DENGLER, J; HOB OHM, C. Species richness of vascular plants.; bryophytes and lichens in dry grasslands: the effects of environment.; landscape structure and competition. *Folia Geobotanica*, v. 41, p. 377-393, 2006.

MACHADO, R. B.; NETO, M. B. R.; PEREIRA, P. G. P.; CALDAS, E. F.; GONÇALVES, D. A.; SANTOS, N. S.; TABOR, K.; STEININGER, M. Estimativa de perda da área do Cerrado brasileiro. *Conservação Internacional*, Brasília, Distrito Federal, p. 22, 2004.

MYERS, N.; Mittermeyer, R. A.; Mittermeyer, C. G.; Fonseca, G. A.; Kent, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, v. 403, p. 853-858, 2000.

NASCIMENTO, G. M. G.; CONCEIÇÃO, G. M.; PERALTA, D. F.; OLIVEIRA, H. C. Bryophytes of Sete Cidades National Park, Piauí, Brazil. *Check List*, v. 16, n. 4, p. 969-988. 2020.

OLIVEIRA, R. R.; OLIVEIRA, H. C.; PERALTA, D. F.; CONCEIÇÃO, G. M. Acrocarpic mosses (Bryophyta) of Chapada das Mesas National Park, Maranhão, Brazil. *Check List*, v. 14, n. 6, p. 967-975, 2018.

OLIVEIRA, R. R.; OLIVEIRA, R. F.; OLIVEIRA, H. C.; PERALTA, D. F.; CONCEIÇÃO, G. M. Pleurocarpous and cladocarpous mosses (Bryophyta) of Parque Nacional da Chapada das Mesas, with newly recorded species from Maranhão and the northeast region of Brazil. *Check List*, 16, n. 6, p. 1733-1745, 2020.

OLIVEIRA, R. S.; DAWSON, T. E.; BURGESS, S. S. Evidence for direct water absorption by the shoot of the desiccation-tolerant plant *Vellozia flavicans* in the savannas of central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, v. 21, n. 5, p. 585-588, 2005.

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

PINHEIRO, E. M. L.; FARIA, A. L. A.; CÂMARA, P. E. A. S. Riqueza de espécies e diversidade de Marchantiophyta (hepáticas) de capões de mata no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, Goiás, Brasil. *Revista de Biologia Neotropical*, v. 9, n. 1, p. 19–27, 2012.

PROCÓPIO, L.; BARRETO, C. The soil microbiomes of the Brazilian Cerrado. *Journal of Soils and Sediments*, v. 21, p. 2327-2342, 2021.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In *Cerrado: ecologia e flora* (S.M. SANO.; S.P. ALMEIDA & J.F. RIBEIRO). EMBRAPA-CPAC, Planaltina, p. 151-212. 2008.

SANKARAN, M.; HANAN, N. P.; SCHOLLES, R. J.; RATNAM, J.; AUGUSTINE, D. J.; CADE, B. S.; ZAMBATIS, N.; HIGGINS, S. I.; ROUX, X. L.; FULCO, L.; ARDO, J.; BANYIKWA, F.; BRONN, A.; BUCINI, B.; CAYLOR, K. K.; COUGHENOUR, M. B.; DIOUF, A.; EKAYA, W.; FERAL, J. C.; FEVEREIRO, E. C.; GEADA, P. G. H.; HIERNAUX, P.; HRABAR, H.; METZGER, K. L.; PRINS, H. H. T.; RINGROSE, S.; SEA, W.; TEWS, J.; WORDEN, J.; ZAMBATIS, N. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, v. 438 n. 7069, p. 846-849, 2005.

SANTOS, A. B. S.; MORAIS, I. L.; PERALTA, D. F.; NASCIMENTO, A. R. T. Veredas: uma importante fitofisionomia do Cerrado para briófitas. *Research, Society and Development*, v. 10, n. 11, p. e268101119474, 2021.

SANTOS, S. A.; CHEREM, L. F. S. Estrutura espacial e temporal das Unidades de Conservação no Cerrado: heterogeneidade combinada em prol da conservação. *Sociedade & Natureza*, v. 35, p. e65504, 2022.

SILVA, J. M. C.; BATES, J. M. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot: the Cerrado, which includes both forest and savanna

habitats.; is the second largest South American biome, and among the most threatened on the continent. *BioScience*, v. 52, n. 3, p. 225-234, 2002

SILVA, J. P.; OLIVEIRA-DA-SILVA, F. R.; ILKIU-BORGES, A. L.; FERNANDES, R. 2021. Leafy liverworts of Chapada das Mesas National Park: a floristic survey and checklist of the leafy liverworts of Maranhão state, Brazil. *Check List*, v. 17, n. 2, p. 479-495.

SNÄLL, T.; EHRLÉN, J.; RYDIN, H. Dinâmica de colonização-extinção de uma metapopulação epífita em uma paisagem dinâmica. *Ecologia*, v. 86, p. 106-115, 2005.

SOARES, A. E. R.; CÂMARA, P. E. A. S.; PERALTA, D. F. Mosses gallery forests from Brasília National Park, Federal District, Brazil. *Boletim do Instituto de Botânica*, v. 21, p. 185-192, 2011.

SOUSA, R. V. D.; CÂMARA, P. E. A. S. Survey of the bryophytes of a gallery forest in the National Park of Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 29, n. 1, p. 24-29, 2015.

VALENTE, E. D. B.; PÔRTO, K. C.; BASTOS, C. J. P. Habitat heterogeneity and diversity of bryophytes in campos rupestres. *Acta Botanica Brasilica*, v. 31, p. 241-249, 2017.

VIEIRA, L. T.; AZEVEDO, T. N.; CASTRO, A. A.; MARTINS, F. R. Reviewing the Cerrado's limits.; flora distribution patterns and conservation status for policy decisions. *Land Use Policy* 115: 106038, 2022.

YANO, O.; PERALTA, D. F. Flora da serra do Cipó: Minas Gerais: briófitas (Anthocerotophyta.; Bryophyta e Marchantiophyta). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 29, n. 2, p. 135-299, 2011.

CAPÍTULO I

Briófitas em uma das maiores e pouco estudadas unidades de conservação do Cerrado brasileiro: o Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba

Jainara Pereira Silva^{1*}, Rozijane Santos Fernandes², Anna Luiza Ilkiu-Borges³

¹ Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas - Botânica Tropical, Universidade Federal Rural da Amazônia/Museu Paraense Emílio Goeldi, Avenida Perimetral 1901, 66530-070 Belém, Pará, Brazil. ORCID: 0000-0002-9711-7074

² Universidade Federal do Maranhão, Laboratório de Sistemática Vegetal, Centro de Ciências de Chapadinha, BR-222, KM 04, s/n, Boa Vista, 65500-000, Chapadinha, Maranhão, Brazil. ORCID: 0000-0001-6556-8092

³Museu Paraense Emílio Goeldi, Coordenação de Botânica, Avenida Perimetral 1901, 66530-070, Belém, Pará, Brazil. ORCID: 0000-0002-1266-7211

Corresponding author: jainarapereirass@gmail.com*

Resumo

O Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba (PNNRP) é a maior unidade de conservação do Cerrado brasileiro, apresentando diversos tipos fisiognômicos e importantes recursos hídricos. Investigamos a riqueza e a composição de briófitas no PNNRP em diferentes fitofisionomias, bem como os substratos de preferência, aspectos reprodutivos e a distribuição geográfica das espécies. Foram identificados 1.941 espécimes de briófitas, representando 77 espécies e uma subespécie, distribuídas em 48 gêneros e 27 famílias. Quatro espécies constituem novos registros para o Cerrado brasileiro, e *Frullania eboracensis* Lehm. é reportada pela primeira vez para o Brasil. A mata de galeria apresentou a maior riqueza de espécies (72 spp./54 exclusivas), seguida pela vereda (17/duas) e pelo cerrado savânico (11/uma), havendo apenas três espécies compartilhadas entre essas fitofisionomias. Cinquenta e seis espécies mostraram preferência por colonizar rochas, predominantemente musgos, enquanto as hepáticas prevaleceram sobre troncos. Espécies monoicas (64%) predominaram em relação às dioicas. A maioria das espécies apresenta ampla distribuição geográfica nos domínios brasileiros e na região Neotropical. Os resultados confirmam que fitofisionomias com maior umidade e sombreamento apresentam maior complexidade em riqueza e composição de espécies, destacando a

importância das matas de galeria para a manutenção da flora de briófitas no Cerrado brasileiro

Palavras-chave: florística, matas de galeria, hepáticas, musgos, área protegida.

Introdução

O Cerrado brasileiro é a maior savana neotropical e a mais rica em espécies, ocupando cerca de um quarto do território brasileiro (Myers et al., 2000; Fines & Curvo, 2019). Esse domínio fitogeográfico, formado por ambientes altamente complexos, é considerado um hotspot, com mais de 12.000 espécies de plantas com flores registradas, das quais aproximadamente 4.000 são endêmicas (Myers et al., 2000; Mendonça et al., 2008; Lahsen et al., 2016). Assim, o Cerrado brasileiro representa uma ecorregião prioritária para a conservação (Olson & Dinerstein, 2002; Vieira et al., 2022).

O Cerrado brasileiro é constituído por um mosaico de diferentes tipos de vegetação, que variam desde formações campestres até formações florestais, marcadamente distintas em estrutura e composição (Pivello & Coutinho, 1992; Oliveira et al., 2005; Procópio & Barreto 2021). Ele é o único domínio fitogeográfico brasileiro que inclui pelo menos quatro zonas de transição morfoclimática em suas fronteiras com a Amazônia, a Mata Atlântica, a Caatinga e o Pantanal (Ab'Sáber, 1967; IBGE, 2004; Vieira et al., 2022). Apenas 8% do Cerrado brasileiro está incluído em unidades de conservação (Françoso et al., 2015; Latrubesse et al., 2019; Colli et al., 2020; Cunha & Bravo, 2022).

O Cerrado brasileiro abriga 509 espécies de briófitas, representando 31% do total de espécies de briófitas registradas no Brasil (Flora e Funga do Brasil, 2024). Nos últimos anos, diversos estudos florísticos têm contribuído significativamente para o avanço do conhecimento sobre as briófitas no Cerrado brasileiro, especialmente em unidades de conservação (Castro et al., 2002; Genevro et al., 2006; Oliveira et al., 2006; Câmara & Costa, 2006; Câmara, 2008a, b; Sousa et al., 2008, 2010; Santos & Conceição, 2010; Soares & Guimarães, 2010; Soares et al., 2011; Yano & Peralta, 2011a; Pinheiro et al., 2012; Faria et al., 2012; Pinheiro & Câmara, 2014; Yano & Luiz-Ponzo, 2014; Sousa & Câmara, 2015; Costa et al., 2015; Rios et al., 2016; Carmo & Peralta, 2016, 2017; Peñaloza-Bojacá et al., 2017; Costa et al., 2018a; Oliveira et al., 2018; Carmo et al., 2018; Bonfim et al., 2019; Oliveira et al., 2020; Nascimento et al., 2020; Silva et al., 2021; Costa et al., 2021; Fernandes et al., 2021a; Santos & Ilkiu-Borges, 2022). Entretanto, apenas 11% das unidades de conservação do Cerrado brasileiro tiveram sua flora de briófitas estudada, o que evidencia a urgência de estudos florísticos e taxonômicos, especialmente diante das pressões antrópicas sobre as diferentes fitofisionomias desse domínio.

O Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba (PNNRP), localizado na região da Chapada das Mangabeiras/Serra da Tabatinga, é a maior área protegida federal do Cerrado brasileiro, com

729.800 hectares, abrangendo quatro estados do Brasil: Maranhão, Piauí, Bahia e Tocantins. O PNNRP é uma unidade de proteção integral criada para preservar as nascentes do rio Parnaíba e uma porção do Cerrado brasileiro (ICMBIO, 2021). Além disso, abriga a segunda maior bacia hidrográfica do Nordeste brasileiro, abrangendo os estados do Maranhão, Piauí e Bahia (ICMBIO, 2021).

O PNNRP apresenta ampla diversidade de fitofisionomias, incluindo campo limpo, campo sujo, cerrado savânico, veredas, florestas ripárias e matas de galeria (MMA, 2007; ICMBIO, 2021). A região em que o parque está inserido enfrenta diversos desafios decorrentes de ações antrópicas, especialmente a exploração agrícola, a pecuária e a expansão demográfica (Oliveira, 2021). Os estudos sobre a flora do PNNRP ainda estão em desenvolvimento, com apenas seis espécies de angiospermas registradas até o momento (ICMBIO, 2021), enquanto os demais grupos vegetais permanecem pouco conhecidos, incluindo as briófitas.

A capacidade das briófitas de se adaptarem a diferentes condições ambientais é crucial para sua sobrevivência e reprodução (He et al., 2016). Assim, o conhecimento desse componente da flora contribui para a conservação da biodiversidade e do ambiente (Govindaparyari et al., 2010). Apesar de seu pequeno porte, as briófitas apresentam importantes características ecológicas, fisiológicas e morfológicas, o que as define como bons bioindicadores ambientais (Glime, 2017a).

O presente estudo teve como objetivo investigar a riqueza e a composição das briófitas no PNNRP em diferentes fitofisionomias, bem como os substratos de preferência, os aspectos reprodutivos e a distribuição geográfica das espécies.

Material e Métodos

Área de estudo

O Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba (9°57'00" S, 46°00'36" W) abrange os estados do Maranhão (município de Alto Parnaíba), Piauí (Gilbués, São Gonçalo do Gurguéia, Barreiras do Piauí e Corrente), Tocantins (Mateiros, São Félix e Lizarda) e Bahia (Formosa do Rio Preto) (ICMBIO, 2021) (Fig. 1, Fig. 2A). O estado do Maranhão compreende a maior porção do PNNRP, com 46,2% do território, seguido pelo Piauí, com 35,8%, Tocantins, com 14,6%, e Bahia, com 3,4%. As numerosas nascentes existentes no PNNRP dão origem ao rio Parnaíba e contribuem para as bacias hidrográficas dos rios São Francisco e Tocantins.

O PNNRP inclui as seguintes fitofisionomias: campo limpo (estrato herbáceo com arbustos esparsos), campo sujo (estrato herbáceo com arbustos e subarbustos), veredas (estrato herbáceo com palmeiras de buriti (*Mauritia flexuosa* L.f.) e solo inundado), floresta ripária (floresta nas margens de rios largos, cujas copas não se tocam), mata de galeria (florestas que margeiam rios menores, cujas

copas se tocam) e cerrado savânico (estrato arbustivo-herbáceo, predominante na área) (Machado et al., 2004; substituir por ICMBIO, 2021). A altitude varia de 400 metros na Bahia e no Tocantins até 800 metros no Maranhão e no Piauí.

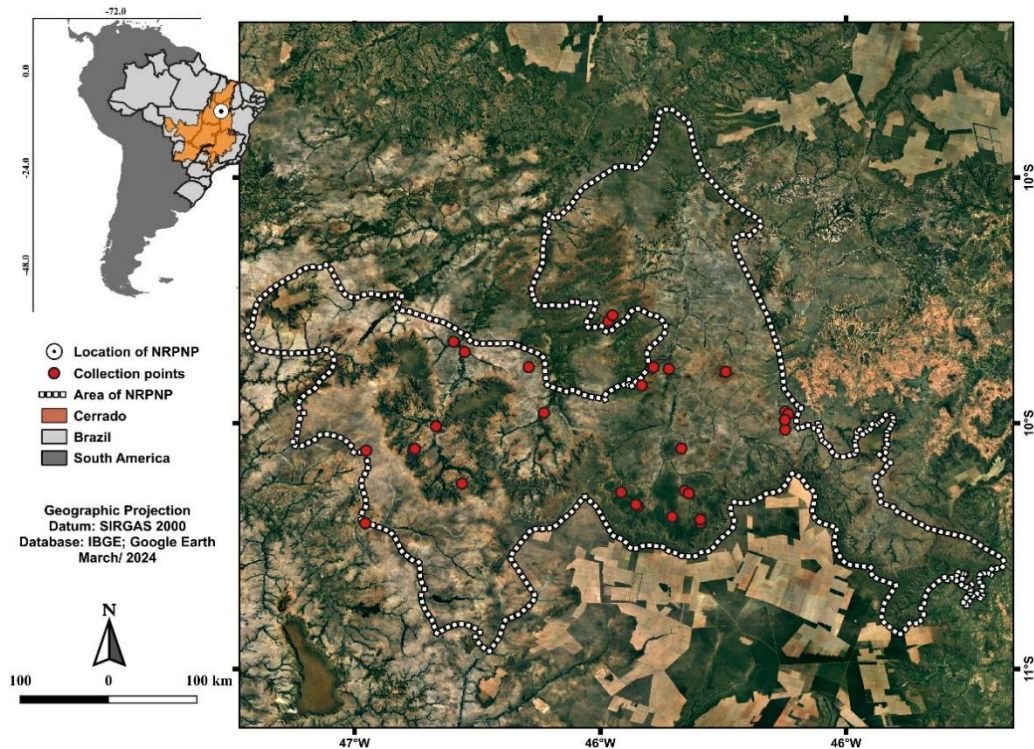


Figura 1. Mapa de localização do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba, Cerrado brasileiro.

O clima é tropical semiárido, com dois períodos climáticos bem definidos: uma estação seca, de maio a novembro, e um período úmido, de dezembro a abril. A precipitação anual total varia entre 750 e 1.400 mm, e a temperatura média anual é de 26 °C (Costa et al., 2018b).

Fitofisionomias estudadas

Foram estudadas três fitofisionomias do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba: matas de galeria (MG), veredas (VE) e cerrado savânico (SV). O estudo concentrou-se exclusivamente nessas formações, uma vez que não foram encontradas briófitas em campo sujo e campo limpo. As fitofisionomias analisadas apresentam composição florística distinta, diferentes disponibilidades hídricas e intensidades de radiação solar (substituir por ICMBIO, 2021), fatores que desempenham papel crucial na riqueza e na composição das briófitas.

As matas de galeria (MG) distinguem-se por vegetação arbórea densa, com alturas variando de 15 a 30 m, que se desenvolve ao longo de rios e cursos d'água (Fig. 2B–C) (Eiten, 1972). Nessas áreas, a cobertura arbórea varia entre 70 e 95%, e as condições de alta umidade e elevada

disponibilidade de água, associadas à incidência média a baixa de radiação solar, favorecem a colonização de briófitas em diversos substratos, como rochas, solo, troncos de árvores vivas, troncos em decomposição, lianas e folhas.



Figura 2. (A) Vista da paisagem do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba. (B, C) Mata de galeria (Cachoeira da Sussuapara). (D) Vereda. (E) Cerrado savânico.

As veredas (VE) caracterizam-se por um estrato contínuo de gramíneas e subarbustos, com a

presença marcante da palmeira *Mauritia flexuosa* L.f. (popularmente conhecida como buriti), que apresenta altura variando entre 12 e 15 m (Fig. 2D) (Ribeiro & Walter, 2008). Essas áreas são geralmente marcadas por níveis médios de incidência de radiação solar e solos frequentemente encharcados, o que as torna ambientes favoráveis à colonização por briófitas, especialmente aquelas que ocorrem sobre troncos de árvores e em condições submersas.

O cerrado savânico (SV) é caracterizado por camadas descontínuas de vegetação arbóreo-arbustiva, com alturas variando de 8 a 10 m, além de um estrato herbáceo-gramíneo (Fig. 2E) (Eiten, 1972). Nessas áreas, a incidência de radiação solar é elevada e a disponibilidade de água é baixa, o que resulta na ocorrência ocasional de briófitas sobre rochas, solo e, raramente, sobre troncos de árvores.

Coleta, identificação e classificação das briófitas

A coleta do material botânico foi realizada durante cinco expedições, ocorridas em abril e dezembro de 2022 e em março, abril e julho de 2023. Os espécimes foram coletados por meio do método de caminhada aleatória (*random-walk*) (Filgueiras et al., 1994). As técnicas de coleta, armazenamento e herborização seguiram Glime (2017b). Os espécimes foram coletados em diferentes tipos de substratos, como solo, rocha, tronco, madeira em decomposição, folhas e cupinzeiros.

A identificação dos espécimes foi realizada com base em literatura especializada para o grupo (Gradstein et al., 2001; Buck, 1998, 2003; Gradstein & Costa, 2003; Gradstein & Ilkiu-Borges, 2009; Bordin & Yano, 2013; Bastos & Gradstein, 2020a, b; Gradstein, 2021). A classificação taxonômica adotada seguiu Goffinet et al. (2009) para os musgos (Bryophyta), com atualizações para Sematophyllaceae (Carvalho-Silva et al., 2017), e Crandall-Stotler et al. (2009) para as hepáticas (Marchantiophyta), com adaptações para o gênero *Thysananthus* Lindenb. de acordo com Sukkharak & Gradstein (2017). O material identificado foi herborizado e incorporado ao herbário CCAA (UFMA), com duplicatas depositadas no herbário João Murça Pires (MG). A abreviação “*et al.*” foi utilizada para espécies com mais de dois autores na Tabela 1.

As espécies foram classificadas de acordo com o substrato em que foram coletadas, sendo categorizadas como corticícolas (colonizando troncos, lianas ou raízes vivas), epixílicas (madeira em decomposição), epífilas (sobre folhas), rupícolas (sobre rochas), terrícolas (sobre o solo), aquáticas e associadas a cupinzeiros (Robbins, 1952; Brito & Ilkiu-Borges, 2013).

As estratégias reprodutivas (sistema sexual e estruturas reprodutivas) foram determinadas com base na observação dos espécimes coletados e/ou em dados da literatura (Buck, 1998; Gradstein & Costa, 2003; Gradstein & Ilkiu-Borges, 2009; Batista et al., 2018). As informações sobre a distribuição nos domínios fitogeográficos brasileiros e a distribuição mundial das espécies seguiram Gradstein & Costa (2003), Costa et al. (2011) e Flora e Funga do Brasil (2024).

Resultados

Riqueza total de espécies e nas diferentes fitofisionomias do PNNRP

Foram identificados 1.941 espécimes de briófitas no Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba, correspondendo a 77 espécies e uma subespécie, distribuídas em 48 gêneros e 27 famílias (Tabela 1). As hepáticas totalizaram 1.117 espécimes, representando 40 espécies e uma subespécie, distribuídas em 25 gêneros e 12 famílias, enquanto os musgos totalizaram 824 espécimes e 36 espécies, distribuídas em 23 gêneros e 15 famílias.

