

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



Nivea Dias dos Santos

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE BRIÓFITAS NA FLORESTA
ATLÂNTICA, SUDESTE DO BRASIL**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Nivea Dias dos Santos
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título
de Doutor em Biologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. Luiza Sumiko Kinoshita

Co-Orientadora: Profa. Dra. Denise Pinheiro da Costa

Campinas, 2011

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Sa59d	<p>Santos, Nivea Dias dos, 1984- Distribuição espacial de briófitas na Floresta Atlântica, sudeste do Brasil / Nivea Dias dos Santos. – Campinas, SP: [s.n.], 2011.</p> <p>Orientador: Luiza Sumiko Kinoshita. Coorientador: Denise Pinheiro da Costa. Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1. Análise multivariada. 2. Determinismo ambiental. 3. Diversidade beta. 4. Fitogeografia. 5. Florestas tropicais. 6. Gradiente altitudinal. I. Kinoshita, Luiza Sumiko, 1947-. II. Costa, Denise Pinheiro da. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.</p>
-------	--

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Spatial distribution of bryophytes across the Atlantic Forest, southeastern Brazil

Palavras-chave em Inglês:

Multivariate analysis

Niche assembly

Beta diversity

Phytogeography

Tropical forests

Altitudinal gradient

Área de concentração: Biologia Vegetal

Titulação: Doutor em Biologia Vegetal

Banca examinadora:

Luiza Sumiko Kinoshita [Orientador]

Kátia Cavalcanti Pôrto

Adaises Simone Maciel da Silva

Kikyo Yamamoto

Luciana Ferreira Alves

Data da defesa: 26-10-2011

Programa de Pós Graduação: Biologia Vegetal

Campinas, 26 de outubro de 2011

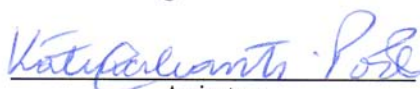
BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Luiza Sumiko Kinoshita (Orientadora)



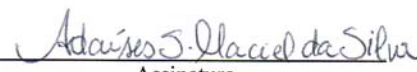
Assinatura

Profa. Dra. Kátia Cavalcanti Pôrto



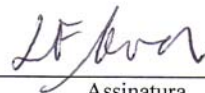
Assinatura

Profa. Dra. Adáises Simone Maciel da Silva



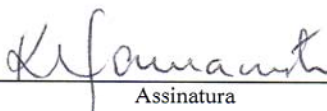
Assinatura

Profa. Dra. Luciana Ferreira Alves



Assinatura

Profa. Dra. Kikyo Yamamoto



Assinatura

Prof. Dr. Leonardo Dias Meireles

Assinatura

Prof. Dr. João Semir

Assinatura

Profa. Dra. Simey Thury Vieira Fisch

Assinatura

O Rio

*“Sempre pensara em ir
caminho do mar.
Para os bichos e rios
nascer, já é caminhar.
Eu não sei o que os rios
têm de homem do mar;
sei que se sente o mesmo
e exigente chamar.
Eu já nasci descendo
a serra que se diz do Jacarará,
entre caraibeiras
de que só sei por ouvir contar
(pois, também como gente,
não consigo me lembrar
dessas primeiras léguas
de meu caminhar).*

*Deste tudo que me lembro,
lembro-me bem de que baixava
entre terras de sede
que das margens me vigiavam.
Rio menino, eu temia
aquela grande sede de palha,
grande sede sem fundo
que águas meninas cobiçava.
Por isso é que ao descer
caminho de pedras eu buscava,
que não leito de areia
com suas bocas multiplicadas.
Leito de pedra abaixo
rio menino eu saltava.
Saltei até encontrar
as terras fêmeas da Mata.”*

João Cabral de Melo Neto, 1953

À minha família,
Judite, Cintia, Ruan e Elis
DEDICO

À Serra do Mar
Que me viu nascer, crescer, dispersar
Retornar
OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

Durante o desenvolvimento deste trabalho, nesses quase quatro anos, vivi um período de intensa formação de minha essência pessoal e acadêmica. Todo meu desenvolvimento deve ser creditado ao ambiente fértil e desprovido de filtros fisiológicos ou bióticos que encontrei.

Assim, ao finalizar essa etapa, agradeço:

À Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), pela estrutura física e acadêmica para o desenvolvimento da tese. Pelo crescimento pessoal, profissional e científico que me possibilitou. Agradeço de forma especial ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, pelo embasamento teórico através das disciplinas e palestras e pelo título concedido e ao Departamento de Biologia Vegetal (Laboratórios de Taxonomia e Ecologia) pela infraestrutura disponibilizada, com salas de microscopia e informática.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CPNq), pela bolsa de doutorado e taxa de bancada, imprescindíveis para a realização do trabalho.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Programa Biota), pelo financiamento da pesquisa através do projeto “Biota Gradiente Funcional – Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (processo 03/12595-7).

À organização não-governamental americana Idea Wild, pelo apoio com equipamento para o campo.

Ao Instituto Florestal, pela rápida concessão da licença de coleta de briófitas.

Aos diretores dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, pelo suporte em campo.

Aos orientadores, professora Luiza Sumiko Kinoshita, pela confiança, carinho e disponibilidade. Por aceitar a empreitada e dar todo o embasamento científico e suporte burocrático para realização do doutorado. Pelo incentivo na minha inserção em nível institucional, seja através do programa de estágio docente, seja pela participação no conselho do Departamento de Biologia Vegetal. Ao Professor George John Shepherd, por todo conhecimento científico sobre as florestas brasileiras, sobre a biologia das plantas criptógamas e sobre o mundo das análises multivariadas. Pela possibilidade de estar em contato com um dos grandes pensadores sobre a biologia de plantas no Brasil, por me ensinar a ver o mundo

com olhos de naturalista generalista, mas não superficialista. À doutora Denise Pinheiro da Costa (IPJBRJ), pela confiança, amizade e parceria. Por toda formação científica adquirida ao longo desses sete anos de caminhada. Pelo aprendizado sobre biologia de briófitas, conservação de plantas e importância do trabalho integrado entre os especialistas em briófitas do Brasil. Pela ajuda nos trabalhos de campo, identificações e confecção do banco de dados.

Aos professores do Departamento de Biologia Vegetal, Ana Tozzi, Fernando Martins, George Shepherd, Jorge Tamashiro, Kikyo Yamamoto, Luiza Kinoshita, Maria do Carmo e Rafael Oliveira e Departamento de Biologia Animal, Thomas Lewinsohn e João Vasconcelos-Neto, pelo aprendizado em campo, laboratório e sala de aula, durante as disciplinas da pós-graduação e estágio em docência na graduação. Em especial aos professores João Semir, por todo conhecimento compartilhado sobre biologia e evolução de plantas e pelos papos culturais, sobre música, moda e política; e Carlos Joly, pela possibilidade de participação no projeto Biota Gradiente Funcional, por todo apoio para realização dos trabalhos de campo e ensinamento prático sobre a inserção do conhecimento científico na sociedade, gestão de projetos integrados e liderança institucional, seja dentro do Departamento de Biologia Vegetal, seja no programa Biota Fapesp.

Aos funcionários da Unicamp, que tornaram a realização deste trabalho mais tranquila e prazerosa: Livia Cordi, Zaira e Washington, do herbário UEC; Neusa Trevisan, secretária do Projeto Biota Gradiente Funcional; João Carlos e Diego, técnicos dos laboratórios de taxonomia e ecologia. Em especial à Maria Roseli, secretária da pós-graduação, por toda disponibilidade e ajuda, principalmente durante a correria para finalização da tese.

Aos membros da pré-banca (Dra. Kátia Cavalcanti Pôrto, Dra Kikyo Yamamoto e Dra. Luciana F. Alves) e da banca (Dra. Kátia Cavalcanti Pôrto, Dra. Adáises S. Maciel-Silva, Dra Kikyo Yamamoto e Dra. Luciana F. Alves) por compreenderem a urgência para defesa, pela leitura crítica e importantes sugestões para a tese.

À equipe de campo, em especial ao Renato Pezão (nosso motorista, técnico de campo, amigo, cozinheiro e parceiro de acampamento e coletas no Pico do Corcovado); aos auxiliares de campo Manuel, Joselino e Seu Salvador; aos amigos Adáises, Lorena, Chris Corrêa, Maurício Fernández, Rafa Costa, Valéria Forni-Martins, Maíra, Larissinha, Larissão, Bruno Rosado, Pedro Cavalin e Jacira Rabelo, que ajudaram nas coletas e/ou fizeram o campo ser

leve e agradável; e ao Dr. Luís Benacci e alunos do Instituto Agronômico de Campinas, brava equipe desbravadora dos 800 m.

Aos taxonomistas Denílson Peralta, Anna Luiza Ilkiu-Borges, Thaís Vaz-Imbassahy, Silvana Villas-Boas Bastos e Elena Reiner-Drewald, pelo auxílio na identificação das briófitas. Ao Dr. Stephan Robbert Gradstein, pelo produtivo bate-papo sobre distribuição de briófitas durante a descida de uma montanha no Parque Nacional Fray Jorge, Chile.

Aos amigos dos laboratórios de ecologia, taxonomia e biologia reprodutiva da Unicamp, pelos cafês e cevadas ecológicas. Aos amigos de convivência (república AJB e vizinhança do Condomínio Bairro Alto), a minha família campineira. Em especial, agradeço aos amigos dos churrascos e estudos noturnos de samba, que me ensinaram o que é criar vínculo, mesmo num mundo cada vez mais efêmero e virtual: Adaíses Maciel-Silva, Arildo Dias, Bruno Rosado, Carol Scultori, Chris Corrêa, Cris Baudalf, Débora Drucker, Fabiana Andrade, Gabi e Paulinho, Gus Shimizu, Larissinha, Jacira Rabelo, Júlia Sfair, Karina Degaki, Larissão, Leo Meireles, Leticia Lima, Lorena Fonseca, Lucas Kaminski, Mah e Gui, Patrícia Lima, Pedro Cavalin, Rafa e Ninha. Aos amigos botânicos, sempre on-line na minha vida, Gustavo Heiden, João Iganci, Jacira Rabelo (casa 6 itinerante), Dri Lobão, Luciano Araújo e Michaele Azevedo. Ao Igor Silva, pela parceria científica e à Thamara Reis, pelo companheirismo e auxílio nas identificações das briófitas. À Jacira Rabelo, Adaíses Maciel-Silva, Julia Sfair e Maíra Padgurshi, pela ajuda amiga no momento de conclusão deste trabalho.

À minha família querida, distante geograficamente, mas parte do meu microambiente interior. Pelo apoio, carinho, orações, força e compreensão pela minha ausência constante durante esse período de formação.

À Deus, por colocar todas essas pessoas maravilhosas em meu caminho.

Muito obrigada!

Resumo

A fim de compreendermos a influência da altitude sobre as comunidades briófitas, realizamos o estudo da brioflora de seis cinturões altitudinais (10 m, 50 m, 400 m, 800 m, 950 m e 1170 m) no Parque Estadual da Serra do Mar, litoral norte do estado de São Paulo. Nossos objetivos foram descrever e analisar os padrões de distribuição espacial das espécies em diferentes escalas ao longo do gradiente altitudinal da Floresta Atlântica do sudeste do Brasil e entender a influência de processos determinísticos e estocásticos na configuração desses padrões. Num contexto global, confirmamos a hipótese de que briófitas de áreas de baixada apresentam padrões fitogeográficos mais amplos do que aquelas de áreas montanas e que a razão de endemismo apresenta correlação positiva com a altitude. Em termos regionais, encontramos uma distribuição determinística da flora de hepáticas no sudeste do Brasil, onde variáveis geoclimáticas explicam mais de 50% da distribuição das espécies. Dentre os principais filtros abióticos estão altitude, temperatura e precipitação. Verificamos ainda que filtros abióticos locais (abertura do dossel e rochosidade) atuam sobre a distribuição das briófitas das fitofisionomias de Floresta de Restinga e Terras Baixas de Ubatuba e que atributos da comunidade permitem uma diferenciação dessas áreas em termos de paisagem. Apesar disso, do ponto de vista regional, essas áreas apresentam mais afinidades florísticas entre si do que com outras áreas de Floresta Atlântica costeira do Brasil. Finalmente, constatamos que mesmo a pequena variação altitudinal da Serra do Mar na área estudada (0-1170 m de altitude) é capaz de gerar efeitos sobre atributos das comunidades e espécies de briófitas. Encontramos um gradiente florístico ao longo do gradiente de altitude, onde os cinturões altitudinais agruparam-se pelas fitofisionomias da Floresta Atlântica, confirmando a classificação de vegetação do IBGE. Atributos como razão de endemismo, padrão fitogeográfico e sistema sexual das espécies apresentaram variações significativas com o aumento da altitude. As briófitas apresentaram uma distribuição determinística em todas as escalas estudadas, o que reforça a idéia de que o nicho é um importante processo de montagem de suas comunidades.

Palavras-chave análise multivariada, determinismo ambiental, diversidade beta, fitogeografia, florestas tropicais, gradiente de altitude.

Abstract

In order to understand the influence of altitude on bryophyte communities, we studied the bryoflora from six altitudinal belts (10 m, 50 m, 400 m, 800 m, 950 I 1,170 m) in Serra do Mar State Park in the north coast of the state of São Paulo. Our aims were to describe and analyze the spatial distribution of species at different scales along the altitudinal gradient across the Atlantic Forest of Southeastern Brazil and to understand the influence of deterministic and stochastic processes in shaping these patterns. In a global context, we confirm the hypothesis that bryophytes from lowland forests have phytogeographic patterns wider than those of montane areas and that the endemism ratio have positive correlation with altitude. In regional scale, we found a deterministic distribution of the liverwort's flora in Southeastern Brazil, where geoclimatic variables explain more than 50% of the species distribution. The main abiotic filters are altitude, temperature and precipitation. We still found that local abiotic filters (canopy openness and the presence of rocks) act on the bryophyte distribution from the Restinga Forest and Lowlands of Ubatuba and that community traits allow a differentiation of these areas in terms of landscape. Nevertheless, at the regional point of view, these areas have more floristic affinities among themselves than with other coastal areas of the Atlantic Forest of Brazil. Finally, we noted that even a small altitudinal range of the *Serra do Mar* in the study area (0-1170 m altitude) is able to generate effects on the traits of communities and species of bryophytes. We found a floristic gradient along the altitudinal gradient, where the altitudinal belts were grouped by Atlantic Forest vegetation types, confirming the classification of vegetation of the IBGE. Traits such as endemism rate, phytogeographical patterns and sexual system of the species showed significant variations with increasing altitude. The bryophytes showed a deterministic distribution at all scales studied, which reinforces the idea that the niche is an important process of assembly for their communities.

Key words: multivariate analysis, niche assembly, beta diversity, phytogeography, tropical forests, altitudinal gradient.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	1
Diversidade e distribuição espacial de briófitas	2
Briófitas na Floresta Atlântica do sudeste do Brasil.....	3
Gradientes altitudinais em florestas tropicais	5
Escala geográfica adotada neste trabalho.....	7
Organização da tese	8
Referências Bibliográficas.....	11
CAPÍTULO I – Plantas que voam: distribuição espacial de hepáticas numa escala regional	20
Resumo	21
Introdução	22
Material e Métodos	24
<i>Área de estudo</i>	24
<i>Organização dos dados</i>	25
<i>Análise estatísticas</i>	26
Resultados.....	28
Discussão	30
<i>Variáveis geoclimáticas x fitofisionomias de Floresta Atlântica</i>	30
<i>Diversidade beta flora de hepáticas na Floresta Atlântica</i>	32
<i>Espécies indicadoras</i>	33
<i>Filtros ambientais para a flora de hepáticas</i>	34
Conclusão.....	36
Agradecimentos	36
Referências bibliográficas.....	37
Anexos	44
CAPÍTULO II – Aspectos brioflorísticos e fitogeográficos de duas formações costeiras de Floresta Atlântica da Serra do Mar, Ubatuba/SP, Brasil	68
Resumo	69
Introdução	70

Material e Métodos	70
<i>Área de estudo</i>	70
<i>Amostragem e estudo do material</i>	70
<i>Dados ambientais</i>	70
<i>Análise dos dados</i>	71
Resultados	72
<i>Brioflora das florestas de Restinga e Terras Baixas</i>	72
<i>Afinidades florísticas em nível de paisagem</i>	72
<i>Afinidades florísticas em nível regional</i>	72
<i>Padrões fitogeográficos x altitude</i>	76
Discussão	76
<i>Estrutura das comunidades de briófitas das florestas de Restinga e Terras Baixas</i> .	76
<i>Distinção florísticas entre Floresta de Restinga x FOD de Terras Baixas em termos de paisagem</i>	80
<i>Singularidade da Floresta de Restinga em nível regional</i>	80
<i>Relações entre os padrões de distribuição globais e regionais das briófitas</i>	80
Agradecimentos	80
Referências bibliográficas	80
CAPÍTULO III – Como as briófitas respondem a um curto gradiente de altitude numa montanha tropical?	83
Resumo	84
Introdução	86
Materiais e Métodos	87
<i>Área de estudo</i>	87
<i>Amostragem e estudo do material</i>	88
<i>Análises</i>	89
<i>Riqueza de espécies</i>	89
<i>Composição florística</i>	89
<i>Razão de endemismo</i>	90
<i>Padrões fitogeográficos</i>	90
<i>Sistema sexual</i>	90

Resultados	91
<i>Riqueza de espécies</i>	91
<i>Composição florística</i>	91
<i>Diversidade beta</i>	92
<i>Endemismo</i>	93
<i>Padrões fitogeográficos</i>	93
<i>Sistema sexual</i>	93
Discussão	94
<i>Efeito da altitude sobre atributos das comunidades de briófitas</i>	94
<i>Efeito da altitude sobre atributos das espécies de briófitas</i>	96
Agradecimentos	99
Bibliografia	99
Anexos	108
CONSIDERAÇÕES FINAIS	132
Referências Bibliográficas	134

INTRODUÇÃO GERAL

As espécies de plantas e animais não estão distribuídas uniformemente pela Terra. A distribuição desses organismos no espaço é moldada por diversos processos históricos e ecológicos (Wiens & Donoghue 2004). A biogeografia histórica estuda como processos biogeográficos, que ocorrem em grandes escalas temporais (*e.g.* evolução e tectônica de placas), influenciam os padrões de distribuição das espécies; enquanto que a biogeografia ecológica estuda como processos bióticos e abióticos do presente, que ocorrem em curtas escalas de tempo (*e.g.* competição, clima e solo), atuam sobre essa distribuição (Morrone & Crisci 2005). A ecologia, desde seu surgimento, baseia-se na idéia de que o ambiente molda a distribuição das espécies e comunidades (ter Steege 2010). Assim, o entendimento dos padrões de variação espacial da composição e diversidade de espécies tem sido um dos principais assuntos estudados pelos ecólogos. Padrões de diversidade beta e gradientes latitudinais e altitudinais de diversidade estão dentre os temas enfocados por esses estudos (Rosenzweig 1995; Blackburn & Gaston 2006; Hawkins & Diniz-Filho 2006; Buckley & Jetz 2008; Kessler et al. 2011). Em comum, eles buscam desvendar a importância relativa de processos como interações biológicas, variação aleatória, limitação de dispersão e determinismo ambiental na configuração dos padrões de distribuição espacial das espécies (Lomolino 2001; Tuomisto et al. 2003; Chave 2008).

A diversidade beta (*i.e.* mudança da composição de espécies entre regiões) é um conceito central que controla a diversidade em comunidades ecológicas (Condit et al. 2002). No contexto teórico atual, a distribuição das espécies pode ser explicada por três hipóteses principais: 1) uniformidade, onde a região é dominada por um grupo de competidoras superiores, não apresentando grandes diferenças na composição de espécies ao longo de grandes áreas (Pitman et al. 1999); 2) neutralidade, onde a distribuição é aleatória mas auto-correlacionada espacialmente por causa da limitação da dispersão (Hubbell 2001); ou 3) determinista, sendo a distribuição das espécies, desigual e determinada ambientalmente (Tuomisto et al. 2003).

Os padrões de diversidade beta em florestas tropicais têm sido recorrentemente avaliados em termos de plantas vasculares (Condit et al. 2002; Tuomisto et al. 2003; Macía 2011), mas a resposta das briófitas à variação espacial em termos regionais têm recebido pouca atenção, tendo sido estudada em detalhes apenas por Oliveira et al. (2009) nas Florestas

de Terras Baixas das Guianas e Oliveira (2010) na Floresta de Terra Firme da Amazônia. Briófitas são organismos interessantes do ponto de vista ecológico, pois são paradoxalmente relatadas na literatura como dependentes de nicho (Oliveira et al. 2009) e aleatoriamente distribuídas (Oliveira 2010; ter Steege 2010). Essa condição contraditória traz uma questão intrigante sobre como as briófitas responderiam às variações regionais da Floresta Atlântica, onde o fator altitude aumenta a heterogeneidade ambiental.

Diversidade e distribuição espacial de briófitas

Briófitas é o nome dado ao grupo parafilético de plantas criptógamas avasculares, basal dentre as Embryophyta (plantas terrestres) e representado por três divisões ou filos: Bryophyta (musgos), Marchantiophyta (hepáticas) e Anthocerotophyta (antóceros) (Goffinet & Shaw & 2009). As briófitas contribuem significativamente para a biodiversidade do planeta, sendo o segundo maior grupo de plantas terrestres, com ca. 15.000 espécies, das quais 1.521 ocorrem no Brasil (Costa & Luizi-Ponzo 2010), o que corresponde a ca. 10% da brioflora global e 38% daquela ocorrente na região Neotropical (Gradstein et al. 2001). Para o estado de São Paulo, são reconhecidos ca. 840 táxons (Costa & Luizi-Ponzo 2010), o que representa 55% da brioflora do país. Para a Floresta Atlântica da região norte do estado, Visnadi (2005) lista 353 espécies, destacando a importância desses remanescentes para a conservação da diversidade de briófitas do estado.

As briófitas ocorrem nos mais variados ambientes, mas demonstram preferência por locais úmidos por dois motivos principais: ausência de tecido vascular e pelo fato de que o gameta masculino (anterozóide) é flagelado e precisa nadar até o gameta feminino (oosfera) para que ocorra a fecundação. Além disso, muitas são poiquilohídricas, ou seja, não possuem cutícula, apresentando pouco controle sobre a perda d'água, sendo o turgor de suas células dependente da umidade do ambiente (Gradstein et al. 2001; Delgadillo & Cárdenas 1990). Contudo, existem espécies tolerantes que podem suportar condições ambientais extremas, resistindo a longos períodos de dessecação e retornando ao metabolismo normal nas condições adequadas (Proctor 2000; Proctor et al. 2007). Por esta razão, estão amplamente distribuídas no mundo, desde as regiões polares às áreas temperadas e tropicais, desde o deserto a ambientes submersos, embora não ocorram no ambiente marinho.

Apresentam dispersão dos esporos a longas distâncias pelo vento, possuindo padrões fitogeográficos amplos, quando comparadas às angiospermas (van Zanten & Pócs 1981; Heirinchs et al. 2009). Por outro lado, por sua natureza poiquilohídrica, elas têm estreita amplitude ecológica, ocorrendo em microambientes muito específicos (Gradstein et al. 1996).

As florestas tropicais úmidas abrigam uma elevada diversidade de briófitas, devido a sua complexidade estrutural e variedade de microhabitats, sendo estimada a ocorrência de 3.000-4.000 espécies (Pócs 1982; Gradstein 1995a; Frahm 2001). Recentemente, estudos em nível global têm sugerido que a elevada diversidade tropical deve-se principalmente à alta diversidade beta (Shaw et al. 2005, 2011; Hedenäs 2007).

Como se tratam de dispersoras superiores (ter Steege 2010), poderíamos prever que as briófitas teriam uma distribuição aleatória no espaço (conforme modelo da Teoria Neutra de Hubbell 2001). De fato, Oliveira (2010) encontrou que características das comunidades de briófitas epífitas (riqueza, número de espécies raras, abundância das espécies mais comuns) foram condizentes com a Teoria Neutra na região da Floresta Amazônica, concluindo que as briófitas fazem parte de uma metacomunidade, onde as espécies são capazes de se dispersar por toda a região. Por outro lado, Oliveira et al. (2009) avaliaram os padrões de diversidade beta de briófitas ao longo do gradiente vertical de forófitos em três florestas de terras baixas nas Guianas, e encontraram comunidades estruturadas com base em nicho. Os autores verificaram que a composição das comunidades é explicada principalmente pela zona de altura nos forófitos, mesmo através de distâncias superiores a 600 km, sugerindo que as comunidades são moldadas por condições microclimáticas a partir de um *pool* regional de espécies.

Briófitas na Floresta Atlântica do sudeste do Brasil

Os primeiros estudos sobre briófitas do Brasil datam do início do século XIX e foram realizados na Floresta Atlântica do sudeste, visto ser essa a principal porta de entrada dos naturalistas viajantes no Brasil. Desde *Cryptogame brasiliane*, o trabalho pioneiro publicado por Raddi em 1822, diversos estudos, em sua maioria florísticos, foram realizados nos estados do sudeste. Dentre os estudos realizados nas últimas décadas, destacam-se os trabalhos de Schäfer-Verwimp (1989, 1991, 1992, 1996), Yano (2005) e Yano & Peralta (2008) para o Espírito Santo; Aongstroem (1876) e Patrus & Starling (2006) para Minas Gerais; e de Costa

(1999), Oliveira-e-Silva & Yano (2000a,b), Molinaro & Costa (2001), Oliveira-e-Silva et al. (2002), Costa & Lima (2005), Costa et al. (2005a,b), Costa et al. (2006), Santos & Costa (2008, 2010a,b) para o Rio de Janeiro. Para o estado de São Paulo, diversos estudos florísticos foram realizados na Floresta Atlântica da Serra do Mar (Visnadi & Vital 1989; Visnadi 1998; Ganacevich & Mello 2006; Paixão & Mello 2006; Santos et al. 2011), em ilhas oceânicas (Yano 1990; Visnadi & Vital 2001; Yano et al. 2003; Peralta & Yano 2007; Yano & Peralta 2008), ecossistemas litorâneos (Vital & Visnadi 1994; Yano & Carvalho 1994; Visnadi 2004, 2008, 2009; Joyce et al. 2006) e Floresta Atlântica do interior do estado (Yano & Santos 1993; Peralta & Yano 2005; Visnadi & Vital 2000; Yano et al. 2009 e Santos & Shepherd, no prelo).

Costa (2009) resumizou o conhecimento de briófitas para a Floresta Atlântica brasileira, reconhecendo 1.230 espécies, distribuídas em 357 gêneros e 104 famílias, destacando o domínio como o mais rico em espécies do Brasil. Nele, são encontrados 71% dos táxons reconhecidos para o país, 30% dos táxons neotropicais e 6% dos táxons do mundo. Na Floresta Atlântica dos estados do Rio de Janeiro e São Paulo são encontradas 866 e 831 espécies de briófitas, respectivamente (Costa 2011), o que destaca esses estados como áreas melhor exploradas e mais ricas em espécies de briófitas do país.

Dentre os estudos realizados no sudeste, quatro abordam a mudança florística da brioflora ao longo do gradiente altitudinal. Visnadi (1998) inventariou a brioflora de diferentes ecossistemas costeiros (Praia, Mangue, Caxetal, Restinga e Floresta Atlântica) ao longo de transectos e trilhas no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual (PE) da Serra do Mar, litoral norte de São Paulo. A autora explicita que não encontrou gradiente altitudinal nas comunidades de briófitas estudadas, o que pode ter sido causado pela inadequação do desenho amostral utilizado; contudo, sugere três prováveis zonas para a brioflora da região: planície, encosta e topo do Pico do Cuscuzeiro.

Costa & Lima (2005) e Santos & Costa (2010a), analisaram, respectivamente, a diversidade de musgos e de hepáticas em diferentes fitofisionomias de Floresta Atlântica do estado do Rio de Janeiro (Terras Baixas, Submontana, Montana e Alto-Montana), constatando que a brioflora não é uniforme, e que se diferencia ao longo do gradiente altitudinal, caracterizando cinturões altitudinais, onde a formação montana apresenta a maior riqueza específica, número de táxons exclusivos do cinturão e de espécies endêmicas do Brasil. Santos & Costa (2010b) verificaram que, paralelamente à mudança da composição florística ao longo

do gradiente altitudinal, ocorre uma variação nos padrões fitogeográficos da flora de hepáticas da Floresta Atlântica do Rio de Janeiro; onde, apesar do padrão Neotropical predominar em todas as formações, nas florestas de terras baixas e submontana, destacam-se espécies de distribuição mais ampla (Pantropicais e Afro-americanas), enquanto que nas formações montana e alto-montana, espécies de distribuição restrita (Endêmicas e Disjuntas com os Andes).

Gradientes altitudinais em florestas tropicais

Devido à elevada diversidade de espécies, as florestas tropicais representam um dos ecossistemas estruturalmente mais complexos do planeta (Vázquez & Givnish 1998). Essa diversidade exibe notáveis padrões de variação ao longo de gradientes de fatores ecológicos e ambientais (Givnish 1999; Webster 1995). Dentro dessa perspectiva, a variação da riqueza e composição de comunidades vegetais ao longo de gradientes altitudinais tem sido uma das temáticas estudadas nas montanhas tropicais (Ah-Peng et al. 2007; Hemp 2006; Kessler 2000a,b; Kluge et al. 2006; Sklenár 2006; Vázquez & Givnish 1998; Webster 1995; Wolf 1993). Ao longo de uma montanha, diversos gradientes podem ser encontrados, como o de umidade, temperatura e radiação solar, fatores que variam significativamente com a altitude (Körner 2007). Cabe ressaltar que a altitude em si não é uma variável, mas um substitutivo (*surrogate*) que usamos para representar as variações ambientais decorrentes dela.

Trabalhos sobre gradiente altitudinal de briófitas têm contribuído para o conhecimento da distribuição da brioflora nas florestas tropicais, demonstrando em geral que a diversidade varia consideravelmente nos diferentes cinturões altitudinais (Frahm & Gradstein 1991). Estes trabalhos abordam além da mudança florística (*turnover*) das comunidades de briófitas ao longo de gradientes altitudinais (Gradstein & Frahm 1987; Churchill 1991; Gradstein & Salazar Allen 1992; Frahm 1994; Churchill et al. 1995; Barbosa et al. 2007; Santos & Costa 2010a), a análise fitogeográfica dos táxons (Gradstein et al. 1989; Gradstein 1995b; Costa & Lima 2005; Santos & Costa 2010b), a análise de parâmetros ecológicos sobre a estrutura das comunidades, como cobertura e biomassa (van Reenen & Gradstein 1983, 1984; Frahm 1990; Wolf 1993), e a aplicação de modelos nulos, para testar se o *turnover* florístico em determinadas altitudes é maior do que aquele esperado ao acaso (Kessler 2000a).

O entendimento dos padrões e processos que atuam sobre a distribuição das espécies ao longo de gradientes altitudinais pode contribuir para o conhecimento da diversidade e funcionamento dos ecossistemas. Visto a escassez de informações sobre a estrutura e o funcionamento da Floresta Atlântica ao longo do gradiente de altitude, o projeto temático Gradiente Funcional do Programa Biota/FAPESP realizou um trabalho pioneiro com o objetivo de compreender a composição florística, estrutura e funcionamento dessa floresta em parcelas localizadas em diferentes cinturões altitudinais no Parque Estadual (PE) da Serra do Mar, litoral norte de São Paulo (Joly et al. 2008). O foco principal do projeto foi investigar esse ecossistema de forma multidisciplinar, testando a hipótese de que são as características intrínsecas das espécies que determinam a composição florística, estrutura e funcionamento das fitofisionomias da Floresta Ombrófila Densa (Joly & Martinelli 2004). Duas das questões investigadas pelo projeto envolveram o conhecimento da diversidade beta entre localidades: **1)** A Floresta de Restinga de Picinguaba (Ubatuba), litoral norte de São Paulo, constitui uma variação da Floresta Ombrófila Densa de Veloso et al. (1991) ou representa uma formação vegetacional ímpar? **2)** A composição florística e a estrutura do estrato arbóreo variam ao longo do gradiente altitudinal, confirmando no campo a subdivisão da Floresta Ombrófila Densa feita pelo IBGE (Veloso et al. 1991) com base em cotas altimétricas e os dados de Lacerda (2001)? Parte dos resultados do projeto foram publicados no trabalho de Alves et al. (2010) e no volume especial da revista *Biota Neotropica* (volume 22, 2011).

Nesse sentido, o **objetivo principal** desta tese foi descrever e analisar os padrões de distribuição espacial das briófitas em diferentes escalas ao longo do gradiente altitudinal da Floresta Atlântica do sudeste do Brasil e entender a influência de processos determinísticos e estocásticos na configuração desses padrões. Ao analisar a diversidade beta da brioflora ao longo do gradiente altitudinal, a presente tese visa contribuir na resolução de algumas das questões propostas pelo Projeto Gradiente Funcional do Programa Biota/FAPESP.

Escalas geográficas adotadas neste trabalho

Realizamos o estudo na região costeira da Floresta Atlântica do sudeste do Brasil (Figuras 1 e 2), adotando as seguintes escalas de trabalho:

- 1) **Local** – parcelas 1 ha (10 subparcelas de 10 x 10 m) localizadas em seis cinturões altitudinais no PE da Serra do Mar – *capítulos II e III*. Utilizamos cinco parcelas permanentes do Projeto Biota Gradiente Funcional (Joly et al. 2008), a saber: parcela A (10 m) – Floresta de Restinga; parcela B (50 m) – Floresta Ombrófila Densa (FOD) de Terras Baixas; parcela J (400 m) – FOD Submontana; parcela P (800 m) – FOD Montana e parcela N (950 m) – FOD Montana. Bem como, implantamos uma parcela Q no Pico do Corcovado (1170 m) – Floresta de Topo de Morro (Figura 3);
- 2) **Paisagem** – Serra do Mar do litoral norte do estado de São Paulo – *capítulos II e III*;
- 3) **Regional** – Floresta Atlântica costeira do sudeste do Brasil – *capítulos I e II*;
- 4) **Global** – acessada através do padrão fitogeográfico das espécies – *capítulos II e III*.

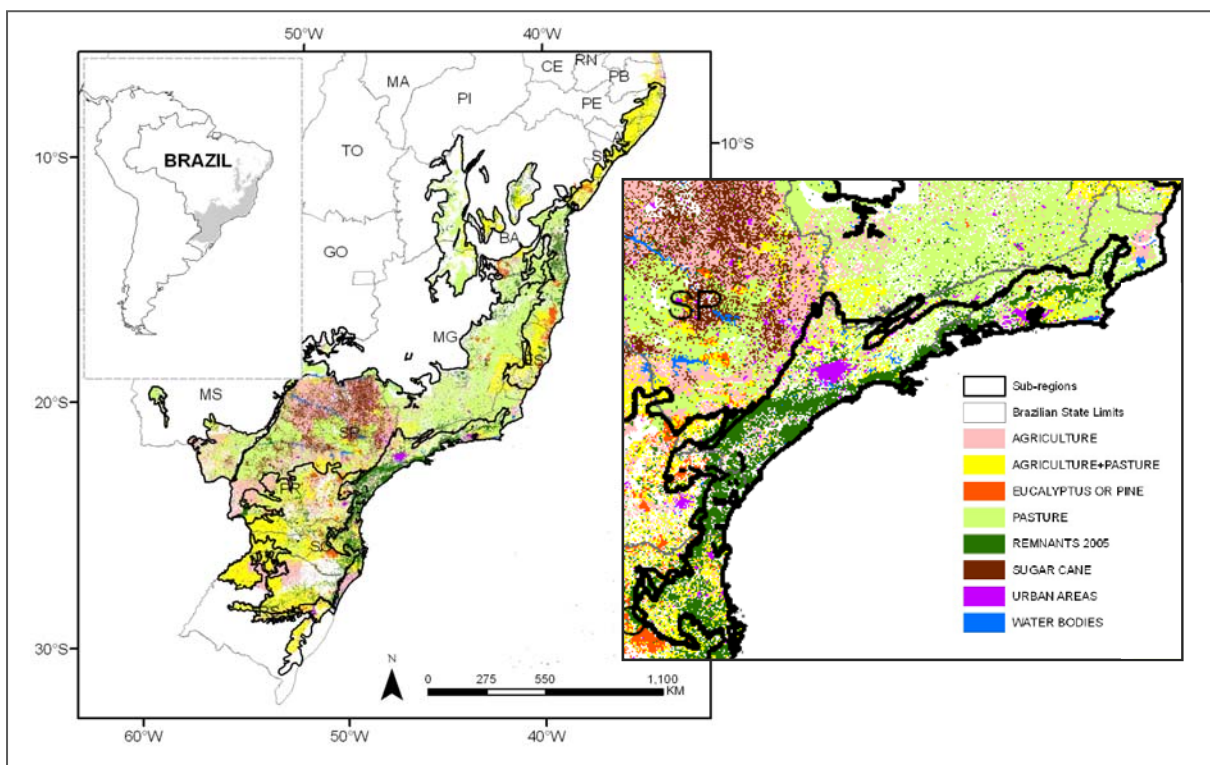


Figura 1. Mapa dos remanescentes florestais de Floresta Atlântica, com detalhe para a sub-região da Serra do Mar. Adaptado de Ribeiro et al. (2009).

Organização da tese

CAPÍTULO I - *Plantas que voam: distribuição espacial de hepáticas numa escala regional.*

Objetivamos compreender a importância de processos determinísticos e estocásticos na configuração da distribuição espacial das hepáticas na Floresta Atlântica, nos direcionando às seguintes questões: A flora de hepáticas distribui-se de forma uniforme, aleatória ou apresenta restrição de nicho ambiental ao longo da costa atlântica do sudeste do Brasil? Caso a distribuição seja determinística, variáveis geoclimáticas podem atuar como filtros sobre a flora de hepáticas?

CAPÍTULO II - *Aspectos brioflorísticos e fitogeográficos de duas formações costeiras de Floresta Atlântica da Serra do Mar (Ubatuba, SP).*

Tendo em vista a distribuição determinística e o potencial bioindicador das briófitas (detectados no Capítulo I), utilizamos atributos das comunidades para caracterizar duas fitofisionomias florestais, com os objetivos de: (1) num contexto de paisagem, comparar os dados de riqueza de espécies, diversidade, composição florística, formas de vida e grupos ecológicos da brioflora da Floresta de Restinga e de Terras Baixas de Picinguaba; (2) numa escala regional, analisar as afinidades florísticas entre as duas áreas e outras formações litorâneas brasileiras (Caxetal, Floresta Ombrófila Densa, Mangue e Restinga); e (3) em termos globais, verificar se as briófitas das florestas de altitudes mais baixas apresentam padrões fitogeográficos mais amplos do que aquelas das florestas montanas e alto-montanas do sudeste brasileiro.

CAPÍTULO III - *Como as briófitas respondem a um pequeno gradiente de altitude numa montanha tropical?*

Partindo da premissa de que a altitude – e suas variáveis associadas – atuam como filtros para as comunidades de briófitas, realizamos uma análise das diversidades alfa e beta de diferentes cinturões altitudinais da Serra do Mar (10 m, 50 m, 400 m, 800 m, 950 m e 1.170 m). Enfocamos questões relacionadas ao entendimento de como o fator altitude age sobre os atributos das comunidades (riqueza de espécies, composição florística e razão de endemismo) e das espécies (padrão fitogeográfico e sistema sexual).



Figura 2. Paisagem do Núcleo Picinguaba (A,B,C) e Núcleo Santa Virgínia (D,E,F) do Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil.



Figura 3. Áreas estudadas no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. A,B,C,D e E pertencem às parcelas permanentes do Biota Gradiente Funcional. A. 10 m (Floresta de Restinga – parcela A); B. 50 m (Floresta Ombrófila Densa – FOD – de Terras Baixas – parcela B); C. 400 m (FOD Submontana – parcela J); D. 800 m (FOD Montana – parcela P); E. 950 m (FOD Montana – parcela N); F. 1170 m (Floresta de Topo de Moro – parcela Q).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ah-Peng, C. Chualh-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 reunion. *Diversity and Distributions* 13: 654-662.
- Alves, L.F., Vieira, S.A., Scaranello, M.A., Camargo, P.B., Santos, F.A.M., Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2010. Forest Structure and Live Aboveground Biomass Variation along an Elevational Gradient of Tropical Atlantic Moist Forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260: 679-91.
- Aongstroem, J. 1876. Primae lineae muscorum cognoscendorum, qui ad Caldas Brasilia sunt collecti. II. Hepaticae. *Öfversigt Förhandligar Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademien* 33: 77-92.
- Barbosa, I.C., Uribe, J.M. & Campos, L. 2007. Las hepáticas de Santa María (Boyacá, Colombia) y alrededores. *Caldasia* 29(1): 39-49.
- Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. 2006. There's more to macroecology than meets the eye. *Global Ecology and Biogeography* 15: 537-540.
- Buckley, L.B. & Jetz, W. 2008. Linking global turnover of species and environments. *PNAS* 18: 17836-17841.
- Chave, J. 2008. Spatial variation in tree species composition across tropical forests: pattern and process. In: Stefan Schnitzer & Walter Carson (eds.). *Tropical Forest Community Ecology*. Blackwell. pp. 11-30.
- Churchill, S.P. 1991. The floristic composition and elevational distribution of Colombian Mosses. *The Bryologist* 94:157-167.
- Churchill, S.P., Griffin III, D. & Lewis, M. 1995. Moss Diversity of the Tropical Andes. In: S.P. Churchill, W. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and Conservation of The Neotropical Montane Forest*. New York Botanical Garden, New York. pp. 335-346.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, J.E.G. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- Costa, D.P. 1999. Epiphytic bryophyte diversity in primary and secondary lowland rainforests in southeastern Brazil. *The Bryologist* 102: 320-326.

- Costa, D. P. 2009. Briófitas. In: Stehmann, J.R.; Forzza, R.C.; Salino, A.; Sobral, M., Costa, D.P. & Kamino, L.H.Y. (eds.). *Plantas da Floresta Atlântica*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, pp. 13-17.
- Costa, D.P. 2011. Briófitas In: *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2011/FB000006>).
- Costa, D.P. Imbassahy, C.A.A. & Silva, V.P.A.V. 2005a. Diversidade e importância das espécies de briófitas na conservação dos ecossistemas do estado do Rio de Janeiro. *Rodriguésia* 56(87): 13-49.
- Costa, D.P. Imbassahy, C.A.A. & Silva, V.P.A.V. 2005b. Checklist and distribution of mosses, liverworts and hornworts of Rio de Janeiro state, Brazil. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 98: 259-298.
- Costa, D.P. Imbassahy, C.A.A., Almeida, J.S.S., Santos, N.D., Vaz-Imbassahy, T.F. 2006. Diversidade das briófitas nas restingas do estado do Rio de Janeiro. *Boletim do Instituto de Botânica* 18: 131-140.
- Costa, D.P. & Lima, F.M. 2005. Moss diversity in the tropical rainforest of Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 28 (4): 671-685.
- Costa, D. P., Luizi-Ponzo, A. 2010. As briófitas do Brasil. In: *Catálogo de Plantas e Fungos do Brasil* (ed.) Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, v.1, p. 6168.
- Delgadillo, M.C. & Cárdenas, A. 1990. *Manual de Briofitas*. 2ª ed. México: Instituto de Biología da Universidade Nacional Autonoma de Mexico.
- Frahm, J-P. 1990. The ecology of epiphytic bryophytes on Mt. Kinabalu. Sabah (Malaysia) *Nova Hedwigia* 51: 121-132.
- Frahm, J-P. 1994. Scientific results of the BRYOTROP expedition to Zaire and Rwanda. 2. The altitudinal zonation for the bryophytes on Mt. Kahuzi, Zaire. *Tropical Bryology* 9: 153-167.
- Frahm, J-P. 2001. *Biologie der Moose*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin. 357 pp.
- Frahm, J-P. & Gradstein, S.R. 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography* 18: 669-678.
- Ganacevich, N.A. & Mello, Z.R. 2006. Briófitas da Biquinha de Anchieta, São Vicente, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 18: 75-84.

- Givnish, T.J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87: 193-210.
- Goffinet, B. & Shaw, A.J. 2009. *Bryophyte Biology*. 2nd ed. Cambridge University Press.
- Gradstein, S.R. 1995a. Bryophyte diversity of the tropical rainforest. *Archives des Sciences Geneve* 48: 91-96.
- Gradstein, S.R. 1995b. Diversity of Hepaticae and Anthocerotae in Montane Forests of the Tropical Andes. In: S.P. Churchill, W. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and Conservation of The Neotropical Montane Forest*. New York Botanical Garden, New York. pp. 321-334.
- Gradstein, S.R. & Frahm, J.-P. 1987. Die floristische Höhengliederung der Moose entlang des BRYOTROP-Transsects in NO-Peru. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 88: 105-113.
- Gradstein, S.R. & Salazar Allen, N. 1992. Bryophyte diversity along an altitudinal gradient in Dárien National Park, Panama. *Tropical Bryology* 5: 61-71.
- Gradstein, S.R., van Reenen & Griffin III, D. 1989. Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. *Acta Botanica Neerlandica* 38: 439-448.
- Gradstein, S.R., Hietz, P. Lücking, R. Lücking, A., Simpmann, H.J.M., Vester, H.F.M., Wolf, J.H.D. & Gardette, E. 1996. How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forests. *Ecotropica* 2: 59-72.
- Gradstein, S.R., Churchill, S.P. & Salazar-Allen, N. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 86: 1-577.
- Hawkins, B.A & Diniz-Filho, J.A.F. 2006. Beyond Rapoport's rule: evaluating range size patterns of New World birds in a two-dimensional framework. *Global Ecology and Biogeography* 15: 461-469.
- Hedenäs, L. 2007. Global diversity patterns among pleurocarpous mosses. *The Bryologist* 110: 319-331
- Hemp, A. 2006. Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. *Plant Ecology* 184: 27-42.
- Heinrichs, J.; Hentschel, J.; Feldeberg, K.; Bombosch, A. & Schneider, H. 2009. Phylogenetic biogeography and taxonomy of disjunctly distributed bryophytes. *Journal of Systematics and Evolution* 47: 497-508.

- Hubbell, S.P. 2001 *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2004. *Projeto Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa nos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar*. (FAPESP 03/12595-7).
- Joly, C.A., Martinelli, L.A., Alves, L.F., Vieira, S.A., Tamashiro, J.Y., Aidar, M.P.M., Camargo, P.B., Assis, M.A., Bernacci, L.C., 2008. As Parcelas Permanentes do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional: Composição Florística, Estrutura e Funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil. *RedeMAP: Rede de Parcelas Permanentes dos Biomas Mata Atlântica e Pampa*. Funpar, Curitiba.
- Joyce, M.V.; Mello, Z.R. & Yano, O. 2006. Briófitas da Ilha das Palmas, Guarujá, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 18: 101-109.
- Kessler, M. 2000a. Altitudinal zonation of Andean cryptogam communities. *Journal of Biogeography* 27: 275-282.
- Kessler, M. 2000b. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in Central Bolivian Andes. *Plant Ecology* 149: 181-193.
- Kessler, M., Kluge, J., Hemp, A. & Ohlemüller. 2011. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* (early view).
- Kluge, J., Kessler, M. & Dunn, R. 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate, and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography* 15: 358–71.
- Körner, C. 2007. The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 569-574.
- Lacerda, M. S. 2001. *Composição florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica*. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- Lomolino, M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography* 10: 3-13.

- Macía, M.J. 2011. Spatial distribution and floristic composition of trees and lianas in different forest types of an Amazonian rainforest. *Plant Ecology* 112: 1159-1177
- Molinari, L.C. & Costa, D.P. 2001. Briófitas do arboreto do Jardim Botânico do Rio de Janeiro. *Rodriguésia* 52: 107-124.
- Morrone, J.J. & Crisci, J.V. 1995. Historical Biogeography: Introduction to Methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373-401.
- Oliveira, S.M. 2010. *Diversity of epiphytic bryophytes across the Amazon*. PhD dissertation, Department of Biology, Utrecht University.
- Oliveira, S.M., ter Steege, H., Cornelissen, J.H.C. & Gradstein, S.R.. 2009. Niche assembly of epiphytic bryophyte communities in the Guianas: a regional approach. *Journal of Biogeography* 36: 2076-2084.
- Oliveira e Silva, M.I.M.N. & Yano, O. 2000a. Anthocerotophyta e Hepatophyta de Mangaratiba e Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 13: 1-102.
- Oliveira e Silva, M.I.M.N. & Yano, O. 2000b. Musgos de Mangaratiba e Angra dos Reis. Rio de Janeiro, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 14:1137.
- Oliveira e Silva, M.I.M.N. Milanez, A.I. & Yano, O. 2002. Aspectos ecológicos de briófitas em áreas preservadas de mata atlântica, Rio de Janeiro, Brasil. *Tropical Bryology* 22: 77-102.
- Paixão, C.P. & Mello, Z.R. 2006. Brioflora ao longo da Trilha do Costão, Peruíbe, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 18: 85-90.
- Patrus, P. & Starling, M.F.V. 2006. Briofitas da Serra do Curral, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 18: 123-129.
- Peralta, D. F. & O. Yano. 2005. Briófitas de mata paludosa, município de Zacarias, noroeste do estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19(4): 963–977.
- Peralta, D.F. & Yano, O. 2007. Briófitas do Parque Estadual da Ilha Anchieta, Ubatuba, estado de São Paulo, Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 63: 101-127.
- Pitman, N. C. A., J. Terborgh, M. R. Silman, and P. Núñez V. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80: 2651–2661.
- Pócs, T. 1982. Tropical Forest Bryophytes. In: Smith, A.J.E. *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London New York. pp. 59-103.

- Proctor, M.C.F. 2000. The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecology* 151: 41-49.
- Proctor, M.C.; Oliver, M.J.; Wood, A.J.; Alpert, P.; Stark, L. R.; Cleavitt, N.L. & Mishler, B.D. 2007. Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *The Bryologist* 110: 595-621.
- Raddi, G. 1822. Crittogame brasiliane raccolte e descritte (preprint) (Also published in: (1823): *Memorie di matematica e di fisica della società italiana delle scienze residente in Modena* 19: 27–57.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P. Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141-1153.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Santos, N.D. & Costa, D.P. 2008. A importância de Reservas Particulares do Patrimônio Natural para a conservação da brioflora da Mata Atlântica no estado do Rio de Janeiro: um estudo em El Nagual, Magé. *Acta Botanica Brasilica* 22: 359-372.
- Santos, N.D. & Costa, D.P. 2010a. Altitudinal zonation of liverworts in the Atlantic Forest, Southeastern Brazil. *The Bryologist* 113(3):631-645.
- Santos, N.D. & Costa, D.P. 2010b. Phytogeography of the liverwort flora of the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Journal of Bryology* 32:9-22.
- Santos, N.D. & Shepherd, G.J. 2011. As briófitas do Japi. (prelo)
- Santos, N.D., Costa, D.P., Kinoshita, L.S. & Shepherd, G.J. 2011. Aspectos brioflorísticos e fitogeográficos de duas formações costeiras de Floresta Atlântica da Serra do Mar, Ubatuba/SP, Brasil. *Biota Neotropica* 11(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2/en/abstract?short-communication+bn03011022011>.
- Schäfer-Verwimp, A. 1989. New or interesting records of Brazilian bryophytes, II. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 67: 313-321.
- Schäfer-Verwimp, A. 1991. Contribution to the knowledge of the bryophyte flora of Espírito Santo, Brazil. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 69: 147-170.
- Schäfer-Verwimp, A. 1992. New or interesting records of Brazilian bryophytes, III. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 71: 55-68.

- Schäfer-Verwimp, A. 1996. New or interesting records of Brazilian bryophytes, V. *Candollea* 51: 283-302.
- Shaw, A.J., Cox, C.J. & Goffinet, B. 2005. Global patterns of moss diversity: taxonomic and molecular inferences. *Taxon* 54 (2): 337-352.
- Shaw, A.J., Szövényi & Shaw, B. 2011. Bryophyte diversity and evolution: windows into the early evolution of land plants. *American Journal of Botany* 98: 352-369.
- Sklenár, P. 2006. Searching for altitudinal zonation: species distribution and vegetation composition in the superpáramo of Volcán Iliniza, Ecuador. *Plant Ecology* 184: 337-350.
- ter Steege, H. 2010. How neutral is Ecology? *Biotropica* 42: 631-633.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. *Science* 299: 241-244.
- Van Reenen, G.B.A. & Gradstein, S.R. 1983. A transect analysis of the bryophyte vegetation along an altitudinal gradient on the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Acta Botanica Neerlandica* 32: 163-175.
- Van Reenen, G.B.A. & Gradstein, S.R. 1984. An investigation of bryophyte distribution and ecology along an altitudinal gradient en the Andes of Colombia. *Journal Hattori Botanical Laboratory* 56: 79-84.
- Van Zanten, B.O. & Pócs, T. 1981. Distribution and dispersal of Bryophytes. *Advances in Bryology* 1: 479-562.
- Vázquez, G.A. & Givnish, T.J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 96: 999-1020.
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. 1991. *Classificação da Vegetação Brasileira adaptada a um Sistema Universal*. IBGE/CDDI. Departamento de Documentação e Biblioteca, 123 p.
- Visnadi, S.R. 1998. *Briófitas em ecossistemas costeiros do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP*. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista. Rio Claro, 274p.
- Visnadi, S. R. 2004. Briófitas de praias do estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18(1): 91-97.
- Visnadi, S.R. 2005. Brioflora da Mata Atlântica do estado de São Paulo: região norte. *Hoehnea* 32(2): 215-231.

- Visnadi, S.R. 2008. Marchantiophyta e Bryophyta de manguezais do Estado de São Paulo, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Serie Ciências Naturais* 3(1): 69-80.
- Visnadi, S.R. 2009. Briófitas do caxetal, em Ubatuba, São Paulo, Brasil. *Tropical Bryology*. 30:8-14.
- Visnadi, S.R. & Vital, D.M. 1989. Briófitas rupícolas de um trecho do rio Bethary, Iporanga, estado de São Paulo. *Acta Botanica Brasilica* 3: 179-183.
- Visnadi, S.R. & Vital, D.M. 2000. Lista de briófitas ocorrentes no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga-PEFI. *Hoehnea* 27: 279-294.
- Visnadi, S.R. & Vital, D.M. 2001. Briófitas das Ilhas de Alcatrazes, do Bom Abrigo, da casca e do castilho, estado de São Paulo, Brasil. *Acta bot. bras.* 15(2): 255-270.
- Vital, D.M. & Visnadi, S.R. 1994. Bryophytes of Rio Branco Municipality, Acre, Brazil. *Tropical Bryology* 9: 69-74.
- Webster, G.L. 1995. The panorama of Neotropical Cloud Forests. In: Churchill, S.P., Balslev, W., Forero, E. & Luteyn, J.L. (eds.). *Biodiversity and Conservation of The Neotropical Montane Forest*. New York Botanical Garden, New York. pp. 321-334.
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639-644.
- Wolf, J.H.D. 1993. Diversity patterns and biomass of epiphytes bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the Northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 928-960.
- Yano, O. 1990. P.p. 411-438. Musgos do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, estado de São Paulo: Sphagnaceae, Rhizogoniaceae, Mniaceae, Racopilaceae e Phyllogoniaceae. In: *Anais do Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira*, São Paulo.
- Yano, O. 2005. Adição às briófitas da Reserva Natural da Vale do Rio Doce, Linhares, Espírito Santo, Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 18: 5-48.
- Yano, O. & A. B. Carvalho. 1994. Musgos do manguezal do Rio Itanhaém, Itanhaém, São Paulo. In S. Watanabe (coord.). *Anais do III Simpósio de Ecossistemas da Costa Brasileira. Actesp.* São Paulo, v. 1, pp. 362-366.
- Yano, O. & Peralta, D.F. 2008. Briófitas do Espírito Santo existentes no Herbário Científico do Estado “Maria Eneyda P. Kauffmann Fidalgo”, Instituto de Botânica, São Paulo, Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 24: 5-100.

- Yano, O. & Santos, S.X. 1993. Musgos da gruta de Mirassol, São Paulo. *Acta Botanica Brasilica* 7: 89-106.
- Yano, O., Z.R. Mello & A.G. Colletes. 2003. Briófitas da Ilha Urubuqueçaba, São Paulo, Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 58: 195-214.
- Yano, O.; Visnadi, S.R.; & Peralta, D.F. 2009. P.p. 257-267. Briófitas. In: M.I.M.S. Lopes, M. Kirizawa & M.M.R.F. Melo (eds.). *Patrimônio da Reserva Biológica do Alto da Serra da Paranapiacaba: a antiga Estação Biológica do Alto da Serra*. Instituto de Botânica de São Paulo, São Paulo.

CAPÍTULO I

Plantas que voam: distribuição espacial de hepáticas numa escala regional

Artigo científico redigido conforme as normas do Journal of Vegetation Science

Plantas que voam: distribuição espacial de hepáticas numa escala regional

Nivea Dias dos Santos¹, Denise Pinheiro da Costa², Luiza Sumiko Kinoshita¹ & George John Shepherd¹

¹ Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970, Campinas, SP, Brasil

² Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rua Pacheco Leão 915, 22460-030, Rio de Janeiro, RJ

Título resumido: Diversidade beta de hepáticas na Floresta Atlântica

RESUMO

Questões: Hepáticas são plantas criptogâmicas que apresentam dispersão a longa distância por esporos, mas, paradoxalmente, são poiquilohídricas e extremamente sensíveis às condições microambientais. A flora de hepáticas distribui-se de forma uniforme, aleatória ou apresenta restrição de nicho ambiental ao longo da costa atlântica do sudeste do Brasil? Caso a distribuição seja determinística, variáveis geoclimáticas podem atuar como filtros sobre a flora de hepáticas?

Área de estudo: Floresta Atlântica, sudeste do Brasil.

Métodos: Utilizamos dados de levantamentos florísticos de 26 localidades do sudeste brasileiro para avaliar os padrões de diversidade beta da flora de hepáticas e sua correlação com gradientes ambientais por meio de análise multivariadas e testes estatísticos.

Resultados: As análises de ordenação e agrupamento revelaram elevada diversidade beta e uma distribuição determinística das hepáticas ao longo da costa atlântica do sudeste do Brasil. A altitude esteve associada significativamente ao primeiro eixo do DCA ($R^2 = 0.87$, $p < 0.0001$), demonstrando um gradiente florístico desde as florestas de terras baixas até as altomontanas e campos de altitude. Foram definidos cinco grupos florísticos para as hepáticas e 65

espécies consideradas indicadoras desses grupos. As principais variáveis geoclimáticas que explicam os agrupamentos formados pela flora de hepáticas foram altitude, temperatura e precipitação. A predição de que hepáticas apresentam uma distribuição determinada ambientalmente foi confirmada pelo teste de Mantel ($r_M 0.557$; $p < 0.0001$).

Conclusões: As hepáticas da Floresta Atlântica costeira do sudeste do Brasil fazem parte de um conjunto regional de espécies que apresentam estabelecimento e sobrevivência fortemente afetados por filtros abióticos do hábitat. A baixa similaridade entre as localidades e o elevado número de espécies indicadoras sugere que as hepáticas apresentam uma distribuição determinística em nível regional. A altitude é o principal fator que afeta a distribuição das espécies, mas outras variáveis geoclimáticas também são importantes filtros ambientais para as hepáticas.

Palavras-chave: briófitas; dispersão; determinismo ambiental; Floresta Atlântica; diversidade beta; análise multivariada.

Introdução

A compreensão dos padrões de variação da composição florística entre regiões (diversidade beta) é uma das questões centrais da ecologia (Legendre et al. 2005; Chave 2008; de Bello et al. 2010). No contexto teórico atual, a distribuição de espécies de plantas pode ser explicada por três hipóteses principais: 1) dominância oligárquica, onde a região é dominada por um grupo de competidoras superiores, apresentando uniformidade na composição de espécies ao longo de grandes áreas (Pitman et al. 1999, 2001); 2) neutralidade, onde a distribuição é aleatória mas auto-correlacionada espacialmente por causa da limitação da dispersão (Hubbell 2001); ou 3) determinística, sendo a distribuição das espécies, desigual e determinada ambientalmente (Tuomisto et al. 2003). Dessa forma, o tipo de dispersão dos organismos (*e.g.* vento ou animais - Nekola & White 1999; Cain et al. 2000; Tuomisto et al. 2003) e os filtros ambientais (*e.g.* fatores edáficos - Condit et al. 2002; Honorio Coronado et al. 2009) têm fortes influências na configuração dos padrões de diferenciação florística entre regiões. Um desafio para os cientistas que trabalham com vegetação tem sido conhecer as afinidades florísticas entre diferentes áreas para inferir sobre quais processos moldam os

padrões encontrados atualmente (Condit et al. 2002; Tuomisto et al. 2003). Em geral, esses estudos baseiam-se na hipótese de que a similaridade florística pode ser predita por variáveis ambientais ou pela distância geográfica entre as diferentes regiões (ver revisão de Chave 2008).

As hepáticas (Marchantiophyta) compreendem uma divisão de plantas terrestres que, juntamente com musgos (Bryophyta) e antóceros (Antocerothophyta), estão agrupadas no grupo parafilético denominado “briófitas”, o mais antigo dentre as Embryophyta (Goffinet et al. 2009; Magallón & Hilu 2009). Estão representadas por 5.000 espécies no mundo, 1.350 no Neotrópico e ca. 700 no Brasil, das quais 463 ocorrem na Floresta Atlântica (Gradstein et al. 2001; Gradstein & Costa 2003; Costa 2009). Possuem dispersão dos esporos a longa distância pelo vento (“plantas que voam”), apresentando padrões fitogeográficos amplos, quando comparadas às angiospermas (van Zanten & Pócs 1981; Schofield 1992; Heirinchs et al. 2009). Por outro lado, são poiquilohídricas e especialmente sensíveis às condições ambientais, ocorrendo em microambientes muito específicos, e sendo frequentemente utilizadas como bioindicadoras de condições climáticas, ambientais e ecológicas (Vanderpoorten & Goffinet 2009).

Briófitas são utilizadas como marcadoras de cinturões altitudinais em diferentes regiões neotropicais (Frahm & Gradstein 1991; Gradstein et al. 2001), sendo apontadas ainda como úteis indicadoras das fitofisionomias da Floresta Atlântica, com espécies de musgos e hepáticas características dos diferentes cinturões altitudinais (Costa & Lima 2005; Santos & Costa 2010). Apesar disso, até o momento, nenhum estudo direcionou-se a avaliar os padrões de diversidade beta da brioflora ao longo de áreas com diferentes fitofisionomias de Floresta Atlântica.

O sudeste brasileiro é um centro de diversidade e endemismo para espécies da flora e fauna, representando uma região estratégica ao longo do contínuo de remanescentes de Floresta Atlântica (Guedes-Bruni & Lima 1997; Laurance 2009; Stehmann et al. 2009). Os estados do Rio de Janeiro e São Paulo são as áreas mais ricas em espécies e melhor exploradas do ponto de vista da flora de hepáticas no Brasil (Gradstein & Costa 2003; Santos & Costa 2010). Além disso, esses estados apresentam grandes variações de relevo e diferentes fitofisionomias de Floresta Atlântica numa área relativamente pequena, representando um bom

modelo para avaliarmos a importância de processos determinísticos e dependentes de dispersão na distribuição das espécies de hepáticas.

De acordo com a primeira lei da geografia (Tobler 1970) espera-se que a similaridade entre duas regiões diminua com o aumento da distância (Nekola & White 1999). Dessa forma, regiões mais próximas geograficamente tenderiam a ter floras mais similares, devido à maior possibilidade de chegada de diásporos. Contudo, partindo da premissa de que processos ambientais determinísticos, baseados em nicho, atuam mais fortemente sobre a flora de hepáticas do que processos relacionados à dispersão, nós propomos a hipótese de que haverá maior similaridade entre localidades com as mesmas fitofisionomias de Floresta Atlântica, visto que elas devem apresentar condições ambientais semelhantes.

Neste trabalho, nós avaliamos os padrões de diferenciação florística de áreas com diferentes fitofisionomias de Floresta Atlântica, nos direcionando às seguintes questões: **1.** Variáveis geoclimáticas constituem boas preditoras das fitofisionomias da Floresta Atlântica investigadas? **2.** A flora de hepáticas distribui-se de forma uniforme, aleatória ou apresenta restrição de nicho ambiental ao longo da costa atlântica do sudeste do Brasil? Caso a distribuição seja determinística, duas perguntas adicionais são propostas: **3.** Algumas espécies de hepáticas podem ser consideradas indicadoras dos agrupamentos formados pelas áreas ou fitofisionomias da Floresta Atlântica? **4.** As variáveis geoclimáticas analisadas atuam como filtros sobre a flora de hepáticas?

Material e Métodos

Área de estudo

A região estudada situa-se no planalto atlântico do sudeste do Brasil (21°88'-23°24'S e 45°10'-41°92'W) e apresenta quatro unidades de relevo: Baixada, Serra do Mar, Vale do Paraíba e Serra da Mantiqueira (Domingues 1976). A topografia é bastante acidentada, com cadeias montanhosas (escarpas de planalto) formadas por rochas cristalinas (Domingues 1976). Os pontos culminantes são o Pico das Agulhas Negras (2.791 m), localizado no Planalto da Serra da Mantiqueira, município de Itatiaia; a Pedra dos Três Picos (2.310 m), no município de Nova Friburgo e a Pedra do Sino (2.263 m), em Teresópolis, ambas localizadas na Serra do Mar, estado do Rio de Janeiro (Guedes-Bruni & Lima 1997). O clima da região é bastante variável por causa da elevação e orientação das montanhas. A proximidade do oceano

confere a grande parte da região um elevado índice de umidade e pluviosidade, que tende a diminuir para o interior (Domingues 1976). Na Baixada e Vale do Paraíba, o clima predominante é o quente e úmido, definido por duas estações, uma chuvosa (verão) e uma seca (inverno). A temperatura média anual varia entre 24-26°C e precipitação média anual é de ca. 1.000 mm, na Baixada e 1.500 mm, no Vale do Paraíba. Nas zonas mais elevadas das Serras do Mar e da Mantiqueira, o clima característico é o mesotérmico super-úmido, sem estação seca, com temperaturas entre 18-19°C e precipitação média anual de 2000-2500 mm (Domingues 1976; Nimer 1989).

O conceito de Floresta Atlântica (*sensu lato*) que adotamos neste trabalho é o de Oliveira-Filho & Fontes (2000) que engloba Florestas Ombrófilas e Semidecíduais. A classificação de vegetação é a proposta por Veloso et al. (1991), onde Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas (TB) = 5-50 m, Floresta Ombrófila Densa Submontana (SM) = 50-500 m, Floresta Ombrófila Densa Montana (MT) = 500-1.500 m, Floresta Ombrófila Densa Alto-montana (AM) = > 1.500 m. Incluímos três fitofisionomias adicionais neste estudo: Floresta de Restinga (FR) – uma formação florestal que ocorre sobre os cordões arenosos do litoral, em altitudes entre 0-50 m e cuja gênese, composição florística e estrutura são distintas da Floresta Ombrófila Densa (César & Monteiro 1995; Assis et al. 2011); Topo de Morro (TM) – um tipo de Floresta Nebular que ocorre sobre o topo das escarpas íngremes da Serra do Mar, onde os solos são rasos e de rápida drenagem (Mantovani et al. 1990; Neto 2007; Bertonecello 2009); e Campos de Altitude (CA) – uma série de formações úmidas, dominadas por vegetação de gramíneas que ocorre geralmente nas cotas acima de 2.000 m de altitude e no topo de alguns picos no sudeste do Brasil (Martinelli & Bandeira 1989; Safford 1999; Vasconcelos 2011).

Organização dos dados

Para a análise da diversidade beta da flora de hepáticas no sudeste brasileiro, nós selecionamos 26 localidades (Fig. 1), situadas em 10 áreas (Unidades de Conservação) nos estados do Rio de Janeiro e São Paulo. Para tanto, utilizamos dados de inventários florísticos disponíveis na literatura e no banco de dados da brioflora do Rio de Janeiro (Costa et al. 2007) e de trabalhos de campo realizados entre os anos de 2009-2011 nas parcelas permanentes do Projeto Biota Gradiente Funcional da FAPESP (Joly et al. 2008) e no Pico do Corcovado,

Parque Estadual da Serra do Mar (Tab. 1). Para minimizar possíveis interpretações errôneas, devido a problemas de identificação (efeito do taxonomista), os sinônimos foram checados e as espécies duvidosas, excluídas, com base na flora de hepáticas do Brasil (Gradstein & Costa 2003). Confeccionamos três matrizes, uma florística, uma geográfica e uma ambiental.

Na matriz florística, as amostras consistiram das localidades (Unidades de Conservação – UC – separadas por tipo de fitofisionomia) e os descritores foram dados categóricos binários de presença/ausência das espécies (Tab. 2). Para um melhor desempenho das análises, eliminamos as espécies raras (que ocorriam em apenas uma amostra). Dessa forma, a matriz florística consistiu de dados de ocorrência para 272 espécies de hepáticas (descritores) em 26 localidades (amostras). Na matriz geográfica, registramos as coordenadas geográficas, em graus decimais, para cada uma das 26 localidades. A matriz ambiental foi composta por dados de altitude, distância do mar (em linha reta), amplitude de temperatura anual, temperatura média anual, sazonalidade da temperatura, precipitação anual, sazonalidade da precipitação, e precipitação na estação seca, para cada localidade. Todas as variáveis climáticas foram obtidas através do programa DIVA-GIS 5.2 (Hijmans et al. 2005a), utilizando a base de dados do presente (2.5 minutos) do World-Clim (Hijmans et al. 2005b).

Análises estatísticas

Para verificarmos se as variáveis geoclimáticas são boas preditoras das áreas (UC) ou fitofisionomias estudadas, standardizamos os dados da matriz ambiental (*ranging*) e realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA), utilizando a matriz de covariância. Posteriormente, essa matriz foi utilizada na Análise de Correspondência Canônica (CCA) e no Teste de Mantel.

Para entendermos os padrões de distribuição da flora de hepáticas no sudeste brasileiro, submetemos a matriz florística à análise de *outliers*, com nível de corte 2.0 no programa PCOrd 4.1 (McCane & Mefford 1999) e ao método de ordenação por Análise de Correspondência Distendida (Detrended Correspondence Analysis – DCA, Hill & Gauch 1980). De forma complementar, para definição dos grupos florísticos, realizamos uma divisão hierárquica dicotômica por TWINSpan (*Two-Way Indicator Species Analysis*; Hill 1979) e uma análise de similaridade (índice de Jaccard) com método de agrupamento de Média Ponderada (WPGMA). Este método de ligação concede peso igual para os grupos, sem

considerar o seu tamanho, sendo mais robusto quando grupos de tamanhos muito diferentes estão sendo comparados (Shepherd 1995). Foi utilizado o índice de similaridade de Jaccard, que dá peso igual para todas as espécies, para minimizar possíveis problemas de diferenças no esforço amostral dos levantamentos (Valentin 2000).

Nós comparamos os grupos formados pelos métodos multivariados (DCA, TWINSpan e WPGMA) e avaliamos se esses agrupamentos reúnem floras de hepáticas mais semelhantes do que é esperado ao acaso através do “Multi-Response Permutation Procedures” (MRPP, Mielke & Berry 2007) no programa PCOrd 4.1 (McCane & Mefford 1999). O MRPP é um método robusto, não-paramétrico, que utiliza o índice de similaridade de Sørensen para testar a hipótese nula de que dois ou mais grupos pré-definidos são iguais em composição. O índice A do MRPP descreve a homogeneidade dentro dos grupos e varia entre zero e um, onde $A = 0$ significa que as heterogeneidades dentro e entre os grupos são iguais e $A = 1$ significa que todos os membros de cada grupo são idênticos entre si e diferentes dos membros dos outros grupos (McCune & Grace 2002).

Para definir o valor indicador (IndVal) das espécies características dos agrupamentos formados, realizamos uma *Indicator Species Analysis* (ISA – Dufrene & Legendre 1997) no programa PCOrd 4.1 (McCane & Mefford 1999). Neste método, diferentemente do TWINSpan, o valor indicador de determinada espécie é independente da abundância relativa das outras espécies, não sendo necessária a utilização de pseudo-espécies. A significância do valor indicador das espécies foi avaliada através de um teste de Monte Carlo com 1000 permutações, testando a hipótese nula de que as espécies não têm valor indicador. Consideramos indicadoras aquelas espécies que obtiveram $p \leq 0.08$ e valor indicador (IndVal) $\geq 25\%$ (Dufrene & Legendre 1997).

Para compreendermos a influência do ambiente sobre a flora de hepáticas, avaliamos as correlações entre os gradientes florísticos e ambientais através de uma Análise de Correspondência Canônica (Canonical Correspondence Analysis - CCA). A CCA é uma técnica de ordenação canônica, baseada em Análise de Correspondência, que restringe a ordenação de uma matriz de espécies pela regressão linear múltipla sobre as variáveis de uma matriz ambiental (McCune & Grace 2002). Ou seja, ela permite que os eixos de ordenação sejam combinações lineares de variáveis ambientais (Manly 1994). As variáveis ambientais que apresentavam índice de correlação > 0.8 foram retiradas da análise. O teste de Monte Carlo

(ter Braak & Prentice 1988), com 1000 permutações, foi utilizado para verificamos a significância dos primeiros eixos da ordenação. Todas as análises de agrupamento, classificação e ordenação foram realizadas no programa Fitopac 2.1 (Shepherd 2010).

Finalmente, testamos a correlação entre a dissimilaridade florística e as distâncias geográfica e ambiental através do Teste de Mantel simples e parcial (rM – Legendre & Legendre 1998), sendo a estatística de Mantel testada por 10.000 permutações no programa Passage 2 (Rosenberg & Anderson 2011). Este teste tem como hipótese nula a ausência de correlação linear entre as duas matrizes de distância (Legendre & Legendre 1998). Para tanto, nós calculamos a distância euclidiana entre os pares de amostras das matrizes florística, geográfica e ambiental. De acordo com a hipótese de trabalho, as hepáticas apresentam uma distribuição determinada ambientalmente, então temos as seguintes expectativas: **1)** existência de correlação positiva entre as matrizes florística e ambiental e **2)** ausência de correlação entre as matrizes florística e geográfica.

Resultados

As 26 localidades analisadas apresentam uma riqueza total de 344 espécies de hepáticas (Tab. 2). A Floresta Montana foi a fitofisionomia mais rica (252 táxons), seguida pela Submontana (165), Alto-Montana (134), Campos de Altitude (122), Terras Baixas (88), Topo de Morro (69) e Floresta de Restinga (59), (Fig. 2).

A PCA da matriz geoclimática resultou num diagrama homogêneo (Fig. 3). A porcentagem de variância acumulada nos dois primeiros eixos foi de 72%, estando acima daquela esperada pelo modelo *broken stick* (55%). O primeiro eixo foi mais fortemente correlacionado com a sazonalidade da precipitação (0.91), temperatura média anual (-0.88), distância do mar (0.85) e altitude (0.79) e o segundo eixo com a precipitação anual (0.92), precipitação na estação seca (0.63) e amplitude de temperatura anual (0.57).

A análise de *outliers* da matriz florística separou uma amostra com desvio padrão > 2.0, o Topo de Morro do Cuscuzeiro (pesm vcu - 2.08); contudo, como o valor esteve marginalmente associado ao nível de corte (2.0), esta amostra não foi retirada das análises. O primeiro eixo do DCA (autovalor AV 0.45) esteve associado significativamente à altitude ($R^2 = 0.87$, $p < 0.0001$), como observado na Fig. 4, demonstrando um gradiente florístico desde as Florestas de Terras Baixas até as Alto-Montanas e Campos de Altitude (Fig. 5). Já o segundo

eixo (AV 0.2), revelou a existência de três grupos: um representado pelas áreas do PE da Ilha Grande (em verde na Fig. 5), outro englobando as áreas continentais do estado do Rio de Janeiro e um terceiro com as amostras do PE Serra do Mar (em azul escuro na Fig. 5).

O TWINSpan resultou numa classificação hierárquica em dois grupos principais (Fig. 6), um incluindo as localidades de Topos de Morro, Florestas Alto-Montanas e Campos de Altitude, e outro com as florestas localizadas abaixo de 1.500 m de altitude. Nesta análise, da mesma forma que no DCA, as localidades do PE da Ilha Grande e do PE da Serra do Mar agruparam-se entre si; contudo, as áreas montanas do estado do Rio de Janeiro formaram um grupo juntamente com algumas áreas submontanas fluminenses.

O agrupamento por WPGMA (correlação cofenética 0.81) foi parcialmente consistente com os outros métodos multivariados e permitiu melhor compreensão do posicionamento das localidades dentro dos grupos. Na Fig. 7, o dendograma de similaridade destaca as áreas (UC) à esquerda e as fitofisionomias da Floresta Atlântica à direita. Novamente, as áreas de Topos de Morro e Florestas Alto-Montanas formaram um grupo com baixa similaridade (< 10%) com as outras áreas. As parcelas amostradas por este estudo no PE da Serra do Mar agruparam-se com a Floresta Submontana da RPPN El Nagual, uma área localizada na base da Serra dos Órgãos. As localidades do PE da Ilha Grande foram agrupadas com a Floresta de Terras Baixas da REBIO Poço das Antas. As áreas Submontanas e Montanas não formaram grupos coesos, visto que algumas áreas se agruparam pela distância geográfica (na mesma UC).

Realizamos uma comparação entre os grupos sugeridos pelas diferentes análises multivariadas e a classificação de vegetação adotada a priori (Veloso et al. 1991) e designamos cinco agrupamentos para definição das espécies indicadoras (Tab. 1). Antes de realizarmos a análise de espécies indicadoras (ISA), testamos os agrupamentos adotados com o MRPP. A hipótese de que não há diferença significativa entre os grupos foi refutada, visto que o MRPP mostrou que a heterogeneidade é maior entre os grupos do que dentro destes ($A = 0.43$; $p < 0.001$), ou seja, a composição das amostras dentro dos agrupamentos é diferente daquela esperada ao acaso. Encontramos 65 espécies indicadoras ($\text{IndVal} \geq 25\%$; $p \leq 0.08$) para os agrupamentos identificados (Tab. 3).

O diagrama de ordenação da CCA, da mesma forma que a DCA, revelou um gradiente relacionado à altitude no primeiro eixo, desde as Florestas de Terras Baixas até as Alto-

Montanas e Campos de Altitude (Fig. 8). As variáveis ambientais mais fortemente correlacionadas com o primeiro eixo do ambiente (escores LC) foram altitude (0.95), temperatura média anual (-0.88), sazonalidade da temperatura (-0.76) e distância do mar (0.72). Já o segundo eixo esteve associado aos níveis de precipitação e revelou a existência de três grupos: um representado pelas áreas do PE da Ilha Grande, a REBIO Poço das Antas e a fitofisionomia Submontana do PE do Desengano (com baixos índices de precipitação anual); um englobando as áreas continentais do estado do Rio de Janeiro e as áreas amostradas por Visnadi (1998) no PE Serra do Mar; e um terceiro, com as amostras do PE Serra do Mar e do PARNA Serra dos Órgãos (com elevados índices de precipitação na estação seca, no caso da primeira UC, e de precipitação anual, na segunda área). As correlações dessas variáveis ambientais com o segundo eixo foram 0.4 (precipitação na estação seca) e 0.39 (precipitação anual). Os autovalores (AV) canônicos obtidos para os três primeiros eixos da análise foram 0.47; 0.22 e 0.21; sendo responsáveis, respectivamente, por 13.7%; 20.1% e 26.1% da variância total acumulada dos dados. As porcentagens de variância acumulada nos três primeiros eixos foram menores do que aquelas esperadas pelo modelo *broken stick* (AV1 esperado 29.5%; AV2 43.4% e AV3 56.3%); dessa forma, os resultados explicam parcialmente a variação existente. Apesar disso, não foi encontrado padrão nos resíduos (parte não canônica), o que demonstra que o padrão foi capturado na parte canônica da análise. O resultado do teste de Monte Carlo foi significativo para os três primeiros eixos da ordenação (AV1 $p = 0.001$; AV2 $p = 0.003$; AV3 = 0.001).

A predição de que hepáticas apresentam uma distribuição determinada ambientalmente, avaliada pelo teste de Mantel, foi confirmada (Tab. 4). Encontramos uma correlação positiva entre as matrizes florística e ambiental (rM 0.557; $p < 0.0001$), mesmo quando o efeito da matriz geográfica foi retirado (rM 0.56; $p < 0.0002$). Além disso, a correlação entre as matrizes florística e geográfica não foram significativas.

Discussão

Variáveis geoclimáticas x fitofisionomias de Floresta Atlântica

A nossa premissa inicial, de que as localidades com as mesmas fitofisionomias de Floresta Atlântica apresentariam condições ambientais semelhantes, foi parcialmente refutada; visto que, de maneira geral, as variáveis geoclimáticas utilizadas não permitiram o

agrupamento das localidades pelo tipo de fitofisionomia. Aparentemente, há um forte efeito local (das áreas) nas variáveis ambientais utilizadas. Por exemplo, as áreas do PARNA Serra dos Órgãos e PE da Serra do Mar, distinguem-se das demais por níveis elevados de precipitação anual e precipitação na estação mais seca, respectivamente. Já a distância do mar e a sazonalidade da precipitação, que são variáveis correlacionadas (coeficiente de correlação = 0.74), são importantes filtros ambientais nas áreas do PARNA Itatiaia, PE Três Picos e PE do Desengano.

Devemos destacar que as variáveis geoclimáticas utilizadas podem não ser as principais preditoras das fitofisionomias da Floresta Atlântica. Variáveis não quantificadas, como tipo de solo, topografia, biomassa, luminosidade e estrutura vertical da floresta, são importantes na distinção das diferentes fitofisionomias (Alves et al. 2010; Assis et al. 2011). Outro problema das variáveis climáticas extraídas do WorldClim é que elas foram geradas numa escala macro (global) e os dados pontuais, obtidos por interpolação (Hijmans et al. 2005b). Dessa forma, a escala fina em que trabalhamos com grandes variações de altitude a pequenas distâncias geográficas, pode ter sido problemática; embora, no estudo de gradiente altitudinal realizado por Kluge et al. (2006), os valores de precipitação média anual detectados com estações meteorológicas estiveram de acordo com os dados modelados pelo WorldClim. Além disso, os dados do WorldClim têm sido amplamente utilizados em modelagem de distribuição de espécies (Carnaval & Moritz 2008; Murray-Smith et al. 2009; Meireles 2009) e como variável para estudos macroecológicos (Kessler et al. 2011), tendo sido apontados por Chave (2008) como importante avanço tecnológico para entendimento dos processos que atuam sobre os atuais padrões de diversidade beta.

Os padrões geoclimáticos encontrados são consistentes com aqueles esperados para as áreas analisadas, como por exemplo, o gradiente de precipitação desde áreas litorâneas até o interior do continente (Domingues 1976). A precipitação elevada em áreas litorâneas, mesmo na estação seca (inverno), deve-se, principalmente, à chuva orográfica (*e.g.* Serra do Mar e Serra dos Órgãos). Assim, apesar das variáveis ambientais utilizadas não serem preditoras das fitofisionomias de Floresta Atlântica, elas são boas indicadoras das áreas (UC) analisadas, e provavelmente podem atuar como filtros para distribuição da flora de hepáticas.

Diversidade beta flora de hepáticas na Floresta Atlântica

Confirmando a hipótese de trabalho, verificamos que as hepáticas apresentam uma distribuição determinística ao longo da costa atlântica do sudeste do Brasil. A teoria determinística (baseada em nicho ambiental) postula que as espécies não se distribuem aleatoriamente, mas têm o padrão espacial moldado por restrições ambientais e deslocamento competitivo (Chave 2008). Nas análises multivariadas, verificamos a existência de um gradiente florístico ao longo do gradiente altitudinal, com alguns agrupamentos coesos comuns aos diferentes métodos (*e.g.* Topos de Morro + Florestas Alto-Montanas + Campos de Altitude; localidades do PE da Ilha Grande; localidades do PE da Serra do Mar). Similarmente, Oliveira et al. (2009), em um estudo em âmbito regional, avaliaram os padrões de diversidade beta de briófitas ao longo do gradiente vertical de forófitos em três Florestas de Terras Baixas nas Guianas, encontrando que as comunidades são estruturadas com base em nicho. Os autores verificaram que a composição das comunidades é explicada principalmente pela zona de altura nos forófitos, mesmo através de distâncias superiores a 600 km, sugerindo que as comunidades são moldadas por condições microclimáticas a partir de um *pool* regional de espécies.

A altitude é, sem dúvida, um dos principais fatores que determinam a distribuição das espécies de hepáticas na Floresta Atlântica do sudeste do Brasil, como destacado pela regressão entre os escores do primeiro eixo da DCA e as cotas altitudinais ($R^2 = 0.87$, $p < 0.0001$) e reiterado pela análise direta de gradientes (CCA), onde a altitude teve um coeficiente de correlação de 0.95 com o primeiro eixo de ordenação. Os elevados escores encontrados ao longo do primeiro eixo da DCA (330 unidades de desvio padrão) revelam uma elevada diversidade beta, com grande número de espécies não compartilhadas entre os extremos do gradiente de altitude (Palmer 2011), refutando a hipótese da uniformidade (Pitman et al. 1999, 2001).

Apesar de termos encontrado gradientes altitudinais nos dados, de forma geral, em nível regional, as fitofisionomias da Floresta Atlântica não se agruparam, visto que o efeito local (da UC) foi, por vezes, mais importante. Por exemplo, quando avaliamos os índices de similaridade entre as localidades, verificamos que os maiores índices foram encontrados entre amostras localizadas na mesma UC e entre altitudes próximas (pesm FR e pesm TB = 0.49; pesm SM e pesm M800 = 0.49; pni am e pni ca = 0.49; pesm M800 e pesm M950 = 0.48). Isso

sugere um gradiente florístico local, onde as localidades de altitudes adjacentes têm floras mais semelhantes. Possivelmente, além dos filtros ambientais regionais existentes nas fitofisionomias de Floresta Atlântica, existem filtros locais que moldam a distribuição espacial das hepáticas.

Com relação ao agrupamento entre as fitofisionomias de Topo de Morro, floresta Alto-montana e Campos de altitude, encontrado em todas as análises realizadas, resultados controversos têm sido relatados por estudos com a flora vascular da Floresta Atlântica do sudeste do Brasil. Bertonecello et al. (2011) detectaram a presença de uma Floresta Nebular em altitudes acima de 1.120 m no Pico do Cuscuzeiro, PE da Serra do Mar (SP), que apresenta maiores afinidades florísticas com as florestas alto-montanas do que com àquelas da encosta do sudeste e sul do Brasil. Por outro lado, Meireles (2009), num estudo regional das florestas montanas e alto-montanas do sudeste e sul do Brasil, verificou que as florestas alto-montanas da Serra do Mar de São Paulo assemelham-se mais às florestas montanas atlânticas e interioranas de Minas Gerais do que ao grupo formado pelas florestas alto-montanas. De fato, o posicionamento altitudinal das florestas nebulares é bastante variável, podendo estar inseridas nas fitofisionomias Alto-montana, Montana ou Submontana (Doumenge et al. 1995; Bertonecello et al. 2011, Meireles 2009).

Espécies indicadoras

Algumas espécies apresentam preferência de nicho ambiental e são utilizadas como indicadoras ecológicas de tipos de comunidade, condições de hábitat e mudanças ambientais (Niemi & McDonald 2004; Heink & Kowarik 2010). Por não apresentarem cutícula em seus filídios, as hepáticas estão diretamente expostas às condições ambientais e reagem de maneira previsível e mensurável a mudanças no seu ambiente, sendo, por isso, utilizadas como bioindicadoras (Hallingbäck & Hodgetts 2000; Vanderpoorten & Goffinet 2009). Na Análise de Espécies Indicadoras (ISA), 65 espécies de hepáticas (19% do total) foram apontadas como indicadoras dos grupos formados pelas áreas (UC) ou fitofisionomias de Floresta Atlântica analisadas, destacando-se o elevado número de espécies típicas de Florestas Montanas (25 táxons) e Alto-Montanas (incluindo as áreas de Topo de Morro e Campos de Altitude – 20 táxons).

Apenas oito espécies destacadas por Santos & Costa (2010) como indicadoras das fitofisionomias de Floresta Atlântica (uma de Florestas Montanas e sete de Alto-Montanas – Tab. 4), foram detectadas como indicadoras pela ISA ($\text{IndVal} \geq 25\%$; $p \leq 0.08$). Isso se deve ao fato de que no método ISA, o peso das espécies raras (que só ocorrem em uma localidade de todo o conjunto amostral) é minimizado, sendo importantes as espécies com elevada fidelidade e especificidade (Dufrêne & Legendre 1997). Alta fidelidade significa ocorrer em todas as localidades do grupo e alta especificidade significa ocorrência exclusiva em determinado grupo. Ou seja, uma espécie indicadora eficiente é aquela na qual todos os indivíduos ocorrem em todas as amostras de um grupo específico. Cabe destacar que a análise de Santos & Costa (2010), baseada na ocorrência (presença/ausência) dos táxons nos cinturões altitudinais, teve como objetivo conhecer as espécies típicas de cada fitofisionomia de Floresta Atlântica, já o nosso objetivo neste estudo é saber se algumas espécies de hepáticas são indicadoras dos agrupamentos formados por localidades com diferentes fitofisionomias de Floresta Atlântica.

Filtros ambientais para a flora de hepáticas

Como verificado pelo teste de Mantel, a flora de hepáticas da Floresta Atlântica do sudeste do Brasil apresenta uma distribuição determinada ambientalmente. As variáveis geoclimáticas explicam mais de 50% da distribuição das espécies, enquanto que a distância geográfica não teve poder explicativo. A teoria baseada em nicho prevê que dois tipos de mecanismos podem atuar sobre a distribuição das espécies, os filtros fisiológicos e os filtros bióticos (Chave 2008). Dentre os filtros fisiológicos, estão as variáveis ambientais que impedem o estabelecimento das espécies (*e.g.* fatores edáficos, luminosidade, disponibilidade de água); já os filtros bióticos operam através da competição interespecífica pela disponibilidade de recurso (Tilman 1980, 1982; Chave 2008). Neste trabalho, enfocamos as correlações entre a distribuição das espécies e os fatores ambientais (filtros fisiológicos, denominados no texto como filtros ambientais), através da análise direta de gradientes (CCA).

Utilizamos a CCA como uma análise exploratória para compreendermos as correlações entre os gradientes florísticos e ambientais e distinguirmos quais variáveis geoclimáticas estão associadas aos agrupamentos formados pelas localidades analisadas. O diagrama obtido a partir dos primeiros eixos da CCA possibilitou a visualização do padrão de variação da

composição florística de hepáticas ao longo dos gradientes gerados pelas variáveis ambientais, apesar dos três primeiros eixos compreenderem apenas ca. 26% da variância total dos dados. A variância remanescente não explicada pode estar associada a variáveis ambientais não quantificadas, como luminosidade, umidade, topografia, entre outras. As principais variáveis geoclimáticas que explicam os agrupamentos formados pela flora de hepáticas foram altitude, temperatura e precipitação.

A altitude esteve altamente correlacionada ao primeiro eixo da ordenação da CCA (coeficiente de correlação 0.95). Destacamos que altitude em si não é uma variável, mas um substitutivo (*surrogate*) que abrange diferentes fatores ambientais (como temperatura, umidade e radiação solar – Körner 2007). Por exemplo, no diagrama da Fig. 8, podemos notar que a altitude e temperatura média anual são negativamente correlacionadas. Além da altitude, os principais filtros ambientais encontrados para a flora de hepáticas foram temperatura e precipitação, embora muitas localidades estejam posicionadas de forma intermediária ao longo dos dois primeiros eixos da CCA (Fig. 8). A elevada precipitação, mesmo em períodos de inverno (chuvas orográficas) foi a principal variável associada às localidades amostradas por este estudo no PE da Serra do Mar. A precipitação anual é importante também nas áreas do PARNA Serra dos Órgãos (altos níveis) e no agrupamento formado pelas áreas do PE da Ilha Grande, Terras Baixas da REBIO Poço das Antas e Floresta Submontana do PE do Desengano (baixos níveis).

Nossos resultados vão ao encontro daqueles encontrados na literatura, que relata que os principais fatores limitantes ao desenvolvimento de briófitas são água, luz, temperatura e tipo substrato; sendo a disponibilidade de água o fator mais importante que atua sobre a distribuição das espécies (Vanderpooten & Goffinet 2009). Da mesma forma que as demais briófitas, as hepáticas ocupam geralmente microambientes bem definidos (Gradstein & Pócs 1989); assim, variáveis microclimáticas (como luminosidade e umidade) podem ser importantes na distribuição das espécies das localidades posicionadas de forma intermediária na CCA. Por exemplo, mesmo localizadas na mesma UC (PE da Serra do Mar), as localidades amostradas por Visnadi (1998), que envolveram coletas próximas a trilhas (onde, em geral, a luminosidade é maior e a umidade menor), não se agruparam com as coletas realizadas neste trabalho (em áreas do interior de floresta - parcelas permanentes do Projeto Biota Gradiente Funcional da FAPESP, Joly et al. 2008). Em um estudo sobre a estrutura espacial de

comunidades de briófitas na Floresta Atlântica do nordeste do Brasil, Silva & Pôrto (2010) verificaram que condições microclimáticas particulares (altitude, abertura do dossel e luz difusa) são importantes filtros ambientais para as briófitas, apesar das autoras não terem encontrado diferenças significativas ao longo gradiente borda-interior.

Conclusão

Nossos resultados sugerem que as hepáticas da Floresta Atlântica costeira do sudeste do Brasil fazem parte de um conjunto regional de espécies que, apesar de não apresentarem fortes limitações para a dispersão (que é realizada pelo vento), têm o estabelecimento e sobrevivência afetados por filtros abióticos do hábitat. Apresentamos evidências de uma distribuição espacial determinada em grande parte pelo ambiente e que condições geoclimáticas são importantes na configuração dos padrões de diversidade beta em nível regional. A baixa similaridade entre as localidades e o elevado número de espécies indicadoras dos agrupamentos formados pelas análises multivariadas sugerem que as hepáticas não estão distribuídas aleatoriamente através do sudeste brasileiro. O conjunto de dados gerados também demonstra que a altitude é o principal fator que afeta a distribuição das espécies, e que temperatura e precipitação são importantes filtros ambientais para as hepáticas. Apesar disso, variáveis microclimáticas não quantificadas (*e.g.* luminosidade e umidade) também devem ser importantes para a distribuição das espécies em nível local. A importância relativa de fatores geoclimáticos regionais e variações microclimáticas locais ainda permanece como questão a ser abordada em futuros estudos.

Agradecimentos

Este trabalho foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Projeto Temático Gradiente Funcional (Processo 03/12595-7), que faz parte do Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade (www.biota.org.br). Autorização COTEC/IF 260108- 001.482/0 2008. Nós agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado concedida a primeira autora e à organização não governamental Idea Wild (USA) pela aquisição do equipamento de campo.

Referências Bibliográficas

- Alves, L.F., Vieira, S.A., Scaranello, M.A., Camargo, P.B., Santos, F.A.M., Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2010. Forest Structure and Live Aboveground Biomass Variation along an Elevational Gradient of Tropical Atlantic Moist Forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260: 679–91.
- Assis, M.A., Prata, E.M.B., Pedroni, F., Sanchez, M., Eisenlohr, P.V., Martins, F.R., Santos, F.A.M., Tamashiro, J.Y., Alves, L.F., Vieira, S.A., Piccolo, M.C., Martins, S.C., Camargo, P.B., Carmo, J.B., Simões, E., Martinelli, L.A. & Joly, C.A. Restinga and Lowland forests in coastal plain of southeastern Brazil: vegetation and environmental heterogeneity. *Biota Neotropica* 11(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2/en/abstract?article+bn02111022011>.
- Bertoncello, R. 2009. *A vegetação arbórea em um gradiente altitudinal no Morro do Cuscuzeiro, Ubatuba (SP): uma análise florística, fitossociológica e fitogeográfica*. MSc. Thesis, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Bertoncello, R., Yamamoto, K., Meireles, L.D. & Shepherd, G.J. 2011. A phylogeographic analysis of cloud forests and other forest subtypes amidst the Atlantic forests in south and southeast Brazil. *Biodiversity and Conservation* (early view).
- Cain, M.L., Milligan, B.G. & Strand, A.E. 2000. Long distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87: 1217-1227.
- Carnaval, A.C. & C. Moritz. 2008. Historical climate change predicts current biodiversity patterns in the Brazilian Atlantic rainforest. *Journal of Biogeography* 35: 1187-1201.
- César, O. & Monteiro, R. 1995. Florística e fitossociologia de uma floresta de restinga em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), Município de Ubatuba/SP. *Naturalia* 20: 89-105.
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistic* 11: 265-270.
- Chave, J. 2008. Spatial variation in tree species composition across tropical forests: pattern and process. In: Schnitzer, S. & Carson, W. (Eds.) *Tropical Forest Community Ecology*, pp. 11-30. Blackwell.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, J.E.G. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666–669.

- Costa, D.P. 1999. Epiphytic bryophyte diversity in primary and secondary lowland rainforests in southeastern Brazil. *The Bryologist* 102: 320-326.
- Costa, D. P. 2009. Briófitas. In: Stehmann, J.R.; Forzza, R.C., Salino, A., Sobral, M., Costa, D.P. & Kamino, L.H.Y. (Eds.) *Plantas da Floresta Atlântica*, pp. 13-17. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, RJ, BR.
- Costa, D.P. & Lima, F.M. 2005. Moss diversity in the tropical rainforest of Rio de Janeiro, South-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 671-685.
- Costa, D.P., Imbassahy, C.A.A., Silva, V.P.A.V. & Monteiro, M.D. 2007. Banco de Dados - Briófitas do estado do Rio de Janeiro. http://www.jbrj.gov.br/pesquisa/div_tax/briofitas. Cited March 2011.
- de Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C.N., Leps, J. & Thuiller, W. 2010. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science* 21: 992-1000.
- Domingues, A.J.P. 1976. Estudo do relevo, hidrografia, clima e vegetação das regiões programa do estado do Rio de Janeiro. *Boletim de Geografia* 248: 5-73.
- Doumenge, C., Gilmour, D., Perez, M.R. & Blockhus, J. 1995. Tropical montane cloud forests: conservation status and management issues. In: Hamilton, L.S., Juvik, J.O. & Scatena, F.N. (Eds.) *Tropical montane cloud forests* pp.24-37. Springer-Verlag, New York.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Frahm, J-P. & Gradstein, S.R. 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography* 18: 669-678.
- Goffinet, B., Buck, W.R. & Shaw, A.J. 2009. Morphology and classification of the Bryophyta. In: Goffinet, B. & Shaw, A.J. (Eds.) *Bryophyte Biology*, pp. 55-138. 2nd ed. Cambridge University Press.
- Gradstein, S.R. & Pócs, T. 1989. Bryophytes. In: Lieth, H. & Werger, M.J.A. (Eds.) *Tropical rain Forest ecosystems*, pp. 311-325. Elsevier, Amsterdam.
- Gradstein, S.R., Churchill, S.P. & Salazar-Allen, N. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 86: 1-577.
- Gradstein, S.R. & Costa, D.P. 2003. The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 87: 1-336.