Lejeuneaceae destacou-se como a família mais rica no PNNRP, tanto entre as hepáticas quanto entre as briófitas em geral, com 22 espécies registradas. Entre os musgos, Fissidentaceae foi a família mais rica, com seis espécies. Em conjunto, essas famílias concentraram mais de 36% da riqueza registrada no PNNRP. Os gêneros com maior número de espécies foram *Cheilolejeunea* (Spruce) Steph. e *Fissidens* Hedw., com seis espécies cada.

Quatro espécies constituem novos registros para o Cerrado brasileiro: *Calypogeia lechleri* (Steph.) Steph. (Gradstein & Ilkiu-Borges, 2009), *Lejeunea flaccida* Lindenb. & Gottsche (Schuster, 1980), *Cololejeunea cornutissima* (R.M. Schust.) Stotler & Crand.-Stotl. (Pócs et al., 2014) e *Symbiezidium barbiflorum* (Lindenb. & Gottsche) A. Evans (Gradstein & Ilkiu-Borges, 2009). Além disso, *Frullania eboracensis* Lehm. é registrada pela primeira vez para o Brasil.

O maior número de espécies de briófitas foi registrado nas matas de galeria (72 spp., das quais 54 são exclusivas), seguido pelas veredas (17 spp./duas exclusivas) e pelo cerrado savânico (11 spp./uma exclusiva). Apenas três espécies foram comuns às três fitofisionomias: *Octoblepharum albidum* Hedw., *Syrrhopodon prolifer* Schwägr. e *Zoopsidella integrifolia* (Spruce) R.M. Schust. (Fig. 3A–B). Houve maior número de espécies compartilhadas entre mata de galeria e vereda (10 spp.) do que entre mata de galeria e cerrado savânico (cinco spp.), enquanto vereda e cerrado savânico compartilharam apenas duas espécies, *Bryum coronatum* Schwägr. e *Fissidens leptophyllus* Mont. As matas de galeria apresentaram maior diversidade de hepáticas (40 spp.) em comparação aos musgos (31 spp.), enquanto o cerrado savânico e as veredas abrigaram maior número de espécies de musgos (10 spp. cada) do que de hepáticas (duas spp. e seis spp., respectivamente).

Tabela 1. Lista das espécies de briófitas do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba. Abreviações: N° Oc. = número de ocorrências; GF = mata de galeria; VE = vereda; SV = cerrado savânico; CO = corticícola; RU = rupícola; TE = terrícola; EX = epixílica; TM = cupinzeiro; EP = epífila; AQ = aquática; Sex Cond. = condição sexual; M = monoica; D = dioica; Sex st. = estrutura sexual; S = com esporófito; FG = gametângios femininos; MG = gametângios masculinos; VR = reprodução vegetativa; Distr. = distribuição; NEO = Neotropical; PAN = Pantropical; COS = Cosmopolita; BR/BO = Brasil e Bolívia; BR/US = Brasil e América do Norte; End = Endêmica; (*) = novo registro para o Cerrado brasileiro; (**) = novo registro para o Brasil.

Families/Species	N° Oc.	Phytophysiognomies			Substrate							Reproduction		Distr.	Voucher		
		GF	VE	SV	CO	RU	TE	EX	TM	EP	AQ	Sex. cond.	Sex st.				
BRYOPHYTA																	
Bartramiaceae																	
<i>Philonotis uncinata</i> (Schwägr.) Brid.	3	3				2	1							D		COS	Bastos 306
Bryaceae																	
<i>Bryum apiculatum</i> Schwägr.	4	4				4								D		COS	Silva 324
<i>Bryum atenense</i> R.S.Williams	2	2				1			1					D	S	PAN	Castro-Aguiar 247
<i>Bryum coronatum</i> Schwägr.	7		6	1	1	2	2		2					D	S	PAN	Castro-Aguiar 287
Calymperaceae																	
<i>Calymperes palisotii</i> Schwägr.	7	7			4	2		1						D	VR	PAN	Silva 610
<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	206	196	3	7	105	19	48	34						M	S	PAN	Castro-Aguiar 132
<i>Octoblepharum pulvinatum</i> (Dozy & Molck.) Mitt.	13	13				10	2	1						M	S	NEO	Ilkiu-Borges 654
<i>Syrrhopodon ligulatus</i> Mont.	38	38			22	5	5	6						D		NEO	Silva 39
<i>Syrrhopodon prolifer</i> Schwägr.	77	75	1	1	6	56	13	2						D	S	PAN	Castro-Aguiar 139
Dicranaceae																	
<i>Dicranella hilariana</i> (Mont.) Mitt.	1	1				1								D	S	NEO	Castro-Aguiar 245
Fissidentaceae																	

Families/Species	N° Oc.	Phytophysiognomies			Substrate							Reproduction		Distr.	Voucher		
		GF	VE	SV	CO	RU	TE	EX	TM	EP	AQ	Sex. cond.	Sex st.				
<i>Fissidens elegans</i> Brid.	28	28			1	22	4	1						M		NEO	Silva 69
<i>Fissidens hornschuchii</i> Mont.	11	9		2	2	5	3		1					M		NEO	Silva 121
<i>Fissidens inaequalis</i> Mitt.	3	3				3								M		NEO	Silva 10
<i>Fissidens leptophyllus</i> Mont.	4		2	2	1			1	2					M	S	NEO	Silva 142
<i>Fissidens submarginatus</i> Bruch	13	13			1	10	1	1						M		PAN	Ilkiu-Borges 442
<i>Fissidens weirii</i> Mitt.	6	6				2	4							M	S	NEO	
Hypnaceae																	
<i>Ectropothecium leptochaeton</i> (Schwägr.) W.R.Buck	7	7				7								M		NEO	Ilkiu-Borges 744
<i>Vesicularia vesicularis</i> (Schwägr.) Broth.	3	3			1	1	1							M	S	NEO	Castro-Aguiar 142
Leucobryaceae																	
<i>Campylopus pilifer</i> Brid.	3			3		1	2							D		COS	Silva 745
<i>Campylopus savannarum</i> (Müll.Hal.) Mitt.	25	24	1		1	19	5							D	S	PAN	Ilkiu-Borges 04
<i>Leucobryum albidum</i> (Brid. ex P.Beauv.) Lindb.	5	5				2	3							D		NEO	Silva 101
<i>Leucobryum martianum</i> (Hornsch.) Hampe ex Müll.Hal.	26	25		1	1	21	4							D		NEO	Castro-Aguiar 126
Neckeraceae																	
<i>Neckeropsis disticha</i> (Hedw.) Kindb.	1	1				1								M	S	NEO	Silva 232
Pilotrichaceae																	
<i>Callicostella pallida</i> (Hornsch.) Ångström	1		1		1									M		NEO	Silva 73

Families/Species	N° Oc.	Phytophysiognomies			Substrate							Reproduction		Distr.	Voucher		
		GF	VE	SV	CO	RU	TE	EX	TM	EP	AQ	Sex. cond.	Sex st.				
Pottiaceae																	
<i>Hyophila involuta</i> (Hook.) A.Jaeger	2	2			1	1								D		COS	Silva 23
Pterigynandraceae																	
<i>Trachyphyllum dusenii</i> (Müll.Hal. ex Broth.) Broth.	1	1				1								D		NEO	Bastos 476
Pterobryaceae																	
<i>Henicodium geniculatum</i> (Mitt.) W.R.Buck	2	2			2									D		NEO	Ilkiu-Borges 254
Pylaisiadelphaceae																	
<i>Isopterygium tenerifolium</i> Mitt.	7	7			1	4	2	9						M	S	NEO	Silva 118
<i>Isopterygium tenerum</i> (Sw.) Mitt.	66	64	2		21	24	12							M	S	COS	Silva 85
<i>Microcalpe subsimplex</i> (Hedw.) W.R.Buck	189	187		2	96	40	19	34						M	S	NEO	Silva 116
<i>Taxithelium planum</i> (Brid.) Mitt.	6	6			3	3								M		PAN	Ilkiu-Borges 173
Sematophyllaceae																	
<i>Brittonodoxa subpinnata</i> (Brid.) W.R.Buck et al.	21	18		3	3	3	13	3						M	S	PAN	Ilkiu-Borges 735
<i>Donnellia commutata</i> (Müll.Hal.) W.R.Buck	6	6			1	3	1		1					M		NEO	Castro-Aguiar 201
<i>Trichosteleum subdemissum</i> (Besch.) A.Jaeger	18	17		1	5	5	5	2				1		M	S	NEO	Ilkiu-Borges 381
Sphagnaceae																	
<i>Sphagnum aciphyllum</i> Müll.Hal.	7	6	1			3	1					3		M/D		NEO	Bastos 305
<i>Sphagnum platyphylloides</i> Warnst.	3		3									3		M/D	FG	BR/BO	Castro-Aguiar 272

Families/Species	N° Oc.	Phytophysiognomies			Substrate							Reproduction		Distr.	Voucher		
		GF	VE	SV	CO	RU	TE	EX	TM	EP	AQ	Sex. cond.	Sex st.				
MARCHANTIOPHYTA																	
Aneuraceae																	
<i>Riccardia cataractarum</i> (Spruce) Schiffn.	31	30	1		1	11	16	3						D		NEO	Silva 83
<i>Riccardia chamedryfolia</i> (With.) Grolle	16	16			2	8	6							M		NEO	Silva 131
Calypogeiaceae																	
<i>Calypogeia lechleri</i> (Steph.) Steph.*	3	3				1	1	1						D	FG/MG	NEO	Silva 97
Cephaloziaceae																	
<i>Odontoschisma variabile</i> (Lindenb. & Gottsche) Trevis.	14	14				12	2							M	VR	NEO	Ilkiu-Borges 533
Cephaloziellaceae																	
<i>Cylindrocolea planifolia</i> (Steph.) R.M.Schust.	2	2				1		1						M		NEO	Ilkiu-Borges 399
Fossombroniaceae																	
<i>Fossombronia porphyrorhiza</i> (Nees) Prosk.	17	16	1			16	2							M		NEO	Silva 68
Frullaniaceae																	
<i>Frullania eboracensis</i> Lehm. **	2	2			2									D	VR	US/BR	Castro-Aguiar 125
<i>Frullania ericoides</i> (Nees) Mont.	4	4			2			2						D	FG/MG	PAN	Silva 247
<i>Frullania gibbosa</i> Nees	5	5			4			1						M	FG/MG	NEO	Ilkiu-Borges 334
Geocalycaceae																	
<i>Saccoginidium</i> sp.	2	2				2											Silva 208
Lejeuneaceae																	

Families/Species	N° Oc.	Phytophysiognomies			Substrate							Reproduction		Distr.	Voucher	
		GF	VE	SV	CO	RU	TE	EX	TM	EP	AQ	Sex. cond.	Sex st.			
<i>Acrolejeunea emergens</i> (Mitt.) Steph.	153	147	6		132	7	1	12	1				M	FG/MG	PAN	Ilkiu-Borges 768
<i>Acrolejeunea torulosa</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn.	28	28			22		2	4					M	FG/MG /VR	NEO	Silva 87
<i>Ceratolejeunea coarina</i> (Gottsche) Schiffn.	16	16			1	14		1					M	FG/MG /VR	NEO	Ilkiu-Borges 334
<i>Cheilolejeunea acutangula</i> (Nees) Grolle	5	5			3			2					M	FG/MG /S	NEO	Silva 69
<i>Cheilolejeunea aneogyna</i> (Spruce) A.Evans	47	47			36	3		6					M	FG/MG /S	NEO	Silva 83
<i>Cheilolejeunea discoidea</i> (Lehm. & Lindenb.) Kachr. & R.M.Schust.	62	60	2		56		1	5					M	FG/MG	NEO	Silva 40
<i>Cheilolejeunea rigidula</i> (Mont.) R.M.Schust.	33	33			27	2	1	4					D	FG/MG	PAN	Ilkiu-Borges 218
<i>Cheilolejeunea savannae</i> L.P.Macedo et al.	180	180			160	7		13							END	Ilkiu-Borges 420
<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw. et al.) Mizut.	2	2			2								M	FG/MG	PAN	Ilkiu-Borges 334
<i>Cololejeunea cardiocarpa</i> (Mont.) A.Evans	14	14				2		2			10		M	FG/MG	PAN	Silva 71
<i>Cololejeunea cornutissima</i> (R.M.Schust.) Stotler & Crand.- Stotl. *	11	10	1		9			1			1		M	FG/MG	NEO	Silva 02
<i>Cololejeunea diaphana</i> A.Evans	57	56	1		41	3	2	6			5		M	FG/MG	PAN	Silva & Ilkiu- Borges 182

Families/Species	N° Oc.	Phytophysiognomies			Substrate							Reproduction		Distr.	Voucher	
		GF	VE	SV	CO	RU	TE	EX	TM	EP	AQ	Sex. cond.	Sex st.			
<i>Lejeunea flaccida</i> Lindenb. & Gottsche*	1	1			1								M	FG/MG	NEO	Silva et al. 116
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees	96	96			59	22	9	4				2	M	FG/MG	PAN	Silva et al. 38
<i>Lejeunea immersa</i> Spruce	3	3			2			1					M	MG	NEO	Ilkiu-Borges 268
<i>Lejeunea laetevirens</i> Nees & Mont.	1	1			1								D		COS	Silva 182
<i>Lejeunea oligoclada</i> Spruce	11	11			11								D	VR/FG	END	Silva & Ilkiu-Borges 390
<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees) Schiffn.	6	6			4	1	6	1					M	FG/MG	PAN	Ilkiu-Borges 334
<i>Microlejeunea epiphylla</i> Bischl.	39	39			32	3		4					D	FG/MG	NEO	Silva 125
<i>Myriocoleopsis minutissima</i> (Sm.) R.L.Zhu et al. subsp. <i>myriocarpa</i> (Nees & Mont.) R.L.Zhu et al.	1	1			1								M	FG/MG	PAN	Ilkiu-Borges 472
<i>Symbiezidium barbiflorum</i> (Lindenb. & Gottsche) A.Evans*	3	3			2	1							M	FG/MG	NEO	Silva 182
<i>Thysananthus auriculatus</i> (Wilson & Hook.) Sukkharak & Gradst.	8	8			8								M	FG/MG	PAN	Castro-Aguiar 183
Lepidoziaceae																
<i>Bazzania hookeri</i> (Lindenb.) Trevis.	1	1				1							D		NEO	Silva 138
<i>Micropterygium leiophyllum</i> Spruce	34	34				20	14						D	FG/MG	NEO	Silva 34
<i>Monodactylopsis monodactyla</i> (Spruce) R.M.Schust	17	15	2		3	1	11	2					M	FG	NEO	Silva 55
<i>Telaranea nematodes</i> (Austin) M.A.Howe	12	12				7	5						M	FG	PAN	Silva 105

Families/Species	N° Oc.	Phytophysiognomies			Substrate							Reproduction		Distr.	Voucher	
		GF	VE	SV	CO	RU	TE	EX	TM	EP	AQ	Sex. cond.	Sex st.			
<i>Zoopsidella antillana</i> (Steph.) R.M.Schust.	6	6				2	4						M	FG	NEO	Silva 131
<i>Zoopsidella integrifolia</i> (Spruce) R.M.Schust.	74	68	4	2	6	14	48	5					M	FG	NEO	Silva 84
Lophocoleaceae																
<i>Lophocolea liebmanniana</i> Gottsche	47	47			2	38		1					M	FG/MG	NEO	Silva 64
Pallaviciniaceae																
<i>Symphyogyna brasiliensis</i> (Nees) Nees & Mont.	51	51				32	19						D	FG/S	NEO	Ilkiu-Borges 750
Plagiochilaceae																
<i>Plagiochila disticha</i> (Lehm. & Lindenb.) Lindenb.	4	4			3			1					D	VR	NEO	Silva 198
Total number of species	77	72	17	11	52	58	40	36	6	4	3					
Total number of specimens	1,941	1,878	38	25	915	514	301	178	8	18	7					

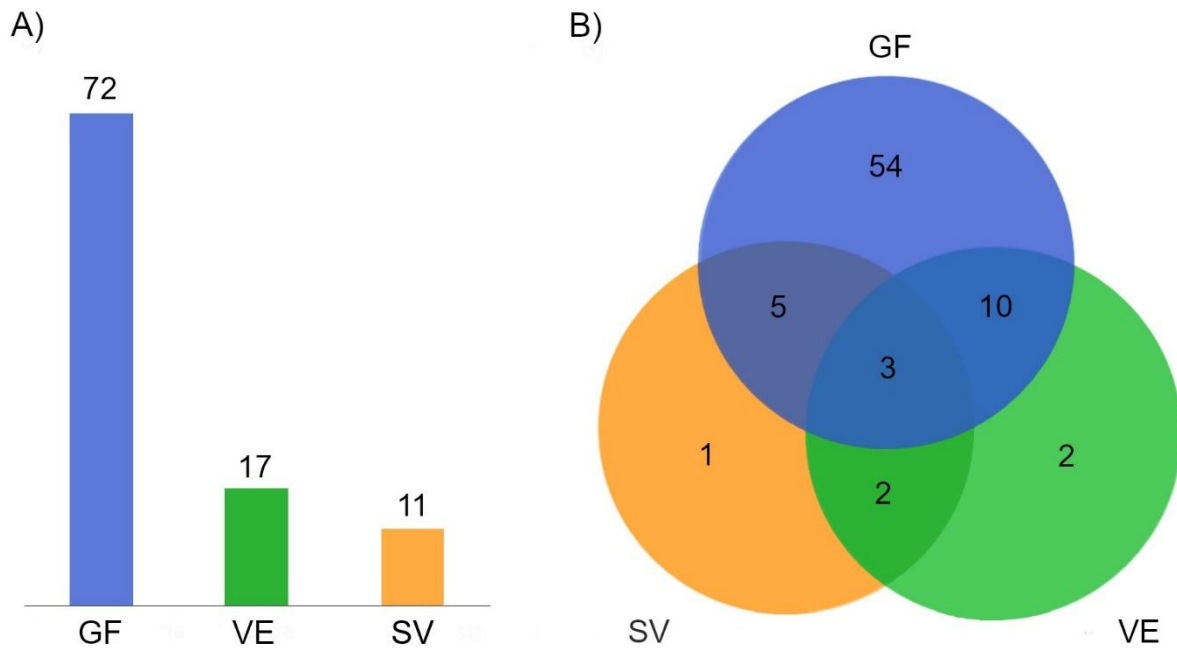


Figura 3. (A) Riqueza de espécies nas fitofisionomias do PNNRP. (B) Espécies exclusivas e compartilhadas entre os ambientes do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba: mata de galeria (MG), vereda (VE) e cerrado savânico (SV).

Substratos

As espécies rupícolas predominaram na área de estudo (58 spp.), seguidas pelas corticícolas (52 spp.), terrícolas (40 spp.), epixílicas (36 spp.), associadas a cupinzeiros (seis spp.), epífilas (quatro spp.) e aquáticas (três spp.) (Fig. 4A). As hepáticas apresentaram maior preferência por troncos (30 spp., incluindo sete espécies exclusivas), enquanto os musgos colonizaram preferencialmente rochas (32 spp., incluindo seis espécies exclusivas) (Fig. 4B, C). Nenhuma espécie de musgo foi coletada sobre folhas, e nenhuma hepática ocorreu submersa.

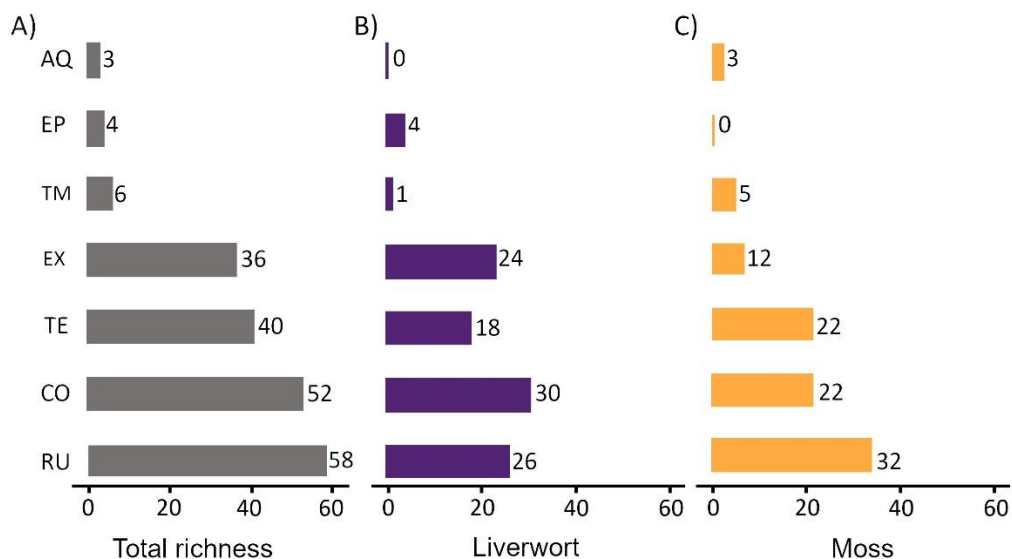


Figura 4. Riqueza de briófitas de acordo com o substrato de colonização. (A) Riqueza total de espécies. (B) Riqueza de hepáticas. (C) Riqueza de musgos. RU = rupícola; CO = corticícola; TE = terrícola; EX = epixílica; EP = epífila; TM = cupinzeiro; AQ = aquática.

As espécies epífilas são representadas por apenas dois gêneros de hepáticas folhosas: *Cololejeunea* (Spruce) Steph. e *Lejeunea* Lib. Espécies como os musgos *Octoblepharum albidum* e *Microcalpe subsimplex* (Hedw.) W.R. Buck, e as hepáticas *Acrolejeunea emergens* (Mitt.) Steph. e *Lejeunea flava* (Sw.) Nees colonizaram diferentes tipos de substratos.

Aspectos reprodutivos

O sistema sexual predominante foi o monoico (49 spp., 64%), seguido pelo dioico (27 spp., 35%) (Fig. 5). Não foi possível determinar o sistema sexual da espécie *Saccogynidium* sp., por se tratar possivelmente de uma espécie nova.

Estruturas de reprodução sexual (androécio, ginoécio, perianto e esporófito) e/ou de reprodução assexuada (brotos, ramos e folhas caducas, gemas) foram observadas em 52 espécies (67,5%) das espécies coletadas. A reprodução sexual foi mais frequente do que a assexuada, ocorrendo em 82,5% (43 spp.) e 7,5% (sete spp.) das espécies, respectivamente. Cinco espécies (10%) apresentaram ambos os tipos de reprodução.

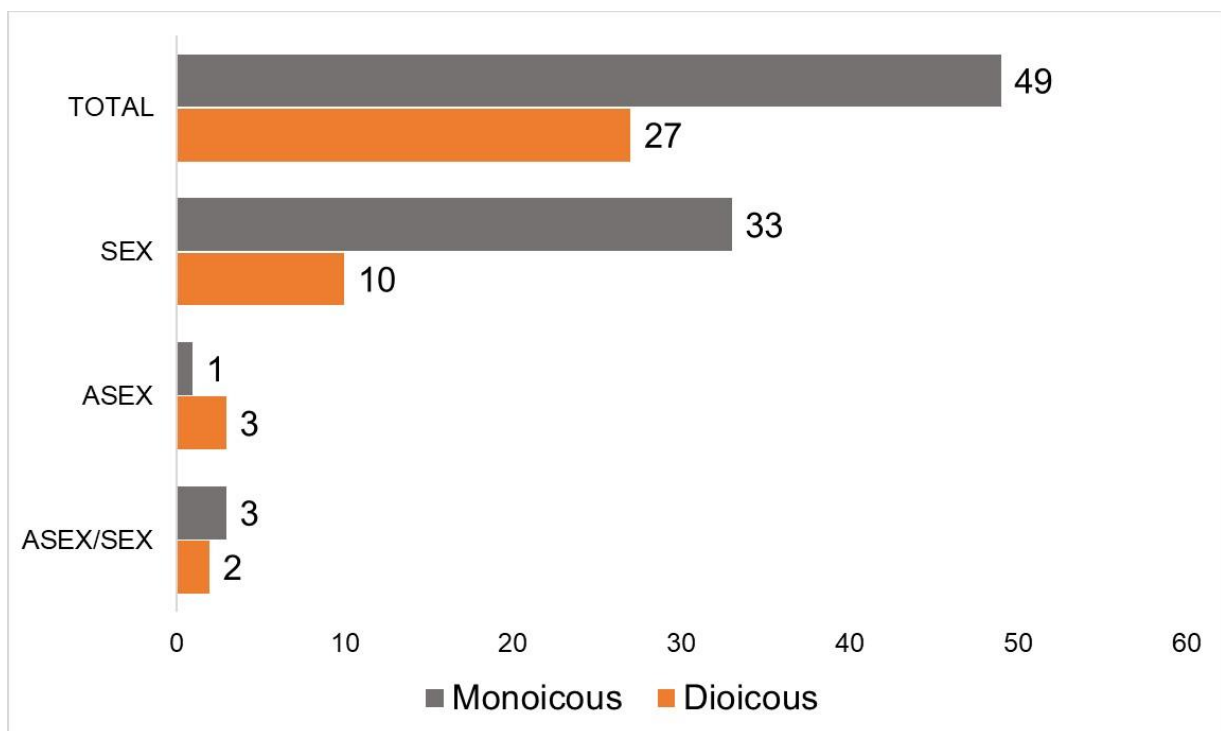


Figura 5. Número de espécies de acordo com suas estratégias reprodutivas (monoicas e dioicas) e tipo de reprodução (assexuada, sexuada e assexuada/sexuada).

Distribuição geográfica

Considerando a ocorrência das espécies nos domínios fitogeográficos brasileiros, 89% das espécies ocorrem em mais de três domínios, sendo que a maioria ocorre principalmente na Mata Atlântica, na Amazônia e/ou no Cerrado brasileiro. Apenas 7% das espécies apresentam distribuição restrita ao Cerrado e à Mata Atlântica, enquanto 4% ocorrem no Cerrado e na Amazônia (Fig. 6).

Foram identificados sete padrões de distribuição geográfica em escala mundial: 46 espécies apresentam distribuição neotropical, 20 são pantropicais, seis são cosmopolitas; *Sphagnum platyphylloides* Warnst. ocorre no Brasil e na Bolívia; *Frullania eboracensis* ocorre na América do Norte e no Brasil; e *Lejeunea oligoclada* e *Cheilolejeunea savannae* L.P. Macedo et al. são endêmicas do Brasil (Tabela 1).

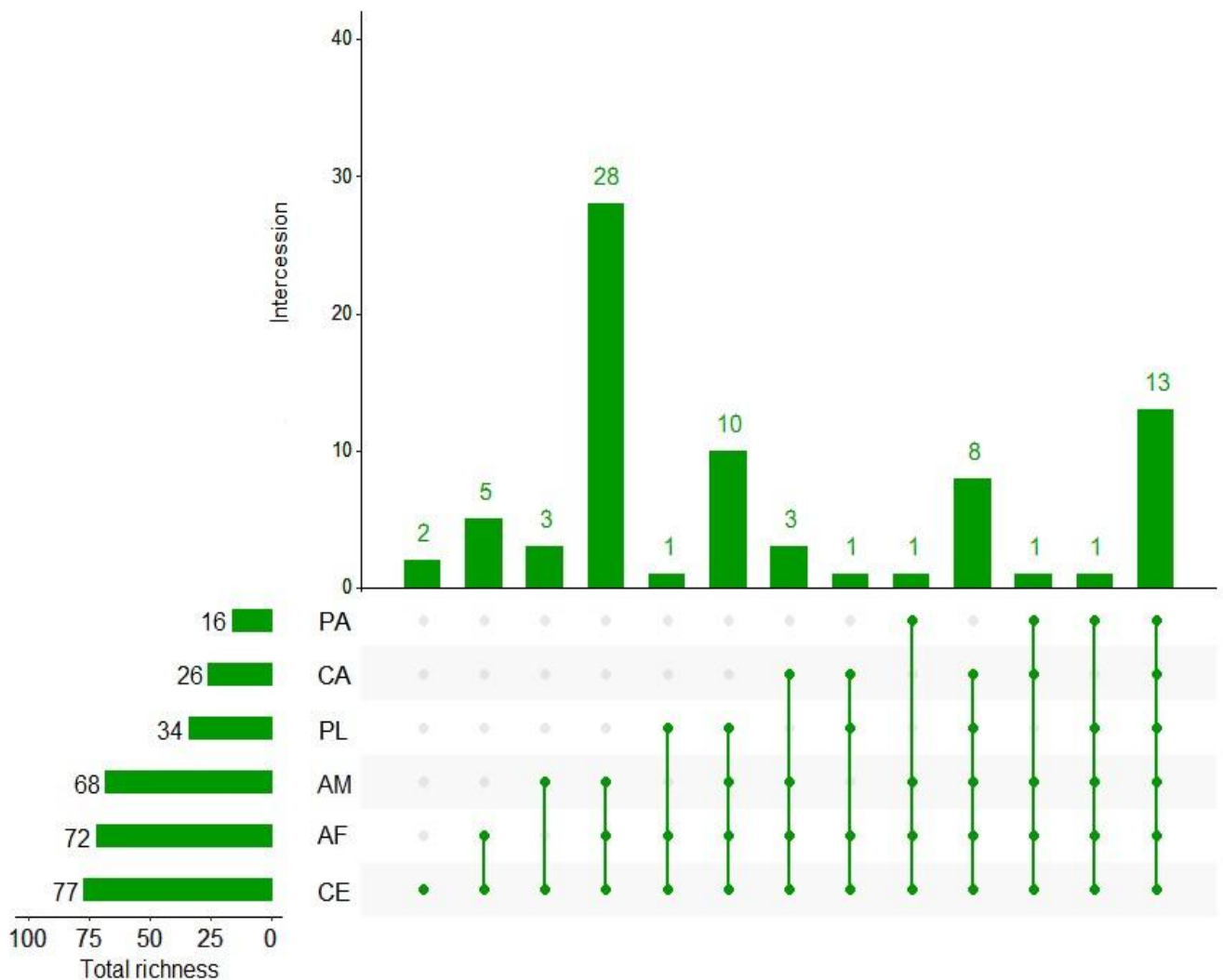


Figura 6. Riqueza de espécies de briófitas e espécies compartilhadas entre os domínios fitogeográficos brasileiros. (B) Riqueza de hepáticas. AM = Amazônia; CA = Caatinga; CE = Cerrado; AF = Mata Atlântica; PA = Pampa; PL = Pantanal.

Discussão

Riqueza total de espécies e riqueza de espécies nos diferentes ambientes do PNNRP

Apesar de ser a maior unidade de conservação do Cerrado brasileiro, a riqueza de espécies encontrada no PNNRP (77 spp.) foi inferior à registrada em outras áreas de conservação estudadas nesse domínio, como a Reserva Particular do Patrimônio Natural da Serra do Caraça (430 spp.; Carmo et al., 2018), o Parque Nacional da Serra da Canastra (289 spp.; Carmo & Peralta, 2016; 2017), o Parque Estadual de Ibitipoca (238 spp.; Yano & Luiz-Ponzo, 2014), o Parque Nacional da Serra do Cipó (237 spp.; Yano & Peralta, 2011a; Sousa & Câmara, 2015), o Parque Nacional da Chapada das Mesas (136 spp.; Oliveira et al., 2018; 2020; Costa et al., 2021; Fernandes et al., 2021a; Silva et al., 2021; Silva et al., 2023), a Serra dos Martírios-Andorinhas (130 spp.; Santos & Ilkiu-Borges, 2022), o Parque Estadual da Serra dos Pireneus (126 spp.; Sousa et al., 2008; Sousa et al., 2010) e o Parque Nacional de Sete Cidades (90 spp.; Nascimento et al., 2020).

A principal explicação para essa disparidade no número de espécies entre o PNNRP e os parques mencionados reside no fato de o PNNRP estar localizado em uma zona de transição entre o Cerrado e a Caatinga. Outras áreas, como a Reserva Particular do Patrimônio Natural da Serra do Caraça, o Parque Nacional da Serra da Canastra, o Parque Nacional da Serra do Cipó e o Parque Estadual de Ibitipoca, situam-se na transição entre o Cerrado e a Mata Atlântica, enquanto a Serra dos Martírios-Andorinhas e o Parque Nacional da Chapada das Mesas localizam-se no limite entre o Cerrado e a Amazônia (Ab'Sáber, 1967; IBGE, 2004). Segundo Ab'Sáber (1967), zonas de transição morfoclimática apresentam componentes da paisagem, como relevo, clima, solo e vegetação, resultantes do contato entre dois ou mais domínios limítrofes. Isso pode explicar a menor riqueza observada no PNNRP, especialmente devido à influência da Caatinga, cuja diversidade de briófitas é significativamente menor (128 spp.) em comparação com a Mata Atlântica (1.357 spp.) e a Amazônia (596 spp.) (Flora e Funga do Brasil, 2024).

A predominância da vegetação savânica influenciou diretamente a riqueza e a frequência das espécies de briófitas no PNNRP, uma vez que a menor ocorrência de espécies foi registrada no cerrado savânico (SV). As outras duas fitofisionomias estudadas (mata de galeria – GF e vereda – VE) funcionam como refúgios para a colonização e o estabelecimento de briófitas, sobretudo em razão da maior umidade e do maior sombreamento (Dislich et al., 2018; Santos et al., 2021; Fernandes et al., 2021b). No entanto, GF e VE apresentaram diversidades distintas, com novos registros de espécies encontrados exclusivamente em GF.

No PNNRP observou-se uma leve predominância de hepáticas em relação aos musgos. Em estudos florísticos realizados em diferentes áreas do Cerrado brasileiro, é comum observar maior riqueza de musgos em comparação às hepáticas (por exemplo, Genevro et al., 2006; Yano & Peralta,

2011a; Costa et al., 2018b; Nascimento et al., 2020). Essa diferença, contudo, por vezes é pequena, mas ainda assim os musgos tendem a predominar (por exemplo, Oliveira et al., 2006; Yano & Peralta, 2011b; Carmo & Peralta, 2016; Silva et al., 2023). A maior riqueza de hepáticas no PNNRP pode ser atribuída ao fato de que as comunidades de briófitas estão concentradas em áreas próximas a corpos d'água, como nascentes, rios e pequenos cursos d'água, o que proporciona um microclima úmido favorável à colonização por hepáticas. Os musgos, por sua vez, prosperam em ambientes para os quais possuem atributos funcionais que os auxiliam a resistir a condições ambientais adversas às hepáticas, como maior exposição à radiação solar e baixa umidade (Marschall & Proctor, 2004; Hylander et al., 2005).

As famílias mais ricas em espécies no PNNRP (Lejeuneaceae e Fissidentaceae), assim como os gêneros mais diversos (*Cheilolejeunea* e *Fissidens*), apresentam esse mesmo padrão em florestas tropicais neotropicais (Gradstein et al., 2001; Pursell, 2007; Bastos & Gradstein, 2020a). Essas famílias também figuram entre as mais ricas em número de espécies no Brasil (Gradstein & Costa, 2003; Bordin & Yano, 2013; Flora e Funga do Brasil, 2024). As espécies de *Cheilolejeunea* e *Fissidens* exibem características morfológicas variáveis e ampla adaptabilidade ecológica, o que lhes permite ajustar-se a diferentes condições ambientais e tipos de substrato (por exemplo, Gradstein & Costa, 2003; Bordin & Yano, 2013; Bastos & Gradstein, 2020a). No Cerrado brasileiro, espécies pertencentes a Lejeuneaceae e Fissidentaceae são encontradas principalmente em matas de galeria (por exemplo, Genevro et al., 2006; Soares et al., 2011; Carmo & Peralta, 2016; Vieira et al., 2017; Dislich et al., 2018).

As novas ocorrências registradas para o Cerrado brasileiro (*Calypogeia lechleri*, *Lejeunea flaccida*, *Cololejeunea cornutissima* e *Symbiezidium barbiflorum*) foram coletadas exclusivamente nas matas de galeria do PNNRP. Essas espécies são comuns em ambientes úmidos da Amazônia e da Mata Atlântica (Gradstein & Ilkiu-Borges, 2009; Bastos & Gradstein, 2020b; Flora e Funga do Brasil, 2024). *Frullania eboracensis* constitui um novo registro para o Brasil (Flora e Funga do Brasil, 2024). Originalmente descrita por Lehmann (1844) com base em um espécime da Carolina do Norte (EUA), essa espécie foi identificada pela primeira vez em coleções brasileiras por Eliene Lima (com. pess.), ocorrendo em florestas da Caatinga, do Cerrado brasileiro e da Mata Atlântica. No presente estudo, a espécie foi registrada em mata de galeria, colonizando troncos nas margens do rio Sussuapara.

A maior riqueza de espécies, bem como o maior número de espécies exclusivas no PNNRP, foi observada nas matas de galeria, que também concentram a maior diversidade de briófitas no Cerrado brasileiro (Costa & Peralta, 2015). A heterogeneidade das matas de galeria no Cerrado brasileiro oferece inúmeros micro-habitats adequados ao estabelecimento de briófitas (Pinheiro et al., 2012; Dislich et al., 2018), favorecendo a diversidade.

A ocorrência de *Octoblepharum albidum*, *Syrrhopodon prolifer* e *Zoopsidella integrifolia* nas três fitofisionomias estudadas evidencia a elevada adaptabilidade dessas espécies. Elas já foram registradas em florestas úmidas de terras baixas, matas de galeria, canga (vegetação arbustiva sobre afloramentos ferruginosos) e ambientes savânicos em outros estudos realizados no Brasil (Maciel-Silva et al., 2013; Fagundes et al., 2016; Carmo & Peralta, 2017; Oliveira-da-Silva & Ilkiu-Borges, 2018; Santos & Ilkiu-Borges, 2022).

O maior número de espécies compartilhadas entre mata de galeria e vereda indica que a presença de corpos d'água influencia a composição de espécies. Walter (2006) destacou que veredas e matas de galeria no Cerrado brasileiro compartilham um número maior de espécies de plantas com flores em comparação a outras fitofisionomias, possivelmente em função de condições ambientais semelhantes, como elevada umidade, abundância de corpos d'água e sombreamento. A presença de várias espécies de hepáticas nas matas de galeria também reflete sua preferência por ambientes preservados, úmidos e sombreados (Gradstein et al., 2001; Dislich et al., 2018), enquanto a maior representatividade de musgos nas veredas e no cerrado savânico indica adaptação a ambientes com maior luminosidade ou mais áridos, demonstrando resistência à exposição solar e à dessecação (Gradstein et al., 2001; Lobachevska et al., 2021).

A Amazônia e a Mata Atlântica, ambas caracterizadas como florestas tropicais úmidas, compartilham diversas espécies de briófitas com o Cerrado brasileiro (Flora e Funga do Brasil, 2024). De acordo com Batista et al. (2021), a brioflora do Cerrado apresenta maiores afinidades com a da Mata Atlântica do que com as florestas secas da Caatinga ou mesmo com outras regiões do próprio Cerrado. Essa afinidade pode ser atribuída à diversidade fisionômica do Cerrado brasileiro, no qual espécies amazônicas e atlânticas penetram em suas áreas por meio de matas de galeria, florestas ripárias e florestas estacionais, estruturalmente semelhantes às florestas tropicais úmidas (Oliveira-Filho & Ratter, 1995; Méio et al., 2003).

A única espécie tipicamente coletada no Cerrado brasileiro registrada no PNNRP foi *Trachyphyllum dusenii* (Müll. Hal. ex Broth.) Broth. (por exemplo, Yano & Peralta, 2011a; Rios et al., 2016; Carmo & Peralta, 2016; Oliveira et al., 2020; Fernandes et al., 2021b). Anteriormente, a espécie havia sido registrada para uma área designada como Amazônia (Serra dos Martírios-Andorinhas, estado do Pará), porém trata-se de uma zona de transição com o Cerrado (Santos & Ilkiu-Borges, 2022).

A predominância de espécies neotropicais é comum em inventários florísticos no Brasil (Koga & Peralta, 2021; Santos & Costa, 2008; Carmo & Peralta, 2016). Assim, já era esperado que a maioria das espécies do PNNRP apresentasse distribuição neotropical. A região Neotropical abriga grande diversidade fisiográfica (relevo e ambientes), abrangendo todos os principais domínios fitogeográficos tropicais, o que contribui para sua elevada diversidade de flora vascular e avascular

(Gradstein et al., 2001; Hughes et al., 2013). Estudos realizados em diferentes domínios fitogeográficos frequentemente citam a presença regular de espécies pantropicais, constituindo o segundo padrão de distribuição mais comum no Brasil (por exemplo, Silva & Germano, 2013; Carmo & Peralta, 2016; Costa et al., 2018b; Oliveira-da-Silva & Ilkiu-Borges, 2018; Costa et al., 2020; Koga & Peralta, 2021).

Sphagnum platyphylloides havia sido previamente registrado em cinco estados brasileiros (Distrito Federal, Espírito Santo, Goiás, Minas Gerais e Rio de Janeiro), além de ter sido coletado em Cochabamba, na Bolívia (Hermann, 1976; Costa, 2021; Flora e Funga do Brasil, 2024). Dessa forma, embora sua presença na área de estudo represente uma ampliação da distribuição conhecida da espécie, ela ainda mantém um padrão de continuidade geográfica.

Dois espécies endêmicas do Brasil, *Lejeunea oligoclada* e *Cheilolejeunea savannae*, apresentam ampla distribuição nos estados brasileiros (Bastos & Gradstein, 2020a, b; Bastos & Silva, 2023; Flora e Funga do Brasil, 2024). *Lejeunea oligoclada* foi frequente (11 ocorrências) nas matas de galeria, onde foi coletada exclusivamente sobre troncos. *Cheilolejeunea savannae* também foi coletada exclusivamente em matas de galeria, onde foi muito frequente (180 ocorrências), apresentando variação no tipo de substrato colonizado (troncos, madeira em decomposição e rochas).

O PNNRP está entre as dez unidades de conservação mais ricas do domínio Cerrado, e os resultados obtidos fornecem informações importantes para a melhor compreensão das preferências por diferentes substratos, dos aspectos reprodutivos e da distribuição das espécies de briófitas nas fitofisionomias do Cerrado brasileiro. Os resultados confirmam que ambientes com maior umidade e sombreamento apresentam maior complexidade na riqueza e na composição de espécies, destacando a importância das matas de galeria para a manutenção da flora de briófitas no Cerrado brasileiro. A predominância de espécies rupícolas e corticícolas ocorreu em função da maior abundância desses substratos nas fitofisionomias estudadas. Quatro espécies foram registradas pela primeira vez no Cerrado brasileiro, e uma é um novo registro para o Brasil, confirmando a importância de estudos florísticos em unidades de conservação e ressaltando o papel fundamental dessas áreas na preservação da biodiversidade.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Cid José Passos Bastos, Gregório Dauphin, Juçara Bordin e Milena Evangelista dos Santos pela confirmação das espécies. Agradecimentos especiais a Janeil Lustosa de Oliveira (gestor do PNNRP), ao corpo de brigadistas do parque, a Stelio Chaves pelo apoio durante as expedições e a Dennis Hyde pela disponibilização de imagens do PNNRP. Este trabalho foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

Contribuições dos autores

JPS contribuiu com a redação (versão original) e a investigação. RSF contribuiu com a redação (revisão e edição). ALIB contribuiu com a redação (revisão e edição) e a supervisão.

Conflito de interesses

Declaramos que não há conflitos de interesse (pessoais, científicos, comerciais, políticos ou financeiros) neste manuscrito.