- Guedes-Bruni, R.R. & Lima, H.C. 1997. Mountain Ranges of Rio de Janeiro, South-eastern Brazil. In: Davis, S.D., Heywood, V.H., Herrera-MacBryde, O, Villa-Lobos, J. & Hamilton, A.C. (Eds.) *Centres of plant diversity, A guide and strategy for their conservation*. Vol. 3. The America, pp. 376-380. WWF, IUCN.
- Hallingbäck, T. & Hodgetts, N. 2000. *Mosses, liverworts & hornworts: a status survey and conservation action plan for bryophytes*. IUCN, Gland.
- Heink, U. & Kowarick, I. 2010. What are indicators? On the definition of indicators in ecology and environmental planning. *Ecological Indicators* 10: 548-598.
- Heinrichs, J., Hentschel, J., Feldberg, K., Bombosch, A. & Schneider, H. 2009. Phylogenetic biogeography and taxonomy of disjunctly distributed bryophytes. *Journal of Systematic and Evolution* 47: 497–508.
- Hijmans, R.J., Guarino, L., Jarvis, A., O'Brien, R., Mathur, P., Bussink, C., Cruz, M., Barrantes, I. & Rojas, E. 2005a. DIVA-GIS version 5.2. Available in <http://diva-gis.org>.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. 2005b. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hill, M.O. 1979. *TWINSPAN – A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes*. Cornell University, Ithaca, NY, US.
- Hill, M.O. & Gauch, H.G. 1980. Deterended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58.
- Honorio Coronado, E.N., Baker, T.R., Phillips, O.L., Pitman, N.C.A., Pennington, R.T., Vásquez Martínez, R., Monteagudo, A., Mogollón, H., Dávila Cardozo, N., Ríos, M., García-Villacorta, R., Valderrama, E., Ahuite, M., Huamantupa, I., Neill, D.A., Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Soares de Almeida, S., Killeen, T.J., Arroyo, L., Núñez, P. & Freitas Alvarado, L. 2009. Integrating regional and continental scale comparisons of tree composition in Amazonian terra firme forests. *Biogeosciences* 6: 2719-2731.
- Hubbell, S.P. 2001 *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Joly, C.A., Martinelli, L.A., Alves, L.F., Vieira, S.A., Tamashiro, J.Y., Aidar, M.P.M., Camargo, P.B., Assis, M.A. & Bernacci, L.C. 2008. As Parcelas Permanentes do Projeto

- Temático Biota Gradiente Funcional: Composição Florística, Estrutura e Funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil. RedeMAP: Rede de Parcelas Permanentes dos Biomas Mata Atlântica e Pampa & Funpar, Curitiba.
- Kessler, M., Kluge, J., Hemp, A. & Ohlemüller, R. 2011. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* (early view).
- Kluge, J., Kessler, M. & Dunn, R. 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate, and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography* 15: 358–71.
- Körner, C. 2007. The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 569-574.
- Laurence, W.F. 2009. Conserving the hottest of the hotspots. *Biological Conservation* 142: 1137.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2. ed. Elsevier, Amsterdam.
- Legendre, P., Borcard, D., and Peres-Neto, P.R. 2005. Analyzing beta-diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435–450.
- Magallón, S. & Hilu, K.W. 2009. Land plants (Embryophyta). In: Hedges, S.B. & Kumar, S. (Eds.) *Timetree of Life*, pp. 133-137. Oxford University Press.
- Manly, B.F.J. 1994. *Multivariate statistical methods*. London, Chapman & Hall.
- Mantovani, W., Rodrigues, R.R., Rossi, L., Romaniuc-Neto, S., Catharino, E.L.M. & Cordeiro, I. 1990. A vegetação na serra do Mar em Salesópolis, SP. In: *Simposio de ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira*, pp. 348-384. Aguas de Lindóia, Anais. Sao Paulo. v.1.
- Martinelli, G. & Bandeira, J. 1989. *High-altitude grasslands*. Ed. Index, Rio de Janeiro.
- McCune, B. & J.B. Grace. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Press, Oregon.
- McCune, B. & Mefford, M.J. 1999. *PC-ORD: multivariate analysis of ecological data, version 4.10*. Gleneden Beach: MjM Software Design.
- Meireles, L.D. 2009. *Estudos florísticos, fitossociológicos e fitogeográficos em formações vegetacionais altimontanas da Serra da Mantiqueira Meridional, sudeste do Brasil*. Ph.D. Thesis, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

- Mielke, P.W. & Berry, K.J. 2007. Permutation Methods: a distance function approach. A Distance Function Approach. Second Ed. Springer-Verlag, New York.
- Murray-Smith, C. Brummitt, N.A., Oliveira-Filho, A.T., Bachman, S., Moat, J., Luchadha, E.M.N. & Lucas, E.J. 2009. Plant Diversity Hotspots in the Atlantic Coastal Forests of Brazil. *Conservation Biology* 23: 151-163.
- Nekola, J.C. & White, P.S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867–878.
- Neto, J.C.M.T.M. 2007. Relações florísticas, estruturais e ecológicas entre as florestas do topo da Serra do Mar e as florestas de restinga do estado de São Paulo. MSc. Thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Niemi, G.J. & McDonald, M.E. 2004. Application of ecological indicators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 89–111.
- Nimer, E. 1989. *Climatologia do Brasil*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.
- Oliveira-e-Silva, M.I.M.N. & Yano, O. 2000. Anthocerotophyta e Hepatophyta de Mangaratiba e Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 13: 1-102.
- Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in South-eastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- Oliveira, S.M., ter Steege, H., Cornelissen, J.H.C. & Gradstein, S.R. 2009. Niche assembly of epiphytic bryophyte communities in the Guianas: a regional approach. *Journal of Biogeography* 36: 2076-2084.
- Palmer, M. *The Ordination Page*. Disponível em: <http://ordination.okstate.edu>, acessado em 30 de maio de 2011.
- Pitman, N.C.A., Terborgh, J., Silman, M.R. & Núñez, P. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80: 2651–2661.
- Pitman N.C.A, Terborgh J.W. & Silman M.R. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82: 2101–2117
- Rosenberg, M.S. & Anderson, C.D. 2011. PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2:229-232.

- Safford, H.D. 1999. Brazilian Páramos I. Introduction to the physical environment and vegetation of the high-altitude grasslands. *Journal of Biogeography* 26: 693-712.
- Santos, N.D. & Costa, D.P. 2008. A importância de Reservas Particulares do Patrimônio Natural para a conservação da brioflora da Mata Atlântica no estado do Rio de Janeiro: um estudo em El Nagual, Magé. *Acta Botanica Brasilica* 22: 359-372.
- Santos, N.D. & Costa, D.P. 2010. Altitudinal zonation of liverworts in the Atlantic Forest, Southeastern Brazil. *Bryologist* 113(3): 631-645.
- Schofield, W.B. 1992. Bryophyte distribution patterns. In: Bates, J.W. & Farmer, A.M. (Eds) *Bryophytes and lichens in a changing environment*, pp. 103–130. Clarendon Press, Oxford.
- Shepherd, G.J. 1995. *FITOPAC 1. Manual do Usuário*. Departamento de Botânica/UNICAMP.
- Shepherd, G.J. 2010. *FITOPAC 2.1*. Departamento de Botânica/UNICAMP.
- Silva, M.P.P. & Pôrto, K.C. 2010. Spatial structure of bryophyte communities along an edge-interior gradient in an Atlantic Forest remnant in Northeast Brazil. *Journal of Bryology* 32: 101–112.
- Stehmann, J., Forzza, R., Salino, R.C., Sobral, M., Costa, D.P. & Kamino, L.H.Y. 2009. *Plantas da Floresta Atlântica*. Rio de Janeiro.
- ter Braak, C.J.F. & Prentice, I.C. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18: 271-313.
- Tilman, D. 1980. Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *American Naturalist* 116: 686–692.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tobler, W.R. 1970. A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. *Economic Geography* 46: 234–40.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. *Science* 299: 241-244.
- Valentin, J.L. 2000. *Ecologia Numérica. Uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos*. Rio de Janeiro: Interciência.
- Vanderpoorten, A. & Goffinet, B. 2009. *Introduction to Bryology*. Cambridge University Press, New York.

- Van Zanten, B.O. & Pócs, T. 1981. Distribution and dispersal of Bryophytes. In: Schultze-Motel, W. (Ed.) *Advances in Bryology 1*, pp. 479-562.
- Vasconcelos, M.F. 2011. O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do Leste do Brasil? *Revista Brasileira de Botânica* 34(2): 241-246.
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. 1991. *Classificação da Vegetação Brasileira adaptada a um Sistema Universal*. Rio de Janeiro: IBGE/CDDI.
- Visnadi, S. R. 1998. Briófitas em ecossistemas costeiros do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. Ph.D. Thesis, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.

ANEXOS

Capítulo I

Tabela 1. Lista das Unidades de Conservação de Floresta Atlântica incluídas na análise da diversidade beta de hepáticas em nível regional. Siglas: PARNA = Parque Nacional; PE = Parque Estadual; RPPN = Reserva Particular do Patrimônio Natural, APA – Área de Proteção Ambiental. *Riqueza, excluindo sinônimos e táxons duvidosos.

Número (localidade)	Sigla	Unidade de Conservação/Estado	Fitofisionomia (localidade)	Riqueza*	Grupo florístico	Referência
1	peig tb	PE da Ilha Grande, RJ	terras baixas	25	1	Oliveira-e-Silva & Yano (2000)
2	peig sm	PE da Ilha Grande, RJ	submontana	58	1	Oliveira-e-Silva & Yano (2000)
3	peig m	PE da Ilha Grande, RJ	montana	38	1	Oliveira-e-Silva & Yano (2000)
4	pesm vsm	PE Serra do Mar, SP	submontana	44	2	Visnadi (1998)
5	pesm vm	PE Serra do Mar, SP	montana	61	2	Visnadi (1998)
6	pesm vcus	PE Serra do Mar, SP	topo de morro	22	5	Visnadi (1998)
7	pesm FR	PE Serra do Mar, SP	floresta de restinga	59	2	Este trabalho
8	pesm TB	PE Serra do Mar, SP	terras baixas	66	2	Este trabalho
9	pesm SM	PE Serra do Mar, SP	submontana	66	2	Este trabalho
10	pesm M800	PE Serra do Mar, SP	montana	59	2	Este trabalho
11	pesm M950	PE Serra do Mar, SP	montana	66	2	Este trabalho
12	pesm COR	PE Serra do Mar, SP	topo de morro	51	5	Este trabalho
13	rebiopa tb	REBIO Poço das Antas, RJ	terras baixas	31	1	Costa (1999)
14	rppnen sm	RPPN El Nagual, RJ	submontana	70	3	Santos & Costa (2008)
15	pnt sm	PARNA Tijuca, RJ	submontana	56	3	Costa et al. (2007)
16	pnt m	PARNA Tijuca, RJ	montana	59	4	Costa et al. (2007)
17	ped sm	PE Desengano, RJ	submontana	31	3	Costa et al. (2007)
18	ped m	PE Desengano, RJ	montana	102	4	Costa et al. (2007)
19	ped des	PE Desengano, RJ	topo de morro	14	5	Costa et al. (2007)
20	pni m	PARNA Itatiaia, RJ	montana	150	4	Costa et al. (2007)
21	pni am	PARNA Itatiaia, RJ	alto-montana	102	5	Costa et al. (2007)
22	pni ca	PARNA Itatiaia, RJ	campo de altitude	87	5	Costa et al. (2007)
23	pnso am	PARNA Serra dos Órgãos, RJ	alto-montana	60	5	Costa et al. (2007)
24	pnso ca	PARNA Serra dos Órgãos, RJ	campo de altitude	70	5	Costa et al. (2007)
25	ap m	APA Petrópolis, RJ	montana	36	4	Costa et al. (2007)
26	frib m	PE Três Picos, RJ	montana	97	4	Costa et al. (2007)

Tabela 2. Lista das espécies de briófitas ocorrentes nas 26 localidades estudadas no sudeste do Brasil. Os nomes das localidades correspondentes aos números estão listados na Tabela 1.

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Acanthocoleus aberrans</i> (Lindenb. & Gottsche) Kruijt							1	1							1	1				1						1
<i>Acrolejeunea emergens</i> (Mitt.) Steph.	1	1																								
<i>Adelanthus carabayensis</i> (Mont.) Grolle																				1		1				
<i>Adelanthus decipiens</i> (Hook.) Mitt.																				1	1					
<i>Amphilejeunea reflextipula</i> (Lehm. & Lindenb.) Gradst.									1																	
<i>Anastrophyllum auritum</i> (Lehm.) Steph.																					1	1				
<i>Anastrophyllum piligerum</i> (Nees) Steph.					1							1								1		1	1			
<i>Anastrophyllum tubulosum</i> (Nees) Grolle																				1	1					
<i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort.				1										1	1			1		1						
<i>Anopolejeunea conferta</i> (Meissn.) A. Evans				1	1	1			1	1	1	1			1				1	1				1	1	1
<i>Aphanolejeunea asperrima</i> Steph.							1															1				
<i>Aphanolejeunea clavatopapillata</i> (Steph.) Reiner																				1	1					
<i>Aphanolejeunea kunertiana</i> Steph.							1	1	1																	
<i>Aphanolejeunea</i> □ <i>microscopica</i> var. <i>africana</i> (Pócs) Pócs & Bernecker																						1			1	
<i>Aphanolejeunea paucifolia</i> (Spruce) E. Reiner														1												
<i>Aphanolejeunea sintenisii</i> (Steph.) Steph.																				1	1					
<i>Aphanolejeunea subdiaphana</i> (Jov. –Ast) Pócs					1																					
<i>Aphanolejeunea truncatifolia</i> Horik.																					1					
<i>Archilejeunea auberiana</i> (Mont.) A. Evans				1									1						1							
<i>Archilejeunea fuscescens</i> (Hampe ex. Lehm.) Fulford								1					1			1										
<i>Archilejeunea parviflora</i> (Nees) Schiffn.	1			1				1	1	1				1						1						
<i>Aureolejeunea fulva</i> R.M. Schust																			1			1	1			
<i>Balantiopsis brasiliensis</i> Steph																					1	1	1			
<i>Bazzania aurescens</i> Spruce							1		1	1	1	1								1						
<i>Bazzania cuneistipula</i> (Gottsche & Lindenb.) Trevis.																					1					
<i>Bazzania heterostipa</i> (Steph.) Fulford				1	1	1	1	1	1	1	1									1	1					
<i>Bazzania hookeri</i> (Lindenb.) Trevis.					1											1		1	1	1	1	1	1		1	1
<i>Bazzania jamaicensis</i> (Lehm. & Lindenb.) Trevis											1										1					
<i>Bazzania longistipula</i> (Lindenb.) Trevis.					1	1								1									1	1	1	
<i>Bazzania nitida</i> (Weber) Grolle																				1						

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Bazzania phyllobola</i> Spruce							1				1															
<i>Bazzania schlimiana</i> (Gottsche) Fulford																				1						
<i>Bazzania stolonifera</i> (Sw.) Trevis.			1							1	1							1								
<i>Bazzania taleana</i> (Gottsche) Fulford.																					1			1		
<i>Blepharolejeunea incongrua</i> (Lindenb. & Gottsche) Van Slageren & Kruijt																					1	1				
<i>Brachiolejeunea laxifolia</i> (J. Taylor) Schiffn.												1								1	1	1	1	1		1
<i>Brachiolejeunea phyllorhiza</i> (Nees) Kruijt & Gradst.																			1	1						
<i>Bryopteris diffusa</i> (Sw.) Nees		1	1				1	1	1				1						1							1
<i>Bryopteris filicina</i> (Sw.) Nees		1		1	1					1	1			1	1	1			1		1			1		1
<i>Calypogeia grandistipula</i> (Steph.) Steph.																				1	1					
<i>Calypogeia laxa</i> Gottsche & Lindenb.										1					1	1			1				1			1
<i>Calypogeia lechleri</i> (Steph.) Steph.				1			1	1																		
<i>Calypogeia michelii</i> Mont.		1																								
<i>Calypogeia peruviana</i> Nees & Mont.				1	1		1	1								1										1
<i>Calypogeia uncinulatula</i> Herzog																						1				
<i>Caudalejeunea lehmanniana</i> (Gottsche) A. Evans	1						1	1																		
<i>Cephalozia crassifolia</i> (Lindenb. & Gottsche) Fulford.				1	1		1	1		1									1		1			1	1	
<i>Cephalozia crossii</i> Spruce																					1	1				
<i>Cephaloziella divaricata</i> (Sm.) Schiffn.																					1					
<i>Cephaloziella granatensis</i> (J.B. Jack) Fulford.												1									1		1	1		
<i>Ceratolejeunea ceratantha</i> (Nees & Mont.) Steph.								1					1													
<i>Ceratolejeunea cornuta</i> (Lindenb.) Schiffn.							1	1	1	1	1	1	1	1	1											
<i>Ceratolejeunea cubensis</i> (Mont.) Schiffn.		1	1				1	1	1	1				1	1											
<i>Ceratolejeunea fallax</i> (Lehm. & Lindenb.) Bonner											1										1					
<i>Ceratolejeunea laetefusca</i> (Austin) R.M. Schust.				1				1																		
<i>Ceratolejeunea rubiginosa</i> Gottsche	1	1					1	1	1				1		1				1							
<i>Cheilolejeunea acutangula</i> (Nees) Grolle				1	1	1	1				1					1		1		1	1					1
<i>Cheilolejeunea comans</i> (Spruce) R.M. Schust.																					1					
<i>Cheilolejeunea clausa</i> (Nees & Mont.) R.M. Schust.																1	1	1								
<i>Cheilolejeunea discoidea</i> (Lehm. & Lindenb.) Kachr. & R.N. Schust.				1	1																	1	1			
<i>Cheilolejeunea holostipa</i> (Spruce) R.-L. Zhu & Grolle							1	1				1		1	1					1	1	1				
<i>Cheilolejeunea inflexa</i> (Hampe) Grolle									1													1	1			
<i>Cheilolejeunea insecta</i> Grolle & Gradst.																					1	1	1			

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
<i>Cheilolejeunea oncophylla</i> (Aongstr.) Grolle & E. Reiner												1			1	1				1	1	1			1		
<i>Cheilolejeunea rigidula</i> (Mont.) R.M. Schust.		1					1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1		1							1
<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw. et al.) Mizut		1	1	1	1		1			1					1	1	1	1									1
<i>Chonecolea doellingeri</i> (Nees) Grolle																						1					1
<i>Clasmatocolea vermicularis</i> (Lehm.) Grolle																				1	1	1	1				1
<i>Cololejeunea cardiocarpa</i> (Mont.) A. Evans							1																				
<i>Cololejeunea minutissima</i> ssp. <i>myriocarpa</i> (Sm.) Schiffn.																			1		1						
<i>Cololejeunea obliqua</i> (Nees & Mont.) Schiffn.	1	1					1	1						1													
<i>Cololejeunea platyneura</i> (Spruce) A. Evans								1																			
<i>Cololejeunea subcardiocarpa</i> Tixier														1								1					1
<i>Cololejeunea vervimpui</i> Tixier															1												
<i>Colura calyptrifolia</i> (Hook.) Dumort.												1										1	1		1		
<i>Colura tenuicornis</i> (A. Evans) Steph.						1	1							1							1						
<i>Colura tortifolia</i> (Nees & Mont.) Steph.	1						1	1																			
<i>Cryptochila grandiflora</i> (Lindenb. & Gottsche) Grolle																					1	1	1		1		1
<i>Cyclolejeunea convextipa</i> (Lehm. & Lindenb.) A. Evans								1																			
<i>Cyclolejeunea luteola</i> (Spruce) Grolle					1		1	1	1	1											1						
<i>Cylindrocolea rhizantha</i> (Mont.) R.M. Schust.									1	1																	1
<i>Cylindrocolea brasiliensis</i> D.P. Costa & N.D. Santos														1													
<i>Dicranolejeunea axilaris</i> (Nees & Mont.) Schiffn.																								1	1		
<i>Diplasiolejeunea alata</i> Jovet-Ast														1							1	1					
<i>Diplasiolejeunea brunnea</i> Steph.	1		1				1	1	1	1									1		1						
<i>Diplasiolejeunea cavifolia</i> Steph.							1	1						1							1						
<i>Diplasiolejeunea pauckertii</i> (Nees) Steph.												1										1	1				
<i>Diplasiolejeunea pellucida</i> (Meissn.) Schiffn.			1		1				1	1									1		1						
<i>Diplasiolejeunea replicata</i> (Spruce) Steph.																						1	1				
<i>Diplasiolejeunea rudolphiana</i> Steph.																			1								
<i>Diplasiolejeunea unidentata</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn.														1													
<i>Drepanolejeunea anoplantha</i> (Spruce) Steph.									1			1												1			
<i>Drepanolejeunea araucariae</i> Steph.						1					1	1									1						
<i>Drepanolejeunea bidens</i> (Steph.) A. Evans																						1		1	1		
<i>Drepanolejeunea biocellata</i> A. Evans								1						1													
<i>Drepanolejeunea fragilis</i> Bischl.					1																						
<i>Drepanolejeunea granatensis</i> (J.B. Jack & Steph.) Bischl.																						1	1				

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
<i>Drepanolejeunea lichenicola</i> (Spruce) Steph.					1	1												1									
<i>Drepanolejeunea mosenii</i> (Steph.) Bischl.			1		1		1	1	1	1	1			1				1		1				1	1		1
<i>Drepanolejeunea orthophylla</i> (Nees & Mont.) Bischl.		1																			1						
<i>Drepanolejeunea palmifolia</i> (Nees) Steph.																								1	1		
<i>Dumortiera hirsuta</i> (Sw.) Nees		1		1					1	1				1	1	1	1	1		1						1	1
<i>Fossombronina porphyrorhiza</i> (Nees) Prosk.		1	1												1	1	1	1		1							
<i>Frullania arecae</i> (Spreng.) Gottsche					1									1				1		1							1
<i>Frullania apiculata</i> (Reinw. et al.) Nees												1															
<i>Frullania atrata</i> (Sw.) Nees											1	1						1	1	1	1	1	1	1	1		1
<i>Frullania beyrichiana</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.			1	1														1		1							
<i>Frullania brasiliensis</i> Raddi			1	1	1	1		1		1	1	1	1			1	1	1		1				1	1	1	1
<i>Frullania caulisequa</i> (Nees) Nees		1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1						1
<i>Frullania cuensensis</i> Tayl.													1									1					
<i>Frullania dusenii</i> Steph.																		1			1	1					
<i>Frullania ecklonii</i> (Spreng.) Gottsche et al.																					1	1	1	1			
<i>Frullania ericoides</i> (Nees) Mont.		1	1									1	1		1	1	1	1	1							1	
<i>Frullania gibbosa</i> Nees																		1	1								
<i>Frullania glomerata</i> (Lehm. & Lindenb.) Mont.																					1	1	1				
<i>Frullania kunzei</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.		1	1	1	1		1	1				1	1	1		1		1		1	1	1			1		
<i>Frullania montagnei</i> Gottsche													1														
<i>Frullania mucronata</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.																					1					1	
<i>Frullania riojaneirensis</i> (Raddi) Aongstr.		1												1				1		1		1	1				1
<i>Frullania setigera</i> Steph.			1		1	1															1	1					
<i>Frullania supradecomposita</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.		1		1																							
<i>Frullania vitalii</i> Yuzawa & Hattori					1	1	1																				
<i>Frullanoides corticalis</i> (Lehm. & Lindenb.) Van Slageren																		1									
<i>Frullanoides densifolia</i> Raddi											1					1				1	1		1				1
<i>Gongylanthus liebmanianus</i> (Lehm & Lindenb.) Steph.																					1	1			1		
<i>Haplolejeunea cucullata</i> (Steph.) Grolle					1	1			1	1	1																
<i>Harpalejeunea oxyphylla</i> (Nees & Mont.) Steph.		1					1							1	1										1	1	
<i>Harpalejeunea schiffneri</i> S.W. Arnell					1														1		1				1		1
<i>Harpalejeunea stricta</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph.							1	1	1	1	1								1		1		1	1	1		

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Harpalejeunea subacuta</i> A. Evans																					1	1				
<i>Harpalejeunea tridens</i> (Besch. & Spruce) Stephani												1														
<i>Herbertus juniperoideus</i> var. <i>acanthelius</i> (Spruce) Feldberg & Heinrichs																						1				
<i>Herbertus juniperoideus</i> ssp. <i>bivittatus</i> (Spruce) Feldberg & Heinrichs			1		1	1						1									1	1			1	1
<i>Herbertus juniperoideus</i> ssp. <i>juniperoideus</i> (Sw.) Grolle																					1				1	1
<i>Herbertus juniperoideus</i> ssp. <i>pensilis</i> (J. Taylor) Spruce																					1	1	1	1		
<i>Herbertus sendtneri</i> (Nees) Lindenb.																						1				
<i>Heteroscyphus combinatus</i> (Nees) Schiffn.										1				1					1							1
<i>Isotachis aubertii</i> (Schwägr.) Mitt.	1														1	1		1			1				1	1
<i>Isotachis inflata</i> Steph.																						1	1			
<i>Isotachis multiceps</i> (Lindenb. & Gottsche) Gottsche															1	1		1			1	1	1	1	1	1
<i>Isotachis serrulata</i> (Sw.) Gottsche																1										1
<i>Jamesoniella rubricaulis</i> (Nees) Grolle					1	1						1										1	1	1	1	
<i>Jensenia spinosa</i> (Gottsche) Grolle																					1	1	1	1	1	
<i>Jungermannia amoena</i> Lindenb. & Gottsche																		1	1			1	1	1		
<i>Jungermannia hyalina</i> Lyell																						1		1		
<i>Jungermannia sphaerocarpa</i> Hook.																						1				
<i>Kurzia brasiliensis</i> (Steph.) Grolle	1	1																					1		1	1
<i>Kurzia capillaris</i> (Sw.) Grolle	1				1	1	1		1			1			1	1					1	1	1	1	1	1
<i>Kymatocalyx dominicensis</i> (Spruce) Váña	1																				1					
<i>Lejeunea caulicalyx</i> (Steph.) E. Reiner & Goda																								1		1
<i>Lejeunea cerina</i> (Lehm. & Lindenb.) Gottsche							1	1	1	1	1	1			1			1	1	1						1
<i>Lejeunea controversa</i> Gottsche				1			1	1	1	1	1				1	1	1	1								1
<i>Lejeunea cristulaeflora</i> (Gottsche ex Steph.) E. Reiner & Goda																								1		
<i>Lejeunea cristulata</i> (Steph.) E. Reiner & Goda														1							1	1				
<i>Lejeunea elliottii</i> Spruce											1															
<i>Lejeunea filipes</i> Spruce									1																	
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees	1	1					1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1				1	1
<i>Lejeunea grossiretis</i> (Steph.) E. Reiner & Goda															1											
<i>Lejeunea grossitexta</i> (Steph.) E. Reiner & Goda																			1		1					1
<i>Lejeunea huctumalcensis</i> Lindenb. & Gottsche							1	1	1																	
<i>Lejeunea immersa</i> Spruce								1	1	1	1				1			1	1					1	1	

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
<i>Lejeunea inflexiloba</i> J.B. Jack & Steph.																							1	1			
<i>Lejeunea laeta</i> (Lehm. & Lindenb.) Gottsche															1		1										1
<i>Lejeunea laetevirens</i> Nees & Mont.		1				1	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1									1
<i>Lejeunea magnoliae</i> Lindenb. & Gottsche	1	1	1	1			1																				
<i>Lejeunea monimiae</i> (Steph.) Steph.															1					1							
<i>Lejeunea obtusangula</i> (Spruce) A. Evans				1	1			1	1	1	1			1	1		1	1		1							1
<i>Lejeunea oligoclada</i> Spruce											1					1		1		1		1	1	1			
<i>Lejeunea phyllobola</i> Nees & Mont.	1																	1									1
<i>Lejeunea puiggariana</i> Steph.																								1			
<i>Lejeunea raddiana</i> Lindenb.																1		1	1				1			1	
<i>Lejeunea setiloba</i> Spruce																	1	1								1	
<i>Lejeunea tapajosensis</i> Spruce							1	1	1						1												
<i>Lepidolejeunea eluta</i> (Nees) R.M. Schust.								1																			1
<i>Lepidolejeunea involuta</i> (Gottsche) Grolle				1	1		1		1						1					1							
<i>Lepidolejeunea ornata</i> (H. Rob.) R.M. Schust.											1																
<i>Lepidozia coilophylla</i> J. Taylor																			1								
<i>Lepidozia cupressina</i> (Sw.) Lindenb.																1		1		1		1		1		1	1
<i>Lepidozia inaequalis</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.			1		1	1															1	1					
<i>Leptolejeunea brasiliensis</i> Bischl.														1													
<i>Leptolejeunea diversilobulata</i> Bischl.							1		1																		
<i>Leptolejeunea elliptica</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn.	1	1					1				1		1	1					1								
<i>Leptolejeunea exocellata</i> (Spruce) A. Evans																				1							
<i>Leptolejeunea moniliata</i> Steph.	1																										
<i>Leptoscyphus amphibolius</i> (Nees) Grolle												1							1		1	1	1	1	1	1	
<i>Leptoscyphus gibbosus</i> (Tayl.) Mitt.																					1						
<i>Leptoscyphus porphyrius</i> (Nees) Grolle						1																1		1			
<i>Leptoscyphus spectabilis</i> (Steph.) Grolle																					1		1	1			
<i>Lethocolea glossophylla</i> (Spruce) Grolle																								1			
<i>Leucolejeunea conchifolia</i> (A. Evans) A. Evans					1							1				1						1		1		1	1
<i>Leucolejeunea uncioloba</i> (Lindenb.) A. Evans					1	1			1	1		1	1		1	1		1						1	1		1
<i>Leucolejeunea xanthocarpa</i> (Lehm. & Lindenb.) A. Evans			1	1	1	1	1	1		1		1	1	1	1	1			1		1	1	1	1	1	1	1
<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort.	1	1						1	1		1			1	1			1	1		1					1	1
<i>Lophocolea mandonii</i> Steph.														1							1		1				

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Lophocolea martiana</i> Nees	1	1		1	1		1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1						1
<i>Lophocolea muricata</i> (Lehm.) Nees					1		1	1	1	1			1		1	1		1			1		1			
<i>Lophocolea perissodonta</i> (Spruce) Steph.				1									1								1					
<i>Lophocolea platensis</i> C. Massal.																					1					
<i>Lophocolea quadridentata</i> Spruce																						1		1		
<i>Lophocolea trapezoides</i> Mont.																					1					1
<i>Lopholejeunea nigricans</i> (Lindenb.) Schiffn.		1	1	1	1		1	1		1			1													1
<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees) Schiffn.	1	1	1	1			1	1					1	1	1											
<i>Lophozia bicrenata</i> (Schmid. ex Hoffm.) Dumort.																					1	1				
<i>Lunularia cruciata</i> (L.) Dumort.															1											1
<i>Marchantia berteorana</i> Lehm. & Lindenb.				1																	1	1				
<i>Marchantia breviloba</i> A. Evans	1		1																		1					
<i>Marchantia chenopoda</i> L.														1	1	1		1			1	1				1
<i>Marchantia papillata</i> Raddi	1	1																								1
<i>Marchantia polymorpha</i> L.																										1
<i>Marchesia brachiata</i> (Sw.) Schiffn.	1	1		1	1		1		1				1	1	1	1	1	1			1					
<i>Marsupella microphylla</i> R.M. Schust.																						1	1			
<i>Mastigolejeunea auriculata</i> (Wilson) Schiffn.									1				1					1								
<i>Mastigolejeunea plicatifolia</i> (Spruce) Steph.									1						1											
<i>Metalejeunea cucullata</i> (Reinw. et al.) Grolle							1	1		1		1														
<i>Metzgeria adscens</i> Steph.																										1
<i>Metzgeria agnewiae</i> Kuwah.																						1	1			
<i>Metzgeria albinea</i> var. <i>albinea</i> Spruce		1	1		1		1	1	1		1		1	1					1	1	1	1		1	1	1
<i>Metzgeria albinea</i> var. <i>angusta</i> (Steph.) Costa & Gradst.		1			1									1												
<i>Metzgeria aurantiaca</i> Steph.		1					1	1					1	1								1				1
<i>Metzgeria auriculata</i> Grolle & Kuwah.												1														
<i>Metzgeria brasiliensis</i> Schiffn.								1	1	1	1															
<i>Metzgeria ciliata</i> Raddi							1	1		1	1	1		1		1					1				1	1
<i>Metzgeria conjugata</i> Lindb.																					1					1
<i>Metzgeria consanguinea</i> Schiffn.																					1		1			1
<i>Metzgeria convoluta</i> Steph.		1	1																							1
<i>Metzgeria cratoneura</i> Schiffn.											1										1					
<i>Metzgeria dichotoma</i> (Sw.) Nees																					1		1			1
<i>Metzgeria fruticola</i> Spruce					1																1					1

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.																											1
<i>Metzgeria herminieri</i> Schiffner																						1	1			1	1
<i>Metzgeria lechleri</i> Steph.														1		1					1						
<i>Metzgeria leptoneura</i> Spruce																			1	1	1	1			1		1
<i>Metzgeria myriopoda</i> Lindb.				1	1					1	1			1					1	1				1		1	1
<i>Metzgeria psilocraspeda</i> Schiffn.																					1						
<i>Metzgeria sp.</i>												1															
<i>Microlejeunea bullata</i> (J. Taylor) Steph.					1		1	1	1	1	1	1		1	1						1	1	1	1	1		1
<i>Microlejeunea ephylla</i> Bischl.																			1			1					
<i>Microlejeunea globosa</i> (Spruce) Steph.								1																			
<i>Mnioloma cyclostipa</i> (Spruce) R.M. Schust.																					1		1				
<i>Monoclea gottschei</i> subsp. <i>elongata</i> Gradst. & Mues		1	1					1	1					1					1		1					1	
<i>Monodactylopsis monodactyla</i> R.M. Schust.								1																			
<i>Myriocoleopsis gymnocolea</i> (Spruce) E. Reiner & Gradst																											1
<i>Neesioscyphus argillaceus</i> (Nees) Grolle																		1	1		1						1
<i>Neesioscyphus carneus</i> (Nees) Grolle																							1				
<i>Neurolejeunea breutelii</i> (Gottsche) A. Evans					1					1	1	1							1		1	1			1		1
<i>Noteroclada confluens</i> J. Taylor																1		1		1	1	1	1		1	1	1
<i>Odontolejeunea decedentata</i> (Spruce) Steph.																					1						
<i>Odontolejeunea lunulata</i> (Weber) Schiffn.												1									1						
<i>Odontolejeunea rhomalea</i> (Spruce) Steph.								1																			
<i>Odontoschisma brasiliense</i> Steph.																1											
<i>Odontoschisma denudatum</i> (Nees) Dumort.					1	1						1				1					1		1	1			
<i>Odontoschisma falcifolium</i> Steph.																1	1				1						1
<i>Odontoschisma longiflorum</i> (J. Taylor) Steph.					1																1						
<i>Omphalanthus filiformis</i> (Sw.) Nees		1			1					1	1	1				1			1		1						1
<i>Pallavicinia lyellii</i> (Hook.) S.F. Gray														1													
<i>Paracromastigum dusenii</i> (Steph.) R.M. Schust.																						1	1				
<i>Paracromastigum pachyrhizum</i> (Nees) Fulford																1					1	1	1		1		1
<i>Pictolejeunea picta</i> (Gottsche ex Steph.) Grolle													1														
<i>Pictolejeunea sprucei</i> Grolle																1											
<i>Plagiochasma rupestre</i> (Forster) Steph.																											1
<i>Plagiochila adiantoides</i> (Sw.) Lindenb.																					1						
<i>Plagiochila aerea</i> Tayl.																					1		1				

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
<i>Plagiochila bifaria</i> (Sw.) Lindenb.											1	1						1	1	1	1	1				1	
<i>Plagiochila corrugata</i> (Nees) Nees & Mont.							1	1			1			1		1		1		1						1	1
<i>Plagiochila cristata</i> (Sw.) Lindenb.								1		1										1	1						
<i>Plagiochila disticha</i> (Lehm. & Lindenb.) Lindenb.				1	1		1	1		1	1	1					1				1						
<i>Plagiochila distictifolia</i> Lindenb.		1	1																								
<i>Plagiochila diversifolia</i> Lindenb. & Gottsche																											1
<i>Plagiochila gymnocalycina</i> (Lehm. & Lindenb.) Lindenb.								1		1					1	1		1		1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Plagiochila macrostachya</i> Lindenb.																				1	1			1			
<i>Plagiochila martiana</i> (Nees) Lindenb.	1	1					1	1	1		1			1	1			1		1							1
<i>Plagiochila micropteryx</i> Gottsche				1	1	1										1	1			1							1
<i>Plagiochila montagnei</i> Nees	1	1																									1
<i>Plagiochila patentissima</i> Lindenb.							1	1		1	1	1		1						1		1				1	1
<i>Plagiochila patula</i> (Sw.) Lindenb.							1	1	1	1	1	1		1			1			1				1			
<i>Plagiochila raddiana</i> Lindenb.														1													
<i>Plagiochila rutilans</i> Lindenb.	1	1					1	1	1	1	1				1			1		1	1	1					1
<i>Plagiochila simplex</i> (Sw.) Lindenb.											1	1				1				1			1	1			
<i>Plagiochila subplana</i> Lindenb.		1												1			1			1							
<i>Plagiochila vicentina</i> Lindenb.												1															
<i>Pluvianthus squarrosus</i> (Steph.) R.M. Schust. & Schäf.- Verw.																					1	1	1				
<i>Porella brasiliensis</i> (Raddi) Schiffn.		1		1				1	1	1	1		1								1						1
<i>Porella reflexa</i> (Lehm. & Lindenb.) Trevis.																					1						1
<i>Prionolejeunea aemula</i> (Gottsche) A. Evans.				1	1		1	1	1	1	1							1		1				1			
<i>Prionolejeunea limpida</i> Herzog																					1						
<i>Pycnolejeunea contigua</i> (Nees) Grolle				1	1				1																		
<i>Radula angulata</i> Steph.					1																1						
<i>Radula fendleri</i> Gottsche																					1						
<i>Radula gottschena</i> Tayl.																					1						
<i>Radula javanica</i> Gottsche		1	1							1	1	1		1					1					1			1
<i>Radula kegelii</i> Gottsche ex. Steph.					1																1						1
<i>Radula ligula</i> Steph.							1	1	1	1	1		1														
<i>Radula mammosa</i> Spruce							1																				
<i>Radula mexicana</i> Lindenb. & Gottsche			1												1						1					1	
<i>Radula nudicaulis</i> Steph.								1	1	1	1		1			1	1			1							1

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Radula obovata</i> Castle																					1					
<i>Radula pocsii</i> K. Yamada																					1					
<i>Radula quadrata</i> Gottsche																						1	1			
<i>Radula recubans</i> J. Taylor							1	1	1	1	1			1				1	1		1					1
<i>Radula schaefer-verwimpii</i> K. Yamada																					1					
<i>Radula sinuata</i> Gottsche																					1			1		1
<i>Radula stenocalyx</i> Mont.																					1					
<i>Radula tectiloba</i> Steph.																					1					
<i>Radula tenera</i> Mitt.												1								1		1	1	1	1	
<i>Radula voluta</i> Tayl. ex Gottsche et al.											1	1									1					
<i>Rectolejeunea berteorana</i> (Gottsche) A. Evans					1				1	1																
<i>Riccardia amazonica</i> (Spruce) S.W. Arnell														1							1					
<i>Riccardia cataractatum</i> (Spruce) Schiffn.														1	1	1		1						1	1	1
<i>Riccardia chamedryfolia</i> (With.) Grolle	1	1	1	1	1									1	1	1										1
<i>Riccardia digitiloba</i> (Spruce ex Steph.) Pagán					1	1		1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1
<i>Riccardia emarginata</i> (Steph.) Hell														1	1	1	1	1			1					1
<i>Riccardia fucoidea</i> (Sw.) Schiffn.														1				1	1		1	1		1		1
<i>Riccardia glaziovii</i> (Spruce) Meeks			1	1							1											1	1		1	
<i>Riccardia metzgeriiformmis</i> (Steph.) R.M. Schust.			1		1									1				1					1	1		1
<i>Riccardia regnellii</i> (Aongstr.) Hell	1	1					1			1				1	1	1		1							1	1
<i>Riccardia tenuicula</i> (Spruce) Meenks																					1					
<i>Saccogynidium caldense</i> (Aongstr.) Grolle					1					1				1	1			1			1	1				
<i>Scapania portoricensis</i> Hampe & Gottsche																						1	1	1	1	1
<i>Schiffneriolejeunea polycarpa</i> (Nees) Gradst.	1	1		1	1														1		1					1
<i>Southbya organensis</i> Herzog																										1
<i>Stephaniella paraphyllina</i> J.B. Jack																						1	1			
<i>Stictolejeunea squamata</i> (Willd.) Schiffn.			1					1	1																	
<i>Symbiezidium barbiflorum</i> (Lindenb. & Gottsche) A. Evans							1	1	1	1			1	1												
<i>Symbiezidium transversale</i> (Sw.) Trevis.			1	1															1							
<i>Symphyogyna aspera</i> Steph.	1	1						1	1	1	1			1	1	1	1	1	1		1		1	1	1	1
<i>Symphyogyna brasiliensis</i> (Nees) Nees & Mont.	1	1												1	1	1					1					1
<i>Symphyogyna brongniartii</i> Mont.																		1				1				1
<i>Symphyogyna podophylla</i> (Thunb.) Mont. & Nees.															1	1			1			1	1			1

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
<i>Syzygiella anomala</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph																					1	1		1			
<i>Syzygiella integerrima</i> Steph.																					1	1		1			
<i>Syzygiella liberata</i> Inoue												1									1	1	1	1			
<i>Syzygiella perfoliata</i> (Sw.) Spruce											1								1				1	1	1		1
<i>Taxilejeunea isocalycina</i> (Ness) Steph.											1								1		1						1
<i>Taxilejeunea lusoria</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph.														1													
<i>Taxilejeunea pterigonia</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn.						1	1												1		1					1	1
<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) Engel & Merr.		1		1			1	1	1	1	1	1	1	1		1			1		1				1	1	1
<i>Telaranea nematodes</i> (Gottsche) M.A. Howe		1	1	1	1											1			1		1	1	1	1			
<i>Triandrophyllum subtrifidum</i> (Hook.f. & J. Taylor) Fulford & Hatch																					1		1				
<i>Trichocolea brevifissa</i> Steph			1		1					1		1							1		1	1	1	1	1		
<i>Trichocolea flaccida</i> (Spruce) J.B. Jack & Steph.						1	1														1	1					
<i>Trichocolea tomentosa</i> (Sw.) Grolle											1										1		1				
<i>Tylimanthus laxus</i> (Lehm. & Lindenb.) Spruce																					1		1				
<i>Vitalianthus bisclerianus</i> (Pôrto & Grolle) R.M. Schust. & Giacotti					1					1											1						
<i>Xylolejeunea crenata</i> (Nees & Mont.) X.-L. He & Grolle.												1															

Tabela 3. Lista das espécies indicadoras de hepáticas (IndVal ≥ 25) dos cinco agrupamentos florísticos identificados no sudeste do Brasil. **Negrito** = $p < 0.001$; * $p < 0.05$; ** $0.05 < p < 0.08$.

Espécies Indicadoras	Valor Indicador (IndVal)	p
GRUPO 1 – PE Ilha Grande + REBIO Poço das Antas Terras Baixas (peig tb, peig sm, peig m, rebiopa tb)		
<i>Acrolejeunea emergens</i>	50	0.029*
<i>Frullania montagnei</i>	50	0.024*
<i>Frullania supradecomposita</i>	50	0.029*
<i>Lopholejeunea subfusca</i>	50	0.027*
<i>Leptolejeunea elliptica</i>	38.8	0.052**
<i>Bryopteris diffusa</i>	37.9	0.068**
<i>Frullania kunzei</i>	35.2	0.079**
GRUPO 2 – PE Serra do Mar (exceto áreas de Topo de Morro) (pesm FR, pesm TB, pesm SM, pesm M800, pesm M950, pesm vsm, pesm vm)		
<i>Haplolejeunea cucullata</i>	83.3	0.001
<i>Cyclolejeunea luteola</i>	67.2	0.003*
<i>Metzgeria brasiliensis</i>	66.7	0.002*
<i>Bazzania heterostipa</i>	64.8	0.001
<i>Prionolejeunea aemula</i>	64.8	0.001
<i>Pycnolejeunea contigua</i>	50	0.04*
<i>Rectolejeunea berteorana</i>	50	0.04*
<i>Cephalozia crassifolia</i>	45.7	0.057**
<i>Radula ligula</i>	44.4	0.024*
<i>Porella brasiliensis</i>	40.1	0.078**
<i>Lejeunea obtusangula</i>	38.5	0.076**
GRUPO 3 – Floresta Atlântica Submontana (ped sm, rppn sm, pnt sm)		
<i>Riccardia emarginata</i>	51.5	0.03*
<i>Lejeunea laeta</i>	51.3	0.026*
GRUPO 4 – Floresta Atlântica Montana (ap m, ped m, pnt m, pni m, frib m)		
<i>Noteroclada confluens</i>	70	0.001
<i>Lejeunea grossitexta</i>	60	0.007*
<i>Plagiochila corrugata</i>	60	0.003*
<i>Lepidozia cupressina</i>	58.9	0.01*
<i>Taxilejeunea pterigonia</i>	51.1	0.023*
<i>Taxilejeunea isocalycina</i>	47	0.023*
<i>Isotachis aubertii</i>	41.9	0.035*
<i>Bazzania hookeri</i>	41.6	0.057**
<i>Lejeunea raddiana</i>	40.6	0.038*
<i>Lejeunea cerina</i>	40.4	0.058*
<i>Cheilolejeunea acutangula</i>	40.4	0.053**
<i>Brachiolejeunea phyllorhiza</i>	40	0.069**
<i>Isotachis serrulata</i>	40	0.064**

Espécies Indicadoras	Valor Indicador (IndVal)	p
<i>Lophocolea trapezoides</i>	40	0.058**
<i>Metzgeria conjugata</i>	40	0.058**
<i>Porella reflexa</i>	40	0.058**
<i>Marchantia chenopoda</i>	39.8	0.052**
<i>Riccardia cataractarum</i>	39.8	0.053**
<i>Harpalejeunea schiffneri</i>	39.6	0.059**
<i>Neesioscyphus argillaceus</i>	38.6	0.075**
<i>Omphalanthus filiformis</i>	37.8	0.062**
<i>Isotachis multiceps</i>	37.5	0.079**
<i>Metzgeria leptoneura</i>	35	0.063**
<i>Paracromastigum pachyrrhizum</i>	35	0.062**
<i>Frullanooides densifolia</i>	34.2	0.082*
GRUPO 5 – Topos de Morro + Florestas Alto-montanas (pesm COR, pesm vcus, pni am, pni ca, pns0 am, pns0 ca)		
<i>Radula tenera</i>	85.7	0.001
<i>Jamesoniella rubricaulis</i>	71.8	0.002*
<i>Syzygiella liberata</i>	71.4	0.008*
<i>Cephaloziella granatensis</i>	57.1	0.017*
<i>Colura calyptrifolia</i>	57.1	0.017*
<i>Frullania ecklonii</i>	57.1	0.02*
<i>Brachiolejeunea laxifolia</i>	45.8	0.035*
<i>Leptoscyphus amphibolius</i>	45.8	0.035*
<i>Frullania atrata</i>	45.2	0.028*
<i>Diplasiolejeunea paucifolia</i>	42.9	0.062**
<i>Drepanolejeunea bidens</i>	42.9	0.069**
<i>Gongylanthus liebmanianus</i>	42.9	0.071**
<i>Leptoscyphus porphyrius</i>	42.9	0.065**
<i>Leptoscyphus spectabilis</i>	42.9	0.069**
<i>Syzygiella anomala</i>	42.9	0.071**
<i>Syzygiella integerrima</i>	42.9	0.071**
<i>Jensenia spinosa</i>	42.3	0.044*
<i>Scapania portoricensis</i>	42.3	0.048*
<i>Kurzia capillacea</i>	36.8	0.013*
<i>Leucolejeunea xanthocarpa</i>	30.9	0.071**

Tabela 4. Resultados dos testes de Mantel realizados entre as matrizes florística, geográfica e ambiental das 26 localidades incluídas no estudo.

Distância	Correlação (rM)	p
florística x ambiental	0.557	0.0001
florística x geográfica	0.0489	0.2711
ambiental x geográfica	0.2668	0.005
florística x ambiental (controlando o efeito da matriz geográfica)	0.56506	0.0002
florística x geográfica (controlando o efeito da matriz ambiental)	-0.12453	0.91930

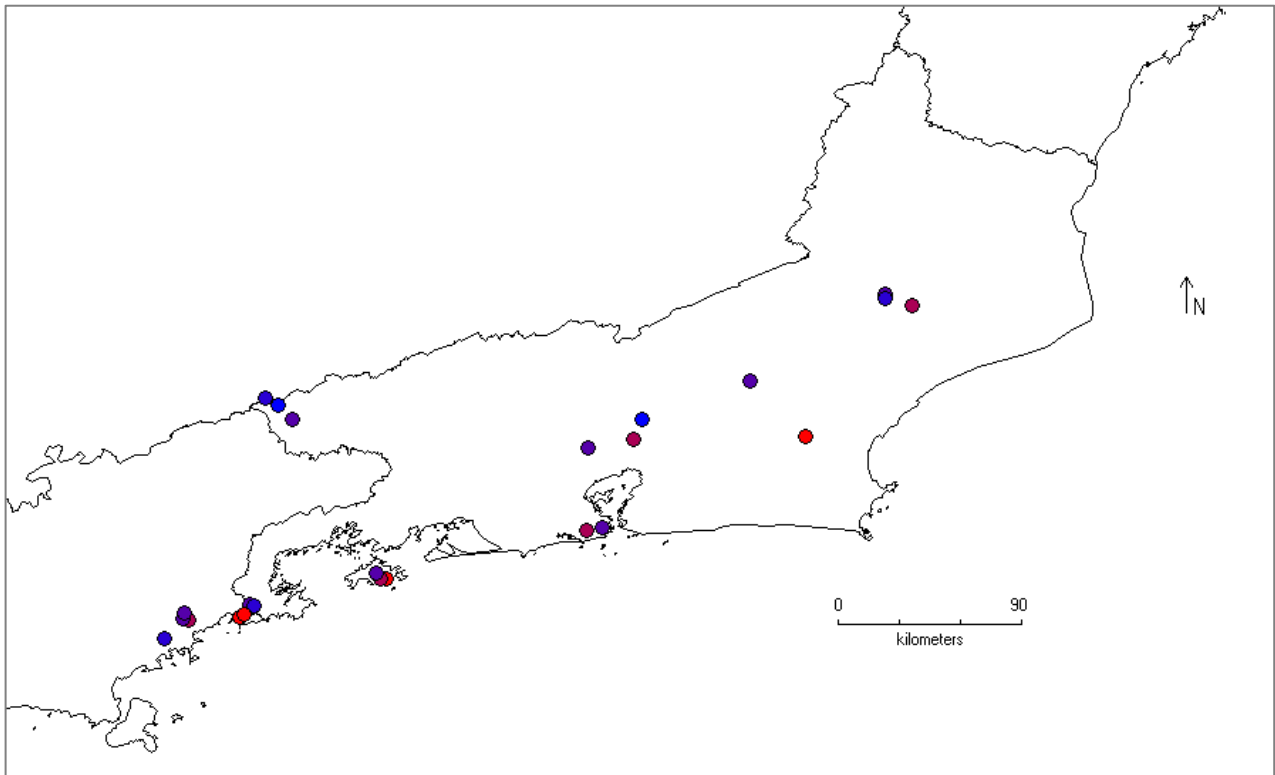


Figura 1. Localização geográfica das localidades incluídas no estudo da diversidade beta de hepáticas na Floresta Atlântica costeira do sudeste do Brasil. Cores denotam os tipos de fitofisionomia: **vermelho** = Floresta de Restinga + Floresta Ombrófila Densa – FOD – de Terras Baixas; **rosa** = FOD Submontana; **roxo** = FOD Montana; **azul** = Floresta Alto-montana + Campo de Altitude + Topo de Morro.

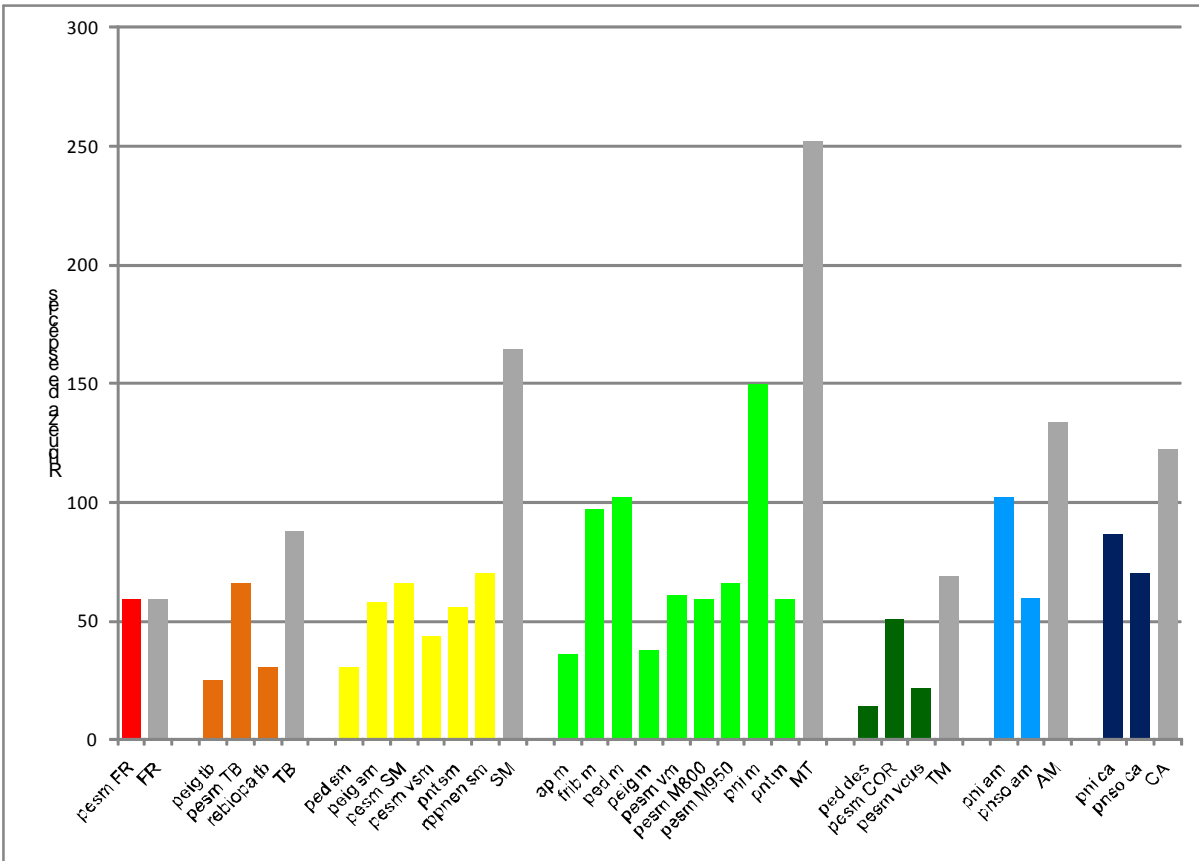


Figura 2. Riqueza de espécies de hepáticas nas 26 localidades de Floresta Atlântica analisadas no sudeste do Brasil. A coluna cinza denota a riqueza de espécies por fitofisionomia. FR = Floresta de Restinga, TB = Terras Baixas, SM = Submontana, MT = Montana, TM = Topo de Morro, AM = Alto-montana, CA = Campo de Altitude. Para definição das outras siglas, consultar Tabela 1.

: Componentes Principais(PCA) [Correlação/Centrada] : Escores para linhas

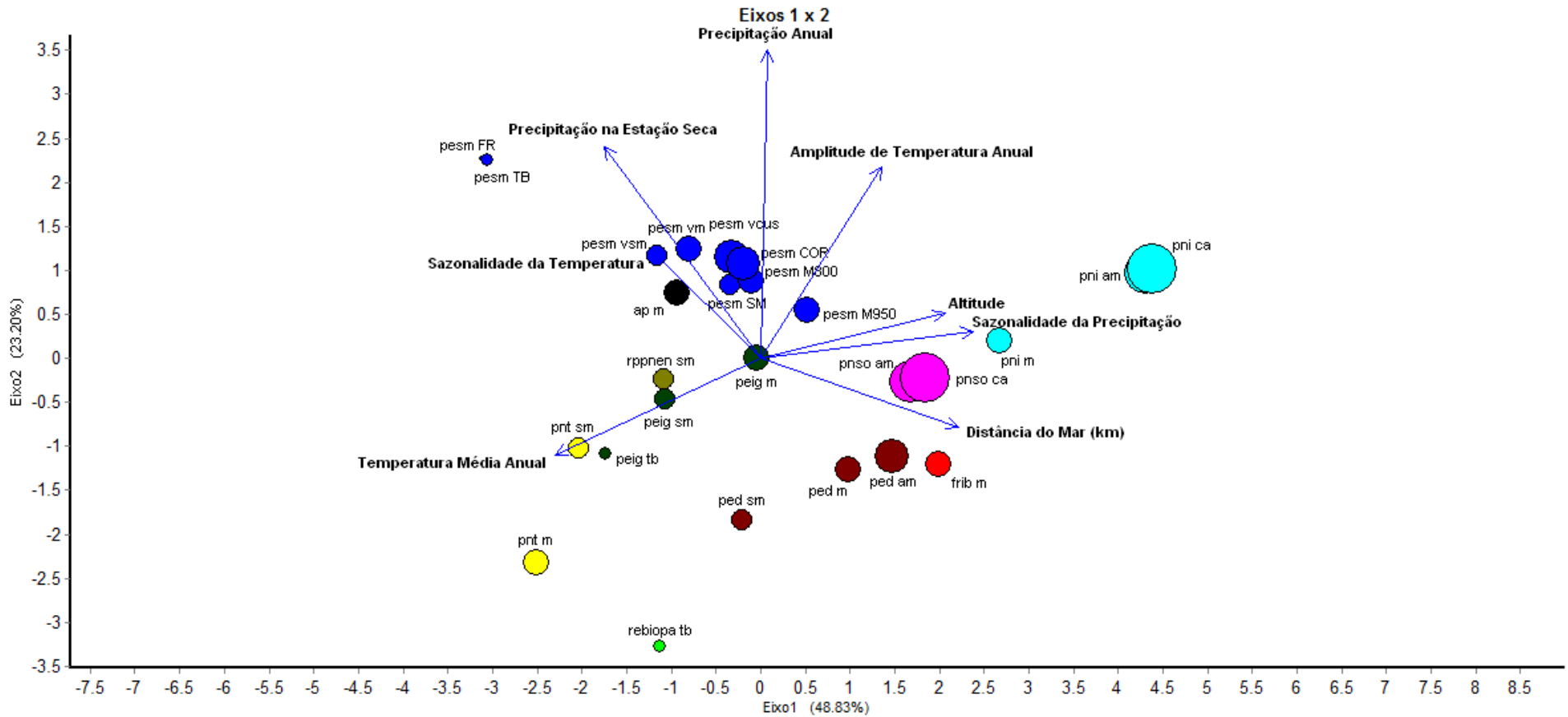


Figura 3. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) da matriz ambiental. Cores denotam localidade e tamanho fitofisionomia.

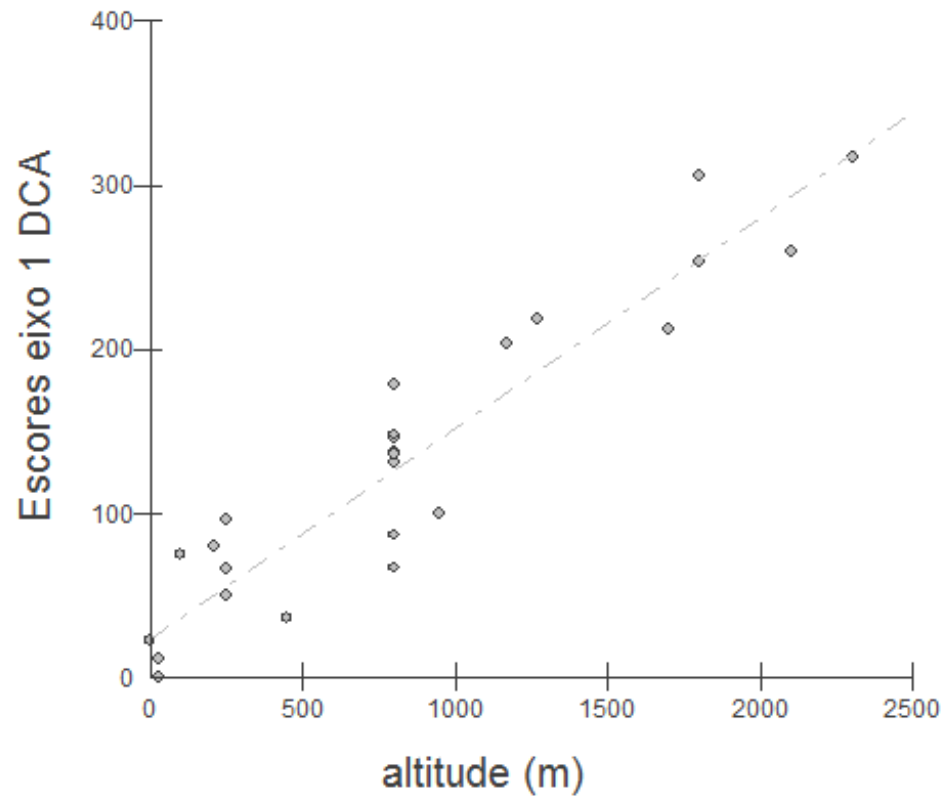


Figura 4. Diagrama do Teste de Regressão Linear realizada entre os escores do primeiro eixo da Análise de Correspondência Distendida (DCA) e a altitude.

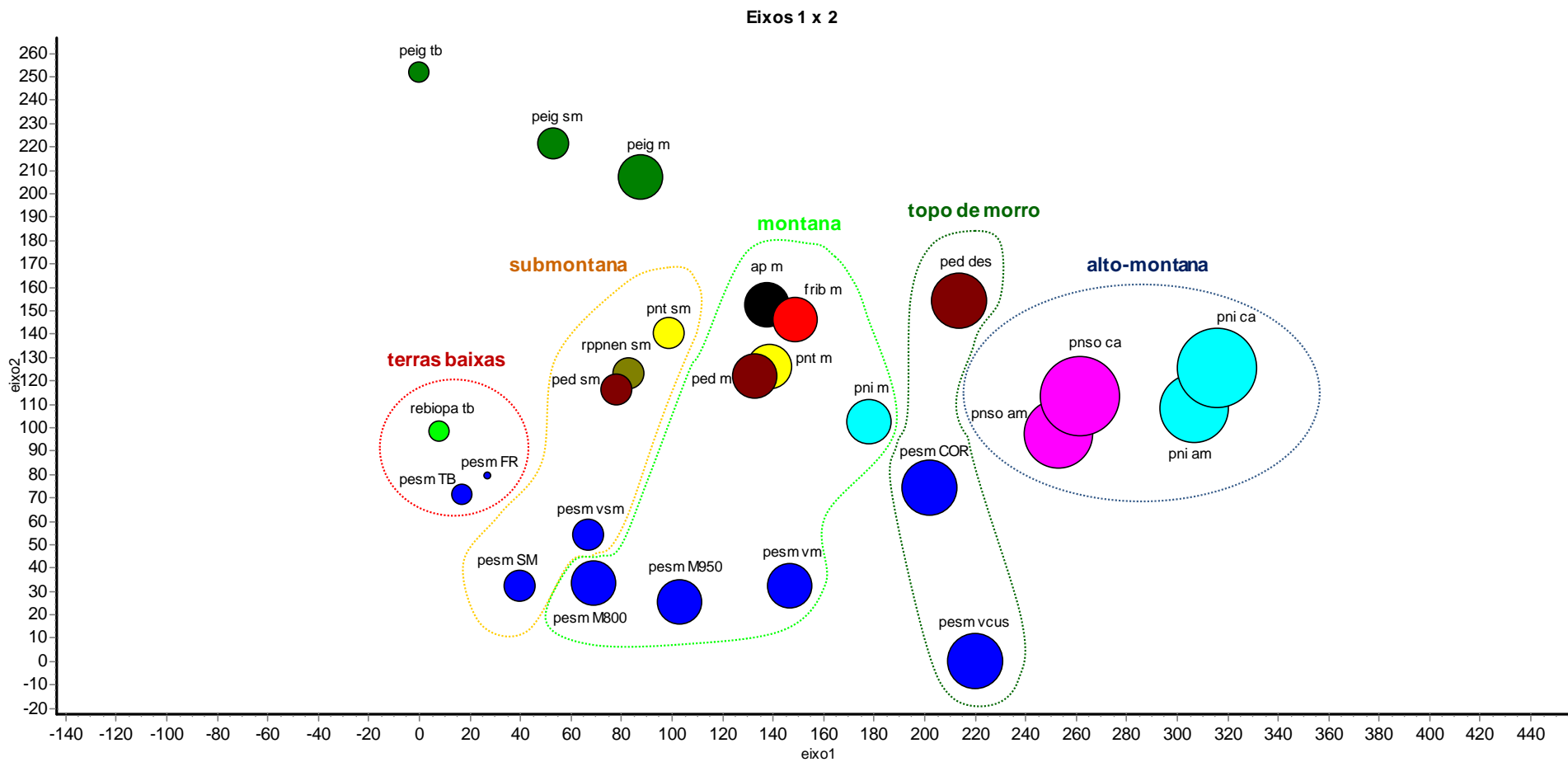


Figura 5. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Correspondência Distendida (DCA) dos dados de ocorrência de hepáticas nas 26 áreas de Floresta Atlântica analisadas no sudeste brasileiro. Cores denotam localidade e tamanho fitofisionomia.

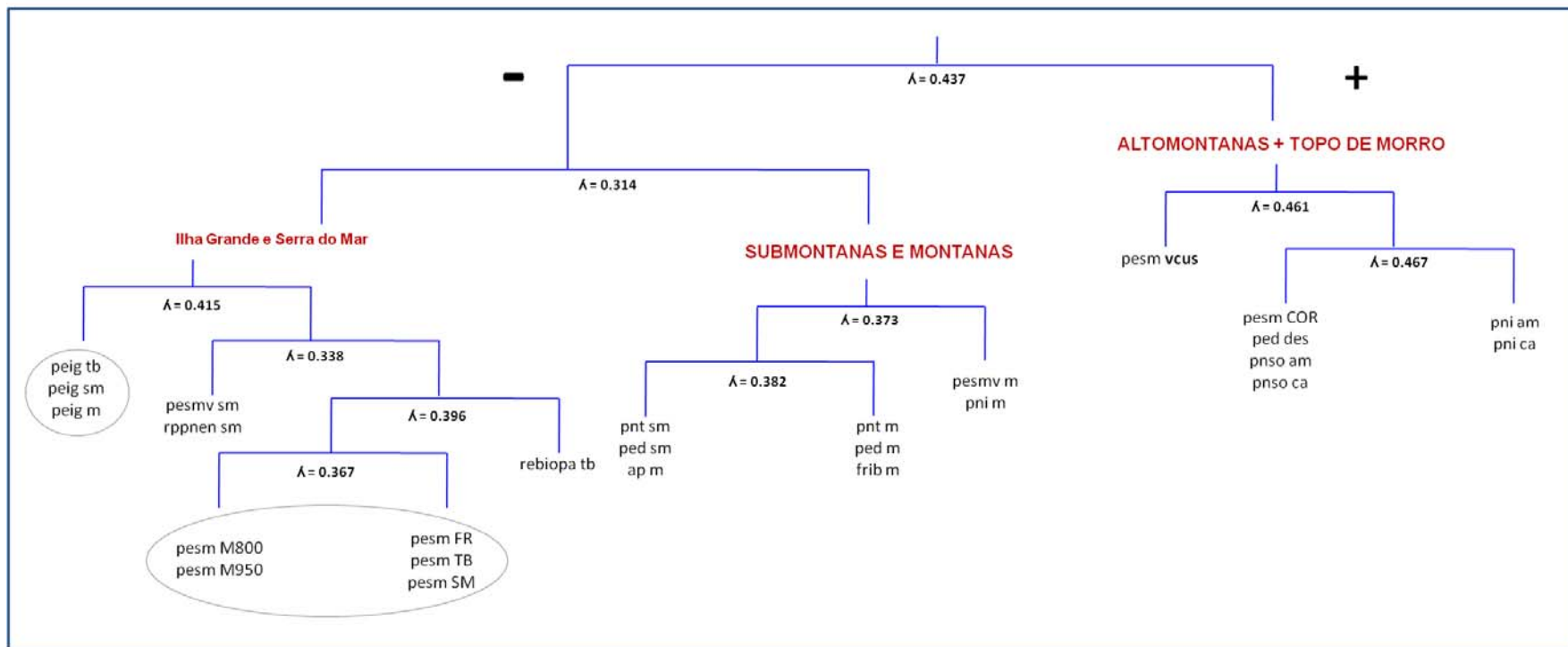


Figura 6. Agrupamentos florísticos gerados pelo método *Two-Way Indicator Species Analysis* (TWINSpan) para as hepáticas do sudeste brasileiro, com destaque para os autovalores (λ).

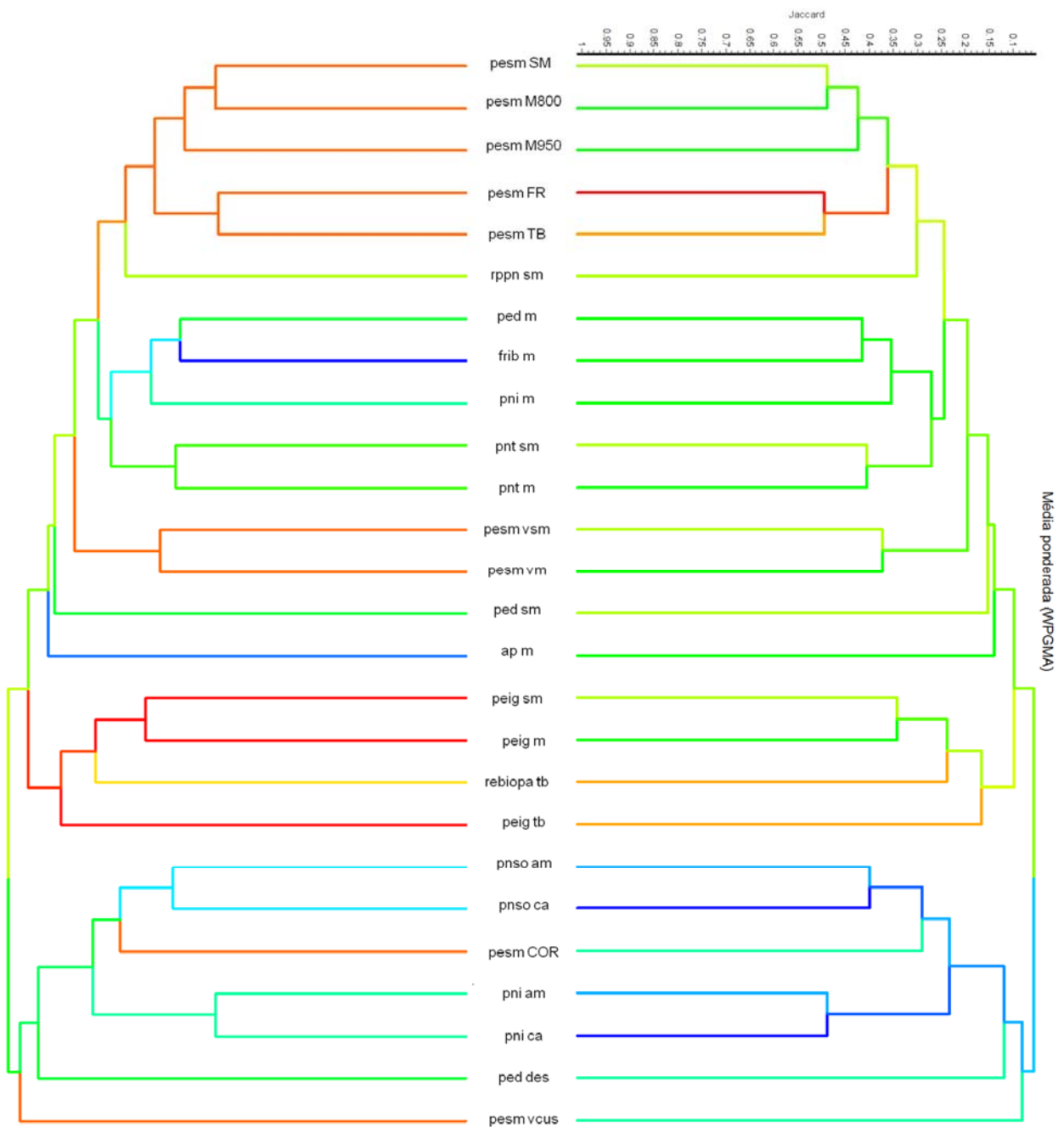


Figura 7. Dendrograma de similaridade (coeficiente de Sørensen) obtido pelo do método de ligação de Média Ponderada (WPGMA) a partir da matriz florística das 26 subparcelas inventariadas no sudeste do Brasil. Cores denotam Unidade de Conservação (à esquerda) e tipo de fitofisionomia (à direita).

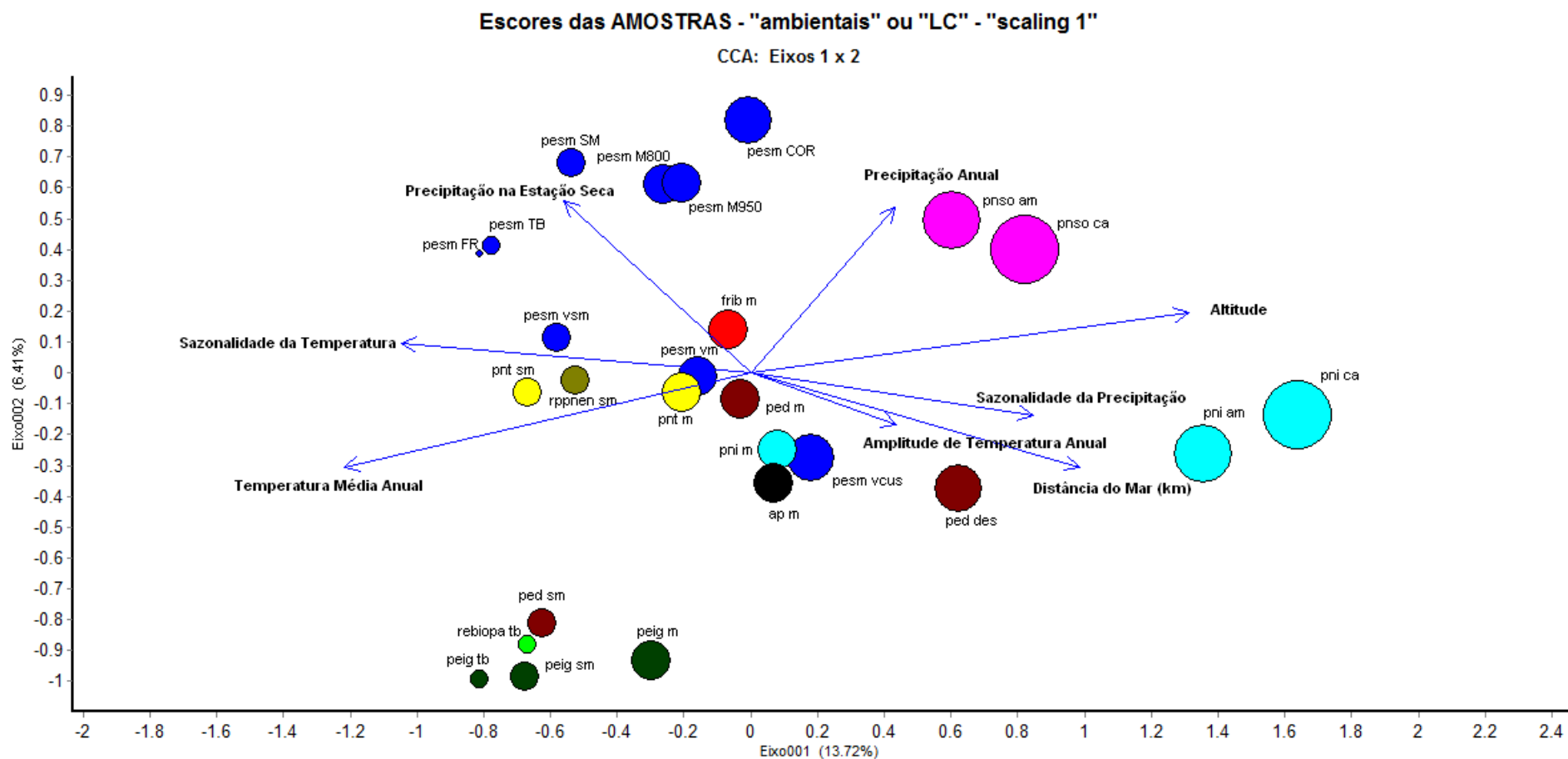


Figura 8 Diagrama de ordenação dois dois primeiros eixos da Análise de Correspondência Canônica (CCA) das matrizes florística e ambiental das 26 áreas de Floresta Atlântica analisadas no sudeste brasileiro. Cores denotam localidade e tamanho fitofisionomia.

CAPÍTULO II

Aspectos brioflorísticos e fitogeográficos de duas formações costeiras de Floresta Atlântica da Serra do Mar, Ubatuba/SP, Brasil

Artigo publicado no volume 11 (2011) da revista Biota Neotropica

Aspectos brioflorísticos e fitogeográficos de duas formações costeiras de Floresta Atlântica da Serra do Mar, Ubatuba/SP, Brasil

Nivea Dias dos Santos^{1,3}, Denise Pinheiro da Costa², Luiza Sumiko Kinoshita¹ & George John Shepherd¹

¹Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia,
Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil

²Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro,

Rua Pacheco Leão 915, CEP 22460-030, Rio de Janeiro, RJ, Brasil

³Autor para correspondência: Nivea Dias dos Santos, e-mail: nivea.dias@gmail.com

SANTOS, N.D., COSTA, D.P., KINOSHITA, L.S. & SHEPHERD, G.J. Bryophytic and phytogeographical aspects of two types of forest of the Serra do Mar State Park, Ubatuba/SP, Brazil. *Biota Neotrop.* 11(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2/en/abstract?short-communication+bn03011022011>

Abstract: Bryophytes are indicators of climatic, environmental and ecology conditions and are useful in the characterization of the vegetation types. In this study, we analyzed the brioflora of 2-ha plots, one of Restinga Forest (RF) and the other of Lowland Ombrophilous Dense Forest (LF), located in the Núcleo Picinguaba, State Park of Serra do Mar (São Paulo state, Brazil) aiming to: a) compare the structure of these communities; b) compare the floristic composition between these areas and with other coastal vegetations of southeastern Brazil; c) verify if the bryophytes of the Atlantic Forest lowlands have phytogeographic patterns wider than those of the montane species. In each plot, the bryophytes samples were collected at ten randomized subplots (10 × 10 m). We found 152 species (87 liverworts, 64 mosses and one hornwort), of which 109 occur in RF (40 exclusives) and 112 in LF (43 exclusives). In terms of species richness and taxonomic diversity, LF was more diverse; however, the Simpson and Shannon index of diversity is higher in RF. The floristic composition, life form and ecological groups of light tolerance were significantly different between these two forests. Canopy opening (RF) and number of rocks (LF) were important environmental variables that influenced bryophyte distribution in the study areas. When evaluated in terms of landscape, the subplots of RF and LR form distinct floristic groups; however, at the regional level, the bryophytes of these two forest types have more similarities among themselves than with other Atlantic Forest areas. Bryophyte community observed in the Restinga Forest of Picinguaba shows more similarity with that of the neighbor Lowland Ombrophilous Dense Forest than with other Restinga or coastal formation, such as mangroves and *caxetal*. In both forests types studied, the majority of taxa (> 90%) is widely distributed in the world, presenting phytogeographic pattern equal to or wider than the Neotropical. Our results corroborate the idea that the RF of Picinguaba is a unique vegetation formation, presenting elements of ombrophilous and dryer forests. In addition, they reinforce the idea that, for the tropical bryophyte species, the phytogeographic patterns are wider in areas of lower altitudes.

Keywords: bryophytes, Restinga Forest, community structure, phytogeographic patterns, southeastern Brazil.

SANTOS, N.D., COSTA, D.P., KINOSHITA, L.S. & SHEPHERD, G.J. Aspectos brioflorísticos e fitogeográficos de duas formações costeiras de Floresta Atlântica da Serra do Mar, Ubatuba/SP, Brasil. *Biota Neotrop.* 11(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2/pt/abstract?short-communication+bn03011022011>

Resumo: Briófitas são bioindicadoras de condições climáticas, ambientais e ecológicas, sendo úteis na caracterização de tipos vegetacionais. Neste trabalho, foi analisada a brioflora de duas áreas de 1 ha, uma de Floresta de Restinga (FR) e outra de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (TB) do Núcleo Picinguaba, PE Serra do Mar (São Paulo, Brasil), com o objetivo de: a) comparar a estrutura dessas comunidades; b) entender as relações florísticas dessas áreas entre si e com outras formações litorâneas brasileiras; c) verificar se as briófitas de áreas de baixada apresentam padrões fitogeográficos mais amplos do que aquelas de áreas montanas. As briófitas foram coletadas em 10 subparcelas (10 × 10 m) distribuídas aleatoriamente em cada fitofisionomia. Variáveis ambientais foram quantificadas e correlacionadas com a distribuição da brioflora. Foram registradas 152 espécies (87 hepáticas, 64 musgos e 1 antóceros), das quais 109 ocorrem na FR (40 exclusivas) e 112 em TB (43 exclusivas). Em termos de riqueza de espécies e diversidade taxonômica, TB foi mais diversa; contudo, os índices de diversidade de Simpson e Shannon foram maiores na FR. A composição florística, tipos de forma de vida e grupos ecológicos de tolerância à luz apresentaram diferenças significativas entre as duas fitofisionomias. A abertura do dossel (FR) e rochosidade (TB) são variáveis ambientais importantes que atuam sobre a distribuição das briófitas nas áreas estudadas. Quando avaliadas em termos de paisagem, as subparcelas da FR e TB formaram grupos florísticos distintos; entretanto, em nível regional, a brioflora dessas duas fitofisionomias apresenta mais afinidades entre si do que com outras áreas de Floresta Atlântica. Em termos florísticos, a FR de Picinguaba assemelha-se mais às Florestas Ombrófilas do que a outras Restingas ou outras formações costeiras (como mangue e caxetal). Nas duas fitofisionomias, a maioria dos táxons (> 90%) é amplamente distribuída no mundo,

apresentando padrão fitogeográfico igual ou maior do que o Neotropical. Nossos resultados corroboram a idéia de que a FR de Picinguaba é uma formação ímpar, apresentando em sua brioflora elementos de florestas ombrófilas entremeados àqueles de vegetações mais secas; além disso, reforçam a idéia de que, para as espécies de briófitas, os padrões fitogeográficos são mais amplos em locais de menores altitudes.

Palavras-chave: briófitas, Floresta de Restinga, estrutura de comunidades, padrões fitogeográficos, sudeste do Brasil.

Introdução

Briófitas é um termo artificial muito utilizado para o conjunto de três distintas linhagens de plantas criptógamas avasculares (musgos, hepáticas e antóceros), pertencentes ao subreino Embryophyta, e que atualmente estão agrupadas nas divisões Bryophyta, Marchantiophyta e Anthocerotophyta (Goffinet & Shaw 2009). Constituem o grupo mais diverso de plantas sem flores, com 15.000-18.000 espécies no mundo, das quais 1.521 ocorrem no Brasil (Costa 2010), o que corresponde a ca. 10% da brioflora global e 38% daquela ocorrente na região Neotropical (Gradstein et al. 2001). Representam um componente característico das florestas tropicais úmidas, ocorrendo em microambientes muito específicos, como base de troncos de árvores, troncos de arbustos, troncos em decomposição, folhas e rochas (Pócs 1982). No Brasil, as florestas Amazônica e Atlântica constituem as regiões fitogeográficas de maior riqueza desse grupo vegetal. Contudo, quando comparadas, a Floresta Atlântica destaca-se em termos de diversidade e endemismo, devido principalmente à sua amplitude altitudinal e latitudinal (Gradstein & Costa 2003), sendo reconhecidas 1.230 espécies (Costa 2009), das quais 353 (29%) ocorrem no litoral norte do Estado de São Paulo (Visnadi 2005).

As briófitas são organismos sensíveis às condições ambientais, visto que não apresentam cutícula e, por isso, realizam trocas gasosas e de nutrientes por todo o gametófito, revelando-se boas bioindicadoras de condições climáticas, ambientais e ecológicas (Frahm & Gradstein 1991, Hallingbäck & Hodgetts 2000, Gradstein et al. 2001, Zartman 2003). Estudos recentes têm apontado essas plantas como indicadoras das fitofisionomias da Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. Costa & Lima (2005) e Santos & Costa (2010a) verificaram que as floras de musgos e hepáticas se diferenciam ao longo do gradiente altitudinal, com táxons exclusivos de cada fitofisionomia. N.D. Santos et al. (dados não publicados) constataram que a similaridade da flora de hepáticas do Estado do Rio de Janeiro está mais relacionada ao tipo de fitofisionomia do que à proximidade geográfica das áreas analisadas. Com relação aos padrões fitogeográficos dos táxons, Santos & Costa (2010b) destacaram que as florestas de terras baixas e submontanas são caracterizadas por espécies de hepáticas amplamente distribuídas, enquanto que nas florestas montanas e alto-montanas destacam-se espécies endêmicas e aquelas disjuntas com os Andes.

Tendo em vista o potencial indicador das briófitas e a necessidade de compreender se a Floresta de Restinga de Picinguaba (Ubatuba), litoral norte de São Paulo, constitui uma variação da Floresta Ombrófila Densa de Veloso et al. (1991) ou representa uma formação vegetacional ímpar, foi realizado o estudo das comunidades de briófitas de duas áreas de Floresta Atlântica do Parque Estadual da Serra do Mar. Os objetivos do trabalho foram: (1) num contexto de paisagem, comparar os dados de riqueza de espécies, diversidade, composição florística, formas de vida e grupos ecológicos da brioflora da Floresta de Restinga e de Terras Baixas de Picinguaba; (2) numa escala regional, analisar as afinidades florísticas entre as duas áreas e outras formações litorâneas brasileiras (Caxetal, Floresta Ombrófila Densa, Mangue e Restinga); e (3) em termos globais, verificar se as briófitas das florestas de altitudes mais baixas apresentam padrões fitogeográficos mais amplos do que aquelas das florestas montanas e alto-montanas do sudeste brasileiro, como observado por Santos & Costa (2010b).

Material e Métodos

1. Área de estudo

O estudo foi realizado no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (23° 31' a 23° 34' S e 45° 02' a 45° 05' O), litoral norte do Estado de São Paulo. Foram realizadas coletas em duas parcelas de 1 ha, uma localizada na Floresta de Restinga (parcela A) e outra na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (parcela B). Para uma descrição detalhada das áreas de estudo, veja Joly et al. (2011).

2. Amostragem e estudo do material

Em cada parcela, as amostras de briófitas foram coletadas em 10 subparcelas (10 × 10 m) distribuídas aleatoriamente, durante o período compreendido entre janeiro e setembro de 2009. A numeração das subparcelas está de acordo com aquela estabelecida pelo Projeto Gradiente Funcional (Joly & Martinelli 2004). A metodologia de coleta, herborização e preservação do material segue Yano (1984). A identificação foi realizada principalmente com base na seguinte literatura: Bastos & Yano (2006), Buck (1998), Costa (2008), Dauphin (2003), Gradstein & Costa (2003), Gradstein et al. (2001), Heinrichs et al. (1988; 2000), Peralta (2005), Reese (1993), Reiner-Drehwald (2000), Reiner-Drehwald & Goda (2000), Vaz & Costa (2006a; b) e Vaz-Imbassahy et al. (2008).

A classificação adotada é a proposta por Crandall-Stotler et al. (2009) para a Divisão Marchantiophyta, por Goffinet et al. (2009) para a Divisão Bryophyta e por Renzaglia et al. (2009) para a Divisão Anthocerotophyta. Todos os exemplares coletados estão depositados no herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC) com duplicatas no herbário do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB).

3. Dados ambientais

Para cada subparcela, as seguintes variáveis ambientais foram quantificadas: abertura do dossel, distância de córregos, número de lianas e cobertura da área por rochas e troncos em decomposição. Para o cálculo da abertura do dossel, foram tomadas fotografias hemisféricas a 1,3 m de altura do solo no centro de cada subparcela, tendo sido utilizadas câmeras digitais Nikon Coolpix 950 e 5000 equipadas com conversores “fish-eye” FC E8 Nikon. O cálculo da percentagem de abertura de dossel a partir das fotografias hemisféricas foi realizado no programa Gap Light Analyser (Frazer et al. 1999). A distância da subparcela a córregos foi medida a partir do centro da subparcela, tendo sido utilizadas as seguintes classes: 0 = dentro de córrego, 1 = 1-10 m, 2 = 11-20 m, 3 = 21-30 m, 4 = >30 m. As lianas foram quantificadas através das seguintes classes: 0 = nenhuma liana, 1 = 1-5 lianas, 2 = 6-10 lianas, 3 = 11-20 lianas, 4 = >20 lianas. Foram quantificadas todas as lianas que estavam na subparcela, mesmo que seu ponto de enraizamento fosse fora desta. A cobertura da subparcela por rochas (rochiosidade) e troncos em decomposição foi quantificada através das classes de Fournier (1974). Neste método os valores são obtidos em campo através de uma escala intervalar semi-quantitativa de cinco categorias (0 a 4) e intervalo de 25% entre cada categoria.

4. Análise dos dados

Para cada fitofisionomia, foram analisadas as seguintes características da brioflora: riqueza de espécies, composição florística, diversidade, tipos de forma de vida, grupos ecológicos de tolerância à luz e padrões fitogeográficos dos táxons. Os índices de diversidade de espécies de Shannon (H') e Simpson (1-D) foram calculados no programa Past 1.92 (Hammer et al. 2001). Foi realizada também a conversão dos índices de diversidade em número efetivo de espécies, como proposto por Jost (2006); onde o número efetivo é a diversidade de espécies esperada caso todas as espécies de uma comunidade sejam igualmente comuns. Outro índice de diversidade utilizado foi a diversidade taxonômica, calculada no programa Past 1.92 (Hammer et al. 2001), sendo os intervalos de confiança estimados por meio de aleatorizações. O índice de diversidade taxonômica (ou filogenética) é uma extensão do índice de Simpson, que captura, além da estrutura da distribuição das abundâncias, a distância filogenética entre as espécies de uma comunidade (Magurran 2004). Ele baseia-se em distâncias topológicas, sendo estimado pelo número esperado de nós entre quaisquer dois indivíduos sorteados em uma comunidade (Warwick & Clarke 1995, Clarke & Warwick 1998).

A classificação das formas de vida segue a de Mägdefrau (1982), com modificações feitas por Richards (1984). Em relação às formas de vida pendentes, dois tipos foram reconhecidos: pendente (eixo principal pendente com base aderida ao substrato e eixos secundários curtos e horizontais) e flabelado (eixos com ramos num mesmo plano, projetados horizontal e obliquamente para baixo, com filídios aplanados). Foi realizada também uma distinção da forma de vida tapete taloso, compreendendo as hepáticas talosas (que não apresentam diferenciação entre filídios e caulídios). Quanto à tolerância à luz do sol, as briófitas foram classificadas em: generalistas, típicas de sol e típicas de sombra, baseando-se em dados da literatura (Gradstein et al. 2001, Gradstein & Costa 2003, Alvarenga et al. 2010, Silva & Pôrto 2010), em experiência de campo e na consulta a especialistas. Para analisar a relação entre a riqueza de espécies típicas de sol e o índice

de abertura do dossel, foi realizada uma Regressão Linear Simples no programa BioEstat 5.0 (Ayres et al. 2007). Para testar as diferenças entre cada tipo de forma de vida e grupo ecológico de tolerância à luz da FR e TB ($n = 10$ subparcelas em cada área), foi realizado o Teste de Mann-Whitney, que é um teste não-paramétrico usado para a comparação de dois grupos independentes. Essa análise foi feita no programa BioEstat 5.0 (Ayres et al. 2007). Os padrões fitogeográficos foram caracterizados a partir da sobreposição das extensões de ocorrência dos táxons, tendo sido adaptados a partir daqueles já descritos na literatura (Cabrera & Willink 1980, Gradstein & Costa 2003). O padrão fitogeográfico Amplo refere-se ao táxon que ocorre em mais de três continentes, incluindo áreas extratropicais.

A similaridade florística (índice de Sørensen) entre as duas fitofisionomias foi calculada com base nos dados de incidência (presença/ausência) das espécies de briófitas nas 20 subparcelas; sendo utilizado, posteriormente, o método de agrupamento de Média de Grupo (UPGMA). Nesta análise optou-se pela utilização do índice de Sørensen, pois ele exclui a dupla ausência e atribui peso dobrado à co-ocorrência (Valentin 2000). Para avaliar as correlações entre os gradientes ambientais e florísticos, foi realizada uma Análise de Correspondência Canônica (Canonical Correspondence Analysis - CCA). Para tanto, os dados foram organizados em duas matrizes: uma contendo os dados de incidência das espécies nas subparcelas e outra com os dados das variáveis ambientais transformados (*ranging*). Para avaliar a significância dos primeiros eixos da ordenação, empregou-se o teste de Monte Carlo (Ter Braak & Prentice 1988), com 99 permutações. Todas essas análises foram realizadas no programa Fitopac 2.0 (Shepherd 2009).

Na escala regional, para a análise das afinidades florísticas das fitofisionomias inventariadas com outros tipos vegetacionais da Floresta Atlântica litorânea do Brasil, foi confeccionada uma matriz que consistiu de dados binários para 343 espécies de briófitas (descritores) de 15 áreas (amostras), listadas na Tabela 1. Contudo, para aumentar a eficiência da análise de agrupamento, as espécies

Tabela 1. Lista das áreas de Floresta Atlântica costeira incluídas na análise das afinidades florísticas em nível regional. Siglas: EE = Estação Ecológica; FOD = Floresta Ombrófila Densa; N = número total de espécies utilizadas na matriz florística (excluindo sinônimos e táxons duvidosos); PARNA = Parque Nacional; PE = Parque Estadual; RPPN = Reserva Particular do Patrimônio Natural.

Table 1. List of areas of coastal Atlantic Forest included in the analysis of the floristic affinities regionally. Abbreviations: ES = Ecological Station; FOD = rainforest, N = total number of species in the floristic matrix (excluding doubtful taxa and synonyms); PARNA = National Park; SP = State Park; RPPN = Private Natural Heritage Reserve.

Fitofisionomia	Área/Estado	Sigla	N	Referência
Caxetal	Ubatuba, SP	CxUbatuba	104	Visnadi (2009)
Floresta de Restinga	PE Serra do Mar, Ubatuba, SP	FloReUbatuba	109	Este trabalho
Floresta de Restinga	EE de Juréia, Peruíbe, SP	FloReJuréia	41	Vital & Visnadi (1994)
FOD Terras Baixas	PE Serra do Mar, Ubatuba, SP	TBUbatuba	112	Este trabalho
FOD Terras Baixas	REBIO Poço das Antas, Miguel Pereira, RJ	TBPoço das Antas	67	Costa (1999)
FOD Submontana	RPPN El Nagual, Magé, RJ	SMEINagual	133	Santos & Costa (2008)
Mangue	Ubatuba, SP	MnUbatuba	73	Visnadi (2008)
Restinga	PE Setiba, Guarapari, ES	RSetiba	37	Behar et al. (1992) e Visnadi & Vital (1995)
Restinga	PARNA Jurubatiba, Quissamã e Carapébús, RJ	RJurubatiba	41	Imbassahy et al. (2009)
Restinga	Massambaba, RJ	RMassambaba	17	Costa et al. (2006)
Restinga	PARNA Jurubatiba, Macaé, RJ	RMacaé	37	Costa et al. (2006)
Restinga	Rio das Ostras, RJ	RRio das Ostras	12	Costa et al. (2006)
Restinga	Maricá, RJ	RMaricá	11	Costa et al. (2006)
Restinga	Salvador e litoral norte, BA	RBahia	27	Bastos (1999)
Restinga	EE de Juréia, Peruíbe, SP	RJuréia	22	Vital & Visnadi (1994)

raras (que ocorriam em apenas uma amostra) foram eliminadas. Dessa forma, a matriz final consistiu de dados de presença/ausência para 180 espécies de briófitas. Essa matriz foi submetida à análise de *outliers* com nível de corte 2 no programa PCOrd 4.1 (McCune & Mefford 1999). A similaridade entre as áreas foi calculada através do coeficiente de Jaccard, tendo sido utilizado o método de agrupamento de Média de Grupo (UPGMA) no programa Fitopac 2.0 (Shepherd 2009). Foi utilizado o índice de similaridade de Jaccard, que dá peso igual para todas as espécies, para minimizar possíveis problemas de diferenças no esforço amostral dos levantamentos.

Resultados

1. Brioflora das florestas de Restinga e Terras Baixas

Foram identificadas um total de 38 famílias, 90 gêneros e 152 espécies de briófitas (87 hepáticas, 64 musgos e um antóceros, Tabela 2), das quais 109 (61 hepáticas e 48 musgos) ocorrem na Floresta de Restinga (FR) e 112 (66 hepáticas, 45 musgos e um antóceros) na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (TB). Apenas 69 espécies (45%) são compartilhadas entre as duas fitofisionomias, 40 foram encontradas exclusivamente na FR e 43 em TB. Em termos de abundância (frequência) de espécies, 11 táxons (10%) ocorreram em todas as subparcelas da FR e 10 (9%) em todas de TB (Tabela 2). Dentre estas espécies, apenas duas (*Isopterygium tenerum* e *Octoblepharum albidum*) ocorreram em todas as 20 subparcelas inventariadas.