Referências

- Ab'Sáber AN. 1967. Domínios morfoclimáticos e províncias fitogeográficas do Brasil. *Orientação* 3: 45–48.
- Aquino HFD, Resende ILDM, Peralta DF, Rocha LMD. 2015. Brioflora da Mata de Galeria em Quirinópolis, Goiás, Brasil. *Hoehnea* 42: 419–424.
- Bahuguna YM, Gairola S, Semwal DP, Uniyal PL. 2014. Species diversity and composition of bryophytic vegetation in Garhwal Himalaya with special reference to Kedarnath Wildlife Sanctuary (KWLS), Uttarakhand, India. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 40: 75–85.
- Bastos CJP, Silva FVDS. 2023. Notas sobre a ocorrência de *Cheilolejeunea savannae* L.P. Macedo, Ilk.-Borg. & C.J. Bastos e *C. intertexta* (Lindenb.) Steph. no Brasil, e restabelecimento de *Cheilolejeunea compacta* (Steph.) M.E. Reiner (Lejeuneaceae, Jungermanniidae). *Hoehnea* 50: e542022.
- Bastos CJP, Gradstein SR. 2020a. The genus *Cheilolejeunea* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae) in tropical America. *Nova Hedwigia* 111: 287–335.
- Bastos CJP, Gradstein SR. 2020b. The genus *Lejeunea* Lib. (Lejeuneaceae, Marchantiophyta) in Brazil. *Phytotaxa* 453: 55–107.
- 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.
- Batista WVSM, Porto KC, Santos ND. 2021. Niche-based processes structure tropical bryophyte assemblages in phytogeographic domains of Brazil. *Flora* 282: 1–8.
- Bonfim MAS, Oliveira RF, Oliveira RR et al. 2019. Bryophytes in Maranhão/Brazil: A new area, a new species list. *International Journal of Advanced Engineering Research and Science* 6: 188–192.
- Bordin J, Yano O. 2013. *Fissidentaceae* (Bryophyta) do Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica de São Paulo* 22: 1–168.

- Brito ES, Ilkiu-Borges AL. 2013. Bryoflora of the municipalities of Soure and Cachoeira do Arari, on Marajó Island, in the state of Pará, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 27: 124–141.
- Buck WR. 1998. Pleurocarpous mosses of the West Indies. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 82: 1–400.
- Buck WR. 2003. Guide to the Plants of Central French Guiana – Part 3. Mosses. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 76: 26–123.
- Câmara PEAS, Costa DP. 2006. Hepáticas e antóceros das matas de galeria da Reserva Ecológica do IBGE, RECOR, Distrito Federal, Brasil. *Hoehnea* 33: 41–49.
- Câmara PEAS. 2008a. Musgos acrocárpicos das matas de galeria da Reserva Ecológica do IBGE, RECOR, Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22: 1027–1035.
- Câmara PEAS. 2008b. Musgos pleurocárpicos das matas de galeria da Reserva Ecológica do IBGE, RECOR, Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22: 573–581.
- Carmo DMD, Lima JSD, Silva MID, Amélio LDA, Peralta DF. 2018. Briófitas da Reserva Particular do Patrimônio Natural da Serra do Caraça, Estado de Minas Gerais, Brasil. *Hoehnea* 45: 484–508.
- Carmo DMD, Peralta DF. 2017. Morpho-ecological characterization and composition of rocky fields bryophytes in Brazilian Cerrado. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 52: 265–276.
- Carmo DMD, Peralta DF. 2016. Survey of bryophytes in Serra Canastra National Park, Minas Gerais, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 30: 254–265.
- Carvalho-Silva M, Stech M, Soares-Silva LH et al. 2017. A molecular phylogeny of the *Sematophyllaceae* s.l. (Hypnales) based on plastid, mitochondrial and nuclear markers, and its taxonomic implications. *Taxon* 66: 811–831.
- Castro NMCF, Pôrto KC, Yano O, Castro AAJF. 2002. Levantamento florístico de *Bryopsida* de cerrado e mata ripícola do Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 16: 61–76.
- Cerqueira GR, Ilkiu-Borges AL, Ferreira LV. 2016. Seasonality of reproduction of epiphytic bryophytes in flooded forests from the Caxiuanã National Forest, Eastern Amazon. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 88: 903–910.
- Colli GR, Vieira CR, Dianese JC. 2020. Biodiversity and conservation of the Cerrado: Recent advances and old challenges. *Biodiversity and Conservation* 29: 1465–1475.
- Costa DP. 2021. A synopsis of the family *Sphagnaceae* in Brazil. *Systematic Botany Monographs* 111: 1–142.

Costa FB, Silva GS, Santos-Silva DL, Gomes GS, Peralta DF, Oliveira HC. 2021. Hepáticas (Marchantiophyta) do Parque Nacional Chapada das Mesas: novos registros para o Bioma Cerrado. *Revista Principia – Divulgação Científica e Tecnológica do IFPB* 56: 191–202.

Costa DP, Nadal F, Rocha TC. 2020. The first botanical explorations of bryophyte diversity in the Brazilian Amazon mountains: High species diversity, low endemism, and low similarity. *Biodiversity and Conservation* 29: 2663–2688.

Costa AMR, Oliveira RR, Santos-Silva DL, Sá NAS, Conceição GM. 2018a. Briófitas do Cerrado Maranhense, Nordeste do Brasil. *NBC – Periódico Científico do Núcleo de Biociências* 8: 33–45.

Costa TGA, Iwata BDF, Coelho JV et al. 2018b. Atributos de qualidade do solo sob fitofisionomias de cerrado sensu stricto e cerradão no Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba. *Revista Brasileira de Gestão Ambiental e Sustentabilidade* 5: 625–642.

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

Costa FB, Silva EO, Conceição GM. 2015. Hepáticas (Marchantiophyta) e musgos (Bryophyta) da Área de Proteção Ambiental do Buriti do Meio, município de Caxias, Maranhão, Brasil. *Scientia Plena* 11: 1–4.

Costa DP, Pôrto KC, Luiz-Ponzo AP et al. 2011. Synopsis of the Brazilian moss flora: checklist, distribution and conservation. *Nova Hedwigia* 93: 277–334.

Crandall-Stotler B, Stotler RE, Long DG. 2009. Morphology and classification of the Marchantiophyta. In: Goffinet B, Shaw AJ (eds.). *Bryophyte Biology*. Cambridge, Cambridge University Press. p. 1–54.

Cunha JEF, Bravo JVM. 2022. Effects of environmental protection policies on fragile areas of a watershed occupied by agriculture in the Brazilian Cerrado. *Journal of Environmental Management* 319: 115695.

Dislich R, Pinheiro EML, Guimarães M. 2018. Corticolous liverworts and mosses in a gallery forest in Central Brazil: Effects of environmental variables and space on species richness and composition. *Nova Hedwigia* 107: 385–406.

Eiten G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review* 38: 201–341.

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

Faria ALA, Dantas TS, Câmara PEAS. 2012. Musgos do Vale da Lua, Chapada dos Veadeiros, Goiás, Brasil. *Heringeriana* 6: 9–20.

Fernandes RS, Silva JADS, Ottoni FP, Costa DP. 2021a. Diversity of thalloid liverworts in Brazilian Savanna of Parque Nacional da Chapada das Mesas, Maranhão, Brazil. *Check List* 17: 45–58.

Fernandes LR, Athayde-Filho FP, Peralta DF. 2021b. Cachoeiras como refúgio para briófitas no Cerrado Brasileiro. *Research, Society and Development* 10: e272101119647.

Filgueiras TS, Nogueira PE, Brochado AL, Guala GF. 1994. Caminhamento: um método expedito para levantamentos florísticos qualitativos. *Cadernos de Geociências* 12: 39–43.

Fines B, Curvo LRV. 2019. O uso indevido do cerrado brasileiro reduz as chances de uma agricultura sustentável. *DELLOS: Desarrollo Local Sostenible* 12: 2–9.

Flora e Funga do Brasil. 2024. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acesso em 02 jan. 2024.

Frisvoll AA, Presto T. 1997. Spruce forest bryophytes in central Norway and their relationship to environmental factors including modern forestry. *Ecography* 20: 3–18.

Frahm JP, Klaus D. 2001. Bryophytes as indicators of recent climate fluctuations in Central Europe. *Lindbergia* 26: 97–104.

Françoso RD, Brandão R, Nogueira CC, Salmona YB, Machado RB, Colli GR. 2015. Habitat loss and the effectiveness of protected areas in the Cerrado biodiversity hotspot. *Natureza & Conservação* 13: 35–40.

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

Glime JM, Bisang I. 2017. Sexuality: Sexual Strategies. In: Glime JM (ed.). *Bryophyte Ecology*. Houghton, Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. p. 23–33.

Glime JM. 2017a. Introduction. In: Glime JM (ed.). *Bryophyte Ecology*. Houghton, Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. p. 1–10.

Glime JM. 2017b. Field Taxonomy and Collection Methods. In: Glime JM (ed.). *Bryophyte Ecology*. Houghton, Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. p. 11–22.

Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ. 2009. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. In: Goffinet B, Shaw AJ (eds.). *Bryophyte Biology*. Cambridge, Cambridge University Press. p. 55–138.

Govindaparyi H, Leleeka M, Nivedita M, Uniyal PL. 2010. Bryophytes: Indicators and monitoring agents of pollution. *NeBIO* 1: 35–41.

Gradstein SR. 2021. *The liverworts and hornworts of Colombia and Ecuador. Memoirs of The New York Botanical Garden* 121: 1–699.

Gradstein SR, Ilkiu-Borges AL. 2009. Guide to the Plants of Central French Guiana. Part 4: Liverworts and Hornworts. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 76: 1–140.

Gradstein SR, Costa DP. 2003. *The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. Memoirs of the New York Botanical Garden* 87: 1–318.

Gradstein SR, Churchill SP, Salazar-Allen N. 2001. *Guide to the bryophytes of tropical America. Memoirs of The New York Botanical Garden* 86: 1–577.

He X, He KS, Hyvönen J. 2016. Will bryophytes survive in a warming world? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 19: 49–60.

Hermann FJ. 1976. Recopilación de los musgos de Bolivia. *The Bryologist* 79: 125–171.

Hughes CE, Pennington RT, Antonelli A. 2013. Neotropical plant evolution: Assembling the big picture. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 1–18.

Hylander K, Dynesius M, Jonsson BG, Nilsson C. 2005. Substrate form determines the fate of bryophytes in riparian buffer strips. *Ecological Applications* 15: 674–688.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. Mapa de vegetação do Brasil 1:5.000.000. <https://www.ibge.gov.br/geociencias/informacoes-ambientais/vegetacao/10872-vegetacao.html>. 02 Jan. 2024.

ICMBIO – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 2021. *Plano de Manejo – Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba e da Área de Proteção Ambiental Serra da Tabatinga*. 53 pp.

MMA. 2007. *Plano operativo de prevenção e combate aos incêndios florestais do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba*. 17 pp.

Koga ML, Peralta DF. 2021. Bryophytes of Rio Turvo State Park (SP), Brazil: Integrating floristics, geographical distribution, reproduction and ecological traits to support the conservation of an Atlantic Forest fragment. *Acta Botanica Brasilica* 35: 389–417.

Laaka-Lindberg S, Hedderson TAJ, Longton RE. 2000. Rarity and reproductive characters in the British hepatic flora. *Lindbergia* 25: 78–84.

Lahsen M, Bustamante MM, Dalla-Nora EL. 2016. Undervaluing and overexploiting the Brazilian Cerrado at our peril. *Environment: Science and Policy for Sustainable Development* 58: 4–15.

Latrubesse EM, Arima E, Ferreira ME et al. 2019. Fostering water resource governance and conservation in the Brazilian Cerrado biome. *Conservation Science and Practice* 1: 1–8.

Lehmann JGC. 1844. *Novarum et minus cognitarum stirpium pugillus I–X, addita enumeratione plantarum omnium in his pugillis descriptorum*. London, Forgotten Books.

- Lobachevska OV, Kyyak NY, Kordyum EL. 2021. The role of gravimorphoses in moss adaptation to extreme environment. *Ukrainian Botanical Journal* 78: 69–79.
- Longton RE. 1976. Reproductive biology and evolutionary potential in bryophytes. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 41: 205–223.
- Longton RE. 1997. Reproductive biology and life-history strategies. *Advances in Bryology* 6: 65–101.
- Machado RB, Neto MBR, Pereira PGP et al. 2004. *Estimativa de perda da área do Cerrado brasileiro*. Conservação Internacional, Brasília, Distrito Federal. 22 pp.
- Maciel-Silva AS, Coelho MLP, Pôrto KC. 2013. Reproductive traits in the tropical moss *Octoblepharum albidum* Hedw. differ between rainforest and coastal sites. *Journal of Bryology* 35: 206–215.
- Maciel-Silva AS, Válio IFM, Rydin H. 2012. Altitude affects the reproductive performance in monoicous and dioicous bryophytes: Examples from a Brazilian Atlantic rainforest. *AoB Plants* 16: 1–14.
- Marschall M, Proctor MC. 2004. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids. *Annals of Botany* 94: 593–603.
- McLetchie DN. 1996. Sperm limitation and genetic effects on fecundity in the dioicous liverwort *Sphaerocarpos texanus*. *Sexual Plant Reproduction* 9: 87–92.
- Méio BB, Freitas CV, Jatobá L, Silva ME, Ribeiro JF, Henriques RP. 2003. Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado sensu stricto. *Brazilian Journal of Botany* 26: 437–444.
- Mendonça RC, Felfili JM, Walter BMT et al. 2008. Flora Vascular do Bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.). *Cerrado: Ecologia e Flora*. Brasília, Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica. p. 422–442.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GA, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Nascimento GMG, Conceição GM, Peralta DF, Oliveira HC. 2020. Bryophytes of Sete Cidades National Park, Piauí, Brazil. *Check List* 16: 969–988.
- Oliveira KRA. 2021. Fronteira agrícola e natureza: visões e conflitos no Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba. *Campo-Território: Revista de Geografia Agrária* 16: 389–408.
- Oliveira RR, Oliveira RF, Oliveira HC, Peralta DF, Conceição GM. 2020. Pleurocarpous and cladocarpous mosses (Bryophyta) of Parque Nacional da Chapada das Mesas, with newly recorded species from Maranhão and the northeast region of Brazil. *Check List* 16: 1733–1745.
- Oliveira RR, Oliveira HC, Peralta DF, Conceição GM. 2018. Acrocarpic mosses (Bryophyta) of Chapada das Mesas National Park, Maranhão, Brazil. *Check List* 14: 967–975.

- Oliveira-da-Silva FR, Ilkiu-Borges AL. 2018. Briófitas (Bryophyta e Marchantiophyta) das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil. *Rodriguésia* 69: 1405–1416.
- Oliveira JRPM, Alvarenga LDP, Pôrto KC. 2006. Briófitas da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, material coletado por Daniel Moreira Vital. *Boletim do Instituto de Botânica* 18: 181–195.
- Oliveira RS, Bezerra L, Davidson EA et al. 2005. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Functional Ecology* 19: 574–581.
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52: 141–194.
- Olson DM, Dinerstein E. 2002. The Global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 199–224.
- Peñaloza-Bojacá GF, Fantecelle LB, Araújo CAT, Silva ASM. 2017. Briófitas na Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 72: 44–56.
- Peñaloza-Bojacá GF, Oliveira BA, Araújo CAT, Fantecelle LB, Maciel-Silva AS. 2018. Bryophyte reproduction on ironstone outcrops: delicate plants in harsh environments. *Flora* 238: 155–161.
- Pinheiro EML, Câmara PEAS. 2014. Musgos pleurocárpicos de capões de mata no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, Goiás, Brasil. *Heringeriana* 6: 54–65.
- Pinheiro EML, Faria ALA, Câmara PEAS. 2012. Riqueza de espécies e diversidade de Marchantiophyta (hepáticas) de capões de mata, no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, Goiás, Brasil. *Revista de Biologia Neotropical* 9: 19–27.
- Pivello VR, Coutinho LM. 1992. Transfer of macro-nutrients to the atmosphere during experimental burnings in an open Cerrado (Brazilian savanna). *Journal of Tropical Ecology* 8: 487–497.
- Pócs T, Bernecker A, Tixier P. 2014. Synopsis and key to species of Neotropical *Cololejeunea* (Lejeuneaceae). *Acta Botanica Hungarica* 56: 185–226.
- Procópio L, Barreto C. 2021. The soil microbiomes of the Brazilian Cerrado. *Journal of Soils and Sediments* 21: 2327–2342.
- Pursell RA. 2007. *Fissidentaceae*. *Flora Neotropica*, Monograph 101: 1–278.
- Ribeiro JF, Walter BMT. 2008. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Planaltina, EMBRAPA-CPAC. p. 151–212.
- Rios ABM, Oliveira JPS, Silva RP et al. 2016. Bryophyte diversity in an area of Brazilian Cerrado in Central West. *Neotropical Biology and Conservation* 11: 132–140.
- Robbins RG. 1952. Bryophyta ecology of a dune area in New Zealand vegetation. *Acta Geobotanica* 4: 1–131.

- Sallazar-Allen N. 1991. A preliminary treatment of the Central American species of *Octoblepharum* (Musci: Calymperaceae). *Tropical Bryology* 4: 85–97.
- Santos JCS, Ilkiu-Borges AL. 2022. Bryophytes from Martírios-Andorinhas Mountain Ridge, a highly impacted Amazonia–Cerrado transition zone in southeastern Pará, Brazil. *Cryptogamie, Bryologie* 43: 123–134.
- Santos ABS, Morais IL, Peralta DF, Nascimento ART. 2021. Veredas: uma importante fitofisionomia do Cerrado para briófitas. *Research, Society and Development* 10: e268101119474.
- Santos NDD, Costa DPD. 2008. The importance of Private Natural Heritage Reserves for conservation of Atlantic rain forest bryoflora: A study at El Nagual, Magé, Rio de Janeiro State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 22: 359–372.
- Santos FJL, Conceição GM. 2010. Espécies da Brioflora do Parque Estadual do Mirador, Maranhão, Brasil. *Cadernos de Geociências* 7: 136–139.
- Sarmiento G. 1983. The savannas of tropical America. In: Bourlière F (ed.). *Ecosystems of the World 13: Tropical Savannas*. Amsterdam, Elsevier. p. 245–288.
- Schuster RM. 1983. Reproductive biology, dispersal mechanisms, and distribution patterns in Hepaticae and Anthocerotae. *Sonderbände Naturwissenschaftlicher Verein Hamburg* 7: 119–162.
- Schuster RM. 1980. *The Hepaticae and Anthocerotae of North America IV*. New York, Columbia University Press.
- Silva JP, Oliveira-da-Silva FR, Amélio LM et al. 2023. Flora microscópica do Parque Nacional da Chapada das Mesas e arredores: as briófitas. In: Cardoso R, Quibtela JB (eds.). *Open Science Research XII*. São Paulo, Científica Digital. p. 102–116.
- Silva JP, Oliveira-da-Silva FR, Ilkiu-Borges AL, Fernandes R. 2021. Leafy liverworts of Chapada das Mesas National Park: A floristic survey and checklist of the leafy liverworts of Maranhão state, Brazil. *Check List* 17: 479–495.
- Silva TO, Silva MPP, Pôrto KC. 2014. Briófitas de afloramentos rochosos do Estado de Pernambuco, Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 36: 85–100.
- Silva JB, Germano SR. 2013. Bryophytes on rocky outcrops in the caatinga biome: a conservationist perspective. *Acta Botanica Brasilica* 27: 827–835.
- Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 20359–20364.
- Soares AER, Câmara PEAS, Peralta DF. 2011. Mosses gallery forests from Brasília National Park, Federal District, Brazil. *Boletim do Instituto de Botânica* 21: 185–192.
- Soares AER, Guimarães M. 2010. Bryophytes of the Águas Claras Ecological Park, DF, Brazil. *Bryophyte Diversity and Evolution* 32: 87–96.

Sousa MAR, Klein VLG, Yano O. 2010. Musgos (Bryophyta) do Parque Estadual da Serra dos Pireneus, Goiás, Brasil. *Revista de Biologia Neotropical* 7: 7–26.

Sousa MAR, Klein VLG, Rezende MH, Yano O. 2008. Antóceros e hepáticas do Parque Estadual da Serra dos Pireneus e arredores, município de Pirenópolis, Goiás, Brasil. *Revista Biologia Neotropica* 5: 1–16.

Sousa RVD, Câmara PEAS. 2015. Survey of the bryophytes of a gallery forest in the National Park of Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 29: 24–29.

Sukkharak P, Gradstein SR. 2017. Phylogenetic study of *Mastigolejeunea* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae) and an amended circumscription of the genus *Thysananthus*. *Phytotaxa* 326: 91–107.

Teixeira PR, Ferreira RQS, Camargo MO, Silva RR, Souza PB. 2016. Produção de serapilheira de duas fisionomias do domínio Cerrado, Gurupi, Tocantins. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável* 11: 45–50.

Vieira HCA, Oliveira RR, Silva MLA, Silva DLS, Conceição GM, Oliveira HC. 2017. Briófitas de ocorrências em São João do Sóter, Maranhão, Brasil. *Acta Brasiliensis* 1: 8–12.

Vieira LT, Azevedo TN, Castro AA, Martins FR. 2022. Reviewing the Cerrado's limits, flora distribution patterns, and conservation status for policy decisions. *Land Use Policy* 115: 106038.

Walter BMT. 2006. *Fitofisionomias do Bioma Cerrado: Síntese terminológica e relações florísticas*. PhD Thesis, Universidade de Brasília, Brazil.

Werneck FP, Nogueira C, Colli GR, Sites JW, Costa GC. 2012. Climatic stability in the Brazilian Cerrado: Implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography* 39: 1695–1706.

Yano O, Peralta DF. 2011a. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: briófitas (Anthocerotophyta, Bryophyta e Marchantiophyta). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 29: 135–299.

Yano O, Peralta DF. 2011b. Bryophytes from Serra de São José, Tiradentes, Minas Gerais, Brasil. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 21: 141–172.

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

Zarnowiec J. 1995. Bryopsida. In: Faliński JB, Mułenko W (eds.). *Cryptogamous plants in the forest communities of Białowieża National Park. Ecological atlas (Project CRYPTO 4)*. *Archivum Geobotanicum* 4: 47–61.