As principais famílias da FR foram Lejeuneaceae (38 espécies), Calymperaceae (sete) e Plagiochilaceae (sete), Brachytheciaceae (seis) e Lepidoziaceae (seis). Em TB destacaram-se Lejeuneaceae (37), Pilotrichaceae (nove), Plagiochilaceae (sete) e Neckeraceae (seis). Sete famílias foram encontradas apenas na FR (Lembophyllaceae, Myriniaceae, Orthotrichaceae, Phyllogoniaceae, Pottiaceae, Pterobryaceae e Rhizogoniaceae) e 10 apenas na TB (Bryaceae, Cephaloziaceae, Daltoniaceae, Dendrocerotaceae, Hypopterygiaceae, Monocleaceae, Pallaviciniaceae, Porellaceae, Racomitriaceae e Thuidiaceae). Os gêneros mais ricos em ambas as fitofisionomias foram *Lejeunea* e *Plagiochila* (sete espécies cada), na FR destacam-se ainda: *Syrrophodon* (cinco espécies), *Cheilolejeunea* (quatro), *Bazzania*, *Ceratolejeunea*, *Leucobryum*, *Metzgeria*, *Sematophyllum* e *Squamidium* (três espécies cada); já em TB, *Ceratolejeunea* e *Syrrophodon* (quatro espécies cada), *Frullania*, *Metzgeria*, *Radula* e *Sematophyllum* (três espécies cada).

Os índices de diversidade de Simpson e Shannon foram semelhantes nas duas fitofisionomias (Tabela 3), sendo ligeiramente maiores na FR do que em TB. Ao converter esses índices de diversidade em número efetivo de espécies, a FR também obteve a maior diversidade (71 táxons, pelo índice de Simpson e 85 pelo de Shannon). O índice de diversidade taxonômica foi maior em TB do que na FR, apesar da diferença não ser significativa (Tabela 3).

A principal forma de vida observada nas duas fitofisionomias foi tapete, com 63 espécies (56%) em TB e 58 espécies (53%) na FR. As formas flabelada (14 espécies), tufo (11) e tapete taloso (oito) destacam-se ainda em TB; enquanto que tufo (17 espécies), flabelada (12) e pendente (nove) na FR (Tabela 2). Quando os dados de forma de vida das espécies das 10 subparcelas de cada fitofisionomia foram analisados separadamente, verificou-se que apenas as formas tapete e flabelada não apresentam variações estatisticamente significativas entre as fitofisionomias (Figura 1).

Com relação aos grupos ecológicos de tolerância à luz, na FR houve um predomínio de espécies generalistas (53 táxons - 49%), seguidas das típicas de sombra (38 táxons) e de sol (18). Na floresta de TB a maioria das espécies é típica de sombra (52 táxons - 46%), 46 são

generalistas e 14 típicas de sol. Existem diferenças significativas entre a proporção de espécies típicas de sombra e típicas de sol entre a FR e TB (Figura 2). Além disso, a regressão realizada entre a riqueza de espécies típicas de sol e o índice de abertura do dossel foi significativa e demonstrou que a abertura do dossel explica 44% da variação da riqueza dessas espécies nas duas fitofisionomias estudadas ($R^2 = 0,44$; $p < 0,001$).

2. Afinidades florísticas em nível de paisagem

A análise de similaridade entre as 20 subparcelas inventariadas demonstrou pouca afinidade florística entre as amostras da FR e de TB. Apenas três subparcelas de TB tiveram similaridade maior do que 50% com as da FR (B82 com A45, A89, A85 e A81; B98 com A45 e A81; e B34 com A81). O índice de Sørensen variou de 0,1 (entre as subparcelas A01 e B74) a 0,69 (entre A89 e A81). A análise de agrupamento (correlação cofenética 0,79) revelou a existência de dois grupos bem definidos, um formado pelas amostras da FR e outro pelas de TB (Figura 3). Esses mesmos grupos foram encontrados na análise de Correspondência Canônica (CCA), onde as amostras da FR formam um grupo coeso, influenciado principalmente pela maior abertura do dossel (Figura 4). Já as amostras de TB formam um gradiente desde aquelas áreas mais próximas a córregos, onde o índice de rochiosidade é elevado até aquelas onde há um elevado número de lianas. Os autovalores (AV) obtidos na análise para os três primeiros eixos de ordenação foram 0,36; 0,17 e 0,12; sendo responsáveis, respectivamente, por 14,7; 21,6 e 26,5% da variância total acumulada dos dados. As porcentagens de variância acumulada nos três primeiros eixos foram menores do que aquelas esperadas pelo modelo *broken stick* (AV1 esperado 43,2; AV2 63,4 e AV3 77,8%); dessa forma, os resultados explicam parcialmente a variação existente. A baixa variância explicada pelo primeiro eixo canônico da análise (14,7%) pode estar relacionada ao fato deste eixo explicar apenas a parte linear do gradiente, enquanto que a curva esteve associada com o eixo não canônico (representando 8,5% da variância). Portanto, a variância total associada ao gradiente foi de 23,2%. As variáveis ambientais mais fortemente correlacionadas com o primeiro eixo de espécies foram abertura do dossel (-0,92), rochiosidade (0,88), e distância de córrego (-0,74); e com o segundo eixo, a distância de córregos (0,64) e número de lianas (0,54). O resultado do teste de Monte Carlo foi significativo para os dois primeiros eixos da ordenação (AV1 $p = 0,01$; AV2 $p = 0,02$).

3. Afinidades florísticas em nível regional

Não foram encontrados *outliers* dentre as áreas incluídas na análise das relações florísticas; dessa forma, todas as análises foram realizadas com as 15 áreas. Na análise de similaridade, foi verificado que as duas fitofisionomias amostradas em Picinguaba (município de Ubatuba) possuem baixa afinidade florística com as demais áreas, apresentando o maior índice de similaridade entre si (FR e TB de Ubatuba = 0,57). A FR de Ubatuba assemelha-se ainda à floresta submontana da RPPN El Nagual (0,38) e ao Caxetal de Ubatuba (0,37), tendo a menor similaridade com a Restinga de Rio das Ostras (0,04). O resultado da análise de agrupamento (correlação cofenética 0,87) pode ser observado na Figura 5, onde foram formados dois grupos, um deles abrangendo todas as restingas analisadas, com exceção daquelas do Estado de São Paulo, e outro compreendendo as florestas ombrófilas do sudeste brasileiro e as formações litorâneas paulistas. Neste grupo, foi verificada a separação de três subgrupos: um, abrangendo as formações de Juréia (Floresta e Floresta de Restinga), localizadas em Peruíbe, litoral sul do Estado de São Paulo; outro, com duas formações litorâneas de Ubatuba (Mangue e Caxetal); e o terceiro, abrangendo as florestas ombrófilas (dentro do qual se encontra a FR de Ubatuba). Com este último grupo, a floresta

Brioflorística e fitogeografia da Floresta Atlântica Costeira

Tabela 2. Lista das espécies de briófitas da Floresta de Restinga (FR) e da Floresta de Terras Baixas (TB) do PE da Serra do Mar, Ubatuba, SP, com dados sobre grupo ecológico de tolerância à luz, forma de vida e padrão fitogeográfico. Grupo ecológico (GE): gen = generalista, sol = típica de sol, som = típica de sombra. Forma de vida (FV): DN = dendróide, P = pendente, F = flabelado, TF = tufo, TL = talosa, TP = tapete, TR = trama.

Table 2. List of bryophytes species of the Restinga Forest (FR) and the Lowland Forest (TB) of PE Serra do Mar, Ubatuba, SP, with data about ecological group of light tolerance, life form and phytogeographical pattern. Ecological group (GE): gen = generalist, sol = sun plants, som = shade plant. Life form (FV): DN = dendroid, P = pending, F = flabellate, T = tuff, TL = thallose TP = mat, TR = weft.

Família	Espécie	FR	TB	GE	FV	Padrão fitogeográfico
Divisão Anthocerotophyta						
Dendrocerotaceae	<i>Megaceros vincentianus</i> (Lehm. & Lindenb.) Campb.	0	5	som	TL	Neotropical
Divisão Bryophyta						
Brachytheciaceae	<i>Aerolindigia capillacea</i> (Hornsch.) M. Menzel	1	0	som	P	Pantropical
	<i>Meteoridium remotifolium</i> (Müll. Hal.) Manuel	5	2	gen	P	Neotropical
	<i>Squamidium brasiliense</i> Broth.	3	0	som	P	Afroamericano
	<i>Squamidium isocladum</i> (Renauld & Cardot) Broth.	1	0	som	P	Neotropical
	<i>Squamidium nigricans</i> (Hook.) Broth.	1	1	som	P	Neotropical
	<i>Zelometeorium patulum</i> (Hedw.) Manuel	8	8	gen	P	Neotropical
Bryaceae	<i>Rhodobryum beyrichianum</i> (Hornsch.) Müll. Hal.	0	4	som	TF	Amplio
Calymperaceae	<i>Calymperes erosum</i> Müll. Hal.	0	3	som	TF	Pantropical
	<i>Calymperes palisotii</i> Schwägr.	1	0	gen	TF	Amplio
	<i>Calymperes tenerum</i> Müll. Hal.	2	0	som	TF	Pantropical
	<i>Syrrhopodon gardneri</i> (Hook.) Schwägr.	6	2	som	TF	Pantropical
	<i>Syrrhopodon gaudichaudii</i> Mont.	2	0	som	TF	Pantropical
	<i>Syrrhopodon incompletus</i> Schwägr.	10	6	som	TF	Afroamericano
	<i>Syrrhopodon ligulatus</i> Mont.	1	2	som	TF	América tropical e subtropical
	<i>Syrrhopodon prolifer</i> Schwägr.	9	4	gen	TF	Pantropical
Daltoniaceae	<i>Leskeodon aristatus</i> (Geh. & Hampe) Broth.	0	1	som	F	Floresta Atlântica
Dicranaceae	<i>Holomitrium crispulum</i> Mitt.	4	0	sol	TF	Neotropical
	<i>Leucoloma serrulatum</i> Brid.	5	2	sol	TF	Neotropical
	<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	10	10	gen	TF	Neotropical
	<i>Octoblepharum pulvinatum</i> (Dozy & Molk.) Mitt.	5	1	gen	TF	Neotropical
Fissidentaceae	<i>Fissidens zollingeri</i> Mont.	2	10	gen	F	Pantropical
Hookeriaceae	<i>Hookeria acutifolia</i> Hook. & Grev.	2	1	som	TP	Amplio
Hypnaceae	<i>Ectropothecium leptochaeton</i> (Schwägr.) W.R. Buck	0	2	gen	TP	Neotropical
	<i>Vesicularia vesicularis</i> (Schwägr.) Broth.	4	10	gen	TP	Neotropical
Hypopterygiaceae	<i>Hypopterygium tamarisci</i> (Sw.) Brid.	0	3	som	D	Amplio
Lembophyllaceae	<i>Pilotrichella flexilis</i> (Hedw.) Åongstr.	3	0	gen	P	Afroamericano
Leucobryaceae	<i>Leucobryum clavatum</i> Hampe	5	0	gen	TF	Brasil
	<i>Leucobryum crispum</i> Müll. Hal.	1	1	gen	TF	Neotropical
	<i>Leucobryum martianum</i> (Hornsch.) Hampe ex Müll. Hal.	1	0	gen	TF	Neotropical
	<i>Ochrobryum gardneri</i> (Müll. Hal.) Lindenb.	8	10	gen	TF	Afroamericano
Meteoriaceae	<i>Floribundaria flaccida</i> (Mitt.) Broth.	0	2	som	P	Neotropical
	<i>Meteorium nigrescens</i> (Hedw.) Dozy & Molk.	3	0	som	P	América tropical e subtropical
Myriniaceae	<i>Helicodontium capillare</i> (Hedw.) A.Jaeger	2	0	sol	TR	Neotropical
Neckeraceae	<i>Homalia glabella</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	1	0	som	F	Neotropical
	<i>Homali dendron piniforme</i> (Brid.) Enroth	0	3	som	D	Neotropical
	<i>Neckeropsis disticha</i> (Hedw.) Kindb.	8	10	gen	F	Pantropical
	<i>Neckeropsis undulata</i> (Hedw.) Reichardt	8	8	gen	F	Neotropical
	<i>Pinnatella minuta</i> (Mitt.) Broth.	0	1	som	D	Afroamericano
	<i>Porothichum substriatum</i> (Hampe) Mitt.	6	10	som	D	Afroamericano
	<i>Thamniobryum fasciculatum</i> (Hedw.) Brid.	0	2	som	D	Neotropical
Orthotrichaceae	<i>Schlotheimia rugifolia</i> (Hook.) Schwägr.	6	0	sol	TP	Neotropical e Índia
Phyllogoniaceae	<i>Phyllogonium viride</i> Brid.	5	0	som	P	Afroamericano

Tabela 2. Continuação...

Família	Espécie	FR	TB	GE	FV	Padrão fitogeográfico
Pilotrichaceae	<i>Callicostella depressa</i> (Hedw.) A. Jaeger	0	1	som	TP	Neotropical
	<i>Callicostella pallida</i> (Hornsch.) Aongstr.	2	9	som	TP	Neotropical
	<i>Crossomitrium patrisiae</i> (Brid.) Müll. Hal.	1	10	gen	TP	Neotropical
	<i>Cyclodictyon limbatum</i> (Hampe) O. Kuntze	0	4	som	TP	Neotropical
	<i>Lepidopilidium brevisetum</i> (Hampe) Broth.	4	3	som	TP	Floresta Atlântica
	<i>Lepidopilum muelleri</i> (Hampe) Spruce	0	3	som	F	Neotropical
	<i>Lepidopilum surinamense</i> Müll. Hal.	0	4	som	F	Neotropical
	<i>Pilotrichum evanescens</i> (Müll. Hal.) Müll. Hal.	1	3	som	D	Neotropical
	<i>Thamniopsis incurva</i> (Hornsch.) W.R. Buck	1	5	som	TP	Neotropical
Pottiaceae	<i>Leptodontium wallisii</i> (Müll. Hal.) Kindb.	1	0	som	TF	Afroamericano
Pterobryaceae	<i>Jaegerina scariosa</i> (Lorentz) Arzeni	1	0	gen	TP	Pantropical
Pylaisiadelphaceae	<i>Isopterygium subbrevisetum</i> (Hampe) Broth.	1	3	gen	TP	Neotropical
	<i>Isopterygium tenerum</i> (Sw.) Mitt.	10	10	gen	TP	Amplio
	<i>Taxithelium planum</i> (Brid.) Mitt.	0	7	gen	TP	Pantropical
Racopilaceae	<i>Racopilum tomentosum</i> (Hedw.) Brid.	0	1	som	TP	Amplio
Rhizogoniaceae	<i>Pyrrhobryum spiniforme</i> (Hedw.) Mitt.	1	0	som	TF	Amplio
Sematophyllaceae	<i>Acroporium pulgens</i> (Hedw.) Broth.	5	0	gen	TP	Neotropical
	<i>Sematophyllum subpinnatum</i> (Brid.) E. Britton	8	3	gen	TP	Pantropical
	<i>Sematophyllum subsimplex</i> (Hedw.) Mitt.	7	1	gen	TP	Neotropical
	<i>Sematophyllum swartzii</i> (Schwägr.) W.H. Welch & H.A. Crum	3	1	gen	TP	Neotropical
	<i>Trichosteleum papillosum</i> (Hornsch.) A. Jaeger	5	1	gen	TP	Neotropical
Thuidiaceae	<i>Thuidium delicatulum</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	0	2	som	TR	Amplio
Divisão Marchantiophyta						
Aneuraceae	<i>Riccardia digitiloba</i> (Spruce ex Steph.) Pagán	4	3	gen	TL	Neotropical
	<i>Riccardia regnellii</i> (Aongstr.) Hell	0	1	som	TL	Brasil
Calyptogeaceae	<i>Calypogeia lechleri</i> (Steph.) Steph.	3	6	som	TP	Neotropical
	<i>Calypogeia peruviana</i> Nees & Mont.	2	1	som	TP	Neotropical
Cephaloziaceae	<i>Cephalozia crassifolia</i> (Lindenb. & Gottsche) Fulford	0	1	som	TP	Neotropical
Frullaniaceae	<i>Frullania brasiliensis</i> Raddi	0	1	sol	TP	Neotropical
	<i>Frullania caulisequa</i> (Nees) Nees	4	1	sol	TP	Neotropical
	<i>Frullania kunzei</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.	1	1	sol	TP	Neotropical
Lejeuneaceae	<i>Acanthocoleus aberrans</i> (Lindenb. & Gottsche) Kruijt	1	2	sol	TP	Afroamericano
	<i>Anoplejeunea conferta</i> (Meissn.) A. Evans	2	0	gen	TP	Neotropical
	<i>Aphanolejeunea kunertiana</i> Steph.	1	1	som	TP	Neotropical
	<i>Archilejeunea fuscescens</i> (Hampe ex Lehm.) Fulford	0	1	gen	TP	Neotropical
	<i>Archilejeunea parviflora</i> (Nees) Schiffn.	0	3	som	TP	Neotropical
	<i>Bryopteris diffusa</i> (Sw.) Nees	6	2	som	F	Neotropical
	<i>Caudalejeunea lehmanniana</i> (Gottsche) A. Evans	3	4	gen	TR	Afroamericano
	<i>Ceratolejeunea ceratantha</i> (Nees & Mont.) Steph.	0	1	gen	TP	Outro
	<i>Ceratolejeunea cornuta</i> (Lindenb.) Schiffn.	10	9	gen	TP	Neotropical
	<i>Ceratolejeunea cubensis</i> (Mont.) Schiffn.	4	1	gen	TP	Neotropical
	<i>Ceratolejeunea laetefusca</i> (Austin) R.M. Schust.	0	1	gen	TP	Neotropical
	<i>Ceratolejeunea rubiginosa</i> Gottsche ex Steph.	2	0	gen	TP	Neotropical
	<i>Cheilolejeunea acutangula</i> (Nees) Grolle	3	0	gen	TP	Neotropical
	<i>Cheilolejeunea holostipa</i> (Spruce) Grolle & R.L. Zhu	4	0	gen	TP	Neotropical
	<i>Cheilolejeunea rigidula</i> (Mont.) R.M. Schust.	3	0	gen	TP	Afroamericano
	<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw. et al.) Mizut	10	4	gen	TP	Pantropical
	<i>Cololejeunea cardiocarpa</i> (Mont.) A. Evans	1	0	gen	TP	Pantropical
<i>Cololejeunea obliqua</i> (Nees & Mont.) Schiffn.	10	6	gen	TP	Neotropical	
<i>Cololejeunea platyneura</i> (Spruce) A. Evans	0	1	som	TP	Pantropical	

Tabela 2. Continuação...

Família	Espécie	FR	TB	GE	FV	Padrão fitogeográfico
	<i>Colura tortifolia</i> (Nees & Mont.) Steph.	4	1	sol	TP	Neotropical
	<i>Cyclolejeunea convextipa</i> (Lehm. & Lindenb.) A. Evans	0	2	som	TP	Neotropical
	<i>Cyclolejeunea luteola</i> (Spruce) Grolle	0	1	som	TP	Neotropical
	<i>Diplasiolejeunea brunnea</i> Steph.	6	3	sol	TP	Neotropical
	<i>Diplasiolejeunea cavifolia</i> Steph.	3	1	sol	TP	Pantropical
	<i>Drepanolejeunea biocellata</i> A. Evans	0	1	som	TP	Neotropical
	<i>Drepanolejeunea mosenii</i> (Steph.) Bischl.	7	1	gen	TP	Neotropical
	<i>Harpalejeunea oxyphylla</i> (Nees & Mont.) Steph.	5	0	sol	TP	Neotropical
	<i>Harpalejeunea stricta</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph.	4	0	sol	TP	Neotropical
	<i>Lejeunea cerina</i> (Lehm. & Lindenb.) Gottsche	4	0	gen	TR	Neotropical
	<i>Lejeunea controversa</i> Gottsche	6	9	gen	TP	Neotropical
	<i>Lejeunea immersa</i> Spruce	0	5	gen	TP	Neotropical
	<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees	10	4	gen	TP	Pantropical
	<i>Lejeunea huctumalcensis</i>	1	4	gen	TP	Neotropical
	<i>Lejeunea laetevirens</i> Nees & Mont.	10	3	sol	TP	Neotropical
	<i>Lejeunea magnoliae</i> Lindenb. & Gottsche	4	0	gen	TP	Neotropical
	<i>Lejeunea obtusangula</i> Spruce	0	2	gen	TP	Neotropical
	<i>Lejeunea tapajosensis</i> Spruce	1	1	gen	TP	Neotropical
	<i>Lepidolejeunea eluta</i> (Nees) R.M. Schust.	0	1	sol	TP	Neotropical
	<i>Lepidolejeunea involuta</i> (Gottsche) Grolle	1	0	som	TP	Neotropical
	<i>Leptolejeunea diversilobulata</i> Bischl.	1	0	som	TP	Outro
	<i>Leptolejeunea elliptica</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn.	9	0	sol	TP	Neotropical
	<i>Leucolejeunea xanthocarpa</i> (Lehm. & Lindenb.) A. Evans	1	1	sol	TP	Pantropical
	<i>Lopholejeunea nigricans</i> (Lindenb.) Schiffn.	4	4	sol	TP	Pantropical
	<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees) Schiffn.	4	1	sol	TP	Pantropical
	<i>Marchesinia brachiata</i> (Sw.) Schiffn.	0	1	sol	TR	Afroamericano
	<i>Metalejeunea cucullata</i> (Reinw. et al.) Grolle	1	0	som	TP	Pantropical
	<i>Microlejeunea bullata</i> (Tayl.) Steph.	3	6	gen	TL	Neotropical
	<i>Microlejeunea globosa</i> (Spruce) Steph.	2	0	gen	TP	Neotropical
	<i>Odontolejeunea rhomalea</i> (Spruce) Steph.	0	1	som	TP	Neotropical
	<i>Prionolejeunea aemula</i> (Gottsche) A. Evans	3	5	som	TP	Neotropical
	<i>Stictolejeunea squamata</i> (Willd. ex Weber) Schiffn.	0	4	gen	TP	Neotropical
	<i>Symbiezidium barbiflorum</i> (Lindenb. & Gottsche) A. Evans	6	7	gen	TP	Neotropical
Lepidoziaceae	<i>Bazzania aurescens</i> Spruce	3	0	som	TR	Neotropical
	<i>Bazzania heterostipa</i> (Steph.) Fulford	10	6	gen	TR	Floresta Atlântica
	<i>Bazzania phyllobola</i> Spruce	10	0	som	TR	Outro
	<i>Kurzia capillaris</i> (Sw.) Grolle	1	0	som	TP	Afroamericano
	<i>Monodactylopsis monodactyla</i> (Spruce) R.M. Schust.	2	0	sol	TP	Neotropical
	<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) Engel & Merr.	9	6	gen	TP	Pantropical
Lophocoleaceae	<i>Chyloscyphus martianus</i> (Nees) J.J. Engel & R.M. Schust.	5	10	gen	TP	Afroamericano
	<i>Chyloscyphus muricatus</i> (Lehm.) J.J. Engel & R.M. Schust.	0	7	som	TR	Temperado do Sul
	<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort.	0	3	som	TP	Amplio
Metzgeriaceae	<i>Metzgeria albinea</i> Spruce	2	1	gen	TL	Afroamericano
	<i>Metzgeria aurantiaca</i> Steph.	3	0	gen	TL	Neotropical
	<i>Metzgeria brasiliensis</i> Schiffn.	0	10	gen	TL	Floresta Atlântica
	<i>Metzgeria ciliata</i> Raddi	3	1	gen	TL	Amplio
Monocleaceae	<i>Monoclea gottschei</i> subsp. <i>elongata</i> Gradst. & Mues	0	1	som	TP	Neotropical
Pallaviciniaceae	<i>Symphogyna aspera</i> Steph.	0	3	som	TL	Neotropical

Tabela 2. Continuação...

Família	Espécie	FR	TB	GE	FV	Padrão fitogeográfico
Plagiochilaceae	<i>Plagiochila corrugata</i> (Nees) Nees & Mont.	1	1	som	F	Afroamericano
	<i>Plagiochila cristata</i> (Sw.) Lindenb.	1	0	som	F	Neotropical
	<i>Plagiochila disticha</i> (Lehm. & Lindenb.) Lindenb.	10	5	som	F	Neotropical
	<i>Plagiochila gymnocalycina</i> (Lehm. & Lindenb.) Lindenb.	0	1	som	F	Neotropical
	<i>Plagiochila martiana</i> (Nees) Lindenb.	7	8	som	F	Neotropical
	<i>Plagiochila patentissima</i> Lindenb.	7	6	som	F	Neotropical
	<i>Plagiochila patula</i> (Sw.) Lindenb.	4	6	som	F	Neotropical
	<i>Plagiochila rutilans</i> Lindenb.	4	6	som	F	Neotropical
Porellaceae	<i>Porella brasiliensis</i> (Raddi) Schiffn.	0	1	som	TR	Floresta Atlântica
Radulaceae	<i>Radula ligula</i> Steph.	0	9	som	TP	Floresta Atlântica
	<i>Radula mammosa</i> Spruce	0	1	som	TP	Neotropical
	<i>Radula recubans</i> J. Taylor	6	8	gen	TP	América tropical e subtropical

Tabela 3. Índices de diversidade de espécies das comunidades de briófitas das florestas de Restinga e Terras Baixas, Ubatuba, SP, Brasil.

Table 3. Indices of species diversity of the bryophyte communities of the Restinga and Lowland Forests, Ubatuba, SP, Brazil.

Índice de diversidade	Floresta de Restinga	Floresta de Terras Baixas
Diversidade de espécies (= riqueza)	109	112
Índice de Simpson	0,986	0,985
Índice de Shannon	4,444	4,409
Número efetivo de espécies (Simpson)	71	67
Número efetivo de espécies (Shannon)	85	82
Diversidade taxonômica (IDT)	5,133	5,33
Intervalo de confiança IDT – limite superior	5,29	5,305
Intervalo de confiança IDT – limite inferior	5,183	5,16

de Terras Baixas de Poço das Antas (município de Miguel Pereira, Rio de Janeiro), agrupou-se com baixa similaridade florística.

4. Padrões fitogeográficos × altitude

Nas duas fitofisionomias amostradas, a maioria das espécies apresenta uma ampla distribuição no mundo, sendo mais de 55% delas neotropicais. Táxons neotropicais somados àqueles com padrões de distribuição mais amplos (América tropical e subtropical, afroamericano, pantropical e amplo), daqui em diante denominados amplamente distribuídos, totalizaram 103 táxons em ambas as fitofisionomias (94% dos táxons da FR e 92% daqueles de TB), resultados semelhantes aos encontrados por Imbassahy et al. (2009), para a Restinga de Jurubatiba, no Estado do Rio de Janeiro (90% dos táxons). Para uma área submontana na Serra dos Órgãos (Santos & Costa 2008), o número de espécies de briófitas amplamente distribuídas diminuiu (81%) e essa tendência também foi observada para a flora de hepáticas do Rio de Janeiro (Santos & Costa 2010b), com 84% dos táxons de terras baixas, 78% de submontana, 74% de montana e 64% de alto-montana, quanto para a flora de musgos (Costa & Lima 2005), com 85, 90, 74 e 65%, respectivamente.

Discussão

1. Estrutura das comunidades de briófitas das florestas de Restinga e Terras Baixas

A análise da brioflora das duas fitofisionomias amostradas revelou uma elevada riqueza de espécies de briófitas, apesar da pequena área inventariada (20 subparcelas de 10 × 10 m dentro de dois hectares). Nessas áreas, foram encontradas 43% das espécies, 58% dos gêneros e 69% das famílias conhecidas para o litoral norte do Estado de São Paulo (Visnadi 2005). Ao comparar a riqueza de espécies de cada uma dessas fitofisionomias separadamente com a de outros inventários realizados na Floresta Atlântica do sudeste brasileiro (Tabela 1), verifica-se que o número de espécies de ambas as áreas é inferior apenas ao da floresta submontana da RPPN El Nagual, onde foi realizado o levantamento intensivo da brioflora numa área de 17 ha (Santos & Costa 2008).

A riqueza de espécies foi semelhante nas duas áreas, tendo sido ligeiramente maior em TB (112 táxons), possivelmente devido à sua elevada heterogeneidade ambiental, visto que esta fitofisionomia apresenta maior disponibilidade de microambientes para as briófitas (e.g. rochas no interior da mata, córregos e barrancos – ambientes não encontrados na FR), o que está diretamente relacionado com a riqueza de espécies. São exemplos de plantas que crescem exclusivamente sobre rocha, encontradas apenas em TB, *Megaceros vinctianus*, *Monoclea gottschei*, *Riccardia regnellii* e *Symphyogyna aspera*. A riqueza também expressiva da FR (109 espécies) pode ser atribuída à sua singularidade fitofisionômica, que apresenta elevada luminosidade e períodos de alagamento durante a estação chuvosa, apresentando ainda uma umidade atmosférica possivelmente elevada, devido ao número considerável de espécies de briófitas epífilas (que crescem sobre folhas) encontradas (10 espécies). Por tratar-se de um ambiente tão singular, essa fitofisionomia apresenta espécies típicas de restingas (por exemplo, *Cololejeunea cardiocarpa* e *Monodactylopsis monodactyla*) e de florestas ombrófilas, como *Aerolindgia capillacea*, *Meteoridium remotifolium*, *Phyllogonium viride*, *Squamidium* spp. e *Zelometeorium patulum*.

A composição florística possibilitou uma distinção efetiva entre as fitofisionomias de FR e TB de Picinguaba, como corroborado pela análise de agrupamento (Figura 3). Foram encontradas diferenças na brioflora dessas áreas até mesmo em nível de família e gênero.

Brioflorística e fitogeografia da Floresta Atlântica Costeira

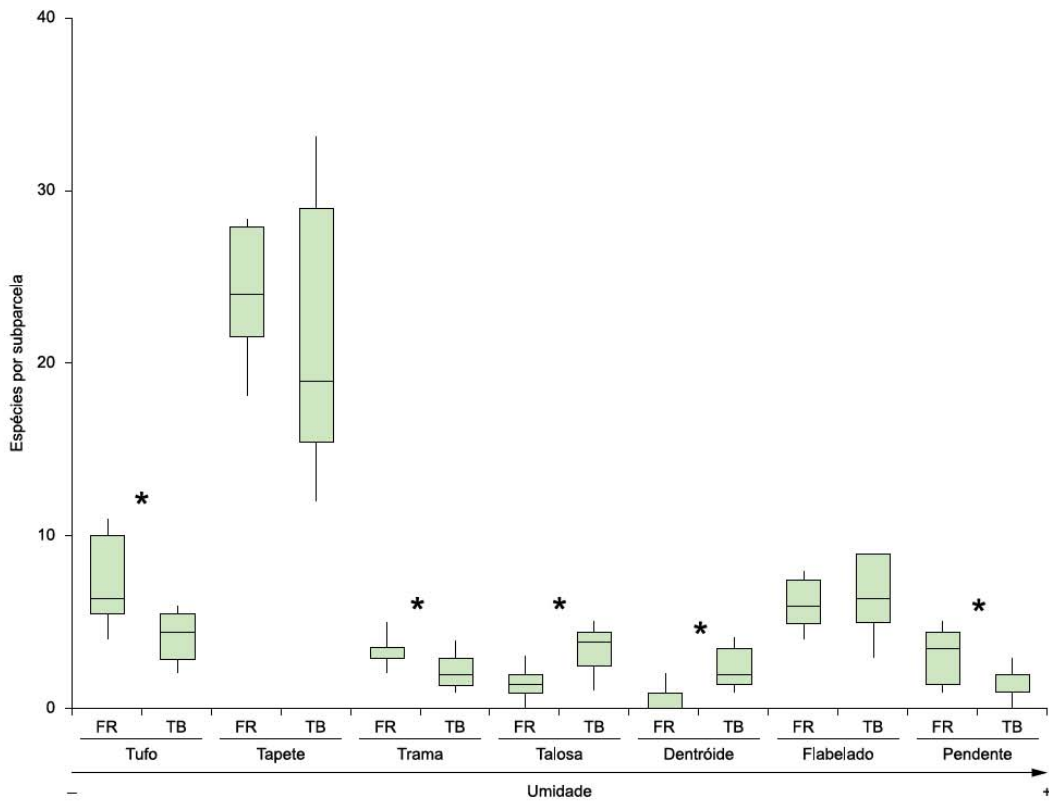


Figura 1. Box-plot do número de espécies por tipo de forma de vida das 10 subparcelas da Floresta de Restinga e 10 subparcelas de Terras Baixas, Ubatuba, SP, Brasil. * denota diferença significativa entre os valores das duas fitofisionomias ($p < 0,05$). Siglas: FR = Floresta de Restinga, TB = Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas.

Figure 1. Box-plot of the number of species per life form of 10 plots from the Forest of Restinga and 10 plots of Lowland Forest, Ubatuba, SP, Brazil. * Denotes significant difference between the values of the two forest types ($p < 0.05$). Abbreviations: FR = Restinga Forest, TB = Lowland Forest.

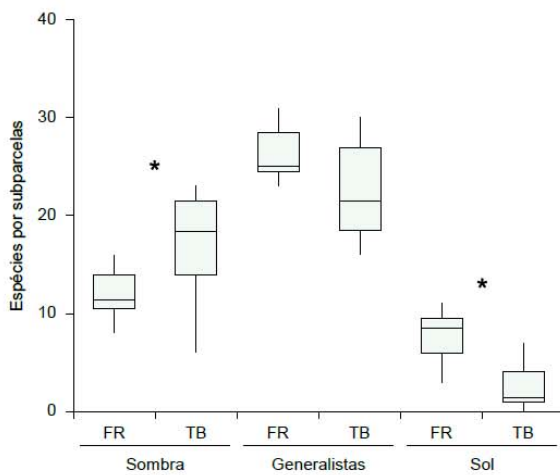


Figura 2. Box-plot do número de espécies por grupo ecológico de tolerância à luz das 10 subparcelas da Floresta de Restinga e 10 subparcelas de Terras Baixas, Ubatuba, SP, Brasil. * Denota diferença significativa entre os valores das duas fitofisionomias ($p < 0,05$). Siglas: FR = Floresta de Restinga, TB = Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas.

Figure 2. Box-plot of the number of species per ecological group of light tolerance of 10 plots from the Forest of Restinga and 10 plots of Lowland Forest, Ubatuba, SP, Brazil. * Denotes significant difference between the values of the two forest types ($p < 0.05$). Abbreviations: FR = Restinga Forest, TB = Lowland Forest.

Dentre os principais táxons da FR, destacam-se membros da família Brachytheciaceae (com três espécies e um gênero exclusivos) e Lepidoziaceae (quatro espécies e dois gêneros exclusivos). Na floresta de TB, famílias destacáveis como Pilotrachiaceae (quatro espécies e dois gêneros exclusivos) e Neckeraceae (duas espécies e dois gêneros exclusivos) apresentaram espécies típicas de sombra que crescem principalmente sobre rochas ou troncos caídos, encontradas exclusivamente nesta fitofisionomia. Houve ainda um número elevado de famílias exclusivas de cada área. Segundo dados da lista do Brasil (Costa 2010), dentre as 10 famílias exclusivas à TB, quatro (Daltoniaceae, Dendrocerotaceae, Hypopterygiaceae e Monocleaceae) são encontradas no Brasil exclusivamente em domínios florestais (Amazônia e Floresta Atlântica), enquanto que as famílias exclusivas da FR estão amplamente distribuídas no país (exceto Phyllogoniaceae, restrita à Floresta Atlântica), ocorrendo inclusive em biomas secos (e.g. Orthotrichaceae, Pottiaceae e Pterobryaceae, que ocorrem em todos os domínios fitogeográficos brasileiros).

Foram encontradas divergências entre os índices de diversidade utilizados (Tabela 3). Em termos de riqueza de espécies (desconsiderando a equabilidade) e de diversidade taxonômica, a fitofisionomia de TB foi considerada mais diversa. Já para os índices de diversidade que levam em consideração a riqueza e equabilidade (Simpson e Shannon), a maior diversidade foi encontrada na FR (inclusive em termos de número efetivo de táxons). Na FR, o número de espécies raras (que ocorreram em apenas uma subparcela) foi menor (28 táxons vs. 41 em TB) e a distribuição das abundâncias mais

Santos, N.D. et al.

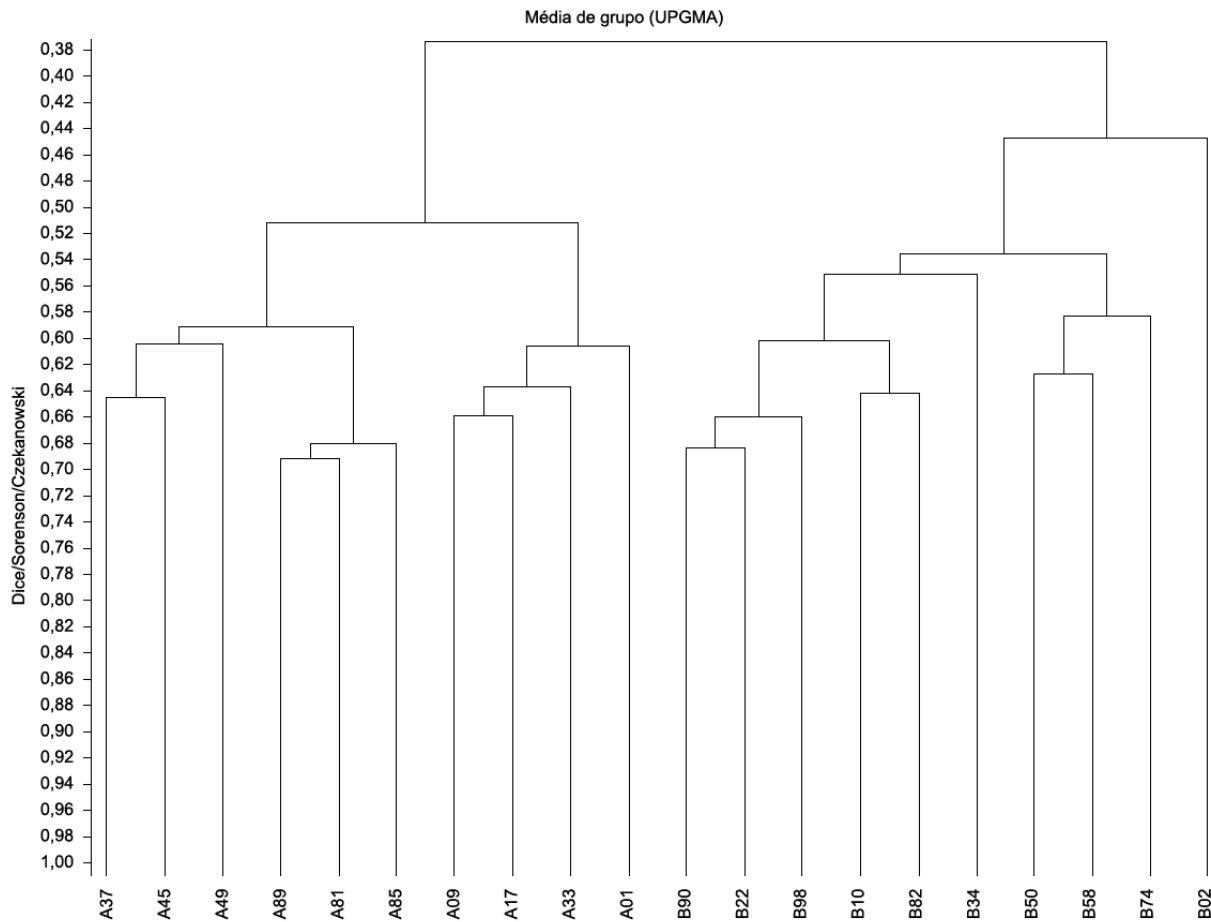


Figura 3. Dendrograma de similaridade (coeficiente de Sørensen) obtido pelo do método de ligação de Média de Grupo (UPGMA) a partir da matriz florística das 20 subparcelas inventariadas nas florestas de Restinga e Terras Baixas, Ubatuba, SP, Brasil.

Figure 3. Similarity tree (Sørensen's coefficient) obtained by cluster analysis (UPGMA) from the floristic matrix of 20 subplots surveyed in the in the Restinga and Lowland forests, Ubatuba, SP, Brazil.

equitativa entre as subparcelas; já na parcela de TB a heterogeneidade ambiental é maior, como observado na Figura 4, havendo algumas subparcelas com elevado número de microambientes colonizados por briófitas e outras, localizadas em terreno inclinado, onde a representatividade das espécies foi menor. Os métodos de estimativa da diversidade têm sido amplamente discutidos na literatura (ver Martins & Santos 1999, Magurran 2004, Melo 2008, Jost 2006). Um dos problemas frequentemente apontados é a forma de interpretação dos índices, já que eles não representam a diversidade de espécies em si, sendo o valor do índice, algo abstrato e de difícil entendimento (Jost 2006, Melo 2008). Neste trabalho, optou-se pela utilização do número efetivo de espécies, um índice menos popular, pois ele permite a comparação de duas comunidades de forma mais clara, quantificando a diversidade em número de táxons (Jost 2006). Com relação à diversidade taxonômica, uma de suas virtudes é a robustez com relação ao esforço amostral (Magurran 2004). Além disso, em termos de conservação da biodiversidade, uma área com elevada diversidade taxonômica deveria ser priorizada, visto abrigar um número maior de linhagens evolutivas dentro da comunidade. Do ponto de vista da diversidade taxonômica, apesar da diferença entre os índices não ter sido significativa, a floresta de TB seria considerada prioritária para conservação, pois nela são encontrados representantes

das três divisões de “briófitas”, sendo ainda maior o número de famílias e gêneros.

Foram encontradas diferenças significativas nos parâmetros tipos de forma de vida e grupo ecológico de tolerância à luz entre as fitofisionomias (Figuras 1 e 2). Na FR, foram encontradas mais espécies com forma de vida do tipo tufo (17 táxons na FR e 11 em TB) e pendente (nove na FR e quatro em TB); enquanto que em TB, destacaram-se as espécies talosas (oito táxons e cinco na FR) e dendróides (seis táxons e dois na FR). Formas de vida de briófitas estão intimamente relacionadas com as condições de luminosidade e umidade, visto que representam o arranjo do tecido fotossintético de forma a maximizar a produção primária e minimizar a perda d'água por evaporação (Bates 1998). Logo, espécies pendentes e flabeladas, que apresentam grande parte dos gametófitos expostos ao ar para uma maior captura de luz e água da chuva, são típicas de florestas tropicais úmidas. Ambientes tropicais com elevada umidade do ar, em geral apresentam muitas espécies pendentes, flabeladas, dendróides e talosas, enquanto que aqueles de baixa umidade apresentam tufos e coxins (Gimingham & Birse 1957). Dessa forma, o número mais expressivo de espécies que formam tufos e daquelas pendentes reitera as condições climáticas singulares da FR. Por outro lado, o maior número de táxons talosas (e.g. *Megaceros vincentianus*,

Brioflorística e fitogeografia da Floresta Atlântica Costeira

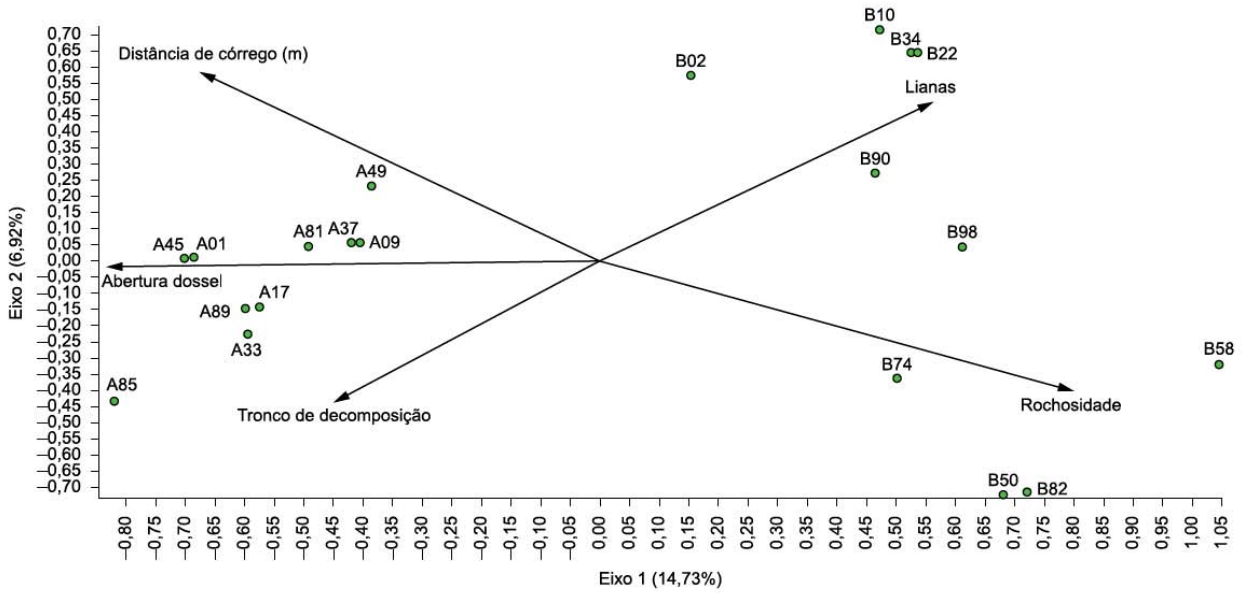


Figura 4. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Correspondência Canônica (CCA) para as 20 subparcelas inventariadas nas florestas de Restinga e Terras Baixas, Ubatuba, SP, Brasil.

Figure 4. Ordination diagram of the first two axes of Canonical Correspondence Analysis (CCA) for the 20 subplots surveyed in the Restinga and Lowland forests, Ubatuba, SP, Brazil.

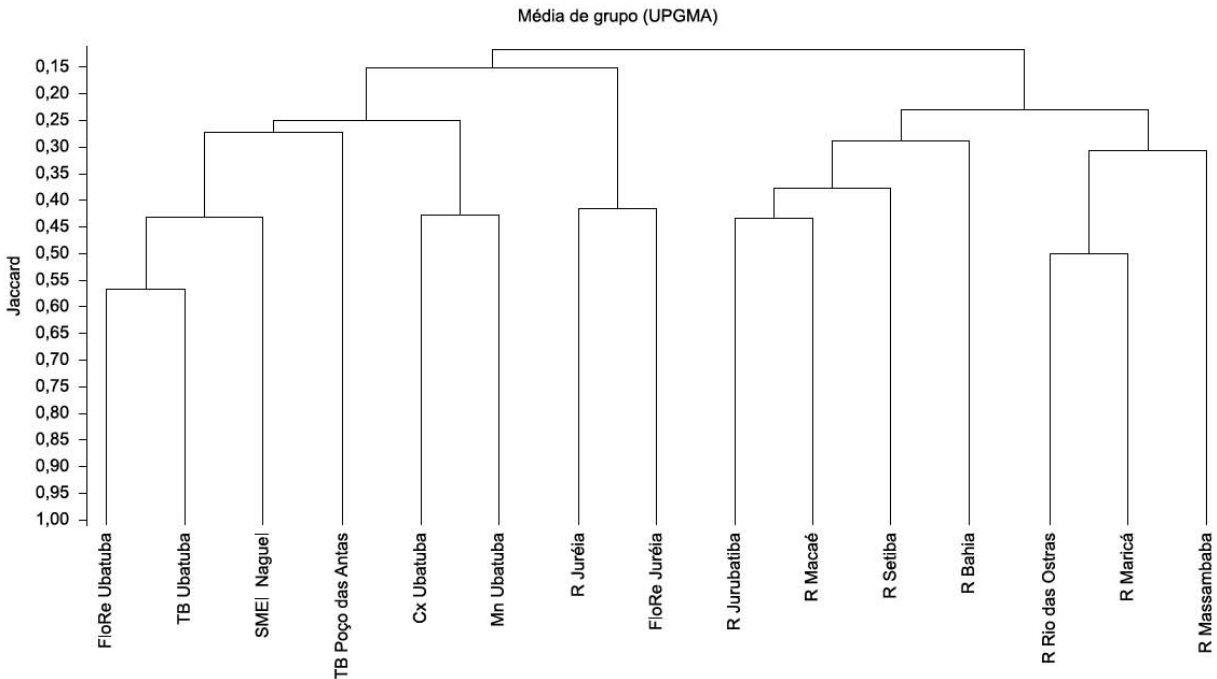


Figura 5. Dendrograma de similaridade (coeficiente de Jaccard) obtido a partir do método de ligação de Média de Grupo (UPGMA) a partir da lista florística sem espécies raras de 15 áreas de Floresta Atlântica costeira. As siglas são apresentadas na Tabela 1.

Figure 5. Similarity tree (Jaccard's coefficient) obtained by cluster analysis (UPGMA) from the floristic list excluding rare species of the 15 areas of coastal Atlantic Forest. For definition of acronym see Table 1.

Monoclea gottschei, *Symphogyna aspera*) e dendróides (e.g. *Hypopterygium tamarisci*, *Thamniobryum fasciculatum*) em TB, estão relacionados a duas características ambientais desta fitofisionomia, a menor abertura do dossel (visto que os táxons que apresentaram esses tipos de formas de vida são típicos de sombra) e a disponibilidade de rochas, substrato preferencialmente ocupado por essas espécies.

Em se tratando da tolerância à luz (dessecação), a riqueza de espécies típicas de sol foi maior na FR e de típicas de sombra em TB. O índice de abertura do dossel explicou 44% da variação da riqueza de espécies típicas de sol nas 20 subparcelas inventariadas. Provavelmente, outras variáveis ambientais, e.g. umidade, também estão atuando na distribuição desses táxons tolerantes à elevada luminosidade. A abertura do dossel faz com que as condições microclimáticas (de luminosidade, temperatura e umidade) existentes na copa das árvores cheguem até o sub-bosque, possibilitando assim a ocorrência de espécies típicas de sol no interior da floresta, ambiente preferencialmente ocupado pelas espécies típicas de sombra (Acebey et al. 2003).

2. Distinção florística entre Floresta de Restinga × FOD de Terras Baixas em termos de paisagem

A baixa similaridade florística existente entre as subparcelas da FR e TB demonstram que a FR de Picinguaba é uma formação ímpar e distinta da floresta ombrófila da encosta da Serra do Mar. A CCA possibilitou a visualização do padrão de variação da composição das comunidades de briófitas ao longo dos gradientes gerados pelas variáveis ambientais analisadas, apesar dos três primeiros eixos compreenderem apenas ca. 25% da variância total dos dados. A variância remanescente não explicada pode estar associada a variáveis ambientais não quantificadas, como umidade, inclinação do terreno, dentre outras. Assim sendo, a maior abertura do dossel, aliada à ausência de córregos e elevada quantidade de troncos em decomposição são variáveis ambientais que explicam parcialmente a distribuição da brioflora nas subparcelas da FR. Por outro lado, a elevada rochosidade pode ser considerada explicativa do grupo formado pelas subparcelas B50, B58 e B74 na análise de agrupamento (Figura 3). Da mesma forma, a baixa similaridade existente entre a subparcela B02 e as outras amostras de TB pode estar relacionada com suas características ambientais intermediárias entre as fitofisionomias FR e TB.

3. Singularidade da Floresta de Restinga em nível regional

Quando avaliadas em termos de paisagem, as subparcelas da FR e TB formam grupos florísticos distintos, com baixo grau de similaridade; contudo, na análise regional, a brioflora dessas duas fitofisionomias apresenta mais afinidades entre si do que com outras formações litorâneas de Floresta Atlântica, como observado na Figura 5. No agrupamento observado, é interessante notar que as duas florestas de terras baixas (TB Poço das Antas e TB Ubatuba) não se agruparam (30% de similaridade florística), isso devido provavelmente à REBIO Poço das Antas ser uma área de Floresta Atlântica de baixada com florestas em diferentes estágios sucessionais, enquanto que a TB Ubatuba representa uma área de Floresta Atlântica de encosta em bom estado de conservação, e que por isso agrupou-se com a FR de Ubatuba (57%) e a RPPN El Nagual (48%), uma área de floresta submontana localizada no sopé da Serra dos Órgãos (200 m). A baixa similaridade existente entre a FR de Ubatuba e a FR da Juréia (10%), ambas localizadas no litoral de São Paulo, indica que provavelmente as formações vegetacionais do litoral sul do Estado de São Paulo são distintas daquelas do litoral norte, que são mais semelhantes aos remanescentes de Floresta Atlântica fluminenses. Contudo, estudos mais detalhados são necessários para

compreender melhor essa dissimilaridade. É importante destacar que a brioflora da FR de Ubatuba apresenta maiores afinidades com aquela de áreas de florestas ombrófilas de encosta do que com a de outras formações vegetacionais mais próximas ao litoral (como caxetal, mangue e restinga), o que reforça a singularidade dessa fitofisionomia.

4. Relações entre os padrões de distribuição globais e regionais das briófitas

Com relação aos padrões fitogeográficos, corroboramos as observações de Santos & Costa (2010b) para a Floresta Atlântica do sudeste do Brasil, de que as espécies de briófitas de áreas de baixada são mais amplamente distribuídas em termos globais do que aquelas das florestas montanas. Como destacado por Schuster (1983) e Gradstein & Pócs (1989), nas regiões tropicais, as razões de endemismo de briófitas são maiores em áreas montanas, sendo os elementos de terras baixas em geral amplamente distribuídos. Regiões montanas são como ilhas bióticas, visto que as espécies que vivem ali ocupam áreas pequenas e com populações restritas, que estão sujeitas ao *stress*, deriva genética e rápida evolução, acentuada pelas flutuações climáticas do Pleistoceno (Schuster 1983). Além disso, as condições microclimáticas existentes em áreas de baixada (menores índices de umidade e maiores temperaturas) podem restringir o estabelecimento dos esporos das espécies de distribuição restrita (e.g. endêmicas). Evidências experimentais demonstraram que os esporos de briófitas endêmicas são menos tolerantes às condições necessárias para dispersão a longa distância (e.g. dessecação e raios UV) do que de espécies com distribuição transoceânica (van Zanten & Pócs 1981).

Os resultados obtidos corroboram a proposição de que a FR de Picinguaba (Ubatuba) é uma formação vegetacional ímpar, já que sua brioflora apresenta elementos de florestas ombrófilas (e.g. forma de vida pendente, espécies epífilas e táxons típicos de sombra) entremeados aos de vegetações secas (e.g. formas de vida tapete e tufo, táxons típicos de sol), resultados confirmados nas análises de afinidades florísticas em nível de paisagem. Demonstram ainda que, em nível regional, a composição florística desta fitofisionomia é mais semelhante àquela das florestas de encosta do que a de outras formações litorâneas brasileiras. Dessa forma, seria mais adequado enquadrá-la como uma subformação da fitofisionomia florestal do que como uma variação da fitofisionomia de restinga. Além disso, foi reforçada a idéia de que as espécies de briófitas que ocorrem em áreas de baixada apresentam padrões fitogeográficos mais amplos do que aquelas de áreas montanas.

Agradecimentos

Os autores agradecem à Thamara J. Reis, pelo auxílio na identificação dos táxons; à Christiane E. Corrêa, Dalila V. Freitas, Rafael C. Costa e Valéria Forni-Martins por terem cedido os dados de abertura do dossel; e à Adaídes S. Maciel da Silva, Ana Gabriela Bieber, Bruno P. Rosado e Leonardo D. Meireles, pelo auxílio nas análises estatísticas. Este trabalho foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Projeto Temático Gradiente Funcional (Processo 03/12595-7), que faz parte do Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade (www.biota.org.br). Autorização COTEC/IF 260108-001.482/0 2008.

Referências bibliográficas

ACEBEY, C., GRADSTEIN, S.R. & KRÖMER, T. 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows in Bolivia. *J. Trop. Ecol.* 18:1-16.

- ALVARENGA, L.D.P., PÔRTO, K.C. & OLIVEIRA, J.R.P.M. 2010. Habitat loss effects on spatial distribution of non-vascular epiphytes in a Brazilian Atlantic Forest. *Biodivers. Conserv.* 19:619-635. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-009-9723-2>
- AYRES, M., AYRES JÚNIOR, M., AYRES, D.L. & SANTOS, A.A. 2007. BIOESTAT - Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Ong Mamiraua, Belém.
- BASTOS, C.J.P. 1999. Briófitas de restinga das regiões metropolitana de Salvador e litoral norte do Estado da Bahia, Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- BASTOS, C.J.P. & YANO, O. 2006. Briófitas de restinga das regiões Metropolitana de Salvador e Litoral Norte do Estado da Bahia, Brasil. *Bolm. Inst. Bot.* 18:197-205.
- BATES, J.W. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos* 82:223-237. <http://dx.doi.org/10.2307/3546962>
- BEHAR, L., YANO, O. & VALLANDRO, C.G. 1992. Briófitas da restinga de Setiba, Guarapari, Espírito Santo. *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão, Nov. Ser.*, 1:25-38.
- BUCK, W.R. 1998. Pleurocarpus mosses of the West Indies. *Mem. New York Bot. Gard.* 82:1-400.
- CABRERA, A.L. & WILLINK, A. 1980. Biogeografia de America Latina. 2nd ed. OEA, Washington.
- CLARKE, K.R. & WARWICK, R.M. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *J. Appl. Ecol.* 35(4):523-531. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.3540523.x>
- COSTA, D.P. 1999. Epiphytic bryophyte diversity in primary and secondary Lowland Rainforests in southeastern Brazil. *Bryologist* 102(2): 320-326.
- COSTA, D.P. 2008. Metzgeriaceae. *Fl. Neotr. Monograph.* 102:1-169.
- COSTA, D.P. 2009. Briófitas. In *Plantas da Floresta Atlântica* (J.R. Stehmann, R.C. Forzza, A. Salino, L.M. Sobral, D.P. Costa & L.H.Y. Kamino, eds.). Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p.13-17.
- COSTA, D.P. 2010. Briófitas: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB000006> (último acesso em 30/nov/2010).
- COSTA, D.P. & LIMA, F.M. 2005. Moss diversity in the tropical rainforest of Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Rev. Bras. Bot.* 28:671-685. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042005000400003>
- COSTA, D.P., IMBASSAHY, C.A.A., ALMEIDA, J.S.S., SANTOS, N.D. & VAZ-IMBASSAHY, T.F. 2006. Diversidade das briófitas nas Restingas do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Bol. Inst. Bot.* 18:131-139.
- CRANDALL-STOTLER, B., STOTLER, R.E. & LONG, D.G. 2009. Morphology and classification of the Marchantiophyta. In *Bryophyte Biology*. 2nd ed. (B. Goffinet & A.J. Shaw, eds.). Cambridge University Press, p.1-54.
- DAUPHIN, G. 2003. *Ceratolejeunea* (Lejeuneaceae: Lejeuneoideae). *Fl. Neotr. Monograph* 90:1-86.
- FOURNIER, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24:422-423.
- FRAHM, J-P. & GRADSTEIN, S.R. 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *J. Biog.* 18:669-678. <http://dx.doi.org/10.2307/2845548>
- FRAZER, G.W., CANHAM, C.D., & LERTZMAN, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- GIMINGHAN, C.H. & BIRSE, E.M. 1957. Ecological studies on growth form in bryophytes I. Correlation between growth form and habitat. *J. Ecol.* 45:533-545. <http://dx.doi.org/10.2307/2256934>
- GOFFINET, B. & SHAW, A.J. 2009. *Bryophyte Biology*. 2nd ed. Cambridge University Press.
- GOFFINET, B., BUCK, W.R. & SHAW, A.J. 2009. Morphology and classification of the Bryophyta. In *Bryophyte Biology*. (B. Goffinet & A.J. Shaw, eds.). 2nd ed. Cambridge University Press, p.55-138.
- GRADSTEIN, S.R. & PÓCS, T. 1989. Bryophytes. In *Tropical rain forest ecosystems* (H. Lieth & M. J. A. Werger, eds.). Elsevier, Amsterdam, p.311-325.
- GRADSTEIN, S.R. & COSTA, D.P. 2003. The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. *Mem. New York Bot. Gard.* 87:1-336.
- GRADSTEIN S.R., CHURCHILL, S.P. & SALAZAR-ALLEN, N. 2001. Guide to the bryophytes of tropical America. *Mem. New York Bot. Gard.* 86:1-577.
- HALLINGBÄCK, T. & HODGETTS, N. 2000. Mosses, liverworts & hornworts: a status survey and conservation action plan for bryophytes. IUCN, Gland.
- HAMMER, O., HARPER, D.A.T. & RYAN, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaentol. Electronica* 4(1):9.
- HEINRICHS, J., GRADSTEIN, S.R. & GROLLE, R. 1988. A revision of the neotropical species of *Plagiochila* (Dumort.) Dumort. (Hepaticae) described by Olof Swartz. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 85:1-32. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00985374>
- HEINRICHS, J., ANTON, H., GRADSTEIN, S.R. & MUES, R. 2000. Systematics of *Plagiochila* sect. *Glaucoscentes* Carl (Hepaticae) from Tropical America: a morphological and chemotaxonomical approach. *Pl. Syst. Evol.* 220:115-138.
- IMBASSAHY, C.A.A.I., COSTA, D.P. & ARAUJO, D.S.D. 2009. Briófitas do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil. *Acta bot. bras.* 23(2): 558-570.
- JOLY, C.A., ASSIS, M.A., BERNACCI, L.C., CAMPOS, M.C.R., GOMES, J.A.M.A., LACERDA, M.S., MARTINS, F.R., PEDRONI, F., PEREIRA, L.S., PADGURSCHI, M.C., PRATA, E.M.B., RAMOS, E., ROCHELE, A., TAMASHIRO, J.Y., TORRES, R.B., ALVES, L.F., VIEIRA, S.A., SIMÕES, E., VILLANI, J.P. & MARTINELLI, L.A. 2011. Florística e fitossociologia da Mata Atlântica do sudeste do Brasil ao longo de um gradiente altitudinal.
- JOLY, C.A. & MARTINELLI, L.A. 2004. Projeto Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa nos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar. *FAPESP* 03/12595-7.
- JOST, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113:363-374. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- MÄGDEFRAU, K. 1982. Life forms of bryophytes. In *Bryophyte Ecology* (A.J.E. Smith ed.). New York, p.45-58.
- MAGURRAN, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Malden.
- MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. 1999. Técnicas usuais de estimativa da biodiversidade. *Rev. Holos* 1 (edição especial):236-267.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M.J. 1999. PC-ORD: multivariate analysis of ecological data, version 4.10. MjM Software Design. Gleneden Beach.
- MELO, A.S. 2008. O que ganhamos 'confundindo' riqueza de espécies e equabilidade em um índice de diversidade? *Biota Neotrop.* 8(3): <http://www.biotaneotropica.org.br/v8n3/pt/abstract?point-of-view=bn00108032008> (último acesso 28/nov/2010).
- PERALTA, F.P. 1995. Musgos (Bryophyta) do Parque Estadual da Ilha Anchieta (PEIA), São Paulo, Brasil. Dissertação de mestrado, Instituto de Botânica, São Paulo.
- PÓCS, T. 1982. Tropical Forest Bryophytes. In *Bryophyte Ecology* (A.J.E. Smith, ed.). Chapman and Hall, London, New York, p.59-103. PÓCS, T. 1996. Epiphyllous liverwort diversity at worldwide level and its threat and conservation. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 67(1):109-127.
- REESE, W.D. 1993. Calymperaceae. *Fl. Neotr. Monograph* 58:1-102.
- REINER-DREHWALD, M.E. 2000. Las Lejeuneaceae (Hepaticae) de Misiones, Argentina. VI *Lejeunea* y *Taxilejeunea*. *Trop. Bryol.* 19:81-131.

Santos, N.D. et al.

- REINER-DREHWALD, M.E. & GODA, A. 2000. Revision of the genus *Crossotolejeunea* (Lejeuneaceae, Hepaticae). Journ. Hattori Bot. Lab. 89:1-54.
- RENZAGLIA, K.S., VILLAREAL, J.C. & DUFF, R.J. 2009. New insights into morphology, anatomy, and systematic of hornworts. In Bryophyte Biology (B. Goffinet & A.J. Shaw, eds.). 2nd ed. Cambridge University Press, p.139-171.
- RICHARDS, P.W. 1984. The Ecology of Tropical Forest Bryophytes. In New Manual of Bryology (R.M. Schuster, ed.). The Hattori Botanical Laboratory, Nichina, Japan, p.1233-1270.
- SANTOS, N.D. & COSTA, D.P. 2008. A importância de Reservas Particulares do Patrimônio Natural para a conservação da brioflora da Mata Atlântica: um estudo em El Nagual, Magé, RJ, Brasil. Acta Bot. Bras. 22(2):359-372. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062008000200007>
- SANTOS, N.D. & COSTA, D.P. 2010a. Altitudinal zonation of liverworts in the Atlantic Forest, Southeastern Brazil. Bryologist 113(3):631-645. <http://dx.doi.org/10.1639/0007-2745-113.3.631>
- SANTOS, N.D. & COSTA, D.P. 2010b. Phytogeography of the liverwort flora of the Atlantic Forest of southeastern Brazil. J. Bryol. 32:9-22. <http://dx.doi.org/10.1179/037366810X12578498135634>
- SCHUSTER, R.M. 1983. Phytogeography of bryophytes. In New Manual of Bryophytes (R.M. Schuster ed.). Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, p.463-626.
- SHEPHERD, G.J. 2009. Fitopac v. 2.0. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- SILVA, M.P.P. & PÓRTO, K.C. 2010. Spatial structure of bryophyte communities along the edge-interior gradient in the Atlantic Forest remnant in Northeast Brazil. J. Bryol. 32:101-112. <http://dx.doi.org/10.1179/037366810X12578498136110>
- TER BRAAK, C.J.F. & PRENTICE, I.C. 1988. A theory of gradient analysis. Adv. Ecol. Res. 18:271-313. [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60183-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60183-X)
- VALENTIN, J.L. 2000. Ecologia Numérica: Uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos. Interciência, Rio de Janeiro, 117p.
- van ZANTEN, B.O. & PÓCS, T. 1981. Distribution and dispersal of Bryophytes. Adv. Bryol. 1:479-562.
- VAZ, T.F. & COSTA, D.P. 2006a. Os gêneros *Brymella*, *Calliscotella*, *Crossomitrium*, *Cyclodictyon*, *Hookeriopsis*, *Hypnella* e *Trachyxiphium* (Pilotrichaceae, Bryophyta) no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. Acta Bot. Bras. 20:955-973. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062006000400019>
- VAZ, T.F. & COSTA, D.P. 2006b. Os gêneros *Lepidopilidium*, *Lepidopilum*, *Pilotrichum* e *Thamniopsis* (Pilotrichaceae, Bryophyta) no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. Acta Bot. Bras. 20:975-993. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062006000400020>
- VAZ-IMBASSAHY, T.F., IMBASSAHY, C.A.A. & COSTA, D.P. 2008. Sinopse de Pilotrichaceae (Bryophyta) no Brasil. Rodriguésia 59:765-797.
- VELOSO, H.P., RANGEL FILHO, A.L.R. & LIMA, J.C.A. 1991. Classificação da Vegetação Brasileira adaptada a um Sistema Universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- VISNADI, S.R. 2005. Brioflora da Mata Atlântica do Estado de São Paulo: região norte. Hoehnea 32(2):215-231.
- VISNADI, S.R. 2008. Marchantiophyta e Bryophyta de manguezais do Estado de São Paulo, Brasil. Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Ser. Cienc. Nat. 3(1):69-80.
- VISNADI, S.R. 2009. Briófitas do caxetal, em Ubatuba, São Paulo, Brasil. Trop. Bryol. 30:8-14.
- VISNADI, S.R. & VITAL, D.M. 1995. Bryophytes from restinga in Setiba State Park, Espírito Santo State, Brazil. Trop. Bryol. 10:69-74.
- VITAL, D.M. & VISNADI, S.R. 1994. Briófitas de um trecho de restinga da Estação Ecológica da Juréia, Peruíbe, Estado de São Paulo, Brasil. Anais do III Simpósio de Ecossistemas da Costa Brasileira. ACIESP, v. 87, n. 3, p.153-157.
- YANO, O. 1984. Briófitas. In Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico (O. Fidalgo & V.L.R. Bononi, coords.). Instituto de Botânica, São Paulo, p.27-30.
- WARWICK, R.M. & CLARKE, K.R. 1995. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. Mar. Ecol. Prog. Ser. 129:301-305. <http://dx.doi.org/10.3354/meps129301>
- ZARTMAN, C.E. 2003. Habitat Fragmentation Impacts on Epiphyllous Bryophyte Communities in Central Amazonia. Ecology 84 (4):949-954. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0948:HFIOEB\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0948:HFIOEB]2.0.CO;2)

Recebido em 09/09/2010

Versão Reformulada recebida em 30/04/2011

Publicado em 06/06/2011

CAPÍTULO III

Como as briófitas respondem a um pequeno gradiente de altitude numa montanha tropical?

Artigo científico redigido conforme as normas do Journal of Biogeography

Como as briófitas respondem a um curto gradiente de altitude numa montanha tropical?

Nivea Dias dos Santos¹, Denise Pinheiro da Costa², Luiza Sumiko Kinoshita³ & George John Shepherd³

¹ Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970, Campinas, SP, Brasil

² Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rua Pacheco Leão 915, 22460-030, Rio de Janeiro, RJ

Objetivo Compreender a influência de um pequeno gradiente de altitude de 1170 m sobre atributos das comunidades e espécies de briófitas numa montanha tropical.

Localização Serra do Mar do litoral norte do estado de São Paulo, Brasil.

Métodos Realizamos coletas em dez parcelas de 10 x 10 m distribuídas aleatoriamente em 1 ha de seis cinturões de altitude (10 m, 50 m, 400 m, 800 m, 950 m e 1170 m) no PE da Serra do Mar. Analisamos as diversidades alfa e beta das áreas e verificamos a influência da altitude sobre a riqueza de espécies, composição florística, razão de endemismo das comunidades de briófitas e sobre os padrões fitogeográficos e sistema sexual das espécies.

Resultados Encontramos um total de 253 espécies de briófitas (150 hepáticas, 102 musgos e um antóceros). A riqueza de briófitas foi uniforme ao longo do gradiente de altitude, decrescendo somente no topo do gradiente. Verificamos uma baixa diversidade beta entre os seis cinturões altitudinais, com exceção do cinturão de Topo de Morro (1170 m), que apresenta baixa similaridade com as outras áreas (< 35%). A análise de agrupamento (UPGMA) demonstrou que as dez subparcelas formam grupos definidos pelos cinturões altitudinais, com exceção das duas áreas de floresta Montana (800 m e 950 m), que se agruparam. A presença de táxons exclusivos (famílias e espécies) e espécies indicadoras das fitofisionomias da Floresta Atlântica corroboram a classificação de vegetação do IBGE. O endemismo apresenta correlação positiva com a altitude; enquanto que a amplitude de distribuição geográfica das espécies diminui com o aumento da altitude. A condição dióica

predominou em todos os cinturões altitudinais e a razão dióico:monóico apresentou um padrão de parábola invertida ao longo do gradiente de altitude.

Principais conclusões A altitude é um fator que altera atributos das comunidades e espécies de briófitas, mesmo se tratando de uma pequena montanha tropical. Características intrínsecas locais da região estudada (topografia acidentada, chuva orográfica, proximidade ao mar e latitude) têm fortes influências sobre as briófitas. Os dados gerados de riqueza e distribuição das espécies de briófitas nas fitofisionomias de Floresta Atlântica poderão ser utilizados em futuros estudos direcionados ao monitoramento e detecção dos efeitos das mudanças climáticas nas florestas tropicais.

Palavras-chave altitude, diversidade, endemismo, espécies indicadoras, Floresta Atlântica, padrão fitogeográfico, sistema sexual

INTRODUÇÃO

Uma das características mais marcantes das florestas tropicais é sua elevada diversidade de espécies (Gentry & Dodson, 1987; Whitmore, 1990). Essa diversidade exhibe notáveis padrões de variação ao longo de gradientes de fatores ecológicos e ambientais (Webster, 1995; Givnish, 1999). Dentro dessa perspectiva, a variação de comunidades vegetais ao longo de montanhas tropicais tem sido uma temática frequentemente abordada (*e.g.* Wolf, 1993; Webster, 1995; Vázquez & Givnish, 1998; Kessler, 2000a,b; Hemp, 2006; Ah-Peng *et al.*, 2007). Ao longo de uma montanha, diversos gradientes podem ser encontrados, como o de umidade, temperatura e radiação solar, fatores que variam significativamente com a altitude (Körner 2007). Cabe ressaltar que a altitude em si não é uma variável, mas um substitutivo (*surrogate*) que usamos para representar as variações ambientais decorrentes dela.

Os gradientes ambientais decorrentes da altitude (daqui em diante denominados “gradiente altitudinal”) podem atuar sobre atributos da comunidade, *e.g.* riqueza de espécies (Kessler, 2000a; Kluge *et al.*, 2006), composição florística (Frahm & Gradstein, 1991; Vázquez & Givnish, 1998; Santos & Costa, 2010a), biomassa (Wolf, 1993; Alves, *et al.*, 2010) e proporção de espécies endêmicas (Kessler, 2002a,b; Kluge & Kessler, 2006); assim como sobre atributos das espécies, *e.g.* padrão fitogeográfico (Gradstein *et al.*, 1989; Costa & Limas, 2005; Santos & Costa, 2010b) e sistema sexual (Jacquemyn *et al.*, 2005; Vamosi & Queenborough, 2010).

A complexidade estrutural e variedade de microhabitats das florestas tropicais úmidas possibilitam a existência de uma brioflora altamente rica, sendo estimada a ocorrência de 3.000 a 4.000 espécies (Pócs, 1982; Gradstein, 1995; Frahm, 2001). Nesse ecossistema, as briófitas desenvolvem-se em diferentes microambientes, como troncos de árvore e arbustos, troncos em decomposição, rochas, solo e folhas (Gradstein & Pócs, 1989), desempenhando um importante papel ecológico na dinâmica das florestas tropicais. Elas auxiliam no balanço hídrico, captando e mantendo a umidade atmosférica; atuam na ciclagem de nutrientes, principalmente nitrogênio; e em interações ecológicas, fornecendo habitat para outros organismos (Richards, 1984; Hallingbäck & Hodgetts, 2000; Turetsky, 2003).

Briófitas têm geralmente estreita amplitude ecológica, ocorrendo em microambientes muito específicos (Gradstein *et al.*, 1996). Por sua natureza poiquilohídrica, elas reagem de forma sensível às variações ambientais, podendo ser utilizadas como bioindicadoras de

condições ambientais e microclimáticas (Vanderpooten & Goffinet, 2009). Trabalhos que abordam gradientes altitudinais têm contribuído para o conhecimento da distribuição das briófitas nas florestas tropicais, demonstrando que elas respondem à altitude em termos de riqueza de espécies, composição florística, cobertura, biomassa e tipos de padrões fitogeográficos (e.g. Frahm & Gradstein, 1991; Wolf, 1993; Churchill *et al.*, 1995; Santos & Costa, 2010a,b).

Neste trabalho, partindo da premissa de que a altitude – e suas variáveis associadas – atuam como filtros para as comunidades de briófitas, realizamos uma análise das diversidades alfa e beta de diferentes cinturões altitudinais numa pequena montanha tropical de 1170 m de altitude. Enfocamos questões relacionadas ao entendimento de como o fator altitude age sobre os atributos das comunidades (riqueza de espécies, composição florística, espécies indicadoras e espécies endêmicas) e das espécies (padrão fitogeográfico e sistema sexual). Apresentamos as seguintes expectativas: 1) existência de uma curva unimodal de riqueza, com pico na metade do gradiente de altitude, como geralmente encontrado para criptógamas em florestas tropicais (Kessler *et al.*, 2011); 2) existência de elevada diversidade beta, com espécies exclusivas dos cinturões altitudinais (Frahm & Gradstein, 1991; Gradstein *et al.*, 2001; Costa & Lima, 2005; Santos & Costa, 2010a; 3) pico de endemismo acima do pico de riqueza de espécies em relação ao gradiente altitudinal (Kessler, 2010); 4) padrões fitogeográficos mais amplos em locais de menores altitudes (Santos & Costa, 2010b; Santos *et al.*, 2011); 5) aumento da proporção de espécies dióicas com a altitude, visto que florestas montanas apresentam em geral maiores índices de umidade do que florestas de terras baixas, o que facilitaria a ocorrência de reprodução sexuada (Glime, 2007).

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

A região estudada compreende os Núcleos Picinguaba (23° 31' a 23° 34' S e 45° 02' a 45° 05' W) e Santa Virgínia (23°17' - 23°24', 45°03' - 45°11') do Parque Estadual da Serra do Mar, litoral norte do estado de São Paulo (Fig. 1). Nós avaliamos as diversidades alfa e beta das comunidades de briófitas de parcelas de 1 ha, localizadas em seis cinturões altitudinais entre o nível do mar e 1200 m. Para tanto, selecionamos cinco parcelas permanentes do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional (Joly *et al.* 2008): parcela A (10 m), parcela B

(50 m), parcela J (350 m), parcela P (800 m) parcela N (950 m); bem como implantamos uma parcela na cota de 1170m, no Pico do Corcovado, município de Ubatuba (Tab. 1). A numeração das parcelas e subparcelas está de acordo com aquela estabelecida pelo Projeto Gradiente Funcional (Joly et al. 2008). Para uma descrição detalhada das áreas de estudo veja Alves *et al.* (2011), Assis *et al.* (2011), Rochelle *et al.* (2011) e Padgurshi *et al.* (2011).

Utilizamos a classificação de vegetação de Veloso *et al.*, (1991) como referencial para definição das fitofisionomias de Floresta Atlântica, onde Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas (TB) = 5-50 m, Floresta Ombrófila Densa Submontana (SM) = 50-500 m, Floresta Ombrófila Densa Montana (MT) = 500-1500 m. Incluímos duas fitofisionomias adicionais neste estudo: Floresta de Restinga (FR) – uma formação florestal que ocorre sobre os cordões arenosos do litoral, em altitudes entre 0-50 m e cuja gênese, composição florística e estrutura são distintas da Floresta Ombrófila Densa (César & Monteiro, 1995; Assis *et al.* 2011) e Topo de Morro (TM) – um tipo de Floresta Nebular que ocorre sobre o topo das escarpas íngremes da Serra do Mar, onde os solos são rasos e de rápida drenagem (Mantovani *et al.* 1990; Neto, 2007; Bertonecello, 2009).

Amostragem e estudo do material

Em cada parcela de 1 ha, as amostras de briófitas foram coletadas em 10 subparcelas (10 x 10 m) aleatoriamente distribuídas, durante o período compreendido entre janeiro de 2009 e março de 2011. As coletas foram realizadas em todos os substratos colonizados por briófitas. No caso dos forófitos arbóreos, coletamos da base até 2 m de altura. A metodologia de coleta, herborização e preservação do material segue Yano (1984). A identificação foi realizada principalmente com base na seguinte literatura: Bastos & Yano (2006), Buck (1998), Costa (2008), Dauphin (2003), Gradstein & Costa (2003), Gradstein *et al.* (2001), Heinrichs *et al.* (1988; 2000), Peralta (2005), Reese (1993), Reiner-Drehwald (2000), Reiner-Drehwald & Goda (2000), Vaz & Costa (2006a; b) e Vaz-Imbassahy *et al.* (2008).

A classificação adotada é a proposta por Crandall-Stotler *et al.* (2009) para a Divisão Marchantiophyta, por Goffinet *et al.* (2009) para a Divisão Bryophyta e por Renzaglia *et al.* (2009) para a Divisão Anthocerotophyta. Todos os exemplares coletados estão depositados no herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC).

Análises

Riqueza de espécies

Ajustamos dois tipos de curva para os dados de riqueza de espécies (curvas spline e quadrática) no programa Curve Expert 1.3 (Hyams, 2005) e realizamos uma Regressão Linear no programa BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007). Para estimar o número real de táxons por cinturão altitudinal, a partir do número de táxons observados, utilizamos o índice não paramétrico Chao1 (Chao, 1984) no programa Estimates 8.2 (Cowell, 2006). Ao extrapolar a riqueza de espécies, o índice Chao1 leva em consideração o número de espécies raras que ocorrem em determinada área (aquelas que ocorrem em uma – *singletons* – ou duas – *doubletons* – amostras). Realizamos uma Regressão Logarítmica para ajustar uma curva aos dados estimados de riqueza no programa BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007).

Composição florística

Avaliamos a distribuição altitudinal das famílias, ordenando a riqueza de espécies de cada família por cinturão altitudinal no programa Comunidata 1.5 (Dias, 2006). Para conhecermos a diversidade beta de briófitas ao longo do gradiente de altitude, confeccionamos uma matriz florística com dados de incidência (presença/ausência) das espécies nas 60 subparcelas. Para aumentar a eficiência das análises de agrupamento e ordenação, as espécies raras (que ocorriam em apenas uma amostra) foram eliminadas (42 espécies). Dessa forma, a matriz final consistiu de dados para 60 subparcelas (amostras) e 211 espécies de briófitas (descritores). Para o cálculo da similaridade florística, utilizamos o índice de Sørensen. Posteriormente, realizamos o agrupamento pelo método de Média de Grupo (UPGMA) no programa Fitopac 2.1 (Shepherd, 2010).

Submetemos a matriz florística à análise de *outliers*, com nível de corte 1.0 no programa PCOrd 4.1 (McCane & Mefford, 1999) e, posteriormente, realizamos a ordenação por Análise de Correspondência Distendida (Detrended Correspondence Analysis, DCA – Hill & Gauch, 1980). Testamos a significância dos grupos formados pela UPGMA e DCA através do “Multi-Response Permutation Procedures” (MRPP – Mielke & Berry, 2007) no programa PCOrd 4.1 (McCane & Mefford, 1999). O MRPP é um método robusto, não-paramétrico, que utiliza o índice de similaridade de Sørensen para testar a hipótese nula de que dois ou mais grupos pré-

definidos são iguais em composição. O índice A do MRPP descreve a homogeneidade dentro dos grupos e varia entre zero e um, onde $A = 0$ significa que as heterogeneidades dentro e entre os grupos são iguais e $A = 1$ significa que todos os membros de cada grupo são idênticos entre si e diferentes dos membros dos outros grupos (McCune & Grace, 2002).

Para definição das espécies indicadoras, realizamos uma *Indicator Species Analysis* (ISA – Dufrêne & Legendre, 1997), para determinar o valor indicador (IndVal) das espécies de cada uma das fitofisionomias de Floresta Atlântica. Este método calcula um valor indicador para as espécies de acordo com uma combinação de frequência e abundância relativa delas nos grupos analisados. A significância do valor indicador das espécies foi avaliada através de um teste de Monte Carlo com 1000 permutações, testando a hipótese nula de que as espécies não têm valor indicador. Consideramos indicadoras aquelas espécies que obtiveram $p \leq 0.05$ e valor indicador (IndVal) ≥ 50 .

Razão de endemismo

A caracterização das espécies endêmicas foi realizada com base em dados de literatura (Gradstein & Costa, 2003; Costa *et al.*, 2009a,b; Costa, 2010; Costa *et al.*, 2010). Consideramos endêmicas aquelas espécies que ocorrem exclusivamente na Floresta Atlântica. Calculamos a razão de endemismo, dividindo o número de espécies endêmicas pela riqueza de espécies do cinturão altitudinal. Utilizamos o coeficiente de Spearman para avaliar a correlação entre a razão de endemismo e a altitude no programa BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007). Nessa análise, retiramos as parcelas de Topo de Morro, que foram caracterizadas como *outliers*.

Padrões fitogeográficos

Os padrões fitogeográficos foram caracterizados a partir da sobreposição das extensões de ocorrência dos táxons, tendo sido adaptados a partir daqueles já descritos na literatura (Cabrera & Willink, 1980; Gradstein & Costa, 2003). Neste estudo, o padrão fitogeográfico Amplo refere-se ao táxon que ocorre em mais de três continentes, incluindo áreas extratropicais.

Sistema sexual

Para a definição do sistema sexual (monóico/dióico) das espécies, nós utilizamos dados de literatura (e.g. revisões taxonômicas, floras, etc.). Calculamos a razão dióico:monóico por cinturão de altitude e realizamos Regressões Lineares para correlacionar os tipos de sistema sexual com a altitude. As regressões foram realizadas com e sem as amostras de Topo de Morro (*outliers*) no programa BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007).

RESULTADOS

Riqueza de espécies

No total, encontramos 253 espécies de briófitas (150 hepáticas, 102 musgos e um antócer), pertencentes a 138 gêneros e 50 famílias nas áreas estudadas no PE da Serra do Mar (Tab. 2). A riqueza de espécies foi elevada em todos os cinturões altitudinais, variando entre 124 espécies na floresta Montana da cota de 950 m de altitude e 77 espécies, na floresta de Topo de Morro (Fig. 2, Tab. 1). A riqueza de espécies de hepáticas foi maior do que a de musgos em todos os cinturões, sendo mais elevada nas altitudes de 50 m, 400 m e 950 m (66 táxons). Já a riqueza de musgos foi maior nas florestas montanas das cotas de 950 m (58 espécies) e 800 m (52), (Tab. 1).

Diferentemente do esperado, não encontramos uma curva unimodal de riqueza de espécies de briófitas, visto que esta foi uniforme ao longo do gradiente de altitude, decrescendo somente no topo do gradiente (Fig. 2A). Esse padrão foi confirmado, visto que a curva quadrática ($r = 0.56$) não se ajustou corretamente aos dados (Fig. 2B). A tendência de decréscimo da riqueza com a altitude não foi corroborada pela Regressão Linear Simples ($R^2 = -0.06$; $p = 0.55$), (Fig. 2C).

Ao estimarmos a riqueza de espécies dos cinturões altitudinais por extrapolação, verificamos uma tendência de aumento da riqueza nas altitudes iniciais, com estabilização da reta próximo aos 800 m (Tab. 1, Fig. 3A,B), tendência confirmada pela Regressão Logarítmica ($R^2 = 97.5\%$; $p = 0.0002$).

Composição florística

Em termos de número de espécies, as famílias mais representativas da Floresta Atlântica das áreas estudadas no PE da Serra do Mar, foram Lejeuneaceae (83 espécies),

Plagiochilaceae (11), Lepidoziaceae (nove), Metzgeriaceae (oito) para as hepáticas e Pilotrichaceae (13 espécies), Leucobryaceae e Calymperaceae (10 espécies cada), Neckeraceae (nove) e Brachytheciaceae (oito) para os musgos. Juntas, essas famílias totalizam 64% da brioflora. Os gêneros de hepáticas que se destacaram em relação ao número de espécies foram *Lejeunea* (12 espécies), *Plagiochila* (11), *Metzgeria* (oito) e *Radula* (sete) e de musgos foram *Campylopus*, *Lepidopilum* e *Syrrhopodon* (cinco espécies cada), e *Squamidium* (quatro).

Analisando a ocorrência das famílias de briófitas nos diferentes cinturões altitudinais da Floresta Atlântica verificamos que a maioria delas apresenta uma distribuição ampla, ocorrendo em pelo menos três cinturões (Fig. 4). Por outro lado, algumas famílias se mostraram exclusivas de determinados cinturões, como por exemplo, Herbertaceae, Polytrichaceae, Scapaniaceae e Sphagnaceae, restritas à floresta de Topo de Morro; enquanto Bartramiaceae, Jamesoniellaceae e Trichocoleaceae ocorrem apenas nos cinturões de florestas Montana e de Topo de Morro.

Diversidade beta

Verificamos uma baixa diversidade beta entre os seis cinturões altitudinais amostrados, visto que essas áreas compartilham muitas espécies, apresentando uma similaridade florística geralmente maior do que 50% (Tab. 3). Apenas o cinturão de Topo de Morro apresenta baixa similaridade (< 35%) com as outras áreas.

A análise de agrupamento por UPGMA (correlação cofenética 0.91) demonstrou que as dez subparcelas formam grupos definidos pelos cinturões altitudinais, com exceção das duas áreas de floresta Montana (800 m e 950 m), que se agruparam (Fig. 5). Esses grupos são consistentes e diferentes daqueles esperados ao acaso, visto que a MRPP mostrou que a heterogeneidade é maior entre os grupos do que dentro destes ($A = 0.7$; $p = 0$).

Conforme verificado na análise de similaridade, as amostras da floresta de Topo de Morro se comportam como *outliers* dentro do conjunto amostral, apresentando desvio padrão entre 1.3 e 2.7. Dessa forma, essas amostras foram retiradas da análise de ordenação. O primeiro eixo do DCA (autovalor AV 0.29) demonstrou um gradiente florístico desde as áreas da Floresta de Restinga até aquelas da Floresta Montana (Fig. 6), estando significativamente associado à altitude ($R^2 = 0.93$; $p < 0.0001$ – Fig. 7).

Encontramos 31 espécies indicadoras ($\text{IndVal} \geq 50\%$; $p \leq 0.05$) para os agrupamentos identificados, ou seja, fitofisionomias de Floresta Atlântica (Tab. 4); destacando-se o Topo de Morro com elevado número de indicadoras (14 táxons).

Endemismo

Encontramos 14 espécies endêmicas da Floresta Atlântica (Tabs. 1 e 2). A razão de endemismo apresenta correlação positiva com a altitude (coeficiente de Spearman = 0.97; $p < 0.005$), com o pico de endemismo ocorrendo juntamente com o de riqueza (Fig. 8).

Padrões fitogeográficos

Constatamos que, paralelamente à mudança da composição florística ao longo do gradiente altitudinal, ocorre uma variação nos padrões fitogeográficos da brioflora estudada. O padrão Neotropical predomina em todos os cinturões de altitude (Tab. 5). Nas florestas de Restinga e Terras Baixas destacam-se ainda os padrões Amplo e Pantropical, enquanto que nas florestas Montanas e de Topo de Morro, destacam-se as endêmicas da Floresta Atlântica e Disjuntas (Fig. 9).

Táxons neotropicais somados àqueles com padrões de distribuição mais amplos (América tropical e subtropical, Afroamericano, Pantropical e Amplo), daqui em diante denominados amplamente distribuídos, totalizam 94% das espécies da Floresta de Restinga (103 spp.), 92% na de Terras Baixas (103), 87% na Submontana (99), 86% na Montana de 800 m (96), 81% na Montana de 950 m (101) e 82% no Topo de Morro (63). Dessa forma, existe uma correlação negativa entre altitude e amplitude da distribuição geográfica (coeficiente de Spearman = -0.94; $p < 0.005$), onde é maior a porcentagem de espécies amplamente distribuídas em localidades de altitudes mais baixas.

Sistema sexual

Caracterizamos quatro tipos de sistema sexual: monóico, dióico, monóico/dióico e pseudo-autóico. A condição dióica predominou em todos os cinturões altitudinais (Fig. 10). Observou-se uma tendência de diminuição do dioicismo com o aumento da altitude, confirmada pela análise de Regressão Linear ($R^2 = 0.59$; $p = 0.04$ - Fig. 11A). Diferentemente, o número de táxons monóicos aumentou com a altitude, com exceção da floresta de Topo de

Morro (Fig. 10). Quando retiramos essa fitofisionomia do conjunto amostral (*outlier*), constatamos uma correlação positiva entre monoicismo e altitude ($R^2 = 0.78$; $p = 0.03$ - Fig. 11B). Os dados das espécies foram tratados em conjunto (hepáticas + musgos + antóceros), porque separadamente apresentaram o mesmo padrão.

A razão dióico:monóico apresentou um padrão de parábola invertida, apresentando valores mais elevados nos extremos do gradiente. Esses resultados foram encontrados tanto para hepáticas e musgos separadamente, quanto para briófitas total, sendo maior nas hepáticas (Fig. 12). Antóceros não foram aqui considerados por apresentar apenas uma espécie nas áreas amostradas.

DISCUSSÃO

Efeito da altitude sobre atributos das comunidades de briófitas

O padrão encontrado para riqueza de espécies de briófitas na Serra do Mar do litoral norte do estado de São Paulo apresentou-se diferente da expectativa inicial de uma curva unimodal, com pico de riqueza na metade do gradiente de altitude. A riqueza observada foi uniforme ao longo do gradiente altitudinal, decrescendo apenas no final deste; enquanto que a riqueza extrapolada demonstrou uma correlação positiva com a altitude. Nossos resultados não corroboram os dados da literatura para criptógamas em florestas tropicais (Grau *et al.*, 2007; Kessler *et al.*, 2011). Isso pode ser explicado pelas características intrínsecas da Serra do Mar na região estudada, como a pequena variação altitudinal; topografia acidentada; proximidade do mar; chuvas orográficas; latitude; forte incidência dos ventos, devido ao posicionamento da serra de frente para o mar (Gradstein *et al.*, 2001). Possivelmente isso é um reflexo de dois efeitos: o *Massenerhebung effect*, que prediz que em montanhas de pequena elevação os cinturões altitudinais são comprimidos (Grubb & Whitmore, 1966; Grubb 1971); e o efeito da latitude, onde a biota tende a se deslocar para baixas elevações com o aumento da latitude (Frahm & Gradstein, 1991; Gradstein & Costa, 2003). Essas características intrínsecas locais ficaram evidentes nas análises das afinidades florísticas realizadas no Capítulo I, onde as parcelas do PE da Serra do Mar não se agruparam com outras áreas da Floresta Atlântica do sudeste do Brasil.

Ao longo do gradiente de altitude, a riqueza de espécies de hepáticas não apresentou um pico, visto que 50 m, 400 m e 950 m obtiveram resultados idênticos (66 espécies), diferindo

dos resultados encontrados para outras florestas tropicais (Grau *et al.*, 2007), inclusive a Floresta Atlântica do sudeste do Brasil (Santos & Costa, 2010a). Uma vez que a estrutura da floresta ao longo do gradiente altitudinal não é homogênea (Alves *et al.*, 2010), a diversidade alfa de espécies de hepáticas deveria ser distinta entre os cinturões.

Nossos resultados podem expressar o tipo de amostragem, em que todas as coletas foram realizadas em parcelas situadas no interior da floresta, excluindo diversos microhabitats encontrados em ambientes de borda e trilhas, como barrancos e afloramentos rochosos. Uma vez que número de microhabitats disponíveis e variação de relevo influenciam diretamente na diversidade de briófitas (Gradstein & Pócs, 1989; Gradstein *et al.*, 2001), esse tipo de amostragem pode não representar a riqueza real dos cinturões. Fato corroborado pela riqueza extrapolada, onde todos os cinturões foram considerados subamostrados. Além disso, espécies típicas de barrancos e afloramentos rochosos da floresta Montana do sudeste do Brasil, como *Fossombronia porphyrorhiza* (Nees) Prosk., *Isotachis multiceps* (Lindenb. & Gottsche) Gottsche, *Jungermannia* spp., *Noteroclada confluens* Tayl. ex Hook & Wilson e *Riccardia cataractarum* (Spruce) Schiffn., não foram encontradas em nosso levantamento.

O elevado número de espécies compartilhadas entre os diferentes cinturões altitudinais refutou a nossa expectativa inicial de alta diversidade beta. Entretanto, as análises de agrupamento e ordenação, os táxons exclusivos (famílias e espécies) e as espécies indicadoras das fitofisionomias da Floresta Atlântica, corroboram a classificação de vegetação de Veloso *et al.* (1991), visto que as duas áreas de floresta montana se agruparam. A Floresta Ombrófila Densa das áreas estudadas apresenta um gradiente florístico, com muitas espécies compartilhadas e algumas exclusivas dos diferentes cinturões. A principal zona de transição florística encontrada no nosso estudo (similaridade < 35%) está localizada a ca. 1150 m, na base do Pico do Corcovado, que apresenta uma fitofisionomia de floresta de Topo de Morro, com forte afinidade florística com as florestas Alto-montanas do sudeste brasileiro (Capítulo I). De forma semelhante, Bertonecello *et al.* (2011), estudando a flora arbórea ao longo do gradiente altitudinal (820-1277 m) no Pico do Cuscuzeiro, PE da Serra do Mar (SP), detectaram uma mudança abrupta na composição florística a 1120 m, acima da qual identificaram uma fitofisionomia de Floresta Nebular, mais semelhante às florestas alto-montanas do que às de encosta do sudeste e sul do Brasil.

Para as áreas estudadas, o pico de endemismo de briófitas encontra-se na Floresta Montana (950 m), juntamente com o pico de riqueza de espécies, não confirmando a expectativa inicial de um pico de endemismo acima do de riqueza em relação ao gradiente altitudinal, resultados encontrados por Kluge & Kessler (2006) e Kessler (2002a) para pteridófitas em montanhas neotropicais e Santos & Costa (2010b) para hepáticas na Floresta Atlântica do Rio de Janeiro. Condições climáticas favoráveis (umidade alta e constante e temperaturas moderadas) estão estritamente relacionadas ao elevado endemismo em regiões montanas, como destacado para angiospermas por Kruckeberg & Rabinovitz (1985). Para pteridófitas, mudanças climáticas e aspectos biogeográficos também têm importante papel na elevada razão de endemismo do topo das montanhas (Kluge & Kessler, 2006). Da mesma forma para briófitas, Schuster (1983) destaca que regiões montanas são como ilhas bióticas, visto que as espécies que vivem ali ocupam áreas pequenas e com populações restritas, que estão sujeitas ao stress, deriva genética e rápida evolução, acentuada pelas flutuações climáticas do Pleistoceno.

Assim, a distribuição atual das espécies de briófitas endêmicas resulta de processos históricos do passado (*e.g.* mudanças climáticas, teoria dos refúgios), sendo moldada atualmente principalmente por fatores climáticos, que são mais estáveis em regiões montanas. Como destacado no Capítulo II (Santos *et al.*, 2011), as condições climáticas das áreas de baixada (menores índices de umidade e maiores temperaturas) podem restringir o estabelecimento dos esporos das espécies endêmicas. Esporos de espécies de distribuição restrita (como é o caso das endêmicas) são geralmente menos tolerantes às condições necessárias para dispersão a longa distância (*e.g.* dessecação e raios UV) do que aquele de espécies com distribuição transoceânica (van Zanten & Pócs, 1981).

Efeito da altitude sobre atributos das espécies de briófitas

Conforme esperávamos, a amplitude de distribuição geográfica das espécies diminuiu com o aumento da altitude, ou seja, espécies de regiões de altitudes menores apresentaram padrões fitogeográficos mais amplos, o que corrobora os dados de outros trabalhos para a Floresta Atlântica do sudeste do Brasil (Santos & Costa, 2010b; Santos *et al.*, 2011). É importante ressaltar que, para briófitas e pteridófitas, diferentemente do observado para as angiospermas, táxons endêmicos são raros e táxons com distribuição transoceânica (*e.g.*

Afroamericanos, Pantropicais e Cosmopolistas) são comuns (Schofield, 1992; Kessler, 2010). No caso das briófitas, isso é resultado de eventos vicariantes e/ou dispersalistas, ocasionados por dois fatores principais: as plantas são antigas, o que permitiu uma distribuição mais ampla muitas vezes anterior à separação dos continentes; e os esporos são produzidos em grande quantidade, são pequenos e resistentes à dessecação, o que permite dispersão a longa distância pelo vento (van Zanten & Pócs, 1981; Schofield, 2001; Heinrichs *et al.*, 2009).