CAPÍTULO II

Efeito de fatores topográficos e espaciais sobre as comunidades de briófitas em florestas ripárias do Cerrado brasileiro

Jainara Pereira Silva^{1*}, Tássia Toyoi Gomes Takashima², Rony Peterson Santos Almeida³, Rozijane dos Santos Fernandes⁴, Anna Luiza Ilkiu-Borges⁵

¹Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Botânica Tropical (MPEG), Museu Paraense Emílio Goeldi, Coordenação de Botânica, Belém, Pará 66077-830, Brasil;

²Instituto Federal do Pará – Campus Bragança, Coordenação de Gestão Ambiental, Bragança, Pará 68600-000, Brasil;

³Departamento de Biociências, Universidade Federal de Sergipe, Itabaiana, Sergipe 49100-000, Brasil;

⁴Universidade Federal do Maranhão, Centro de Ciências de Chapadinha, Boa Vista, Chapadinha, Maranhão 65500-000, Brasil; e

⁵Museu Paraense Emílio Goeldi, Coordenação de Botânica, Belém, Pará 66530-070, Brasil.

Para correspondência. E-mail: jainarapereirass@gmail.com

Resumo

• **Contexto e Objetivos** As florestas ripárias são ecossistemas heterogêneos e dinâmicos que atuam como refúgios de biodiversidade no Cerrado, onde gradientes ambientais funcionam como filtros ambientais que moldam as comunidades de briófitas. Este estudo teve como objetivo avaliar a influência de variáveis topográficas e espaciais sobre a riqueza, a abundância e a composição das comunidades de briófitas em florestas ripárias do Cerrado brasileiro.

• **Métodos** O estudo foi realizado em duas florestas ripárias no Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba, Brasil. Foram amostradas 30 parcelas (10 × 10 m). Para avaliar a influência de preditores topográficos e espaciais sobre a riqueza e a abundância de espécies, ajustaram-se modelos lineares generalizados mistos (GLMMs). A variação na composição de espécies foi analisada por meio de análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) e análise de redundância (RDA). Aplicou-se a análise de táxons indicadores de limiar (TITAN) para detectar mudanças na comunidade ao longo dos gradientes ambientais.

• **Resultados** Foram registrados 1.189 espécimes de briófitas, representando 57 espécies, uma subespécie, 35 gêneros e 19 famílias. Embora sutil, o gradiente altitudinal afetou significativamente a riqueza, a abundância e a composição das espécies. A altitude e a declividade apresentaram efeito negativo sobre a riqueza e a abundância, enquanto a composição de espécies foi influenciada pela

altitude, pela distância da cachoeira e pela declividade. Limiares significativos de mudança da comunidade foram identificados entre 413 e 458 m de altitude e a uma distância linear de 557,7 m da cachoeira, com resposta de nove e três espécies, respectivamente. Embora a declividade tenha influenciado a composição de espécies, não apresentou padrões claros de limiar.

• **Conclusões** Os fatores topográficos influenciaram fortemente as comunidades de briófitas mais do que os fatores espaciais, contrariando a expectativa de que gradientes de disponibilidade hídrica moldariam os padrões de diversidade. Os resultados ressaltam a necessidade de incorporar gradientes topográficos e espaciais nas estratégias de manejo para a conservação do Cerrado brasileiro e oferecem subsídios fundamentais para a preservação de suas florestas ripárias.

Palavras-chave: altitude, briófitas, floresta ripária, composição de comunidades, declividade, Cerrado.

Introdução

A estrutura das comunidades vegetais é moldada por interações entre fatores bióticos e abióticos que atuam em múltiplas escalas espaciais (Holland et al., 2004; Parrish & Hepinstall-Cymerman, 2012; Wisz et al., 2013). Em escalas mais finas, esses fatores regulam a disponibilidade de micro-habitats e as interações entre espécies, enquanto em escalas mais amplas refletem gradientes ambientais e a heterogeneidade espacial (Wisz et al., 2013; Shershen et al., 2024). Variáveis topográficas e fatores de estrutura espacial são determinantes-chave da riqueza e da composição das comunidades vegetais, pois influenciam diretamente as condições microclimáticas locais e a disponibilidade de micro-habitats, sendo consistentes com a ideia de que a heterogeneidade ambiental espacial impulsiona a diversidade biológica (Tamme et al., 2010; Eisenlohr et al., 2013; Méndez-Toribio et al., 2016; Shershen et al., 2024). Compreender a influência desses fatores é essencial para interpretar padrões ecológicos e subsidiar estratégias de conservação (Heino et al., 2007; Victorero et al., 2018).

A heterogeneidade ambiental é fundamental para promover a diversidade de nichos e a coexistência de espécies, pois amplia a disponibilidade de recursos e oferece oportunidades de colonização em diferentes habitats (MacArthur & MacArthur, 1961; Ma et al., 2010; Stein et al., 2014; Yang et al., 2015). Em ambientes heterogêneos, a variabilidade de recursos e a complexidade ambiental podem fornecer refúgios durante mudanças climáticas, aumentando a persistência das espécies e facilitando eventos de especiação (Kerr & Packer, 1997; Francis & Currie, 2003; Rahbek, 2005; Wan et al., 2023).

O domínio fitogeográfico do Cerrado, reconhecido como um hotspot global de biodiversidade, é uma das savanas tropicais mais diversas do mundo, caracterizada por um mosaico de tipos de vegetação que varia desde campos abertos até florestas com dossel fechado (Myers et al., 2000; Silva et al., 2006). Dentro desse domínio, as florestas ripárias atuam como refúgios dinâmicos de biodiversidade, abrigando elevada riqueza de espécies e grande complexidade ecológica (Montgomery, 1999; Hough-Snee et al., 2015; Flores et al., 2020). Nessas florestas, variáveis topográficas como declividade e altitude moldam a química do solo, a hidrologia e o microclima, enquanto a vegetação do entorno — estrutural e ecologicamente contrastante e frequentemente sujeita ao fogo — intensifica os gradientes de borda, resultando em variações na riqueza e na composição de espécies em pequenas escalas espaciais (Renöfält et al., 2005; Hoffmann et al., 2012; Flores et al., 2020; González Del Tánago et al., 2021; Pielech, 2021; Zhang et al., 2023).

As briófitas são especialmente sensíveis a esses gradientes devido à sua condição poiquilohídrica, que as torna altamente responsivas às flutuações de umidade e do microclima (Bruun et al., 2006; Horvat et al., 2017; Cacciatori et al., 2022). Embora possuam adaptações que permitem a sobrevivência sob ciclos alternados de seca e umidade, muitas espécies não conseguem se estabelecer em áreas com variações extremas de umidade (Proctor et al., 2007). Consequentemente, as briófitas são amplamente reconhecidas como bioindicadoras eficazes de mudanças ambientais (He et al., 2016; Wierzcholska et al., 2018). Em florestas ripárias, sua riqueza e composição podem ser moldadas por diversos filtros ambientais, como altitude, distância ao curso d'água, gradiente de declividade, disponibilidade de substratos e intensidade dos eventos de inundação (Kimmerer & Allen, 1982; Hylander et al., 2005; Baldwin et al., 2012; Wierzcholska et al., 2018).

As comunidades de briófitas respondem fortemente a gradientes espaciais e topográficos, sendo a altitude um importante proxy do microclima, da umidade do solo e da dinâmica hidrológica (Frahm, 2002; Richardson & Danehy, 2007). Condições úmidas próximas a cachoeiras favorecem o estabelecimento, enquanto o aumento da altitude e da declividade reduz a disponibilidade de água e intensifica distúrbios, restringindo a colonização (Hylander et al., 2005; Renöfält et al., 2005; Pielech, 2021). Esses gradientes em escala fina promovem a substituição de espécies, e alguns táxons exibem respostas do tipo limiar quando as condições ultrapassam tolerâncias fisiológicas (Proctor et al., 2007; Baker & King, 2010; Baldwin et al., 2012; Wierzcholska et al., 2018).

Neste estudo, avaliamos a influência de variáveis topográficas e espaciais sobre a riqueza, a abundância e a composição das comunidades de briófitas em florestas ripárias do Cerrado brasileiro. Especificamente, testamos as seguintes hipóteses: (1) a riqueza e a abundância de briófitas são influenciadas por variáveis espaciais (distância de cachoeiras e das bordas florestais) e por variáveis topográficas (altitude, declividade, acúmulo de fluxo e índice de umidade topográfica); (2) a estrutura das comunidades de briófitas é influenciada tanto por gradientes topográficos quanto espaciais; e (3)

algumas espécies de briófitas podem apresentar respostas do tipo limiar a esses gradientes, indicando diferentes níveis de sensibilidade às condições ambientais.

Materiais e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em dois sítios distintos de florestas ripárias: Floresta da Cachoeira da Sussuapara (SUS; $10^{\circ}10'10,7''\text{S}$, $45^{\circ}55'24,3''\text{W}$) e Floresta da Cachoeira do Urubu (URU; $10^{\circ}11'47,6''\text{S}$, $45^{\circ}47'48,2''\text{W}$), ambos localizados no Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba (PNNRP), uma unidade de conservação federal classificada como Parque Nacional (categoria II da IUCN) no Cerrado brasileiro (ICMBIO, 2021) (Fig. 1). O parque abrange áreas dos estados do Maranhão, Piauí, Tocantins e Bahia, destacando-se por seus recursos hídricos, ao englobar as nascentes e afluentes de três importantes rios brasileiros: Parnaíba, Tocantins e São Francisco (ICMBIO, 2021).

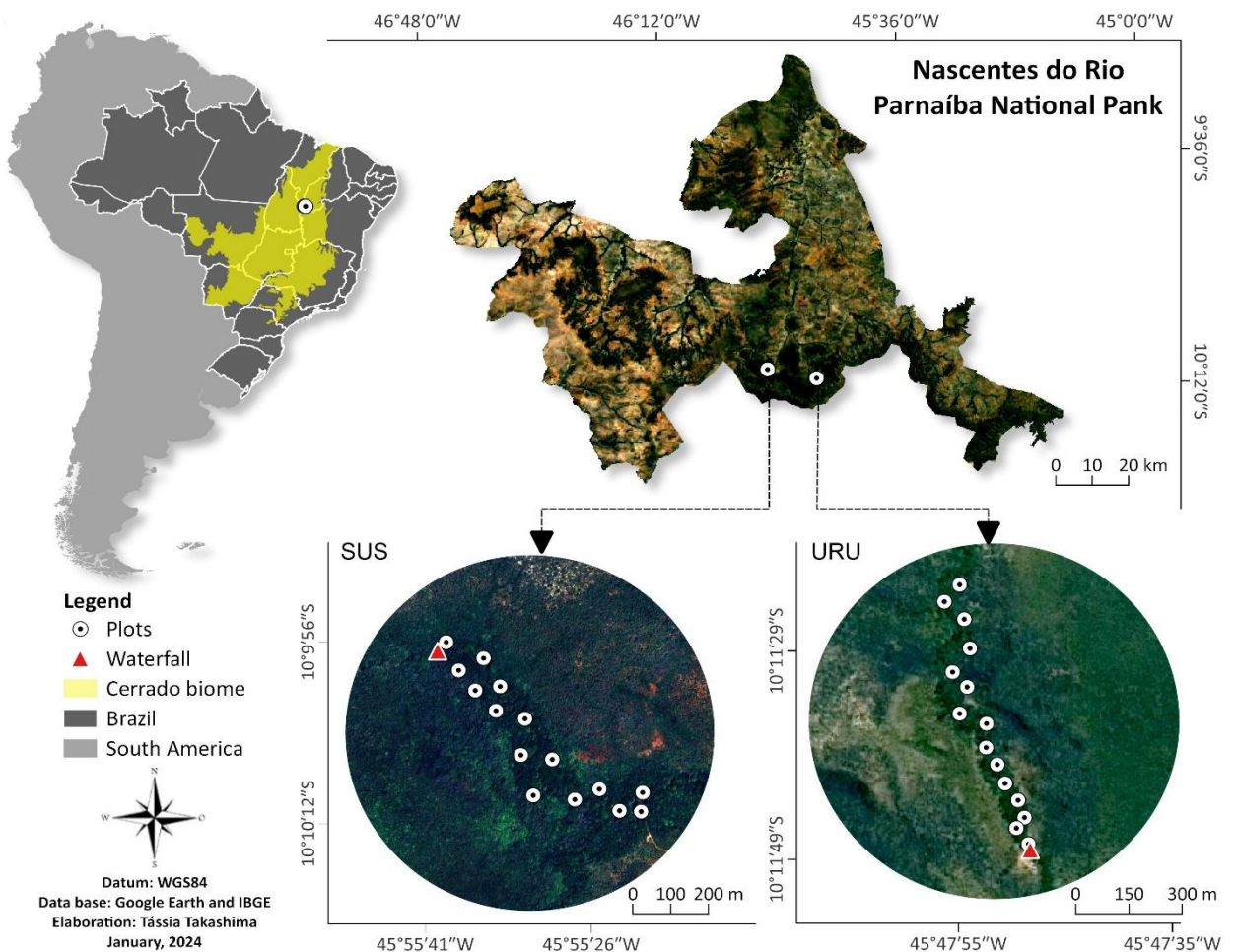


Figura 1. Localização geográfica da área de estudo e distribuição espacial das parcelas amostrais na Floresta da Cachoeira da Sussuapara.

A região de estudo apresenta topografia variada, com altitudes médias entre 100 e 800 m, clima tropical semiúmido, temperatura média anual de 26 °C e precipitação anual entre 750 e 1400 mm, dos quais 60–90% concentram-se entre dezembro e abril (Costa et al., 2018; ICMBIO, 2021).

O PNNRP abriga ampla diversidade de fitofisionomias do Cerrado (ICMBIO, 2021; Silva et al., 2024), com predominância de cerrado *sensu stricto*, caracterizado por denso estrato herbáceo associado a árvores e arbustos de pequeno a médio porte e de troncos tortuosos (Fig. 2A); campo sujo, composto por um estrato herbáceo contínuo intercalado com arbustos esparsos e pequenas árvores (Fig. 2B); veredas, áreas úmidas dominadas pela palmeira buriti (*Mauritia flexuosa*), que se desenvolvem em solos hidromórficos e frequentemente encharcados (Fig. 2C); e florestas ripárias, que se estendem ao longo dos cursos d'água, desempenhando papel fundamental como corredores ecológicos e refúgios de biodiversidade, sendo margeadas por cerrado *sensu stricto*, o que configura uma zona de transição vegetacional (Fig. 2D–F).



Figura 2. Tipos de vegetação representativos do Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba, Cerrado brasileiro. (A) Cerrado *sensu stricto*; (B) campo sujo; (C) vereda; (D) curso d'água em floresta ripária; (E) interior da floresta ripária; (F) cachoeira circundada por floresta ripária.

Material biológico

Em cada floresta estudada (SUS e URU), quinze parcelas de 10 m × 10 m foram estabelecidas sistematicamente ao longo de ambas as margens do rio. A alocação das parcelas iniciou-se próxima à cachoeira e seguiu no sentido jusante, com parcelas dispostas a intervalos de aproximadamente 100 m, a fim de reduzir a dependência espacial. As coordenadas geográficas das cachoeiras e de cada parcela foram registradas com um dispositivo GPS Garmin eTrex 10, configurado no datum World Geodetic System 1984 (WGS 84), com precisão de até 5 m. Todos os substratos colonizados por briófitas, desde o solo até 1,5 m de altura, foram amostrados seguindo a metodologia descrita por Glime (2017).

O material botânico foi identificado com base em literatura especializada (Buck, 1998; Gradstein et al., 2001; Buck, 2003; Gradstein & Costa, 2003; Gradstein & Ilkiu-Borges, 2009; Bordin & Yano, 2013; Bastos & Gradstein, 2020a, b; Gradstein, 2021). A classificação taxonômica adotada seguiu Goffinet et al. (2009) para os musgos (Bryophyta), com atualizações para Sematophyllaceae (Carvalho-Silva et al., 2017), e Crandall-Stotler et al. (2009) para as hepáticas (Marchantiophyta). Os espécimes identificados foram processados e depositados no herbário CCAA, com duplicatas depositadas no herbário MG.

Variáveis topográficas e espaciais

Considerando que as comunidades de briófitas respondem a fatores ambientais (Birks et al., 1998; Vanderpoorten & Engels, 2002), foram incluídas duas variáveis espaciais: a distância da cachoeira (WF.dist) e a distância da borda adjacente de cerrado (ED.dist), bem como quatro variáveis topográficas: altitude (Alt), declividade (Slp), índice de potência do fluxo (SPI) e índice de umidade topográfica (TWI).

As coordenadas geográficas de cada parcela foram utilizadas para extrair os dados topográficos e calcular a distância linear (em metros) da cachoeira até o centro de cada parcela, assumindo-se que a maior proximidade da cachoeira aumenta a umidade local (Rofifah et al., 2024). A distância da borda (medida em metros entre o centro de cada parcela e o cerrado *sensu stricto*) foi utilizada como um proxy de aridez, com base na premissa de que a umidade diminui à medida que se aproxima da borda (Lenza et al., 2015). A altitude (medida por GPS, em metros, a partir das coordenadas geográficas) foi incluída como variável explicativa devido à sua forte correlação com condições ambientais como umidade e temperatura, além de seus efeitos diretos sobre os organismos (Frahm, 2002).

As variáveis índice de potência do fluxo e índice de umidade topográfica foram obtidas a partir do Banco de Dados Geomorfométricos do Brasil (TOPODATA, 2024; www.dsr.inpe.br/topodata/), desenvolvido pelo Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE).

Esse banco de dados disponibiliza um modelo digital de elevação (MDE) e seus derivados, com base em dados da Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) fornecidos pelo United States Geological Survey (USGS).

O índice de potência do fluxo e o índice de umidade topográfica foram gerados no QGIS 3.34.1 utilizando o modelador gráfico do SAGA GIS (QGIS Development Team, 2023), seguindo os procedimentos descritos por Moore et al. (1991) e Gruber & Peckham (2009). Assim, a declividade representa a inclinação do terreno, medida em graus decimais; o índice de potência do fluxo expressa o potencial erosivo da água em escoamento e é representado em valores decimais; e o índice de umidade topográfica indica a probabilidade de acúmulo de água, sendo calculado como o logaritmo natural da razão entre a área contribuinte a montante e a tangente do ângulo local de declividade, também expresso em valores decimais.

Análise de dados

Cada parcela foi considerada uma unidade amostral ($n = 30$). A colinearidade entre as seis variáveis foi testada por meio da correlação de Pearson ($r < 0,7$), e todas foram mantidas nas análises (Dados Suplementares, Fig. S1). Todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente R (R Development Core Team, 2023). As figuras foram elaboradas utilizando os pacotes ggplot2 (Wickham, 2016) e GGally (Schloerke et al., 2021).

Para investigar o efeito das variáveis espaciais e topográficas sobre a riqueza e a abundância de briófitas, foram implementados modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) utilizando a função lme do pacote nlme (Pinheiro et al., 2020). Diagnósticos dos resíduos foram realizados para todos os GLMMs a fim de verificar as premissas relacionadas à independência, dispersão e adequação da distribuição do erro (Dados Suplementares, Fig. S2). A riqueza e a abundância foram utilizadas como variáveis resposta em modelos separados, enquanto as seis variáveis espaciais e topográficas (WF.dist, ED.dist, Alt, Slp, SPI e TWI) foram utilizadas como variáveis explicativas. O tratamento florestal (SUS e URU) foi incorporado como efeito aleatório, refletindo a estrutura hierárquica do delineamento amostral.

A seleção de modelos foi baseada nos valores de AICc (Burnham & Anderson, 2002), calculados com a função dredge. O modelo nulo (apenas intercepto) também foi incluído no conjunto de modelos candidatos, permitindo a comparação direta do poder explicativo. A importância das variáveis foi avaliada com a função sw, ambas disponíveis no pacote MuMIn (Barton, 2020). As variáveis foram consideradas significativas quando apresentaram fator de importância $> 0,5$ (em uma escala de 0 a 1), com base em sua ocorrência nos modelos viáveis selecionados.

Para testar os efeitos das variáveis espaciais e topográficas sobre a composição das comunidades de briófitas, foi realizada uma análise de variância multivariada permutacional

(PERMANOVA; Clarke, 1993) utilizando a função *adonis* do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2019), com 9.999 permutações. A composição da comunidade de briófitas foi tratada como variável resposta, enquanto as seis variáveis espaciais e topográficas (*WF.dist*, *ED.dist*, *Alt*, *Slp*, *SPI* e *TWI*) foram incluídas como variáveis explicativas. A análise de redundância (RDA) foi utilizada para visualizar os padrões de ordenação por meio da função *rda* do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2019). A RDA foi aplicada diretamente aos dados de abundância de espécies com variáveis explicativas contínuas, para as quais as distâncias euclidianas são apropriadas. Em contraste, a PERMANOVA foi realizada com dissimilaridades de Bray–Curtis (Gotelli & Ellison, 2013).

Para detectar pontos de mudança na comunidade e espécies indicadoras de briófitas ao longo dos gradientes topográficos e espaciais, foi realizada uma análise de limiar de táxons indicadores (TITAN; Baker & King, 2010), utilizando as variáveis que influenciaram significativamente a composição das briófitas (valor de *P* da PERMANOVA < 0,05). O TITAN utiliza escores padronizados de espécies indicadoras (valores *z*) para identificar potenciais limiares ecológicos, detectando múltiplos picos nas respostas dos táxons (com base na frequência de ocorrência e na abundância relativa) ao longo de um gradiente ambiental (Almeida et al., 2021). A soma dos escores *z* pode refletir a magnitude da mudança da comunidade ao longo de um gradiente ambiental (Baker & King, 2010). O ponto de mudança corresponde ao valor do gradiente ambiental no qual a diferença na abundância e na frequência dos táxons é maximizada na amostra observada (King & Baker, 2014). Apenas espécies com mais de cinco ocorrências foram incluídas na análise, com 500 randomizações realizadas por meio da função *titan* do pacote TITAN (Baker et al., 2023).

Resultados

Foram identificados 1.189 espécimes de briófitas, compreendendo 57 espécies, 35 gêneros e 19 famílias. *Lejeuneaceae* e *Calymperaceae* foram as famílias mais ricas em espécies e mais abundantes (Dados Suplementares, Tabela S1). Em SUS, foram registradas 47 espécies pertencentes a 16 famílias, sendo 23 espécies exclusivas do local, enquanto URU abrigou 34 espécies de 12 famílias, das quais 10 foram exclusivas.