A existência de mais espécies dióicas do que monóicas na vegetação era um padrão esperado, visto que o dioicismo é uma condição ancestral dentre as briófitas (Longton & Schuster, 1983; Glime, 2007). Com respeito à relação entre sistema sexual e altitude, encontramos um padrão oposto ao previsto. A premissa de que ambientes mais úmidos favoreceriam a ocorrência de reprodução sexuada e, por isso, apresentariam mais espécies dióicas não foi suportada. A proporção de espécies dióicas diminuiu com a altitude; já as espécies monóicas apresentaram um padrão inverso (Fig. 11A,B). A razão dióico:monóico apresentou maiores valores nos extremos do gradiente, onde os ambientes são mais estressantes para as briófitas, seja pelas condições de elevadas temperaturas e alagamento anual na Floresta de Restinga ou pela elevada luminosidade e temperatura (que aumenta a possibilidade de dessecação) na floresta de Topo de Morro.

O ambiente afeta diretamente a expressão sexual das briófitas. Variáveis geográficas, como altitude e posição em relação ao mar, criam uma ampla variedade de condições climáticas que impõem forte pressão de seleção sobre os genes que controlam a fenologia (Glime, 2007). Ao longo de uma montanha tropical, além do gradiente de umidade, outras variáveis, como temperatura, duração da estação seca e fotoperíodo têm efeitos sobre a fenologia das briófitas (Stark, 2002; Glime, 2007). Sendo assim, mesmo uma espécie dióica pode manter populações viáveis em um ambiente estressante expressando apenas um dos sexos e se reproduzindo exclusivamente de forma assexuada (*e.g.* via propágulos).

A produção de propágulos assexuados em musgos dióicos é comum, permitindo a manutenção e crescimento da população quando a reprodução sexuada não é possível (Longton, 1992), contudo esse padrão não foi confirmado para hepáticas (Laaka-Lindberg, 2000). A ocorrência de reprodução assexuada é uma estratégia que permite às plantas dióicas sobreviverem em condições desfavoráveis à fertilização, como a seca e congelamento (Longton, 1990). Assim, ambientes estressantes geralmente selecionam espécies dióicas, como

é o caso de musgos no deserto (Stark, 1983). Outro fato importante de se destacar no caso de espécies dióicas, é que mesmo que representadas na população pelos dois sexos, os gametófitos femininos e masculinos podem ser espacialmente segregados, o que dificultaria a reprodução sexuada mesmo que a água fosse um recurso abundante no ambiente. Sendo assim, nossa premissa de correlação entre reprodução sexuada e umidade apresenta muitos vieses.

Estudos que abordam o tipo de sistema sexual de angiospermas ao longo de gradientes altitudinais têm encontrado diferentes padrões, como um aumento da proporção de espécies dióicas com a altitude (Baker & Cox, 1984; Arroyo & Squeo, 1990); existência de uma curva unimodal para espécies dióicas (com pico em elevações médias) e uma associação negativa entre altitude e proporção de espécies monóicas (Vamosi & Queenboroug, 2010) e maiores índices de autopolinização em altitudes elevadas (Jacquemyn *et al.*, 2005). Compreender os padrões e mecanismos associados à distribuição das espécies monóicas e dióicas ao longo de montanhas tropicais pode ajudar no entendimento das interações entre as espécies e funcionamento desse ecossistema. Ressaltamos que a biologia reprodutiva das briófitas é bastante distinta daquela das angiospermas, visto que briófitas não dependem de polinizadores ou dispersores animais, assim os mecanismos que interferem na distribuição das espécies ao longo de gradientes altitudinais são influenciados principalmente por variáveis abióticas.

Neste trabalho, verificamos que a altitude é um fator que altera atributos das comunidades e espécies de briófitas, apesar da maioria das nossas expectativas não terem sido sustentadas. Nossos resultados mostraram que, mesmo se tratando de uma pequena serra de 1170 m, a altitude foi capaz de produzir uma distribuição determinística sobre a brioflora. No caso do trecho estudado na Serra do Mar (litoral norte do estado do São Paulo), características intrínsecas locais, como topografia acidentada, chuva orográfica, proximidade ao mar e latitude, têm fortes influências sobre as briófitas, que apresentam uma distribuição altitudinal que corrobora as fitofisionomias propostas por Veloso *et al.*, (1991) para a Floresta Ombrófila Densa.

Este estudo representou a primeira coleta sistemática de briófitas ao longo do gradiente de altitude da Floresta Atlântica, produzindo dados sobre a distribuição das espécies nesse ameaçado ecossistema. Visto que briófitas respondem rápida e diretamente a mudanças no seu ambiente externo, elas representam uma valiosa ferramenta para monitorar e indicar os efeitos das mudanças climáticas (Tuba *et al.*, 2010). Estudos sobre a influência do aquecimento global

sobre a brioflora mostram que com o aumento da temperatura, há uma diminuição da riqueza de espécies e uma alteração na distribuição das espécies indicadoras de locais mais frios (*cryophilous*), que tendem a expandir sua distribuição para locais de maiores altitudes (Ginac, 2001; Bergamini *et al.*, 2009). Dessa forma, os dados gerados de riqueza e distribuição das espécies de briófitas nas diferentes fitofisionomias de Floresta Atlântica poderão ser utilizados em futuros monitoramentos.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Projeto Temático Gradiente Funcional (Processo 03/12595-7), que faz parte do Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade (www.biota.org.br). Autorização COTEC/IF 260108- 001.482/0 2008. Nós agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado concedida a primeira autora e à organização não governamental Idea Wild (USA) pela aquisição do equipamento de campo.

BIBLIOGRAFIA

- Ah-Peng, C. Chualh-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 reunion. *Diversity and Distributions*, **13**, 654-662.
- Alves, L.F., Vieira, S.A., Scaranello, M.A., Camargo, P.B., Santos, F.A.M., Joly, C.A. & Martinelli, L.A. (2010). Forest Structure and Live Aboveground Biomass Variation along na Elevational Gradient of Tropical Atlantic Moist Forest (Brazil). *Forest Ecology and Management*, **260**, 679–91.
- Arroyo, M.T.K. & Squeo, F.A. (1990) Relationship between plant breeding systems and pollination. Biological approaches and evolutionary trends in plants (ed. by S. Kawano), pp. 205–227. Academic Press, London.
- Assis, M.A., Prata, E.M.B., Pedroni, F., Sanchez, M., Eisenlohr, P.V., Martins, F.R., Santos, F.A.M., Tamashiro, J.Y., Alves, L.F., Vieira, S.A., Piccolo, M.C., Martins, S.C., Camargo, P.B., Carmo, J.B., Simões, E., Martinelli, L.A. & Joly, C.A. (2011) Restinga and Lowland forests in coastal plain of southeastern Brazil: vegetation and environmental heterogeneity.

- Biota Neotropica*, **11(2)**, <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2/en/abstract?article+bn02111022011>.
- Ayres, M., Ayres Júnior, M., Ayres, D.L. & Santos, A.A. (2007) *BIOESTAT - Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Ong Mamiraua, Belém.
- Baker, H.G. & Cox, P.A. (1984) Further thoughts on dioecism and islands. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **71**, 244–253.
- Bastos, C.J.P. & Yano, O. (2006) Briófitas de restinga das regiões Metropolitana de Salvador e Litoral Norte do Estado da Bahia, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica*, **18**, 197-205.
- Bergamini A, Ungricht S & Hofmann H. (2009). An elevational shift of cryophilous bryophytes in the last century—an effect of climate warming? *Diversity & Distributions* **15**: 871–879.
- Bertoncello, R. (2009) *A vegetação arbórea em um gradiente altitudinal no Morro do Cuscuzeiro, Ubatuba (SP): uma análise florística, fitossociológica e fitogeográfica*. Dissertação de mestrado apresentada ao Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- Bertoncello, R., Yamamoto, K. Meireles, L.D. & Shepherd, G.J. (2011) A phylogeographic analysis of cloud forests and other forest subtypes amidst the Atlantic forests in south and southeast Brazil. *Biodiversity and Conservation* (early view).
- Buck, W.R. (1998) Pleurocarpous mosses of the West Indies. *Memoires New York Botanical Garden*, **82**, 1-400.
- Cabrera, A.L. & Willink, A. 1980. *Biogeografia de America Latina*. 2 ed. Washington: OEA.
- César, O. & Monteiro, R. (1995) Florística e fitossociologia de uma floresta de restinga em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), Município de Ubatuba/SP. *Naturalia* **20**, 89-105.
- Chao, A. (1984) Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistic* **11**, 265-270.
- Churchill, S.P., Griffin III, D. & Lewis, M. (1995) Moss Diversity of the Tropical Andes. *Biodiversity and Conservation of The Neotropical Montane Forest*. (ed. Por S.P. Churchill, W. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn), pp. 335-346. New York Botanical Garden, New York.
- Costa, D.P. (2008) Metzgeriaceae. *Flora Neotropica Monograph* **102**, 1-169.

- Costa, D.P. (2010) Hepáticas in *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB097789>)
- Costa, D.P. & Lima, F.M. (2005) Moss diversity in the tropical rainforest of Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* **28**, 671-685.
- Costa, D.P., Santos, N.D., Imbassahy, C.A.A. & Lopes, D.J. (2009a). Briófitas – Hepáticas. *Plantas da Floresta Atlântica Plantas da Floresta Atlântica* (ed. por J.R. Stehmann, R.C. Forzza, A. Salino, L.M. Sobral, D.P. Costa & L.H.Y. Kamino), pp. 43-56. Rio de Janeiro, Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Costa, D.P., Pôrto, K.C., Luiz-Ponzo, A.P., Ilkiu-Borges, A.L., Bastos, C.J.P., Câmara, P.E.A.S., Bôas-Bastos, S.V., Vaz-Imbassahy, T.F., Imbassahy, C.A.A. & Lopes, D.J. (2009b). Briófitas – Musgos. *Plantas da Floresta Atlântica Plantas da Floresta Atlântica* (ed. por J.R. Stehmann, R.C. Forzza, A. Salino, L.M. Sobral, D.P. Costa & L.H.Y. Kamino), pp. 57-80. Rio de Janeiro, Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Costa, D.P., Camara, P.E.A.S., Porto, K.C., Luiz-Ponzo, A.P., Ilkiu-Borges, A.L. (2010). Musgos in *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB106696>).
- Colwell, R.K. (2006) *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 8.0. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Crandall-Stotler, B., Stotler, R.E. & Long, D.G. (2009) Morphology and classification of the Marchantiophyta. *Bryophyte Biology*. 2 ed. (B. Goffinet & A.J. Shaw, eds.), pp.1-54. Cambridge University Press.
- Dauphin, G. (2003) *Ceratolejeunea* (Lejeuneaceae: Lejeuneoideae). *Flora Neotropica Monograph*, **90**, 1-86.
- Dias, R.L. (2006) *Comunidata v 1.5*. Manaus. Amazônia. Brasil.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**, 345-366.
- Frahm, J-P. (2001) *Biologie der Moose*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
- Frahm, J-P. & Gradstein, S.R. (1991) An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography*, **18**, 669-678.

- Gentry, A.H. & Dodson, C. (1987) Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*, **19**, 149-156.
- Gignac, L.D. (2001) Bryophytes as indicators of climate change. *The Bryologist*, **104**, 410-420.
- Givnish, T.J. (1999) On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, **87**, 193-210.
- Glime, J.M. (2007) *Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists [accessado em 20 julho de 2011]. Disponível em: <http://www.bryoecol.mtu.edu/>.
- Goffinet, B., Buck, W.R. & Shaw, A.J. (2009) Morphology and classification of the Bryophyta. *Bryophyte Biology* (ed. por Goffinet, B. & Shaw, A.J.), pp. 55-138. 2nd ed. Cambridge University Press.
- Gradstein, S.R. (1995) Bryophyte diversity of the tropical rainforest. *Archives des Scienses Geneve*, **48**, 91-96.
- Gradstein, S.R. & Costa, D.P. (2003) The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, **87**, 1-336.
- Gradstein, S.R. & Pócs, T. (1989) Bryophytes. *Tropical rain forest ecosystems* (ed. por H. Lieth & M. J. A. Werger.), pp. 311-325. Elsevier, Amsterdam.
- Gradstein, S.R., van Reenen & Griffin III, D. (1989) Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. *Acta Botanica Neerlandica*, **38**, 439-448.
- Gradstein, S.R., Churchill, S.P. & Salazar-Allen, N. (2001) Guide to the Bryophytes of Tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, **86**, 1-577.
- Gradstein, S.R., van Reenen & Griffin III, D. (1989) Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. *Acta Botanica Neerlandica*, **38**, 439-448.
- Gradstein, S.R.; Hietz, P.; Lücking, A.; Sipman, H.J.M.; Vester, H.F.M.; Wolf, J.H.D. & Gardette, E. (1996) How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forests. *Ecotropica*, **2**, 59-72.
- Grau, O., Grytnes, J.A. & Birks, H.J.B. (2007) A comparison of altitudinal species richness patterns of bryophytes with other plant groups in Nepal, Central Himalaya. *Journal of Biogeography*, **34**, 1907-1915.

- Grubb, P.J. (1971) Interpretation of the 'Massenerhebung' Effect on Tropical Mountains. *Nature*, **229**, 44-45.
- Grubb, P.J. & Whitmore, T.C. (1967) A comparison of montane and lowland rain forests in Ecuador. III. The light reaching the ground vegetation. *Journal of Ecology*, **55**, 33-57.
- Hallingbäck, T. & Hodgetts, N. (2000) *Mosses, liverworts & hornworts: a status survey and conservation action plan for bryophytes*. IUCN, Gland.
- Heinrichs, J., Gradstein, S.R. & Grolle, R. (1988) A revision of the neotropical species of *Plagiochila* (Dumort.) Dumort. (Hepaticae) described by Olof Swartz. *Journal of Hattori Botanical Laboratory*, **85**, 1-32.
- Heinrichs, J., Anton, H., Gradstein, S.R. & Mues, R. (2000) Systematics of *Plagiochila* sect. *Glaucescentes* Carl (Hepaticae) from Tropical America: a morphological and chemotaxonomical approach. *Plant Systematic and Evolution*, **220**, 115-138.
- Heinrichs, J., Hentschel, J., Feldberg, K., Bombosch, A., Schneider, H. (2009a). Phylogenetic biogeography and taxonomy of disjunctly distributed bryophytes. *Journal of Systematic and Evolution*, **47**, 497-508.
- Hemp, A. (2006) Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. *Plant Ecology*, **184**, 27-42.
- Hill, M. O. and Gauch, H. G. (1980). Deterended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio*, **42**, 47-58.
- Hyams D.G. (2005) *Curve Expert 1.3: a comprehensive curve fitting package for Windows*. Disponível em <http://curveexpert.webhop.biz>.
- Jacquemyn, H. Micheneau, C., Roberts, D. & Pailler, T. (2005) Elevational gradients of species diversity, breeding system and floral traits of orchid species on Réunion Island. *Journal of Biogeography*, **32**, 1751-1761.
- Joly, C.A., Martinelli, L.A., Alves, L.F., Vieira, S.A., Tamashiro, J.Y., Aidar, M.P.M., Camargo, P.B., Assis, M.A., Bernacci, L.C. (2008) As Parcelas Permanentes do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional: Composição Florística, Estrutura e Funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil. *RedeMAP: Rede de Parcelas Permanentes dos Biomas Mata Atlântica e Pampa*. Funpar, Curitiba.

- Kessler, M. (2000a) Altitudinal zonation of Andean cryptogam communities. *Journal of Biogeography*, **27**, 275-282.
- Kessler, M. (2000b). Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in Central Bolivian Andes. *Plant Ecology*, **149**, 181-193.
- Kessler, M. (2002a). The elevational gradient of Andean plant endemism, varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography*, **29**, 1159–66.
- Kessler, M. (2002b). Range size and its ecological correlates among the pteridophytes of Carrasco National Park, Bolivia. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 89–102.
- Kessler, M. (2010). Biogeography of ferns. *Fern Ecology*. (ed. por Mehltreter, K., Walker, L. & Sharpe, J.M.), pp. 22-60. Cambridge University Press.
- Kessler, M., Kluge, J., Hemp, A. & Ohlemüller. (2011) A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* (early view).
- Kluge, J. and Kessler, M. (2006). Fern endemism and its correlates: contribution from an elevational transect in Costa Rica. *Diversity and Distributions*, **12**, 535–45.
- Kluge, J., Kessler, M. and Dunn, R. (2006). What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate, and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 358–71.
- Körner, C. (2007) The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* **22**, 569-574.
- Krückeberg, A.R. & Rabinovitz, D. (1985) Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**, 447–479.
- Laaka-Lindberg, S. (2000) Ecology of Asexual Reproduction in Hepatics. E-thesis. University of Helsinki, Finland, 28 pp.
- Longton, R. E. (1990) Sexual reproduction in bryophytes in relation to physical factors of the environment. *Bryophyte Development: Physiology and Biochemistry*. (ed. por Chopra, R. N. and Bhatla, S. C.), pp. 139-166. CRC Press. Boca Raton.
- Longton, R. E. (1992) Reproduction and rarity in British mosses. *Biological Conservation* **59**, 89-98.

- Longton, R. E. and Schuster, R. M. (1983) Reproductive biology. *New Manual of Bryology*, Vol. 1. (ed. por Schuster, R. M.), pp. 386-462. Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, Japan.
- Mantovani, W., Rodrigues, R.R., Rossi, L., Romaniuc-Neto, S., Catharino, E.L.M. & Cordeiro, I. (1990) A vegetacao na Serra do Mar em Salesopolis. *Anais do II simposio de ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: estrutura, funcao e manejo*, pp. 348-384. ACIESP, São Paulo.
- McCune, B. & J.B. Grace. (2002) *Analysis of Ecological Communities*. MJM Press, Oregon.
- McCune, B. & Mefford, M.J. (1999) *PC-ORD: multivariate analysis of ecological data, version 4.10*. Gleneden Beach: MjM Software Design.
- Mielke, P.W. & Berry, K.J. (2007) *Permutation Methods: a distance function approach*. Second Ed. Springer-Verlag, New York.
- Neto, J.C.M.T.M. (2007). Relacoes floristicas, estruturais e ecologicas entre as florestas do topo da Serra do Mar e as florestas de restinga do estado de Sao Paulo. Dissertação de Mestrado. Universidade de Sao Paulo Sao Paulo. 111 p.
- Padgurschi, M.C.G., Pereira, L.P., Tamashiro, J.Y. & Joly, C.A. Floristic composition and similaritie between areas of Montane Atlantic Rainforest, São Paulo, Brazil. (2011) *Biota Neotropica* **11(2)**, [http:// www.biotaneotropica.org.br/v11n2/en/abstract?article+ bn02811022011](http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2/en/abstract?article+bn02811022011).
- Peralta, F.P. (1995) Musgos (Bryophyta) do Parque Estadual da Ilha Anchieta (PEIA), São Paulo, Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto de Botânica, São Paulo.
- Pócs, T. (1982) Tropical Forest Bryophytes. *Bryophyte Ecology* (ed. por A.J.E. Smith), pp.59-103. Chapman and Hall, London, New York.
- Reese, W.D. (1993) Calymperaceae. *Flora Neotropica Monograph*, **58**, 1-102.
- Reiner-Drehwald, M.E. (2000) Las Lejeuneaceae (Hepaticae) de Misiones, Argentina. VI *Lejeunea y Taxilejeunea*. *Tropical Bryology* **19**, 81-131.
- Reiner-Drehwald, M.E. & Goda, A. (2000) Revision of the genus *Crossotolejeunea* (Lejeuneaceae, Hepaticae). *Journal of Hattori Botanical Laboratory*, **89**, 1-54.
- Renzaglia, K.S., Villareal, J.C. & Duff, R.J. (2009) New insights into morphology, anatomy, and systematic of hornworts. *Bryophyte Biology*. 2 ed. (ed. por B. Goffinet & A.J. Shaw), . pp.139-171. Cambridge University Press.

- Richards, P.W. (1984) The Ecology of Tropical Forest Bryophytes. *New Manual of Bryology* (ed. por R.M. Schuster). *The Hattori Botanical Laboratory*, p.1233–1270. Nichina, Japan.
- Rochelle, A.L.C., Cielo-Filho, R. & Martins, F.R. (2011) Tree community structure in an Atlantic forest fragment at Serra do Mar State Park, southeastern Brazil. *Biota Neotropica* **11(2)**, <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2/en/abstract?inventory+bn02711022011>.
- Santos, N.D. & Costa, D.P. (2010a) Altitudinal zonation of liverworts in the Atlantic Forest, Southeastern Brazil. *The Bryologist*, **113(3)**, 631-645.
- Santos, N.D. & Costa, D.P. (2010b). Phylogeography of the liverwort flora of the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Journal of Bryology*, **32**, 9-22.
- Santos, N.D., Costa, D.P., Kinoshita, L.S. & Shepherd, G.J. (2011). Aspectos brioflorísticos e fitogeográficos de duas formações costeiras de Floresta Atlântica da Serra do Mar, Ubatuba/SP, Brasil. *Biota Neotropica*, **11(2)**, <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2/en/abstract?short-communication+bn03011022011>.
- Schofield, W.B. (1992) Bryophyte distribution patterns. *Bryophytes and lichens in a changing environment* (ed. por J.W. Bates and A.M. Farmer), pp. 103–130. Clarendon Press, Oxford.
- Schofield, W.B. (2001) *Introduction to Bryology*, 2a ed. The Blackburn Press, New Jersey.
- Schuster, R.M. (1983) Phylogeography of bryophytes. *New Manual of Bryophytes* (ed. por R.M. Schuster.), pp.463-626. Hattori Botanical Laboratory, Nichinan.
- Shepherd, G.J. (2010) *FITOPAC 2.1*. Departamento de Botânica/UNICAMP.
- Stark, L.R. (1983) Bisexuality as an Adaptation in Desert Mosses. *The American Midland Naturalist*, **110**, 445-448.
- Stark, L.R. (2002) Phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses. *The Bryologist* **105**, 204-218.
- Tuba Z, Slack NG & Stark LR. (2010) *Bryophyte Ecology and Climate Change*. Cambridge Press.
- Turetsky, M. (2003) The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling. *The Bryologist* **106**, 395-409.
- Vamosi, S.M. & Queenborough, S.A. (2010) Breeding systems and phylogenetic diversity of seed plants along a large-scale elevational gradient. *Journal of Biogeography* **37**, 465-476.
- Van Zanten, B.O. & Pócs, T. (1981) Distribution and dispersal of Bryophytes. *Advances in Bryology I* (ed. por Schultze-Motel, W.), pp. 479-562.

- Vanderpoorten, A. & Goffinet, B. (2009). *Introduction to Bryology*. Cambridge University Press, New York.
- Vaz, T.F. & Costa, D.P. (2006a). Os gêneros *Brymella*, *Calliscotella*, *Crossomitrium*, *Cyclodictyon*, *Hookeriopsis*, *Hypnella* e *Trachyxiphium* (Pilotrichaceae, Bryophyta) no estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **20**, 955-973.
- Vaz, T.F. & Costa, D.P. (2006b). Os gêneros *Lepidopilidium*, *Lepidopilum*, *Pilotrichum* e *Thamniopsis* (Pilotrichaceae, Bryophyta) no estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **20**, 975-993.
- Vaz-Imbassahy, T.F., Imbassahy, C.A.A. & Costa, D.P. (2008) Sinopse de Pilotrichaceae (Bryophyta) no Brasil. *Rodriguésia*, **59**, 765-797.
- Vázquez, G.A. & Givnish, T.J. (1998) Altitudinal gradients in tropical forest composition structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, **96**, 999-1020.
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. (1991) *Classificação da Vegetação Brasileira adaptada a um Sistema Universal*. IBGE/CDDI. Departamento de Documentação e Biblioteca.
- Webster, G.L. (1995) The panorama of Neotropical Cloud Forests. *Biodiversity and Conservation of The Neotropical Montane Forest*. (ed. por S.P. Churchill, W. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn), pp. 321-334. New York Botanical Garden, New York.
- Whitmore, T.C. (1990) *An introduction to tropical rain forests*. Oxford University Press, Oxford.
- Wolf, J.H.D. (1993) Diversity patterns and biomass of epiphytes bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the Northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **80**, 928-960.
- Yano, O. (1984) Briófitas. *Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico*. (ed. por Fidalgo, O. & Bononi, V. L. R.), pp. 27-30. São Paulo: Instituto de Botânica.

ANEXOS

Capítulo III

Tabela 1. Cinturões altitudinais amostrados no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil, com dados de altitude, localização, riqueza de espécies e endemismo.

Parcela	A	B	J	P	N	Q
Altitude (m)	10	50	400	800	950	1170
PE Serra do Mar (Núcleo)	Picinguaba	Picinguaba	Santa Virgínia	Santa Virgínia	Santa Virgínia	Santa Virgínia
Fitofisionomia	floresta de restinga	terras baixas	submontana	montana	montana	topo de morro
Subparcelas amostradas	A01, A09, A17, A33, A37, A45, A49, A81, A85, A89	B02, B10, B22, B34, B50, B58, B74, B82, B90, B98	J04, J12, J16, J32, J40, J56, J68, J72, J76, J92	P01, P05, P12, P14, P22, P28, P30, P40, P44, P49	N55, N97, N93, N15, N95, N32, N78, N19, N11, N40	Q01, Q02, Q03, Q04, Q05, Q06, Q07, Q08, Q09, Q10
Riqueza de espécies de briófitas	109	112	115	112	124	77
Riqueza estimada de espécies briófitas (Chao 1)	133	198	234	254	266	276
Riqueza de hepáticas	60	66	66	60	66	50
Riqueza de musgos	49	46	47	52	58	27
Briófitas endêmicas	2	6	8	8	11	1
Razão de endemismo (%)	2	5	7	7	9	1

Tabela 2. Lista e frequência de ocorrência das espécies de briófitas dos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP, com dados sobre sexualidade e padrão fitogeográfico. Sexualidade: D = dióico, M = monóico, D/M = dióico e monóico, ? = desconhecido. Para definição das siglas de padrão fitogeográfico, ver Tabela 5.

Especie	0m	50m	400m	800m	950m	1170m	Sexualidade	Padrão fitogeográfico
<i>Acanthocoleus aberrans</i> (Lindenb. & Gottsche) Kruijt	1	2	0	0	0	0	D	Af-Am
<i>Acroporium pungens</i> (Hedw.) Broth.	5	0	1	0	1	0	M	Neo
<i>Aerolindigia capillacea</i> (Hornsch.) M. Menzel	1	0	0	0	1	0	M	Pan
<i>Amphilejeunea reflexistipula</i> (Lehm. & Lindenb.) Gradst.	0	0	2	0	0	0	D	Neo
<i>Anastrophyllum piligerum</i> (Nees) Steph.	0	0	0	0	0	1	D	Pan
<i>Anoplolejeunea conferta</i> (Meissn.) A. Evans	2	0	5	2	4	9	D	Neo
<i>Aphanolejeunea kunertiana</i> Steph.	1	1	1	0	0	0	D	Neo
<i>Aptychopsis pyrrophylla</i> (Müll. Hal.) Wijk & Margad	0	0	0	0	0	1	M	Bra
<i>Archilejeunea fuscescens</i> (Hampe ex Lehm.) Fulford	0	1	0	0	0	0	D	Neo
<i>Archilejeunea parviflora</i> (Nees) Schiffn.	0	3	8	6	0	0	D	Neo
<i>Bazzania aurescens</i> Spruce	3	0	2	1	3	4	D	Neo
<i>Bazzania heterostipa</i> (Steph.) Fulford	10	6	4	6	9	0	D	Atl
<i>Bazzania jamaicensis</i> (Lehm. & Lindenb.) Trevis	0	0	0	0	1	0	D	Neo
<i>Bazzania phyllobola</i> Spruce	10	0	0	0	2	0	D	Outro
<i>Bazzania stolonifera</i> (Sw.) Trevis	0	0	0	6	4	0	D	Neo
<i>Brachiolejeunea laxifolia</i> (Taylor) Schiffn.	0	0	0	0	0	1	D	Neo
<i>Bryohumbertia filifolia</i> (Hornsch.) J.-P. Frahm	0	0	0	0	2	3	D	Neo
<i>Bryopteris diffusa</i> (Sw.) Nees	6	2	0	0	0	0	D	Neo
<i>Bryopteris filicina</i> (Sw.) Nees	0	0	10	10	5	0	D	Neo
<i>Bryum argenteum</i> Broth.	0	0	0	0	0	1	D	Amp
<i>Callicostella depressa</i> (Hedw.) A. Jaeger	0	1	0	0	1	0	M	Neo
<i>Callicostella pallida</i> (Hornsch.) Aongstr.	2	9	8	6	7	0	M	Neo
<i>Calymperes erosum</i> Müll. Hal.	0	3	0	0	0	0	D	Pan
<i>Calymperes palisotii</i> Schwägr.	1	0	0	0	0	0	D	Amp
<i>Calymperes tenerum</i> Müll. Hal.	2	0	0	0	0	0	D	Pan
<i>Calypogeia laxa</i> Gottsche & Lindenb.	0	0	2	0	0	0	D	Neo

Especie	0m	50m	400m	800m	950m	1170m	Sexualidade	Padrão fitogeográfico
<i>Calypogeia lechleri</i> (Steph.) Steph.	3	6	0	0	0	0	D	Neo
<i>Calypogeia peruviana</i> Nees & Mont.	2	1	0	0	0	0	D	Neo
<i>Calypstrochaeta setigera</i> (Mitt.) W.R. Buck	0	0	0	3	1	0	M	Outro
<i>Campylopus griseus</i> (Hornsch.) A. Jaeger	0	0	0	0	0	6	D	Neo
<i>Campylopus heterostachys</i> (Hampe) A. Jaeger	0	0	0	0	0	7	D	Neo
<i>Campylopus occultus</i> Mitt.	0	0	0	0	0	4	D	Neo
<i>Campylopus pilifer</i> Brid.	0	0	0	0	0	5	D	Neo
<i>Campylopus</i> sp1	0	0	0	0	1	0	D	Outro
<i>Caudalejeunea lehmanniana</i> (Gottsche) A. Evans	3	4	0	0	0	0	D	Af-Am
<i>Cephalozia crassifolia</i> (Lindenb. & Gottsche) Fulford	0	1	1	0	1	0	D	Neo
<i>Cephaloziella granatensis</i> (J. B. Jack) Fulford	0	0	0	0	0	1	M	Disj
<i>Ceratolejeunea ceratantha</i> (Nees & Mont.) Steph.	0	1	0	0	0	0	D	Disj
<i>Ceratolejeunea cornuta</i> (Lindenb.) Schiffn.	10	9	8	3	4	2	D	Neo
<i>Ceratolejeunea cubensis</i> (Mont.) Schiffn.	4	1	2	4	0	0	D	Neo
<i>Ceratolejeunea fallax</i> (Lehm. & Lindenb.) Bonner	0	0	0	0	1	0	D	Neo
<i>Ceratolejeunea laetefusca</i> (Austin) R.M. Schust.	0	1	0	0	0	0	D	Neo
<i>Ceratolejeunea rubiginosa</i> Gottsche	2	0	8	3	0	0	D	Neo
<i>Cheilolejeunea acutangula</i> (Nees) Grolle	3	0	0	0	1	0	D	Neo
<i>Cheilolejeunea holostipa</i> (Spruce) Grolle & R.L. Zhu	4	0	3	0	0	1	D	Neo
<i>Cheilolejeunea inflexa</i> (Hampe ex Lehm.) Grolle	0	0	1	0	0	0	D	Neo
<i>Cheilolejeunea oncophylla</i> (Ängstr.) Grolle & Reiner	0	0	0	0	0	3	D	Neo
<i>Cheilolejeunea rigidula</i> (Mont.) R.M. Schust.	10	4	7	2	0	3	D	Pan
<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw. et al.) Mizut	3	0	0	1	0	0	D	Af-Am
<i>Chyloscyphus martianus</i> (Nees) J.J. Engel & R.M. Schust.	5	10	8	7	9	0	M	Af-Am
<i>Chyloscyphus muricatus</i> (Lehm.) J.J. Engel & R.M. Schust.	0	7	7	8	9	0	M	Disj-Ts
<i>Cololejeunea cardiocarpa</i> (Mont.) A. Evans	1	0	0	0	0	0	D	Pan
<i>Cololejeunea obliqua</i> (Nees & Mont.) Schiffn.	10	6	0	0	0	0	D	Neo
<i>Cololejeunea platyneura</i> (Spruce) A. Evans	0	1	0	0	0	0	D	Pan
<i>Cohura calyptrifolia</i> (Hook.) Dumort.	0	0	0	0	0	1	D	Amp

Especie	0m	50m	400m	800m	950m	1170m	Sexualidade	Padrão fitogeográfico
<i>Colura tortifolia</i> (Nees & Mont.) Steph.	4	1	0	0	0	0	D	Neo
<i>Crossomitrium patrisiae</i> (Brid.) Müll. Hal.	1	10	4	0	0	0	D	Neo
<i>Cyclodictyon limbatum</i> (Hampe) O. Kuntze	0	4	0	2	2	0	M	Neo
<i>Cyclodictyon varians</i> (Sull.) O. Kuntze	0	0	2	1	0	0	M	Neo
<i>Cyclolejeunea convexitipa</i> (Lehm. & Lindenb.) A. Evans	0	2	0	0	0	0	D	Neo
<i>Cyclolejeunea luteola</i> (Spruce) Grolle	0	1	3	4	2	0	D	Neo
<i>Cylindrocolea rhizantha</i> (Mont.) R.M. Schust.	0	0	2	1	0	0	D	Neo
<i>Daltonia longifolia</i> Tayl.	0	0	0	0	1	0	M	Neo
<i>Diplasiolejeunea brunnea</i> Steph.	6	3	1	1	0	0	D	Neo
<i>Diplasiolejeunea cavifolia</i> Steph.	3	1	0	0	0	0	D	Pan
<i>Diplasiolejeunea pauckertii</i> (Nees) Steph.	0	0	0	0	0	1	D	Disj-And
<i>Diplasiolejeunea pellucida</i> (Meissn.) Schiffn.	0	0	3	4	0	0	D	Neo
<i>Donnellia commutata</i> (Müll. Hal.) W.R. Buck	0	0	1	0	1	2	M	Neo
<i>Drepanolejeunea anoplanta</i> (Spruce) Steph.	0	0	1	0	0	1	D	Neo
<i>Drepanolejeunea araucariae</i> Steph.	0	0	0	0	1	2	D	ATS
<i>Drepanolejeunea biocellata</i> A. Evans	0	1	0	0	0	0	D	Neo
<i>Drepanolejeunea mosenii</i> (Steph.) Bischl.	7	1	3	5	4	0	D	Neo
<i>Dumortiera hirsuta</i> (Sw.) Nees	0	0	1	1	0	0	M	Outro
<i>Ectropothecium leptochaeton</i> (Schwägr.) W.R. Buck	0	2	1	1	2	0	M	Neo
<i>Fissidens zollingeri</i> Mont.	2	10	0	0	1	0	M	Pan
<i>Floribundaria flaccida</i> (Mitt.) Broth.	0	2	0	3	5	1	D	Neo
<i>Frullania apiculata</i> (Rewin. et al.) Nees	0	0	0	0	0	7	D	Pan
<i>Frullania atrata</i> (Sw.) Nees	0	0	0	0	1	8	D	Neo
<i>Frullania brasiliensis</i> Raddi	0	1	0	2	5	5	D	Neo
<i>Frullania caulisequa</i> (Nees) Nees	4	1	3	1	2	5	D	Neo
<i>Frullania ericoides</i> (Nees) Mont.	0	0	0	0	0	4	D	Pan
<i>Frullania kunzei</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.	1	1	0	0	0	9	D	Neo
<i>Frullanoides densifolia</i> Raddi	0	0	0	0	1	0	D	Neo
<i>Haplolejeunea cucullata</i> (Steph.) Grolle	0	0	4	3	2	0	D	Af-Am

Especie	0m	50m	400m	800m	950m	1170m	Sexualidade	Padrão fitogeográfico
<i>Harpalejeunea oxyphylla</i> (Nees & Mont.) Steph.	5	0	0	0	0	0	D	Neo
<i>Harpalejeunea stricta</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph.	4	0	7	2	5	8	D	Neo
<i>Harpalejeunea tridens</i> (Besch. & Spruce) Steph.	0	0	0	0	0	2	D	Neo
<i>Helicodontium capillare</i> (Hedw.) A. Jaeger	2	0	0	0	0	0	D	Neo
<i>Herbertus juniperoideus</i> ssp <i>bivittatus</i> (Spruce) Feldberg & Heinrichs	0	0	0	0	0	7	D	Neo
<i>Heterocysphus combinatus</i> (Nees) Schiffn.	0	0	0	1	0	0	M	Neo
<i>Holomitrium arboreum</i> Mitt.	0	0	0	0	0	2	Pseudoautóico	Neo
<i>Holomitrium crispulum</i> Mart.	4	0	0	0	0	3	Pseudoautóico	Neo
<i>Holomitrium olfersianum</i> Hornsch.	0	0	0	0	0	1	Pseudoautóico	Neo
<i>Homalia glabella</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	1	0	10	10	3	0	D	Neo
<i>Homali dendron piniforme</i> (Brid.) Enroth	0	3	9	8	0	0	D	Neo
<i>Hookeria acutifolia</i> Hook. & Grev.	2	1	0	0	1	0	M	Amp
<i>Hymenodon aeruginosus</i> (Hook f. & Wilson) Müll. Hal.	0	0	0	3	1	0	D	Neo
<i>Hypopterygium tamarisci</i> (Sw.) Brid.	0	3	0	2	2	0	M	Amp
<i>Isodrepanium lentulum</i> (Wilson) E. Britton	0	0	1	2	0	0	D	Neo
<i>Isopterygium subbrevisetum</i> (Hampe) Broth.	1	3	4	1	6	0	M	Neo
<i>Isopterygium tenerum</i> (Sw.) Mitt.	10	10	10	8	10	0	M	Amp
<i>Jaegerina scariosa</i> (Lorentz) Arzeni	1	0	5	0	0	0	D	Pan
<i>Jamesoniella rubricaulis</i> (Nees) Grolle	0	0	0	0	0	10	D	Disj
<i>Kurzia capillaris</i> (Sw.) Grolle	1	0	1	0	0	1	D	Af-Am
<i>Leiomela bartramioides</i> (Hook.) Paris	0	0	0	0	2	0	D/M	Pan
<i>Lejeunea cerina</i> (Lehm. & Lindenb.) Gottsche	4	0	1	3	6	1	D	Neo
<i>Lejeunea controversa</i> Gottsche	6	9	6	5	1	0	D	Neo
<i>Lejeunea elliotii</i> Spruce	0	0	0	0	2	0	M	Neo
<i>Lejeunea filipes</i> Spruce	0	0	1	0	0	0	M	Neo
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees	10	4	7	7	9	1	D	Pan
<i>Lejeunea huctumalcensis</i> Lindenb.	1	4	2	0	0	0	D	Neo
<i>Lejeunea immersa</i> Spruce	0	5	4	3	4	0	D	Neo
<i>Lejeunea laetevirens</i> Nees & Mont.	10	3	6	6	5	1	D	Neo

Especie	0m	50m	400m	800m	950m	1170m	Sexualidade	Padrão fitogeográfico
<i>Lejeunea magnoliae</i> Lindenb. & Gottsche	4	0	0	0	0	0	D	Neo
<i>Lejeunea obtusangula</i> Spruce	0	2	1	1	2	0	D	Neo
<i>Lejeunea oligoclada</i> Spruce	0	0	0	0	2	0	D	Atl
<i>Lejeunea tapajosensis</i> Spruce	1	1	1	0	0	0	D	Neo
<i>Lepidolejeunea eluta</i> (Nees) R.M. Schust.	0	1	0	0	0	0	D	Neo
<i>Lepidolejeunea involuta</i> (Gottsche) Grolle	1	0	1	0	0	0	D	Neo
<i>Lepidolejeunea ornata</i> (H. Rob.) R.M. Schust	0	0	0	0	1	0	D	Neo
<i>Lepidopilidium brevisetum</i> (Hampe) Broth.	4	3	10	9	9	0	?	Atl
<i>Lepidopilum caudicaule</i> Müll. Hal.	0	0	5	8	4	0	?	Atl
<i>Lepidopilum muelleri</i> (Hampe) Spruce	0	3	2	3	4	0	M e D (?)	Neo
<i>Lepidopilum ovalifolium</i> (Duby) Broth.	0	0	0	0	2	0	?	Atl
<i>Lepidopilum subsubulatum</i> Geh. & Hampe	0	0	0	4	2	0	M	Atl
<i>Lepidopilum surinamense</i> Müll. Hal.	0	4	0	0	0	0	D	Neo
<i>Leptodontium wallisii</i> (Müll. Hal.) Kindb.	1	0	0	0	2	0	D	Af-Am
<i>Leptolejeunea diversilobulata</i> Bischl.	1	0	1	0	0	0	D	Outro
<i>Leptolejeunea elliptica</i> (Lehm. & Lindenb.) Schiffn.	9	0	0	0	1	0	D	Neo
<i>Leptoscyphus amphibolius</i> (Nees) Grolle	0	0	0	0	0	1	D	Neo
<i>Leskeodon aristatus</i> (Geh. & Hampe) Broth.	0	1	3	1	0	0	M	Atl
<i>Leucobryum clavatum</i> Hampe	5	0	0	0	6	0	D	Bra
<i>Leucobryum crispum</i> Müll. Hal.	1	1	0	0	4	2	D	Neo
<i>Leucobryum martianum</i> (Hornsch.) Hampe	1	0	1	0	1	0	D	Neo
<i>Leucolejeunea conchifolia</i> (A. Evans) A. Evans	0	0	0	0	0	2	D	Disj
<i>Leucolejeunea uncioloba</i> (Lindenb.) A. Evans	0	0	2	1	0	6	D	Af-Am
<i>Leucolejeunea xanthocarpa</i> (Lehm. & Lindenb.) A. Evans	1	1	0	1	0	10	D	Pan
<i>Leucoloma serrulatum</i> Brid.	5	2	9	10	10	0	D	Neo
<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort.	0	3	3	0	4	0	M	Amp
<i>Lopholejeunea nigricans</i> (Lindenb.) Schiffn.	4	4	0	1	0	0	D	Pan
<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees) Schiffn.	4	1	0	0	0	0	D	Pan
<i>Macromitrium cirrosom</i> (Hedw.) Brid.	0	0	0	0	0	7	Pseudoautóico	Neo

Especie	0m	50m	400m	800m	950m	1170m	Sexualidade	Padrão fitogeográfico
<i>Marchesinia brachiata</i> (Sw.) Schiffn.	0	1	0	1	0	0	D	Af-Am
<i>Mastigolejeunea auriculata</i> (Wilson) Schiffn.	0	0	1	0	0	0	D	Pan
<i>Mastigolejeunea plicatiflora</i> (Spruce) Steph.	0	0	1	0	0	0	D	Neo
<i>Megaceros vincentianus</i> (Lehm. & Lindenb.) Campb.	0	5	1	1	2	0	M	Neo
<i>Metalejeunea cucullata</i> (Reinw. et al.) Grolle	1	0	2	0	2	0	M	Pan
<i>Meteoridium remotifolium</i> (Müll. Hal.) Manuel	5	2	4	6	8	0	D	Neo
<i>Meteorium nigrescens</i> (Hedw.) Dozy & Molk.	3	0	0	1	2	0	D	ATS
<i>Metzgeria albinea</i> Spruce	2	1	2	0	1	0	D	Af-Am
<i>Metzgeria aurantiaca</i> Steph.	3	0	1	0	0	0	D	Neo
<i>Metzgeria auriculata</i> Grolle	0	0	0	0	0	1	D	Disj
<i>Metzgeria brasiliensis</i> Schiffn.	0	10	10	10	5	0	D	Atl
<i>Metzgeria ciliata</i> Raddi	3	1	0	6	4	3	D	Amp
<i>Metzgeria cratoneura</i> Schiffn.	0	0	0	0	5	0	D	Atl
<i>Metzgeria myriopoda</i> Lindenb.	0	0	0	1	1	0	D	Outro
<i>Metzgeria sp</i>	0	0	0	0	0	1	D	Outro
<i>Microlejeunea bullata</i> (Tayl.) Steph.	3	6	9	9	8	7	D	Neo
<i>Microlejeunea globosa</i> (Spruce) Steph.	2	0	0	0	0	0	D	Neo
<i>Mittenothamnium reptans</i> (Hedw.) Cardot	0	0	0	4	1	0	M	Neo
<i>Monoclea gottschei</i> Gradst. & Mues	0	1	1	0	0	0	D	Neo
<i>Monodactylopsis monodactyla</i> (Spruce) R.M. Schust.	2	0	0	0	0	0	D	Neo
<i>Neckeropsis disticha</i> (Hedw.) Kindb.	8	10	5	3	1	0	M	Pan
<i>Neckeropsis undulata</i> (Hedw.) Reichardt	8	8	5	4	2	0	M	Neo
<i>Neurolejeunea breutelii</i> (Gottsche) A. Evans	0	0	0	1	1	2	D	Neo
<i>Ochrobryum gardneri</i> (Müll. Hal.) Lindb.	8	10	7	1	0	0	D	Af-Am
<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	10	10	4	0	0	0	D	Neo
<i>Octoblepharum pulvinatum</i> (Dozy & Molk.) Mitt.	5	1	0	0	0	0	D	Neo
<i>Odontochisma denudatum</i> (Nees) Dumort.	0	0	0	0	0	3	D	Amp
<i>Odontolejeunea lunulata</i> (Weber) Schiffn.	0	0	0	0	2	0	D	Af-Am
<i>Odontolejeunea rhomalea</i> (Spruce) Steph.	0	1	0	0	0	0	D	Neo

Especie	0m	50m	400m	800m	950m	1170m	Sexualidade	Padrão fitogeográfico
<i>Omphalanthus filiformis</i> (Sw.) Nees	0	0	0	5	5	7	D	Neo
<i>Orthostichella pentasticha</i> Brid. (W.R. Buck)	3	0	6	8	8	0	D	Af-Am
<i>Paracromastigum</i> sp.	0	0	0	1	0	0	?	Outro
<i>Pelekium schistocalyx</i> (Müll. Hal.) Touw	0	0	0	0	2	0	M	Outro
<i>Philonotis cernua</i> (Wils.) Griffin & Buck	0	0	0	0	0	1	M	Amp
<i>Philonotis elongata</i> (Dism.) H.A. Crum & Steere	0	0	0	1	0	0	D	Neo
<i>Phyllogonium viride</i> Brid.	5	0	2	9	7	0	D	Af-Am
<i>Pilotrichum evanescens</i> (Müll. Hal.) Müll. Hal.	1	3	3	0	0	0	D	Neo
<i>Pinnatella minuta</i> (Mitt.) Broth.	0	1	1	1	0	0	D	Af-Am
<i>Plagiochila bifaria</i> (Sw.) Lindenb.	0	0	0	0	1	7	D	Outro
<i>Plagiochila corrugata</i> (Nees) Nees & Mont.	1	1	0	0	1	0	D	Af-Am
<i>Plagiochila cristata</i> (Sw.) Lindenb.	1	0	0	1	0	0	D	Neo
<i>Plagiochila disticha</i> (Lehm. & Lindenb.) Lindenb.	10	5	0	3	2	1	D	Neo
<i>Plagiochila gymnocalycina</i> (Lehm. & Lindenb.) Lindenb.	0	1	0	1	0	0	D	Neo
<i>Plagiochila martiana</i> (Nees) Lindenb.	7	8	4	0	5	0	D	Neo
<i>Plagiochila patentissima</i> Lindenb.	7	6	0	10	9	1	D	Neo
<i>Plagiochila patula</i> (Sw.) Lindenb.	4	6	10	8	5	3	D	Neo
<i>Plagiochila rutilans</i> Lindenb.	4	6	8	3	3	0	D	Neo
<i>Plagiochila simplex</i> (Sw.) Lindenb.	0	0	0	0	5	1	D	Neo
<i>Plagiochila vincentina</i> Lindenb.	0	0	0	0	0	2	D	Neo
<i>Plagiomnium rhynchophorum</i> (Hook.) T.J. Kop	0	0	0	1	0	0	M	Amp
<i>Polytrichadelphus psseudopolytrichum</i> (Raddi) G.L. Smith	0	0	0	0	0	2	D	Outro
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	0	0	0	0	0	5	D	Amp
<i>Porella brasiliensis</i> (Raddi) Schiffn.	0	1	2	6	6	0	D	Atl
<i>Porotrichum longirostre</i> (Hook.) Mitt.	0	0	1	10	10	0	D	Neo
<i>Porothichum substriatum</i> (Hampe) Mitt.	6	10	8	3	2	0	D	Af-Am
<i>Prionolejeunea aemula</i> (Gottsche) A. Evans	3	5	4	2	5	0	M	Neo
<i>Pycnolejeunea contigua</i> (Nees) Grolle	0	0	2	0	0	0	D	Pan
<i>Pyrrhobryum spiniforme</i> (Hedw.) Mitt.	1	0	3	7	6	0	M	Amp

Especie	0m	50m	400m	800m	950m	1170m	Sexualidade	Padrão fitogeográfico
<i>Racopilum tomentosum</i> (Hedw.) Brid.	0	1	0	6	8	0	M	Amp
<i>Radula javanica</i> Gottsche	0	0	0	4	7	1	D	Pan
<i>Radula ligula</i> Steph.	0	9	8	8	5	0	D	Atl
<i>Radula mammosa</i> Spruce	0	1	0	0	0	0	D	Neo
<i>Radula nudicaulis</i> Steph.	0	0	2	9	8	0	D	Disj
<i>Radula recubans</i> J. Taylor	6	8	7	2	1	0	D	ATS
<i>Radula tenera</i> Mitt. ex Steph.	0	0	0	0	0	2	D	Disj-ACA
<i>Radula voluta</i> Tayl.	0	0	0	2	1	0	D	Amp
<i>Rectolejeunea berteorana</i> (Gottsche ex Steph.) A. Evans	0	0	2	1	0	0	D	Neo
<i>Rhodobryum beyrichianum</i> (Hornsch.) Müll. Hal.	0	1	0	0	1	5	D?	Neo
<i>Rhynchostegium serrulatum</i> (Hedw.) A. Jaeger	0	0	0	0	1	0	M	Outro
<i>Riccardia digitiloba</i> (Spruce ex Steph.) Pagán	4	3	5	2	3	1	M	Bra
<i>Riccardia glaziovii</i> (Spruce) Meenks	0	0	0	0	0	2	M	Neo
<i>Riccardia regnelli</i> (Aongstr.) Hell	0	4	0	0	2	0	M	Amp
<i>Saccogynidium caldense</i> (Aongstr.) Grolle	0	0	0	0	1	0	D	Atl
<i>Schlotheimia rugifolia</i> (Hook.) Schwägr.	6	0	0	1	1	4	Pseudoautóico	Outro
<i>Schlotheimia jamesonii</i> Brid.	0	0	0	0	0	5	Pseudoautóico	Neo
<i>Schlotheimia tecta</i> Hook. & Wilson	0	0	0	0	0	10	Pseudoautóico	Neo
<i>Sematophyllum subpinnatum</i> (Brid.) E. Britton	8	3	4	1	4	2	M	Pan
<i>Sematophyllum subsimplex</i> (Hedw.) Mitt.	7	1	6	4	5	5	M	Neo
<i>Sematophyllum swartzii</i> (Schwägr.) W.H. Welch & H.A. Crum	3	1	1	3	3	0	M	Neo
<i>Sphagnum submedium</i> Warnst.	0	0	0	0	0	3	?	Atl
<i>Squamidium brasiliense</i> Broth.	3	0	0	5	6	0	D	Af-Am
<i>Squamidium isocladum</i> (Renauld & Cardot) Broth.	1	0	2	3	0	0	D	Neo
<i>Squamidium leucotrichum</i> (Tayl.) Broth.	0	0	0	2	0	0	D	Neo
<i>Squamidium nigricans</i> (Hook.) Broth.	1	1	0	0	0	0	D	Neo
<i>Stictolejeunea squamata</i> (Willd. Ex Weber) Schiffn.	0	4	6	0	0	0	D	Neo
<i>Symbiezidium barbiflorum</i> (Lindenb. & Gottsche) A. Evans	6	7	5	4	0	0	D	Neo
<i>Symphogyna aspera</i> Steph.	0	3	1	2	3	0	D	Neo

Especie	0m	50m	400m	800m	950m	1170m	Sexualidade	Padrão fitogeográfico
<i>Syrrhopodon gardnerii</i> (Hook.) Schwägr.	6	2	10	7	4	0	D	Pan
<i>Syrrhopodon gaudichaudii</i> Mont.	2	0	0	0	0	0	D	Pan
<i>Syrrhopodon incompletus</i> Schwägr.	10	6	0	0	0	0	D	Pan
<i>Syrrhopodon ligulatus</i> Mont.	1	2	2	0	2	0	D	Af-Am
<i>Syrrhopodon prolifer</i> Schwägr.	9	4	10	7	10	3	D	ATS
<i>Syzygiella liberata</i> Inoue	0	0	0	0	0	2	D	Disj-ACA
<i>Syzygiella perfoliata</i> (Sw.) Spruce	0	0	0	0	1	0	D	Neo
<i>Taxilejeunea isocalycina</i> (Nees) Steph.	0	0	0	0	1	0	D	Neo
<i>Taxiphyllum taxirameum</i> (Mitt.) M. Fleisch.	0	0	3	0	0	0	D (?)	Neo
<i>Taxithelium planum</i> (Brid.) Mitt.	0	7	8	4	0	0	M	Pan
<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) Engel & Merr.	9	6	6	4	6	2	D	Pan
<i>Thamniobryum fasciculatum</i> (Hedw.) Brid.	0	2	4	0	0	0	D	Neo
<i>Thamniopsis incurva</i> (Hornsch.) W.R. Buck	1	5	4	2	6	0	M	Neo
<i>Thamniopsis langsdorfii</i> (Hook.) W.R. Buck	0	0	4	8	8	0	M	Neo
<i>Thuidium delicatulum</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	0	2	0	0	0	0	D	Amp
<i>Thuidium pseudoprotensum</i> (Müll. Hal.) Mitt.	0	0	0	3	1	0	D	Neo
<i>Tortella</i> sp.	0	0	7	5	0	0	?	Outro
<i>Trichocolea brevifissa</i> Steph.	0	0	0	2	0	1	M	Neo
<i>Trichocolea tomentosa</i> (Sw.) Gottsche	0	0	0	0	1	0	M	Neo
<i>Trichosteleum papillosum</i> (Hornsch.) A. Jaeger	5	1	2	2	0	0	M	Neo
<i>Vesicularia vesicularis</i> (Schwägr.) Broth.	4	10	9	8	4	0	M	Neo
<i>Vitalianthus bisclerianus</i> (Pôrto & Grolle) R.M. Schust. & Giacotii	0	0	4	0	0	0	D	Atl
<i>Xylolejeunea crenata</i> (Nees & Mont.) X.-L. He & Grolle	0	0	1	0	0	0	D	Neo
<i>Zelometeorium patulum</i> (Hedw.) Manuel	8	8	4	3	1	1	D	Neo

Tabela 3. Comparação entre a riqueza de briófitas nos seis cinturões altitudinais da Floresta Atlântica do Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. **Negrito** = número de espécies por cinturão; fonte normal = número de espécies comuns entre os cinturões; *itálico* = índices de similaridade de Sørensen.