Os modelos mais bem suportados para explicar a riqueza de espécies incluíram altitude, declividade e o modelo nulo. Para a abundância de espécies, os modelos com melhor desempenho envolveram combinações de altitude, declividade e índice de umidade topográfica (Tabela 1). Com base nos valores de importância, a altitude foi a variável mais relevante para ambas as variáveis resposta, apresentando os maiores pesos cumulativos (0,54 para riqueza e 0,91 para abundância) (Fig. 3A, B) e exibindo efeito negativo sobre a riqueza e a abundância de briófitas (Fig. 3C, D). A declividade foi importante apenas para explicar a abundância (valor de importância = 0,52), também com efeito negativo (Fig. 3E).

Tabela 1. Modelos espaciais com melhor ajuste ($\Delta AICc < 2$) para a riqueza e a abundância de espécies de briófitas, ordenados pelos valores de $\Delta AICc$. (Alt = Altitude; Slp = Declividade; TWI = Índice de Umidade Topográfica).

Modelos espaciais				
Variável resposta	Variáveis preditoras	AICc	$\Delta AICc$	R ²
Riqueza	Alt	195.4349	0	0.338841
	Null	196.4182	0.983299	0.338841
	Slp	196.8781	1.443227	0.164666
	Alt+Slp	197.4267	1.991823	0.125163
Abundância	Alt+Slp	274.3916	0	0.281879
	Alt	274.5381	0.146529	0.261966
	Alt+TWI	275.6391	1.247536	0.151065
	Alt+ TWI +Slp	275.7143	1.322745	0.145490

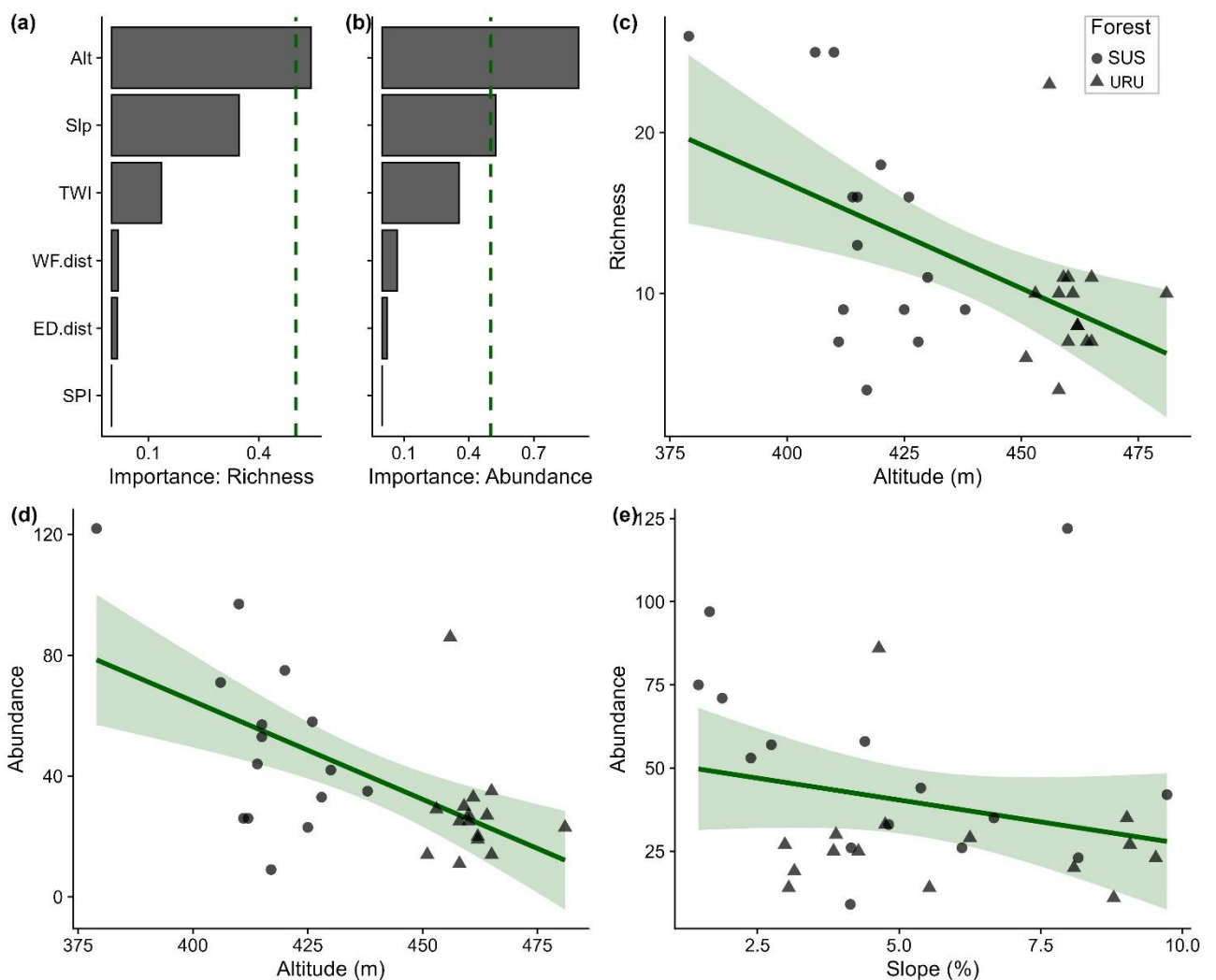


Figura 3. Efeito da variação espacial sobre a riqueza e a abundância de briófitas em florestas ripárias do PNNRP. (A) Importância relativa de cada preditor nos modelos com melhor ajuste para riqueza e abundância de espécies. (B, C) Altitude. (D) Declividade. SUS, Floresta da Cachoeira da Sussuapara; URU, Floresta da Cachoeira do Urubu; WF.dist, distância da cachoeira; ED.dist, distância da borda adjacente de cerrado; Alt, altitude; Slp, declividade; SPI, índice de potência do fluxo; TWI, índice de umidade topográfica.

A composição das comunidades de briófitas foi significativamente influenciada pela altitude (pseudo- $F = 7,91$; $P < 0,001$), pela distância da cachoeira (3,13; $P < 0,006$) e pela declividade (2,27; $P < 0,033$; Dados Suplementares, Tabela S2). A RDA explicou 48,18% da variação total nos dois primeiros eixos (RDA1, 39,57%; RDA2, 8,61%). A altitude e a distância da cachoeira apresentaram as maiores contribuições para o eixo 1, enquanto a declividade contribuiu principalmente para o eixo 2 (Fig. 4). As demais variáveis não apresentaram efeito significativo sobre a composição das espécies: distância da borda (1,37; $P > 0,191$), índice de umidade topográfica (1,11; $P > 0,326$) e índice de potência do fluxo (0,60; $P > 0,790$).

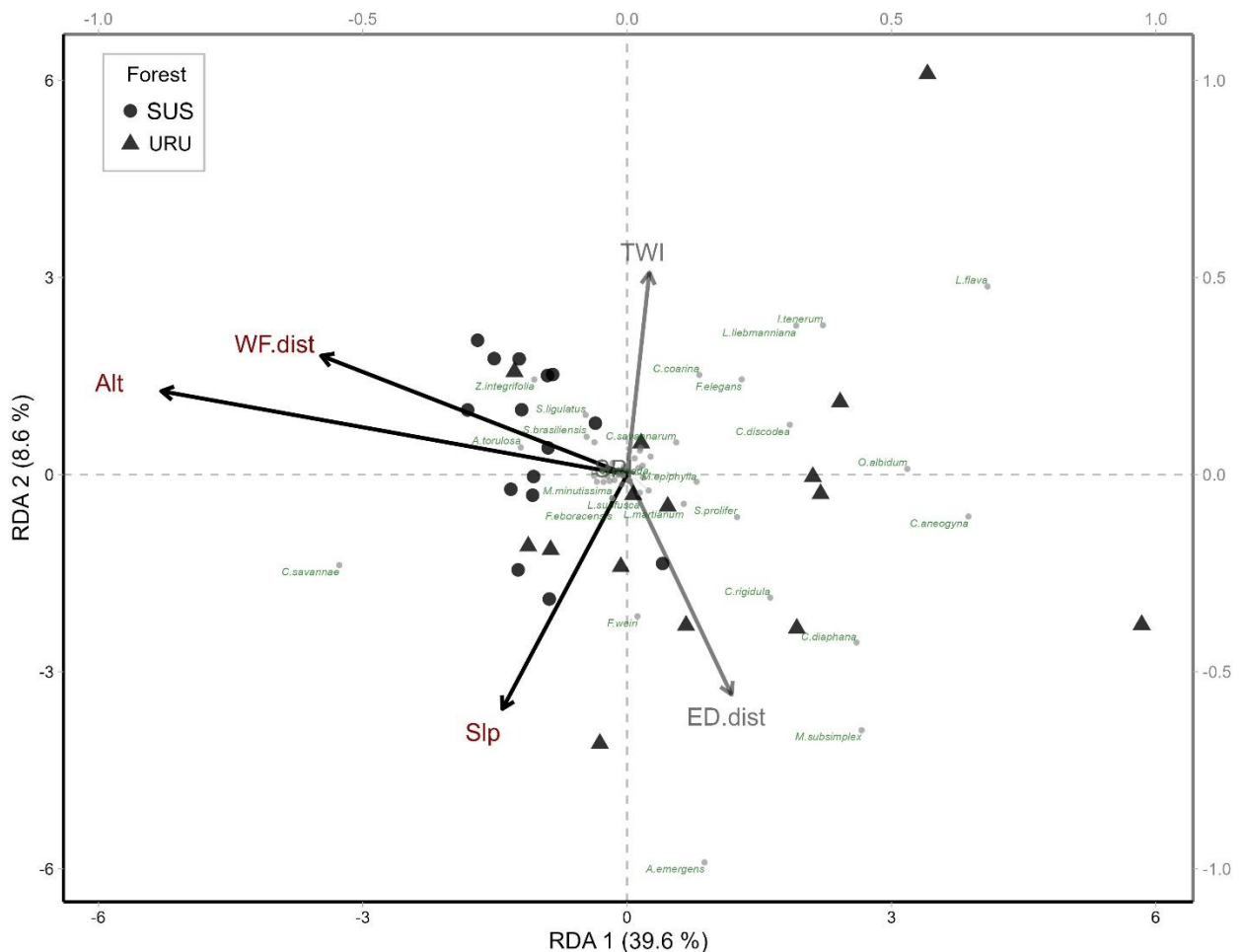


Figura 4. Efeito das variáveis espaciais sobre a composição de briófitas em florestas ripárias do PNNRP. Os pontos cinza representam o espaço de ordenação das 56 espécies coletadas. SUS, Floresta

da Cachoeira da Sussuapara; URU, Floresta da Cachoeira do Urubu; WF.dist, distância da cachoeira; Alt, altitude; Slp, declividade.

Foi identificado um limiar na estrutura da comunidade de briófitas e nas respostas das espécies em relação à altitude e à distância da cachoeira (Fig. 5A). Ao longo do gradiente altitudinal, detectou-se um limiar comunitário entre 413 e 458 m: três espécies tornaram-se mais abundantes com o aumento da altitude (*Acrolejeunea torulosa*, *Zoopsisidella integrifolia* e *Cheilolejeunea savannae*), enquanto seis espécies tornaram-se menos abundantes (*Cololejeunea diaphana*, *Lophocolea liebmanniana*, *Isopterygium tenerum*, *Cheilolejeunea aneogyna* e *Fissidens elegans*) (Fig. 5A). Em relação à distância da cachoeira, um limiar comunitário foi detectado em 557 m, e apenas três espécies apresentaram declínio de abundância com o aumento da distância (*Acrolejeunea emergens*, *Microcalpe subsimplex* e *Cheilolejeunea rigidula*) (Fig. 5B). Nenhuma espécie exibiu mudanças de limiar na abundância em relação à declividade.

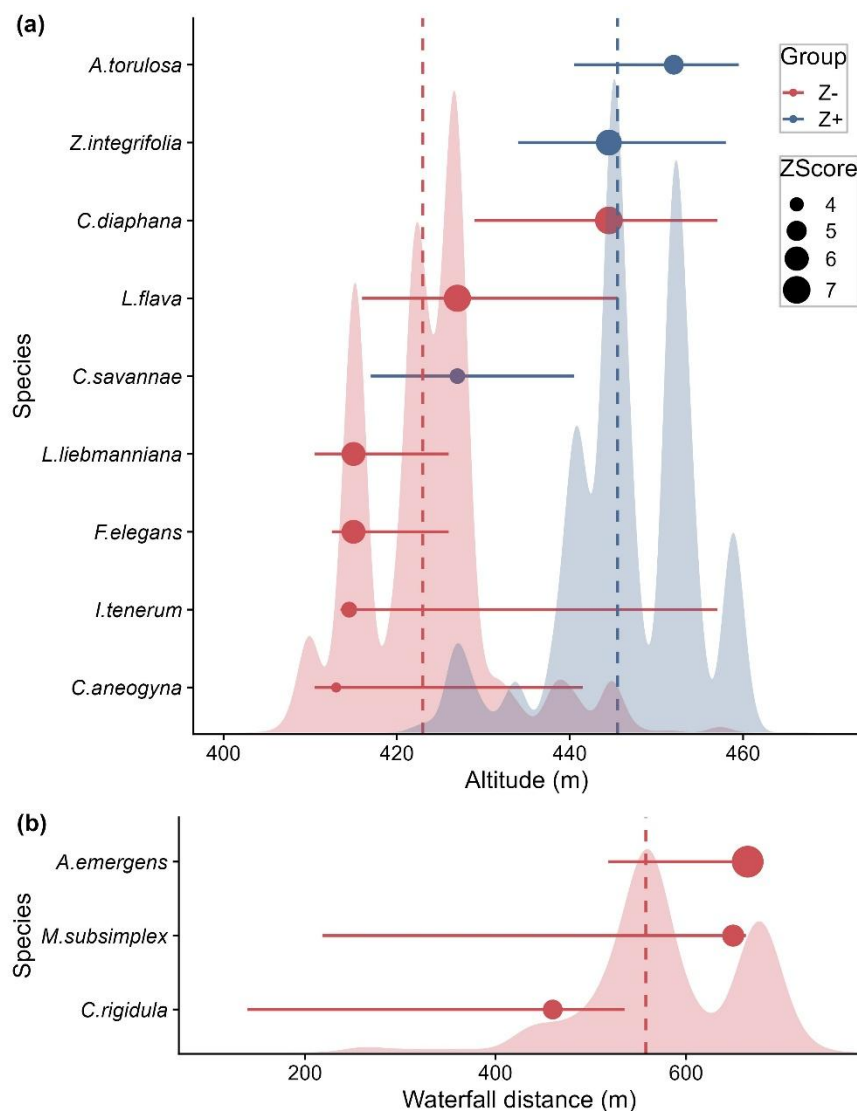


Figura 5. Resultados da análise de limiar de táxons indicadores (TITAN) em florestas ripárias do

Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba. (A) Limiares em nível de comunidade (linhas verticais tracejadas) e em nível de espécie (linhas horizontais contínuas) ao longo do gradiente altitudinal. (B) Limiares ao longo do gradiente de distância da cachoeira. Respostas positivas (Z+) indicam táxons tolerantes que aumentam em frequência e abundância além do limiar, enquanto respostas negativas (Z-) representam táxons sensíveis que apresentam declínio.

Discussão

Efeito dos fatores topográficos

A altitude é considerada um preditor relevante para comunidades vegetais, podendo moldar a diversidade florística mesmo ao longo de gradientes altitudinais reduzidos (Austrheim et al., 2005; Zhu et al., 2009; Salas-Morales & Meave, 2012; Moeslund et al., 2013; Silva et al., 2014). Nossos resultados reforçam esse padrão, demonstrando que a altitude influencia significativamente a riqueza, a abundância e a composição das briófitas em florestas ripárias, mesmo dentro de uma variação altitudinal modesta, de cerca de 100 m. Oliveira & Ter Steege (2015) também identificaram a altitude como o fator mais significativo na estruturação das comunidades de briófitas em florestas amazônicas de terras baixas; entretanto, os autores não atribuíram significância estatística a essa variável devido à limitada variação altitudinal observada (~300 m).

Diferentemente do padrão comumente observado, no qual a altitude influencia positivamente a riqueza e a abundância, resultando em aumento da riqueza de espécies da base ao topo em diversos grupos vegetais (Grytnes et al., 2006; Stehn et al., 2010; Ah-Peng et al., 2012; Sun et al., 2013), nossos resultados indicaram que a riqueza e a abundância de briófitas diminuem com o aumento da altitude nas florestas ripárias do Cerrado. Esse padrão provavelmente decorre da maior umidade em altitudes mais baixas, onde os cursos d'água criam micro-habitats adequados para o estabelecimento e a persistência das briófitas. Zonas ripárias em menores altitudes caracterizam-se por maior influência hidrológica, menor estresse climático e maior disponibilidade de nutrientes (Lyon & Sagers, 1998; Pielech et al., 2015). Em contraste, altitudes mais elevadas estão associadas a gradientes de escoamento mais íngremes, resultando em maior poder destrutivo durante eventos de cheia, o que afeta a diversidade e a composição das espécies (Bendix & Hupp, 2000; Pielech et al., 2015). Para briófitas, a riqueza e a diversidade em florestas ripárias tendem a ser maiores em áreas próximas aos cursos d'água e em altitudes mais baixas (Jonsson, 1997). Outros estudos sugerem que a altitude não atua como determinante direto da riqueza e da abundância de briófitas, mas exerce influência indireta por meio de condições microclimáticas e ambientais associadas ao ecossistema (Baldwin et al., 2012).

Em ambientes semiáridos da Caatinga, a redução da diversidade de briófitas com o aumento da altitude tem sido associada à degradação local do habitat causada por atividades agrícolas mais

intensivas em áreas mais elevadas, que impactam diretamente a cobertura vegetal e reduzem a disponibilidade e a estabilidade de substratos adequados para a colonização (Silva et al., 2019). Um declínio linear da riqueza de briófitas com o aumento da altitude também foi documentado em florestas de abeto (*Abies alba*) e faia (*Fagus sylvatica*) nos Pireneus Ocidentais, sendo impulsionado principalmente por mudanças microclimáticas associadas à elevação (Horvat et al., 2017). Esses resultados ressaltam a importância da altitude como um fator-chave na estruturação da diversidade local de briófitas. Contudo, a altitude deve ser compreendida menos como um fator isolado e mais como um proxy de gradientes ambientais subjacentes, incluindo estabilidade microclimática, umidade do solo, intensidade de distúrbios e disponibilidade de substratos (Baldwin et al., 2012; Moeslund et al., 2013).

É conhecido que a composição das comunidades de briófitas varia marcadamente ao longo do gradiente altitudinal, com espécies distintas dominando diferentes faixas de altitude (Sun et al., 2013). A identificação de um limiar comunitário em torno de 429 m sugere, entretanto, que mesmo variações altitudinais modestas (~50 m neste estudo) podem influenciar a distribuição das briófitas em florestas ripárias, apesar da visão predominante de que gradientes mais amplos (>400 m) sejam preditores mais importantes da composição comunitária (Frahm & Gradstein, 1991; Frahm & Ohlemüller, 2001; Ah-Peng et al., 2007; Grau et al., 2007; Coelho et al., 2021; Puglisi & Sciandrello, 2023).

Entre as espécies indicadoras identificadas pela análise TITAN, *Lejeunea flava*, *Cololejeunea diaphana*, *Isopterygium tenerum*, *Cheilolejeunea aneogyna* e *Lophocolea liebmanniana* são conhecidas por apresentarem nichos ecológicos amplos e serem consideradas generalistas quanto à tolerância à exposição solar (Pantoja et al., 2015; Fagundes et al., 2016; Oliveira-da-Silva & Ilkiu-Borges, 2018). No entanto, essas espécies apresentaram declínio significativo em frequência e ocorrência, indicando dificuldade de colonização em áreas mais elevadas, mais próximas ao cerrado sensu stricto, uma fitofisionomia dominada por árvores baixas, inclinadas e tortuosas, intercaladas por arbustos, subarbustos e um estrato herbáceo proeminente. Essas espécies estiveram ausentes em manchas de savana amazônica (cerrado amazônico) amostradas em cinco regiões da Baixa Amazônia (Macedo et al., 2022). De acordo com o levantamento florístico de Silva et al. (2024), *Isopterygium tenerum* foi a única espécie registrada no cerrado sensu stricto do PNNRP, sugerindo que, apesar de seus nichos amplos, essa fitofisionomia impõe restrições ambientais à ocorrência dessas espécies.

Por outro lado, *Acrolejeunea torulosa*, *Cheilolejeunea savannae* e *Zoopsidella integrifolia* são espécies comumente encontradas em ambientes mais abertos e sujeitos à limitação hídrica, como o cerrado sensu stricto e florestas secas da Caatinga (Gradstein, 1994; Macedo et al., 2020; Bastos & Silva, 2023). *Acrolejeunea torulosa* destaca-se por características morfológicas que aumentam sua capacidade de colonizar ambientes mais abertos ou bordas florestais, com alta incidência luminosa e baixa disponibilidade de água (Gradstein, 1994; Fagundes et al., 2016). Seus lóbulos, largos e

alongados (variando de 2/5 a 1/2 do comprimento do lobo foliar), apresentam maior capacidade de armazenamento de água, e a pigmentação avermelhada das células protege a clorofila e o DNA contra danos potenciais causados pela radiação ultravioleta (Gradstein, 1994; Gradstein & Costa, 2003; Glime & Chavoutier, 2017). *Cheilolejeunea savannae* foi descrita com base em espécimes coletados em savanas amazônicas e é tipicamente registrada em habitats com alta exposição solar (Macedo et al., 2020; Bastos & Silva, 2023; Silva et al., 2024). *Zoopsidella integrifolia* é amplamente registrada no cerrado sensu stricto, bem como em florestas ripárias e de terra firme (Sierra et al., 2018; Silva et al., 2024). As exigências ecológicas dessas espécies podem explicar suas respostas ao aumento da altitude e da distância da cachoeira, conforme observado nos limiares identificados para a comunidade de briófitas.

A declividade não afetou a riqueza de espécies, mas influenciou negativamente a abundância. Em outros estudos, a declividade afetou a riqueza apenas quando a abundância foi considerada, sugerindo que encostas íngremes não necessariamente reduzem o número de espécies presentes, mas limitam a abundância das espécies mais comuns, afetando a dinâmica comunitária (Shershen et al., 2024). Em contraste, nossos resultados indicam que, embora a declividade tenha influenciado a composição das espécies, ela explicou apenas uma parcela relativamente modesta da variabilidade total dos dados (8,61%). A composição de briófitas em florestas ripárias é influenciada pela declividade principalmente devido à formação de micro-habitats específicos, especialmente ao longo das margens dos cursos d'água (Luis et al., 2015). Entretanto, a frequência de cheias pode levar à instabilidade dos substratos, resultando em mudanças periódicas na composição das espécies e selecionando espécies mais adaptadas à proximidade dos cursos d'água e a terrenos mais íngremes (Hespanhol et al., 2011). No presente estudo, a declividade não apresentou respostas de limiar segundo a análise TITAN, e nenhuma espécie foi identificada como indicadora associada a essa variável.

Efeitos das variáveis espaciais

A distância da cachoeira foi um preditor importante da composição das espécies de briófitas nas florestas ripárias do Cerrado brasileiro. A variação abiótica associada à distância da cachoeira afetou diretamente a composição das briófitas, uma vez que áreas próximas à cachoeira oferecem um microclima mais favorável à persistência e ao desenvolvimento de espécies mais sensíveis (Rofifah et al., 2024). Cachoeiras atuam como refúgios para comunidades de briófitas ao fornecerem microclima estável e substratos consistentes (Patiño et al., 2010). Em um estudo conduzido por Nakanishi (2002) na ilha de Kyushu, Japão, a composição das espécies de briófitas mudou de forma mais acentuada com o aumento da distância da cachoeira, padrão atribuído à variação microclimática,

com redução da umidade à medida que a distância aumentava, favorecendo espécies mais adaptadas a condições secas. Um padrão semelhante foi observado no presente estudo.

A distância da cachoeira influenciou negativamente apenas a composição das espécies nas florestas ripárias estudadas. *Acrolejeunea emergens*, *Microcalpe subsimplex* e *Cheilolejeunea rigidula* foram particularmente sensíveis ao aumento da distância, apresentando associação negativa com essa variável espacial. Essas espécies são consideradas especialistas adaptadas ao sol ou generalistas ecológicas (Alvarenga & Pôrto, 2007; Pantoja et al., 2015; Oliveira-da-Silva & Ilkiu-Borges, 2018) e, portanto, seriam esperadas como mais tolerantes à variação ambiental. Ainda assim, embora a distância da cachoeira não tenha afetado significativamente a riqueza ou a abundância, ela influenciou espécies com nichos ecológicos amplos ou presumivelmente mais tolerantes a microclimas secos. Esse resultado reforça a noção de que a vegetação de cerrado pode impor condições limitantes ao estabelecimento de espécies, mesmo para aquelas com ampla tolerância ecológica.

Conclusões

Este estudo representa um dos poucos esforços voltados à investigação da influência de fatores topográficos e espaciais sobre comunidades de briófitas no domínio do Cerrado. Nossos resultados demonstram que altitude, declividade e distância da cachoeira estão entre os principais determinantes da riqueza, da abundância e da composição das espécies em florestas ripárias, cada um exercendo níveis e padrões distintos de influência. Notavelmente, mesmo variações altitudinais sutis moldaram significativamente a distribuição das briófitas, provavelmente em função de condições microclimáticas mais favoráveis em altitudes mais baixas próximas aos cursos d'água, desafiando padrões comumente observados de diversidade florística. Esses achados ressaltam a importância de considerar a singularidade da paisagem (isto é, o Cerrado brasileiro) ao avaliar escalas de variação altitudinal.

A sensibilidade das briófitas à umidade ficou evidente pelo efeito da distância da cachoeira sobre a composição das espécies, reafirmando o papel das cachoeiras como micro-habitats que oferecem condições favoráveis à persistência dessas comunidades. Em contraste, a declividade influenciou negativamente a abundância e a composição, indicando que terrenos mais íngremes podem restringir a distribuição das briófitas. Mesmo caracterizadas por gradientes espaciais e topográficos sutis, as florestas ripárias fornecem habitats distintos que sustentam considerável diversidade de briófitas. Esses resultados evidenciam a complexidade dos fatores ambientais que moldam a biodiversidade nos ecossistemas do Cerrado brasileiro, particularmente nas florestas ripárias, e contribuem para o avanço do conhecimento e da conservação dessas comunidades. A proteção dos recursos hídricos e da heterogeneidade ambiental é essencial para a manutenção das

comunidades de briófitas e deve ser parte integrante das estratégias de conservação e dos planos de manejo.

Financiamento

O estudo foi apoiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES), por meio do Programa de Desenvolvimento da Pós-Graduação – Amazônia Legal (PDPG-AL), no âmbito da proposta “Estudos integrados da biodiversidade vegetal para conservação e manejo da Amazônia” (CAPES/Processo nº 88881.510208/2020-01; Concessão nº 804/2020). Apoio adicional foi fornecido pela Fundação de Amparo à Pesquisa e ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico do Maranhão (FAPEMA), por meio do Processo Universal nº 01271/2016, sob a coordenação da Dra. Rozijane Santos Fernandes. A primeira autora também recebeu bolsa financiada pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

Agradecimentos

Agradecemos o apoio de Janeil Lustosa de Oliveira (gestora do PNNRP), da brigada de incêndio do parque e de Stelio Chaves pela assistência durante as expedições de campo. Agradecemos a Dennis Hyde pelo fornecimento de imagens do PNNRP, bem como ao Editor e aos Revisores pelos comentários valiosos que aprimoraram o manuscrito.

Contribuições dos Autores

J.P.S., A.L.I.B. e T.T.G.T. conceberam a questão de pesquisa e delineararam os experimentos. J.P.S., R.S.F. e A.L.I.B. realizaram o trabalho de campo e a coleta de dados. T.T.G.T. e R.P.S.A. conduziram as análises estatísticas. J.P.S. redigiu a versão original do manuscrito e realizou a pesquisa bibliográfica. A.L.I.B., R.S.F., T.T.G.T. e R.P.S.A. contribuíram com a redação (revisão e edição). Todos os autores forneceram feedback crítico e aprovaram a versão final do manuscrito.

Conflito de interesse

Declaramos que não há conflitos de interesse (pessoais, científicos, comerciais, políticos ou financeiros) neste manuscrito.

Disponibilidade de dados

Os dados gerados neste estudo estão disponíveis online no material suplementar eletrônico.

Referências

- Ah-Peng C, Chuah-Petiot M, Descamps-Julien B, Bardat J, Stamenoff P, Strasberg D. 2007. Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in La Réunion. *Diversity and Distribution* 13: 654–662. doi: 10.1111/j.1472-4642.2007.00393.x
- Ah-Peng C, Selvagem N, Kluge J, et al. 2012. Bryophyte diversity and range size distribution along two altitudinal gradients: continent vs. island. *Acta Oecologica* 42: 58–65.
- Almeida TS, Almeida RPS, Fabricante JR. 2021. Variáveis climáticas influenciam a riqueza, composição e distribuição de plantas exóticas invasoras? *Scientia Plena* 17: 1–17. doi: 10.14808/sci.plena.2021.072401
- 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. doi: 10.1016/j.biocon.2006.08.031
- Austrheim G, Hassel K, Mysterud A. 2005. The role of life history traits for bryophyte community patterns in two contrasting alpine regions. *The Bryologist* 108: 259–271. doi: 10.1639/0007-2745(2005)108[0259:TROLHT]2.0.CO;2
- Baker ME, King RS. 2010. A new method for detecting and interpreting biodiversity and ecological community thresholds. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 25–37. doi: 10.1111/j.2041-210X.2009.00007.x
- Baker ME, King RS, Khale D. 2023. *TITAN2: Threshold Indicator Taxa Analysis*. R package version 2.4.3. <https://CRAN.R-project.org/package=TITAN2>
- Baldwin LK, Petersen CL, Bradfield GE, Jones WM, Black ST, Karakatsoulis J. 2012. Bryophyte response to forest canopy treatments within the riparian zone of high-elevation small streams. *Canadian Journal of Forest Research* 42: 141–156. doi: 10.1139/x11-165
- Barton K. 2020. *MuMIn: Multi-Model Inference*. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bastos CJP, Gradstein SR. 2020a. The genus *Cheilolejeunea* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae) in tropical America. *Nova Hedwigia* 111: 287–335. doi: 10.1127/nova_hedwigia/2020/0596
- Bastos CJP, Gradstein SR. 2020b. The genus *Lejeunea* Lib. (Lejeuneaceae, Marchantiophyta) in Brazil. *Phytotaxa* 453: 55–107. doi: 10.11646/phytotaxa.453.2.1
- Bastos CJP, Silva FVS. 2023. Notas sobre a ocorrência de *Cheilolejeunea savannae* L.P. Macedo, Ilk.-Borg. & C.J. Bastos e *C. intertexta* (Lindenb.) Steph. no Brasil, e restabelecimento de *Cheilolejeunea compacta* (Steph.) M.E. Reiner (Lejeuneaceae, Jungermanniiidae). *Hoehnea* 50: e542022. doi: 10.1590/2236-8906e542022

- Bendix J, Hupp CR. 2000. Hydrological and geomorphological impacts on riparian plant communities. *Hydrological Processes* 14: 2977–2990. doi: 10.1002/1099-1085(200011/12)14:16/17<2977::AID-HYP130>3.0.CO;2-4
- Birks HJB, Heegaard E, Birks HH, Jonsgard B. 1998. Quantifying bryophyte–environment relationships. In: Bates JW, Ashton NW, Duckett JG (eds). *Bryology for the Twenty-First Century*. London: Maney Publishing and the British Bryological Society, 305–319.
- Bordin J, Yano O. 2013. *Fissidentaceae* (Bryophyta) do Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica de São Paulo* 22: 1–168.
- Bruun HH, Moen J, Virtanen R, Grytnes JA, Oksanen L, Angerbjörn A. 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of Vegetation Science* 17: 37–46. doi: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02421.x
- Buck WR. 1998. Pleurocarpous mosses from the West Indies. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 82: 1–400.
- Buck WR. 2003. *Guide to the plants of central French Guiana. Part 3: Mosses. Memoirs of the New York Botanical Garden* 76: 26–123.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd edn. New York: Springer-Verlag.
- Cacciatori C, Czerepko J, Lech P. 2022. Long-term changes in bryophyte diversity of central European managed forests depending on site environmental features. *Biodiversity and Conservation* 31: 2657–2681. doi: 10.1007/s10531-022-02449-y
- Carvalho-Silva M, Stech M, Soares-Silva LH, et al. 2017. A molecular phylogeny of the Sematophyllaceae s.l. (Hypnales) based on plastid, mitochondrial and nuclear markers, and its taxonomic implications. *Taxon* 66: 811–831. doi: 10.12705/664.2
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117–143. doi: 10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x
- Coelho MC, Gabriel R, Hespanhol H, Borges PA, Ah-Peng C. 2021. Bryophyte diversity along an elevational gradient on Pico Island (Azores, Portugal). *Diversity* 13: 162. doi: 10.3390/d13040162
- Costa TGA, Iwata BDF, Coelho JV, et al. 2018. Atributos de qualidade do solo sob fitofisionomias de cerrado sensu stricto e cerradão no Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba. *Revista Brasileira de Gestão Ambiental e Sustentabilidade* 5: 625–642. doi: 10.21438/rbgas.051016
- Crandall-Stotler B, Stotler RE, Long DG. 2009. Morphology and classification of the Marchantiophyta. In: Goffinet B, Shaw AJ (eds). *Bryophyte biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1–54.

- Eisenlohr PV, Alves LF, Bernacci LC, et al. 2013. Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 22: 2767–2783. doi: 10.1007/s10531-013-0553-x
- Fagundes DN, Tavares-Martins AC, Ilkiu-Borges AL, Moraes ER, Santos RDC. 2016. Riqueza e aspectos ecológicos das comunidades de briófitas (Bryophyta e Marchantiophyta) de um fragmento de Floresta de Terra Firme no Parque Ecológico de Gunma, Pará, Brasil. *Iheringia* 71: 72–84.
- Flores BM, Dechoum MS, Schmidt IB, et al. 2020. Tropical riparian forests in danger from large savanna wildfires. *Journal of Applied Ecology* 58: 419–430. doi: 10.1111/1365-2664.13794
- Frahm JP. 2002. Ecology of bryophytes along altitudinal and latitudinal gradients in Chile. *Tropical Bryology* 21: 67–79. doi: 10.11646/bde.21.1.12
- Frahm JP, Gradstein SR. 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography* 18: 669–678. doi: 10.2307/2845548
- Frahm JP, Ohlemüller R. 2001. Ecology of bryophytes along altitudinal and latitudinal gradients in New Zealand. *Tropical Bryology* 20: 117–137. doi: 10.11646/bde.20.1.20
- Francis AP, Currie DJ. 2003. A globally consistent richness–climate relationship for angiosperms. *American Naturalist* 161: 523–536. doi: 10.1086/368223
- Glime JM. 2017. Field taxonomy and collection methods. In: Glime JM (ed.). *Bryophyte ecology*. Houghton, MI: Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1>
- Glime JM, Chavoutier L. 2017. Glossary. In: Glime JM (ed.). *Bryophyte ecology*, Vol. 3. Houghton, MI: Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1>
- Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ. 2009. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. In: Goffinet B, Shaw AJ (eds). *Bryophyte biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 55–138.
- González del Tánago D, Martínez-Fernández V, Aguiar FC, et al. 2021. Improving river hydromorphological assessment through better integration of riparian vegetation: scientific evidence and guidelines. *Journal of Environmental Management* 292: 112730. doi: 10.1016/j.jenvman.2021.112730
- Gotelli NJ, Ellison AM. 2013. *A primer of ecological statistics*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Gradstein SR. 1994. *Lejeuneaceae: Ptychantheae, Brachiolejeuneae*. *Flora Neotropica* 62: 1–216.

Gradstein SR. 2021. *The liverworts and hornworts of Colombia and Ecuador*. Memoirs of the New York Botanical Garden, Vol. 121. Switzerland: Springer. doi: 10.1007/978-3-030-49450-6

Gradstein SR, Churchill SP, Salazar-Allen N. 2001. *Guide to the bryophytes of tropical America*. Memoirs of the New York Botanical Garden, Vol. 86. New York: New York Botanical Garden Press.

Gradstein SR, Costa DP. 2003. *The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil*. Memoirs of the New York Botanical Garden, Vol. 87. New York: New York Botanical Garden Press.

Gradstein SR, Ilkiu-Borges AL. 2009. *Guide to the plants of central French Guiana. Part 4: Liverworts and hornworts*. Memoirs of the New York Botanical Garden, Vol. 76. New York: New York Botanical Garden Press.

Grau O, Grytnes JA, Birks HJB. 2007. A comparison of altitudinal species richness patterns of bryophytes with other plant groups in Nepal, Central Himalaya. *Journal of Biogeography* 34: 1907–1915. doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01745.x

Gruber S, Peckham S. 2009. Land-surface parameters and objects in hydrology. *Developments in Soil Science* 33: 171–194. doi: 10.1016/S0166-2481(08)00007-X

Grytnes JA, Heegaard E, Ihlen PG. 2006. Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. *Acta Oecologica* 29: 241–246. doi: 10.1016/j.actao.2005.10.007

He X, He KS, Hyvönen J. 2016. Will bryophytes survive in a warming world? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 19: 49–60. doi: 10.1016/j.ppees.2016.02.005

Heino J, Heikki M, Kotanen J, Muotka T. 2007. Ecological filters and variability in stream macroinvertebrate communities: do taxonomic and functional structure follow the same path. *Ecography* 30: 217–230. doi: 10.1111/j.0906-7590.2007.04894.x

Hespanhol H, Séneca A, Figueira R, Sérgio C. 2011. Microhabitat effects on bryophyte species richness and community distribution on exposed rock outcrops in Portugal. *Plant Ecology & Diversity* 4: 251–264. doi: 10.1080/17550874.2011.616546

Hoffmann WA, Jaconis SY, McKinley KL, Geiger EL, Gotsch SG, Franco AC. 2012. Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna–forest boundaries. *Austral Ecology* 37: 634–643. doi: 10.1111/j.1442-9993.2011.02324.x

Holland JD, Bert DG, Fahrig L. 2004. Determining the spatial scale of species' response to habitat. *Bioscience* 54: 227–233. doi: 10.1641/0006-3568(2004)054[0227:DTSSOS]2.0.CO;2

Horvat V, Heras P, García-Mijangos I, Biurrun I. 2017. Intensive forest management affects bryophyte diversity in the western Pyrenean silver fir–beech forests. *Biological Conservation* 215: 81–91. doi: 10.1016/j.biocon.2017.09.007

Hough-Snee N, Laub BG, Merritt DM, et al. 2015. Multi-scale environmental filters and niche partitioning govern the distributions of riparian vegetation guilds. *Ecosphere* 6: 1–22. doi: 10.1890/ES15-00064.1

Hylander K, Dynesius M, Jonsson BG, Nilsson C. 2005. Substrate form determines the fate of bryophytes in riparian buffer strips. *Ecological Applications* 15: 674–688. doi: 10.1890/04-0570

ICMBio. 2021. *Plano de Manejo—Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba e da Área de Proteção Ambiental Serra da Tabatinga*. 1st edn. Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio).

Jonsson BG. 1997. Riparian bryophyte vegetation in the Cascade mountain range, northwest USA: patterns at different spatial scales. *Canadian Journal of Botany* 75: 744–761. doi: 10.1139/b97-085.

Kerr JT, Packer L. 1997. Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature* 385: 252–254. doi: 10.1038/385252a0

Kimmerer RW, Allen TFH. 1982. The role of disturbance in the pattern of a riparian bryophyte community. *American Midland Naturalist* 107: 370–383. doi: 10.2307/2425387

King RS, Baker ME. 2014. Use, misuse, and limitations of Threshold Indicator Taxa Analysis (TITAN) for natural resource management. In: Guntenspergen GR (ed.). *Application of threshold concepts in natural resource decision making*. New York: Springer, 231–254. doi: 10.1007/978-1-4899-8041-0_11

Lenza E, Santos JO, Maracahipes-Santos L. 2015. Species composition, diversity, and vegetation structure in a gallery forest–cerrado sensu stricto transition zone in eastern Mato Grosso, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 29: 327–338. doi: 10.1590/0102-33062014abb3697

Luis L, Bergamini A, Sim-Sim M. 2015. Which environmental factors best explain variation of species richness and composition of stream bryophytes? A case study from mountainous streams in Madeira Island. *Aquatic Botany* 123: 37–46. doi: 10.1016/j.aquabot.2015.01.010

Lyon J, Sagers CL. 1998. Structure of herbaceous plant assemblages in a forested riparian landscape. *Plant Ecology* 138: 1–16. doi: 10.1023/A:1009705912710

Ma W, He JS, Yang Y, et al. 2010. Environmental factors covary with plant diversity–productivity relationships among Chinese grassland sites. *Global Ecology and Biogeography* 19: 233–243. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00508.x

MacArthur RH, MacArthur JW. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594–598. doi: 10.2307/1932254

Macedo LPC, Bastos CJP, Ilkiu-Borges AL. 2020. On a new species of *Cheilolejeunea* (Spruce) Steph. (Lejeuneaceae, Marchantiophyta) from Amazonian savannas. *Nova Hedwigia* 111: 77–85. doi: 10.1127/nova_hedwigia/2020/0594

- Macedo LP, Tavares-Martins ACC, Ilkiu-Borges AL. 2022. Bryophytes in Amazon savannas: richness and composition in disjunct areas in the eastern Amazon. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 94: e20200465. doi: 10.1590/0001-3765202220200465
- Méndez-Toribio M, Meave JA, Zermeño-Hernández I, Ibarra-Manríquez G. 2016. Effects of slope aspect and topographic position on environmental variables, disturbance regime and tree community attributes in a seasonal tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 27: 1094–1103. doi: 10.1111/jvs.12455
- Moeslund JE, Arge L, Bøcher PK, Dalgaard T, Svenning JC. 2013. Topography as a driver of local terrestrial vascular plant diversity patterns. *Nordic Journal of Botany* 31: 129–144. doi: 10.1111/j.1756-1051.2013.00082.x
- Montgomery DR. 1999. Process domains and the river continuum. *Journal of the American Water Resources Association* 35: 397–410. doi: 10.1111/j.1752-1688.1999.tb03598.x
- Moore ID, Grayson RB, Ladson AR. 1991. Digital terrain modelling: a review of hydrological, geomorphological, and biological applications. *Hydrological Processes* 5: 3–30. doi: 10.1002/hyp.3360050103
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GA, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858. doi: 10.1038/35002501
- Nakanishi K. 2002. Vegetational diversity of bryophyte communities in relation to environmental gradients. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 92: 211–224. doi: 10.18968/jhbl.92.0_211
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, et al. 2019. *vegan*: community ecology package. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliveira-da-Silva FR, Ilkiu-Borges AL. 2018. Briófitas (Bryophyta e Marchantiophyta) das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil. *Rodriguésia* 69: 1405–1416. doi: 10.1590/2175-7860201869334
- Oliveira SM, ter 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. doi: 10.1111/1365-2745.12359
- Pantoja ACC, Ilkiu-Borges AL, Tavares-Martins ACC, Garcia ET. 2015. Bryophytes in fragments of Terra Firme forest on the great curve of the Xingu River, Pará state, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 75: 238–249. doi: 10.1590/1519-6984.02814BM
- Parrish MC, Hepinstall-Cymerman J. 2012. Associations between multiscale landscape characteristics and breeding bird abundance and diversity across urban–rural gradients in northeastern Georgia, USA. *Urban Ecosystems* 15: 559–580. doi: 10.1007/s11252-011-0191-6

Patiño J, Hylander K, González-Mancebo JM. 2010. Effect of forest clear-cutting on subtropical bryophyte communities in waterfalls, on dripping walls, and along streams. *Ecological Applications* 20: 1648–1663. doi: 10.1890/09-1086.1

Pielech R. 2021. Plant species richness in riparian forests: comparison to other forest ecosystems, longitudinal patterns, role of rare species and topographic factors. *Forest Ecology and Management* 496: 119400. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119400

Pielech R, Anioł-Kwiatkowska J, Szczęśniak E. 2015. Landscape-scale factors driving plant species composition in mountain streamside and spring riparian forests. *Forest Ecology and Management* 347: 217–227. doi: 10.1016/j.foreco.2015.03.038

Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D. 2020. *nlme*: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-147. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>

Proctor MC, Oliver MJ, Wood AJ, et al. 2007. Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *The Bryologist* 110: 595–621. doi: 10.1639/0007-2745(2007)110[595:DIBAR]2.0.CO;2

Puglisi M, Sciandrello S. 2023. Bryophyte diversity and distribution patterns along elevation gradients of Mount Etna (Sicily), the highest active volcano in Europe. *Plants* 12: 2655. doi: 10.3390/plants12142655

QGIS Development Team. 2023. *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org/>

Rahbek C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224–239. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x

R Development Core Team. 2023. *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>

Renöfält BM, Nilsson C, Jansson R. 2005. Spatial and temporal patterns of species richness in a riparian landscape. *Journal of Biogeography* 32: 2025–2037. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01328.x

Richardson JS, Danehy RJ. 2007. A synthesis of the ecology of headwater streams and their riparian zones in temperate forests. *Forest Science* 53: 131–147.