Cinturão altitudinal (m)	10	50	400	800	950	1170
10	109	<i>0.62</i>	<i>0.59</i>	<i>0.52</i>	<i>0.53</i>	<i>0.29</i>
50	69	112	0.6	<i>0.59</i>	<i>0.53</i>	<i>0.23</i>
400	66	68	113	<i>0.69</i>	<i>0.56</i>	<i>0.23</i>
800	58	66	78	112	<i>0.67</i>	<i>0.31</i>
950	62	63	66	79	124	<i>0.33</i>
1170	27	22	22	29	33	77

Tabela 4. Lista das espécies indicadoras de briófitas (IndVal \geq 50) das cinco fitofisionomias de Floresta Atlântica amostradas no Parque Estadual da Serra do Mar.

Fitofisionomia	Espécies indicadoras	Valor Indicador (IndVal)	p
Floresta de Restinga	<i>Bazzania phyllobola</i>	90.9	0.001
	<i>Leptolejeunea elliptica</i>	85.3	0.001
	<i>Cololejeunea obliqua</i>	62.5	0.001
	<i>Syrrhopodon incompletus</i>	62.5	0.001
	<i>Plagiochila disticha</i>	54.1	0.001
	<i>Harpalejeunea oxyphylla</i>	50	0.001
Terras Baixas Submontana	<i>Crossomitrium patrisiae</i>	66.7	0.001
	<i>Bryopteris filicina</i>	57.1	0.001
	<i>Homalia glabella</i>	57.1	0.001
	<i>Ceratolejeunea rubiginosa</i>	55.7	0.001
	<i>Tortella</i> sp.	51.6	0.001
	<i>Homaliodendron piniforme</i>	50.6	0.001
Montana	<i>Porotrichum longirostre</i>	90.9	0.001
	<i>Radula nudicaulis</i>	68.8	0.001
	<i>Racopilum tomentosum</i>	61.2	0.001
	<i>Thamniopsis langsdorfii</i>	53.3	0.001
	<i>Bazzania stolonifera</i>	50	0.003
	Topo de Morro	<i>Jamesoniella rubricaulis</i>	100
<i>Schlotheimia tecta</i>		100	0.001
<i>Leucolejeunea xanthocarpa</i>		80	0.001
<i>Frullania atrata</i>		75.3	0.001
<i>Frullaniza kunzei</i>		73.6	0.001
<i>Campylopus heterostachys</i>		70	0.001
<i>Frullania apiculata</i>		70	0.001
<i>Herbertus juniperoideus</i> ssp. <i>bivittatus</i>		70	0.001
<i>Macromitrium cirrosum</i>		70	0.001
<i>Plagiochila bifaria</i>		65.3	0.001
<i>Campylopus griseus</i>		60	0.001
<i>Campylopus pilifer</i>		50	0.001
<i>Polytrichum juniperinum</i>		50	0.002
<i>Schlotheimia jamesonii</i>		50	0.001

Tabela 5. Padrões fitogeográficos das espécies de briófitas inventariados no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, com suas siglas e respectivos números de táxons.

Padrão de distribuição	Sigla	Altitude (m)					
		10	50	400	800	950	1170
Amplo (encontrado em pelo menos três continentes)	Amp	5	8	3	7	9	6
Pantropical (amplamente distribuído em regiões tropicais americanas, africanas e asiáticas)	Pan	18	15	11	10	10	9
América tropical e subtropical (distribuído no continente Americano, em regiões tropicais e subtropicais)	ATS	3	2	2	3	4	2
Neotropical (distribuído nas regiões tropicais das Américas)	Neo	63	68	72	65	67	44
Afro-americano (distribuição disjunta entre a região tropical americana e africana)	Af-Am	14	10	11	11	11	2
Elemento Andino (distribuição disjunta entre os Andes e a Mata Atlântica do sudeste do Brasil)	Disj-And	0	0	0	0	0	1
Disjunto entre as altas montanhas da América Central, Andes e sudeste do Brasil	Disj-ACA	0	0	0	0	0	2
Elemento temperado do sul (distribuição ampla nas regiões temperadas do hemisfério sul)	Disj-Ts	0	1	1	1	1	0
Outras disjunções	Disj	0	1	1	1	1	4
Endêmico do Brasil (não restrito à Mata Atlântica)	Bra	1	1	1	1	2	2
Elemento Atlântico (restrito à Mata Atlântica)	Atl	2	6	8	8	11	1
Padrão não identificado	Outro	3	0	3	5	8	4

Tabela 6. Sistema sexual das espécies de briófitas dos seis cinturões altitudinais inventariados no Parque Estadual da Serra do Mar, SP.

Sistema sexual	Sigla	Altitude (m)					
		10	50	400	800	950	1170
Dióico	D	86	82	80	74	79	59
Monóico	M	20	27	28	32	38	10
Monóico/Dióico	M/D	0	0	0	0	1	0
Pseudoautóico	P	2	0	0	1	1	7
Desconhecido	?	1	3	5	5	5	1
Razão sexual (dióico/monóico)		4.3	3.04	2.86	2.31	2.08	5.9



Figura 1. Parcelas permanentes do Projeto Biota Gradiente Funcional estudadas no Parque Estual da Serra do Mar, SP, Brasil (A, B, J, N e P). Parcela Q, localizada no Pico do Corcovado, Ubatuba, SP, Brasil.

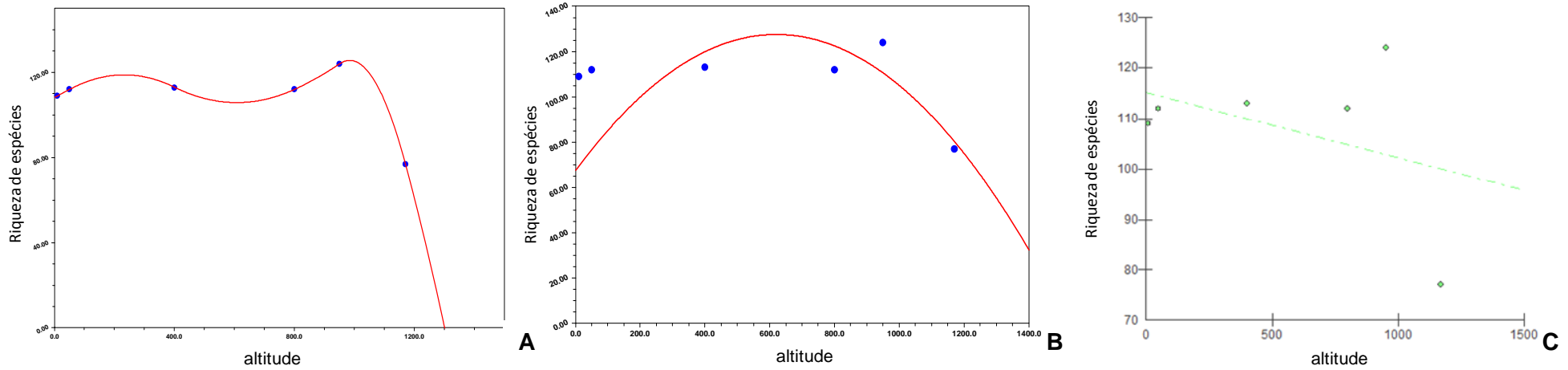


Figura 2. Riqueza de espécies de briófitas por altitude no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. **A.** curva ajustada por interpolação (spline cúbica); **B.** curva quadrática ajustada ($r = 0.56$); **C.** Regressão linear simples ($R^2 = -0.06$, $p = 0.55$).

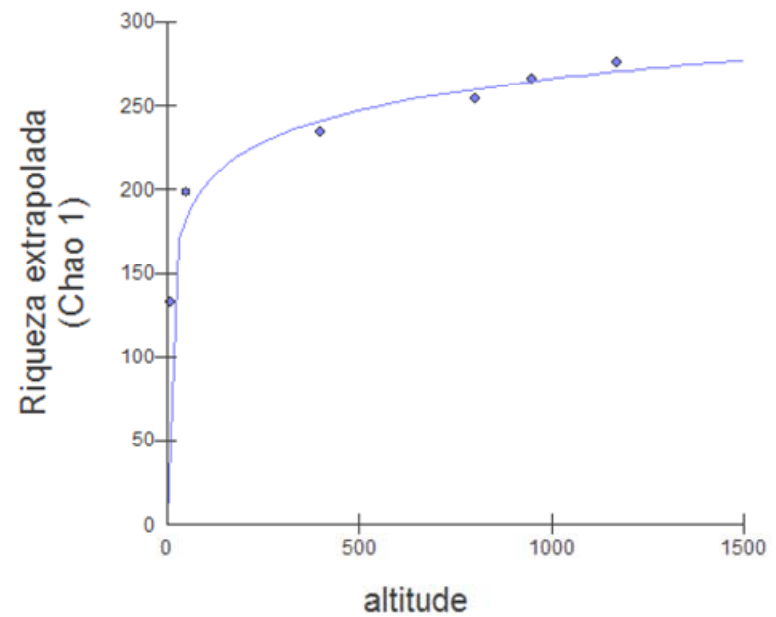
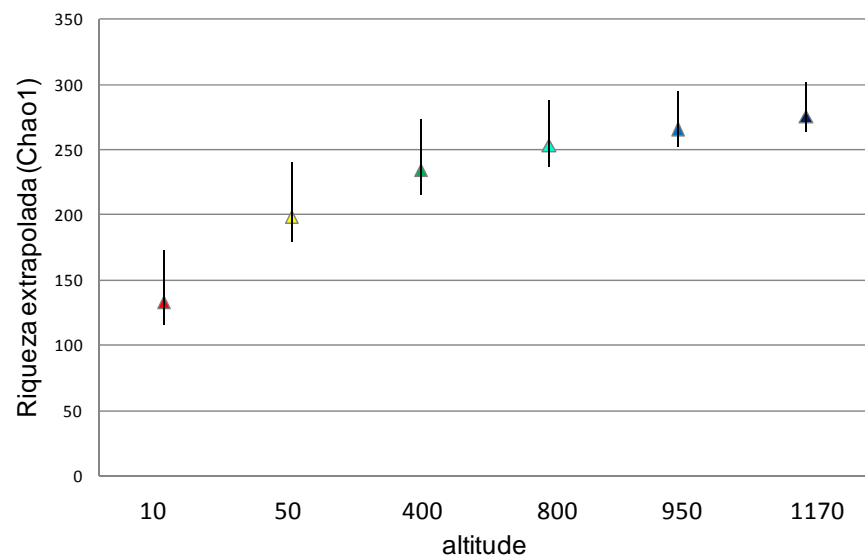


Figura 3. Riqueza extrapolada das espécies de briófitas por altitude no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. **A.** Diagrama de dispersão com intervalo de confiança de 95%; **B.** Curva de regressão logarítmica ($R^2 = 97.5\%$; $p = 0.0002$).



Figura 4. Distribuição altitudinal das famílias de briófitas (exceto Lejeuneaceae) no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. A largura das barras denota o número de espécies por família.

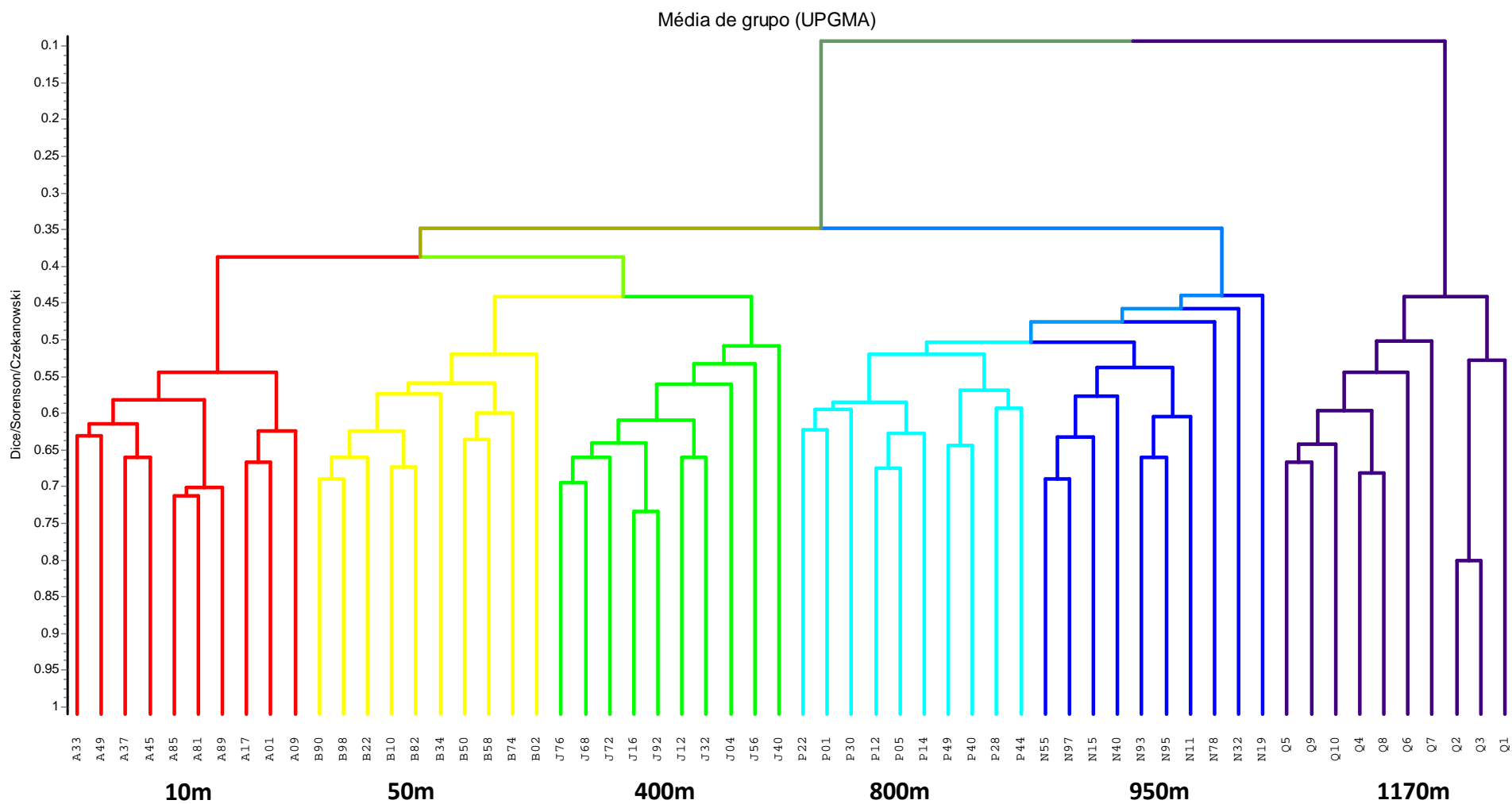


Figura 5. Dendrograma de similaridade (coeficiente de Sørensen) obtido pelo método de ligação de Média de Grupo (UPGMA) a partir da matriz florística das 60 subparcelas inventariadas no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. As cores denotam os cinturões altitudinais.

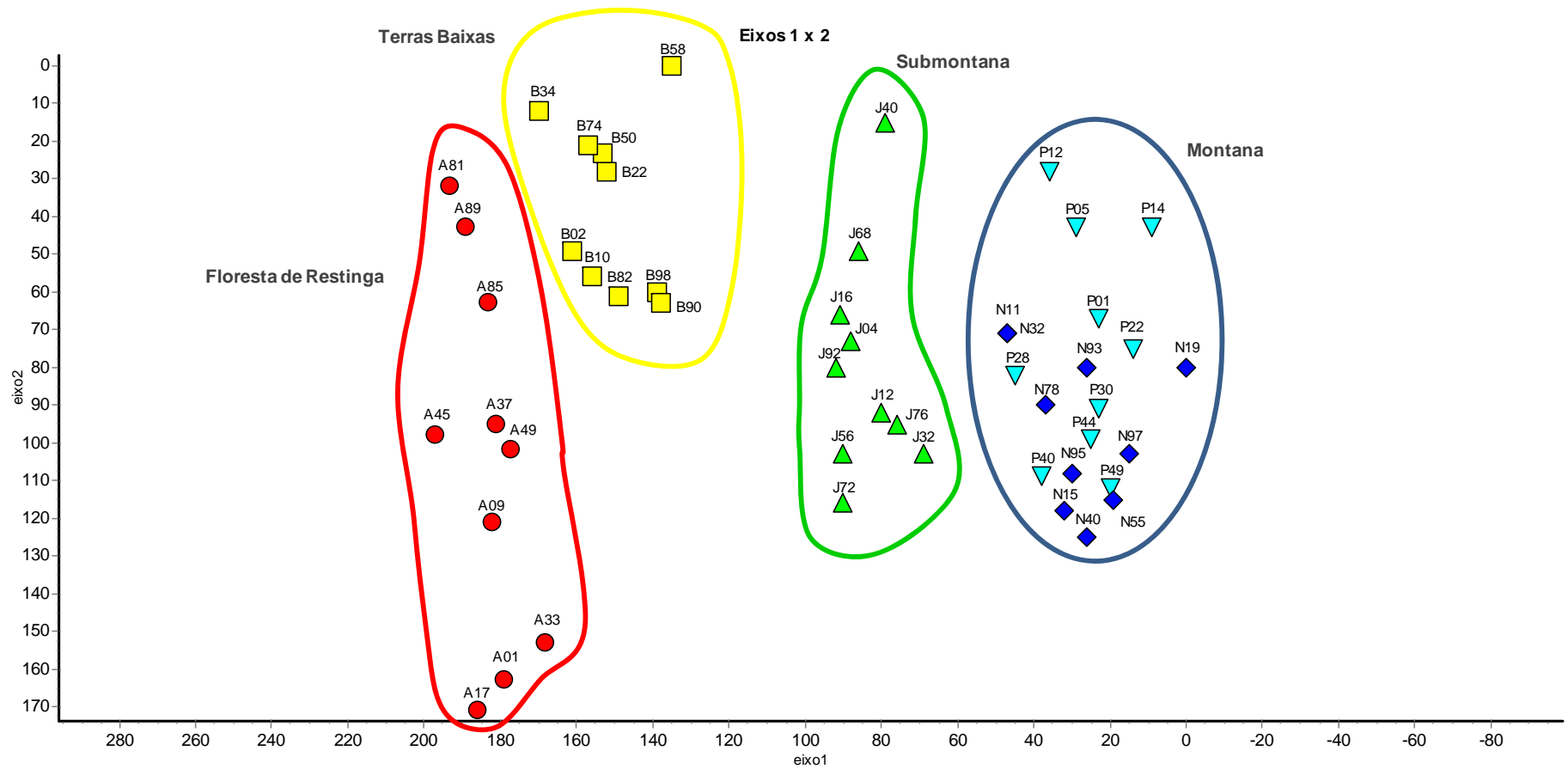


Figura 6. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Correspondência Distendida (DCA) dos dados de ocorrência de briófitas nas 60 subparcelas inventariadas no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. As cores denotam os cinturões altitudinais.

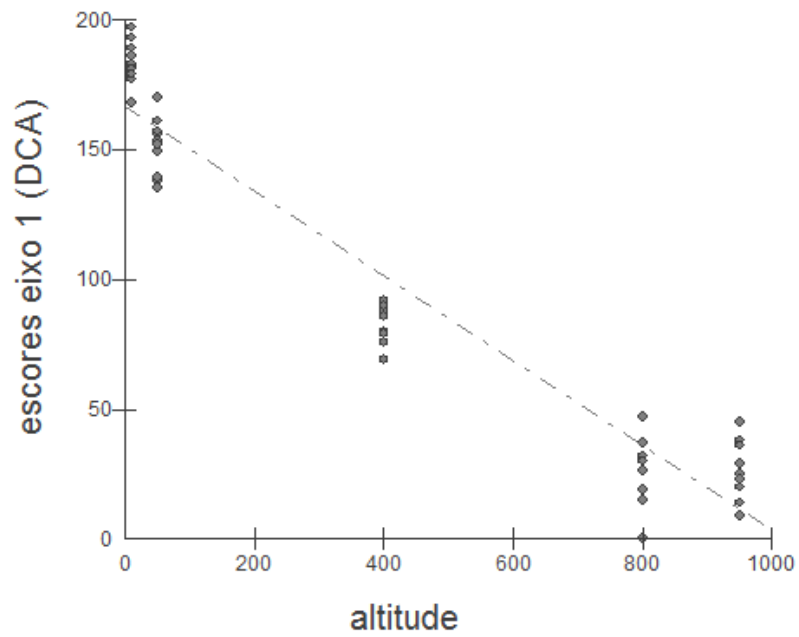


Figura 7. Diagrama do Teste de Regressão Linear entre os escores do primeiro eixo da DCA e altitude para as áreas estudadas no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. Os dados floresta de Topo de Morro – *outlier* foram excluídos.

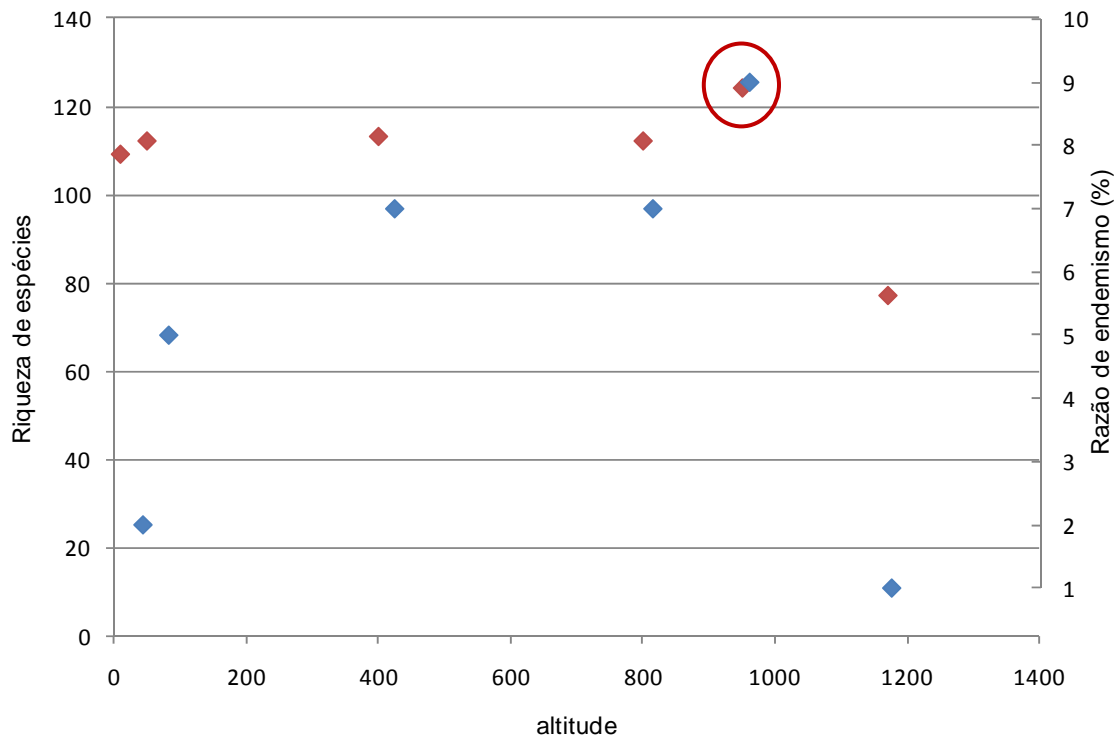


Figura 8. Diagrama de dispersão da riqueza de espécies (vermelho) e razão de endemismo (azul) para os seis cinturões altitudinais estudados no Parque Estadual da Serra do Mar, com destaque (círculo vermelho) para o pico de endemismo, localizado juntamente com o de riqueza.

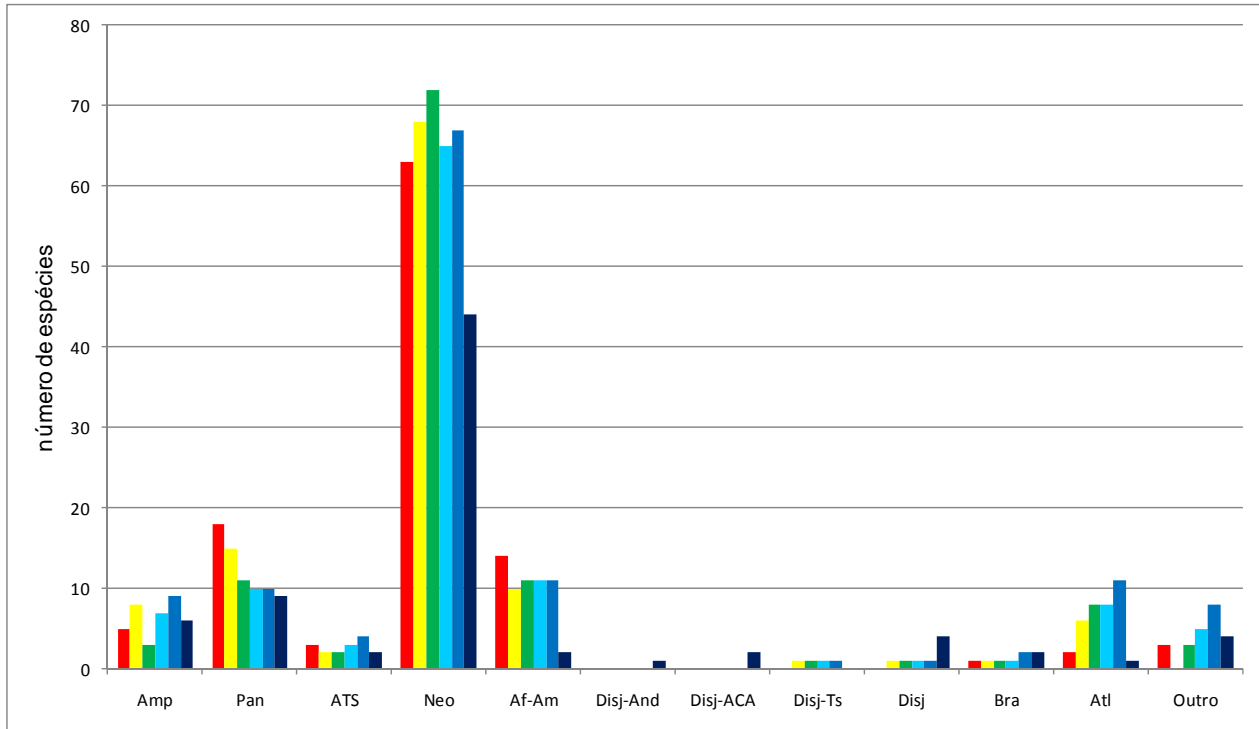


Figura 9. Padrões fitogeográficos das briófitas nos seis cinturões altitudinais estudados no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. Para definição das siglas, veja Tabela 5. Cores: **vermelho** = 10 m, **amarelo** = 50 m, **verde** = 400 m, **azul claro** = 800 m, **azul turquesa** = 950 m, **azul marinho** = 1170 m.

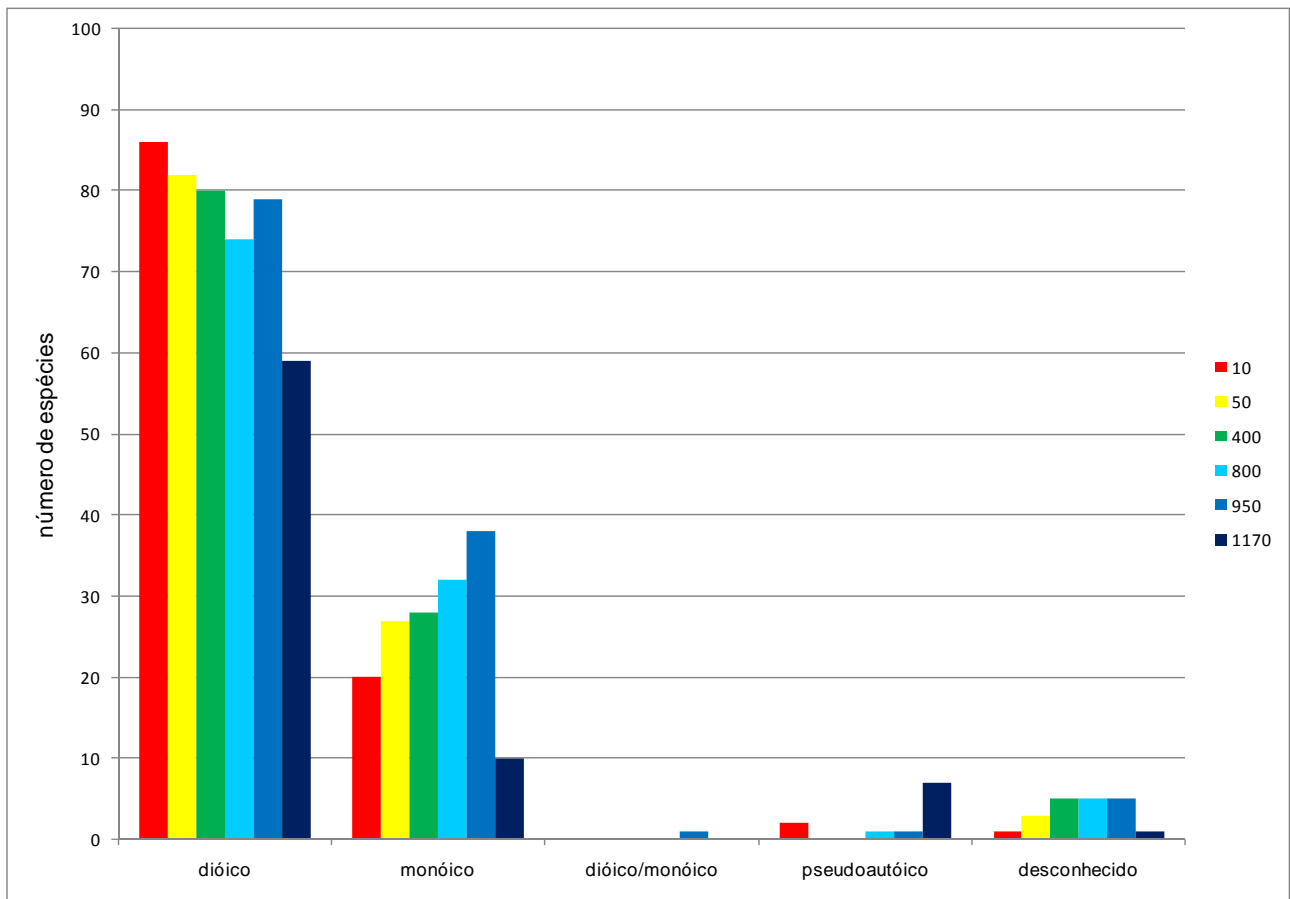


Figura 10. Sistema sexual das espécies de briófitas nos seis cinturões altitudinais estudados no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil.

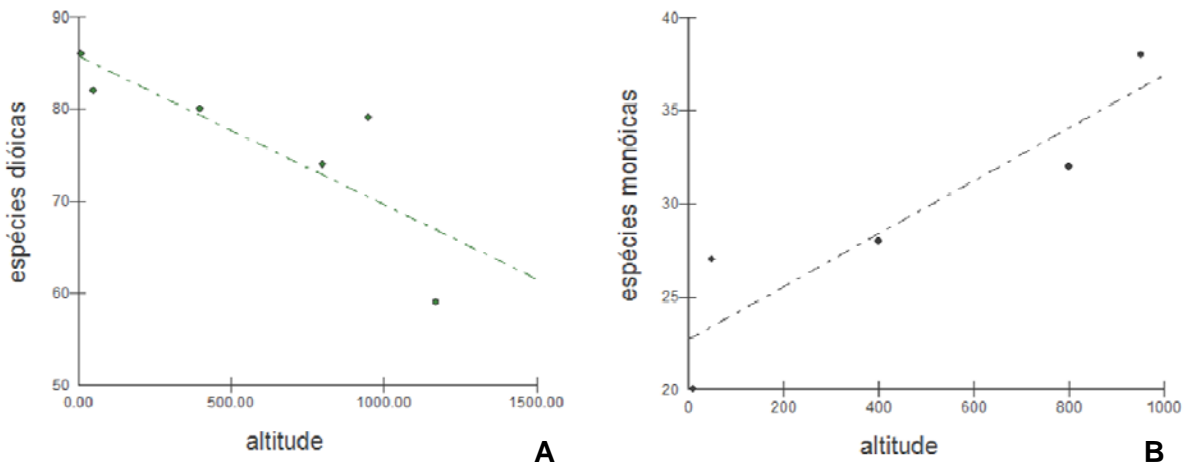


Figura 11. Diagrama do Teste de Regressão Linear do número de espécies dióicas (A) e monóicas (B) pela altitude. Em B, retiramos a parcela de Topo de Morro (*outliers*).

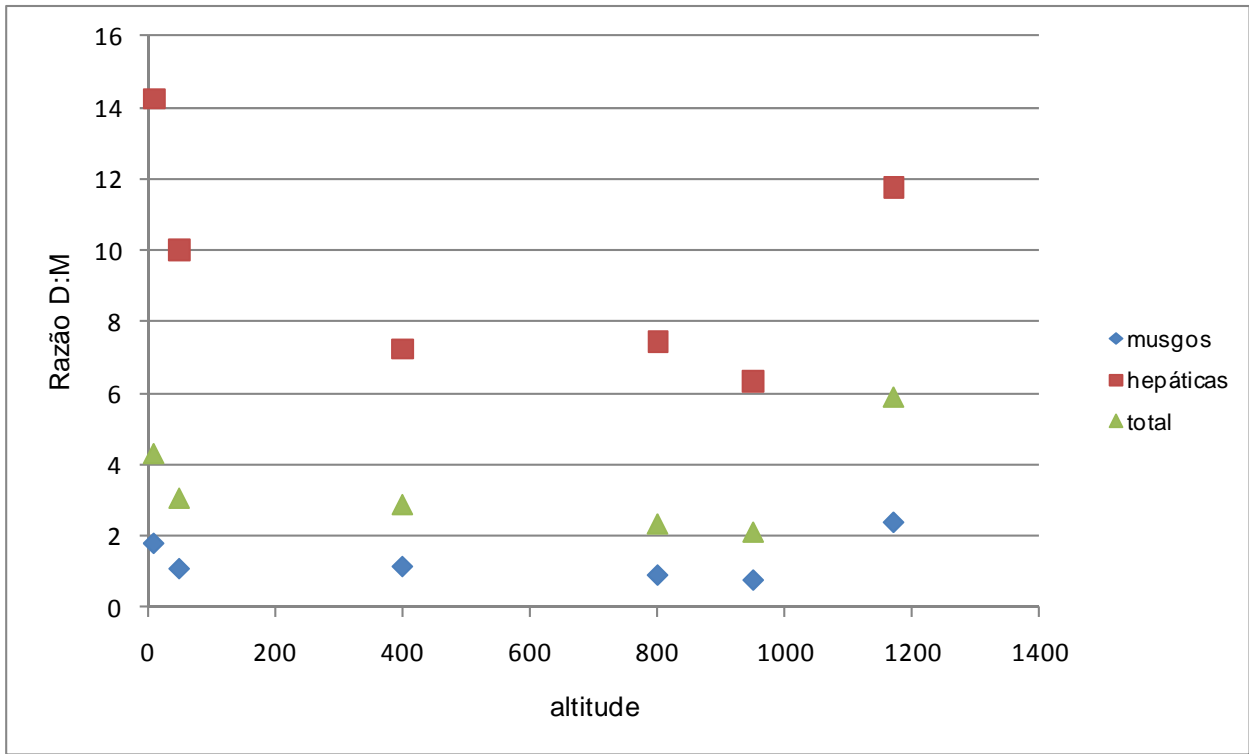


Figura 12. Razão dióico:monóico das espécies de musgos e hepáticas separadamente e do total (briófitas) nos seis cinturões altitudinais estudados no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo representou a primeira coleta sistemática de briófitas ao longo do gradiente altitudinal da Floresta Atlântica, produzindo dados sobre a distribuição das espécies nesse importante e ameaçado ecossistema em diferentes escalas geográficas. Avaliamos a influência de processos determinísticos e estocásticos na configuração da distribuição espacial das briófitas nas fitofisionomias de Floresta Atlântica do sudeste brasileiro, visando compreender como a altitude age sobre os atributos das comunidades e espécies.

Num **contexto global**, confirmamos a hipótese de que as briófitas de áreas de baixada apresentam padrões fitogeográficos mais amplos do que aquelas de áreas montanas. Nossos resultados demonstraram que o endemismo apresenta correlação positiva com a altitude, enquanto que a amplitude de distribuição geográfica das espécies diminui com o aumento da altitude (CAPÍTULOS II e III).

Em **termos regionais**, verificamos que **(1)** as hepáticas do sudeste do Brasil (344 táxons) fazem parte de um conjunto regional de espécies que, apesar de não apresentarem limitações para a dispersão (realizada pelo vento), têm o estabelecimento e sobrevivência afetados por filtros abióticos do habitat (CAPÍTULO I). As variáveis geoclimáticas utilizadas explicaram mais de 50% da distribuição das espécies, enquanto que a distância geográfica não teve poder explicativo. A distribuição espacial é, portanto, determinística, e altitude é o principal fator que afeta a distribuição das espécies, sendo temperatura e precipitação outros importantes filtros. As fitofisionomias da Floresta Atlântica não se agruparam em todas as análises de afinidades florísticas, sugerindo que, possivelmente, além dos filtros ambientais regionais, existem filtros locais que moldam a distribuição espacial das hepáticas.

Verificamos ainda que, **(2)** a brioflora da Floresta de Restinga (FR) e de Terras Baixas (TB) do PE da Serra do Mar, litoral norte do estado de São Paulo, apresenta mais afinidades entre si do que com outras áreas de Floresta Atlântica costeira do Brasil (como restinga, mangue e caxetal – CAPÍTULO II).

Em **nível de paisagem**, constatamos que **(1)** a FR e de TB formam grupos florísticos distintos do ponto de vista da brioflora e que atributos das comunidades (*e.g.*

diversidade, grupos ecológicos de tolerância a luz e tipos de forma de vida) foram significativamente diferentes entre as duas áreas (CAPÍTULO II). Dados que corroboram os resultados de Assis et al. (2011) e Nóbrega et al. (2011) para as plantas vasculares. Cabe destacar, contudo, que a riqueza de espécies de briófitas nas duas áreas foi semelhante, sendo ligeiramente maior em TB (112 x 109 FR); enquanto que, para angiospermas, a riqueza foi de 137 (TB) e 84 (FR) e; para pteridófitas, de 29 (TB) e 14 (FR). Esses dados reiteram a importância do levantamento de diferentes grupos vegetais em estudos de biodiversidade, visto que, dentro desse conjunto de dados, as briófitas são responsáveis por 40% da diversidade alfa de espécies de TB e 53% da FR. Além disso, a elevada diversidade beta entre as fitofisionomias encontrada para briófitas (apenas ca. 50% da flora é compartilhada), caracteriza novamente esses organismos como bons indicadores de tipos vegetacionais. Destacamos que os filtros ambientais enfrentados pela brioflora são parcialmente distintos daqueles encontrados pelas outras plantas. Enquanto que o solo foi o principal fator limitante para as plantas vasculares, a maior abertura do dossel, ausência de córregos e elevada necromassa foram as principais variáveis abióticas que determinaram a distribuição das briófitas.

Ainda num contexto de paisagem, verificamos que (2) a altitude é um fator que altera atributos das comunidades e espécies de briófitas, mesmo se tratando de uma pequena montanha tropical de 1170 m de altitude (Serra do Mar do litoral norte de São Paulo). Apesar da diversidade beta entre os cinturões abaixo de 1000 m ter sido baixa, a presença de táxons exclusivos (famílias e espécies) e espécies indicadoras das fitofisionomias da Floresta Atlântica corroboram a classificação de vegetação do IBGE (Veloso *et al.* 1991). A principal zona de transição florística encontrada localiza-se a ca. 1150 m (floresta de Topo de Morro), na base do Pico do Corcovado, com forte afinidade florística com as florestas Alto-montanas do sudeste brasileiro, padrão também encontrado por Bertonecello et al. (2011). Atributos como razão de endemismo, padrão fitogeográfico e sistema sexual das espécies apresentaram variações significativas com o aumento da altitude (CAPÍTULO III).

Numa **escala local**, encontramos uma distribuição determinística fortemente influenciada por filtros abióticos locais, como abertura do dossel e rochiosidade nas áreas de FR e TB (CAPÍTULO II). Averiguamos também que, no caso do trecho estudado da Serra

do Mar, características intrínsecas da área, como topografia, luminosidade, proximidade do mar e ocorrência de chuva orográfica, podem alterar o microclima e ser importantes para a distribuição das espécies de briófitas (CAPÍTULOS I e III).

Algo que ficou evidente neste estudo, que percorreu diferentes escalas geográficas, é a singularidade da Serra do Mar, demonstrada em todas as análises de afinidades florísticas. Como já destacado, ela apresenta características ambientais únicas e que têm influência direta sobre as espécies e comunidades de briófitas. Nos seis hectares estudados nos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do PE da Serra do Mar, encontramos 253 espécies de briófitas (Figura 1) o que corresponde a 72% do reportado por Visnadi (2005) para o litoral norte de São Paulo e 21% da brioflora da Floresta Atlântica (Costa 2009). Isso destaca a importância do PE da Serra do Mar, localizado no maior contínuo de remanescentes de Floresta Atlântica, para a conservação da diversidade de briófitas.

Encontramos uma distribuição determinística das espécies de briófitas em todas as escalas de estudo, o que reforça a idéia de uma distribuição baseada em nicho para esse grupo vegetal. Estudos mais detalhados são necessários para compreender a importância relativa de fatores geoclimáticos regionais e variações microclimáticas locais sobre a distribuição das espécies.

Referências bibliográficas

- Assis, M.A., Prata, E.M.B., Pedroni, F., Sanchez, M., Eisenlohr, P.V., Martins, F.R., Santos, F.A.M., Tamashiro, J.Y., Alves, L.F., Vieira, S.A., Piccolo, M.C., Martins, S.C., Camargo, P.B., Carmo, J.B., Simões, E., Martinelli, L.A. & Joly, C.A. Restinga and Lowland forests in coastal plain of southeastern Brazil: vegetation and environmental heterogeneity. *Biota Neotropica* 11(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2/en/abstract?article+bn02111022011>.
- Bertoncello, R., Yamamoto, K. Meireles, L.D. & Shepherd, G.J. 2011. A phytogeographic analysis of cloud forests and other forest subtypes amidst the Atlantic forests in south and southeast Brazil. *Biodiversity and Conservation* (early view).
- Costa, D. P. 2009. Briófitas. In: Stehmann, J.R.; Forzza, R.C.; Salino, A.; Sobral, M., Costa, D.P. & Kamino, L.H.Y. (Eds.). Plantas da Floresta Atlântica. In: Plantas da Floresta Atlântica ed.Rio de Janeiro : Jardim Botânico do Rio de Janeiro, , p. 13-17.

- Nóbrega, G.A., Eisenlohr, P.V., Paciência, M.L.B., Prado, J. & Aidar, M.P.M. Ferns composition and diversity differ between Restinga and Lowland Rainforest areas in the Serra do Mar? *Biota Neotrop.* 11(2): [http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2 /en/abstract?article+bn02911022011](http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2/en/abstract?article+bn02911022011).
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. 1991. *Classificação da Vegetação Brasileira adaptada a um Sistema Universal*. Rio de Janeiro: IBGE/CDDI. 124p.
- Visnadi, S.R. 2005. Brioflora da Mata Atlântica do estado de São Paulo: região norte. *Hoehnea* 32(2): 215-231.



Figura 1. Fotografias de espécies de musgos (A,B,C,D,E,F) e hepáticas (G,H,I,J) encontradas no Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. **A.** *Polytrichadelphus pseudopolytrichum* (Raddi) G.L. Smith, **B.** *Pyrrhobryum spiniforme* (Hedw.) Mitt., **C.** *Sphagnum submedium* Warnst., **D.** *Leucoloma serrulatum* Brid., **E.** *Hypopterygium tamarisci* (Sw.) Brid., **F.** *Phyllogonium viride* Brid., **G.** *Plagiochila patentissima* Lindenb., **H.** *Radula recubans* J. Taylor, **I.** *Jamesoniella rubricaulis* (Nees) Grolle, **J.** *Frullania brasiliensis* Raddi.