Rofifah S, Ilmiatunnisa R, Hakimah W, et al. 2024. The influence of waterfall distance on bryophytes diversity in the Coban Rondo Waterfall area, Pujon, Malang. *Jurnal Biologi Lingkungan, Industri dan Kesehatan* 10: 210–221. doi: 10.31289/biolink.v10i2.11014

Salas-Morales SH, Meave JA. 2012. Elevational patterns in the vascular flora of a highly diverse region in southern Mexico. *Plant Ecology* 213: 1209–1220. doi: 10.1007/s11258-012-0077-6

Schloerke B, Crowley J, Cook D, et al. 2021. *GGally*: extension to ‘ggplot2’. R package version 2.1.2. <https://CRAN.R-project.org/package=GGally>

- Shershen E, Stehn SE, Budke JM. 2024. Environmental determinants of bryophyte community change over time. *Ecosphere* 15: e4924. doi: 10.1002/ecs2.4924
- Sierra AM, Vanderpoorten A, Gradstein SR, Pereira MR, Bastos CJP, Zartman CE. 2018. Bryophytes of Jaú National Park (Amazonas, Brazil): estimating species detectability and richness in a lowland Amazonian megareserve. *The Bryologist* 121: 571–588. doi: 10.1639/0007-2745-121.4.571
- Silva JF, Fariñas MR, Felfili JM, Klink CA. 2006. Spatial heterogeneity, land use and conservation in the cerrado region of Brazil. *Journal of Biogeography* 33: 536–548. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01422.x
- Silva JP, Fernandes RS, Ilkiu-Borges AL. 2024. Bryophytes in one of the largest and little-studied conservation units in the Brazilian Cerrado: Nascentes do Rio Parnaíba National Park. *Acta Botanica Brasilica* 38: e20240020. doi: 10.1590/1677-941X-ABB-2024-0020
- Silva JB, Germano SR, Maciel-Silva AS, Santos ND. 2019. A small elevational gradient shows negative bottom-to-top bryophyte richness in a seasonally dry forest in Brazil. *Cryptogamie Bryologie* 40: 219–231. doi: 10.5252/cryptogamie-bryologie2019v40a17
- Silva FKG, Lopes SF, Lopez LCS, Melo JIM, Trovão DMB. 2014. Patterns of species richness and conservation in the Caatinga along elevational gradients in a semiarid ecosystem. *Journal of Arid Environments* 110: 47–52. doi: 10.1016/j.jaridenv.2014.05.011
- Stehn SE, Webster CR, Glime JM, Jenkins MA. 2010. Elevational gradients of bryophyte diversity, life forms, and community assemblage in the southern Appalachian Mountains. *Canadian Journal of Forest Research* 40: 2164–2174. doi: 10.1139/X10-156
- Stein A, Gerstner K, Kreft H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17: 866–880. doi: 10.1111/ele.12277
- Sun SQ, Wu YH, Wang GX, et al. 2013. Bryophyte species richness and composition along an altitudinal gradient in Gongga Mountain, China. *PLoS One* 8: e58131. doi: 10.1371/journal.pone.0058131
- Tamme R, Hiiesalu I, Laanisto L, Szava-Kovats R, Pärtel M. 2010. Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science* 21: 796–801. doi: 10.1111/j.1654-1103.2010.01185.x
- TOPODATA. 2024. Banco de Dados Geomorfométricos do Brasil. <http://www.dsr.inpe.br/topodata/index.php>
- Vanderpoorten A, Engels P. 2002. The effects of environmental variation on bryophytes at a regional scale. *Ecography* 25: 513–522. doi: 10.1034/j.1600-0587.2002.250501.x

Victorero L, Robert K, Robinson LF, Taylor ML, Huvenne VA. 2018. Species replacement dominates megabenthos beta diversity in a remote seamount setting. *Scientific Reports* 8: 4152. doi: 10.1038/s41598-018-22296-8

Wan JZ, Wang CJ, Marquet PA. 2023. Environmental heterogeneity as a driver of terrestrial biodiversity on a global scale. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 47: 912–930. doi: 10.1177/03091333231189045

Wickham H. 2016. *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York: Springer.

Wierzcholska S, Dyderski MK, Pielech R, et al. 2018. Natural forest remnants as refugia for bryophyte diversity in a transformed mountain river valley landscape. *Science of the Total Environment* 640: 954–964. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.05.340

Wisz MS, Pottier J, Kissling WD, et al. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88: 15–30. doi: 10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x

Yang Z, Liu X, Zhou M, et al. 2015. The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. *Scientific Reports* 5: 15723. doi: 10.1038/srep15723

Zhang X, Ci X, Hu J, et al. 2023. Riparian areas as a conservation priority under climate change. *Science of the Total Environment* 858: 159879. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.159879

Zhu Y, Jiang Y, Liu Q, Kang M, Spehn EM, Körner C. 2009. Elevational trends of biodiversity and plant traits do not converge—a test in the Helan Range, NW China. *Plant Ecology* 205: 273–283. doi: 10.1007/s11258-009-9616-1

Informações suplementares (CAPÍTULO II)

Figura S1. Painel de correlação entre as variáveis predictoras no modelo espacial para as parcelas de floresta ripária. As linhas pretas indicam as tendências; não foram encontradas correlações significativas. Variáveis: Altitude (Alt), Declividade (Slp), Distância da cachoeira (WF.dist), Distância da borda adjacente do cerrado (ED.dist), Índice de Potência do Escoamento (SPI) e Índice de Umidade Topográfica (TWI).

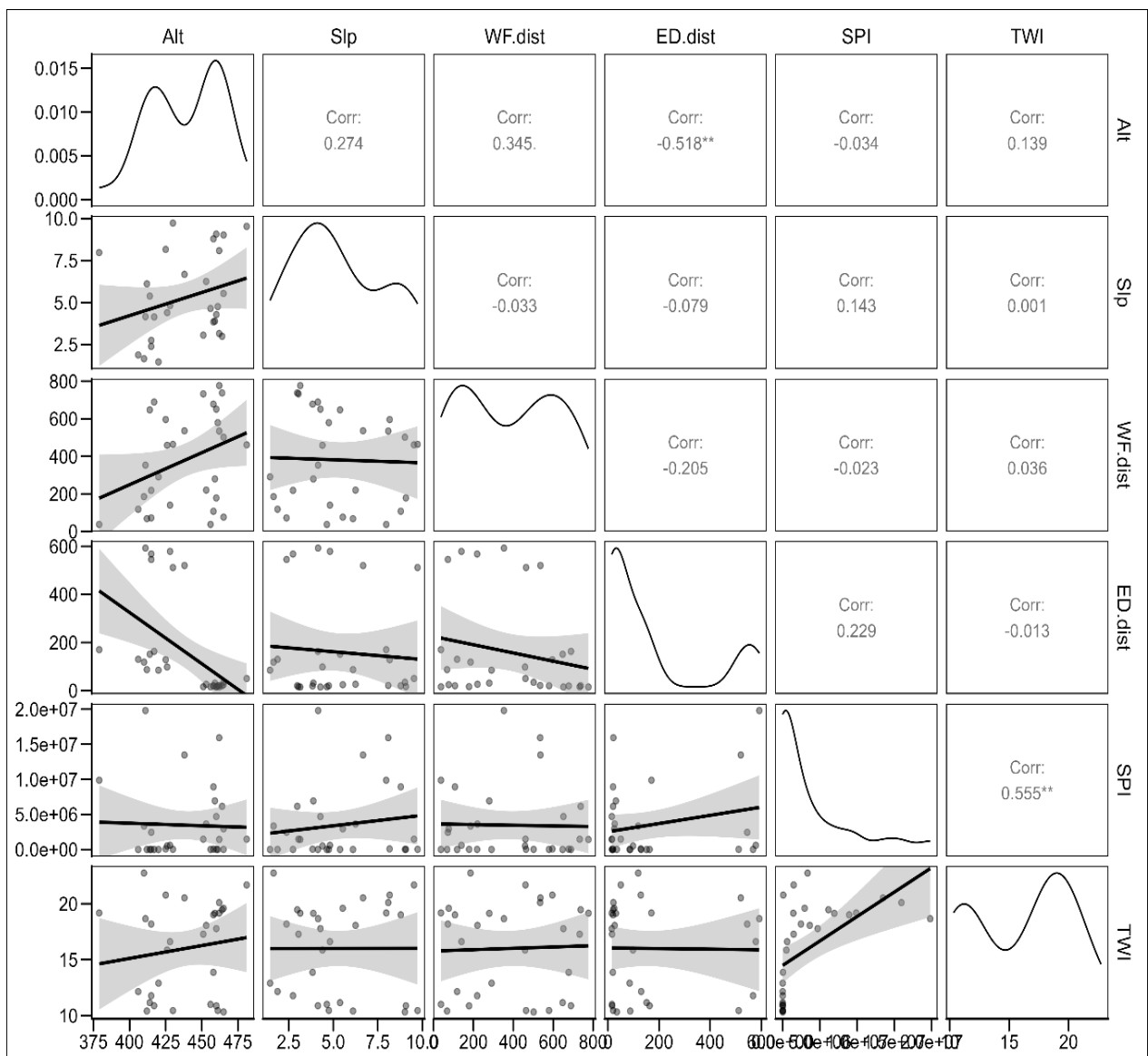


Figura S2. Gráficos diagnósticos para modelos lineares generalizados. (A–C) Modelo para riqueza de espécies (mod.riq1): (A) histograma dos resíduos, (B) gráfico Q–Q normal e (C) resíduos padronizados versus valores ajustados. (D–F) Modelo para abundância (mod.abund1): (D)

histograma dos resíduos, (E) gráfico Q–Q normal e (F) resíduos padronizados versus valores ajustados.

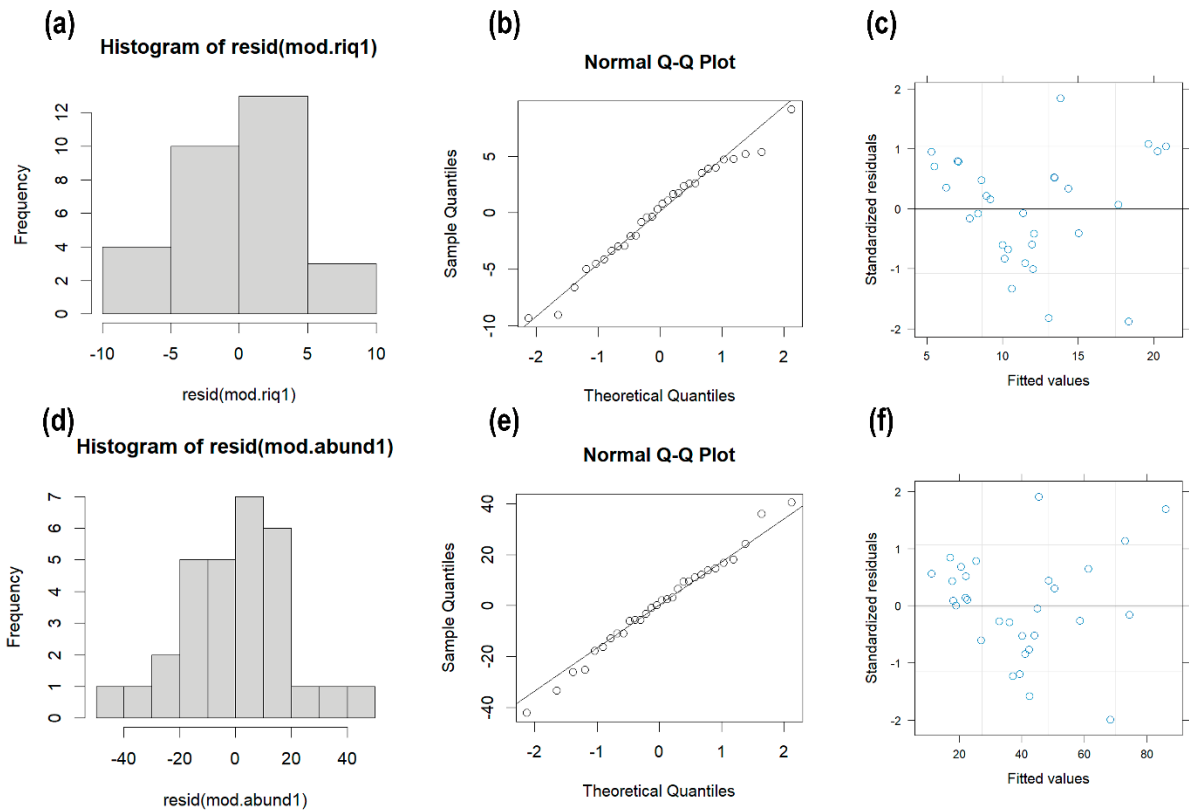


Tabela S1. Lista de espécies de briófitas registradas na Floresta da Cachoeira da Sussuapara (SUS) e na Floresta da Cachoeira do Urubu (URU), no Parque Nacional das Nascentes do Rio Parnaíba.

Divisão/Família	espécies	Florestas	
		SUS	SSU
Bryophyta			
Calymperaceae	<i>Calymperes palisotii</i> Schwägr.	1	1
	<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	80	46
	<i>O. pulvinatum</i> (Dozy & Molk.) Mitt.	0	2
	<i>Syrrhopodon ligulatus</i> Mont.	9	16
	<i>S. prolifer</i> Schwägr.	32	10
Fissidentaceae	<i>Fissidens elegans</i> Brid.	19	1

	<i>F. hornschurchii</i> Mont.	0	3
	<i>F. submarginatus</i> Bruch	12	2
	<i>F. weirii</i> Mitt.	0	5
Hypnaceae	<i>Vesicularia vesicularis</i> (Schwägr.) Broth.	1	0
Leucobryaceae	<i>Campylopus savannarum</i> (Müll.Hal.) Mitt.	12	0
	<i>Leucobryum martianum</i> (Hornsch.) Hampe ex Müll.Hal.	5	1
Neckeraceae	<i>Neckeropsis disticha</i> (Hedw.) Kindb.	1	0
Pterobryaceae	<i>Henicodium geniculatum</i> (Mitt.) W.R.Buck	2	0
Pylaisiadelphaceae	<i>Isopterygium tenerifolium</i> Mitt.	3	1
	<i>I. tenerum</i> (Sw.) Mitt.	30	6
	<i>Taxithelium planum</i> (Brid.) Mitt.	1	0
Sematophyllaceae	<i>Brittonodoxa subpinnata</i> (Brid.) W.R.Buck et al.	1	4
	<i>Microcalpe subsimplex</i> (Hedw.) W.R.Buck	94	55
	<i>Trichosteleum subdemissum</i> (Besch.) A.Jaeger	3	1
<hr/>			
Marchantiophyta			
<hr/>			
Aneuraceae	<i>Riccardia cataractarum</i> (Spruce) Schiffn.	0	3
	<i>R. chamedryfolia</i> (With.) Grolle	0	5
Cephaloziaceae	<i>Odontoschisma variabile</i> (Lindenb. & Gottsche) Trevis.	3	1
Cephaloziellaceae	<i>Cylindrocolea planifolia</i> (Steph.) R.M.Schust.	2	0
Fossombroniaceae	<i>Fossombronia porphyrorhiza</i> (Nees) Prosk.	5	2
Frullaniaceae	<i>Frullania eboracensis</i> Lehm.	1	0
	<i>F. ericoides</i> (Nees) Mont.	4	0
	<i>F. gibbosa</i> Nees	1	2

Geocalycaceae	<i>Saccoginidium</i> sp.	1	0
Lejeuneaceae	<i>Acrolejeunea emergens</i> (Mitt.) Steph.	73	36
	<i>A. torulosa</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn.	2	25
	<i>Ceratolejeunea coarina</i> (Gottsche) Schiffn.	9	0
	<i>Cheilolejeunea acutangula</i> (Nees) Grolle	4	0
	<i>C. aneogyna</i> (Spruce) A.Evans	37	0
	<i>C. discoidea</i> (Lehm. & Lindenb.) Kachr. & R.M.Schust.	32	11
	<i>C. rigidula</i> (Mont.) R.M.Schust.	27	3
	<i>C. savannae</i> L.P.Macedo et al.	61	110
	<i>C. trifaria</i> (Reinw. et al.) Mizut.	1	0
	<i>Cololejeunea cardiocarpa</i> (Mont.) A.Evans	12	0
	<i>C. cornutissima</i> (R.M.Schust.) Stotler & Crand.-Stotl.	0	8
	<i>C. diaphana</i> A.Evans	56	1
	<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees	55	0
	<i>L. immersa</i> Spruce	4	0
	<i>L. laetevirens</i> Nees & Mont.	1	0
	<i>L. flaccida</i> Lindenb. & Gottsche	1	0
	<i>L. oligoclada</i> Spruce	10	0
	<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees) Schiffn.	3	2
	<i>Microlejeunea epiphylla</i> Bischl.	28	9
	<i>Myriocoleopsis minutissima</i> (Sm.) R.L.Zhu et al. subsp. <i>myriocarpa</i> (Nees & Mont.) R.L.Zhu et al.	1	0
	<i>Symbiezidium barbiflorum</i> (Lindenb. &	2	0

	Gottsche) A.Evans		
	<i>Thysananthus auriculatus</i> (Wilson & Hook.)	3	1
	Sukkharak & Gradst.		
Lepidoziaceae	<i>Monodactylopsis monodactyla</i> (Spruce)	0	8
	R.M.Schust		
	<i>Zoopsisidella antillana</i> (Steph.) R.M.Schust.	0	1
	<i>Z. integrifolia</i> (Spruce) R.M.Schust.	0	28
Lophocoleaceae	<i>Lophocolea liebmanniana</i> Gottsche	25	0
Pallaviciniaceae	<i>Symphyogyna brasiliensis</i> (Nees) Nees & Mont.	0	7
Plagiochilaceae	<i>Plagiochila disticha</i> (Lehm. & Lindenb.) Lindenb.	1	0
Total espécies		46	34
Total espécimens		771	418

Tabela S2. Resultados da análise PERMANOVA mostrando a relação entre a composição de espécies de briófitas e as variáveis espaciais. (Alt: altitude; WF.dist: distância até a cachoeira; Slp: declividade; ED.dist: distância até a borda; TWI: Índice de Umidade Topográfica; SPI: Índice de Potência do Escoamento; SS: Soma de Quadrados).

Preditor	df	SS	R ²	Pseudo F	p
Alt	1	1.2760	0.20095	7.9188	< 0.001
WF.dist	1	0.5049	0.07951	3.1331	<0.0062
Slp	1	0.3664	0.05770	2.2740	< 0.0332
ED.dist	1	0.2210	0.03481	1.3716	0.1913

TWI	1	0.1783	0.02808	1.1064	0.3255
SPI	1	0.0972	0.01531	0.6032	0.7902
Residual	23	3.7062	0.58365		
Total	29	6.3501	1		

Os valores de p considerados significativos ($p < 0,05$), com base nos testes de permutação, estão destacados em negrito.

Tabela S3. Resultados da análise TITAN com base no Índice de Valor Indicador (IndVal), frequência de ocorrência (Freq.), escore z (z-score), ponto de mudança estimado (change point), intervalo de confiança (X5.–X95.), probabilidade observada (Prob.) e pureza do indicador (purity). Os valores $fsumz^+$ e $fsumz^-$ representam a soma dos escores z das espécies indicadoras com significância estatística, com respostas positivas e negativas, respectivamente. (Alt: altitude; WF.dist: distância até a cachoeira; Slp: declividade).

Variável/espécie	Group	IndVal	Freq.	Zscore	Change point			Prob.	Purity
					Obs.	X5.	X95.		
Alt									
	$fsumz^+$				444.5	430.0	458.0		
<i>A.torulosa</i>	Z+	66.8	11.0	5.0	452.0	440.5	459.5	<0.01	1.0
<i>C.savannae</i>	Z+	71.4	27.0	4.2	427.0	417.0	440.5	<0.01	1.0
<i>Z.integrifolia</i>	Z+	73.3	11.0	6.5	444.5	434.0	458.0	<0.01	1.0
	$fsumz^-$				429.0	413.5	438.5		
<i>C.aneogyna</i>	Z-	45.9	7.0	3.6	410.5	410.5	441.5	<0.01	1.0
<i>C.diaphana</i>	Z-	85.2	14.0	7.0	444.5	429.0	457.0	<0.01	1.0
<i>F.elegans</i>	Z-	75.8	8.0	5.8	415.5	412.5	426.0	<0.01	1.0

<i>I.tenerum</i>	Z-	62.4	10.0	4.2	414.5	413.5	457.0	<0.01	1.0
<i>L.flava</i>	Z-	75.8	11.0	6.8	427.0	416.0	445.5	<0.01	1.0
<i>L.liebmanniana</i>	Z-	66.3	6.0	5.9	415.0	410.5	426.0	<0.01	1.0

WF.dist

	fsumz+				NA	NA	NA		
	fsumz-				557.7	460.01	662.8		
<i>A.emergens</i>	Z-	80.3	23.0	5.6	664.6	518.3	668.5	<0.01	1.0
<i>C.rigidula</i>	Z-	50.6	10.0	3.9	460.1	139.3	535.3	<0.01	1.0
<i>M.subsimplex</i>	Z-	77.0	28.0	4.1	649.4	218.0	662.8	<0.01	1.0

Slp

	fsumz+				NA	NA	NA		
	fsumz-				NA	NA	NA		
